



**HAL**  
open science

# Etude de l'anthroposystème emblématique de l'étang de Berre : approches écosystémique et sociologique de l'impact du cténaire invasif *Mnemiopsis leidyi*

Guillaume Marchessaux

## ► To cite this version:

Guillaume Marchessaux. Etude de l'anthroposystème emblématique de l'étang de Berre : approches écosystémique et sociologique de l'impact du cténaire invasif *Mnemiopsis leidyi*. Environnement et Société. Aix-Marseille Université, 2019. Français. NNT : . tel-02143401

**HAL Id: tel-02143401**

**<https://theses.hal.science/tel-02143401>**

Submitted on 29 May 2019

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université d'Aix-Marseille  
Ecole doctorale 251 – Sciences de l'environnement

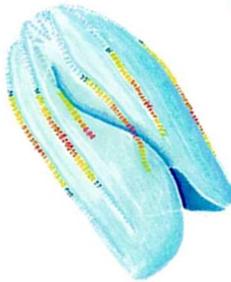
Institut Méditerranéen d'Océanologie

Laboratoire Population Environnement Développement

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Discipline : *Sciences de l'environnement*

Spécialité : *Océanographie*



Guillaume Marchessaux

Etude de l'anthroposystème emblématique de l'étang de Berre :  
approches écosystémique et sociologique de l'impact  
du cténaire invasif *Mnemiopsis leidyi*



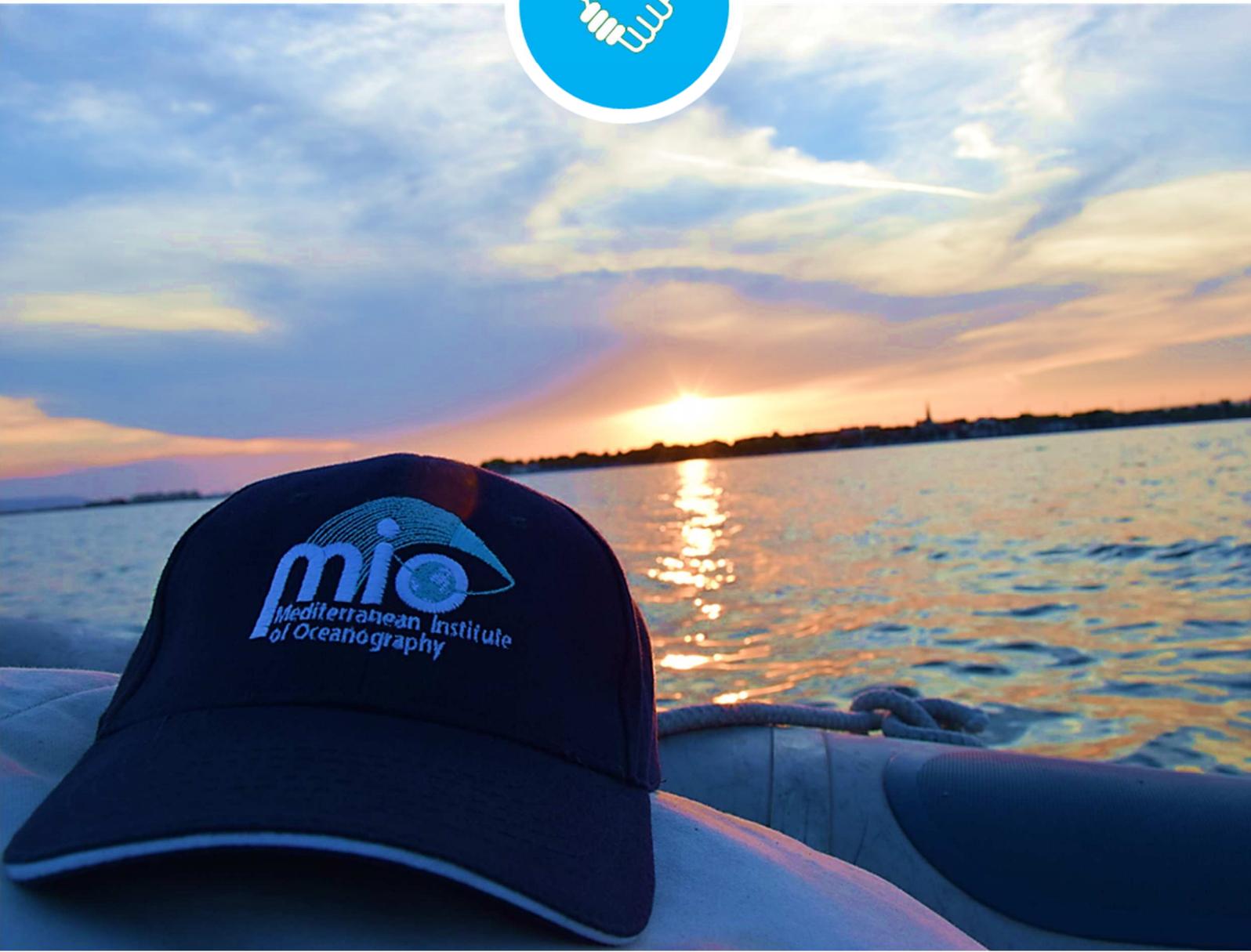
Soutenue publiquement le 6 mai 2019 devant le jury :

Président du jury	Rodolphe Lemée, Professeur d'université, UMPC, LOV
Rapporteurs	Valérie Deldrève, Directrice de recherche, IRSTEA Bordeaux Benoît Sautour, Professeur d'université, Université de Bordeaux, EPOC
Examineurs	Elvire Antajan, Cadre de recherche, IFREMER Boulogne-sur-Mer Carole Barthélémy, Maître de conférences, Aix-Marseille Université, LPED Marc Pagano, Directeur de recherche, IRD, MIO
Directrices de doctorat	Delphine Thibault, Maître de conférences, Aix-Marseille Université, MIO Cécilia Claeys, Maître de conférences, Aix-Marseille Université, LPED

**Citation | ce manuscrit de thèse doit être cité sous la forme suivante :**

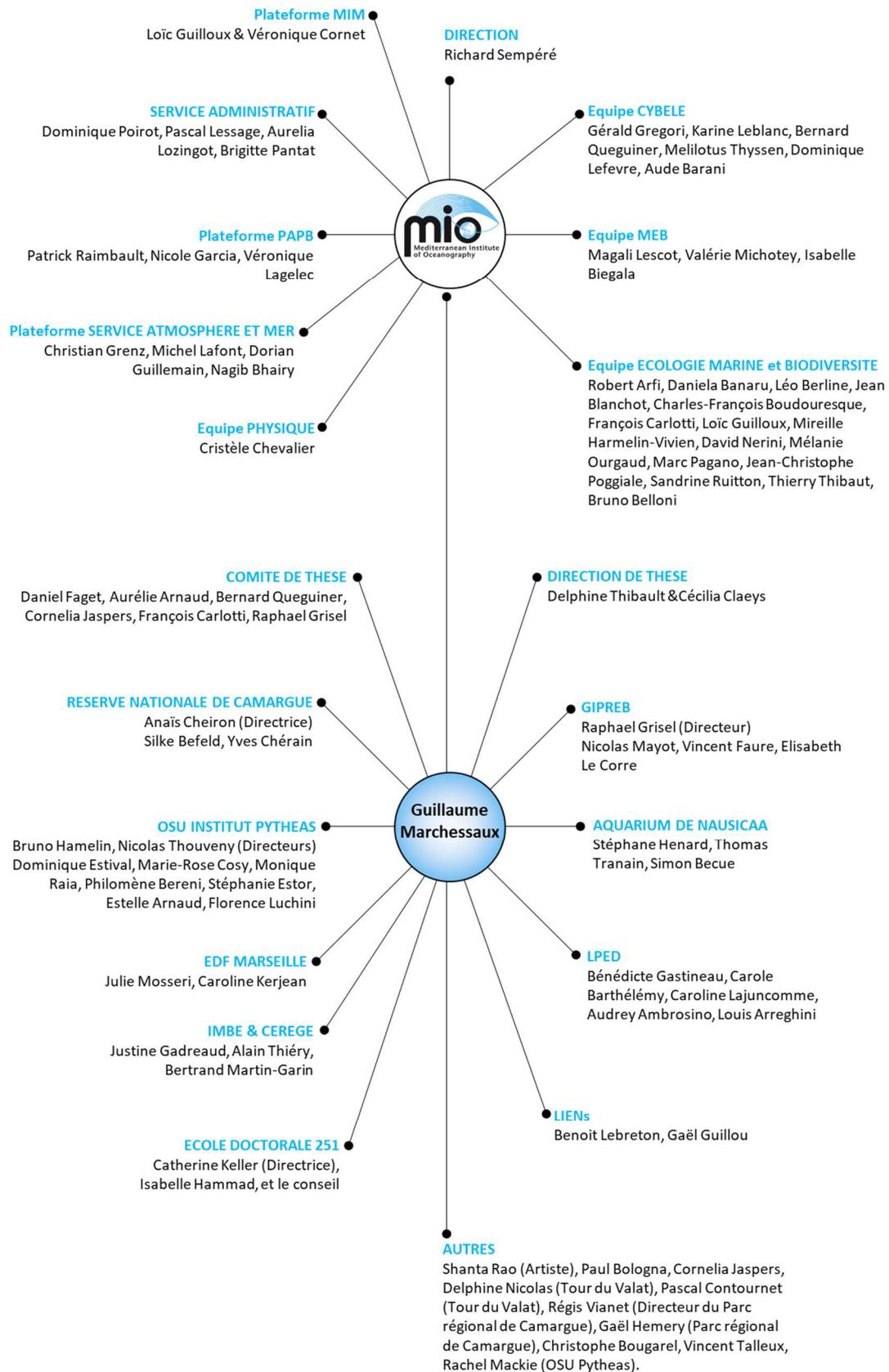
Marchessaux Guillaume (2019) Etude de l'anthroposystème emblématique de l'étang de Berre : approches écosystémique et sociologique de l'impact du cténaire invasif *Mnemiopsis leidyi*. Thèse de Doctorat, Aix-Marseille-Université, 386 pp.

# Remerciements





# Remerciements



Réseau de collaborations et de connexions établies au cours de cette étude.

Le doctorat représente une expérience personnelle et professionnelle importante. En revanche, l'investissement et le soutien de nombreuses personnes ont été essentiels pour mener à bien ce travail. Je tiens donc à remercier toutes les personnes ayant contribué à rendre cette expérience, la plus riche possible.

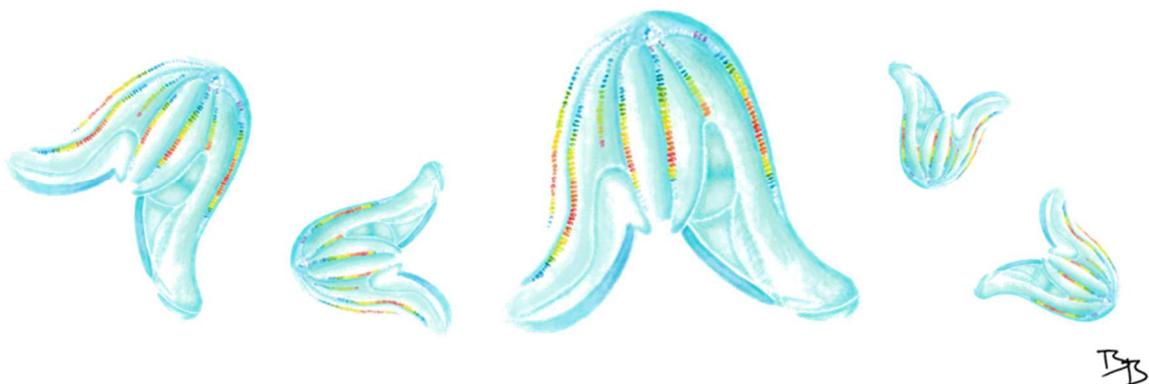
### Aux membres du jury, au comité de thèse et à mes directrices de thèse

Je tiens en premier lieu à remercier les membres du jury, *Elvire Antajan*, *Carole Barthélémy*, *Valérie Deldrevre*, *Rodolphe Lemée*, *Marc Pagano* et *Benoît Sautour* qui ont gentiment accepté d'évaluer mon travail de thèse. Je suis honoré de pouvoir vous présenter mes résultats. Votre expertise apportée à ce travail de thèse interdisciplinaire représente une précieuse plus-value.

Merci aux membres de mon comité de suivi de thèse, *Aurélie Arnaud*, *Bernard Queguiner*, *Daniel Faget*, *François Carlotti*, *Raphaël Grisel*, *Cornelia Jaspers*, pour votre implication dans le projet, vos conseils, vos remarques et votre expertise pour que ce travail de thèse aboutisse et soit, je l'espère, le plus satisfaisant possible. J'ai beaucoup appris à vos côtés.

Je tiens à remercier mes deux directrices de thèse *Delphine Thibault* et *Cécilia Claeys* sans qui ce projet n'aurait pas vu le jour. Merci *Delphine* d'avoir toujours cru en moi, de m'avoir soutenu et encouragé dans mes choix depuis le début de mes études. Nous nous sommes connus il y a maintenant 9 ans, tu m'as transmis dès le début ta passion pour les méduses et autres gélatineux, ces organismes si fascinants. *Delphine*, malgré la distance, toi en Afrique du Sud et moi à Marseille, nous avons réussi à finaliser ce beau travail ; *MERCI ! Cécilia*, tu m'as accompagné et pris sous ton aile, moi océanographe qui s'initie à la sociologie. *MERCI Cécilia* pour ton accompagnement dans ce travail ! Merci à vous, *Delphine* et *Cécilia*, mes drôles de dames pour cette aventure interdisciplinaire dans tous les sens du terme !

J'ai eu la chance d'être représentant des doctorants du MIO au conseil de l'Ecole Doctorale 251 Sciences de l'Environnement. Je tiens à saluer les membres du conseil qui m'ont beaucoup apporté dans cette tâche, ce fut une expérience très enrichissante pour moi. C'est aussi l'occasion de remercier chaleureusement *Catherine Keller*, Directrice de l'ED 251, pour sa gentillesse et son accueil. Une attention toute particulière à *Isabelle Hammad* que je tiens à chaleureusement remercier pour son efficacité, tu te soucies toujours de notre bien-être de thésards et pour ma part tu as toujours répondu présente lorsque j'en avais besoin. Alors pour ça, Merci *Isabelle*.



## A mes collègues du M I O

Je voudrais remercier **Richard Sempéré**, directeur de l'Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO), pour son accueil dans ses locaux. Je remercie aussi le *Laboratoire Population Environnement Développement* (LPED) représenté par **Hubert Mazurek** et **Bénédicte Gastineau**, directeur(trice) successifs. Un grand merci aussi à **François Carlotti** et **Jean-Christophe Poggiale**, chefs d'équipe successifs de l'équipe *Ecologie Marine et Biodiversité* (EMBIO) pour leur accueil, leurs conseils et leur soutien.

Je voudrais chaleureusement remercier tous les membres de l'équipe EMBIO au sein de laquelle j'ai eu la chance de « grandir » professionnellement. Merci donc à **Robert Arfi**, **Daniela Banaru**, **Léo Berline**, **Jean Blanchot**, **Aurélien Blanfuné**, **Charles-François Boudouresque**, **Michèle Boudouresque**, **François Carlotti**, **Thomas Changeux**, **Loïc Guilloux**, **Mireille Harmelin-Vivien**, **Thomas Lefort**, **Frédéric Ménard**, **David Nérini**, **Marc Pagano**, **Jean-Christophe Poggiale**, **Sandrine Ruitton** et **Thierry Thibaut**. Je sors grandi et riche de vos conseils, de votre bonne humeur et de votre accueil au sein de votre équipe. Je voudrais particulièrement remercier **Robert Arfi** avec qui j'ai eu la chance de travailler et d'échanger sur notre zone d'étude préférée, l'étang de Berre. Merci à toi **Robert** pour tous tes conseils en matière d'analyse de données et de rédaction de thèse.

Merci au service administratif du MIO, **Dominique Poirot**, **Brigitte Pantat**, **Pascal Lesage**, merci de votre aide dans le montage de conventions, ordres de missions et autres démarches.

Je voudrais faire de gros bisous à toutes les dames du service administratif de l'OSU Pytheas, **Estelle Arnaud**, **Philomène Berini**, **Stéphanie Estor**, **Marie-Rose Cosy**, **Florence Lucchini** et **Monique Raïa** pour vos petites attentions, votre bonne humeur et votre gentillesse c'était toujours un plaisir de boire un petit café, discuter, rigoler avec vous. Merci à **Dominique Estival** qui se démène sans compter pour que toutes les démarches de scolarité soient les plus simples pour nous ; ma Domi, Merci Merci Merci pour tout tu es un ange !

Merci à notre super informaticien **Romain Sacco** à qui j'ai eu la chance d'apporter mon ordinateur à réparer (je ne suis pas sûr que ça soit une chance pour toi mais bon). Merci à toi Romain pour ton aide, ton efficacité et ta gentillesse. Finalement dans mon malheur informatique j'ai eu le plaisir de passer du temps avec toi, j'ai découvert quelqu'un de sensible, de bienveillant et j'espère que l'on aura le plaisir de se voir dans le futur (avec ou sans réparation d'ordinateur).

Un grand merci à **Valérie Michotey**, **Daniela Banaru**, **Cécile Milton** et **Christèle Pinazo** avec qui j'ai eu le bonheur d'enseigner tout au long de ces 3 ans.



## A ceux qui ont contribué à ce travail de thèse

Ce travail de thèse m'a permis de rencontrer et de collaborer avec un grand nombre de personnes et d'acteurs. En premier lieu je remercie *EDF Marseille* notamment **Caroline Kerjean** de m'avoir fourni les données de suivi des sondes de l'étang ainsi que les données inhérentes aux débits de la centrale.

Je tiens à remercier chaleureusement **Raphaël Grisel** (directeur), **Nicolas Mayot** et **Vincent Faure**, membres du *GIPREB* pour leur collaboration et leur disponibilité au cours de mon étude. Un grand MERCI pour tout ce que vous avez fait pour moi pour cette étude ! J'espère qu'à l'avenir on continuera à travailler ensemble ! Petite dédicace à **Elisabeth Le Corre**, chargée de communication au *GIPREB* et mon agent personnel (hihi). Tu m'as transféré les demandes de la presse alors, merci Elisabeth, je t'engage à vie comme agent !

Je remercie **Régis Vianney**, directeur du *Parc Naturel Régional de Camargue* de m'avoir reçu et aidé pour mener à bien cette étude en Camargue auprès des différents acteurs. Merci à **Anaïs Cheiron** et **Silke Befeld**, respectivement directrice et chargée de mission scientifique au sein de la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue*, pour leur aide pour réaliser mes suivis terrain en Camargue et pour les petits repas après les prélèvements. Merci aussi à **Delphine Nicolas** et **Pascal Contournet** (*Tour du Valat*) de m'avoir reçu et fourni les données d'observations de *Mnemiopsis* en Camargue.

Certaines analyses effectuées dans mon étude ont été réalisées en collaboration avec différentes plateformes et laboratoires. Je remercie la *Plateforme Microscopie Imagerie Marine* (MIM, MIO) de m'avoir permis de passer de nombreuses heures à analyser mes échantillons de zooplancton. Merci à la *Plateforme Cultures Expérimentales* de m'avoir mis à disposition deux chambres thermostatées pour réaliser dans les meilleures conditions mes expériences et cultures sur les gélatineux. Merci beaucoup à **Patrick Raimbault** et **Nicole Garcia** (*Plateforme Analytique Paramètres de Bases*) de m'avoir, gentiment et rapidement, fait les analyses de sels nutritifs !

Un grand Merci à **Christian Grenz** et au *Service à la Mer* (SAM, MIO) de m'avoir aidé dans la préparation des sorties terrains. Dédicace à **Dorian Guillemain** pour ta patience et ton efficacité lors des nombreuses pannes techniques du zodiac. Je voudrais amicalement remercier le légendaire **Michel Lafont** ou « *MichMich* » pour ton aide, tes conseils, ta bonne humeur et nos longues discussions de bureau ; MERCI **Michel** pour ton amitié !

Merci à **Dominique Lefevre** de m'avoir permis de réaliser mes expériences de respiration et surtout merci DomDom pour ton humour et ta bonne humeur.

Un énorme MERCI à **Cristèle Chevalier** avec qui j'ai eu la chance de travailler sur l'aspect modélisation. **Cristèle** merci pour ton aide, ta bienveillance, j'ai rencontré une vraie « *maman* » qui est toujours à l'écoute et dévouée.

Un grand merci aussi à **Mireille Harmelin-Vivien** et **Daniela Banaru** pour votre aide dans l'analyse des données isotopiques, pour votre écoute, votre sagesse et votre coaching dans les moments difficiles.

Nous avons eu l'occasion de faire un cycle jour/nuit de 3 jours en 2016 pour ma thèse. Cette mission a regroupé un bon nombre de personnes : **Gérald Grégori**, **Melilotus Thyssen**, **Mathilde Dugenne**, **Tina Silovic**, **Loïc Guilloux**, **Marc Pagano**, **José Luis Gama-Flores**, **Maria-Elena Huidobro-**

*Salas* et *Maria Jesus Ferrara-Guerrero*, *Dorian Guillemain*, *Robert Arfi*, *Raphaël Grisel*, *Harmelin-Vivien*, *Adrien Goujard*, *Elodie Rouanet*, *Dominique Lefevre* ; alors merci à tous pour votre aide pour cette mission qui, sans vous, n'aurait pas été possible. Merci pour les nuits, les matins, les journées que vous avez passé avec moi.

Un grand merci à tous les observateurs pour leur contribution et leurs retours dans le cadre de notre programme d'observations *Mnemi'Obs*. Merci à toutes les personnes que j'ai rencontrées et interviewées au cours des entretiens sociologiques. J'aimerais remercier *Christophe Bougarel* et *Vincent Talleux* que j'ai rencontrés pour des entretiens sociologiques mais avec qui j'ai gardé contact. Merci à vous messieurs pour votre aide et vos coups de téléphone pour me faire part de vos observations.

Merci également à *Pascal Lecomte*, capitaine du port de Berre l'Étang, de m'avoir toujours gentiment accueilli et aidé pour accueillir notre zodiac au port.

Enfin, merci à l'équipe Spectrométrie du *Laboratoire Littoral Environnement et Sociétés* (LIENSs) pour avoir effectué les analyses d'isotopie.

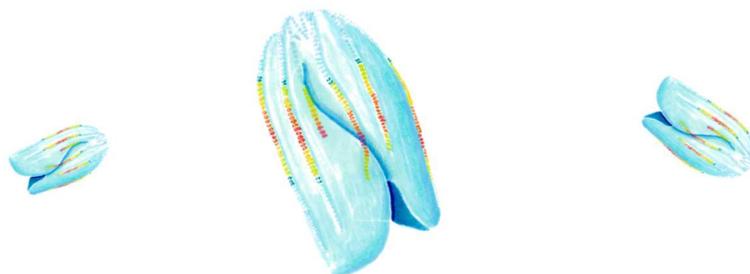
Merci à *Paul Bologna*, chercheur avec qui nous avons pu collaborer au sujet de la nouvelle invasion de *Gonionemus vertens* dans l'étang de Berre.

Je remercie également l'équipe d'*Alain Thiéry*, *Bertrand Martin-Garin* et *Justine Gadreaud* avec qui j'ai eu plaisir à travailler durant ces 3 ans. *Bertrand*, je n'oublierai pas ta bonne humeur, les rigolades et les batailles de *Mnemiopsis*. Merci pour ton soutien et tes conseils !

J'ai eu le plaisir d'accueillir *Simon Becue* et *Thomas Tranain*, tout deux employés de l'aquarium de *Nausicaa*. Nous avons eu de belles sorties terrain pour pêcher les 10 000 *Mnemiopsis* qui maintenant sont ambassadrices de l'étang de Berre dans le chNorddd. Les gars merci pour votre Ch'ti attitude, les bières et votre amitié !

Mon sujet de thèse a fait l'objet d'un projet artistique avec *Shanta Rao* dans le cadre de la résidence d'artistes de la Fondation Camargo. Merci Shanta pour ta vision différente des méduses, ta philosophie et ton amitié. J'espère qu'à l'avenir nous continuerons à travailler ensemble sur ces animaux fantastiques que sont les méduses. Merci à toute l'équipe de la Fondation Camargo dirigée par *Julie Chenaux* pour leur accueil et leur convivialité.

J'ai eu la chance de participer au Programme *French-American Doctoral Exchange* (FADEX) organisé par l'ambassade française aux Etats-Unis. Un grand Merci à *Pierre Michel*, *Raphaël Ollivier-Mrejen* et *Xavier Arrom* pour leur accueil. Et puis petite dédicace au groupe des *Beavers* sans qui ce voyage n'aurait pas été aussi exceptionnel ! Merci *Anne-Sophie*, *Marie*, *Marin*, *Julie*, *Jérôme*, *Mathieu*, *Louise* et les autres pour ces moments complètement fous !



TS

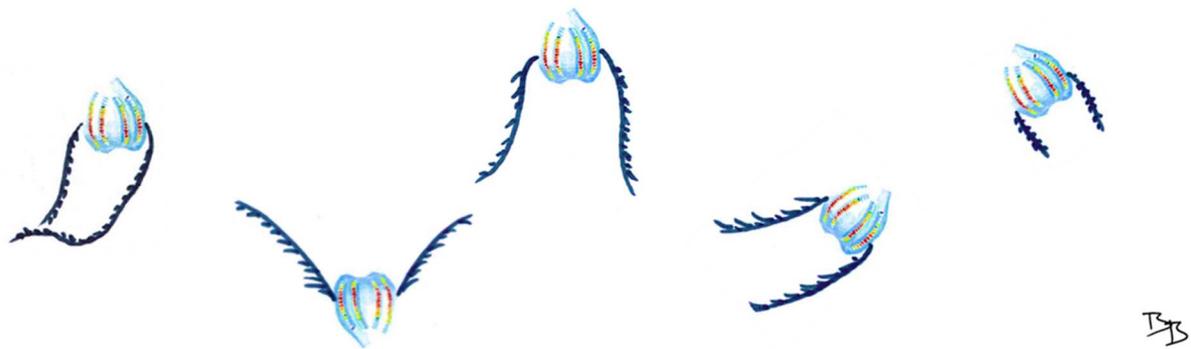
## A ceux qui ont fait de ces 3 ans des moments inoubliables

Je voudrais remercier tous ceux qui ont fait de ces 3 ans des moments inoubliables. Merci à toutes et tous qui ont fait de ces années des années inoubliables d'amitié et de convivialité. Je pense notamment à **Aude Barani**, **Najib Bhairy**, **Mathieu Caffin**, **Laurie Casalo**, **Philippe Cuny**, **Frédéric Diaz**, **Andrea Doglioli**, **Aurélie Dufour**, **Vincent Fauvelle**, **Renaud Fichez**, **Marc Garel**, **Sophie Guasco**, **Lars-Eric Heimburger**, **Laurence Le Direach**, **Thomas Lefort**, **Magali Lescot**, **Valérie Michotey**, **Cécile Milton**, **Anouk Ody**, **Benjamin Oursel**, **Marie Roumagnac**, **Louise Rousselet**, **Gwenola Simon**, **Léa Sylvi**, **Christian Tamburini**, **Lisa Tanet**, **Loti Thyssen**, **Emilie Villard**.

Merci à **Jean Blanchot** pour ton soutien régulier, ton expertise, ton aide et tes blagues !

Je remercie **Mélanie Ourgaud** pour les bons moments passés ensemble : les soirées camembert farci, les pizzas à 06:00 du matin, les soirées rhum, le thé à la menthe en Tunisie, les séances coupe de cheveux ou la plomberie. Merci pour ton soutien au cours de cette thèse.

Une mention toute particulière à **Gérald Grégori**, merci pour ton soutien et tes conseils qui ont été précieux tout au long de cette thèse. Et puis surtout merci pour ta joie de vivre et ton amitié !



## A mes amis

Merci à **Adrien Goujard**, **Elodie Rouanet** et **Patrick Astruch**, membres du *GIS Posidonie*, pour les repas du midi à discuter, votre aide quand j'en avais besoin et surtout votre amitié si précieuse !

Une mention toute particulière pour **Aurelia Lozingot**, notre super gestionnaire financier qui fait tout son possible pour que tout soit réglé dans les meilleures conditions. Au-delà de tout cela, Aurelia, ma beauté chocolatée, je voudrais vraiment te remercier car j'ai rencontré une personne en or, qui est une réelle amie sans qui les pauses clopes, les pauses de midi, les moments de tristesse et de joie ne seraient pas les mêmes. Tu es quelqu'un que j'admire énormément, MERCI, je t'adore !

A **Justine Gadreaud**, dite « *chouchou* », nous avons commencé nos thèses en même temps et ce, sur l'étang de Berre. Toi *Aurelia*, moi *Mnemiopsis*. Nous en avons passé des bons moments ensemble : les danses endiablées à 7:00 du matin sur le zodiac, les pains au chocolat tombés à l'eau, les hivers rudes dans le froid, les baignades à la fin des prélèvements, autant de choses que nous avons partagées ! Pour tout ça je te remercie car durant ces trois ans, nous nous sommes supportés, épaulés,

encouragés dans les bons comme dans les pires moments. Merci ma JuJu pour tout et je te souhaite une belle soutenance de thèse.

Un énorme merci à mes amis **Lauric Reynes**, **Justine Legras**, **Augustin Lafond**, **Quentin Langevin**, **Amélie Vernale**, **Lucas Lhomond** pour les moments conviviaux exceptionnels !

**Lauric**, merci pour ton amitié, j'ai eu plaisir de te rencontrer à ton arrivée, nous avons partagé de belles choses et il y en aura encore bien d'autres ! Surtout n'oublie pas, la thèse ce n'est pas un sprint, c'est un marathon !

Dédicace à ma **Justine Legras** adorée, mon Chaeto, ma révélation de l'année 2018, sans qui les samedis soir, les repas du midi, les pauses café et les parties de ping-pong ne seraient pas aussi endiablés.

Une salutation amicale à **Quentin Langevin** mon acolyte de bureau qui a rendu le quotidien on ne peut plus fun !

Je remercie **Loïc Guilloux**, pour son professionnalisme, sa rigueur, son sens de l'organisation... non c'est trop formel ! Loïc ou plutôt LoLo merci pour tout ce que tu as fait pour moi autant professionnellement qu'humainement. Tu as été mon confident, mon conseiller et surtout un ami au top ! J'en ai eu de la chance de t'avoir ! On en a passé des après-midis à rigoler (en travaillant bien sûr), des midis à discuter, des matins à se raconter nos vies autour d'un café, les dimanches barbecue et j'en passe. Merci pour tout ça mon lolo et merci à Emilie et à ta tribu pour leur accueil !

Une personne qui m'est chère a joué un rôle clé dans mon travail de thèse : **Bruno Belloni**, l'italien (très) bavard, toujours enjoué, souriant, plein d'énergie. BruBru je ne te le dis jamais assez mais merci pour tout ce que tu as fait pour moi dans cette thèse. Si tu n'avais pas été là pour braver les hivers glaciaux sous la tempête et les étés écrasants pour sortir avec moi sur le terrain, eh bien je n'aurais pas eu toutes les données que j'ai et tout ça dans la bonne humeur ! Au-delà du professionnel, j'ai rencontré quelqu'un de sensible, de réellement sincère sur qui on peut toujours compter. Tu as été un fidèle ami durant ces trois ans, et j'espère pour longtemps ! Tu es, maintenant tu le sais, comme mon petit frère ! Tu pourras toujours compter sur moi à la hauteur de tout ce que tu as fait pour moi ! De notre amitié est née une association dont je suis fier d'en être le trésorier. Alors Monsieur le Président MERCI MERCI MERCI pour tout ! Et puis un merci à tes parents Maria et Claudio pour leur gentillesse et leur chaleur humaine. Enfin je t'adresse un merci tout particulier pour les supers dessins de couverture !

Je voudrais remercier tous mes amis qui ont supporté mon emploi du temps chargé et plein de rebondissements.

Merci au groupe de mes fidèles loulous depuis maintenant 10 ans. **Héloïse**, **Olivier**, **Laura**, **Nadia**, **Anna** et **Lucie**. Merci pour votre amitié, nos soirées, nos voyages, nos petits messages, vous comptez tellement dans ma vie. Vous êtes les meilleurs, je vous aime !

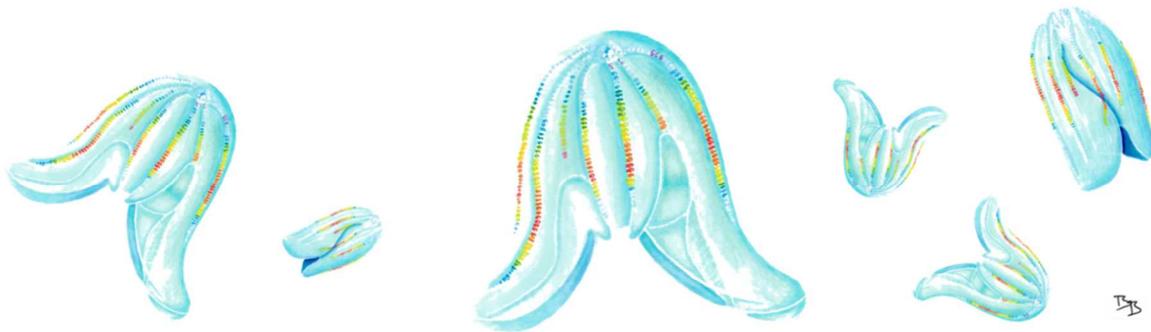
Merci aussi à la confrérie, **Pierre & Imane**, **Jean & Candice**, **Jérémy & Coralie**, **Pierre & Marion**, **Damien**, **Philou**, pour votre brin de folie. Un chaleureux merci à **Didier & Nadine** avec qui j'ai eu le plaisir de passer de vrais moments d'amitié.

Merci à ma petite **Merry Grenier** mon bichon d'amour pour les apéros sur le vieux port, les soirées, les rigolades depuis maintenant plus de 5 ans !

Merci à mes amis **Paul** et **Guillaume** pour les randos dans les calanques, les pique-niques au bord de l'eau et surtout votre amitié qui m'est précieuse. Merci pour tout, vous êtes des amis en or !

Et puis la vie est parfois faite de très belles rencontres. Je voudrais adresser une pensée affectueuse à **Nicolas**, mon super prof franc-comtois ! Merci pour ton soutien constant, merci de croire en moi... merci d'être là et pour longtemps.

Plus généralement, merci à tous mes supers amis pour votre soutien, votre amitié, merci de faire partie de ma vie, je suis fier de nous.



### A ma famille

Je remercie ma petite maman, **Anne**, qui m'a toujours soutenu dans mes choix. Tu as toujours fait en sorte que je ne manque de rien, que je sois bien, tu me combles et on sait tous que la vie n'a pas toujours été facile pour nous. Si je suis ce que je suis aujourd'hui c'est grâce à toi. Alors ma petite maman, les mots ne sont pas assez forts pour te dire combien je suis admiratif et fier de toi, de nous, et surtout combien je te suis reconnaissant de tout. Je t'aime.

Merci à mon petit frerot **Florian**, mon confident, mon petit protégé, sans qui la vie serait moins fun. J'ai toujours pu compter sur toi, j'espère pouvoir être toujours à la hauteur. Alors mon petit neurologue, je te souhaite de vivre les plus belles choses, que tu ailles loin, et pour info, la thèse ça vaut le coup (hihi). Je t'aime mon frerot.

Merci à ma fidèle mamie, **Sylvia**, ma super grand-mère bonbons et chips. Ma mamie, tu es celle sur qui on peut toujours compter, tu es ma confidente, ma joie de vivre, mon rayon de soleil. Ces derniers temps la vie n'a pas été très sympa mais tu sais que quoi qu'il arrive tu pourras toujours compter sur moi. Je t'aime ma mamie.

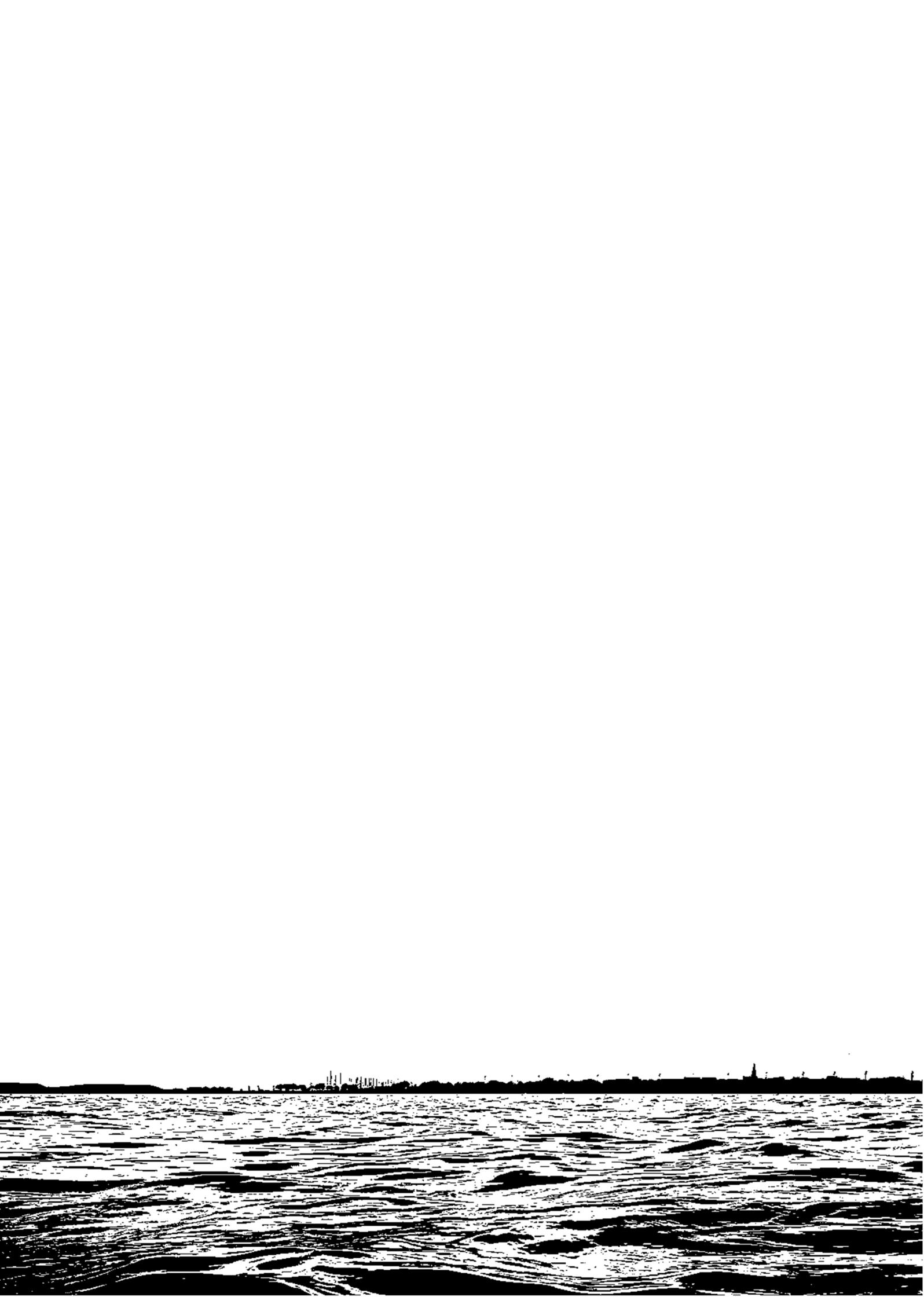
Une tendre pensée à mon **grand-père** qui a toujours eu la force de me sourire. Le vide est grand mais je t'ai à jamais dans mon cœur, tu nous manques mon papi.

Je voudrais dédier cette thèse à mon grand cousin **Didier Marchessaux**, ancien doctorant en océanographie au Centre d'Océanologie de Marseille, décédé en mission.

Plus globalement, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué directement ou indirectement à cette aventure.

*Un GRAND MERCI à tous !*





## Soutien financier et logistique

Cette thèse de doctorat a été financée par une *bourse inter Ecoles Doctorales* sur des critères d'innovation et d'interdisciplinarité d'Aix-Marseille Université.

En parallèle de ce travail de thèse, j'ai eu le plaisir d'enseigner en tant que *chargé d'enseignement contractuel* en Licence Sciences de la Vie et de la Terre (SVT), Aix-Marseille Université, Faculté des Sciences, Campus de Luminy, Marseille.

### Collaborations

Cette longue étude a été menée dans les meilleurs conditions possibles grâce au soutien et l'aide de nombreux acteurs.



L'étang de Berre étant une lagune très suivie, la contribution de la société *Electricité De France (EDF)* nous a donné accès aux données des sondes de température et de salinité.



La contribution du *Groupe d'Intérêt Public pour la Réhabilitation de l'Etang de Berre (GIPREB)* d'un point de vue logistique, bibliographique, scientifique et relationnel a été très importante.



Le *Parc Naturel Régional de Camargue* (Directeur : *Régis Vianney*) et la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue* (Directrice : *Anaïs Cheiron*) m'ont permis d'effectuer le suivi en Camargue dans les meilleures conditions d'un point de vue océanographique et sociologique.



Les analyses d'échantillons zooplanctoniques ont été permises grâce au soutien logistique de la *plateforme Microscopie et Imagerie Marine (MIM)* du MIO dont les responsables sont *Loïc Guilloux* et *Véronique Cornet-Barthaux*.



Les expériences en laboratoire ont été possibles grâce au soutien logistique de la *plateforme de Culture Expérimentale* du MIO dont les responsables sont *Karine Leblanc* et *France Van-Wambeke*.



Les analyses de sels nutritifs ont été faites par la *Plateforme Analytique Paramètres de Bases (PAPB)* du MIO par *Patrick Raimbault* et *Nicole Garcia*.



Le soutien logistique de la plateforme *Service Atmosphère Mer* (SAM) du MIO a été primordial pour les campagnes en mer (CTD, zodiac).



Enfin, les analyses isotopiques ont été effectuées par l'équipe spectrométrie isotopique du *Laboratoire Littoral Environnement et Sociétés* (LIENSs – UMRi 7266) de l'Université de la Rochelle (*Gaël Guillou, Benoit Lebreton, Pierre Richard*).

J'ai eu le plaisir de collaborer avec 3 chercheurs mexicains : *José Luis Gama-Flores, Maria-Elena Huidobro-Salas* et *Maria Jesus Ferrara-Guerrero* qui ont contribué activement au conditionnement et aux analyses des échantillons collectés lors du cycle jour/nuit en avril 2016.

J'ai également accueilli et formé *Amna Djebbi* de l'Université de Tunis sur l'étude de la physiologie des gélatineux en conditions contrôlées.

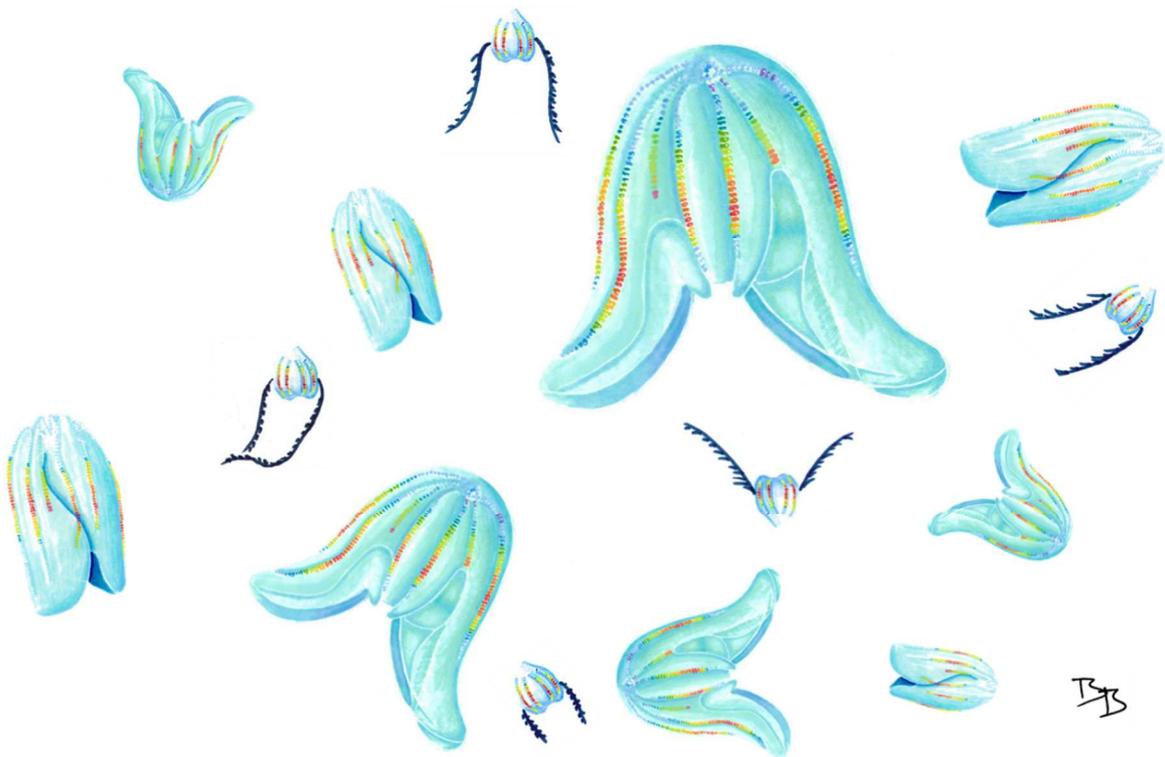
## Encadrement de stages

Au cours de ce travail de thèse, j'ai eu la joie de co-encadrer et d'encadrer de nombreux stagiaires qui ont contribué significativement aux analyses d'échantillons, expériences, entretiens sociologiques :

- **Morganne Amelot** | Licence 3 Sciences de la Vie et de la Terre (SVT, AMU) ; *Mise en place d'un programme de Sciences Participatives pour le suivi du cténophore Mnemiopsis leidyi autour de l'étang de Berre* ; durée : 2 mois. Co-encadrement avec Cécilia Claeys.
- **Eva Jimenez** | Master 1 SPE Géographie appliquée à la gestion des littoraux (Université de La Rochelle) ; *Enquête relative à la prolifération de méduses dans l'étang de Berre* ; durée : 2 mois. Co-encadrement avec Cécilia Claeys.
- **Jean-Baptiste Pericaud** | Licence 3 Sciences de la Vie et de la Terre (SVT, AMU) ; soutien au suivi *in situ* ; durée : 1 mois. Co-encadrement avec Delphine Thibault.
- **Fabien Pocino** | Licence 3 Sciences de la Vie et de la Terre (SVT, AMU) ; soutien au suivi *in situ* et analyses physiologiques chez *Aurelia* sp. ; durée : 1,5 mois. Encadrement seul.

- **Valentin Teillard** | Licence 3 Sciences de la Vie et de la Terre (SVT, AMU) ; *Identification et comptage du zooplancton de l'étang de Berre dans des zones caractéristiques : détermination des facteurs favorisant le développement zooplanctonique* ; durée : 2 mois. Encadrement seul.

J'ai eu le plaisir de faire découvrir le monde de l'océanographie à de nombreux stagiaires de collèges/lycées : *Florent, Chloé, Fiona, Thiphaine, Alexandre*. J'ai également contribué à deux projets de Travaux Pratiques Encadrés (TPE) de lycéens narbonnais et vitrollais.





# Sommaire



Photographie de couverture | *Mnemiopsis leidyi* en aquarium © Bruno Belloni & Guillaume Marchessaux.

# Sommaire

---

REMERCIEMENTS _____	III
SOUTIEN FINANCIER ET LOGISTIQUE _____	XV
SOMMAIRE _____	XIX
<b>CHAPITRE 1   INTRODUCTION GENERALE _____</b>	<b>27</b>
1.1. Les interactions entre l'être humain et la Nature _____	29
1.2. Les invasions biologiques _____	32
1.2.1. Définitions et vecteurs d'introductions _____	32
1.2.2. La cinétique d'une espèce introduite _____	35
1.2.3. Les invasions biologiques par le zooplancton gélatineux en Méditerranée _____	36
1.2.4. <i>Mnemiopsis leidyi</i> : un cténaire invasif _____	40
1.2.5. Le cténaire <i>Mnemiopsis leidyi</i> peut-il être considéré comme un traceur des activités humaines ? _____	44
1.2.6. Vers une gestion durable du milieu marin ? _____	46
1.3. Les héritages socio-environnementaux singuliers des étangs de Berre et du Vaccarès _____	47
1.3.1. L'étang de Berre : une lagune sous pression _____	47
1.3.1.1. Le salinier, le pêcheur et l'industriel : un étang aux multiples visages _____	47
1.3.1.2. Une possible réhabilitation socio-écologique ? _____	51
1.3.2. L'étang du Vaccarès : quand une certaine anthropisation est source de biodiversité _____	52
1.4. L'approche interdisciplinaire dans l'étude des espèces invasives _____	55
1.4.1. Interdisciplinarité : vers une ouverture des champs de recherche _____	55
1.4.2. L'interdisciplinarité au risque des invasion biologiques _____	58
1.5. Objectifs et problématique de la thèse _____	61
<b>CHAPITRE 2   MATERIELS ET METHODES _____</b>	<b>65</b>
2.1. Stratégie d'échantillonnage _____	67
2.1.1. Suivi <i>in situ</i> de l'étang de Berre _____	68
2.1.2. Paramètres environnementaux _____	73
2.2. Paramètres biologiques _____	74
2.2.1. Biomasse du phytoplancton _____	74
2.2.2. Biomasse planctonique _____	75
2.2.3. Abondance en zooplancton _____	76
2.2.4. Abondance en <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	76
2.2.5. Taille de <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	78
2.3. Etude de la physiologie de <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	79

2.3.1. Taux d'ingestion de <i>Mnemiopsis leidyi</i>	80
2.3.1.1. Approche au laboratoire	80
2.3.1.2. Approche <i>in situ</i>	82
2.3.2. Taux de digestion	83
2.3.3. Taux de reproduction	85
2.3.4. Taux de respiration	85
2.3.5. Excrétion ammoniacale	86
2.3.6. Taux de croissance	87
2.3.7. Résistance au jeûne	88
2.3.8. Etude complémentaire de la physiologie de deux espèces de cnidaires	88
2.4. Isotopie stable	89
2.4.1. Prélèvements et préparation des échantillons	89
2.4.2. Conditionnement des échantillons pour les analyses isotopiques	91
2.4.3. Analyse des données isotopiques	91
2.4.3.1. Modèle de mélange isotopique SIAR	91
2.4.3.2. Détermination des niches écologiques	92
2.5. Recueil de données sociologiques : enquête par entretiens semi-directifs auprès des usagers des étangs	93
2.6. Science participative	99
2.7. Distribution spatiale des gélatineux en fonction des conditions de vent	101
2.8. Traitement de données	104
2.8.1. Traitement des données océanographiques	104
2.8.2. Traitements des données sociologiques	104
<b>CHAPITRE 3   EVOLUTIONS TEMPORELLES DU SOCIO-ECOSYSTEME DE L'ÉTANG DE BERRE</b>	<b>107</b>
3.1. Lagunes côtières : zones d'intérêt socio-écologique	109
3.2. L'étang de Berre : une lagune sous surveillance	113
3.3. Objectifs du chapitre	114
3.4. Résultats	114
3.4.1. Météorologie de la région	115
3.4.1.1. Régimes de vents	115
3.4.1.2. Ensoleillement	117
3.4.1.3. Précipitations	117
3.4.2. Variabilité du socio-écosystème de l'étang de Berre	117
3.4.2.1. Apports en eau douce	117
3.4.2.2. Température et salinité	121
3.4.2.3. Concentration en Oxygène	125
3.4.2.4. Concentrations en azote	127
3.4.2.5. Biomasse phytoplanctonique	128
3.4.2.6. Biomasse planctonique	130

3.4.2.7. Distribution spatio-temporelle du zooplancton _____	132
3.4.2.8. Dynamique à haute fréquence du zooplancton _____	137
3.4.2.9. Distribution du zooplancton en lien avec les conditions environnementales _____	139
3.4.3. Comparaisons socio-écologique avec l'étang du Vaccarès _____	140
3.4.3.1. Conditions environnementales de l'étang du Vaccarès _____	140
3.4.3.2. Dynamique du zooplancton de l'étang du Vaccarès _____	141
3.4.3.3. Gestion de l'étang du Vaccarès _____	142
3.5. Discussion _____	147
3.5.1. Conditions hydrologiques de l'étang de Berre _____	147
3.5.2. Variabilité spatiale et saisonnière du zooplancton _____	155
3.5.3. Fonctionnement actuel des deux socio-écosystèmes _____	157
3.5.3.1. L'étang de Berre : changements écosystémiques _____	157
3.5.3.2. L'étang du Vaccarès : évolutions du socio-écosystème _____	163
3.5.3.3. Contexte actuel des deux socio-écosystèmes étudiés _____	168
3.6. Résumé du chapitre _____	171
<b>CHAPITRE 4   DYNAMIQUE DE POPULATION DES GÉLATINEUX DE L'ÉTANG DE BERRE _____</b>	<b>177</b>
4.1. Le zooplancton gélatineux _____	179
4.1.1. Généralités _____	179
4.1.2. Les gélatineux et l'Homme : entre fascination et craintes _____	182
4.2. La population de gélatineux dans l'étang de Berre _____	184
4.2.1. Le cténaire <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	184
4.2.2. Les cnidaires de l'étang de Berre _____	185
4.3. Objectifs du chapitre _____	189
4.4. Résultats _____	190
4.4.1. Dynamique de la population de <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	190
4.4.2. Evolution temporelle de la taille des cténaires _____	196
4.4.3. Taux de reproduction et croissance chez <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	197
4.4.3.1. Influence de la température sur le taux de ponte _____	197
4.4.3.2. Croissance des larves de <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	199
4.4.4. Résistance au jeûne _____	202
4.4.5. Dynamique de <i>M. leidyi</i> en lien avec les conditions environnementales _____	204
4.4.6. Comprendre la dynamique <i>in situ</i> de <i>Mnemiopsis leidyi</i> en lien avec la physiologie _____	208
4.4.7. Dynamique de dispersions de <i>Mnemiopsis leidyi</i> : approche par modélisation avec l'outil Ichthyop _____	210
4.4.7.1. Fonctionnement et hydrodynamisme de l'étang de Berre _____	210
4.4.7.2. Circulation hydrodynamique forçage de la distribution des cténaires _____	212
4.4.7.3. Identification des zones refuges potentielles de <i>M. leidyi</i> dans l'étang de Berre _____	219
4.4.8. Usagers de l'étang de Berre : les zones fréquentées _____	221
4.4.9. L'exposition des usagers aux gélatineux _____	224
4.4.10. La gêne occasionnée par la présence des gélatineux _____	228
4.4.10.1. Les gélatineux dans les étangs de Berre et du Vaccarès : utiles ou nuisibles ? _____	228

4.4.10.2. La prolifération de gélatineux provoque-t-elle toujours une gêne ? _____	232
4.4.10.3. Les gélatineux et la pêche professionnelle _____	236
4.4.10.4. La gêne occasionnée par <i>Mnemiopsis leidyi</i> sur les autres activités _____	240
4.4.10.5. Une cohabitation possible entre les usagers et <i>Mnemiopsis leidyi</i> ? _____	243
4.4.10.6. Faut-il lutter contre la prolifération de <i>Mnemiopsis</i> ? _____	244
4.5. Discussion _____	245
4.5.1. Dynamique spatio-temporelle de <i>Mnemiopsis leidyi</i> dans l'étang de Berre _____	245
4.5.2. Distribution spatiale et détermination des zones refuges de <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	248
4.5.3. <i>Mnemiopsis leidyi</i> en Camargue : comparaison des impacts _____	249
4.5.4. <i>Mnemiopsis</i> dans l'étang de Berre : utile ou nuisible ? _____	252
4.5.5. La gêne occasionnée par les proliférations de <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	253
4.5.6. Vivre ou mesurer la prolifération de gélatineux : pour un dialogue entre expériences sociologiques et mesures océanographiques _____	256
4.6. Résumé du chapitre _____	258

## CHAPITRE 5 | LE ROLE DES GELATINEUX DANS LE FONCTIONNEMENT DU SOCIO-ECOSYSTEME DE L'ETANG DE BERRE -

APPROCHES EXPERIMENTALE ET IN SITU _____	261
5.1. Etudier la physiologie pour comprendre la dynamique <i>in situ</i> _____	263
5.2. Objectifs du chapitre _____	266
5.3. Résultats _____	267
5.3.1. Ingestion _____	267
5.3.1.1. Taux d'ingestion <i>in vitro</i> _____	268
5.3.1.2. Ingestion <i>in situ</i> _____	272
5.3.1.3. Temps de digestion des cténares en fonction de la température _____	276
5.3.1.4. Estimation du taux d'ingestion journalier _____	277
5.3.2. Respiration et excrétion _____	279
5.3.3. Physiologie d' <i>Aurelia</i> spp. _____	280
5.3.4. Bilan métabolique des gélatineux de l'étang de Berre _____	281
5.3.5. Caractérisation du réseau trophique planctonique de l'étang de Berre _____	282
5.4. Discussion _____	288
5.4.1. Les facteurs modulant sur la physiologie de <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	288
5.4.2. Les interactions entre réseau trophique planctonique et les cténares dans l'étang de Berre _____	290
5.4.2.1. Mécanismes de prédation de <i>Mnemiopsis leidyi</i> _____	293
5.4.2.2. Compétition trophique entre cnidaires et cténares _____	295
5.4.2.3. Architecture du réseau trophique planctonique par l'analyse isotopique _____	296
5.5. Résumé du chapitre _____	303

<b>CHAPITRE 6   CONCLUSION GENERALE</b>	<b>305</b>
6.1. L'interdisciplinarité dans l'étude des espèces invasives	308
6.2. <i>Mnemiopsis leidyi</i> et les lagunes : état des lieux de l'impact	311
6.2.1. Quels facteurs contrôlent la population de <i>M. leidyi</i> ?	311
6.2.2. Quel est le succès de l'invasion de <i>M. leidyi</i> dans l'étang de Berre ?	313
6.2.3. L'impact de <i>M. leidyi</i> sur le socio-écosystème de l'étang de Berre	315
6.2.4. L'invasion de <i>M. leidyi</i> et les efforts de réhabilitation	316
6.3. Quel avenir pour <i>Mnemiopsis leidyi</i> dans l'étang de Berre ?	319
6.4. Perspectives	320
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>323</b>
<b>COMMUNICATION, POSTERS, PUBLICATIONS ET PRESSE</b>	<b>351</b>
Communications scientifiques	353
Posters scientifiques	354
Publications scientifiques	358
Presse et télévision	370
Événements grand public	377
<b>ANNEXES</b>	<b>379</b>
Annexe 1   Biométrie du zooplancton : formules de conversion tirées de la littérature	381
Annexe 2   Courantologie de l'étang de Berre utilisée dans le modèle Ichthyop	382
<b>RESUME / ABSTRACT</b>	<b>386</b>





# Chapitre 1 | Introduction générale



Photographie de couverture | Coucher de soleil sur la ville de Berre l'Etang © Bruno Belloni.

# 1

## Introduction générale

### 1.1. Les interactions entre l'être humain et la Nature

La *Nature* se définit d'après Del Vecchio (1961) comme « l'ensemble des phénomènes ou faits physiques qui s'étendent indéfiniment dans l'espace et dans le temps et qui sont liés entre eux par la relation de cause à effet ». La relation entre l'humain et la nature / l'environnement est un sujet vaste qui implique selon Arsenne (2007) les notions de mythes, de traditions, de religions, de philosophie, de cultures et de systèmes politiques et économiques. L'*environnement* est défini par Cooper & Carling (1999) comme une entité où l'être humain y puise les ressources. L'humain et l'environnement ne peuvent être dissociés notamment par le fait que l'environnement lui-même a façonné l'histoire et l'évolution de l'être humain (Arsenne 2007). L'humain occupe une place privilégiée dans les récits historiques où les idées, les conquêtes, les inventions sont souvent mises en avant en dépit de l'environnement. Cette vision des historiens, philosophes et écrivains demeure influencée par une vision mécaniciste du monde mise en avant dans les travaux de Newton, Descartes ou Bacon (Capra 2004). En revanche, il est primordial de considérer la relation humain/nature où chaque entité aura des effets sur l'autre et réciproquement ; c'est le terme de « *socio-écosystème* ». Il désigne l'ensemble des rétroactions où les impacts des humains ont une influence sur les écosystèmes et où les réponses/fluctuations des écosystèmes influent sur les humaines (Fig. 1-1) (Redman et al. 2004, Liu et al. 2007a,b, Folke 2007).

La réciprocité de cette relation humain/nature existe depuis toujours : il y a 700 000 ans en Asie et en Amérique du Nord, de vastes étendues de forêts étaient brûlées et transformées en prairies par l'humain ; la disparition ou la désertification de la mégafaune ont été causées par la chasse intensive des grands animaux, par des pratiques agricoles intenses ou la domestication d'espèces sauvages. Ces exemples montrent qu'il existe une réelle coévolution entre l'humain et la nature (Marten 2001). La nature est aussi source de profusion de ressources pour l'être humain ; la fertilité des sols et la présence de gibier pour

l'alimentation ont permis l'implantation et le développement de grandes civilisations et donc d'une véritable pression anthropique sur la nature (Marten 2001). Finalement, d'après Arsenne (2007), l'augmentation de la diversité au sein même de l'espèce humaine (*Homo sapiens*) a provoqué une perte de biodiversité globale des systèmes naturels.

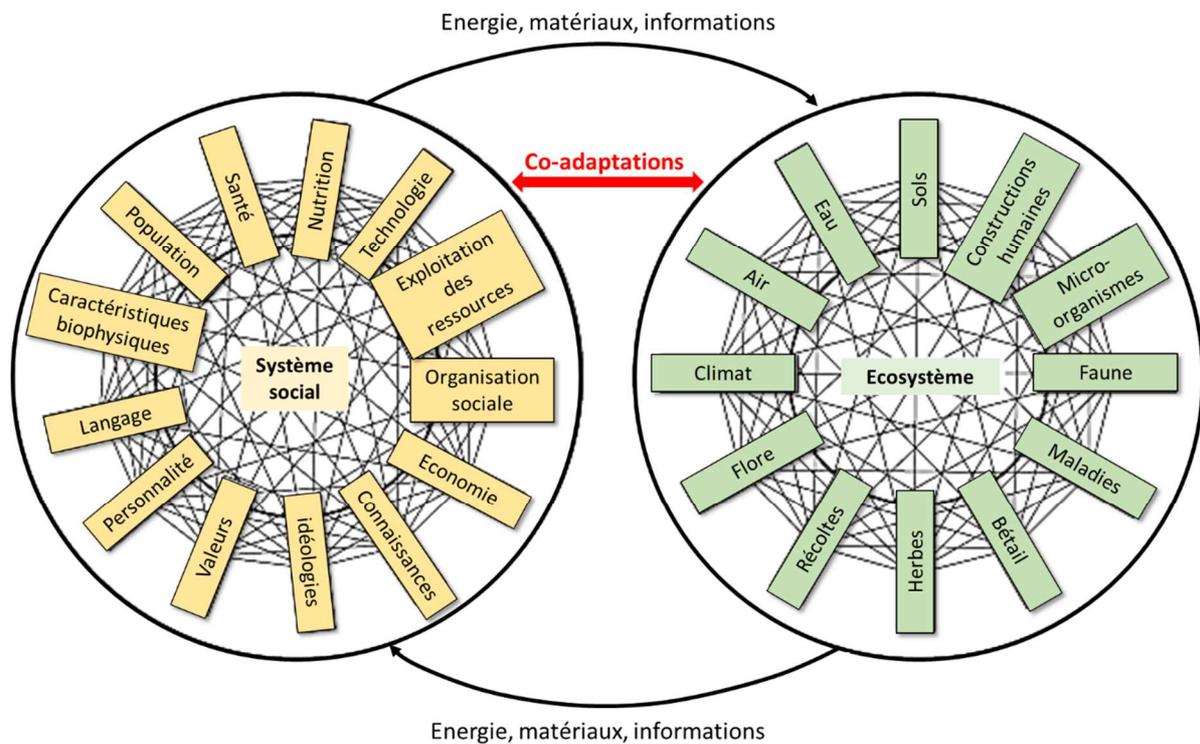


Figure 1-1. Interactions, coévolution et coadaptation entre le système social et l'écosystème. Repris et traduit de Marten (2001).

L'industrialisation et la modernité ont permis à l'espèce humaine de largement se développer et la nature est vue comme un outil indispensable à ce développement, comme une machine à produire, capable de résilience. Dans les années 1970, cette idéologie de la nature est mise en doute. La dissociation de l'humain et de son environnement ne peut être durable. De fait, la dégradation de l'environnement, la surexploitation des ressources causant leur épuisement, les crises naturelles, la pollution ne sont que quelques exemples de pressions anthropiques qui ont réciproquement des effets sur l'humain. Ainsi, l'humain est responsable de l'impact qu'il a sur les ressources naturelles et doit en assumer les responsabilités pour son maintien, pour les générations futures ou ne serait-ce que pour le respect de la nature (Arsenne 2007). La fin du 19<sup>ème</sup> siècle et le début du 20<sup>ème</sup> sont marqués par de grandes découvertes scientifiques déstructurant les mythes (i.e. le Soleil tourne autour de la Terre,

l'univers est vu comme une horloge, etc.) et où l'univers est défini comme un réseau complexe d'interactions entre la physique, la biologie, la chimie donnant naissance au concept d'*écosystème* défini en 1935 par le botaniste anglais Sir Arthur Tansley. Durant cette période, le progrès industriel est en plein essor et se caractérise par l'entrée dans l'ère de l'énergie nucléaire et par les premiers vols dans l'espace où des clichés de la Terre au milieu de l'univers fascinent et sensibilisent le grand public. Cette même période est aussi caractérisée par la constatation des premiers effets négatifs de l'industrialisation : la pollution. C'est dans ce contexte d'accélération de la modernité que les premiers mouvements pour la préservation de l'environnement apparaissent : philosophes, scientifiques, écologistes se mobilisent et portent leurs voix pour lutter contre les impacts négatifs de l'humain sur la nature. La prise de conscience des dégâts provoqués par l'être humain se caractérise par la signature de plusieurs accords et convention pour limiter et réglementer la pollution et la surexploitation des ressources naturelles lors des Conférences de Stockholm (1972), de Nairobi (1982) ou de Rio (1992). Dans ce contexte, la notion d'*écologie* naît et met au même niveau le développement de l'être humain et toute forme de vie (Adams & Dyson 2003). A partir de ce constat, les activités humaines sont jugées responsables de la dégradation de la nature.

Cette prise de conscience nécessite des transformations majeures des politiques économiques, industrielles et idéologiques. Apparaît alors le terme de *durabilité* mêlant les solutions réconciliant développement économique et préservation des ressources naturelles. En 1983, la Commission Mondiale sur l'Environnement et le Développement a pour mission de concilier développement économique et préservation de l'environnement. Dans son rapport *Notre Avenir Commun* publié en 1987, cette commission définit le terme de *développement durable* comme suit : « ... *development which meets the needs of the present without sacrificing the ability of future generations to meet their needs* ». Cette définition est jugée non opérationnelle d'après Dresner (2002) puisqu'elle renvoie plutôt à la croissance économique pour les industriels en opposition aux écologistes et scientifiques qui retiennent le terme « *durable* ».

A partir de ces prises de consciences, le 21<sup>ème</sup> siècle constitue une période de transition où l'industrialisation et les pratiques humaines sont repensées en faveur de la préservation de l'environnement. En revanche, l'être humain exerce encore une pression forte sur les environnements terrestre (déforestation, urbanisation, etc.) et marin (surpêche, pollution,

réchauffement climatique, artificialisation des côtes, introductions et invasions biologiques) modifiant profondément leur structure et leurs fonctionnements (GIEC 2018, Gougie 2018). Malgré une volonté d'amélioration et de préservation de l'environnement, l'héritage d'impacts anthropiques passés est encore bel et bien présent. C'est le cas notamment du phénomène d'invasions biologiques. Les introductions volontaires (huitre portugaise, moule japonaise, palourde, carpe, coquelicot, etc.) ou accidentelles (frelon asiatique, moustique tigre, cténaires, crépidule, etc.) d'espèces par l'être humain sont dans la plupart des cas des phénomènes irréversibles qui peuvent, dans le cas des espèces invasives, constituer d'importants impacts environnementaux.

## 1.2. Les invasions biologiques

### 1.2.1. Définitions et vecteurs d'introductions

Les termes d'*espèce exotique* (Green 1997), espèce non-indigène (Mack et al. 2000, Pimentel et al. 2000, Kolar & Lodge 2001), ou d'*alien* (Crawley et al. 1996) désignent une espèce qui est arrivée dans une nouvelle région sans continuité géographique avec son aire de répartition d'origine (Ruiz & Ballantine 2004, Boudouresque & Verlaque 2012). Cette arrivée peut être liée à une introduction naturelle ou liée à l'activité humaine. Une *espèce introduite* (Lonsdale 1994) est une espèce non-indigène qui peut, soit se naturaliser, soit devenir invasive dans une nouvelle zone (Eno et al. 1997, Richardson et al. 2000, Boudouresque 2012, Boudouresque & Verlaque 2012). Elle est donc capable de survivre et de se reproduire pour maintenir sa population. Une *espèce invasive* a la particularité d'être non-indigène introduite mais présente aussi des problèmes écologiques et/ou socio-économiques du fait de sa forte abondance (Simberloff 1998, Simberloff 2003, Zenetos et al. 2010, Boudouresque & Verlaque 2012, Simberloff 2013).

L'introduction d'une espèce s'effectue d'une région donneuse (généralement l'aire d'origine) vers une région receveuse via des corridors et des vecteurs (Fig. 1-2A). Les corridors correspondant à une multitude de facteurs vont permettre ou non à l'espèce candidate de survivre dans la région receveuse (météorologie, températures létales des larves/adultes transportés, conditions environnementales et trophiques de la région receveuse, etc.). Le

succès de l'introduction de l'espèce candidate ne sera effectif que lorsque tous les paramètres optimaux pour cette espèce seront réunis (Carlton 1996).

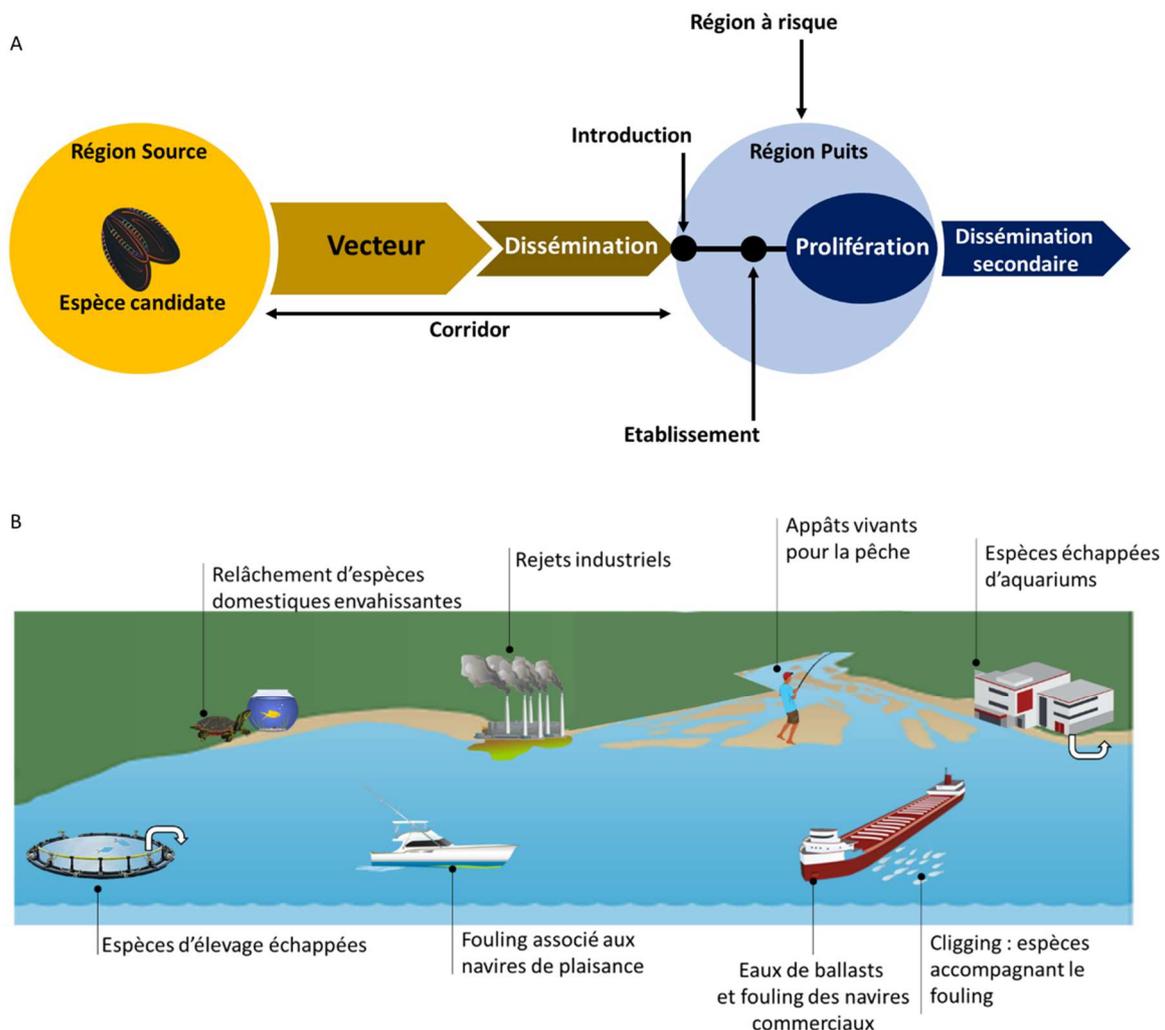


Figure 1-2. Schéma (A) des différentes phases d'introduction d'une espèce et (B) schéma des principaux vecteurs d'introduction en milieu marin.

Dans la plupart des cas les espèces introduites sont dites clandestines, c'est-à-dire qu'elles sont transportées par accident. Il existe en milieu marin une multitude de vecteurs d'introductions : introduction par évasion d'élevages (aquaculture, aquariums) ou encore par le fouling (Fig. 1-2B). Dans le cas du plancton, le principal vecteur d'introduction est le transport d'eau de ballasts des navires commerciaux lorsque ceux-ci naviguent sans cargaison pour se lester. Bright (1998) a estimé qu'un navire pouvait transporter jusqu'à 200 000 t d'eau de mer par voyage. Plus de 4 Gt d'eau de mer sont transportés à travers le monde chaque

année (Endresen et al. 2003, Endresen et al. 2004, GloBallast 2017). Le transport de nombreuses espèces planctoniques côtières est donc très important.

Les invasions biologiques liées aux transferts biologiques ont contribué aux dérèglements écologique et socio-économique (Bax et al. 2003). En Méditerranée, plus d'un millier d'espèces introduites sont recensées (Zenetos et al. 2010). Leur nombre augmente de manière exponentielle depuis le début du 20<sup>ème</sup> siècle (Boudouresque et al. 2005, Katsanevakis et al. 2009, Zenetos et al. 2009, Boudouresque & Verlaque 2010).

D'après Dobler (2002), 56 % des navires entrant en Méditerranée proviennent de l'Europe du Nord ; 8,5 % d'Atlantique central ; 11,1 % des côtes atlantiques américaines ; 11,3 % de l'Océan Indien et 8,4 % d'Asie (Fig. 1-3) soit un total de 27 138 navires de commerce en 2002 (Dobler 2002, Gipouloux 2012).

Ces transferts et invasions biologiques seraient favorisés par le non-respect de la législation en vigueur relative à la gestion des eaux de ballasts. Dans le but d'une gestion plus contrôlée des introductions d'espèces, l'Organisation Maritime Internationale (OMI) a adopté en 2004 la « *Convention internationale pour la gestion des eaux de ballast* », entrée en vigueur en septembre 2017. L'OMI estimait à 7 000 le nombre d'espèce transportées par jour par les navires de commerces dans le monde. De plus, en Europe, le coût lié aux introductions d'espèces est estimé à 2,2 milliards par an (Otero et al. 2013).

Les enjeux socio-écologiques de ces processus de prolifération sont exacerbés et/ou complexifiés dans les espaces littoraux. Comme le souligne abondamment la littérature, le littoral en tant qu'interface entre terre et mer se caractérise par de fortes pressions anthropiques (urbanisation, croissance démographique, activités économiques et tout particulièrement touristique, etc.) exercées sur des milieux à forts enjeux écologiques (biodiversité, endémisme, dynamique des populations et de leurs habitats, etc.). De plus, le caractère marin et sous-marin d'une partie des espèces littorales rend plus incertaine et irrégulière la visibilité de leurs proliférations par les acteurs sociaux d'une part et d'autre part plus difficile la gestion, voire le contrôle, de ce processus. Enfin ces processus de prolifération nécessitent la prise en compte de différentes temporalité (saisonnalité, irrégularité et pluralité des échelles de temps), mais aussi de différentes échelles spatiales (du micro-scalaire à l'échelle régionale) (Claeys et al. 2017).

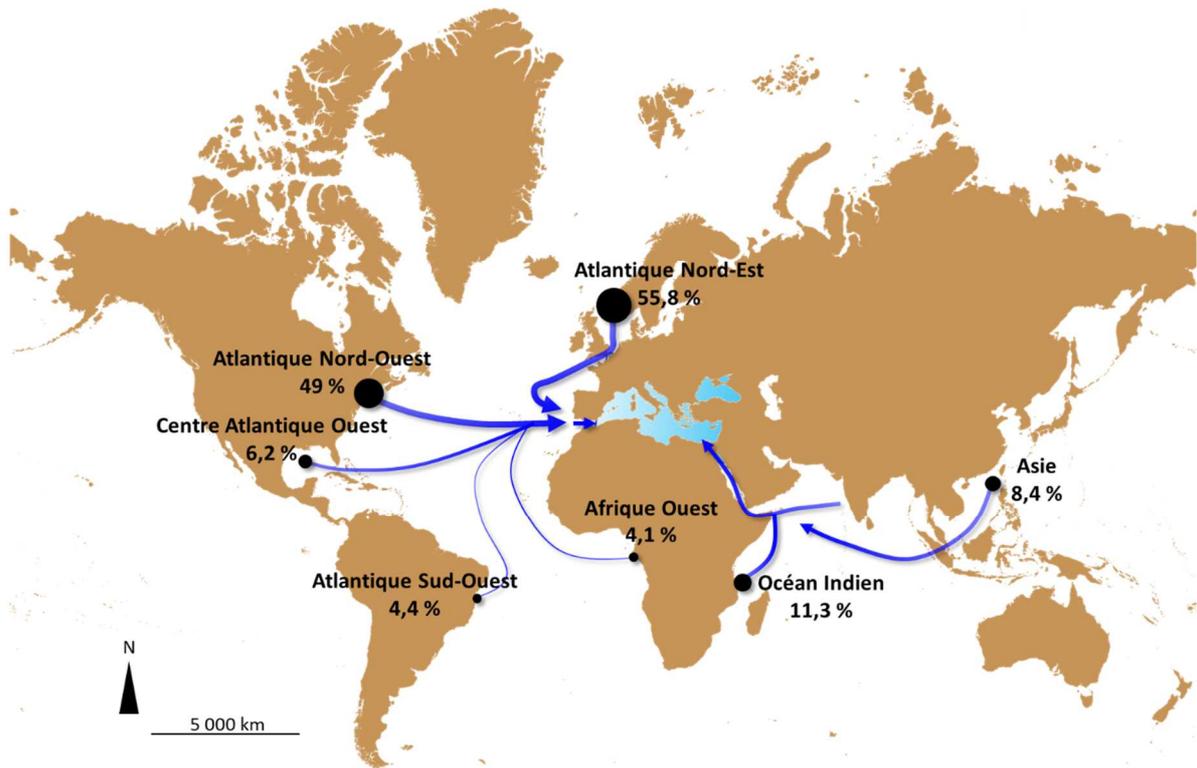


Figure 1-3. Origine et proportion des bateaux commerciaux qui entrent en Méditerranée. Repris et modifié de Dobler (2002).

### 1.2.2. La cinétique d'une espèce introduite

Le succès d'introduction d'une espèce exotique dans une nouvelle aire peut résulter d'un événement répété : il faut donc plusieurs introductions d'une espèce donnée pour que celle-ci puisse s'installer (Kolar & Lodge 2001, Sakai et al. 2001, Ruiz 2002). La cinétique d'introduction d'une espèce s'effectue par phases, la première étant l'introduction de l'espèce (Fig. 1-4).

Il est important de noter que la phase de naturalisation qui suit l'introduction peut être plus ou moins rapide. À la suite de la phase d'expansion où l'espèce occupe toute l'aire grâce à l'augmentation de son abondance ; résulte une phase de persistance de l'espèce dans l'écosystème qui évolue selon deux théories (Mollison 1986, Boudouresque 1999, Wonham et al. 2000, Boudouresque & Verlaque 2012) :

- Soit la cinétique d'introduction suit le modèle **Boom and bust**. L'espèce n'arrive pas à s'adapter durablement (contrôle par un prédateur indigène, parasitisme, faible diversité

génétique, consanguinité) aux conditions environnementales de la nouvelle zone. Dans ce cas, la phase d'expansion se termine en une régression naturelle de l'espèce introduite.

- Dans le cas du modèle *Fluctuations naturelles*, l'abondance de l'espèce invasive tend à atteindre un plateau, se stabiliser et fluctuer au cours du temps.

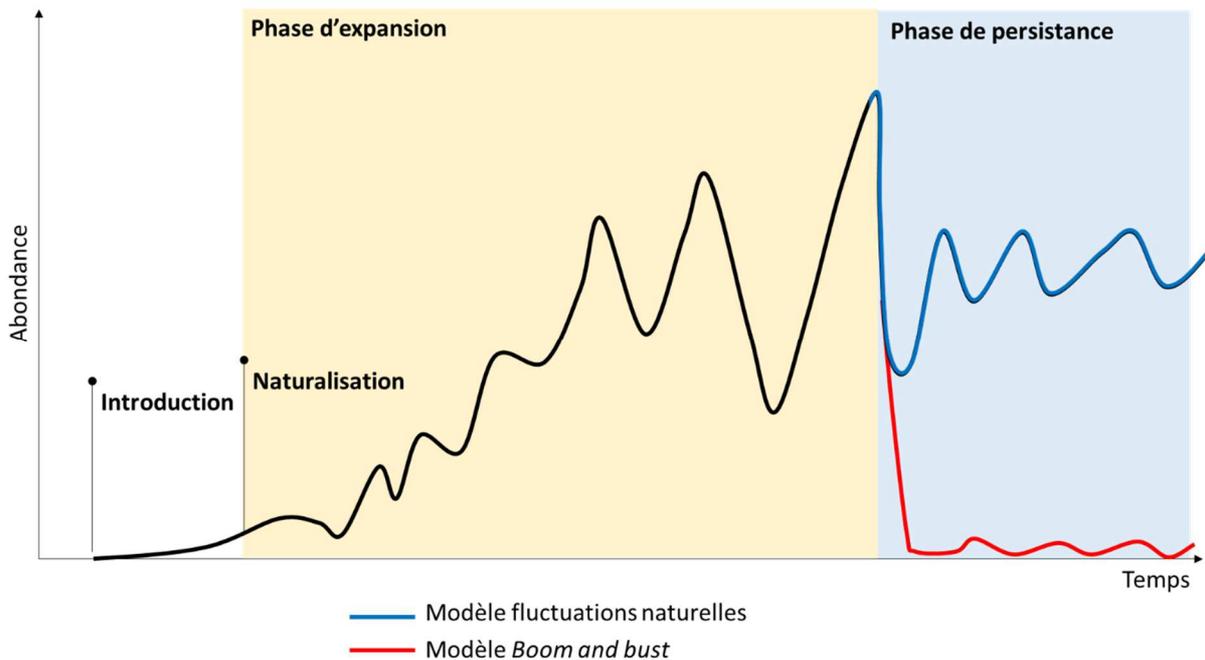


Figure 1-4. Modèles de cinétique d'une espèce introduite modifié de Boudouresque (1999) et Boudouresque & Verlaque (2012).

### 1.2.3. Les invasions biologiques par le zooplancton gélatineux en Méditerranée

Le zooplancton regroupe les animaux flottants et dérivant passivement au gré des courants. En relation avec leur aspect et la consistance de leur corps, une partie du zooplancton est qualifiée de « gélatineux » et sont composés de 95 % à 98 % d'eau (Clarke et al. 1992). De nombreuses études ont prouvé une augmentation croissante de l'abondance et un élargissement important des aires de répartition du zooplancton gélatineux dans le monde (Mills 2001, Purcell et al. 2007 et références incluses). En Méditerranéen, les proliférations de *Pelagia noctiluca*, ne se produisant habituellement que tous les 12 ans avant 1998, deviennent de plus en plus fréquentes à partir du début des années 2000 (Daly Yahia

et al. 2010). D'origines tout ou partie anthropiques, ces proliférations ont des conséquences sur les activités humaines. Les proliférations du zooplancton gélatineux peuvent être la conséquence de perturbations causées par l'humain : eutrophisation, surpêche, pollution sont des pressions favorisant les proliférations de gélatineux (Parsons & Lalli 2002, Richardson et al. 2009). L'expansion géographique de nombreuses espèces est également l'une des conséquences de la mondialisation et de l'intensification du trafic maritime international. En retour, ces proliférations de gélatineux impactent certaines activités humaines comme par exemple la pêche industrielle ou artisanale, le tourisme (Ivanov & Beverton 1985, Bright 1998, Knowler & Barbier 2000, Gucu 2002, Bax et al. 2003, Graham et al. 2003, Knowler 2005, Finenko et al. 2006, Galil 2007, Purcell et al. 2007, Nakar 2011, Brotz et al. 2012). Dans un contexte où la fréquence des proliférations semble augmenter, la gêne occasionnée a modifié le discours des acteurs sociaux sur le rôle des gélatineux dans le fonctionnement des océans (Graham et al. 2014). En effet, ces organismes gélatineux sont généralement considérés comme une source de perturbation pour les êtres humains. La prolifération de gélatineux est donc un bel exemple pour illustrer les relations Homme/Milieu.

Certaines espèces animales peuvent créer chez l'humain des sentiments variés pouvant être regroupés en trois catégories : « *sans peur* » ; « *féroces* » ou « *dégoûtants* » (Davey et al. 1998). Les *méduses* font partie des organismes « *dégoûtants* » même si l'interprétation du dégoût peut être différente d'une culture à l'autre. Dans l'étude réalisée par Graham et al. (2014), les personnes interrogées considéraient majoritairement les gélatineux comme « *nuisibles* » pour l'humain. Dans le dictionnaire Larousse le mot « *nuisible* » est ainsi défini : « *se dit d'une espèce animale dont la présence cause des dommages* ». La notion de nuisible et son pendant la notion d'*utile* ont cependant depuis quelques années fait l'objet de débats taxinomiques révélateurs de controverses sociotechniques et de changements socioculturels (Micoud 1993) auxquels les gélatineux étudiés dans ce travail de thèse n'échappent pas.

La notion d'« *invasion* » est véhiculée par la société comme étant négative, mais « *une invasion correspond seulement à l'élargissement de l'aire géographique de répartition d'une espèce* » (Marsal 2002). Une invasion biologique correspond aussi à une augmentation de la densité/biomasse d'une espèce donnée qui devient dominante dans le milieu (Richardson et al. 2000, Davis & Thompson 2000, Colautti & MacIsaac 2004, Richardson & Pysek 2004,

Valéry et al. 2008). Cette notion d'invasion biologique renvoie à l'image des dérèglements subis par l'environnement (Brown & Sax 2005, Rémy & Beck 2008). De fait, une espèce invasive ou proliférante est actuellement considérée comme étant nuisible.

En Méditerranée, plus d'un millier d'espèces marines sont considérées comme introduites (Zenetos et al. 2010) et leur nombre augmente de manière exponentielle depuis le début du 20<sup>ème</sup> siècle (Katsanevakis et al. 2009, Boudouresque & Verlaque 2010, Zenetos et al. 2010). En Méditerranée, plusieurs vecteurs d'introduction d'espèces existent. L'ouverture du canal de Suez entre les mers Rouge et Méditerranée a permis l'entrée dans le bassin méditerranéen oriental d'espèces lessepsiennes (26 espèces lessepsiennes observées en Méditerranée en 2000 ; Boudouresque & Verlaque 2012). Grâce à ce canal, la Mer Méditerranée est une route maritime courte pour le commerce maritime mondial qui relie l'Amérique à l'Asie induisant un fort trafic maritime susceptible d'introduire des espèces (eaux de ballasts, fouling). L'aquaculture et la conchyliculture constituent des vecteurs efficaces d'introductions d'espèces accompagnant les poissons et autres mollusques (33 espèces introduites en 2000 ; Boudouresque & Verlaque 2012).

La majorité des espèces introduites ne présente pas de menace directe pour l'humain, 86 espèces sont considérées comme ayant un impact socio-écologique fort (Katsanevakis et al. 2014), tout particulièrement en zone côtière, zone la plus étudiée (Fig. 1-5).

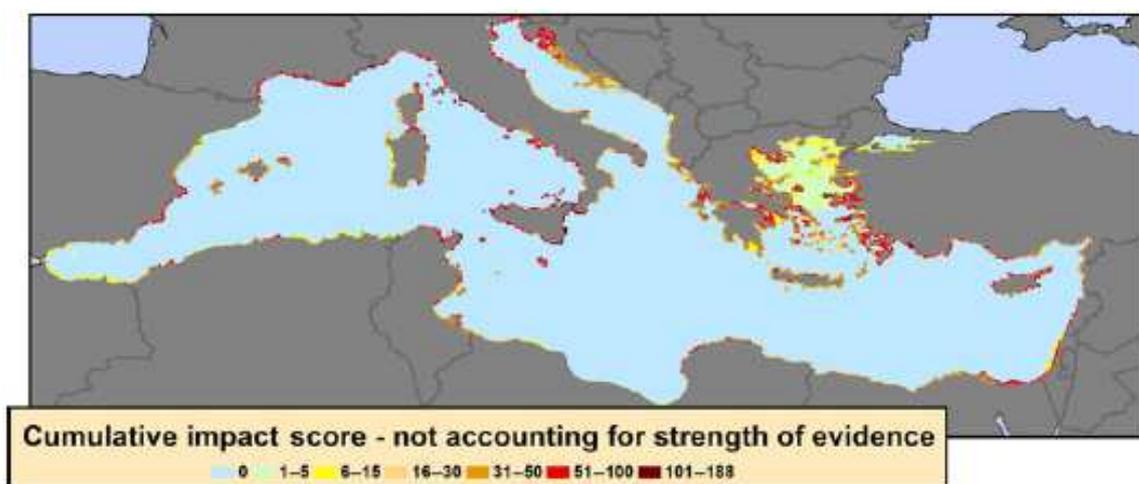


Figure 1-5. Carte de la distribution de l'impact cumulé des espèces marines invasives en Méditerranée. Extrait de Katsanevakis et al. (2014).

Du fait de leur attractivité (tourisme, commerce, agriculture, pêche), les milieux côtiers sont les plus impactés par les pressions humaines. De fait, certains compartiments marins plus compétitifs se développent, c'est le cas du zooplancton gélatineux (Re et al. 2014, Halpern et al. 2015, Gibbs et al. 2017, Visbeck 2018).

En Méditerranée 8 espèces de gélatineux sont exotiques. Cinq espèces de cnidaires sont entrées en Méditerranée via le canal de Suez (*Phyllorhiza punctata*, *Cassiopea andromeda*, *Carybdea marsupialis*, *Marivagia stellata*, *Rhopilema nomadica*), tandis que *Gonionemus vertens* a certainement été introduite sous forme polype avec les mollusques pour la conchyliculture. Le cténaire *Mnemiopsis leidyi* a été transporté dans les eaux de ballast des navires de commerce et *Beroe ovata* a été introduit accidentellement en Mer Noire (Bordehore et al. 2014, Brotz & Pauly 2016). L'impact de ces espèces exotiques de gélatineux sur l'environnement et sur les activités humaines est relativement peu documenté. Katsanevakis et al. (2014) ont fait un état des lieux de l'impact pour certaines d'entre elles en Europe :

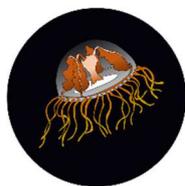


Les proliférations de *Phyllorhiza punctata* ont de graves répercussions sur les pêches, les populations de poissons et le fonctionnement de l'écosystème du Golfe du Mexique (Graham et al. 2003, Graham et Bayha 2008). Lors d'importants pullulements, cette espèce crée une forte pression de prédation sur les œufs de poissons et sur le zooplancton (Graham et al. 2003, Johnson et al. 2005). Cette espèce est présente en Méditerranée orientale (Galil et al. 1990, Çevik et al. 2011) et occidentale (Boero et al. 2009, Deidun et al. 2017), et aucun impact n'a encore été rapporté.



Depuis le milieu des années 1980, les pullulements du cnidaire urticant *Rhopilema nomadica* sont apparus le long de la côte du Levant (Proche-Orient), sur plus de 100 km (Rilov & Galil 2009). Proches des côtes, ces pullulements nuisent au tourisme et créent une véritable gêne à la baignade (Yoffe & Baruchin 2004) mais colmatent aussi les circuits de refroidissement des installations industrielles qui pompent de l'eau en mer. De plus, les pullulements de *R. nomadica* ont fortement impacté le chalutage côtier et la pêche au filet en Israël, la présence de cette espèce

urticante a provoqué un engorgement des filets, une mutilation des prises et une incapacité pour les pêcheurs de trier les prises (Rilov & Galil 2009).



Les piqûres de *Gonionemus vertens* sont très douloureuses. Dans ses zones d'origine comme en Russie, elle provoque un syndrome allergique sévère à certaines périodes de l'année (Yakovlevlev & Vaskovsky 1993). Cependant, en Europe, l'impact de cette espèce est peu documenté mais pourrait être important que la baignade (Marchessaux et al. 2017).



*Mnemiopsis leidyi* a affecté les stocks de nombreux poissons commerciaux, en particulier l'anchois, le chinchard et la sardine (Shiganova et al. 2001). L'invasion de *M. leidyi* en mer Noire est l'une des invasions les plus dramatiques sur le fonctionnement des écosystèmes (Kideys 2002).



*Beroe ovata* est le prédateur spécifique du cténaire envahissant *Mnemiopsis leidyi* dans sa zone d'origine (Bishop 1972). En mer, il y a donc un impact positif de *B. ovata* sur les écosystèmes négativement affectés par *M. leidyi*, puisque la densité et la biomasse du mésozooplancton et sa diversité d'espèces ont fortement augmenté en mer Noire après l'apparition de *B. ovata*, et étaient similaires aux valeurs observées avant l'invasion de *M. leidyi* (Shiganova et al. 2001, Finenko et al. 2003). Son apparition a conduit à un rétablissement partiel de la structure du réseau trophique planctonique dans la mer Noire. *Beroe ovata* ne semble pas avoir d'impact négatif direct sur le mésozooplancton ou sur les espèces de gélatineux endémiques (*Aurelia aurita* et *Pleurobrachia pileus*) (Shiganova et al. 2001).

#### 1.2.4. *Mnemiopsis leidyi* : un cténaire invasif

Les cténaires (du grec *ktenos*, « peigne ») sont des organismes gélatineux regroupant 200 espèces toutes marines (WORMS 2019) principalement holoplanctoniques – dont le cycle de vie complet s'effectue à l'état planctonique – se déplaçant en utilisant 8 rangées de cils. Trois formes sont principalement rencontrées : pélagiques ovoïdes (principalement les ordres

des Beroida, Cydippida, Lobata), pélagiques rubanées (ordre des Cestida, *Cestum veneris*) et benthiques (ordre des Platyctenida). Elles sont toutes hermaphrodites et capables d'autofécondation. Les œufs fertilisés de manière externe se développent en larves planctoniques dites larves cydippides qui graduellement adopteront la forme adulte (Baker & Reeve 1974, Hernandez-Nicaise 1984, 1991, Kremer 1994, Ruppert et al. 2004, Rapoza et al. 2005, Gershwin et al. 2014). Les taux de reproduction et de croissance des cténaïres dépendent des facteurs environnementaux (température et salinité) mais aussi de la quantité de nourriture disponible (Kremer 1994).

*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 est un cténaïre (classe des Tentaculata, ordre des Lobata) endémique des côtes atlantiques américaines : côtes Amérique du Sud, Golfe du Mexique et baie de Chesapeake (Fig. 1-6) (Purcell et al. 2001b, Mianzan et al. 2010, Costello et al. 2012) et qui colonise principalement les estuaires, les lagunes ou les mers intérieures (Purcell et al. 2001b).

Les zones envahies par *M. leidyi* sont généralement soumises aux pressions anthropiques comme l'eutrophisation ou la surpêche, ces derniers favorisant le succès de *M. leidyi* (Bilio & Niermann 2004, Daskalov et al. 2007). *Mnemiopsis leidyi* a été récemment classé parmi les 100 espèces marines les plus invasives au monde (Lowe et al. 2007).

Certainement transporté depuis le golfe du Mexique dans les eaux de ballasts de navires de commerce *Mnemiopsis leidyi* est apparu en Mer Noire en 1982 (Fig. 1-7) (Vinogradov et al. 1989, Reusch et al. 2010, Bolte et al. 2013, Ghabooli et al. 2013). Il s'est depuis répandu en Mer Caspienne (Vinogradov et al. 1995), en Mer de Marmara (Studennikina et al. 1991) et en Méditerranée (Mer Egée, Galil et al. 2009 ; Mer Adriatique, Shiganova & Malej 2009 ; Bassin nord-occidental, Boero et al. 2009, Fuentes et al. 2010, Bolte et al. 2013, Ghabooli et al. 2013) en suivant la circulation hydrodynamique ou par transport maritime à nouveau. Plus récemment, une seconde vague d'invasion a été observée dans le Nord de l'Europe, en 2005 en Norvège et en Mer Baltique (Javidpour et al. 2006, Oliveira 2007, Javidpour 2008). Les organismes proviendraient dans ce cas de la côte Est des Etats-Unis (Baie de Chesapeake) (Reusch et al. 2010) alors que les populations méditerranéennes seraient originaires du Mexique.



Figure 1-6. Carte de répartition de *Mnemiopsis leidyi*. Points bleus : aires d'origine ; points rouges : zones d'introductions.

Sur les côtes méditerranéennes françaises, *M. leidyi* a été identifié pour la première fois dans l'étang de Berre (Fig. 1-8) en 2005. Cependant, Pascal Contournet (com. pers.) indique lors de notre étude en avoir observé en Camargue dès 1996. *Mnemiopsis* est présent de façon épisodique dans les étangs de Le Grec et Salses-Leucate en 2009/2010, de Bages-Sigean et dans l'étang de Biguglia (Corse). Enfin, d'autres observations ont été faites dans l'étang de Villepey (Fréjus) en 2011 (Julien Caucat, com.pers.) et dans la baie de Villefranche-sur-Mer.

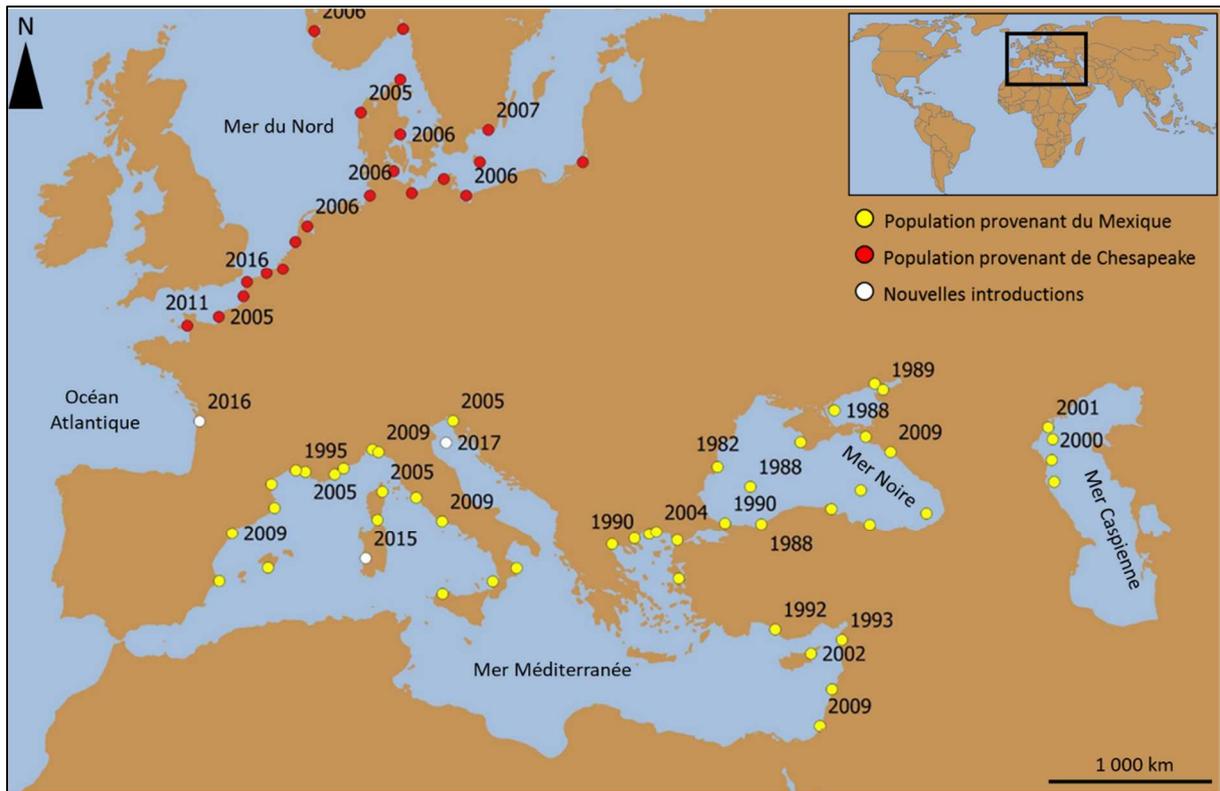


Figure 1-7. Carte de répartition des zones d'introduction de *Mnemiopsis leidyi* en Europe.



Figure 1-8. Distribution de *Mnemiopsis leidyi* sur les côtes Méditerranéennes françaises.

*Mnemiopsis leidyi* est arrivé en Mer Noire à un moment où les stocks d'anchois et de sardines avaient été fortement réduits par la surpêche (Zaitsev 1992, Kideys 1994, Shiganova & Bulgakova 2000, Daskalov 2002, Gucu 2002, Daskalov et al. 2007). La forte compétition trophique entre *Mnemiopsis* et les petits pélagiques a aggravé la situation en défaveur des poissons qui ont vu aussi leur population impactée par la pression exercée par le cténaire sur leurs œufs et larves principalement (Vinogradov 1990, Zaika 1992). L'impact économique de la prolifération de *Mnemiopsis* est estimé entre 250 millions et 500 millions de dollars de perte par an en mer Noire et 30 à 40 millions de dollars dans la mer d'Azov (GESAMP 1997, Roohi et al. 2011, Galil 2012).

### 1.2.5. Le cténaire *Mnemiopsis leidyi* peut-il être considéré comme un traceur des activités humaines ?

En Méditerranée, le trafic maritime commercial montre des densités importantes entre la Mer Noire, la Grèce, l'Italie (Mer Adriatique), la France et l'Espagne (Fig. 1-9).

La Mer Méditerranée regroupe 20 à 25 % du trafic mondial (Frémont 2008). Il existe deux routes principales en Méditerranée (Fig. 1-10).

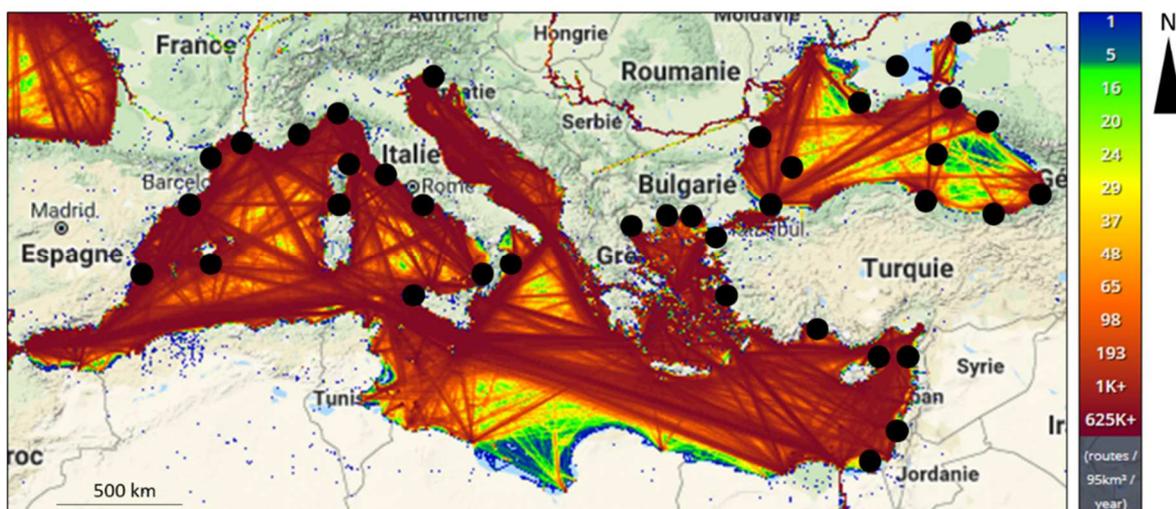


Figure 1-9. Densité du trafic maritime commercial en Europe en 2017. Repris de [www.marinetraffic.com](http://www.marinetraffic.com) (consulté le 5 juin 2018). ● : zones de présence de *Mnemiopsis leidyi*.

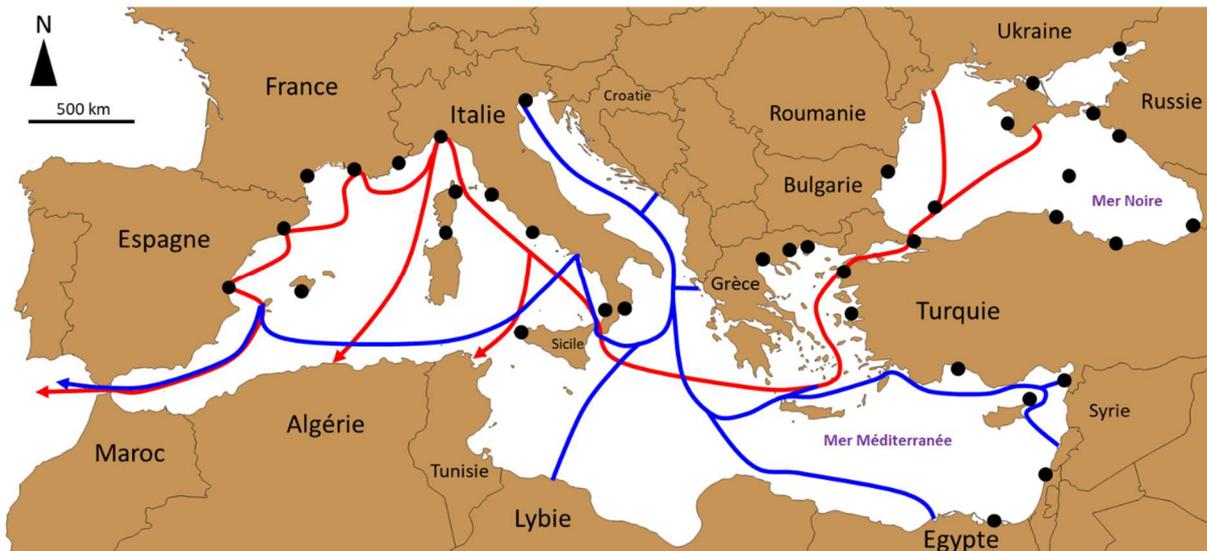


Figure 1-10. Deux principales routes maritimes en Méditerranée. Représenté à partir de Frémont (2008) et Kostianoy & Carpenter (2018). ● : zones de présence de *Mnemiopsis leidyi*. Ligne rouge : route du pétrole ; ligne bleue : route conteneurs.

La première route relie le canal de Suez aux pays Nord orientaux de la Méditerranée (Syrie, Turquie, Grèce, Est Italie) mais également la Lybie, la Tunisie, et l'Espagne. La seconde route maritime principalement empruntée par les pétroliers relie la Mer Noire à l'Ouest de l'Europe (Italie, France, Espagne) mais aussi l'Afrique du Nord (Algérie, Tunisie). Les navires empruntant cette route transportent du pétrole provenant de la Russie (Frémont 2008). Ces deux routes maritimes empruntent le détroit de Gibraltar pour relier l'Amérique et l'Europe du Nord. Les zones (Grèce, Italie, France, Espagne) envahies par *Mnemiopsis leidyi* coïncident avec le tracé de la route maritime Mer Noire – Europe (Fig. 1-9 ; Fig. 1-10). De fait, il existe bien une corrélation entre le transport des cténaires via les eaux de ballasts des pétroliers et les zones envahies.

*Mnemiopsis leidyi* a été introduite en Mer Noire où la surpêche avait fortement réduit les stocks d'anchois et de sardines. *Mnemiopsis leidyi* a contribué à l'abaissement des stocks de ces espèces commerciales (Gucu 2002) : la forte compétitivité pour la ressource et la pression de prédation de *Mnemiopsis leidyi* sur les œufs et larves de téléostéens a contribué à l'effondrement des stocks (Vinogradov 1990, Zaika 1992). L'impact socio-économique sur la pêche est estimé entre 250 et 500 millions de dollars de perte par an (Roohi et al. 2011, Galil 2012). Il est intéressant de relever aussi que l'introduction d'une espèce peut créer un effet positif sur le milieu. Il est intéressant de relever aussi que l'introduction d'une espèce peut avoir un effet positif sur le milieu. En Mer Noire l'introduction accidentelle via les eaux

de ballast en 1997 du cténaire *Beroe ovata*, prédateur spécifique d'un autre cténaire invasif *Mnemiopsis leidyi*, a permis de contrôler la population de ce dernier, mais pas son extinction comme initialement prévu (Konsulov & Kamburska 1998). De fait, le contrôle de la population de *M. leidyi* a permis de réduire la pression qu'il exerçait sur la communauté zooplanctonique et les larves de poissons permettant ainsi le rétablissement des populations de sardines et d'anchois et de fait a permis la reprise de l'activité de pêche professionnelle (Shiganova & Bulgakova 2000, Galil 2002, Shiganova et al. 2003).

### 1.2.6. Vers une gestion durable du milieu marin ?

La « *Convention internationale pour la gestion des eaux de ballast* », régleme la gestion des eaux de ballasts par les navires qui, depuis 2004 doivent s'assurer de renouveler 95 % du volume d'eau en haute mer afin d'éliminer tout organisme envahissant ou pathogène. Cette réglementation permettra de limiter les coûts liés aux introductions d'espèces terrestres ou aquatiques.

Concernant les espèces envahissantes, de nombreuses conventions internationales décrites par le *Ministères Français de la Transition Ecologique* (<https://www.ecologique-sp.ire.gouv.fr/especes-exotiques-envahissantes>) ont vu le jour :

- **Convention sur la diversité biologique** (article 8-h ; 2011) – **France** : « *empêche d'introduire, contrôle ou éradique les espèces exotiques qui menacent des écosystèmes, des habitats ou des espèces* ».
- **Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvage menacées d'extinction (CITES), Washington (1973)** – **Union Européenne** : contrôle du commerce d'espèces envahissantes.
- **Convention sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage (Bonn, 1983, traité internationale)** et **Convention sur les zones humides (Ramsar, 1994, France)** : contrôler les introductions d'espèces et s'engager à les contrôler ou les éliminer.

Malgré une réglementation pour la conservation de la biodiversité, les activités anthropiques créent une forte pression sur la nature. Dans le cas de l'étang de Berre, le passé

industriel mal ou peu géré a provoqué d'importantes modifications de l'environnement. Et pourtant, les impacts indirects de l'industrialisation des berges de l'étang de Berre (i.e. apports en nutriments, déchets, fumées d'usines, polluants) non gérables ont un avenir « *naturel* » dans la lagune ayant provoqué un abaissement de la diversité globale de la lagune.

## 1.3. Les héritages socio-environnementaux singuliers des étangs de Berre et du Vaccarès

### 1.3.1. L'étang de Berre : une lagune sous pression

#### 1.3.1.1. Le salinier, le pêcheur et l'industriel : un étang aux multiples visages

Isolé de la Mer Méditerranée, l'étang de Berre s'est formé il y a 7 000 ans à la suite de la transgression flandrienne par remplissage d'eau douce dû à l'érosion des collines calcaires alentours (Leveau & Provansal 1991, Roux 1991). Durant le réchauffement post-würmien, des marécages se forment au Sud-Ouest de l'étang créant des échanges intermittents entre la mer Méditerranée et l'étang de Berre (Roux 1991). Toutefois, l'envasement régulier du futur canal de Caronte isole le plan d'eau de la Méditerranée (Roux 1991). Le sénateur Marcus Fulvius Flaccus envoyé à Massilia en 125 avant J.C. par le sénat romain pour sauver Massalia des attaques des Ligures, Salyens et Voconces, vit tout l'intérêt de profiter de cette zone naturelle d'échanges avec la Méditerranée pour y faire creuser par la légion romaine un canal de 2 m de fond, le canal de Caronte. L'ouverture à la mer par les romains crée un abaissement du niveau d'eau global de l'étang, la formation d'eaux saumâtres et la possible création du cordon du Jaï (Berre / Bolmon) (Roux 1991, Pailhès 1992). La construction de ports sur les berges fit de l'étang de Berre un site stratégique pour les armées romaines. Autour de ces ports se construisent aussi de petits villages (Martigues, Saint-Chamas, et Berre l'Etang) à partir desquels les activités agricoles, viticoles et l'exploitation de sel à Berre l'Etang se sont développées (Leveau & Provansal 1991).

En 1191 les premières bourdigues sont aménagées entre l'étang de Berre et l'étang de Bolmon afin d'en piéger les poissons. Plus tard en 1435, trois nouvelles bourdigues sont creusées entre ces deux étangs. Ainsi, jusqu'à la fin du 18<sup>ème</sup> siècle, l'étang de Berre est largement tourné vers l'activité de pêche artisanale typique des pratiques utilisés dans les

lagunes méditerranéennes (Giovannoni 1995, Rey 1996). Cette pêche artisanale est organisée autour des ports de Martigues, Berre l'Étang et de Saint-Chamas. Construite sur trois îles, plus tard appelée la *Venise Provençale*, la ville de Martigues est l'une des villes emblématiques du pourtour de l'étang de Berre. Ces villes du pourtour de l'étang ont alors une réelle identité typique de la région provençale.

Au début du 19<sup>ème</sup> siècle, la fabrication de la soude, utilisée aussi bien dans l'industrie du savon de Marseille, du verre que du textile, se développe (Daumalin et al. 2003, Daumalin 2013). A partir de 1863, l'étang de Berre est vu pour l'industrie comme une véritable plateforme d'échanges maritimes. Au cours de la seconde moitié du 19<sup>ème</sup> siècle, alors premier port européen, Marseille traverse une crise économique majeure. Pour sauver le commerce marseillais, la loi du 24 octobre 1919 en vue de promouvoir les liens forts entre l'étang de Berre et le port autonome de Marseille est entrée en vigueur et, les échanges commerciaux par la mer se sont largement intensifiés avec une nécessité croissante de laisser entrer des navires de plus en plus gros. Ainsi, l'Etat français ordonna en 1925 l'agrandissement et le creusement à 9 mètres de profondeur du canal de Caronte.

Peu avant, « *le plus grand tunnel du monde aux portes de Marseille* » (*Le Petit Provençal, 18 juillet 1907*), long de 7 120 mètres est creusé par l'entreprise Léon Chagnaud entre 1907 et 1927 à travers la chaîne montagneuse de l'Estaque (entre l'Estaque et Marignane). La création du tunnel du Rove est entreprise pour garantir une continuité et une fluidité des échanges de marchandises entre le Rhône et la rade Nord de Marseille (Allix 1928). Cependant, en 1963, une partie du tunnel s'effondre sur 200 mètres de longueur supprimant jusqu'à aujourd'hui cette liaison directe Berre-Marseille. Les travaux de reconstruction du tunnel du Rove étant trop importants et coûteux, ce dernier n'a jamais été réouvert à la navigation (Masson 1916, Febvre 1929, Reverdy 1992).

A l'issue de la Première Guerre Mondiale, le recours aux ressources pétrolières a rapidement augmenté. L'Etat Français lance la création de nouvelles infrastructures. Les rives de l'étang de Berre sont choisies pour l'implantation de l'aéroport Marseille-Marignane (ouverture en 1922). La première guerre mondiale a contribué à révéler l'importante stratégie de l'accès aux ressources pétrolières. A ce titre, le gouvernement favorise la constitution de réserves pétrolières sur le territoire français. Dans ce contexte, de nombreuses raffineries voient le jour sur le pourtour de l'étang de Berre : Shell-Chimie en 1931, Lavéra en 1933 et à la Mède en 1935. S'en suit en 1966 l'aménagement de ports industriels dans le Golfe

de Fos, Port-de-Bouc à l'entrée du Canal de Caronte. Le développement de l'industrie pétrochimique crée un besoin de main d'œuvre que les seules populations locales ne peuvent fournir. Des recrutements extérieurs, en particulier dans d'autres régions françaises (principalement du Nord et de l'Est de la France) sont menés (Affandi 1993, Borruey 2006). Cette croissance économique et les flux migratoires vers le bassin de Berre ont entraîné une croissance démographique importante des villes de Martigues, de Berre l'Étang ou de Marignane. Le quotidien *Le Provençal* (23 mai 1972) rapporte que l'industrialisation de l'étang de Berre est alors vue au niveau national comme une réussite économique du pays.

Les années 1950/60 sont marquées en France par des politiques de développement de l'hydroélectricité. En 1955, la loi 55-6 commanditant un aménagement de la Durance entre les Alpes et la Provence entre en vigueur. Sa gestion est confiée à la société *Electricité De France (EDF)*. De fait, à partir de 1963, la construction du canal usinier de la Durance par *EDF* a permis d'acheminer les eaux de la Durance depuis le barrage d'Espinasses (dans le département des Hautes-Alpes) jusqu'à l'étang de Berre (Kiener & Longuemare 1969). Ce canal long de plusieurs centaines de kilomètres est en fait une succession de canaux et de barrages (Fig. 1-11).

La plus grande partie de la Durance coule dans le canal avec un débit de  $250 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ . À la suite de la ratification de la convention du 19 août 1966 définissant l'étang de Berre comme bassin de rétention, la dernière centrale hydroélectrique du réseau est installée et mise en service à Saint-Chamas. L'eau douce rejetée est chargée en nutriments et polluants via le lessivage des sols urbains et agricoles. L'implantation de cette centrale est vue comme un exploit d'ingénierie pour la région entière valorisant même son potentiel rôle dans la prévention des risques. Les aménagements réalisés pour le détournement de la Durance auraient permis « *de régulariser un réseau de rivières à caractère torrentiel et d'éviter les fréquents désastres dû aux inondations des terres* » (*Le Provençal*, 23 mai 1972). La centrale hydroélectrique *EDF* à Saint-Chamas déverse alors en moyenne dans l'étang de Berre  $3,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \text{ a}^{-1}$  d'eau douce (3,7 fois le volume de l'étang) et 520 000 tonnes de limons par an.

## Légende

-  Etat Major
  -  Canal EDF
  -  Galeries, conduites
  -  Barrages
  -  Vanne point triple (restitution)
  -  Prises d'eau
  -  Centrales du Groupe d'Exploitation Hydraulique DURANCE-VERDON (GEH)
  -  Centrales du Groupe d'Exploitation Hydraulique VAR-ROYA (GEH)
- EQUIPES DE MAINTENANCE
-  Groupe de Maintenance Hydraulique (GMH) et ses équipes d'Intervention Mécanique et de Contrôle Maintenance
- TELECONDUITE DES CENTRALES
-  Centre de Conduite Hydraulique (CCH)



Figure 1-11. Réseau des canaux EDF en région PACA. © EDF.

L'étang de Berre est ainsi devenu un haut lieu de l'activité industrielle. L'industrialisation et l'urbanisation de ses berges ont induit de fortes modifications environnementales. À la suite des chocs pétroliers et crises économiques de 1971, 1979 et 2008, les industries pétrochimiques sont fragilisées et ne sont plus considérées comme une activité économique florissante (Davout & Chevalier 2010). Dans les années 1980, de nouvelles activités commerciales s'implantent autour de l'étang de Berre. Services à la personne, tourisme, aménagement des littoraux et des plages contribuent peu ou prou à changer le visage de ce socio-écosystème dédié à l'industrie depuis plus d'un siècle. Les usines demeurent très présentes dans le paysage, mais le (re)développement de ces activités du secteur tertiaire est révélateur d'autres aspirations.

### 1.3.1.2. Une possible réhabilitation socio-écologique ?

Pourvoyeuse d'emplois, porteuse de développement économique, d'équipement du territoire et de dynamisation urbaine, l'industrialisation du pourtour de l'étang de Berre s'inscrit dans l'enthousiasme moderniste de la première moitié du 20<sup>ème</sup> siècle partagé par la puissance publique et une grande majorité des populations (Daumalin 2013). On assiste alors à une « *acceptabilité sociale des équipements* » (Osadtchy 2015) où « *l'Homme est capable de faire abstraction d'un univers d'apocalypse* » (Pourcel 2006). De fait, l'acceptabilité sociale se caractérise par une confiance portée à des industriels ou acteurs socio-économiques (Huijts et al. 2007) ayant des stratégies économiques bénéfiques pour la population locale (Wolsink 2010). De fait, les industries sont considérées comme de formidables outils de croissance urbaine permettant le développement des villes en participant financièrement à la construction de logements pour les ouvriers (Zalio 1996). La population, principalement ouvrière, profite ainsi de la présence des usines qui sont bénéfiques et essentielles dans leur quotidien (Zalio 1996, Olivero 2013).

C'est au début des années 1970 que la lutte écologiste prend de l'ampleur en France (Charvolin 2003). Sur le pourtour de l'étang de Berre, la prise de conscience écologique a peu à peu remplacé le déni de problèmes liés à l'industrialisation (Daumalin 2013, Allouche 2014). Les maires des communes de l'étang de Berre, appuyés par quelques scientifiques, dénoncent dans le quotidien *Le Provençal* (6 juin 1986) : « *une rechute pour le plan d'eau, où la pollution industrielle a augmenté de 25 % [...] et l'avenir n'est pas rose* ».

Un problème technique induisant l'arrêt complet de la centrale hydroélectrique EDF durant plusieurs mois dans les années 1980 a permis de montrer une nette amélioration de la qualité de l'eau de l'étang de Berre (Arfi 1991). De fait, à partir de 1988, l'industrialisation des berges de l'étang de Berre et la privation d'espace de loisirs ont provoqué la protestation de nombreux acteurs (pêcheurs professionnels, défenseurs de l'environnement, riverains) dénonçant la dégradation de la qualité de l'eau et des rives de l'étang. La mobilisation collective pour la protection environnementale demande un arrêt ou un déplacement de la centrale hydroélectrique EDF hors du territoire de Berre (Allouche 2014). Toutefois, les premières revendications remontées au Secrétaire d'Etat à l'environnement y sont jugées non-recevables. L'activité de la centrale hydroélectrique EDF est à ce titre maintenue (Allouche 2014). Un certain nombre de questions semblent toutefois se poser : « *tourisme,*

*industrie, artisanat : quelle option retenir pour l'étang de Berre ? Peut-on les concilier ? Quel que soit le choix, la réhabilitation sera longue* » (*Le Provençal*, 22 mai 1989). En 1989, les premières manifestations publiques menées par les élus municipaux des communes de Port-de-Bouc et de Martigues (Cheinet 1994), appuyées par le Secrétariat Permanent à la Pollution Industrielle (SPPI) et la Direction Régionale de l'Industrie et de la Recherche (DRIR) ont alors lieu (*Le Provençal*, le 3 mai 1989). Ces regroupements politiques sont rapportés par le quotidien local *Le Provençal* (3 mai 1989) : « une quinzaine d'hypothèses ont été examinées techniquement et chiffrées. Une commission d'experts et d'universitaires de très haut niveau a planché sur le sujet, mais on ne peut évaluer exactement le débit des eaux. De toute manière, EDF a pris conscience du problème et travaille dans ce sens ». À la suite de la création du SPPI, le préfet des Bouches du Rhône annonce l'assainissement de l'étang de Berre.

Finalement, à la suite des protestations publiques et politiques, le plan Barnier (article 16 de la loi n°92-3 du 3 janvier 1992) entre en vigueur en 1992 et limite les rejets de la centrale EDF de 60 % soit  $1,2 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \text{ a}^{-1}$  d'eau douce et 200 000 t  $\text{a}^{-1}$  de limons. L'étang est alors classé « zone sensible » par la directive européenne *Eaux Résiduaires Urbaines* (ERU). En 2000, le *Groupe d'Intérêt Public pour la Réhabilitation de l'Etang de Berre* (GIPREB) est créé dans le but de mettre en place et suivre la stratégie de réhabilitation. En 2006, le dernier contentieux européen avec EDF demande à la centrale un lissage hebdomadaire des rejets, maintenus à  $1,2 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \text{ a}^{-1}$  d'eau douce mais en respectant un seuil minimal de salinité de 14 et réduit à 60 000 t  $\text{a}^{-1}$  de limons. Depuis, trois sondes fixes (SA1, SA2, SA3) permettant le suivi continu de la température et de la salinité de l'étang sont placées dans l'étang suivant un gradient Nord-Sud.

### **1.3.2. L'étang du Vaccarès : quand une certaine anthropisation est source de biodiversité**

Haut lieu de biodiversité, la Camargue reste historiquement un lieu artificialisé. Zone d'échanges entre la Mer Méditerranée et le Rhône, la Camargue est un delta. Avant son anthropisation, elle présentait toutes les caractéristiques typiques estuariennes méditerranéennes (Picon 1978). Les apports de sel permettaient la formation de sansouïres stérilisant ainsi le sol du delta de toute possible utilisation agricole et les fortes crues rendaient

la zone inhabitable. Pour lutter contre la salinisation du sol, d'importants travaux d'endiguement du Rhône et de la mer ont été très tôt entrepris et terminés en 1869 (Picon 1978, Picon 1996). A partir de 1855, des industriels marseillais investissent plus de 30 000 hectares en Basse Camargue pour développer une production à grande échelle de sel destiné principalement à l'industrie chimique. Pour ce faire, un système de pompage d'eau de mer est installé alimentant un réseau de circulation d'eau fortement saline remontant jusqu'à l'Etang du Vaccarès. S'en suivent en 1880 la création de vastes réseaux de dérivation d'eau pour l'irrigation des terres agricoles (Fig. 1-12). Le premier conflit d'usages vis-à-vis de la gestion de l'eau est apparu dans les années 1880 (Picon 1978, Picon 1996).

Durant la Seconde Guerre Mondiale, les premières rizicultures implantées deviennent vite rentables. Pour la mise en valeur accrue de cette agriculture irriguée des martellières sont construites entre la mer et les étangs inférieurs pour limiter la salinisation du delta du Rhône (Allard et al. 2001). Les besoins en eau douce pour la riziculture sont très importants. Au même moment, le développement de l'industrie chimique est en pleine expansion. Pour répondre à la demande croissante en sel, les terres à l'interface entre le delta et la mer sont aménagées par des martellières, passes d'entrées d'eau de mer dans les étangs de Camargue (Fig. 1-12).

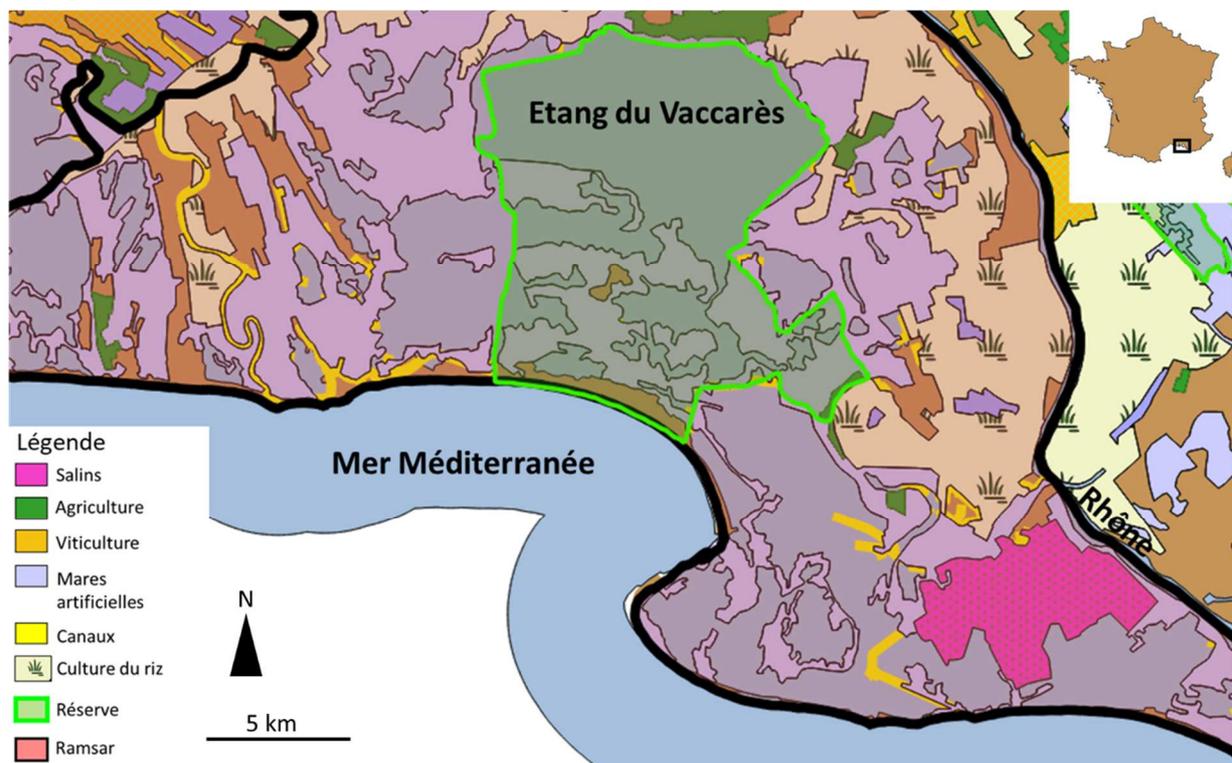


Figure 1-12. Aménagements hydrauliques et agricoles en Camargue.

L'expansion de l'agriculture est telle que de grandes quantités d'eau douce sont puisées dans les deux bras du Rhône puis rejetées dans l'étang du Vaccarès. Une telle gestion de l'eau rentre directement en concurrence avec les objectifs inhérents à l'industrie salinière visant le maintien d'une salinité élevée (Picon 1978, Picon 1987, Picon 1996).

Le mélange d'eau douce provenant de l'agriculture irriguée et de l'eau de mer provenant de l'industrie salinière crée une explosion de biodiversité remarquable qui n'échappe pas à l'attention de naturalistes membres de la Société d'Acclimations. Ces derniers suggèrent que l'objet du conflit entre saliniers et agriculteurs soit transformé en une réserve naturelle. De guerre lasse, les agriculteurs et les industriels donnent leur accord (Picon 1978, Picon 1987, Picon 1996). En 1927, la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)* est créée. Plus de 40 ans après, 80 000 hectares de Camargue sont confiés au *Parc Naturel Régional de Camargue (PNRC)* créé en 1973.

Ainsi, nés d'un polder artificiel (Picon 1996), les étangs de Camargue deviennent un lieu où la biodiversité est exceptionnelle grâce aux mélanges des eaux douce et d'eau de mer. Ainsi, la Camargue accueille désormais des espèces animales et végétales rares et originales et est une nurserie pour de nombreuses espèces de téléostéens (Bardin 1995). La Camargue devient notamment un lieu de nidification pour de nombreux oiseaux.

La pêche artisanale en Camargue représentait dans les années 1960/1970 une activité complémentaire pour les pêcheurs locaux dont l'activité était principalement tournée vers la mer. La pêche artisanale en Camargue est typique des pratiques utilisées dans les lagunes méditerranéennes (Giovannoni 1995, Rey 1996). Tout comme dans l'étang de Berre, la pêche à la capechade (ou trabaque) est principalement destinée à la pêche à l'anguille, aux athérines, crevettes grises ou soles généralement commercialisées en région Languedoc-Roussillon. La pêche artisanale en Camargue est caractérisée par de petites embarcations dépourvues de moteurs, les pêcheurs utilisant une partègue, perche en bois sur laquelle ils s'appuient pour faire avancer le bateau (Barthélémy 1999). Les entrées d'eau de mer étant gérées artificiellement, les pratiques d'alevinage dépendent des rythmes d'ouverture/fermeture des martellières et pertuis (Barthélémy 1999). La gestion de l'eau est au cœur de conflits entre agriculture irriguée et pêche. Les pêcheurs souhaitent une ouverture plus régulière des martellières notamment à la fin de l'automne et au printemps, périodes propices à l'alevinage. L'évolution du niveau d'eau des étangs de Camargue influencent la

salinité qui lorsque le niveau d'eau est trop faible aura tendance à augmenter (Barthélémy 1999). Des salinités trop faibles ou trop fortes peuvent nuire au bon développement des téléostéens marins entrés dans les étangs grâce aux martellières. Les préoccupations des pêcheurs résident en un conflit social où les grands agriculteurs venant de Paris notamment ont, d'après les pêcheurs, le monopole sur la gestion de l'eau (Barthélémy 1999). Pour palier à ces conflits, des accords écrits sur les ouvertures des martellières sont établis entre pêcheurs et agriculteurs en 1972, 1981, 1988 (Barthélémy 1999). Le remplissage par l'eau de mer ou la vidange des étangs de Camargue sont actuellement décidés en *Commission Exécutive De l'Eau (CEDE)* créé à la suite des inondations de 1993 et 1994. La *CEDE* réunit des représentants du *PNRC (Parc Naturel Régional de Camargue)*, de la *RNNC (Réserve Naturelle Nationale de Camargue)*, des pêcheurs, des chasseurs et des élus municipaux qui votent pour ou contre l'ouverture des martellières (Dervieux et al. 2005). Ainsi, malgré la mise en place de mesures pour une meilleure gestion de l'eau dans les étangs de Camargue, les conflits d'usages restent encore actuellement bien ancrés.

La Camargue et tout particulièrement ses étangs, incarnent un paradoxe environnementale contemporain. Ce polder artificiel, issu de plusieurs siècles d'aménagements est aujourd'hui un haut lieu de biodiversité et un symbole international de nature sauvage protégée attirant des visiteurs de toute l'Europe (près d'un million de visiteurs par an). Les paysages lagunaires et les espèces remarquables d'oiseaux appréciés par ces visiteurs résultent d'une gestion anthropique de l'eau faisant l'objet de perpétuelles négociations entre les acteurs économiques contemporains.

## **1.4. L'approche interdisciplinaire dans l'étude des espèces invasives**

### **1.4.1. Interdisciplinarité : vers une ouverture des champs de recherche**

A partir du début du 19<sup>ème</sup> siècle, le développement accéléré de la science moderne a induit une spécialisation accrue des scientifiques et de façon corollaire, des découpages disciplinaires plus marqués. Elle s'est accompagnée d'une professionnalisation de l'activité

scientifique et de son institutionnalisation tendant à renforcer les frontières entre champs disciplinaires. La (re)mise en dialogue entre disciplines est récente. A partir des années 1970, dans le domaine de l'environnement, elle a été favorisée, sinon impulsée par des demandes sociales soumettant aux chercheurs des questionnements échappant à leurs découpages disciplinaires (Jollivet 1992, Henry & Jollivet 2002, Claeys 2003b, Gerini 2005). Ainsi, le fonctionnement global d'un écosystème ne peut être uniquement expliqué de façon cloisonnée (Legay 2004). Un écosystème est caractérisé par des interactions multiples entre individus – où la biologie et la physiologie fluctuent d'une espèce à l'autre – et l'environnement (météo, physique, chimie). L'environnement lui-même est soumis à des fluctuations biophysiques (climat, variations naturelles). Les sciences de l'environnement nécessitent donc de prendre en considération toutes ses facettes. Ainsi le biologiste écologue travaillera en étroite collaboration avec le physicien, le chimiste ou le mathématicien. Les problématiques environnementales impliquent non seulement les espèces/écosystèmes concernés mais aussi l'humain. Les sciences de la vie d'une part et les sciences de l'Homme d'autres part ne peuvent pas pleinement répondre séparément à ces questionnements. Ainsi, le chercheur se fait « *passeur de frontières* » (Jollivet 1992) articulant les sciences de la vie et les sciences humaines pour saisir la complexité des interactions entre processus écologiques et sociaux, ainsi que leur porosité.

C'est notamment ce qu'explique Jollivet (1992) : face à la mise en cause du dualisme nature/culture, les chercheurs « *passent la frontière* » de leur spécialité et s'intéressent à ce qui touche à celle-ci. Le dualisme nature/culture résulte d'une opposition entre nature et culture où ladite nature relève d'une production sociale et culturelle où l'humain et les non-humains cohabitent (Larrère & Larrère 2015) au sein d'une « *écologie des relations* » (Descola 2005). En découle, à partir de ce dualisme, un ensemble d'artefacts « *socio-naturels* » (Latour 1999) créant un clivage entre sciences naturelles et sciences sociales où l'humain, alors espèce vivante, est traité séparément des autres espèces (Choné et al. 2016).

Actuellement, l'ouverture du champ de recherche se caractérise par une démarche de mise en dialogue des connaissances (Jollivet & Legay 2005). L'interdisciplinarité est une des méthodes de partage de connaissances et de domaines (Jollivet & Legay 2005). Il convient de clairement définir les différentes formes de collaborations entre disciplines. Claeys & ThianBo-Morel (2015) proposent d'éclaircir les différences entre trois possibles formes de

collaborations entre disciplines : la pluridisciplinarité, l'interdisciplinarité et la transdisciplinarité : « *la pluridisciplinarité peut se définir comme l'agrégation de différentes disciplines, l'interdisciplinarité par l'interpénétration entre plusieurs disciplines et enfin la transdisciplinarité par la mise en cause des frontières disciplinaires pouvant produire une méta-discipline* » (Claeys & Thian-Bo-Morel 2015). L'interdisciplinarité répond au double objectif d'intime articulation entre les disciplines impliquées tout en conservant les spécificités théoriques et méthodologiques de chacune. Ainsi, chaque spécialité conserve ses propres méthodes d'étude (protocoles, concepts) mais, dans le cadre de l'interdisciplinarité, il est incontournable pour sa réussite de créer des liens entre ces spécialités (Charaudeau 2010).

La création d'un protocole d'étude commun articulant les outils méthodologiques des différentes disciplines impliquées est une étape fondamentale dans la mise en œuvre d'une recherche interdisciplinaire. La réussite d'une étude interdisciplinaire résulte de la façon dont est défini le problème scientifique sans pour autant avoir un « *sentiment de ne rien maîtriser et de faire dans l'approximatif. Ce sentiment est renforcé par l'image de « touche à tout » qui est nous est alors renvoyée* » (Bühler et al. 2006).

Ce travail de thèse sur les étangs de Berre et de Camargue s'inscrit dans une démarche interdisciplinaire associant une discipline principale, l'océanographie et une discipline complémentaire, la sociologie. Cette organisation entre une discipline principale et une complémentaire ne relève en rien d'une hiérarchisation de ces dernières, qu'elle soit épistémique, heuristique ou politique. Il s'agit d'un choix basé sur des questions de faisabilités. Actuellement, le principe des bourses ministérielles inter-écoles doctorales est basé sur le rattachement à une école principale qui correspond à la formation initiale du candidat et de façon corollaire à son domaine de compétence, ici l'océanographie. En outre, les thèses financées par ces bourses inter-écoles doctorales demeurent soumises au même calendrier (3 ans) que les thèses mono-disciplinaires. Enfin, la formation des candidats à l'autre discipline n'est pas à ce jour encore encadrée par un dispositif pédagogique institutionnalisé de mise à niveau. C'est pour toutes ces raisons qu'en commun accord entre les directrices de thèse et le candidat, l'océanographie demeure dans cette étude la discipline la plus développée.

Cette démarche interdisciplinaire est indispensable pour étudier les invasions biologiques. Dans la littérature il est indiqué qu'il faut prendre en considération l'aspect humain dans l'étude des invasions biologiques pour une compréhension globale de l'écologie, de l'impact

et de l'enjeu sociétal que cela implique (Javelle et al. 2010, Dalla Bernadina 2010, Atlan & Darrot 2012, Pimentel 2014). C'est effectivement le cas de l'espèce étudiée dans notre travail. L'introduction accidentelle de *Mnemiopsis leidyi* en Europe a un fort impact sur les écosystèmes envahis et sur les activités anthropiques. Dans notre étude, cette espèce est présente dans deux lieux que tout semble opposer : l'un, haut lieu de l'industrialisation de la région PACA : l'étang de Berre, et l'autre réserve naturelle nationale : l'étang du Vaccarès. Pourtant deux points centraux rapprochent ces deux étangs si singuliers. En premier lieu, ils sont tous deux le fruit de plusieurs siècles d'anthropisation. En second lieu, leurs niveaux d'eau et leur degré de salinité dépendent, aujourd'hui encore, d'une gestion quotidienne d'infrastructures artificielles peu ou prou inféodées à des activités économiques.

Du point de vue de la sociologie, ce travail de thèse se saisit d'une problématique contemporaine majeure, relative à ce que Giddens (1994) appelle « *les conséquences de la modernité* » et ses paradoxes environnementaux. La trajectoire historique du territoire d'étude, l'étang de Berre, livre à l'observateur un condensé des conséquences de la modernité et des paradoxes d'une société contemporaine aspirant à un retour à une nature idéalisée tout en demeurant dépendante de son industrie (Claeys 2017). L'étude de cas choisie, relative aux causes et aux conséquences anthropiques du développement de *Mnemiopsis leidyi*, est une thématique de recherche innovante en sociologie qui s'inscrit dans une réflexion plus large sur « *la place de l'animal* » (Staszak 2002) et « *la proliférante nature* » (Claeys & Sirost 2010).

#### **1.4.2. L'interdisciplinarité au risque des invasion biologiques**

La notion d'espèce exotique invasive proposée par Charles Sutherland Elton à travers son ouvrage « *The ecology of invasion by animals and plants* » paru en 1958 s'est véritablement diffusée dans la littérature scientifique à partir des années 1980. Elle a fait l'objet de controverses universitaires passionnées tendant à opposer sciences humaines et sciences de la vie. Aux Etats-Unis ce débat fut particulièrement cristallisé autour des publications du philosophe Sagoff (1999, 2005) et de Simberloff (1998, 2003, 2013), fondateur de la revue *Biological Invasion*. Sagoff s'inquiète des similitudes lexicales et potentiellement idéologiques entre le vocabulaire de l'écologie des invasions biologiques et

celui des politiques nationalistes xénophobes. En réponse, [Simberloff \(2003\)](#) défend un principe de précaution l'amenant à prôner une posture de suspicion généralisée vis-à-vis de toutes nouvelles espèces exotiques.

En France, le début des années 2000 est marqué par la controverse relative à l'invasive *Caulerpa taxifolia* colonisant les herbiers de posidonies de méditerranée. Dans ce dossier, les océanographes impliqués jouent un rôle de lanceur d'alerte fortement médiatisé ([Meinesz et al. 1993](#), [Boudouresque et al. 1995](#), [De Villèle & Verlaque 1995](#), [Meinesz et al. 2001](#), [Humair et al. 2014](#)), de l'autre, des chercheurs en sciences sociales analysent ces discours scientifiques et leurs relais médiatiques comme la fabrication d'un mythe moderne ([Dalla Bernardina 2010](#)).

Ces controverses sont principalement conceptuelles. En restant aux niveaux théoriques et éthiques, ces controverses prêtent le flanc aux crispations idéologiques et aux débordements émotionnels exacerbés par des situations d'incertitudes scientifiques ([Claeys et ThiannBo-Morel 2015](#)).

Parallèlement, se développent des études sociologiques pilotées par des commanditaires naturalistes, notamment l'IUCN ([McNeely 2002](#)). Ces études relèvent d'une ingénierie sociale mettant en œuvre des enquêtes de perception non critiques visant la formulation de campagnes de sensibilité pour lutter contre les invasions biologiques. Elles trouveront un bon accueil dans la revue *Biological Invasion*, qui exprime en cela une ouverture prudente vers les sciences humaines ([Simberloff 2013](#)). Il s'agit néanmoins dans ce cas d'une situation de « *science sous influence* » ([Jollivet 1992](#)), privant les sciences sociales de leur portée critique. Les outils de l'enquête sociologique (en particulier le questionnaire et ses statistiques rassurantes) tendent à y être mobilisés dépourvus des cadres théoriques et déontologiques de la discipline ([Claeys 2019](#)).

Entre ces deux extrêmes, des mises en dialogue tout à la fois apaisées et critiques ont vu le jour, souvent un peu en marge des lieux de pouvoir académique. Par exemple, en France, l'hydrobiologiste Alain Dutartre et l'ethnologue Marie-Jo Menozzi collaborent, produisant des débats constructifs autour de l'invasive plante aquatique *Ludwigia peploides* ([Menozzi & Dutartre 2007](#)). D'autres expériences suivront sur ce même principe de la co-construction critique et apaisée ([Kalaora 1998](#), [Charpentier & Claeys 2006](#)). Ces différentes expériences

ont en commun d'avoir opté pour une « *interdisciplinarité par le bas* » (Zuindeau 2006). Cette interdisciplinarité propose une entrée par les objets et les terrains d'étude pour apaiser les crispations épistémiques entre sciences humaines et sociales et sciences de la vie. Il s'agit, pour reprendre la formule de Brendon Larson (2005) de démilitariser la problématique des invasions biologiques, cette « *guerre des roses* ».

Cette thèse s'inscrit dans cette posture d'une interdisciplinarité par le bas. Il s'agit de soumettre aux deux disciplines impliquées un objet complexe, la prolifération de *M. leidy*, qu'elles ne peuvent pleinement éclairer qu'à travers la co-compréhension des interactions entre processus biologiques et anthropiques à l'œuvre dans les deux socio-écosystèmes étudiés, l'étang de Berre et l'étang du Vaccarès.

Le fil conducteur de ce travail de thèse correspond en une mise en perspective entre le *vécu* et le *mesuré*. Le *vécu* concerne les expériences et les témoignages des acteurs sociaux rencontrés. Ce vécu peut être sensoriel, impliquant le corps des individus et leurs cinq sens, la vue, le touché, l'odorat, le goût, l'ouïe. Ce vécu peut être social prenant corps dans les relations entre les acteurs sociaux et/ou peut être économique relatif aux pertes et aux gains des acteurs.

Ainsi, il s'agira d'analyser comment des expériences corporelles et socio-économiques différentes peuvent amener à appréhender, définir, quantifier différemment un même phénomène, ici les causes et les conséquences de la prolifération de gélatineux.

Pour rendre compte des interactions entre les acteurs sociaux et les gélatineux des deux étangs étudiés, le cadre conceptuel du *risque* sera mobilisé.

Le *risque* résulte de la combinaison entre *aléas* et *vulnérabilité*. Le risque se définit comme étant la résultante de dommages causés à la suite des interactions entre des facteurs perturbateurs (*aléas*) et des facteurs de *vulnérabilité* (usage). Le risque est généralement défini selon la formule suivante : ***Risque = aléa x vulnérabilité***. Les cténaires représentent ici les éléments perturbateurs ou *aléa*. La *vulnérabilité* est, elle, caractérisée par l'exposition plus ou moins importante de l'humain (la pratique des usagers) face à l'*aléa* (Veyret & Reghezza 2006, Gilbert 2009).

Le *risque* est donc la probabilité que survienne un évènement (*aléa*) en un lieu et un temps où des individus y sont exposés (*vulnérabilité*). Dans le cadre de cette étude, l'*aléa* est

*mesuré* par l'océanographie (présence, abondance de gélatineux, etc.) et la *vulnérabilité* est analysée par la sociologie (observation des modes de fréquentation des étangs, comportements des acteurs, etc.).

Le *risque* est aussi un objet de discours pour les individus. Dans ce cas, l'enquête sociologique recueille les niveaux de risques exprimés par les acteurs sociaux et leurs façons de nommer et qualifier ces risques. Dans le langage courant face à la prolifération d'une espèce animale, les acteurs sociaux tendent davantage à parler de gêne (Mieulet 2015). De ce point de vue, la gêne peut être définie comme les conséquences négatives vécues par des acteurs sociaux, ici les usagers des deux étangs étudiés, lors de la survenue d'un événement, ici la prolifération de gélatineux.

## 1.5. Objectifs et problématique de la thèse

*Mnemiopsis leidyi* est observé dans l'étang de Berre depuis 2005, et les premiers suivis scientifiques (programme GELAMED, Delpy 2013) révèlent son développement croissant. Les observations réalisées depuis 2010 ont montré des spécificités intéressantes de cette espèce. En effet, les hivers rigoureux de 2011-2012 et 2012-2013 ont entraîné la « disparition » de *Mnemiopsis* pendant plusieurs mois, avec une « réapparition » tardive en mai 2012 et juillet 2013.

La compréhension de ces processus de prolifération demeure à ce jour incomplète et plusieurs questions restent en suspens, au centre desquelles se trouvent les interactions entre processus anthropiques et biologiques. L'étang de Berre est en effet un lieu intense d'interactions entre les activités humaines et la nature.

L'introduction et la prolifération de *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre surviennent alors que les politiques de réhabilitation de l'étang de Berre, activement portées depuis 2000 par le GIPREB, commencent à enregistrer leurs premiers succès. La dernière étude sur *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre montrait que cette espèce était présente toute l'année dans la lagune et que sa dynamique de population était étroitement liée aux conditions environnementales (Delpy 2013).

A partir de ce constat, il s'agira dans ce travail de thèse de **déterminer quels seront les impacts socio-écologiques de la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre.**

L'approche océanographique de ce travail de thèse a pour objectif de déterminer la dynamique de population de *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre ainsi que de cerner sa capacité invasive et son impact sur les échelons trophiques inférieurs (phytoplancton et zooplancton) et supérieurs (poissons).

L'approche sociologique permettra d'appréhender les discours et les pratiques des acteurs sociaux contribuant à et/ou subissant la prolifération des espèces gélatineuses. L'enquête qualitative (entretiens semi-directifs avec stimulus cartographiques, observation directe) est privilégiée dans le cadre de cette étude. Les traitements lexicographiques et SIG (*Système d'Information Géographique*) mettront l'accent sur la mise en regard entre matériaux océanographiques et sociologiques.

En complément, à la suite du signalement par la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)* de fortes proliférations de cténaïres durant l'été 2016, un suivi d'un an de la dynamique de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang du Vaccarès a débuté en novembre 2016.

Huit ans après le début des premiers suivis de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre, il s'agira dans la thèse de :

- ❶ **Faire un état des lieux des évolutions socio-écologiques de l'étang de Berre** depuis les efforts de réhabilitation.
- ❷ **Comprendre la dynamique *in situ* de population de *Mnemiopsis leidyi*** en lien avec les conditions environnementales et d'en **identifier les impacts socioéconomiques.**
- ❸ **Définir le rôle de *Mnemiopsis leidyi*** dans le fonctionnement socio-écologique de la lagune et d'en **déterminer les impacts.**
- ❹ **De définir si *Mnemiopsis* constitue un frein** aux efforts de réhabilitation

Après avoir exposé les méthodes interdisciplinaires mises en œuvre dans le cadre de cette étude (**chapitre 2**), le manuscrit s'articulera en quatre chapitres (Fig. 1-13) :

- **Chapitre 3** | Ce chapitre présente l'ensemble des données mesurées sur la dynamique de la communauté zooplanctonique entre 2010 et 2017 dans l'étang de Berre. Ce suivi longue durée permet d'évaluer la qualité du milieu et la réponse de la communauté zooplanctonique à la variabilité environnementale. De plus les données du suivi inédit, mené en 2016/2017, de la communauté zooplanctonique de l'étang du Vaccarès en Camargue permet d'apporter une comparaison entre milieux anthropisé et naturel. L'étude sociologique permettra d'établir de manière précise les évolutions du milieu vues par les usagers interrogés sur l'étang de Berre et en Camargue.
- **Chapitre 4** | Les mesures de la dynamique de population *in situ* de *M. leidy* en lien avec les conditions environnementales dans l'étang de Berre permettront de mieux comprendre son fonctionnement. En lien avec la dynamique de population de *M. leidy*, le discours des usagers vis-à-vis de l'invasion par ce cténaire permettront d'identifier les impacts sur les activités humaines mais aussi la dynamique *in situ* du cténaire.
- **Chapitre 5** | Dynamique et interactions socio-écologiques identifiées : l'étude de la physiologie *in situ* et en laboratoire de *Mnemiopsis leidy* permettra de définir le rôle de ce cténaire dans le fonctionnement du socio-écosystème de l'étang de Berre pour en identifier les impacts éventuels.
- **Chapitre 6** | Enfin, dans le cadre de cette étude interdisciplinaire, une vision globale des interactions et impacts de l'invasion de *Mnemiopsis leidy* sera exposée. A partir de cet état des lieux, nous établirons si *Mnemiopsis* représente un frein à la bonne mise en œuvre des efforts de réhabilitation de l'étang de Berre.

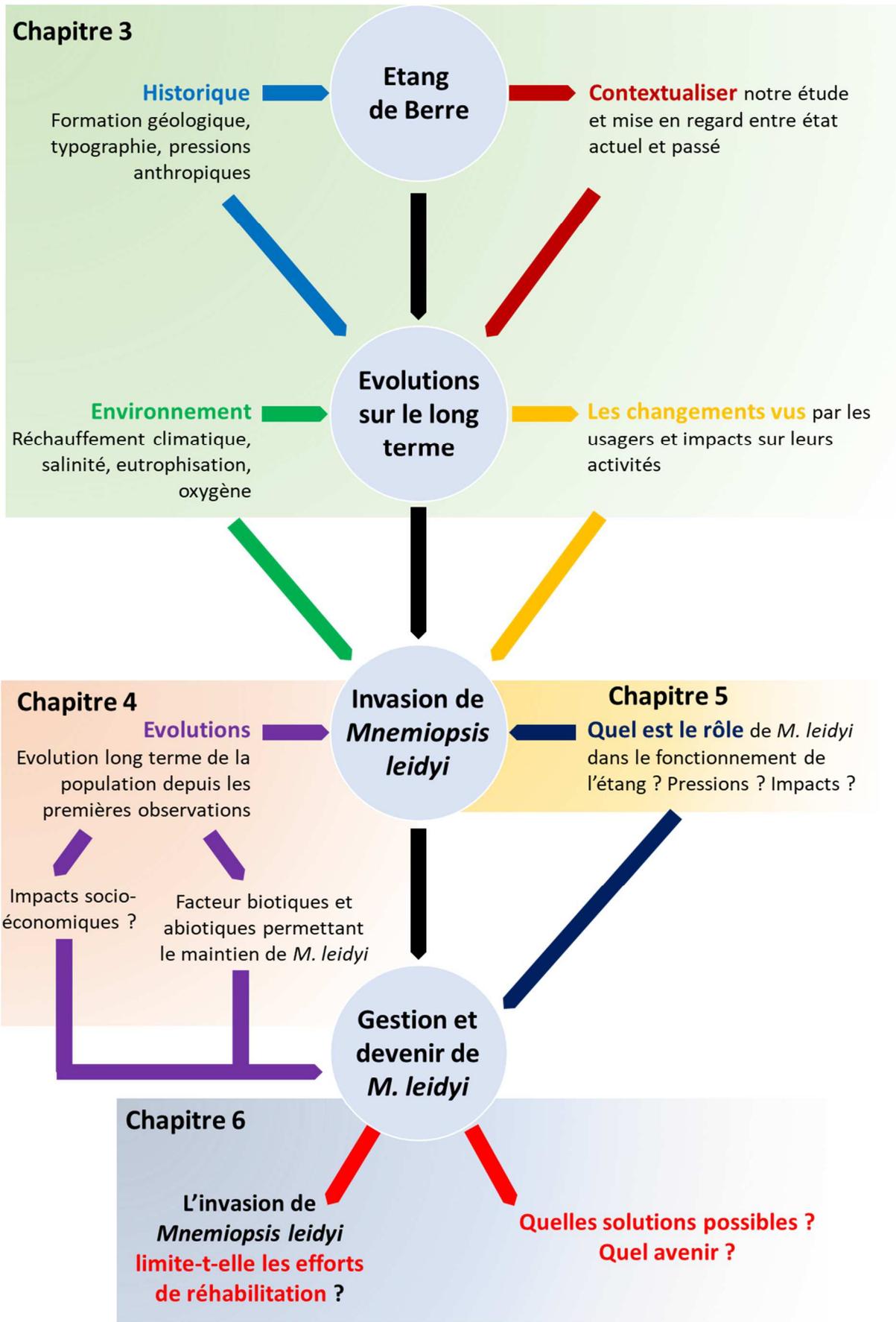
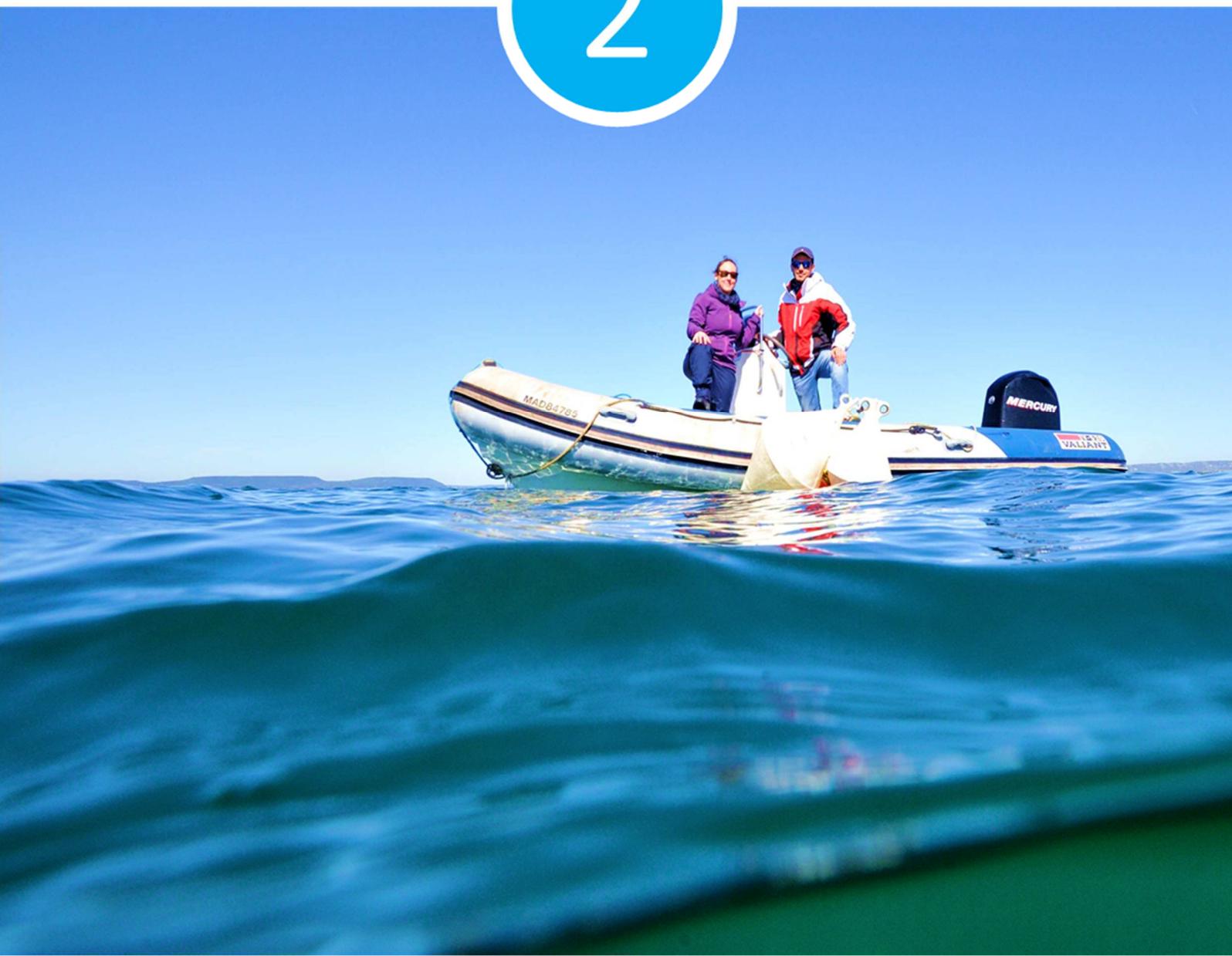


Figure 1-13. Organisation schématisée de notre étude interdisciplinaire sur l'étang de Berre.

## Chapitre 2 | Matériels et méthodes

# 2



Photographie de couverture | Semi-rigide *Pytheas* sur l'étang de Berre © Bertrand Martin-Garin.

## 2

## Matériels et méthodes

L'approche interdisciplinaire adoptée dans cette thèse met en regards des données océanographiques *in situ*, des analyses et des mesures en laboratoire avec des enquêtes sociologiques et de la science participative (Fig. 2-1). Cette articulation permettra de comprendre au mieux la dynamique et les impacts éventuels de l'invasion de *Mnemiopsis leidyi* sur les socio-écosystèmes de l'étang de Berre et de l'étang du Vaccarès.

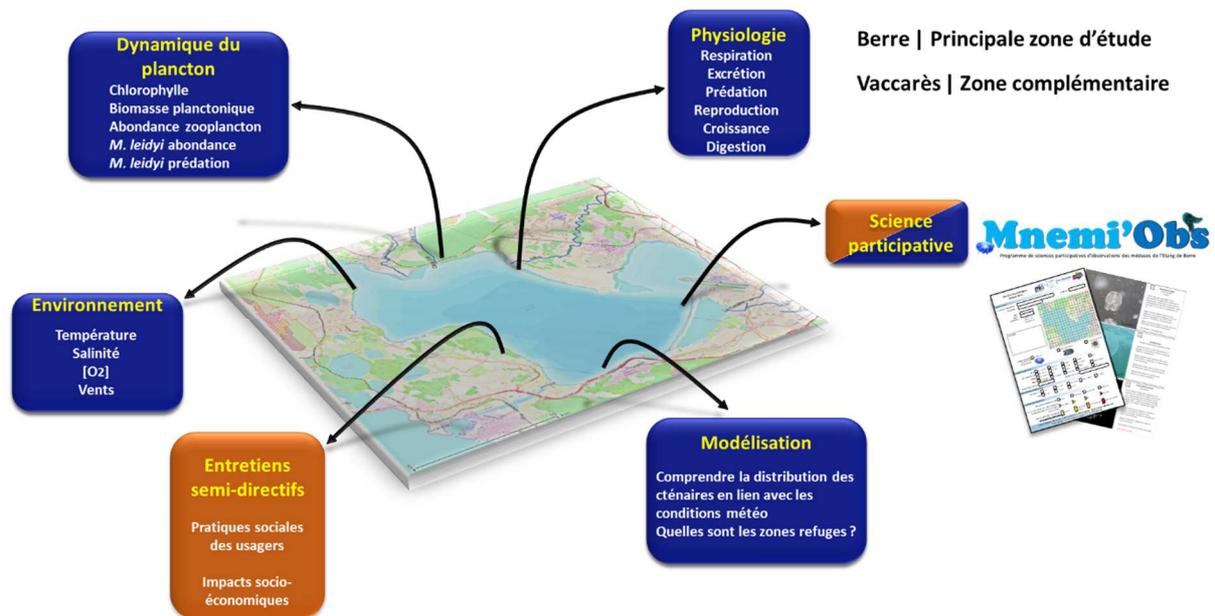


Figure 2-1. Schéma illustratif de la stratégie d'étude interdisciplinaire sur la dynamique et l'impact de *Mnemiopsis leidyi*. En **bleu** : océanographie ; **orange** : sociologie.

## 2.1. Stratégie d'échantillonnage

L'étang de Berre, le site principal de cette étude, et l'étang du Vaccarès (site secondaire) sont tous les deux situés sur la façade méditerranéenne française (Fig. 2-2). Le premier est localisé au Nord-Ouest de Marseille et à l'Est du Rhône tandis que le second est situé à l'Ouest du Rhône au cœur de la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)*.



Figure 2-2. Carte et localisation des deux étangs étudiés.

La superficie de l'étang de Berre est de 155 km<sup>2</sup> (profondeur moyenne : 6 m). Long de 20 km suivant un axe Nord-Ouest – Sud-Est et large de 10 km, il est entouré de 75 km de côtes et divisé en deux bassins : le grand étang (132 km<sup>2</sup>) et le bassin de Vaine (23 km<sup>2</sup>) séparés par un haut fond (~ 1,5 m). L'étang de Berre n'est actuellement plus connecté à l'étang de Bolmon (7 km<sup>2</sup>) au Sud, les bourdigues étant presque entièrement envasées. Trois rivières se déversent au niveau de la partie Nord de l'étang de Berre : l'Arc, la Durançole et la Touloubre. S'y ajoute la centrale hydroélectrique EDF de Saint-Chamas alimentée par le canal de dérivation de la Durance. La seule connexion avec la Méditerranée se fait au niveau du canal de Caronte, au Sud-Ouest.

### 2.1.1. Suivi *in situ* de l'étang de Berre

Les stations de prélèvements ont été choisies en fonction de différentes caractéristiques aussi bien océanographiques que sociologiques : zones d'entrées d'eau douce, zones à Zostères et zones fréquentées par les usagers de l'étang. Six stations interdisciplinaires ont ainsi été définies (Fig. 2-3, Tab. 2-1) en complément de la station SA2 au centre de l'étang, station faisant l'objet d'un suivi depuis 2010 où des mesures de température, salinité, de biomasses phytoplanctoniques et planctoniques et d'abondances en zooplancton et cténares étaient effectués.

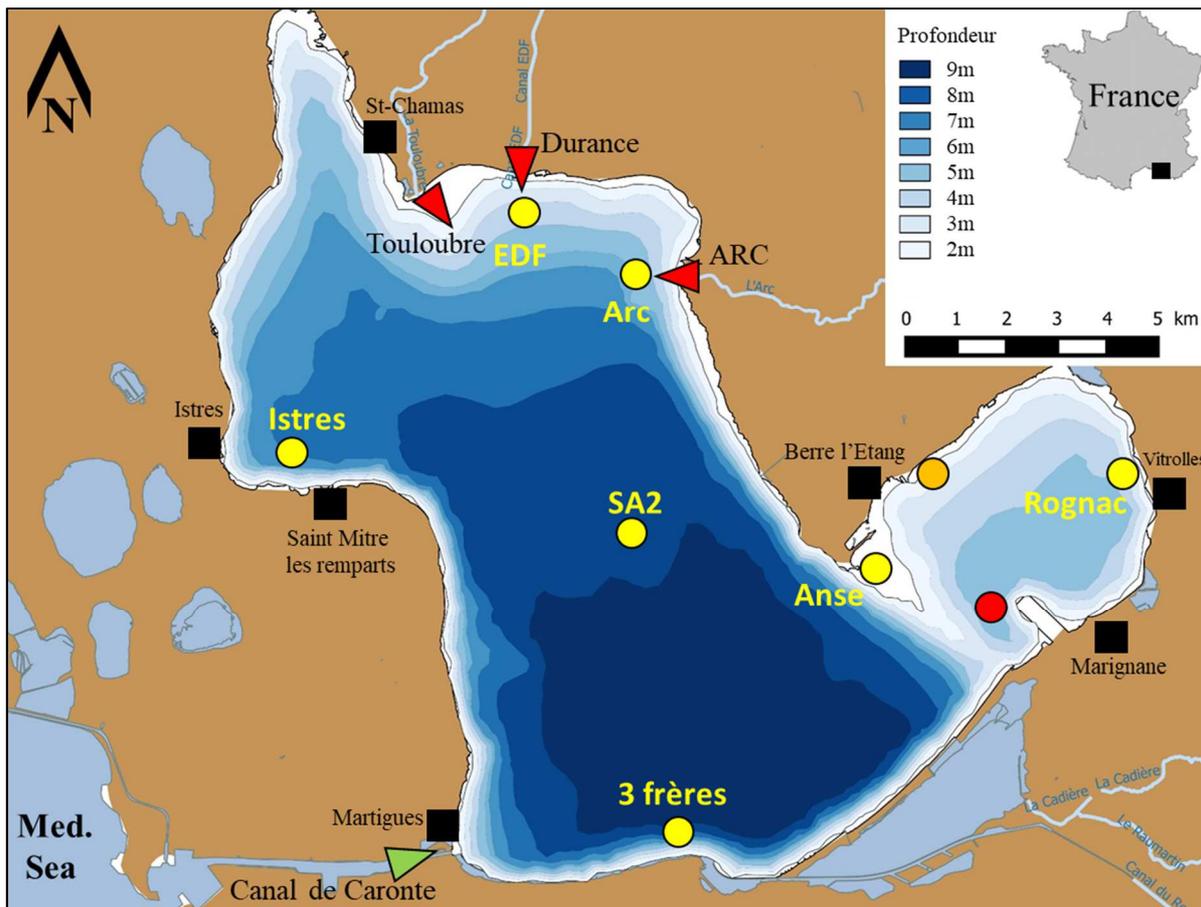


Figure 2-3. Carte (A) des stations de prélèvements dans l'étang de Berre. Le triangle **vert** représente l'entrée d'eau de mer par le canal de Caronte. Les triangles **rouges** représentent les arrivées d'eau douce. Les carrés **noirs** représentent les principales villes. Med. Sea : Mer Méditerranée.

Du Nord au Sud, les stations *Arc* et *EDF* sont sous l'influence d'apports d'eau douce naturels (l'*Arc* et la *Touloubre*) ou artificiels (Centrale hydroélectrique *EDF* de *St-Chamas*). La station *Istres*, la plus à l'Ouest est située près d'une zone de baignade et reste sous la zone d'influence de la centrale hydroélectrique. La station *Anse de Berre* est une station peu profonde (1,5 m) située au niveau du haut fond séparant le grand étang et le bassin de *Vaine*. Cette zone est caractérisée par des herbiers à *Zostères*, des zones de chasse et de pêche professionnelle. Enfin, la station *Rognac* la plus à l'Est est aussi proche d'une plage et de plusieurs bases nautiques. Tout au Sud du grand bassin, la station des *3 frères* est caractérisée par des fonds rocheux et soumise à l'influence des entrées d'eau de Méditerranée via le canal de *Caronte* ; la pêche professionnelle et la plaisance y sont pratiquées.

Tableau 2.1. Caractéristiques interdisciplinaires des stations de prélèvements dans l'étang de Berre

Stations	Latitude	Longitude	Profondeur (m)	Intérêts en océanographie	Intérêt en sociologie
Anse Berre	43° 27' 27,73" N	5° 9' 39,84"E	1,5	Herbiers à Zostères	Chasse, pêche professionnelle
Arc	43° 30' 23,51" N	5° 6' 40,71"E	2,6	Embouchure de rivière Herbiers	Chasse, pêche professionnelle Plaisance
EDF	43° 31' 27,66" N	5° 4' 14,24"E	2,6	Canal dérivation EDF Herbiers	Plaisance
Istres	43° 28' 10,4"N	5° 1' 14,10"E	6,5	Influence d'EDF Zone profonde	Baignade, pêche professionnelle et de loisirs
SA2	43° 26' 45"N	5° 6' 50,0"E	8,2	Suivi long-terme	Pêche et plaisance
3 frères	43° 24' 18,19" N	5° 6' 56,54"E	5	Influences entrées d'eau de mer, zone de production de polype de la méduse <i>Aurelia</i> sp. (Gadreaud com. pers.)	Pêche et plaisance
Rognac	43° 27' 51,77" N	5° 13' 41,03"E	3,6	Herbiers à Zostères	Baignade, pêche professionnelle et de loisirs, plaisance

Le suivi *in situ* a été réalisé à partir de sorties bimensuelles à bord du semi-rigide *Pytheas* effectuées entre le 23 octobre 2015 et le 27 septembre 2017 soit 32 sorties sur l'étang de Berre (Tab. 2-2). Les sorties terrain ne pouvaient s'effectuer que lorsque les conditions météorologiques étaient optimales (vent faible à modéré). Des informations disponibles depuis 2010 à la station SA2 ont aussi été utilisées dans cette étude.

Deux études à haute fréquence ont également été menées sur l'étang de Berre. La première étude sur la structure de la communauté zooplanctonique a été réalisée entre le 19 avril et le 21 avril 2016 à une station fixe située dans le bassin de Vaine (Fig. 2-3 ; 43°27'8,11"N, 5°10'56,99"E ; prof : 4,5 m ; point orange) ; les prélèvements ayant été effectués toutes les 3h à partir de 12 :00. La deuxième étude à haute fréquence (Fig. 2-3 ; 43°28'28,71"N, 5°10'51,02"E ; profondeur : 4 m ; point rouge) a été réalisée du 20 au 21 juin 2017 afin d'étudier la dynamique trophique de *Mnemiopsis*. Les mesures et prélèvements ont été effectués toutes les heures à partir de 12 :00.

Compte tenu de la difficulté d'accès aux berges de l'étang du Vaccarès (accès restreint, envasement, sables mouvants, zones de nidification d'oiseaux) une seule station a pu être

échantillonnée (Fig. 2-4A ; Capelière ; 43°32'09"N, 4°38'37"E). Cette station regroupait néanmoins des intérêts en sciences naturelle et humaine recherchés dans notre étude (herbiers à zostères, zone de pêche, station de suivi longue durée des conditions hydrologiques). La faible profondeur du site a contraint la réalisation des prélèvements qui ont été effectués à pieds le long d'un transect linéaire de 50 m parallèle à la côte (Fig. 2-4B) une fois par mois entre le 25 novembre 2016 et le 12 octobre 2017 (10 mesures).

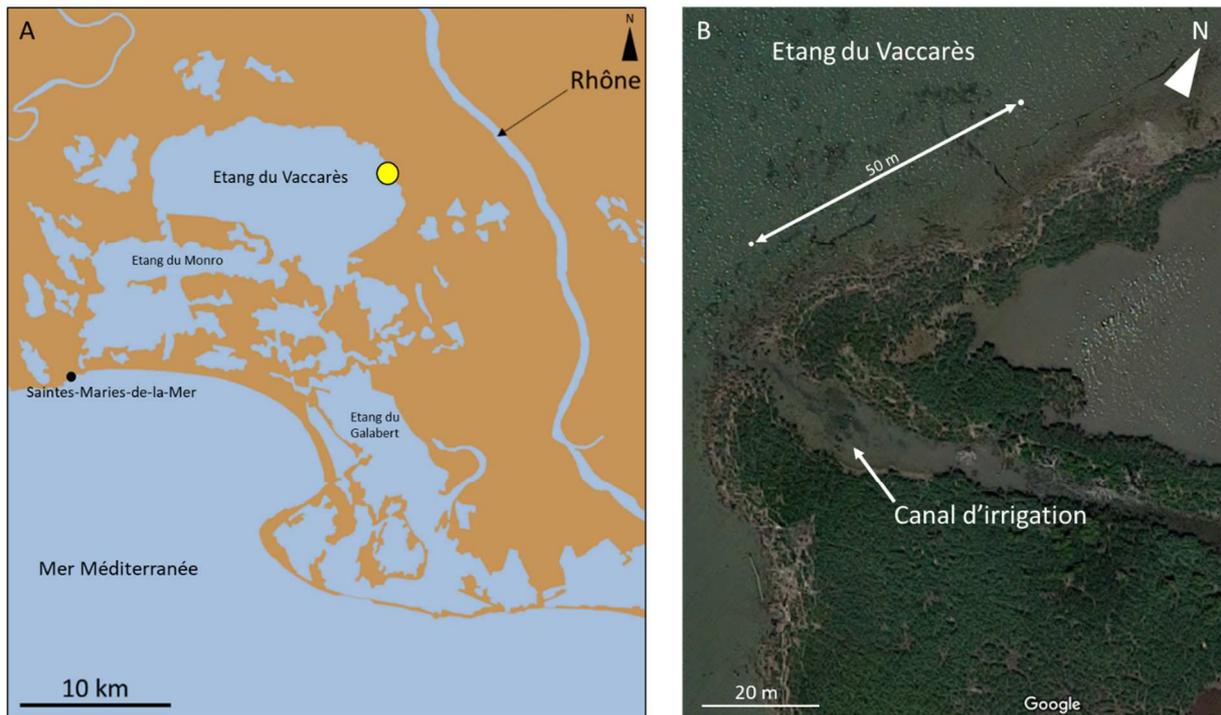


Figure 2-4. (A) Carte du réseau d'étangs de la RNN de Camargue, station de prélèvements et (B) vue aérienne du site de prélèvements (source : Google Earth).

Tableau 2-2. Tableau récapitulatif des dates de prélèvements dans les étangs de Berre et du Vaccarès entre 2015 et 2017. Périodes hachurées : pas de prélèvements.

Dates	Berre							Vaccarès
	Anse Berre	Arc	EDF	Istres	SA2	3 frères	Rognac	Capelière
23/10/2015					X			
05/11/2015	X	X	X		X			
15/12/2015	X	X	X	X	X	X		
07/01/2016	X	X	X	X	X	X	X	
22/01/2016	X	X	X	X	X	X	X	
08/02/2016	X	X	X	X	X	X	X	
25/02/2016	X	X	X	X	X	X	X	
18/03/2016	X	X	X	X	X	X	X	
06/04/2016	X	X	X	X	X	X	X	
24/06/2016	X	X	X	X	X	X	X	
29/06/2016	X	X	X	X	X	X	X	
05/07/2016	X	X	X	X	X	X	X	
18/07/2016	X	X	X	X	X	X	X	
29/08/2016	X	X	X	X	X	X	X	
12/09/2016	X	X	X	X	X	X	X	
26/10/2016	X	X	X	X	X	X	X	
18/11/2016	X	X	X	X	X	X	X	
06/12/2016	X	X	X	X	X	X	X	
14/12/2016								X
04/01/2017	X	X	X	X	X			
12/01/2017								X
19/01/2017	X	X	X	X	X	X	X	
15/02/2017	X	X	X	X	X	X	X	
17/02/2017								X
28/02/2017	X	X	X	X	X	X	X	
14/03/2017	X	X	X	X	X	X	X	
23/03/2017								X
28/03/2017	X	X	X	X	X	X	X	
06/04/2017								X
12/04/2017	X	X	X	X	X	X	X	
03/05/2017	X	X	X	X	X	X	X	
12/05/2017								X
16/05/2017	X	X	X	X	X			
23/05/2017						X	X	
15/06/2017								X
19/06/2017	X	X	X	X	X	X	X	
04/07/2017	X	X	X	X	X	X	X	
18/07/2017	X	X	X	X	X	X	X	
18/08/2017								X
22/08/2017	X	X	X	X	X	X	X	
14/09/2017								X
27/09/2017	X	X	X	X	X	X	X	
12/10/2017								X

### 2.1.2. Paramètres environnementaux

Les données météorologiques (direction et vitesse du vent, précipitations et ensoleillement) sont mesurées à la station *Météo France* de Marignane.

Les débits d'eau douce journaliers et de limons annuels (particules comprises entre 3,9  $\mu\text{m}$  et 32,5  $\mu\text{m}$ ) déversés dans l'étang de Berre au niveau de la centrale hydroélectrique sont fournies par la compagnie *EDF*. Les débits des rivières Arc et Touloubre sont extraites du site *HydroFrance* : [www.hydrofrance.fr](http://www.hydrofrance.fr).

Les paramètres physico-chimiques (température, salinité, oxygène dissous et fluorescence) ont été mesurés en continu le long de la colonne d'eau avec une sonde CTD *SeaBird® 19plus* équipée de capteurs de température, de conductivité (salinité), d'oxygène dissous (*Seabird® 63*) et de fluorescence (*EMS WSCHL®*).

Du fait de la faible profondeur de la station du Vaccarès, la salinité a été mesurée à l'aide d'un réfractomètre et la température avec un thermomètre digital en complément des données fournies par la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)*.

Les mesures de sels nutritifs (ammonium, phosphates, et nitrates) sont réalisées mensuellement sur 12 stations (dont SA2) couvrant l'ensemble de l'étang de Berre par le *GIPREB*.

Lors de l'étude à haute fréquence d'échantillonnage en 2016, la vitesse et la direction des courants, le PAR (Photosynthetic Active Radiation) et les teneurs en oxygène dissous ont été mesurés en continu grâce à un ensemble constitué d'un ADCP et d'un quantamètre montés sur un *IODA<sub>6000</sub>*, positionné à  $\sim 80$  cm sous la surface (Fig. 2-5).

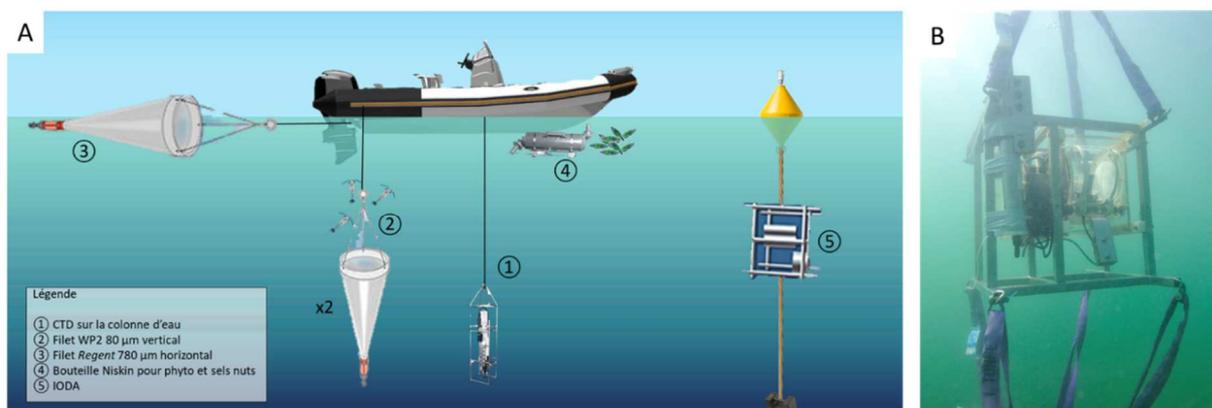


Figure 2-5. (A) Schéma des différents prélèvements effectués lors de l'étude de la migration verticale du zooplancton, (B) photographie du IODA<sub>6000</sub> immergé. © Bertrand Martin-Garin.

L'oxygène dissous est mesuré grâce à des optodes placées dans la chambre d'incubation (volume = 5,6 dm<sup>3</sup>) du IODA<sub>6000</sub>.

## 2.2. Paramètres biologiques

### 2.2.1. Biomasse du phytoplancton

La chlorophylle *a*, proxy pour la biomasse en phytoplancton, est mesurée à la station SA2 pour Berre et à la station *Capelière* pour Vaccarès. Environ 1 L d'eau est prélevé à ~ 30 cm sous la surface, tamisé sur 200 µm pour éliminer le zooplancton puis filtré sur une colonne de filtration (filtres GF/F *Whatmann*®, et en polycarbonate 3 µm et 10 µm *Whatmann*®). Chaque filtre est ensuite placé au congélateur à -20 °C avant analyses (durée de conservation 1 mois). Les concentrations en chlorophylle *a* par classe de taille (0,7-3 µm, 3-10 µm et >10 µm) sont ainsi estimées.

L'extraction des pigments chlorophylliens se fait avec de l'acétone 90 %. Après 24h au froid (-20°C) et à l'obscurité, les teneurs en chlorophylle *a* et en phaeopigments sont mesurées au fluorimètre (*Turner Trilogy*®) selon la méthode par acidification de Yentsh & Menzel (1963) modifiée par Holm-Hansen et al. (1965).

Les concentrations sont calculées suivant les équations de Lorenzen (1967) :

$$[\text{Chl } a] = F_d \times \left[ \frac{\tau}{\tau - 1} \right] \times (F_b - F_a) \times \frac{v}{V}$$

$$[\text{Phaeo}] = F_d \times \left[ \frac{\tau}{\tau - 1} \right] \times [(\tau - F_a) - F_b] \times \frac{v}{V}$$

avec  $F_d$  et  $\tau$  : coefficients de calibration,  $F_b$  : fluorescence avant acidification,  $F_a$  : fluorescence après acidification,  $v$  : volume d'extraction et  $V$  : volume d'eau filtrée.

Les mesures ponctuelles des teneurs en chlorophylle *a* nous ont permis d'étalonner le fluorimètre monté de la CTD (Fig. 2-6) avec  $[\text{Chl } a] = 1,34 \times \text{Fluorescence}$  ;  $R^2 = 0,82$ .

La biomasse phytoplanctonique a été convertie de carbone en appliquant un facteur de conversion de 50 à la concentration en chlorophylle *a in situ* (Banse 1977, Bamsted et al. 2000).

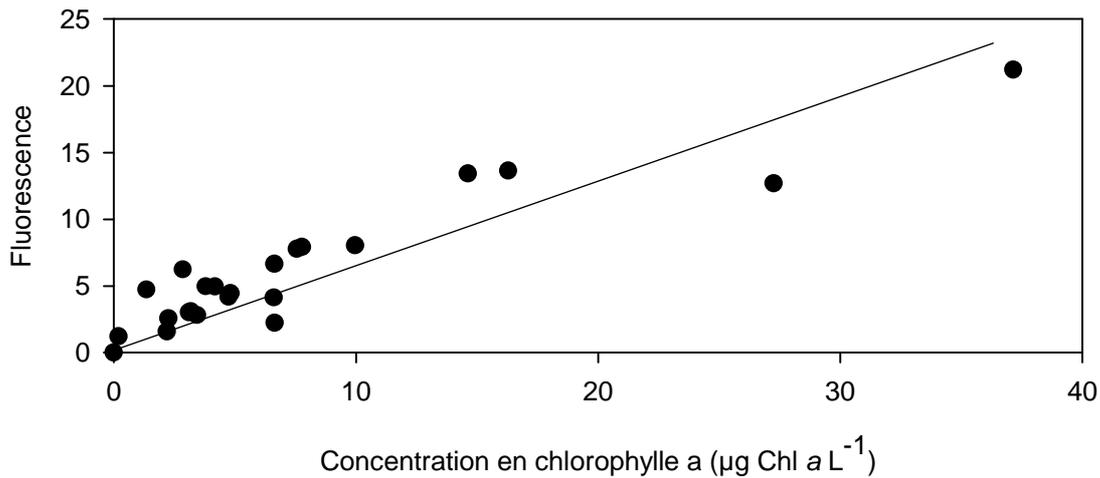


Figure 2-6. Relation entre la concentration en chlorophylle  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) et la fluorescence mesurée par la CTD.

### 2.2.2. Biomasse planctonique

La biomasse planctonique a été estimée à seulement deux stations (*SA2* et *Capelière*) à partir de traits de filet. A *SA2*, un filet conique modifié (80  $\mu\text{m}$  de vide de maille, 50 cm de diamètre, 1,2 m de long) est déployé verticalement entre le fond et la surface à une vitesse  $\sim 1 \text{ m s}^{-1}$  alors que pour le *Vaccarès*, un transect de 50 m a été effectué en tirant à pied un filet conique modifié (80  $\mu\text{m}$  de vide de maille, 30 cm de diamètre, 1,2 m de long) maintenu en surface avec des flotteurs à une vitesse  $\sim 0,2 \text{ m s}^{-1}$ . Le volume échantillonné ( $\text{m}^3$ ) par le filet est calculé à partir de la distance parcourue et de la surface d'ouverture du filet. Le contenu du collecteur est récupéré dans une bouteille contenant un large volume d'eau filtrée et maintenu au frais et à l'obscurité jusqu'au retour au laboratoire.

Le plancton est alors fractionné en classes de taille en utilisant une colonne de tamis (80  $\mu\text{m}$ , 200  $\mu\text{m}$ , et 500  $\mu\text{m}$ ). Après rinçage à l'eau douce pour éliminer le maximum de sel, le contenu de chaque tamis est récupéré sur un filtre pré-pesé (microbalance *Labover Precisa 40SM-200A*<sup>®</sup>, précision  $\pm 1 \text{ mg}$ ) et pré-calciné (450  $^{\circ}\text{C}$  pendant 4 h). Les filtres sont ensuite placés à l'étuve (60  $^{\circ}\text{C}$ ) pendant 72 h puis repesés. La biomasse planctonique ( $\text{mgMS m}^{-3}$ ; MS : Masse Sèche) est calculée à partir de la différence de masse entre la masse filtre+plancton et la masse initiale du filtre, rapportée au volume d'eau échantillonnée.

Compte tenu de la remise en suspension du sédiment au cours des prélèvements dans le *Vaccarès*, le protocole a dû être adapté afin d'éliminer le biais créé par la présence de sable.

Le contenu de chaque tamis (80  $\mu\text{m}$ , 200  $\mu\text{m}$  et 500  $\mu\text{m}$  ; Fig. 2-7) est placé dans des cuvettes en aluminium pré-pesées, puis séchés à l'étuve (60°C, ~ 5 j) avant d'être repesés. Les cuvettes sont ensuite calcinées à 450 °C pendant 5 h, éliminant ainsi toute la matière organique. La quantité de sédiment est ainsi estimée et par différence, la masse sèche du plancton (MS) est calculée.

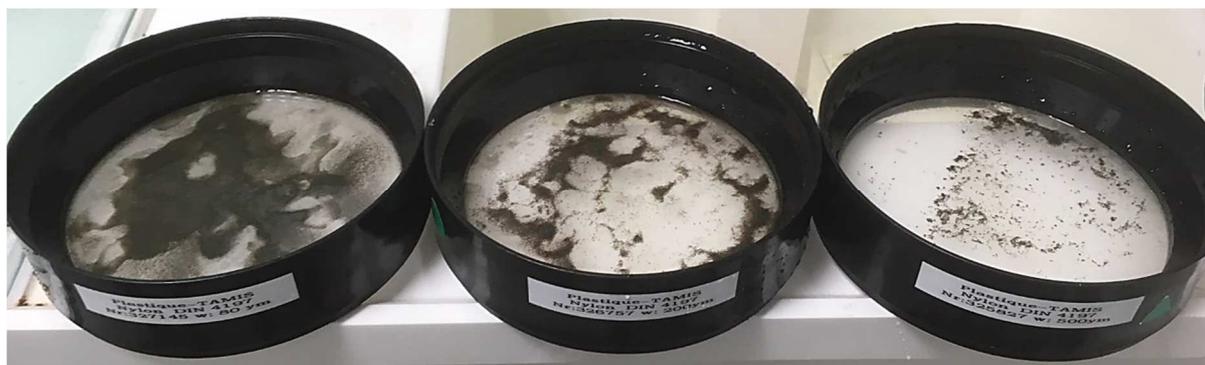


Figure 2-7. Photographie des tamis après un prélèvement de plancton dans l'étang du Vaccarès (de gauche à droite : 80  $\mu\text{m}$ , 200  $\mu\text{m}$ , 500  $\mu\text{m}$ ).

### 2.2.3. Abondance en zooplancton

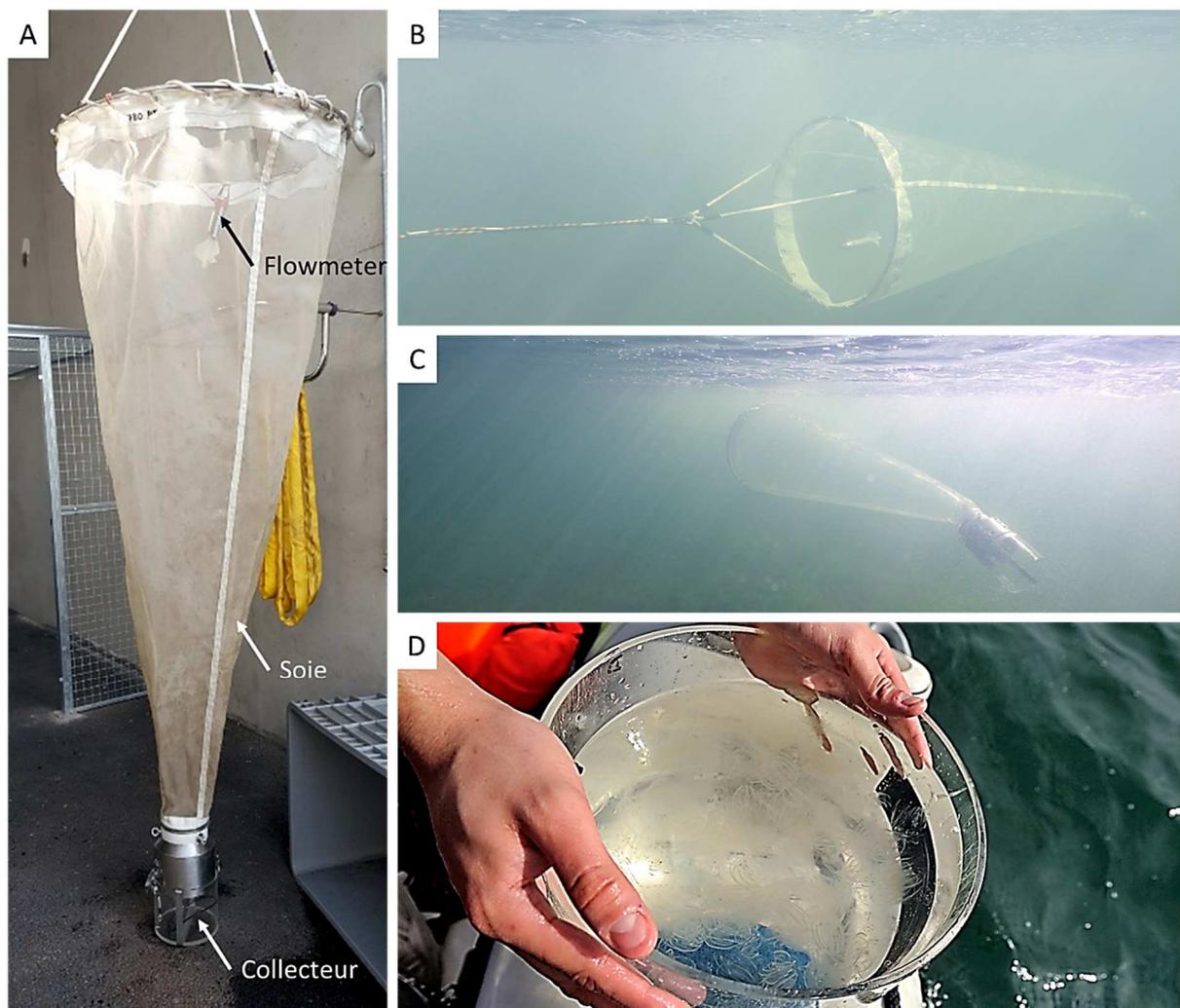
En suivant le même protocole de prélèvement que celui décrit ci-dessus un second trait de filet est effectué. Le contenu du collecteur est directement fixé avec une solution tamponnée (borax) eau de Berre/formaldéhyde (concentration finale ~ 4 %). Avant comptage, l'échantillon est remis en suspension dans de l'eau douce. Après homogénéisation, un sous échantillon (2 % à 10 %) est prélevé à l'aide d'une micropipette et placé dans une cuve de Dollfus. L'analyse taxinomique est faite par microscopie optique (loupe binoculaire *Leica M165-C*<sup>®</sup>). Les différents taxa sont identifiés au genre ou à l'espèce quand cela était possible à l'aide d'ouvrages de référence (Rose 1933, Trégouboff & Rose 1957, Razouls et al. 2010-2017) et validés avec WORMS (2019). L'abondance de chaque taxon (ind  $\text{m}^{-3}$ ) est calculée en rapportant le nombre d'organismes comptés à la fraction sous échantillonnée puis au volume d'eau prélevé.

### 2.2.4. Abondance en *Mnemiopsis leidyi*

Un filet *Regent* modifié (2 m de long, 75 cm de diamètre, et 780  $\mu\text{m}$  de vide de maille) est tiré horizontalement en subsurface (Fig. 2-8) à une vitesse de 3 nœuds en décrivant un arc de cercle de façon à éviter l'étrave du bateau. Le temps de prélèvement varie entre 2 min

et 10 min en fonction de l'abondance en gélatineux, la distance parcourue étant mesurée à l'aide d'un débitmètre fixé (ou flowmeter) sur l'ouverture du filet. Pour l'étang du Vaccarès, la faible profondeur n'a pas permis de déployer ce type de filet, l'abondance en cténaïres a été estimée uniquement à partir du nombre d'organismes capturés lors des mesures d'abondance en zooplancton.

Les solutions de conservation classiquement utilisées pour le zooplancton (formol 4 %) entraînent la dissolution complète de *Mnemiopsis leidyi*. Les individus doivent être comptés dès le prélèvement. Le volume total représenté par *Mnemiopsis* est mesuré en plaçant les individus dans une éprouvette graduée de 500 mL contenant 50 mL d'eau de la lagune. Le volume déplacé (mL) rapporté au nombre d'individus permet de calculer le biovolume individuel moyen ( $\text{mL ind}^{-1}$ ). Une trentaine d'individus minimum est ensuite conservée dans des flacons d'1 L contenant de l'eau de la lagune pour être mesurée au laboratoire.



L'abondance en œufs et larves de *M. leidy* est estimée à partir d'un trait de filet (filet conique modifié de 200  $\mu\text{m}$  de vide de maille) entre le fond et la surface. Le comptage des jeunes stades de *Mnemiopsis* étant impossible sur le bateau, les individus sont fixés au Lugol acide (3 %), seul produit ne dégradant pas les tissus des cténaires (Gorokhova & Lehtiniemi 2009, Sullivan & Gifford 2009).

Au laboratoire, un sous-échantillonnage entre 2 % et 50 % de la communauté totale est analysé et le nombre d'œufs et de larves (stades cyddipides et transitoires) est compté. Leurs abondances (en ind  $\text{m}^{-3}$ ) sont ensuite calculées.

### 2.2.5. Taille de *Mnemiopsis leidy*

Après chaque sortie, 30 cténaires adultes sont disposés sur une plaque de verre et sont photographiés (Fig. 2-9A).

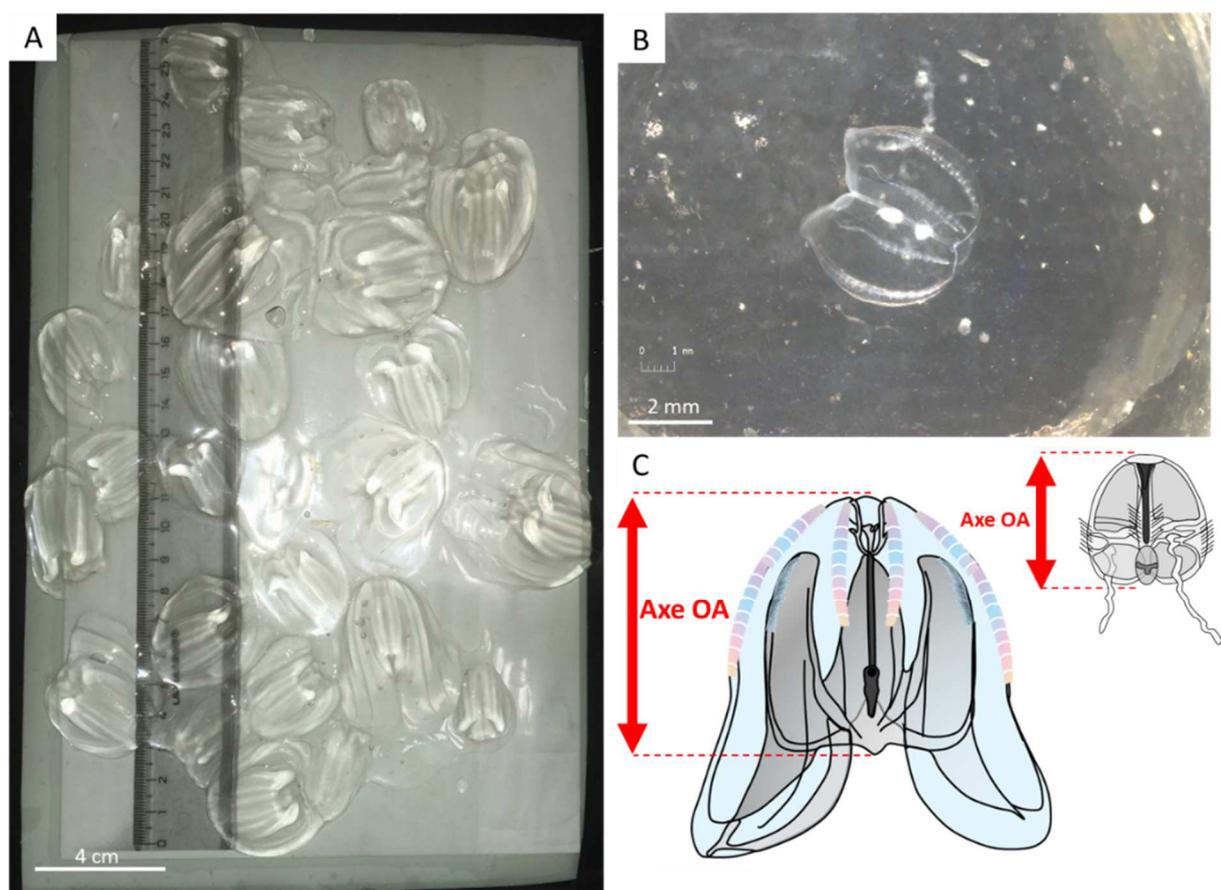


Figure 2-9. Exemples d'individus (A) adultes *M. leidy*, (B) larve de *M. leidy* et (C) mesure de l'axe OA.

Après calibration et pour plus de précision, le logiciel *ImageJ* est utilisé pour mesurer la taille (longueur de l'axe oral-aboral). Pour les stades larvaires, les individus sont photographiés (*Leica DMS® 1000*) et mesurés (précision : 100  $\mu\text{m}$ ) avec le logiciel *ImageJ* (Fig. 2-9B). Des cnidaires (*Aurelia* sp. et *Gonionemus vertens*) étaient présents régulièrement dans les échantillons et ont aussi été comptés et mesurés (Fig. 2-10).

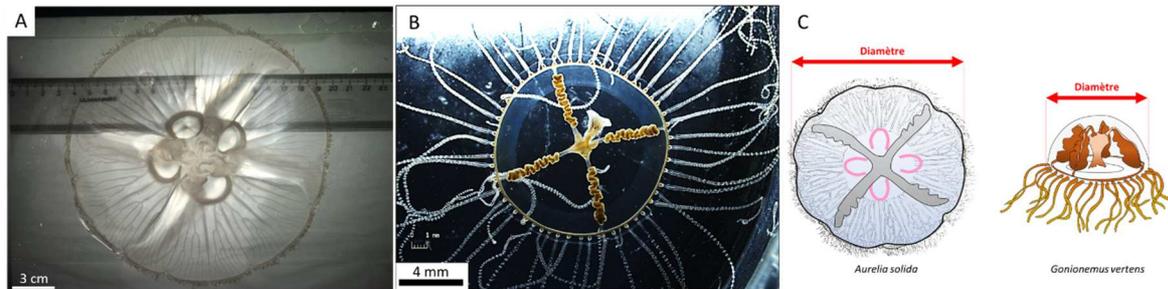


Figure 2-10. Exemples (A) d'un individu *Aurelia* spp., (B) d'un individu *Gonionemus vertens* et (C) schéma de la mesure du diamètre de l'ombrelle.

### 2.3. Etude de la physiologie de *Mnemiopsis leidyi*

Les différents taux physiologiques (i.e. respiration, excrétion, ingestion, reproduction, croissance et survie en conditions de jeun) sont mesurés principalement à partir d'expériences en laboratoire sous différentes conditions environnementales et/ou biologiques (température et nourriture disponible), mais aussi à partir d'expériences réalisées *in situ*.

Les individus sont collectés à la fin de chaque sortie dans le bassin de Vaine (station *Rognac*) à l'aide d'une épuisette pour les adultes et d'un filet conique de 200  $\mu\text{m}$  de vide de maille pour les stades larvaires. Afin de limiter le stress durant le transport jusqu'au laboratoire les organismes sont placés dans des sachets de 5 L préalablement remplis d'eau de la lagune (sans bulles d'air), hermétiquement fermés et placés dans une glacière. Les cténaires sont directement utilisés, dès le retour au laboratoire, pour les expériences de physiologie.

Les proies nécessaires pour les expériences sont soit des nauplii d'artemias soit un assemblage de la communauté naturelle de l'étang (prélevée avec un filet conique modifié de 80  $\mu\text{m}$  de vide de maille traîné délicatement à la main en subsurface). Les organismes collectés sont délicatement transvasés dans une glacière préalablement remplie d'eau de la lagune.

Les protocoles utilisés ont permis de mesurer consécutivement deux couples de taux physiologiques ingestion/reproduction puis respiration/excrétion, en utilisant les mêmes organismes. Cela permettait d'établir le bilan métabolique (entrée et sortie de matière) par individu pour chaque processus physiologique testé.

### 2.3.1. Taux d'ingestion de *Mnemiopsis leidyi*

#### 2.3.1.1. Approche au laboratoire

##### Ingestion des adultes

Neuf flacons de 13,2 L sont remplis sur le bateau jusqu'à débordement avec de l'eau de la lagune non tamisée contenant l'assemblage de proies zooplanctoniques à la concentration *in situ*. Six cténaires sélectionnés pour leur bon état physiologique (tissus intacts, nage dynamique et flottabilité intacte), sont placés individuellement dans chacun des flacons expérimentaux. Les trois autres flacons contiennent uniquement l'eau de la lagune et l'assemblage de proies naturelles (témoin). Les flacons sont fermés hermétiquement et placés sur une table à rouleaux (vitesse de rotation 1 tour min<sup>-1</sup>) afin de maintenir les organismes en suspension (Fig. 2-11) pendant 24 h à l'obscurité dans une chambre thermostatée correspondant à la température de la lagune le jour du prélèvement.



Figure 2-11. Table à rouleaux (A) vue dans son ensemble, (B) vue du dessus et (C) pendant une expérience.

A la fin des expériences, les cténares sont délicatement récupérés, mesurés, pesés et conservés dans des flacons destinés aux expériences de respiration/excrétion. Le contenu de chaque flacon (témoins et expérimentaux) est ensuite délicatement siphonné et tamisé sur une soie de 60  $\mu\text{m}$  de vide de maille. Les proies restantes ainsi que les œufs ayant été éventuellement pondus sont récupérés et fixés au Lugol acide (3 %). Les échantillons sont conservés dans une chambre froide à 4 °C. Le nombre et le type de proies sont estimés sous loupe binoculaire. Le nombre de proies dans les flacons témoins est aussi vérifié afin d'estimer la mortalité naturelle de la communauté.

Les taux d'ingestion ( $I$ , proies  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) et de vidage (volume d'eau débarrassé des particules en suspension,  $F$ ,  $\text{mL ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) sont calculés à partir des équations de Møller et al. (2010) :

$$I = \frac{(C_t - C_i)}{(t \times n)} \quad \text{et} \quad F = \frac{V}{C_t} \times \ln\left(\frac{C_0}{C_t}\right)$$

avec  $V$  : volume du flacon expérimental (L) ;  $t$  : temps d'incubation (h) ;  $n$  : nombre de cténares par flacon ;  $C_0$  : nombre de proies initialement disponibles ;  $C_t$  : nombre de proies au temps  $t$ .

Afin d'identifier la préférence alimentaire (type et quantité de proies ingérées par rapport à la composition naturelle en proies disponibles) des cténares, l'indice d'électivité ( $E_i$ ) d'Ivlev (Ivlev 1961, Vanderploeg & Scavia 1979, Lechowicz 1982) est calculé selon la formule suivante :

$$E_i = \frac{W_i + \left(\frac{i}{m}\right)}{W_i - \left(\frac{i}{m}\right)}$$

avec :  $W_i = \frac{\frac{r_i}{p_i}}{\sum \left(\frac{r_i}{p_i}\right)}$  ;  $m$  : nombre de proies disponibles ;  $i$  : proie ;  $r_i$  : proportion de la proie  $i$  dans l'alimentation et  $p_i$  : proportion de la proie dans le milieu.

Les valeurs de l'indice d'Ivlev varient entre -1 et 1. Les proies ne sont pas sélectionnées lorsque  $E_i = 0$ . En revanche les proies sont sélectionnées lorsque les valeurs sont proches de 1 et évitées quand  $E_i \sim -1$ .

### Ingestion des larves

Des larves de *Memiopsis* fraîchement prélevées sont placées par lot de 10 dans trois flacons en verre d'1 L contenant de l'eau de la lagune préalablement filtrée (GF/F *Whatman*®). Une centaine de nauplii d'artémias juste éclos sont rajoutés dans chacun des flacons. Ceux-ci sont ensuite fixés sur une roue de ferry (vitesse de rotation 1 tour min<sup>-1</sup>) pour éviter la sédimentation des organismes (Fig. 2-12), placée à la température de la lagune dans une pièce thermostatée et à l'obscurité pendant 24 heures. A la fin de l'expérience, le contenu de chaque flacon est tamisé sur une soie de 60 µm de vide de maille et fixé au Lugol acide (3%). Le nombre de proies et la taille de l'axe OA des cténaires sont mesurés. Le taux de prédation (ind ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) est calculé en rapportant le nombre de proies ingérées (différence entre le nombre initial et le nombre final) au nombre de prédateurs (ind ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) ou à la taille des larves (ind mm<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) et à la durée de l'expérience.

Lors des expériences de croissance, l'évolution du taux d'ingestion (ind mm<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) en fonction de leur taille a pu être mesuré en parallèle mais les flacons n'ont pas pu être placés sur la roue de ferry.

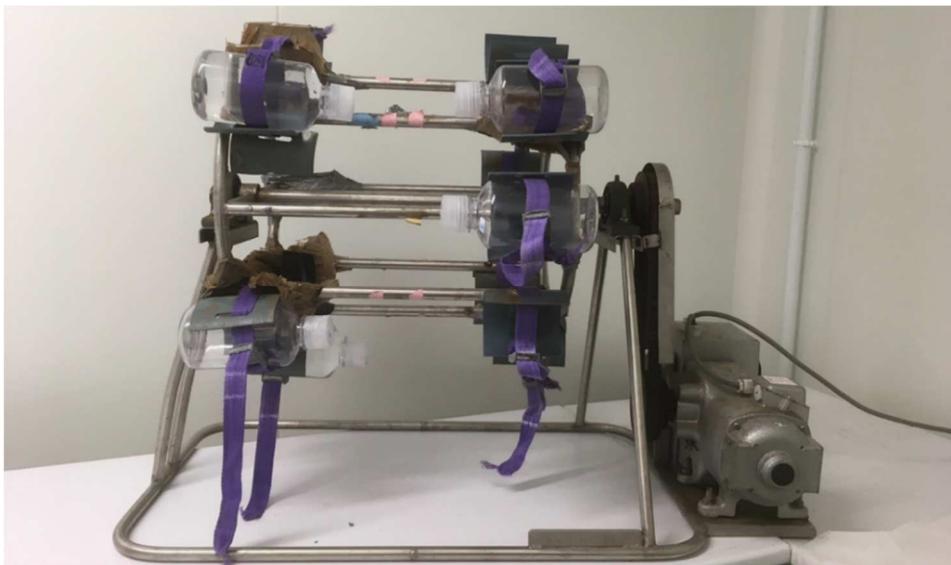


Figure 2-12. Roue de ferry utilisée lors des expériences de prédation des larves.

#### 2.3.1.2. Approche *in situ*

A chaque sortie, une vingtaine de *Mnemiopsis* adultes est délicatement prélevée à l'aide d'une épuisette à la station *Anse de Berre* et le biovolume individuel (mL) mesuré. Chaque individu est alors placé dans un flacon contenant 10 mL d'une solution tamponnée

d'eau de mer filtrée/formol (concentration finale 4 %). Le formol entraînant la dissolution quasi-totale des tissus des cténares, seules les proies contenues dans le tractus digestif restent visibles (Purcell 1988). Au laboratoire, le contenu stomacal est analysé sous loupe binoculaire (*Leica M165-C*<sup>®</sup>) et les différents taxa identifiés et comptés. La longueur des proies est également estimée et leur masse en carbone déterminée selon les formules issues de la littérature (Annexe 1). Un total de 500 contenus stomacaux a été analysé entre décembre 2015 et septembre 2017.

A partir de l'hypothèse que les cténares se nourrissent en continu, le taux d'ingestion journalier *in situ* est estimé selon la formule de Purcell (2003) :

$$F = \frac{C}{D} \times 24$$

avec F : le nombre de proies ingérées par cténaire par jour (proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>), C : le nombre de proies identifiées dans les estomacs (proies ind<sup>-1</sup>), D : le temps de digestion (h) déterminé à partir des expériences en laboratoire (partie 2.4.5.).

Enfin, à partir du taux d'ingestion calculé, l'impact des cténares sur la population zooplanctonique est estimé selon la formule suivante (Barz & Hirche, 2005) :

$$P = \frac{F \times [Mnemiopsis]}{C} \times 100$$

avec P : le pourcentage de zooplancton consommé par jour, F : le taux d'ingestion (proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>), [Mnemiopsis] : l'abondance en cténares (ind m<sup>-3</sup>) et C : l'abondance en proies disponibles dans le milieu (proies m<sup>-3</sup>).

### 2.3.2. Taux de digestion

Le taux de digestion chez *M. leidyi* a aussi été estimé en fonction de la température. Dix individus fraîchement prélevés sont placés dans un bécher de 5 L contenant du zooplancton de la lagune en concentration *ad libitum* pendant 1 heure à l'obscurité et dans une chambre thermostatée à la température de la lagune. A la fin de l'expérience, chaque cténaire est placé dans une coupelle en verre de 50 mL remplie d'eau de la lagune préalablement filtrée (GF/F *Whatman*<sup>®</sup>). Le pharynx et l'estomac de chaque individu sont photographiés (*Leica DMS 1000*<sup>®</sup>) (Fig. 2-13) toutes les dix minutes jusqu'à la disparition complète des proies.

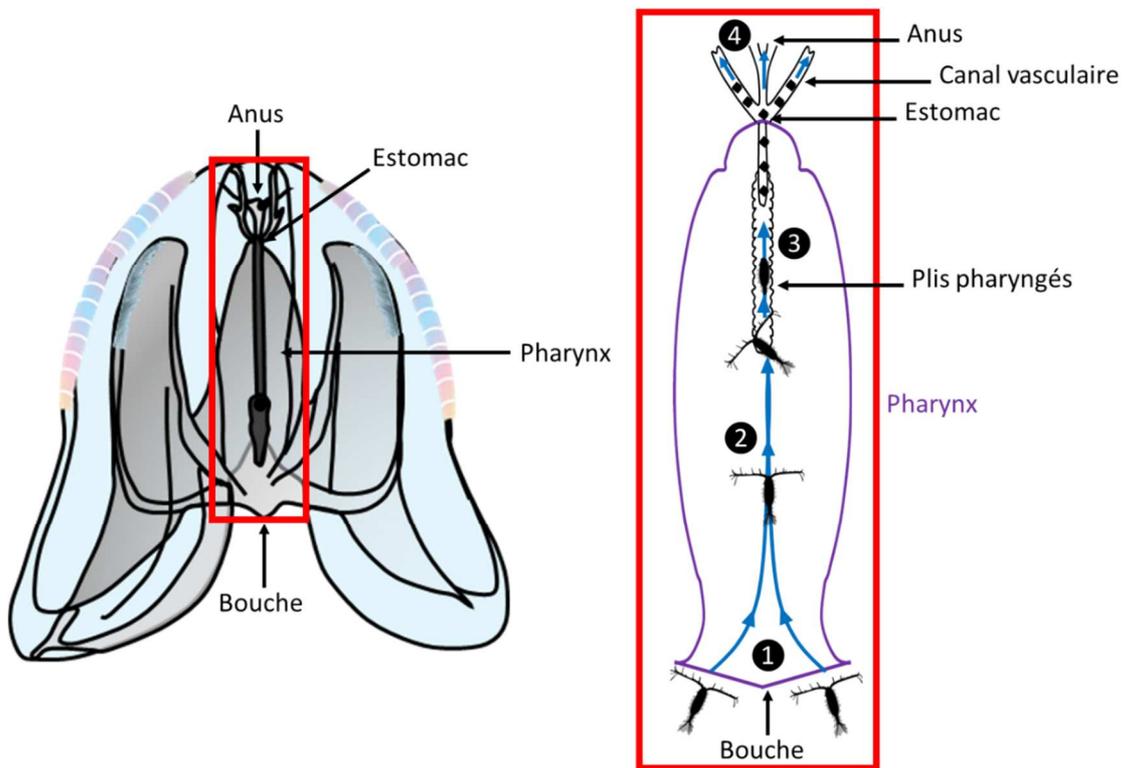


Figure 2-13. Représentation schématique du système gastrovasculaire de *Mnemiopsis*. ① ingestion des proies par la bouche ; ② migration des proies vers les plis pharyngés pour digestion ; ③ digestion par les plis pharyngés ; ④ les petits fragments sont distribués via les canaux radiaires, les déchets rejetés via l'anus. Repris d'après Sullivan (2010).

Afin de ne mettre en évidence que les proies, les photographies sont prises sur fond blanc éclairé. L'analyse d'images est effectuée grâce au logiciel *ImageJ* et à l'outil d'ajustement *Auto local threshold* qui permet d'isoler uniquement les proies du reste de l'image (Fig. 2-14A). *Analyze particles* permet de calculer l'aire occupée par les proies dans le pharynx/estomac (Fig. 2-14B). Le taux de digestion (minutes) est donc calculé à partir de la décroissance de l'aire occupée par les proies au cours du temps.

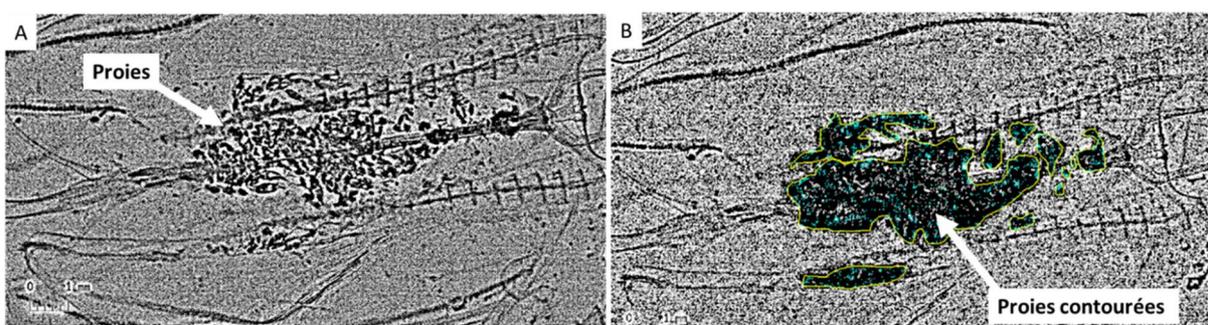


Figure 2-14. Détermination de l'aire occupée par les proies dans le pharynx/estomac d'un *M. leidyi* par traitement d'image (*ImageJ*). (A) Après traitement d'ajustement par *Auto local threshold* ; (B) détournage et calcul de l'aire des particules par *Analyze particles / Overlay outlines*.

### 2.3.3. Taux de reproduction de *Mnemiopsis leidyi*

L'activité de reproduction est estimée via le nombre d'œufs pondus par animal (hermaphrodisme – autofécondation). A la fin des expériences d'ingestion/ponte, le nombre d'œufs est compté, leur diamètre mesuré et le stade de division cellulaire identifié. Le taux de reproduction (œufs ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) est alors estimé. De plus ce dernier est également converti en œufs mL<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> en rapportant le nombre d'œufs pondus au biovolume des cténaïres.

### 2.3.4. Taux de respiration

Les expériences de respiration et d'excrétion sont effectuées simultanément et directement après chaque expérience d'ingestion/ponte. Les individus ayant été utilisés pour l'estimation de l'ingestion/ponte sont placés dans des flacons de 2 L contenant de l'eau de la lagune préalablement filtrée (GF/F *Whatman*®) pour éliminer toutes les particules, et oxygénée pendant 12 h minimum à l'aide d'un bulleur (saturation ~ 100 %). Les flacons utilisés sont préalablement lavés à l'éthanol puis rincés à l'eau distillée pour éviter toute contamination bactérienne. Le bon état physiologique de chacun des lots de six individus est vérifié puis ils sont placés individuellement dans des flacons en verre de 2 L ; deux flacons témoins sans cténaïres sont aussi préparés. Les flacons sont fermés hermétiquement en veillant à ne pas piéger de bulles d'air. L'ensemble des flacons est placé pendant 24 h à l'obscurité dans un bain marie (bac d'eau) afin de limiter au maximum les variations de température à ± 0,2 °C. La concentration en oxygène dissous est mesurée à l'aide d'optodes (Fig. 2-15). Cette méthode est certes invasive (sonde en contact direct avec le milieu expérimental) mais elle assure la production de données robustes (Tengberg et al. 2006). Les optodes sont directement fixées au bouchon de chaque flacon et reliées à un ordinateur (Fig. 2-15). L'enregistrement des concentrations en oxygène (µmol L<sup>-1</sup>) est fait en continu (une mesure toutes les 10 min). La réponse des optodes et l'acclimatation des cténaïres nécessite ~ 1h avant que les mesures ne soient considérées comme fiables (Lilley et al. 2014).

Le taux respiratoire (R, µmol ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) est ainsi calculé :

$$R = \frac{[O_2]_{t0h} - [O_2]_{t24h}}{(n \times t)}$$

avec n : nombre de cténaïres par flacon, t : temps (j), [O<sub>2</sub>]<sub>t0h</sub> : concentration initiale en oxygène (µmol L<sup>-1</sup>), [O<sub>2</sub>]<sub>t24h</sub> : concentration finale en oxygène (µmol L<sup>-1</sup>).

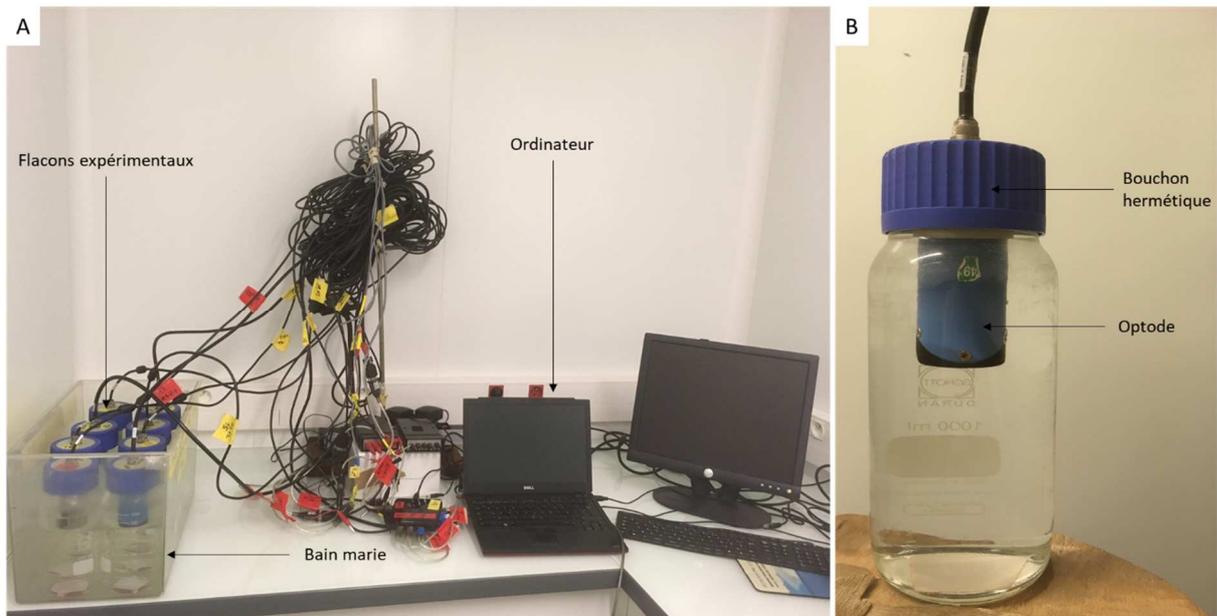


Figure 2-15. (A) Installation du matériel pour l'expérience de respiration et (B) du système de mesure par les optodes.

### 2.3.5. Excrétion ammoniacale

Le produit de la digestion est généralement sous forme d'azote ammoniacal ( $\text{NH}_4^+$ ). A la fin des expériences, l'eau de chaque flacon (témoins et expérimentaux) est homogénéisée puis transvasée dans des flacons à scintillation stériles de 50 mL. Les flacons sont placés au congélateur ( $-20^\circ\text{C}$ ) jusqu'à analyse.

L'analyse des échantillons est effectuée en suivant la réaction de l'ion ammonium avec l'orthophtaldialdéhyde (OPA). Un volume d'eau (5 mL) est prélevé puis additionné de 250  $\mu\text{L}$  de réactif de mélange  $\text{NH}_4^+$  (Holmes et al. 1999). Les flacons sont placés à l'obscurité pendant 3 heures. La fluorescence de chaque échantillon et de chaque blanc (témoin et eau milli-Q) est mesurée par fluorimétrie (Turner Trilogy®) puis convertie. La concentration en ammonium ( $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{L}^{-1}$ ) est calculée en tenant compte de la courbe de calibration.

Le taux d'excrétion ( $E$ ,  $\mu\text{mol ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) est calculé selon l'équation suivante :

$$E = \frac{[\text{NH}_4^+]_{t0h} - [\text{NH}_4^+]_{t24h}}{(n \times t)}$$

avec  $n$  : nombre de cténaires par flacon,  $t$  : temps (j),  $[\text{NH}_4^+]_{t0h}$  : concentration initiale en ammonium ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ),  $[\text{NH}_4^+]_{t24h}$  : concentration finale en ammonium ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ).

Les analyses sont effectuées par la plateforme PAPB (Plateforme Analytique Paramètres de Bases) du MIO.

### 2.3.6. Taux de croissance

Des larves cyddipides (2 – 3 mm) fraîchement prélevées ont été placées individuellement dans 10 flacons en verre contenant de l'eau de la lagune préalablement filtrée (GF/F *Whatman*®). Le volume a été adapté tout au long de l'expérience à la taille des larves, avec 450 mL pour les premiers stades, puis de 1 L et 2 L pour les stades subadultes (10 mm) (Stoecker et al. 1987). Les expériences de croissance ont été réalisées à 10 °C et 19 °C à la période où l'eau de la lagune était à ces températures. Afin de tester le rôle de la quantité de nourriture sur la croissance, 2 régimes ont été testés : 5 flacons contiennent une quantité maximale de proies définie en fonction de la taille et de l'efficacité de capture de ces proies (Martindale 1987) (soit  $31 \pm 12$  proies  $\text{mm}^{-1}$ ), et 5 autres flacons contiennent 2 fois moins de proies. Les proies offertes étaient des nauplii d'artémias fraîchement écloses, par soucis de facilité. Mais le comportement natatoire des nauplii d'artémias étant similaire à celui des nauplii de copépodes trouvées dans le milieu naturel, nous avons admis que l'efficacité de capture des larves de cténaïres n'est pas affectée.

Les flacons expérimentaux sont placés dans une chambre thermostatée à température *in situ* et à l'obscurité. Tous les deux jours, les larves sont isolées et prises en photo sous loupe binoculaire (*Leica DMS1000*®). L'axe oral-aboral est mesuré grâce au logiciel *ImageJ*. L'eau de chaque flacon est tamisée sur 60  $\mu\text{m}$ , les proies récupérées fixées au Lugol acide (3 %) et conservées au réfrigérateur (4 °C) jusqu'à analyse. Les larves de cténaïres et une nouvelle quantité de proies adaptée à la taille sont ensuite replacées dans les flacons, dans la chambre thermostatée et à l'obscurité. L'expérience prend fin lorsque le stade adulte est atteint (perte des tentacules).

Le taux de croissance ( $\text{mm ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) est calculé en tenant compte de l'accroissement de la taille de l'axe oral-aboral (OA) entre le temps initial ( $t_0$ ) et le temps  $t_i$ . Les proies restantes sont comptées ainsi que les œufs de cténaïres éventuellement présents.

### 2.3.7. Résistance au jeûne

Les cténares comme d'autres gélatineux sont capables de jeûner pendant de longues périodes de temps avant de mourir (Henry & Martindal 2000, Gibbons et al. 2003, Chera et al. 2009, Costello et al. 2012, Granhag & Hosia 2015). Afin d'estimer la résistance au jeûne, dix cténares dont le pharynx/estomac étaient clairement vides ont été pesés (microbalance *Labover Precisa 40SM-200A*<sup>®</sup>, précision  $\pm 1$  mg). Chaque individu est placé séparément dans un flacon contenant 2 L d'eau de la lagune préalablement filtrée (GF/F *Whatman*<sup>®</sup>) à l'obscurité dans une chambre thermostatée. Les expériences ont été réalisées aux températures *in situ* suivantes 2°C, 12°C, 15°C et 24°C. Tous les deux jours, les cténares sont délicatement récupérés à l'aide d'une petite épuisette, placés dans une coupelle contenant 20 mL d'eau de la lagune filtrée, repesés puis replacés délicatement dans leur flacon d'origine. La taille létale correspond ainsi à la mesure à t-2j avant la mort. La courbe de la décroissance de masse est réalisée en fonction du temps pour chaque température.

### 2.3.8. Etude complémentaire de la physiologie de deux espèces de cnidaires

Des expériences similaires sont conduites sur *Aurelia* spp. (respiration, excrétion, et ingestion) et sur *Gonionemus vertens* (ingestion) suivant les mêmes protocoles. La fréquence d'observation de ces deux espèces étant faible, ces dernières ont été mises en cultures en aquarium au laboratoire et nourries à l'aide d'artémias. De fait pour la mesure des taux d'ingestion, des nauplii d'artémias fraîchement éclos étaient utilisés.

Les mesures d'ingestion et de respiration/excrétion chez *Aurelia* spp. ont été effectuées en utilisant le même matériel et les mêmes volumes que chez *Mnemiopsis*. Le volume des flacons expérimentaux pour les expériences d'ingestion chez *Gonionemus vertens* a été en revanche adapté (1 L).

## 2.4. Isotopie stable

Une approche par isotopie stable ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) a été utilisée pour caractériser la signature des différents compartiments du réseau trophique benthopélagique de l'étang de Berre lors de l'étude à haute fréquence en avril 2016.

Différents réservoirs ont été étudiés : Matière Organique Sédimentaire (MOS) et Matière Organique Particulaire (MOP), des macrophytes (*Zostera noltei* et *Chaetomorpha linum*), les différents taxa zooplanctoniques, une espèce de cnidaire (*Aurelia* spp.), une espèce de cténaire (*Mnemiopsis leidyi*) et une espèce de téléostéen (*Mugil* sp.).

### 2.4.1. Prélèvements et préparation des échantillons

- MOS** | La couche superficielle du sédiment est raclée en plongée à l'aide de trois flacons stériles d'1 L. Les flacons sont placés au frais avant retour au laboratoire où le contenu est ensuite tamisé sur une soie de 200  $\mu\text{m}$  pour éliminer les particules de sédiments qui sont généralement  $> 200 \mu\text{m}$ . Les particules organiques  $< 200 \mu\text{m}$  sont ensuite placées dans des sachets stériles.
- MOP** | Entre 2 et 4 L d'eau prélevés avec une bouteille *Niskin* sont préalablement tamisés sur une soie de 80  $\mu\text{m}$  de vide de maille pour éliminer débris et organismes zooplanctoniques puis filtrés sur GF/F *Whatman*<sup>®</sup> pré-calcinés (450°C pendant 5h) et pré-pesés. Les filtres sont placés dans des boîtes stériles hermétiques.
- Macrophytes** | Après avoir éliminé les rhizomes et les épiphytes, les feuilles prélevées en plongée sont nettoyées à l'eau Milli-Q puis placées dans des sachets stériles.
- Zooplancton** | Une première fraction du zooplancton prélevée au filet 80  $\mu\text{m}$  est tamisée sur une colonne de tamis (80  $\mu\text{m}$ , 200  $\mu\text{m}$  et 500  $\mu\text{m}$ ). La deuxième fraction a été triée sous loupe binoculaire. Différents taxa : crustacés (copépodes : *Acartia tonsa*, *Euterpina acutifrons*, et autres espèces d'harparticoïdes),

nauplii de cirripèdes, mysidacés, amphipodes (*Monocorophium insidiosum*) et isopodes, larves de polychètes, larves de gastéropodes, et larves de téléostéens ont été isolés, comptés et placés séparément sur des filtres préalablement calcinés. Entre 300 et 500 individus de chaque taxa sont isolés. Chaque filtre est enfin placé dans des boîtes hermétiques.

**Gélatineux** | Les cnidaires et les cténares prélevés à l'épuisette sont mesurés. Afin d'éliminer tout biais dans l'analyse isotopique lié à la présence de proies dans leur tractus digestif, le zooplancton et les gélatineux sont conditionnés seulement 3 h après le prélèvement. Les cténares/cnidaires sont alors rincés à l'eau Milli-Q, mesurés et placés individuellement dans des sachets stériles.

**Téléostéens** | Les juvéniles de muges attrapés à l'épuisette sont mesurés et les tissus musculaires de chaque individu individuellement placé dans des sachets stériles.

Les filtres et les sachets entre-ouverts sont placés 24h à l'étuve (60 °C) puis conservés au congélateur. Après congélation, les échantillons sont placés au lyophilisateur pendant 24 heures puis conservés dans une armoire à dessiccation avant conditionnement pour analyse.

Tout le matériel utilisé (coupelles, pinces, paillasse) est soigneusement lavé à l'HCl 10 % et rincé à l'eau Milli-Q entre chaque échantillon. Des gants stériles sont également utilisés et changés entre chaque échantillon. Les échantillons lyophilisés sont broyés sur un tamis en acier (60 µm) à l'aide d'un mortier et d'un pilon afin d'obtenir une poudre homogène.

Plusieurs compartiments (i.e. MOP, MOS, macrophytes, zooplancton crustacé et téléostéens), contenant trop de carbonates ont dû être préalablement acidifiés. De l'HCl 1 % est abondamment versé sur la fraction organique de la MOS ; la réaction provoquant un dégagement gazeux. Cette étape est répétée jusqu'à l'arrêt de cette réaction. Les échantillons de MOP sont acidifiés par rinçages successifs (3 fois) avec de l'HCl 1 % puis rincés abondamment à l'eau Milli-Q. Pour les macrophytes, le zooplancton crustacé et les téléostéens, l'acidification est effectuée par exposition aux vapeurs d'HCl fumant (37 %). Les échantillons ainsi qu'un bécher contenant 10 mL d'HCl fumant (37 %) sont placés dans un dessiccateur en verre sous hotte aspirante. Le couvercle est replacé sur le dessiccateur et le

vide y est fait à l'aide d'une pompe à main. La décarbonatation dure 4 heures. Tous les échantillons ont été ensuite rincés trois fois à l'eau Milli-Q puis placés à l'étuve (60 °C).

### 2.4.2. Conditionnement des échantillons pour les analyses isotopiques

Les échantillons non décarbonatés sont placés dans des microcapsules en étain tandis que les échantillons décarbonatés sont placés dans des microcapsules en argent. La masse de matière placée dans les microcapsules est d'environ 0,5 mg pour les producteurs primaires (zooplancton crustacé et gélatineux, téléostéens) et de 1 mg pour la MOS et la MOP. Les analyses isotopiques (C et N) ont été réalisées par le laboratoire Littoral ENvironnement et Sociétés (LIENSs) à la Rochelle, à l'aide d'un IRMS *Thermo Scientific Delta V Advantage*<sup>®</sup> en mode Flux Continu connecté à une interface ConFlo IV, l'ensemble couplé à un analyseur élémentaire *Flash EA 1112*<sup>®</sup>.

Les rapports isotopiques sont exprimés (‰) par rapport aux standards internationaux (PeeDee belemnite limestone carbonate pour le carbone et au N<sub>2</sub> atmosphérique pour l'azote, [Peterson & Fry 1987](#)) :

$$\delta X (\text{‰}) = \left[ \frac{(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}})}{R_{\text{standard}}} \right] \times 10^3$$

avec X : <sup>13</sup>C ou <sup>15</sup>N et R : ratio isotopique <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C et <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N

Les rapports atomique Carbone/Azote (C/N) ont aussi été estimés. La précision du spectromètre de masse est < 0,1 ‰.

### 2.4.3. Analyse des données isotopiques

#### 2.4.3.1. Modèle de mélange isotopique SIAR

Les signatures isotopiques des différents compartiments étudiés résultent d'un mélange provenant de plusieurs sources de matière organique. A partir du modèle SIAR

(Stable Isotope Analysis in R, [Parnell et al. 2010](#)) il est possible de déterminer les sources potentielles de carbone et d'azote qui influent sur chaque compartiment. Ce modèle de mélange est basé sur des équations décrivant la proportion de chaque source dans un mélange donné :

$$\delta C^{13} = \sum f_X \delta C_X^{13}$$

$$\delta N^{15} = \sum f_X \delta N_X^{15}$$

Avec  $\delta C^{13}$  et  $\delta N^{15}$  : signatures isotopiques des sources ;  $X$ ,  $f_X$  les proportions relatives de contribution des différentes sources.

L'approche bayésienne de ce modèle de mélange isotopique prend en compte l'ensemble de la variabilité des signatures isotopiques des sources et permet de montrer une distribution de probabilités associées à des valeurs de contribution.

#### 2.4.3.2. Détermination des niches écologiques

La caractérisation des niches écologiques à partir des signatures isotopiques en azote et carbone des compartiments étudiés est effectuée à l'aide du modèle SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R ; [Jackson et al. 2011](#)), package SIBER pour R version 3.1.3 ([Parnell et al. 2010](#), [Jackson et al. 2011](#)). Même si cet outil est critiquable notamment par rapport aux biais possibles dans la variabilité des signatures isotopiques de la ligne de base (source de matière organique ; [Fry 2013](#), [Hoeinghaus & Zeug 2008](#)), il permet d'offrir une vision globale des interactions trophiques entre les compartiments.

La niche écologique potentielle d'un compartiment donné est caractérisée par l'aire d'une ellipse standard (SEA) ([Layman et al. 2007](#) ; [Jackson et al. 2011](#)). [Jackson et al. \(2001\)](#) ont suggéré de calculer les aires d'ellipse standard (SEA) à l'aide d'une formule et en particulier la métrique SEAc, car elle corrige spécifiquement la taille des échantillons. Les ellipses standard contiennent environ 40 % des données et sont basées sur un modèle bivarié. La distribution normale, tandis que les ellipses sont basées sur l'ensemble des données ([Jackson et al. 2011](#)). Pour comparer les interactions entre les espèces, les estimations de l'incertitude

entourant les ellipses SEAc sont calculées en utilisant l'inférence bayésienne basée sur 100 000 tirages postérieurs (i.e. équivalents bivariés aux écarts-types dans l'analyse univariée ; Jackson et al. 2011). La probabilité que les ellipses de deux espèces soient significativement différentes peut alors être déterminée. Tous ces calculs ont été effectués à l'aide du SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses dans la routine R) dans le package SIAR pour R v3.1.3 (Parnell et al. 2010, Jackson et al. 2011).

L'utilisation de ce type de modèle de mélange isotopique permet uniquement de montrer les grandes tendances. L'apport de l'étude de l'alimentation chez les différents compartiments est primordial pour affirmer ou non les interactions trophiques déterminées à partir des modèles de mélange isotopiques.

## **2.5. Recueil de données sociologiques : enquête par entretiens semi-directifs auprès des usagers des étangs**

L'enquête sociologique auprès des usagers a été menée à travers des entretiens semi-directifs. Cette méthode qualitative permet de guider le discours des personnes interrogées autour de thèmes précis définis en amont. Le choix d'une approche qualitative est motivé par trois principales raisons :

1. Pour des questions de faisabilité logistique et de calendrier doctoral imparti, l'approche sociologique garde un caractère exploratoire, prenant le statut assumé de discipline secondaire.
2. La littérature académique en sociologie relative aux rapports entre sociétés et méduses est peu développée, n'offrant pas de base suffisamment documentée pour se dispenser d'une phase qualitative exploratoire avant le passage à des approches quantitatives (e.g. enquêtes par questionnaires).
3. Enfin, et non des moindres, la population d'étude ciblée est soit de très petite taille (les pêcheurs professionnels et les gestionnaires-naturalistes, seuls usagers aquatiques directs de l'étang du Vaccarès), soit composée de sous-populations très hétérogènes

par leur statut et leur nombre (e.g. baigneurs estivaux *versus* pêcheurs professionnels), dès lors peu propices à des traitements statistiques robustes.

Dans le cadre de l'interdisciplinarité océanographie / sociologie, les résultats d'enquêtes sociologiques permettront de récolter des informations fournies par les usagers pouvant être mises en liens avec les données quantitatives obtenues dans le cadre de l'étude en océanographie.

L'échantillonnage est basé en partie sur l'activation de réseaux institutionnels et professionnels par technique « *boule de neige* » et, en complément, de façon opportuniste (rencontres avec les pêcheurs au port, avec les baigneurs et promeneurs sur les plages et les côtes de l'étang). Cette technique exhaustive « *boule de neige* » consiste à demander aux personnes interrogées d'indiquer d'autres individus pouvant être concernées par l'enquête (Combessie 2007).

Le principe de l'entretien semi-directif est fondé sur une grille de questions communes traitant des mêmes thèmes pour tous les usagers tout en laissant la place à des propos libres énoncés par les usagers lors de leur réflexion. L'entretien semi-directif doit être mené d'égal à égal afin d'éviter de créer un contexte de survalorisation ou dévalorisation pouvant gêner les répondants (Beaud 1996).

La grille d'entretien semi-directif commune est adaptée au type d'utilisateur interviewé (par exemple des précisions sur leurs techniques de pêche sont demandées aux pêcheurs professionnels) :

Thèmes abordés	Questions
<b>Itinéraire de vie</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Depuis combien de temps fréquentez-vous l'étang ?</li> <li>▪ Pourriez-vous me raconter votre itinéraire de vie ?</li> <li>▪ Etes-vous originaire d'une commune riveraine de l'étang de Berre (ou Vaccarès) ? Laquelle ? Si non, quand avez-vous vu l'étang pour la première fois ?</li> </ul>
<b>Lieux fréquentés</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>▪ <b>(Pêcheurs)</b> Actuellement, l'étang de Berre (ou Vaccarès) est-il votre principale/unique zone de pêche ?</li> <li>▪ <b>(Pêcheurs)</b> Quel type de pêche y pratiquez-vous ? Depuis que vous pêchez dans l'étang de Berre (ou de Vaccarès) vos techniques de pêches ont-elles changé ? Pourquoi ces changements de techniques ?</li> <li>▪ <b>(Pêcheurs)</b> Aujourd'hui que pêchez-vous ? Est-ce que ceci a évolué depuis que vous pêchez dans l'étang de Berre (ou de Vaccarès) ? Selon vous, à quoi sont dues ces évolutions ? Evolution concernant les types d'espèces et/ou leur quantité ?</li> <li>▪ <b>(Pêcheurs)</b> Avez-vous toujours pêché dans l'étang de Berre (ou de Vaccarès) ? Avez-vous pêché dans d'autres sites ? Lesquels ?</li> <li>▪ <b>(Autres usagers)</b> qu'elles sont vos activités en lien avec l'étang ? Sur le rivage/sur l'eau ou dans l'eau ?</li> <li>▪ <b>(Autres usagers)</b> A quelle fréquence pratiquez-vous ces activités ?</li> </ul>
<b>Discours sur l'état de Berre/Vaccarès et évolutions</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Depuis que vous connaissez / fréquentez l'étang de Berre (ou Vaccarès), quelles évolutions y avez-vous vues ? Selon vous à quoi sont-elles dues ? Qu'en pensez-vous ?</li> <li>▪ Avez-vous vu une évolution concernant les espèces animales ou végétales de l'étang de Berre (ou de Vaccarès) ? (Hormis méduses). Déclin/disparition de certaines ? Développement/Arrivée d'autres ? Selon vous quelles en sont les causes ?</li> <li>▪ Dans quelle mesure ces évolutions impactent-elle votre activité ?</li> </ul>
<b>Enjeux politiques et gestions</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Que pensez-vous de l'état actuel de l'étang de Berre (ou Vaccarès) ? Qu'en est-il de la pollution ? De l'eau ? De l'air ?</li> <li>▪ De façon générale, que pensez-vous des politiques actuelles de gestion de l'étang de Berre (ou de Vaccarès) ? Selon vous, que faudrait-il faire ? Comment ? Pourquoi ? Qui ?</li> <li>▪ Selon vous, quelles sont les questions prioritaires aujourd'hui concernant l'étang de Berre (ou Vaccarès) ? De façon générale ?</li> <li>▪ <b>(Pêcheurs)</b> En tant que pêcheur professionnel, quelles sont vos relations avec les autres types d'usagers de l'étang de Berre ? En concurrence sur la ressource ? Problème de braconnage ?</li> </ul>

La grille d'entretien proposait ensuite aux interviewés de faire un focus sur les méduses. Les questions suivantes étaient dès lors posées :

Thèmes abordés	Questions
<b>Méduses : connaissances</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Avez-vous vu des « méduses » dans l'étang ? Quelles espèces ? (Identification sur photos), Quand ? Dans quel contexte avez-vous vu ces « méduses » ? Vous étiez sur la rive, sur l'eau, dans l'eau ?</li> <li>▪ Avez-vous vu une évolution dans le temps concernant la présence de méduses ? Effet saisonnier ou non ? Influence de la météo ? Effet à long terme ? « Historique »</li> <li>▪ Selon vous qu'est-ce qui favorise ou non la présence de méduses dans l'étang ?</li> <li>▪ Pensez-vous que les méduses se déplacent ? Comment ? Pourquoi ?</li> <li>▪ Selon vous, d'où viennent les méduses qui sont dans l'étang ? S'agit-il d'espèces exotiques ou locales ?</li> </ul>
<b>Nouvelle méduse</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Avez-vous déjà vu dans l'étang de Berre cette nouvelle méduse ? (Montrer photo de <i>Gonionemus</i>). Quand l'avez-vous vue ?</li> </ul>
<b>Nuisances/utilité des méduses</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Selon vous, les méduses ont-elles une utilité ?</li> <li>▪ Savez-vous ce que mangent les méduses et qui les mange ?</li> <li>▪ Selon vous, les méduses peuvent-elles être qualifiées de nuisibles ?</li> </ul>
<b>Méduses gêne</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Est-ce que la présence de méduses peut gêner vos activités ? Quand ? Comment ? Que faites-vous dans ce cas ?</li> <li>▪ La présence de méduse peut-elle avoir des implications économiques sur votre activité de pêche ?</li> <li>▪ Avez-vous déjà été piqué par une méduse ? Qu'avez-vous fait ? Selon vous, toutes les espèces de méduses sont-elles urticantes ?</li> <li>▪ Pensez-vous qu'il faut lutter contre la prolifération des méduses ? (Ou bien : s'il y avait des proliférations de méduses, pensez-vous qu'il faudrait faire quelque chose à ce sujet ?) Comment ? Qui ?</li> </ul>

Le corpus comprend 22 entretiens réalisés auprès d'utilisateurs de l'étang de Berre et 6 auprès d'utilisateurs de l'étang du Vaccarès (Tab. 2-3 ; Fig. 2-16). L'objectif de cette étude qualitative était de récolter un échantillon d'entretiens représentatif des usages des étangs de Berre et du Vaccarès. L'étang du Vaccarès constitue une zone secondaire à notre étude justifiant de fait le faible nombre d'entretiens. Les entretiens ont été enregistrés à l'aide d'un dictaphone dans leur intégralité puis retranscrits.

Tableau 2-3. Tableau récapitulatif des entretiens réalisés autour de l'étang de Berre et en Camargue.

Etang de Berre		Etang de Vaccarès	
Types d'usagers	Nombre d'entretiens	Types d'usagers	Nombre d'entretiens
Pêcheurs	9	Pêcheurs	2
Baigneurs	5	Direction Réserve	1
Club nautique	4	Garde Réserve	1
Associations	2	Technicien Eau	1
Chasseurs sous-marins	2	Technicien Scientifique	1
<b>Total</b>	<b>22</b>	<b>Total</b>	<b>6</b>

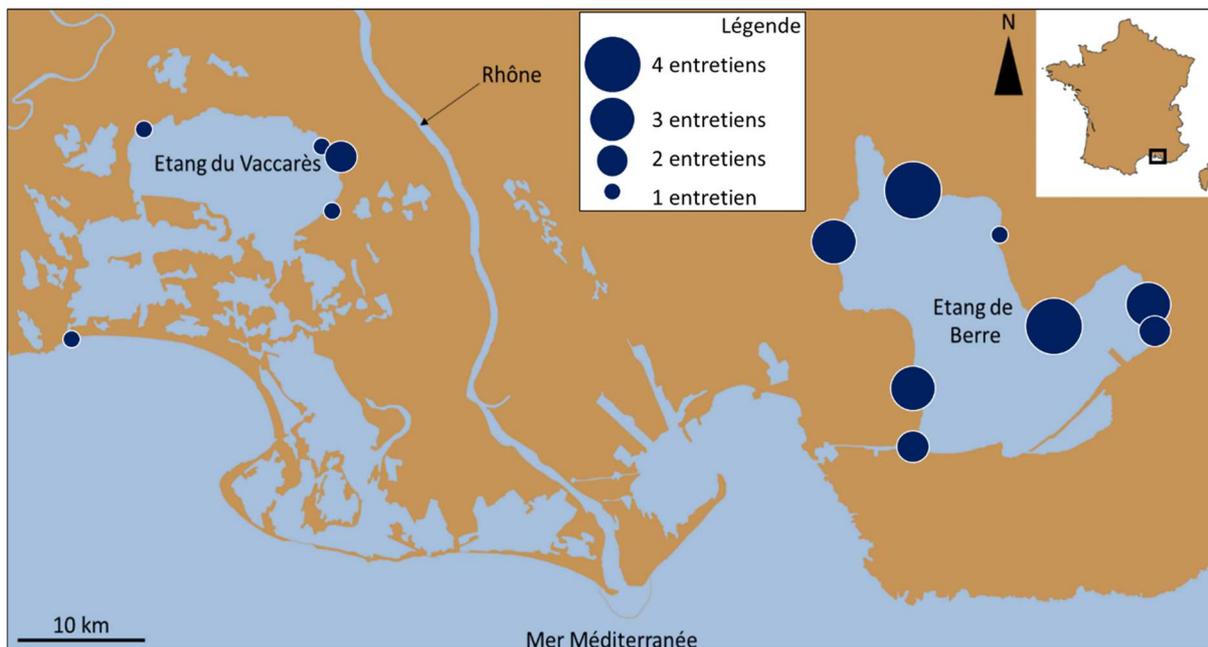


Figure 2-16. Cartographie des entretiens réalisés à Berre et en Camargue. Les cercles jaunes représentent les lieux d'usage des personnes rencontrées.

Dans le cadre de cette étude interdisciplinaire sur une espèce aquatique, les usages visés devaient être en contact direct avec l'eau. Ainsi, sept types d'usages différents de la lagune ont été recensés pour Berre. Les caractéristiques des usagers interrogés sont regroupées dans le tableau 2-4. Au total 18 hommes et 4 femmes ont été interrogés pour l'étang de Berre, dont 7 était pêcheurs et 1 pêcheuse. Pour Vaccarès, seulement 4 hommes (dont 2 pêcheurs) et 2 femmes pour Vaccarès ont participé à l'étude. La classe d'âge dominante chez les acteurs interviewés est de [40 – 60 ans] (13 sur 22 personnes pour Berre ; 5 sur les 8 personnes pour Vaccarès).

Tableau 2.4. Caractéristiques des usagers interrogés lors des entretiens semi-directifs pour l'étang de Berre et l'étang du Vaccarès.

**Etang de Berre**

N° entretien	Types d'usages	Sexe	Age	Profession	Commune d'habitation	Depuis combien de temps fréquente l'étang	Lieux fréquentés	Ville habitation = lieu fréquentés
1	Chasse	Homme	[60-70]	Retraité	Berre l'étang	[50-60]	Berre l'étang	Oui
2	Voile / plaisance	Homme	[60-70]	Retraité	Istres	[50-60]	Baie St Chamas	Oui
3	Baigneur	Femme	[50-60]	Plagiste	Istres	[20-30]	Plage Tholon / Martigues	Non
4	Baigneur	Femme	[60-70]	Retraité	Pelissane	[0-10]	Saint-Chamas, Istres, St Mitre	Non
5	Baigneur	Homme	[30-40]	Chauffeur routier	Hors 13	[0-10]	Plage Marettes	Non
6	Baigneur	Homme	[10-20]	Etudiants	Martigues	[10-20]	Plage Tholon	Oui
7	Voile / plaisance	Homme	[30-40]	Moniteur Voile	Marseille	[0-10]	Bassin de Vaine	Non
8	Baigneur	Femme	[50-60]	Camping	Vitrolles	[30-40]	Vitrolles	Oui
9	Chasse sous marine	Homme	[40-50]	Electricien	Istres	[30-40]	Côtes de l'étang	Non
10	Voile / plaisance	Homme	[50-60]	Moniteur Voile	Martigues	[20-30]	Grand bassin	Oui
11	Voile / plaisance	Homme	[40-50]	Moniteur Voile	Salon de Provence	[20-30]	Martigues / Grand bassin	Oui
12	Voile / plaisance	Homme	[30-40]	Moniteur Voile	Saint-Chamas	[20-30]	Saint-Chamas / Grand bassin	Oui
13	Pêche pro	Homme	[30-40]	Pêcheur	Velaux	[0-10]	Berre l'étang / bassin Vaine	Non
14	Pêche pro	Homme	[50-60]	Pêcheur	Saint-Chamas	[50-60]	Berre l'étang / bassin Vaine	Non
15	Pêche pro	Femme	[40-50]	Pêcheur	Plage Champigny	[40-50]	Plage Champigny / grand bassin	Oui
16	Pêche pro	Homme	[40-50]	Pêcheur	Istres	[40-50]	Istres / Nord Ouest du grand bassin	Oui
17	Pêche pro	Homme	[40-50]	Pêcheur	Martigues	[40-50]	Martigues / Sud grand bassin	Oui
18	Pêche pro	Homme	[50-60]	Pêcheur	Martigues	[50-60]	Martigues / Sud grand bassin	Oui

19	Pêche pro	Homme	[50-60]	Pêcheur	Saint-Chamas	[50-60]	Saint-Chamas / Nord Ouest du grand bassin	Oui
20	Pêche pro	Homme	[40-50]	Pêcheur	Saint-Chamas	[40-50]	Saint-Chamas / Nord Ouest du grand bassin	Oui
21	Pêche loisir	Homme	[40-50]	Pêcheur	Berre l'étang	[30-40]	Berre l'étang / bassin Vaine	Oui
22	Promeneurs	Homme	[60-70]	Retraité	Vitrolles	[40-50]	Plage Marettes	Oui

### *Etang du Vaccarès*

N° entretien	Types d'usages	Sexe	Age	Profession	Commune d'habitation	Depuis combien de tps fréquente l'étang	Lieux fréquentés	Ville habitation = lieu fréquentés
1	Direction RRNC	Femme	[30-40]	Directrice Réserve	Arles	[0-10]	Etang du Vaccarès	Non
2	Garde RNNC	Femme	[40-50]	Garde Réserve	Fielouse	[10-20]	Etang du Vaccarès	Oui
3	Pêche professionnelle	Homme	[40-50]	Pêcheur	Arles	[40-50]	Est du Vaccarès	Non
4	Pêche professionnelle	Homme	[40-50]	Pêcheur	Saintes Maries de la Mer	[20-30]	Ouest du Vaccarès	Non
5	Technicien Tour du Valat	Homme	[50-60]	Technicien Scientifique	Arles	[20-30]	Est du Vaccarès	Non
6	Technicien Eau	Homme	[40-50]	Technicien de Mairie	Saintes Maries de la Mer	[40-50]	Plages des Saintes Maries	Oui

## 2.6. Science participative

En 2016, un programme de science participative, *Mnemi'Obs*, est développé dans le but de collecter des données complémentaires sur la distribution des gélatineux dans l'étang de Berre. *Mnemi'Obs* a été mis en place en collaboration avec le *GIPREB* mais également avec différentes associations (*Les Petits Débrouillars*, *l'Etang Nouveau*) et municipalités (*Berre l'Etang*, *Saint Mitre les Remparts*) autour de l'étang de Berre.

Un document est mis à disposition des observateurs sur le site web du *GIPREB* (<http://www.etangdeberre.org/avis-de-recherche,6-826>).

Les observateurs devaient indiquer :

- Le lieu de l'observation,
- La date et l'heure,
- Les conditions environnementales dans la mesure du possible (vent, vagues, météo, température et salinité),
- Le type de gélatineux rencontré, sa densité, la taille moyenne selon des classes proposées
- Et le niveau de nuisance selon une échelle de 1 à 4 (où 1 est une nuisance faible et 4 une nuisance forte).

Pour les pêcheurs, des informations sur le colmatage éventuel des filets peuvent être aussi renseignées (Fig. 2-17). En complément, des feuilles d'identification des trois espèces de gélatineux de la lagune sont disponibles.

**Mnemi'Obs** **mio** LPED Aix-Marseille Université GIPREB

Programme de sciences participatives observations des méduses de l'étang de Berre

**Où et où ?**

Nom de l'observateur : \_\_\_\_\_ Profession : \_\_\_\_\_

Téléphone : \_\_\_\_\_

Date : / /

Heure : :

Localisation :  Cocher sur la carte la zone d'observation

Remarques : \_\_\_\_\_

Carte de localisation de l'étang de Berre.

Espèce observée :  *Aurelia* sp. (cocher la case correspondante)  *Mnemiopsis leidyi*  *Gonionemus vertens*

**Conditions du milieu**

Vent :  Ne sais pas  Inexistant  Faible  Moyen  Fort

Direction du vent :  Ne sais pas  Mistral  Sud-est  Sud-ouest

Vagues :  Ne sais pas  Plat  Rides  Vagues  Crêtes écumées

Météo :  Ensoleillé  Ciel couvert  Eclaircies  Très couvert  Pluie

Température de l'eau : \_\_\_\_\_ °C Salinité (si mesurée) : \_\_\_\_\_

**Observations des méduses**

Nombre / m<sup>2</sup> :  < 10  10 - 100  100 - 500  500 - 1000  > 1000

Taille :  < 1 cm  1 - 5 cm  > 5 cm

**Contexte de l'observation**

Observation réalisée lors de :  pêche  Pénitance  Randonnée  Baignade

Lors de cette observation, diriez-vous que la nuisance était (entourer le chiffre correspondant) :  1 (faible)  2  3  4 (forte)

Pour les pêcheurs conséquences au moment de l'observation :  Aucune  Colmatage partiel  Fort colmatage  Abandon de filet

Contact : Guillaume Marchessaux, Institut Méditerranéen d'Océanographie, Campus Luminy, 13288 Marseille. Email : guillaume.marchessaux@mio.ospytheas.fr

**1 Mnemiopsis leidyi**  
La noix de mer  
Ctenaire

Corps ovale, avec deux larges lobes, transparent. 8 rangées de cils irisés le long du corps. Présence de cellules collantes (colloblastes) sur face interne des lobes. Taille maximale 7-12 cm avec un diamètre de 2.5 cm.

Espèce invasive (originaire des côtes est américaine et du golfe du Mexique), en zone côtière et lagunaire. Supporte de fortes variations de salinité et de température

Régime alimentaire: petits crustacés, larves de mollusques, œufs et larves de poissons.

Reproduction : hermaphrodite.

**2 Aurelia aurita**  
Cnidaire, Scyphozoaire, Semaestomeae

Cloche plate de 25 à 40 cm de diamètre, 4 gonades en forme de fer à cheval clairement visible par transparence.

Espèce présente dans toutes les mers entre 70°N et 40°S, en large banc, en zone côtière et dans les étangs.

Régime alimentaire: petits crustacés, larves de mollusques, œufs et larves de poissons.

Reproduction sexuée et formation de polypes en zone peu profonde

**3 Gonionemus vertens**  
Hydrozoaire

Petite méduse modérément épaisse dont le diamètre de l'ombrelle est compris entre 2,3 et 3 cm. Les 4 gonades sont présentes en forme de sac. Elle possède entre 60 et 80 tentacules longs et raides. L'ombrelle est jaune-verte, les gonades et les canaux radiaires sont rouge-marron.

Espèce côtière et estuarienne. Souvent en groupe, on les retrouve dans les zones d'herbiers de types zostères sur lesquelles elle peut se fixer et ramper.

Régime alimentaire : zooplancton, œufs et larves de poissons.

Reproduction sexuée et formation de polypes.

Espèce très urticante

Figure 2-17. Fiche d'observation des gélatineux fournie aux usagers de l'étang de Berre.

Ce programme de science participative permet de réaliser des entretiens sociologiques complémentaires (certains usages difficiles d'accès : baignade, chasse, promeneurs) auprès des participants. Ce programme a permis d'augmenter la taille de l'échantillon et de diversifier de l'enquête sociologique.

Pour recruter des observateurs réguliers, une campagne de communication est menée, en collaboration avec le *GIPREB*, auprès de la presse locale. Ainsi, un article en ligne et des annonces à la radio ont été diffusés en février 2016 par *Maritima TV* et un second article dans le quotidien *La Provence* éditions Vitrolles parait en mars 2017. Au total 25 observateurs réguliers ont participé à ce programme : 4 pêcheurs, 4 scientifiques, 1 plongeur scientifique, 10 baigneurs/promeneurs, 1 chasseur sous-marin, 1 moniteur de voile, 3 associations, 1 moniteur d'aviron.

## 2.7. Distribution spatiale des gélatineux en fonction des conditions de vent

Afin de comprendre le rôle des forçages hydrodynamiques (vents et courants) dans la distribution spatio-temporelle de *Mnemiopsis*, nous avons utilisé l'outil *Ichthyop* développé par Lett et al. (2008). Ainsi les particules (ici les cténaïres) se déplacent dans l'environnement selon un modèle lagrangien à partir de scénarii définis par Noveltis (Modélisation hydrodynamique de l'étang de Berre et des milieux annexes ; référence : NOV-7272-NT-4156) intégrés par le *GIPREB* dans le modèle *TELEMAC 3D*. La colonne d'eau est divisée en 25 plans hybrides (Fig. 2-18) : 20 plans positionnés en fonction de la profondeur ( $z$ , entre -9 m et -2 m) et 5 plans sigma (pourcentage de la profondeur de -2m à la surface).

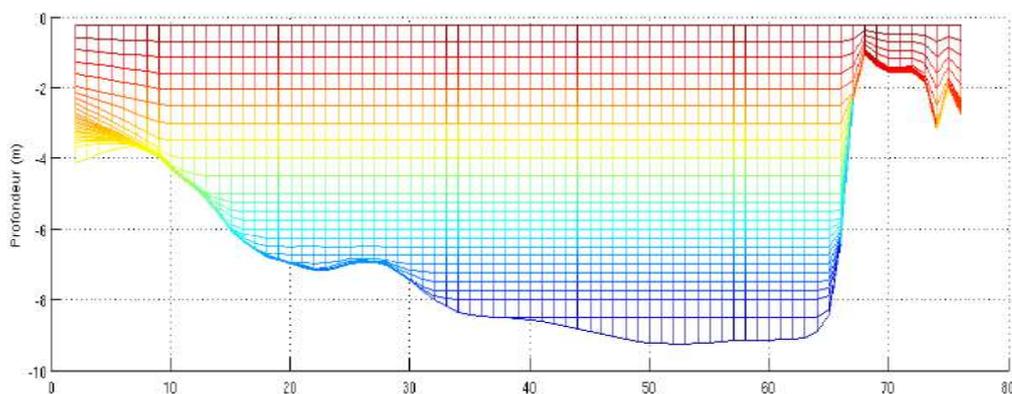


Figure 2-18. Répartition des 25 plans hybrides. Figure extraite de Noveltis (2015).

Quatre scénarii météorologiques sont retenus dans notre analyse (Tab. 2-5) basés sur les conditions de vent les plus fréquentes.

Tableau 2-5. Scénarii météorologiques établis par *Noveltis* utilisés dans notre étude.

Localisation	Vitesse ( $m s^{-1}$ )	Direction ( $^{\circ}$ )	Durée
Mistral fort	$> 11$ ( $> 40 km h^{-1}$ )	300 – 345	3 jours
Mistral modéré	8 – 11 (24 – 36 $km h^{-1}$ )	300 – 345	3 jours
Sud-Est modéré	8 – 11 (11 - 24 $km h^{-1}$ )	120 – 165	3 jours
Ouest-Nord-Ouest faible	3 – 8 (11 - 24 $km h^{-1}$ )	255 – 300	3 jours

Cinq zones caractéristiques sont déterminées (Fig. 2-19) selon leurs conditions hydrologiques. La zone 1, la plus au Nord, présente un tourbillon semi-permanent (Alekseenko et al. 2013a,b) et est influencée dans sa partie sud-est par le panache d'eau douce de la centrale hydroélectrique *EDF*. La zone 2 est la zone sous l'influence directe de la centrale hydroélectrique *EDF* et de l'Arc.

La zone 3 est une zone intermédiaire influencée à la fois par le panache d'eau douce en provenance de la zone 2 et les entrées d'eau de mer en profondeur via le canal de Caronte (Zone 4). Enfin, la zone 5, le bassin de Vaine, est une zone physiquement séparée par un haut fond créant un tourbillon semi-permanent (Alekseenko 2013a,b).

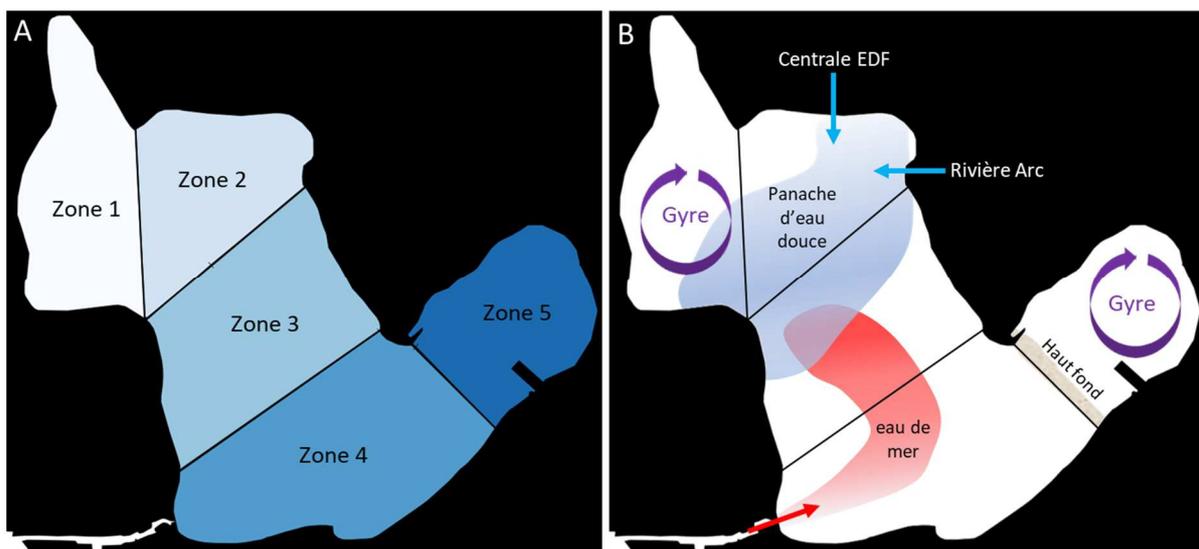


Figure 2-19. Carte des zones caractéristiques définie pour l'étude du transport lagrangien (A) et caractéristiques des zones (B).

Dans *Ichthyop*, 1 000 particules sont intégrées au modèle, réparties entre le fond et la surface (entre 0 m et 8,5 m) sur chaque station étudiée. La durée de la simulation est fixée à trois jours avec un pas de temps de 10 minutes. Les sorties *Ichthyop* sont au format NetCDF et contiennent les coordonnées GPS ainsi que la profondeur de chaque point à chaque pas de temps. Les fichiers NetCDF sont intégrés dans *R Studio*. Les trajectoires de 70 points tirés aléatoirement sont projetées sur une carte de l'étang (SIG *QGIS Lyon*) (Fig. 2-20A). Une grille régulière de 500 m de côté est tracée. Le nombre de particules par maille est calculé (Fig. 2-20B) permettant, grâce à un indice colorimétrique, de déterminer la densité en particules (Fig. 2-20C).

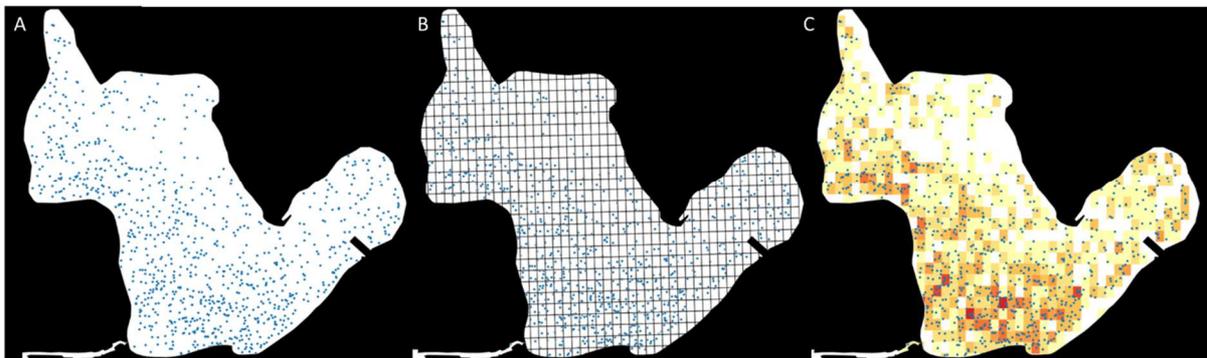


Figure 2-20. Méthode de traitement des sorties Ichthyop : (A) Distribution des particules, (B) grille de 500 m de maille, (C) densités calculées.

A partir des sorties de modèle, le pourcentage de contribution des particules de chaque zone entre le temps  $t$  et  $t-1$  est défini (Fig. 2-21).

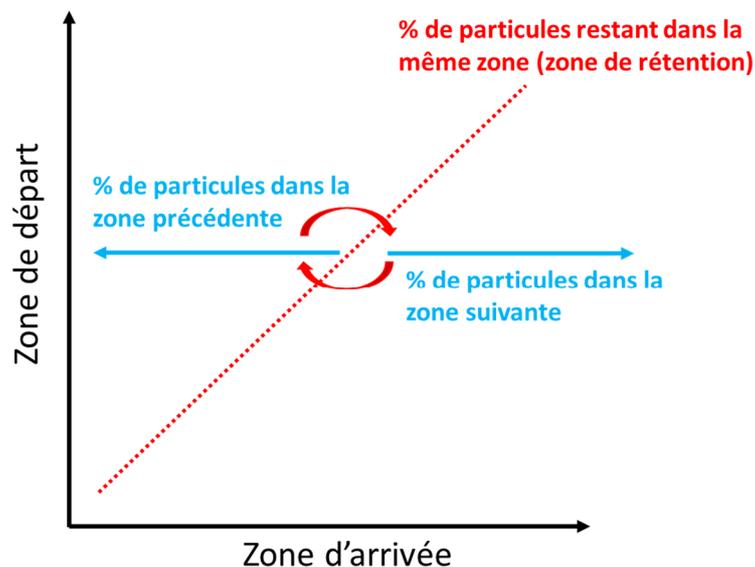


Figure 2-21. Représentation schématique du pourcentage de cténaires d'une zone à l'autre

## 2.8. Traitement de données

### 2.8.1. Traitement des données océanographiques

Les figures sont réalisées avec *Sigmaplot 12.5*, sauf pour celles d'isolignes réalisés avec *Ocean Data View* (après krigeage des données).

Les saisons ont été définies arbitrairement à partir des mesures de températures *in situ* (chapitre 3).

Des Analyses de Variance (ANOVA) ainsi qu'un test post-hoc de Bonferroni ( $p < 0,05$ ) sont calculés grâce au logiciel *SigmaPlot 12.5*.

Afin de mettre en lien la dynamique *in situ* de la communauté zooplanctonique et de *Mnemiopsis leidy* avec les données environnementales (biotiques et abiotiques), une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée à l'aide du logiciel *Primer*. La matrice de données englobe des données environnementales (température, salinité, débits d'eau douce, concentration en chlorophylle, concentration en oxygène) et des données d'abondances en zooplancton et en cténaires (adultes et larves). Après transformation des données en  $\log(n+1)$ , ces dernières ont été normalisées. L'ACP est ainsi tracés ainsi que le cercle des corrélations permettant d'identifier les facteurs influençant la dynamique planctonique de l'étang de Berre.

### 2.8.2. Traitements des données sociologiques

Les enregistrements des entretiens semi-directifs ont été intégralement transcrits (14 heures pour l'étang de Berre et 4 heures pour l'étang du Vaccarès). Ce travail de transcription est effectué manuellement, les logiciels de reconnaissance vocale n'étant pas encore adaptés à des contextes d'enregistrement complexes (bruits de fond, fortes fluctuations d'intonations, de débits de parole et de niveaux sonores...). Ce travail de transcription est chronophage mais indispensable à un traitement rigoureux et objectif des données recueillies. Au regard de la taille importante du corpus d'entretiens le recours au logiciel *N'Vivo 11* (QSR International) a été précieux pour systématiser le traitement de ces données textuelles.

*N'Vivo 11* est le logiciel de traitement textuel qui s'approche le plus d'un traitement manuel évitant le piège de la « boîte noire » d'autres logiciels de découpages automatiques par algorithmes. *N'Vivo 11* permet de systématiser l'analyse thématique et d'optimiser le

maniement des thèmes. Ces thèmes sont définis par le chercheur et attribué aux différentes parties des textes par ses soins.

Ainsi, après relecture complète de l'ensemble des entretiens sociologiques, différents thèmes sont définis à partir de la grille d'entretien et à partir de thèmes ayant émergé au cours des discussions avec les usagers. Les thèmes sont structurés en arborescences et répartis en nœuds dans le logiciel (Fig. 2-22).

Le texte de chaque entretien est alors extrait et placé dans le nœud correspondant. Chaque thème peut ensuite faire l'objet d'une analyse de discours classique (non informatisée). L'analyse de discours non informatisée s'intéresse aux champs lexicaux, c'est-à-dire au type de vocabulaire utilisé par les interviewés, ainsi qu'aux logiques argumentatives qui structurent le discours des locuteurs. Le logiciel *N'Vivo*, pour sa part, permet aussi de réaliser des diagrammes de comparaisons. Ces diagrammes représentent les thèmes mobilisés ou non par les différents interviewés ce qui permet de visualiser les similitudes et les différences de discours. Ces diagrammes opèrent par une comparaison deux à deux des nœuds thématiques.

Le logiciel *QGIS Lyon* permet de visualiser la vulnérabilité des usagers face à la prolifération de *M. leidy* et de prendre aussi en compte le facteur présence/absence de *M. leidy* de manière géoréférencée. Chaque zone indiquée par les usagers est reportée dans le logiciel. Une intersection entre la même grille qu'utilisée pour les modèles de déplacement de particules (500 m de côté) et chaque zone fréquentée est effectuée. Enfin, la superposition des zones de fréquentation des usagers permet le calcul d'un indice permettant d'identifier les aires des étangs les plus fréquentées. Cette méthode est également appliquée pour spatialiser les zones d'observations des méduses et les zones de gêne indiquées par les usagers. Par la suite, les données qualitatives recueillies lors des entretiens seront mises en regard avec les données quantitatives mesurées en océanographie.

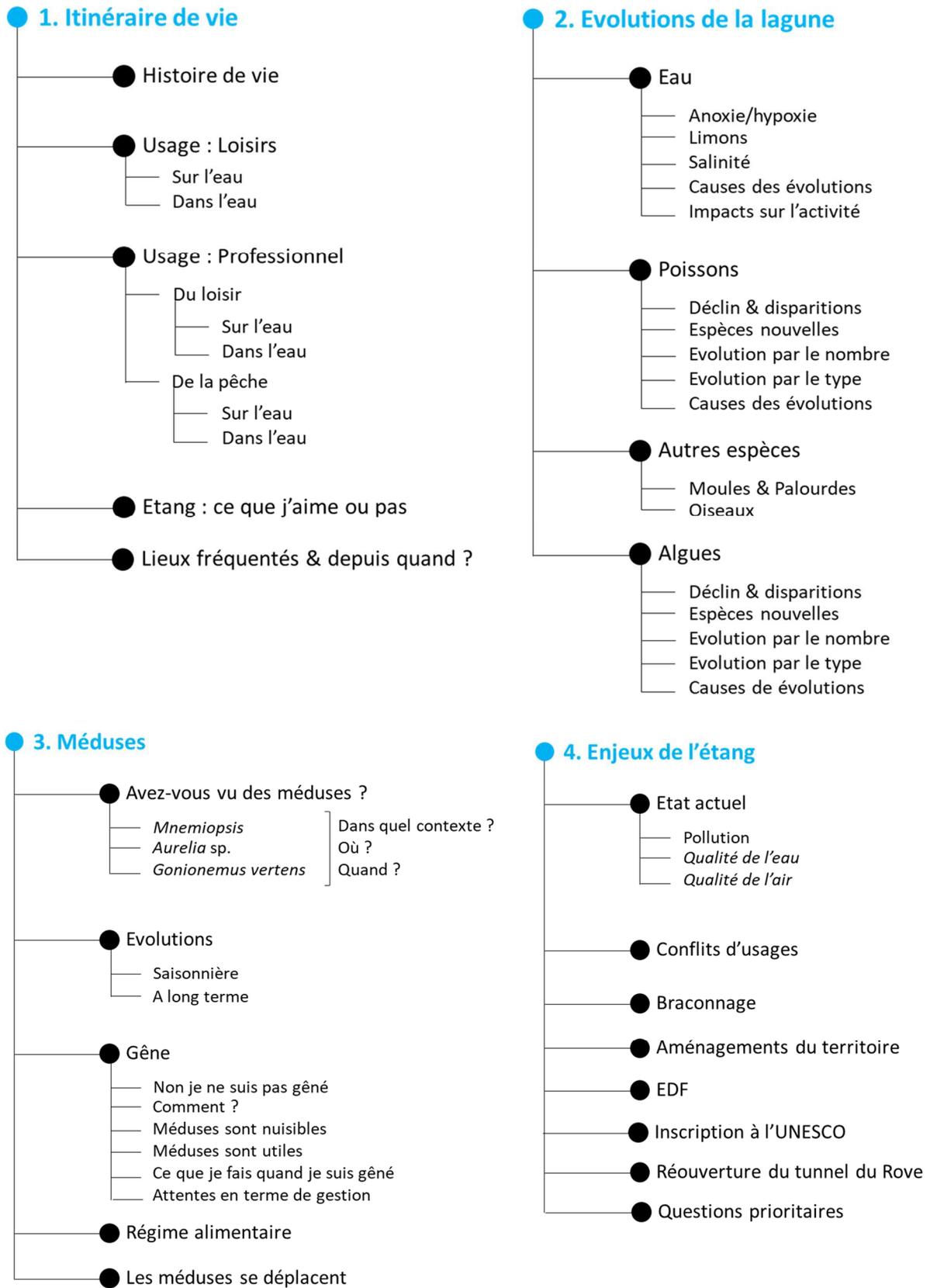
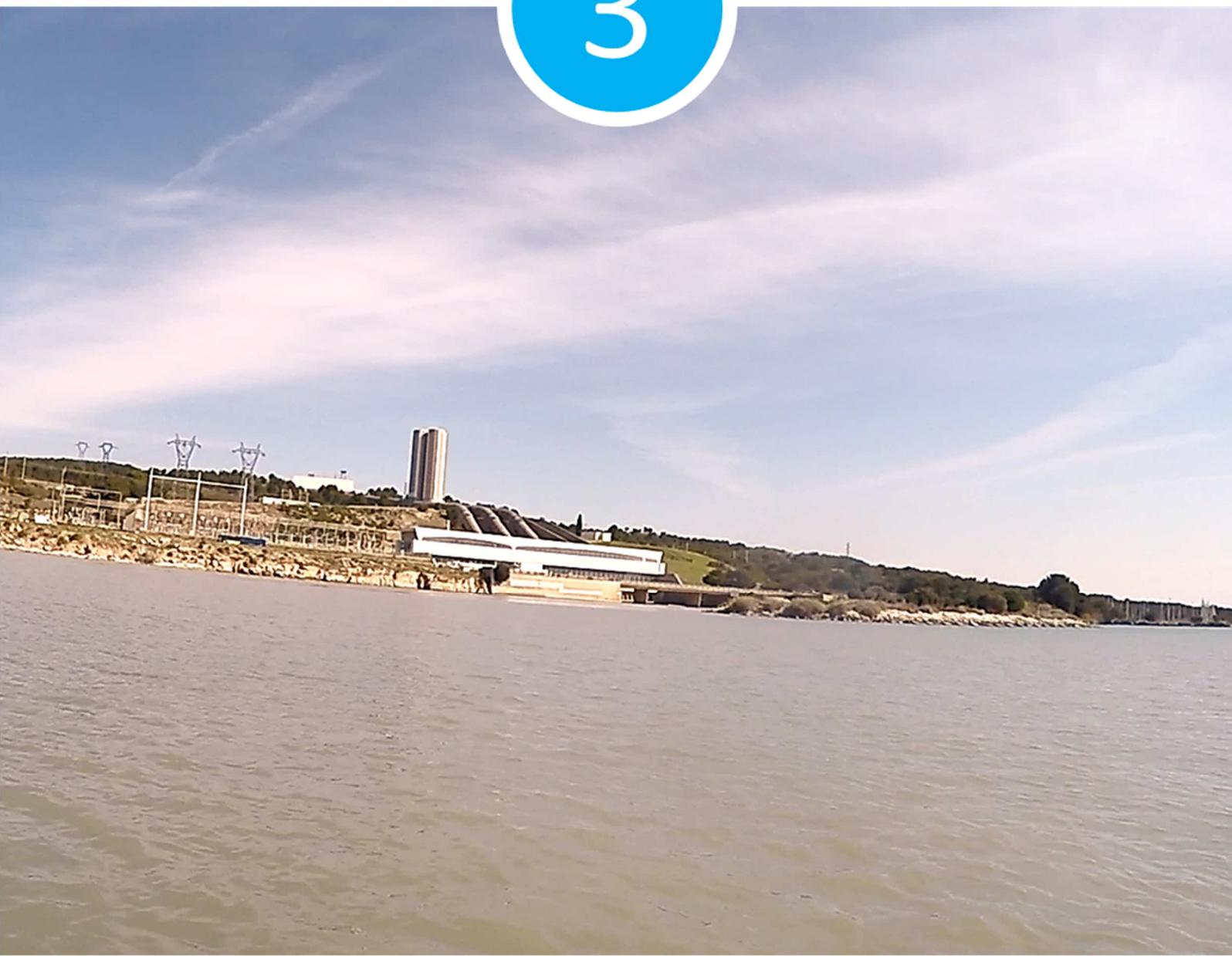


Figure 2-22. Arborescence du découpage thématique des entretiens pour l'étang de Berre.

# Chapitre 3 | Evolutions temporelles du socio- écosystème de l'étang de Berre



Photographie de couverture | Centrale hydroélectrique de Saint-Chamas © Bruno Belloni & Guillaume Marchessaux.

# 3

## Evolution temporelle du socio-écosystème de l'étang de Berre

### 3.1. Lagunes côtières : zones d'intérêt socio-écologique

Les lagunes côtières sont des écosystèmes particuliers où de nombreux intérêts peuvent entrer en conflit, de la pêche au tourisme, de l'aquaculture aux installations portuaires ou au développement urbain. L'importance de ces lagunes n'a pas toujours été bien comprise et le fonctionnement écologique doit être analysé et évalué dans le contexte d'un type spécifique de masse d'eau ayant ses propres caractéristiques (Guelorget et al. 1983, Pérez-Ruzafa et al. 2010). Par ailleurs, leur gestion, dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), doit tenir compte de leurs spécificités.

Les lagunes côtières occupent 13 % du littoral mondial (Barnes 1980) et une cinquantaine est retrouvée sur le pourtour de la Méditerranée. Rien qu'en Grèce, au moins 40 lagunes côtières (Schmidt & Spagnolo 1985), et Sabetta et al. (2007) sont répertoriées, 26 sur les côtes italiennes, à l'exception de la Sardaigne, et 22 complexes lagunaires sont présents en France. Les lagunes sont des masses d'eau côtières caractérisées par une faible profondeur et par une séparation géographique plus ou moins marquée avec la mer grâce à la présence de cordons rocheux ou sableux qui forment des chenaux de liaison ou des bras de mer. La profondeur maximale dans certaines lagunes peut atteindre plus de 30 m, mais la profondeur moyenne est rarement supérieure à 2 m. En raison de leur faible profondeur, les courants et l'hydrodynamique des lagunes sont étroitement conditionnés par la topographie du fond et le vent affecte généralement l'ensemble de la colonne d'eau, favorisant la remise en suspension des nutriments présents dans la couche superficielle des sédiments. Ces écosystèmes lagunaires se caractérisent par la présence de frontières et de transitions entre la terre et l'eau, entre la colonne d'eau et les sédiments ou l'atmosphère, entre la lagune et la mer et, fréquemment, est une interface avec les apports en eau douce provenant du continent. En raison de ces caractéristiques, les lagunes côtières sont parmi les habitats marins

présentant la plus forte productivité biologique (Alongi 1998) et de ce fait jouent un rôle écologique important fournissant une grande diversité d'habitats pour de nombreuses espèces (Yáñez-Arancibia & Nugent 1977, Clark 1998), des zones de nurserie et des zones d'alimentation pour les poissons opportunistes marins. Plus de 621 espèces de macrophytes et 199 espèces de poissons sont présentes dans les lagunes côtières atlanto-méditerranéennes (Pérez-Ru-Zafa et al. 2010). Les lagunes sont aussi des zones clés dans le cycle de vie de 252 espèces d'oiseaux (soit 70 % des oiseaux en France).

Les caractéristiques hydrologiques et écologiques des lagunes côtières fournissent également de nombreuses ressources pour l'être humains puisqu'elles soutiennent des pêcheries importantes dont les revenus sont basés sur la qualité et le prix des espèces. La haute productivité biologique des milieux lagunaires permet aussi une exploitation aquacole intensive mais aussi constituent un espace privilégié pour les sports nautiques et la baignade. À l'heure actuelle, ces écosystèmes sont considérés comme un facteur clé dans les plans de développement régional puisqu'ils permettent le développement d'infrastructures touristiques et récréatives importantes et soutiennent la pêche artisanale et industrielle.

La pêche représente probablement l'exploitation la plus importante des ressources biologiques dans les lagunes côtières, où Sparidae, Mugilidae, Anguillidae et Moronidae sont exploités (Kapetsky & Lasserre 1984). Ces poissons sont présents dans plus de 75 % des lagunes méditerranéennes (Pérez-Ruzafa et al. 2007, 2010) et le total des captures dans les lagunes côtières atlantico-méditerranéens dépasse 48 947 tonnes an<sup>-1</sup> de poissons avec une moyenne de  $92,8 \pm 14,4$  kg ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> (Pérez-Ruzafa et al. 2011). A la fin du 20<sup>ème</sup> siècle, la pêche traditionnelle était pratiquée dans environ 29 000 ha de lagunes côtières méditerranéennes avec une production annuelle d'environ 13 000 tonnes de bar, dorade, muge, sole et anguille (FAO 1979). Ce type de pêche est basé sur l'arrivée des poissons dans les lagunes au printemps, se développant pendant l'été et piégés lorsqu'ils tentent de retourner à la mer en automne. Près de 3,4 millions de tonnes (5,7 % de la production aquacole mondiale) proviennent des lagunes marines côtières et saumâtres. Dans certaines lagunes méditerranéennes (Thau en France ou Sacca di Goro en Italie), l'aquaculture se développe rapidement (Gangnery et al. 2001, Chessa et al. 2005). Les lagunes ont toujours été très attrayantes pour les humains puisqu'elles offrent une productivité biologique élevée et des installations portuaires pour les échanges commerciaux nationaux et internationaux. Il

est également à noter que la majeure partie de la production aquacole le long des côtes méditerranéennes correspond à des espèces typiques des lagunes (bar, *Dicentrarchus labrax* ou la dorade, *Sparus auratus*). La production mondiale a atteint, en 2008, 66 738 tonnes pour le bar et 133 026 tonnes pour la dorade. La plus grande partie de la production de dorades dorées se fait en Méditerranée ; la Grèce (49 %), la Turquie (15 %), l'Espagne (14 %) et l'Italie (6 %) étant les principaux pays producteurs méditerranéens (FAO 2010). Les lagunes méditerranéennes françaises abritent actuellement 600 pêcheurs artisanaux et près de 800 conchyliculteurs dont la production annuelle d'huitres représente 20 000 t an<sup>-1</sup> (10 % de la production française). En Camargue, la riziculture représente 25 000 ha et produit 75 000 tonnes de riz par an tandis que les salins du Midi produisent 1 millions de tonnes de sel par an (en 2005) (Pôle Relais Lagunes 2008). Les lagunes sont aussi des zones propices aux activités récréatives. En effet, la chasse au gibier d'eau est pratiquée par près de 15 800 chasseurs et le tourisme littoral représente 31,2 % des nuitées (DGE 2017) et environ 130 000 emplois directs.

En France, les lagunes méditerranéennes représentent près de 130 000 ha de zones humides. Elles abritent près de 74 habitats naturels dont 60 % d'intérêt communautaire (prés salés, steppes salées, etc.) où espèces végétales et animales cohabitent. L'étang de Berre est l'une des plus grandes lagunes d'eaux saumâtres d'Europe avec une superficie ~ 155 km<sup>2</sup>. Depuis le 20<sup>ème</sup> siècle, il subit de nombreuses transformations dues aux pressions anthropiques qui ont profondément modifié son fonctionnement. Au début du 20<sup>ème</sup> siècle, suite au creusement du canal de Caronte et à l'ouverture du tunnel du Rove, la salinité de la lagune a augmenté de 24 en 1916 (Germain 1917) à 28,8-35,1 en surface en 1947 (Mars 1949), lui conférant des caractéristiques typiques d'une lagune (Germain 1917) comme de grands herbiers à *Zostera marina* couvrant les fonds entre 0 et 5 m de profondeur. Durant cette période, le compartiment benthique était dominé par de nombreuses espèces d'annélides et de mollusques comme la moule *Mytilus galloprovincialis*. Une dizaine d'espèces de téléostéens étaient présentes, cohabitant avec des espèces migratrices (loups, daurades et anguilles) à valeur commerciale (Aboussouan 1994). La communauté zooplanctonique de l'étang de Berre était principalement composée de copépodes et abritait également deux scyphozoaires : *Aurelia* spp. et *Rhizostoma cuevieri* (Blanc et al. 1967). Tandis que les

températures montraient les mêmes caractéristiques typiques des lagunes saumâtres tempérée (5-27 °C) (Kim 1982, Cervetto 1995, Gaudy et al. 1995, Bianchi et al. 2003).

Depuis 1966, date de la mise en service de la centrale hydroélectrique *EDF*, les forts apports en eau douce ont fortement modifié les conditions hydrologiques de la lagune. La salinité montrait de fortes variations comprises entre 3 en hiver et 20 en été (Minas 1976, Kim 1988, Arfi 1991, Gaudy et al. 1995). Ces modifications importantes ont profondément affecté le fonctionnement de l'écosystème de la lagune (diminution de la diversité, diminution des stocks de poissons côtiers, invasions biologiques). Pour contrôler les rejets d'eau douce, le gouvernement français et l'Europe ont instauré en 1994 et 2006 respectivement, des seuils imposés à *EDF* : réduction des apports en eau douce ( $1,2 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ ), en limons (60 000 t), et lissage hebdomadaire des rejets. Ces efforts de réhabilitation ont permis une augmentation de la salinité qui variait entre 11 et 36.

A cause de ces modifications hydro-halines, des changements dans le fonctionnement trophique de l'étang de Berre, une modification de la composition et de l'abondance phytoplanctonique ont été observés. Avant la mise en œuvre des efforts de réhabilitation, l'eutrophisation était soutenue par d'importantes quantités en sels nutritifs de diverses origines (urbaine, industrielle, agricole). Le canal usinier *EDF* contribuait à près de 70 % des apports en azote (Arfi 1989, 1991). Dans les années 1980, une forte eutrophisation était observée, caractérisée par des concentrations en chlorophylle *a* pouvant atteindre  $100 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$  (Gaudy et al. 1995) et de fait, des abondances phytoplanctoniques variant entre  $20 \times 10^6 \text{ cellules L}^{-1}$  et  $50 \times 10^6 \text{ cellules L}^{-1}$  (Blanc et al. 1967, Arfi 1991).

Depuis la mise en œuvre des efforts de réhabilitation en 2006, du fait d'une diminution des apports du canal de dérivation de la Durance ( $\sim 50 \%$ ), les concentrations en azote et phosphate sont moins importants par rapport à celles observées dans les années 1980-90 (Gouze et al. 2008). S'en suit baisse de l'eutrophisation caractérisée par une diminution d'un facteur deux de la biomasse phytoplanctonique en 2008 (entre 0,4 et  $54,9 \mu\text{gChl}a \text{ L}^{-1}$ ) (Gouze et al. 2008).

### 3.2. L'étang de Berre : une lagune sous surveillance

Haut lieu de l'activité industrielle, l'étang de Berre est vulnérable aux pressions anthropiques. La mise en service de la centrale hydroélectrique *EDF* de Saint-Chamas en 1966 a provoqué d'importants dérèglements écologiques et hydrologiques (perte de diversité, crises anoxiques). Depuis 1994 différentes règlementations visent à réguler les rejets d'eau douce par la centrale *EDF* et à réhabiliter le milieu.

L'objectif des efforts de réhabilitation est de revenir à un état écologique typique des lagunes méditerranéennes caractérisé par un « **écosystème riche en espèces à forte valeur ajoutée** » (*GIPREB*) dont la salinité est stable (comprise entre 28 et 32) et les herbiers à zostères, véritables nurseries pour de nombreuses espèces, couvrent plus de 6 000 ha. L'objectif premier des politiques de réhabilitation de l'étang de Berre est de « **retrouver un fonctionnement équilibré des écosystèmes** » (*Aronson et al. 2013*). Afin de répondre à cet objectif, plusieurs moyens sont mis en œuvre : abaisser les rejets d'eau douce par la centrale hydroélectrique *EDF* en vue d'un arrêt complet, restaurer l'étang de Bolmon, améliorer le renouvellement des eaux de l'étang de Berre, réduire l'eutrophisation et les pollutions anthropiques et atteindre un bon potentiel écologique défini par la *Directive Cadre sur l'Eau* (DCE).

Les effets des règlements des rejets d'eau douce par la centrale hydroélectrique *EDF* se font rapidement sentir : amélioration de la qualité de l'eau pour la baignade, diminution de la turbidité, maintien de la salinité entre 15 et 25 en moyenne, nette diminution (~ 50 %) de la concentration en nutriments (*Gouze et al. 2008*) sont observés. L'étang de Berre reste cependant encore eutrophe.

Depuis 2010, un suivi bimensuel de la communauté zooplanctonique (crustacés et gélatineux) est mené. L'objectif de ce suivi est de suivre les modifications structurelles et fonctionnelles de la communauté zooplanctonique de l'étang de Berre depuis les derniers efforts de réhabilitation en 2006. Dans ce chapitre il s'agira de caractériser l'évolution des paramètres physico-chimique et de la communauté zooplanctonique depuis le commencement des efforts de réhabilitation de l'étang de Berre. De plus, il s'agira de comparer la dynamique zooplanctonique entre une zone artificialisée, l'étang de Berre et une zone préservée, l'étang du Vaccarès.

### 3.3. Objectifs du chapitre

Dix ans après la mise en œuvre des efforts de réhabilitation de l'étang de Berre il s'agit dans ce chapitre de déterminer l'évolution des conditions hydrologiques et trophiques :

- Objectif 1 |** Déterminer l'évolution des forçages (température, salinité, chlorophylle  $a$ , oxygène) influant sur l'environnement de la lagune de Berre,
- Objectif 2 |** Evaluer la réponse de l'écosystème planctonique aux fluctuations environnementales,
- Objectif 3 |** Faire un état des lieux du fonctionnement actuel du socio-écosystème de l'étang de Berre et le comparer à l'étang du Vaccarès.

### 3.4. Résultats

L'étang de Berre est soumis à différents forçages environnementaux et anthropiques (Fig. 3-1) comme la température, les rejets d'eau douce, l'oxygène dissous, les vents ou les précipitations.

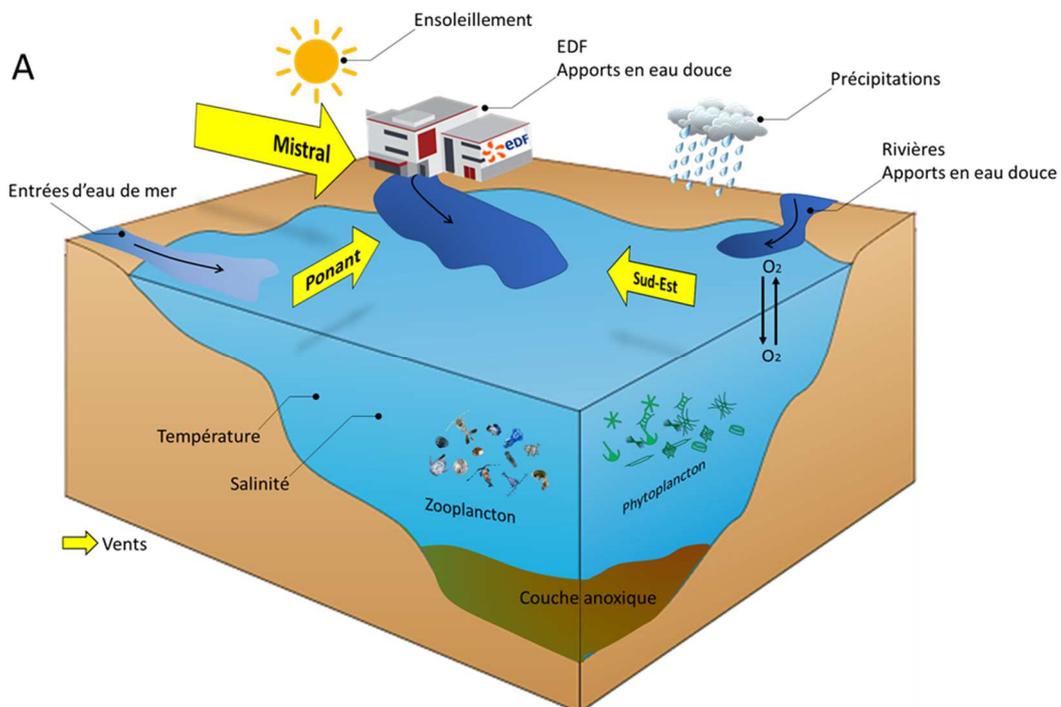


Figure 3-1. Schéma conceptuel des conditions météorologiques, environnementales et biologiques de l'étang de Berre.

### 3.4.1. Météorologie de la région

#### 3.4.1.1. Régimes de vents

L'étang de Berre est soumis à 4 régimes de vents : le Mistral (Nord-Ouest), le Ponant (Ouest), et le Marin (Sud-Est). Le Mistral, dominant dans la région, est un vent froid et sec de secteur Nord-Ouest (320° - 360°) alors que le Sirroco de secteur Ouest (140° - 180°) est très sec et très chaud. Le Marin, est un vent doux et humide, souffle de secteur Sud-Est (180° - 210°) tandis que le Ponant, chaud et sec, se situe dans le secteur Ouest (270°).

Le Mistral souffle  $59,7 \pm 8,5$  % de l'année (Fig. 3-2) avec des vitesses maximales de  $22 \text{ m s}^{-1}$  (Fig. 3-2). Le Sirroco, le Ponant et le Marin représentent respectivement  $10,7 \pm 4,5$  % ;  $11,9 \pm 1,5$  % et  $5,9 \pm 2,1$  % des vents dans l'année.

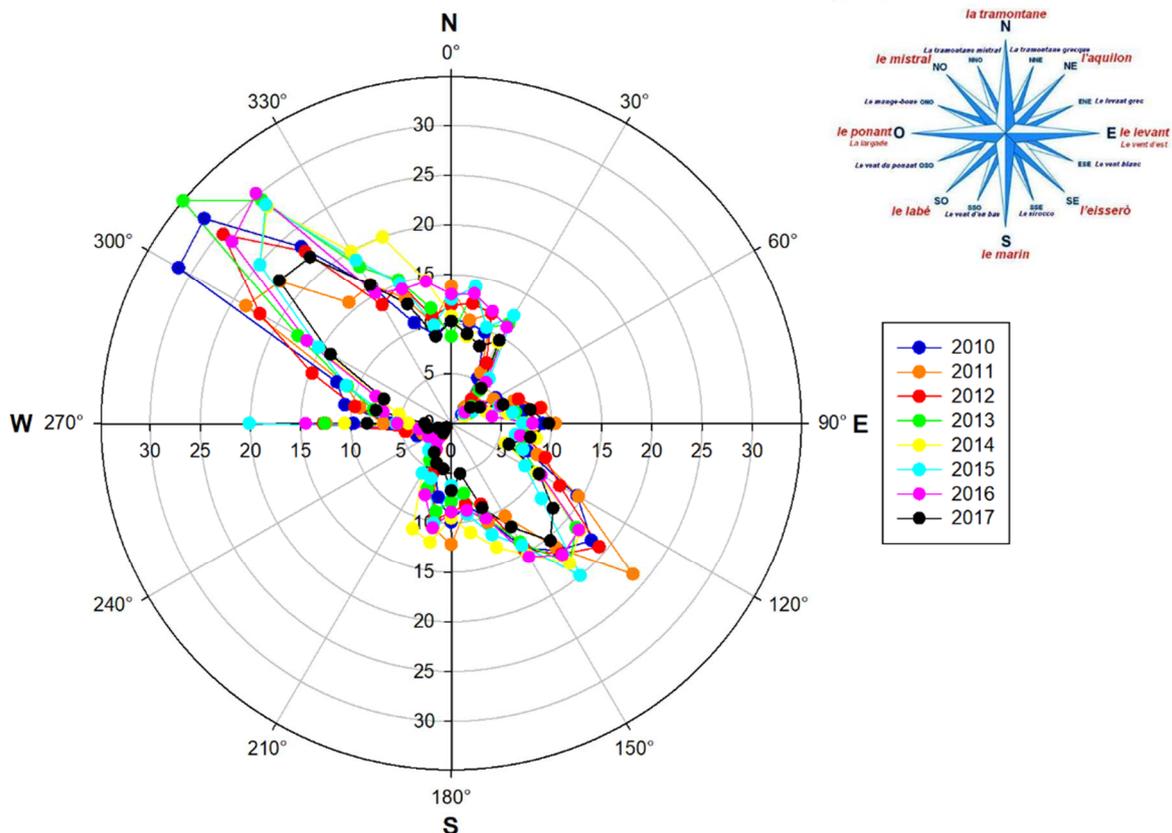


Figure 3-2. Rose des vents présentant les fréquences annuelles (%) des vents en fonction de la direction entre 2010 et 2017.

Le Mistral est un vent dit d'hiver, il est formé par le positionnement d'un anticyclone sur les îles britanniques et d'une dépression sur le Golfe de Gênes. L'intensité du Mistral

présente une forte variabilité saisonnière (Fig. 3-3) avec des vitesses élevées en hiver ( $19,4 \pm 1,9 \text{ m s}^{-1}$ ) et en automne ( $17,3 \pm 1,3 \text{ m s}^{-1}$ ) tandis qu'au printemps et en été le Mistral ne souffle qu'à  $7,8 \pm 0,5 \text{ m s}^{-1}$  et  $7,1 \pm 0,8 \text{ m s}^{-1}$  respectivement.

Le Sirocco, le Marin et le Ponant sont des vents qui soufflent moins forts :  $3,3 \pm 2,5 \text{ m s}^{-1}$  ;  $3,3 \pm 0,5 \text{ m s}^{-1}$  et  $3,1 \pm 0,9 \text{ m s}^{-1}$  respectivement. Le Sirocco est un vent saharien qui souffle entre  $1,7 \pm 1,1 \text{ m s}^{-1}$  (décembre) et  $4,2 \pm 2,7 \text{ m s}^{-1}$  (mai) et présente des intensités maximums au printemps ( $3,9 \pm 0,4 \text{ m s}^{-1}$ ).

Le vent Marin montre une intensité plus élevée en janvier ( $10,4 \pm 0,4 \text{ m s}^{-1}$ ) et juillet ( $10,7 \pm 1,9 \text{ m s}^{-1}$ ) et en été pour le Ponant ( $5,5 \pm 2,1 \text{ m s}^{-1}$ ).

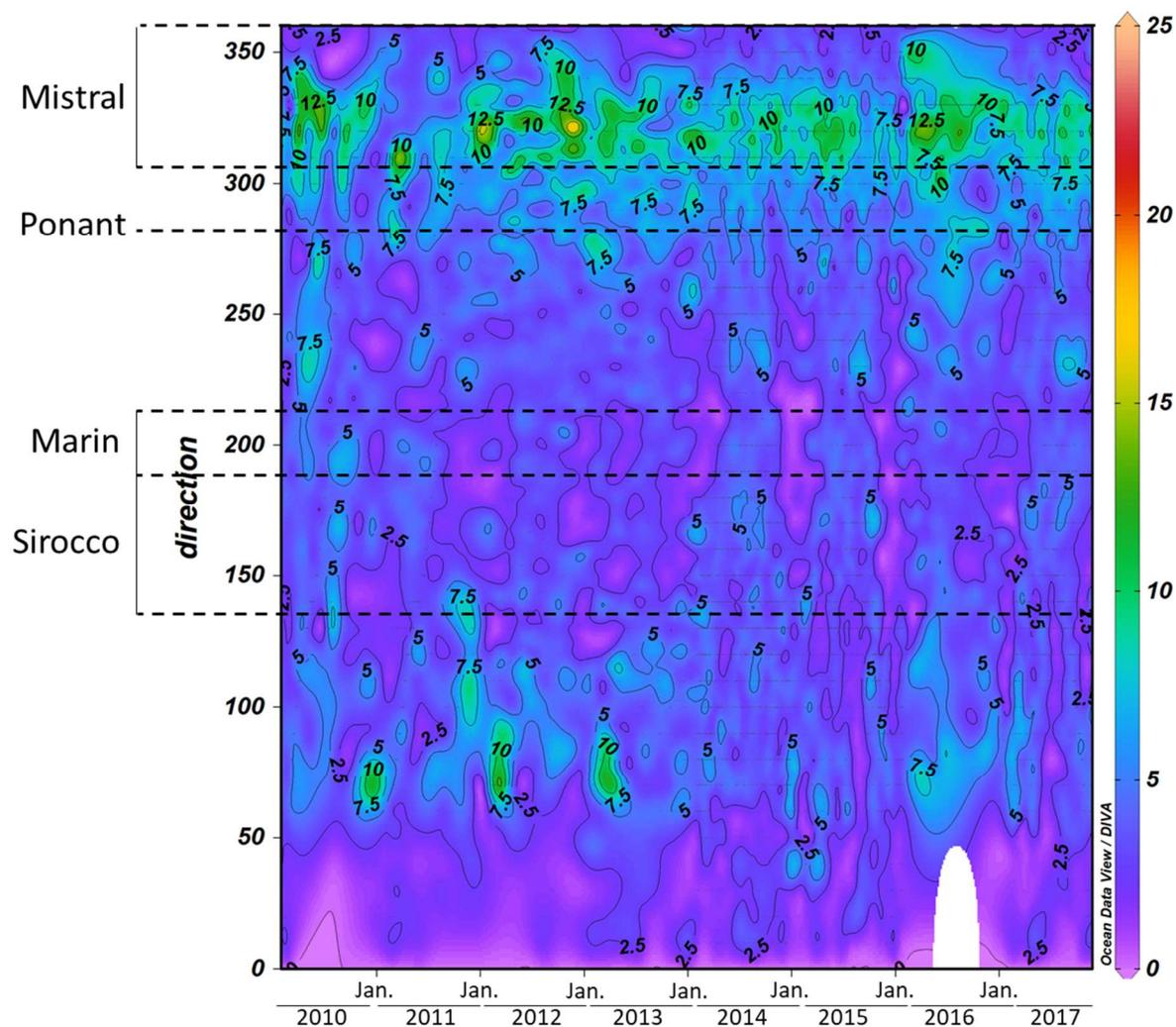


Figure 3-3. Vitesse du vent ( $\text{m s}^{-1}$ ) en fonction de la direction ( $^{\circ}$ ) au cours du temps entre 2010 et 2017.

### 3.4.1.2. Ensoleillement

L'ensoleillement dans la région est de  $2\,906 \pm 190$  h an<sup>-1</sup> (Fig. 3-4) et typique d'une région méditerranéenne tempérée, avec de faibles valeurs en hiver (Décembre :  $121 \pm 16$  h) et des valeurs maximales en Juillet ( $377 \pm 16$  h).

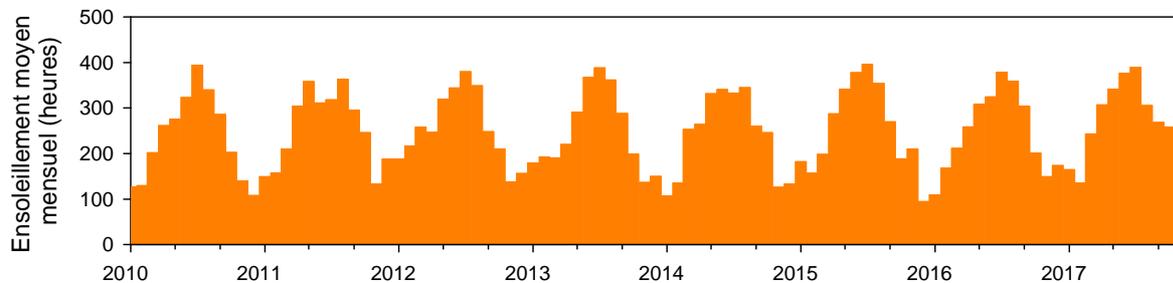


Figure 3-4. Ensoleillement mensuel (h) entre 2010 et 2017.

### 3.4.1.3. Précipitations

L'étang de Berre reçoit peu de précipitations (Fig. 3-5), situation typique d'un climat méditerranéen avec une moyenne mensuelle de  $45,5 \pm 13,0$  mm et un maximum de précipitation observé en novembre 2014 (146,2 mm).

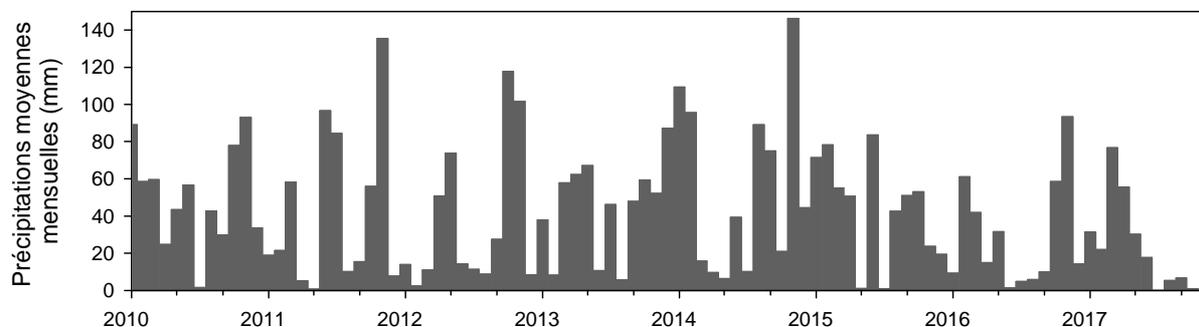


Figure 3-5. Evolution des précipitations (mm) entre 2010 et 2017 mesurée par la station *Météo France* de Marignane (code 7650).

## 3.4.2. Variabilité du socio-écosystème de l'étang de Berre

### 3.4.2.1. Apports en eau douce

L'étang de Berre est le réceptacle naturel de plusieurs rivières (l'Arc et la Touloubre principalement) mais aussi de la Durance dont le cours a été détourné dans le canal usinier *EDF* alimentant plusieurs centrales dont la dernière située à St-Chamas. Les débits de l'Arc et

de la Touloubre montrent peu de variations et sont synchrones. Le débit de l'Arc est compris entre  $0,3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  et  $15,8 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  (Fig. 3-6A) et entre  $0,04 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  et  $2,1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  pour la Touloubre (Fig. 3-6B) ; le débit de la Touloubre correspondant en moyenne à  $16,1 \pm 6,2 \%$  du débit de l'Arc.

Les rejets d'eau douce au niveau de la centrale hydroélectrique montrent une saisonnalité marquée (Fig. 3-6C) et sont compris entre  $0,65 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  et  $121,54 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , ces derniers étant observés en hiver tandis que des débits réduits ( $0,12 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  à  $37,31 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) sont mesurés en période estivale

La quantité annuelle de limons déversés dans l'étang reste relativement constante (Fig. 3-8C) :  $53\,143 \pm 8\,544 \text{ t an}^{-1}$ , maximum limité à  $62\,536 \text{ t an}^{-1}$  (valeur seuil de la Directive de 2006 :  $60\,000 \text{ t a}^{-1}$ ).

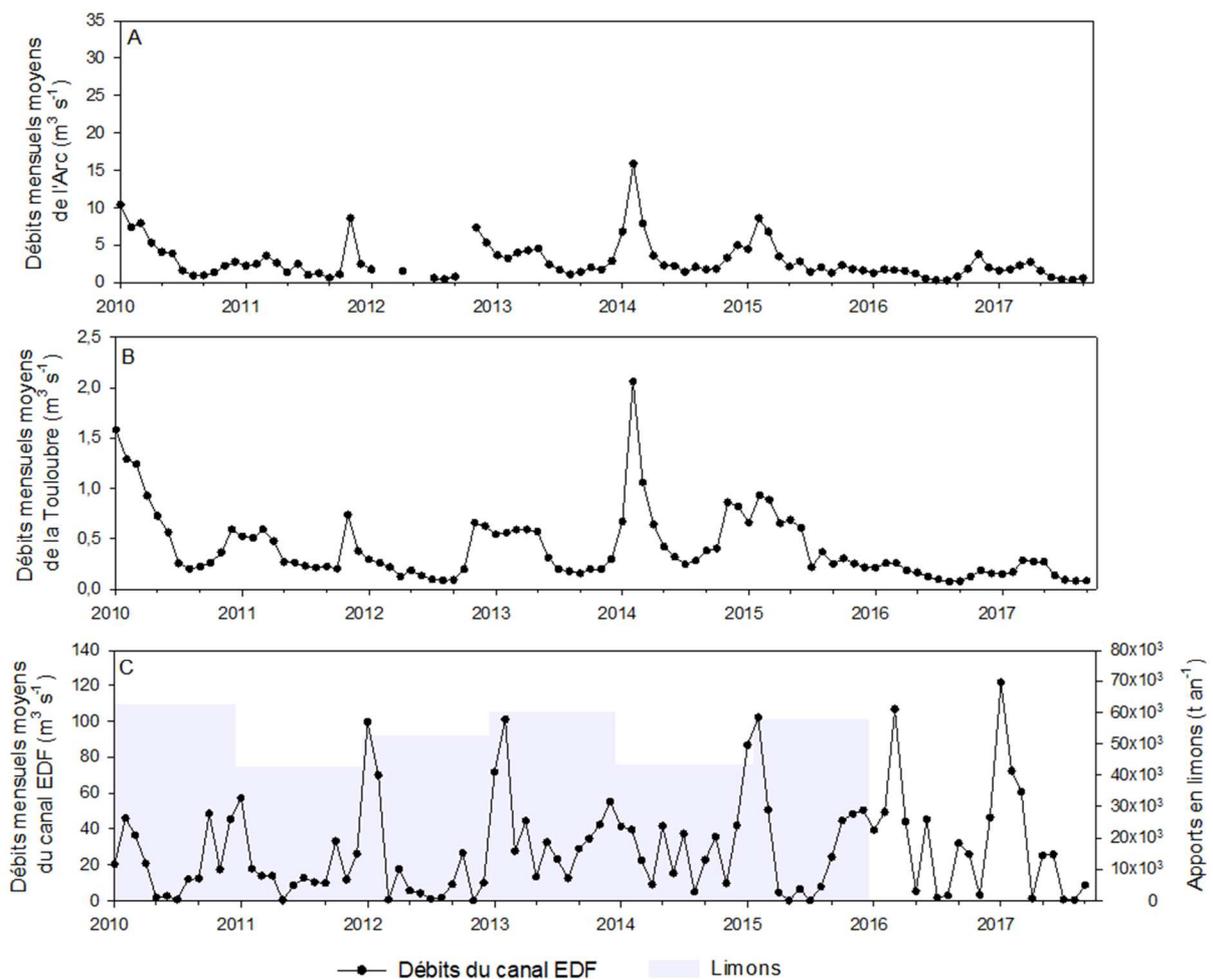


Figure 3-6. Débits mensuels moyens ( $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) de (A) l'Arc, (B) de la Touloubre et (C) du canal usinier EDF et quantité moyenne annuelle de limons ( $\text{t an}^{-1}$ ) entre 2010 et 2017.

Avec la mise en place de la réglementation, la problématique de la centrale hydroélectrique de Saint-Chamas et son importance dans le fonctionnement de l'étang restent d'actualité. De fait, les thèmes « *salinité* » et « *limons* » ont été abordés dans les entretiens sociologiques. Le diagramme de comparaison (Fig. 3-7) montre que seulement 11 personnes ont abordé les thèmes « *limons* » et « *eau douce* ». Certains comme le chasseur sous-marin d'Istres ne s'exprime que sur les limons tandis que d'autres (principalement des pêcheurs) mettent en lien les deux thèmes. Cette disparité laisse à penser que l'impact des limons et de l'eau douce n'est pas le même en fonction des usages.

Cinq usagers ont uniquement abordé le sujet de l'eau douce. En revanche, 5 autres mettent en liens le déversement de limons avec les apports excessifs en eau douce de la centrale :

*« On a beaucoup moins de limons sur l'étang qu'on en avait à une époque. Il y en a encore hein, on n'a pas coupé St-Chamas » [Entretien 1, chasseur – Berre-l'Etang].*

De vastes étendues de particules fines sont directement observées au fond de l'étang par certains usagers, comme en témoigne ce chasseur sous-marin d'Istres, « *c'est comme si on était sur une plage de sable mais dans l'étang* » [Entretien 9, chasseur sous-marin - Istres]. L'impact de l'accumulation du limon au fond de l'étang est scientifiquement mal connu mais selon ce chasseur à pieds, le limon a un effet de recouvrement sur les communautés benthiques :

*« Quand vous voyez le fond de l'étang, il y a que des limons, et c'est ça qui tue la faune et la flore [...] en surface c'est joli hein, mais au fond c'est pas triste, ce n'est pas beau à voir » ; « il y a des zones où les limons se sont posés, quand vous avez le mistral ou le vent du sud, ça remue tout, et ça balaye, et comme je dis la nature est bien faite c'est que vous avez des endroits où vous retrouvez les galets... parce qu'il ne faut pas oublier que l'étang de Berre c'est des galets à la base pas du sable, vous retrouvez les galets, et ce qui est marrant c'est que vous retrouvez les moules, les coquillages, sur les galets, et des périodes où vous passez au même endroit et il y a plus rien, c'est rempli de limons » [Entretien 1, chasseur – Berre l'Etang].*

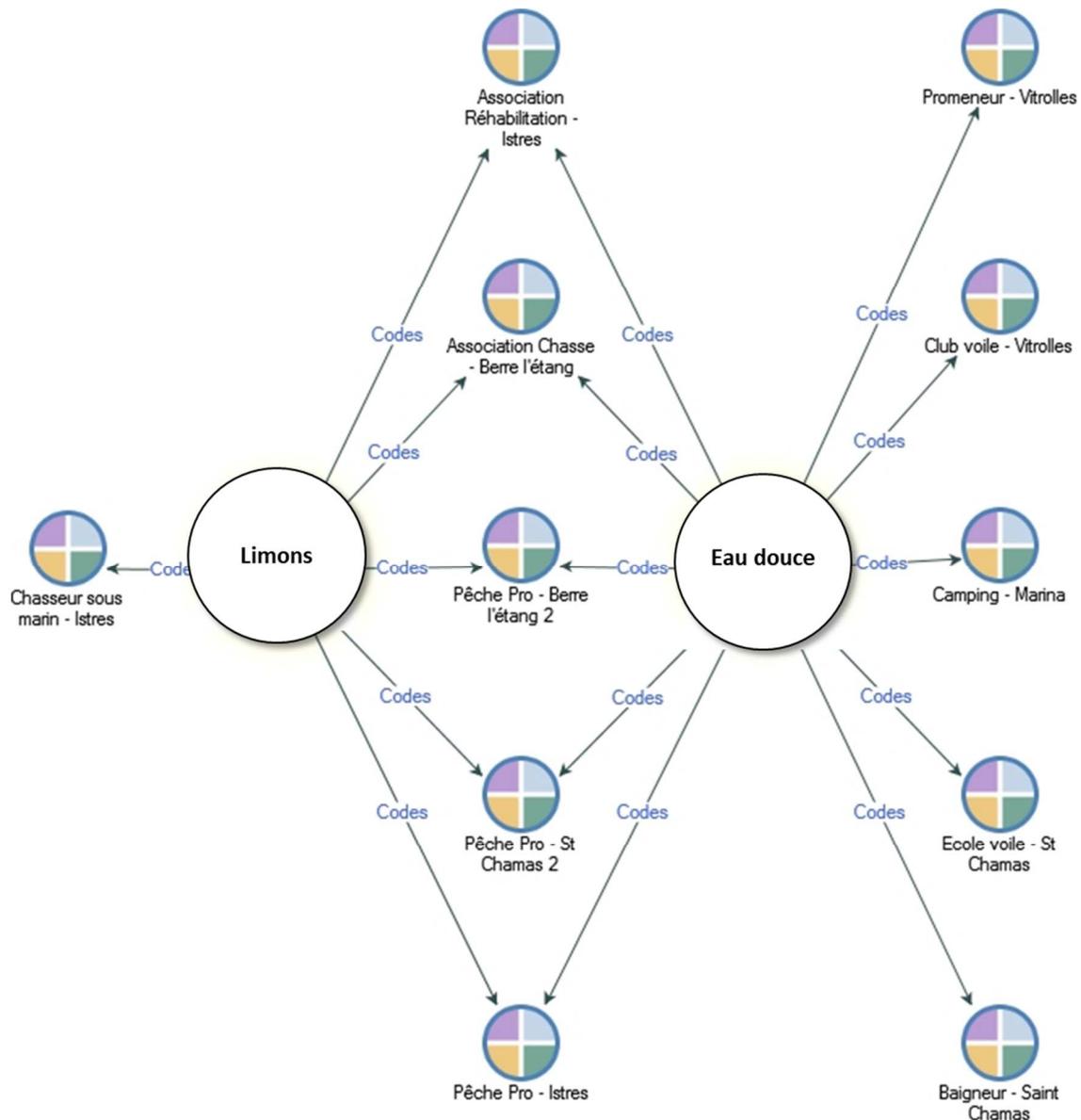


Figure 3-7. Mentions des thèmes « limons » et « salinité » par les usagers interrogés : diagramme de comparaison (étang de Berre).

Les limons remis en suspension sous l'action du vent créent une telle turbidité de l'eau que les pêcheurs ont des difficultés pour pratiquer leur activité. Le limon endommage le matériel de pêche et complique leur travail : « *Ah ben oui regarde de quelle couleur il est le bateau, il n'est pas marron, d'origine il est bleu mais bon je ne vais pas passer ma vie à nettoyer le bateau, il y a trop de travail* » [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres]. Les plaisanciers sont aussi impactés ; en trop grandes quantités, les limons obstruent moteur et circuit de refroidissement de leur bateau [Entretien 9, chasseur sous-marin - Istres]. Ce pêcheur l'explique : « *Après bon ce limon, qui nous emmerde, parce qu'il nous empêche de pêcher, l'eau elle est trouble elle n'est pas belle, après les plaisanciers, même quand vous démontez un*

*moteur, on retrouve du limon dans le moteur, tout le circuit de refroidissement il y a du limon »* [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres].

Si les pêcheurs indiquent être gênés par les limons c'est parce que ces derniers viennent caler leurs filets près des entrées d'eau douce (EDF et Arc). Malgré les perturbations causées par la centrale EDF sur l'écosystème de la lagune, ses abords constitueraient une zone à ressource piscicole favorable aux pêcheurs. Cela n'a pas été indiqué dans les entretiens sociologiques mais lors du suivi *in situ* effectué sur la lagune il était fréquent d'observer des filets calés à l'embouchure de l'Arc et à proximité de la centrale EDF.

### 3.4.2.2. Température et salinité

La température de l'étang de Berre, mesurée entre 2010 et 2017, suit un cycle saisonnier classique d'une zone tempérée (Fig. 3-8) avec des températures de surface comprises en moyenne entre  $10,24 \pm 0,83$  °C (en hiver) et  $22,32 \pm 1,02$  °C (en été).

Aucune stratification thermique est observable entre le fond et la surface (Fig. 3-9). La distribution spatiale de la température sur les sept stations étudiées ne montre pas non plus de différence significative de fait il n'y a pas non plus de stratification thermique entre les stations.

Quatre saisons sont arbitrairement définies comme suit :

- **Hiver** | de janvier à mars ; température moyenne =  $7,9 \pm 2,3$  °C [ $3,1$ °C –  $12,8$ °C]
- **Printemps** | d'avril à juin ; température moyenne =  $18,4 \pm 3,3$  °C [ $13,9$ °C –  $24,1$ °C]
- **Été** | de juillet à septembre ; température moyenne =  $23,3 \pm 1,9$  °C [ $18,1$ °C –  $26,3$ °C]
- **Automne** | d'octobre à décembre ; température moyenne =  $13,4 \pm 3,9$  °C [ $5,9$ °C –  $20,0$ °C]

La salinité en revanche est un point largement mis en avant dans les propos recueillis. Ceci s'explique par deux facteurs au moins. La salinité au travers des rejets en eau douce par la centrale hydroélectrique EDF s'est constituée comme problème public à partir des années 1990, période des premiers soulèvements publics et politiques. De plus, les niveaux de salinité tendent à avoir un effet directement observable par certains usagers sur leur activité (turbidité de l'eau, mélange des eaux douce/salées).

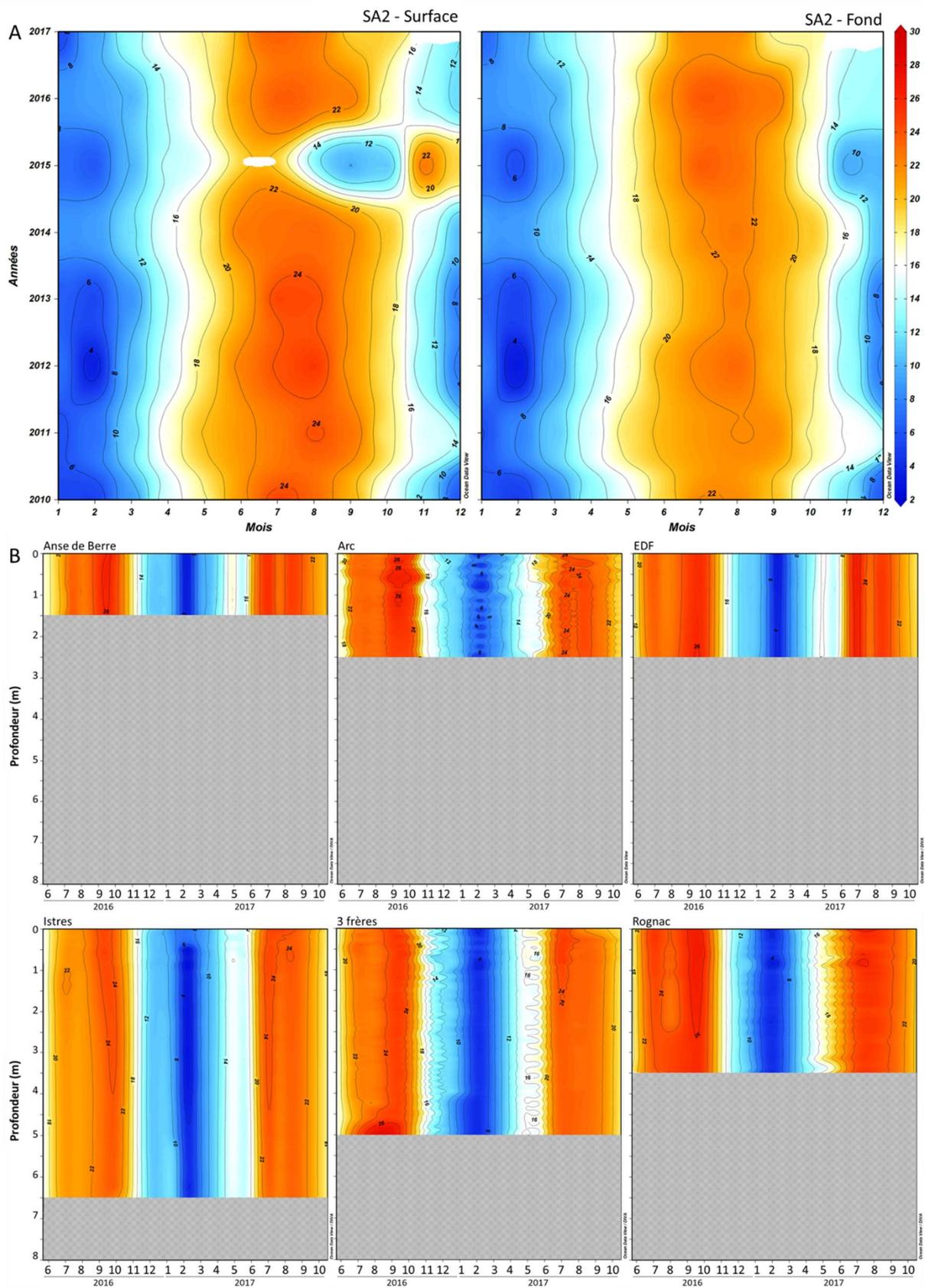


Figure 3-8. Evolution mensuelle de la température (°C) (A) à SA2 entre 2010 et 2016 et (B) pour les six autres stations entre mai 2016 et septembre 2017. En abscisse : les chiffres de 1 à 12 représentent les mois de l'année.

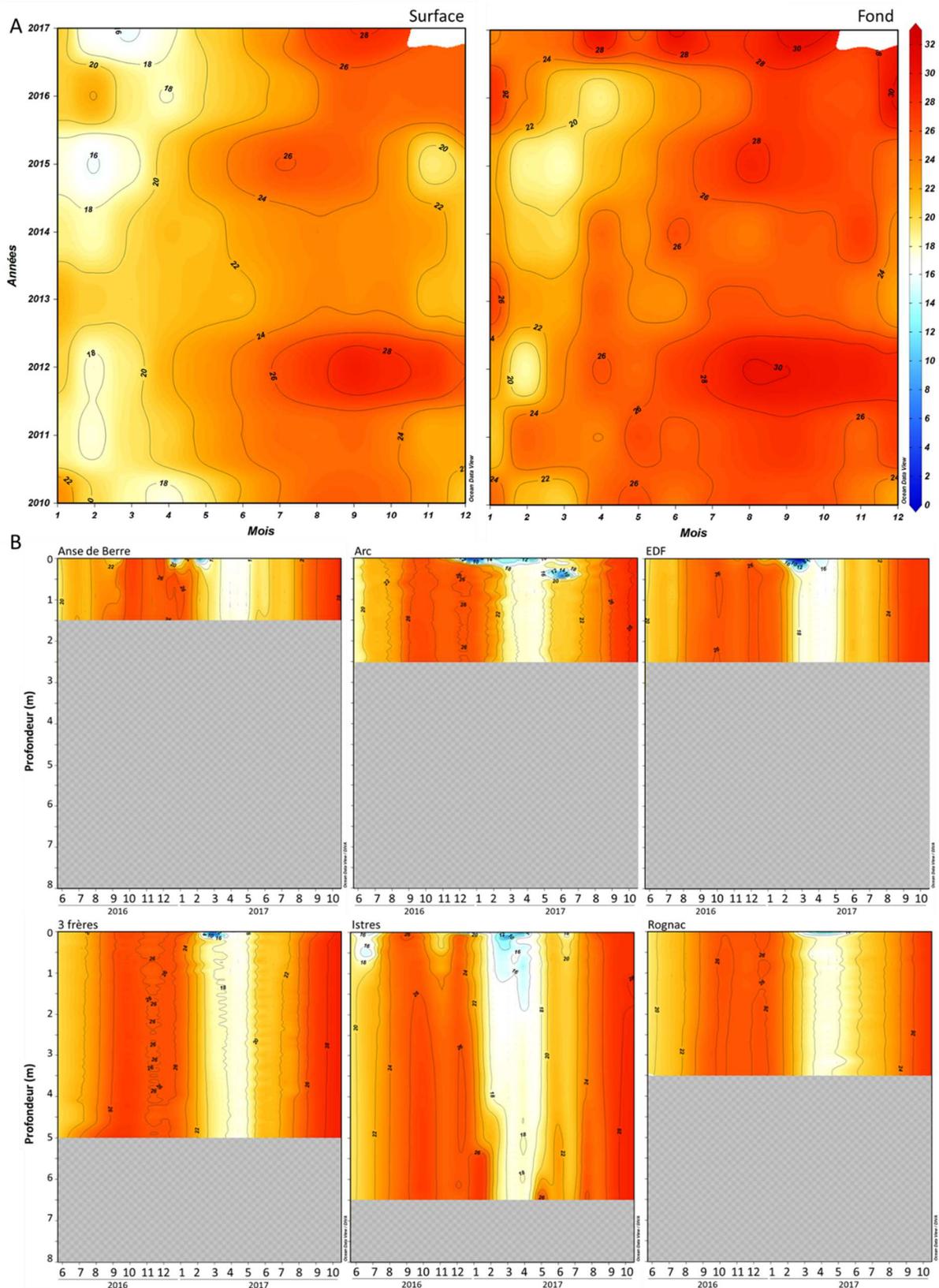


Figure 3-9. Evolution mensuelle de la salinité (A) à SA2 en surface et au fond entre 2010 et 2016 et (B) évolution de la salinité sur les six autres stations entre mai 2016 et septembre 2017. En abscisse : les chiffres de 1 à 12 représentent les mois de l'année.

La salinité de l'étang est liée aux apports en eau douce des rivières (Arc et Touloubre) et de la station hydroélectrique EDF et, à l'entrée d'eau de mer au Sud de l'étang (Fig. 3-9). Un cycle saisonnier dans la couche de surface principalement lié aux apports importants de la centrale hydroélectrique EDF est observable. En hiver, la salinité de surface présente des valeurs comprises entre 17,9 et 27,8 et tend à augmenter jusqu'en été (comprise entre 24,0 et 30,6).

La salinité sur le pourtour de l'étang apparaît aussi très variable (Fig. 3-9). Les stations ARC, EDF et Istres montrent des salinités de surface significativement plus faibles en hiver (ANOVA, test de Bonferroni,  $p < 0,05$ ) appuyant l'effet des apports en eau douce et leur influence. La signature des apports en eau douce se caractérise par une dessalure sur les 50 premiers centimètres de la colonne d'eau comme observé en hiver 2017 (Fig. 3-9). Le panache d'eau douce de la centrale EDF se déplace jusqu'à l'Ouest du grand bassin (station Istres). Les stations du bassin de Vaine sont moins influencées par les apports en eau douce que dans le grand bassin (ANOVA, test de Bonferroni,  $p < 0,05$ ).

Une signature marquée des entrées marines ( $S > 30$ ) est observable sur les couches les plus profondes (entre 5 m et 8 m); les autres stations étant peu profondes, pas de stratification haline est observable.

Lors des entretiens sociologiques, 10 personnes interrogées avaient des éléments de réponses sur la salinité, les autres usagers n'ayant pas répondu à la question qui leur était posée. Certains usagers comme ce pêcheur de Berre l'Etang explique être partagé sur l'évolution de la salinité et l'impact des rejets d'eau douce par la centrale EDF sur le milieu : « *Moi, je suis un peu mitigé. Parce qu'il y a des fois où quand elle se met à couler, on pêche. Quand par exemple il fait trop chaud, ça apporte une certaine fraîcheur à l'eau, ça régénère un peu, bon, ça peut aider.* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

Ce pêcheur professionnel explique ne pas toujours être gêné dans son activité par les rejets d'eau douce. Il voit également un aspect positif des rejets d'eau douce qui, selon lui, rafraichiraient l'étang en été. En revanche ce dernier indique plus loin lors de l'entretien : « *Un coup l'eau est claire, un coup l'eau est foncée, un coup il y a du courant, un coup il n'y en a pas, un coup... voilà. Un coup il y a trop de sel, un coup il n'y a pas assez de sel, voilà. Donc chaque fois, il faut un peu s'adapter* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

Cette variabilité importante et imprévisible des rejets en eau douce provenant de la centrale EDF crée une gêne pour l'activité de pêche qui doit sans cesse s'adapter face à ces fluctuations. Un autre pêcheur indique voir tout de même une nette amélioration de la turbidité de l'eau mais que cela n'est pas forcément bénéfique pour son activité professionnelle :

*« Ah ben moi j'ai vu des évolutions, l'eau elle était on va dire bien saumâtre et disons pas claire elle était trouble, sale, marron, on pêchait. [...] L'état de l'eau bon c'est vrai que on voit une amélioration, elle est beaucoup plus salée qu'avant, ça c'est clair, après bon elle s'éclaircie, et elle est beaucoup plus limpide mais bon pour nous pêcheurs, de l'eau limpide c'est pas trop bon, faudrait qu'elle soit un peu trouble » [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres].*

L'amélioration de la transparence de l'eau de l'étang permet aux poissons de voir plus facilement les filets calés et donc les éviter, une eau plus turbide permettant d'après ce pêcheur une augmentation des prises.

#### 3.4.2.3. Concentration en Oxygène

La concentration en oxygène dissous présente une variabilité spatio-temporelle (Fig. 3-10). La concentration annuelle moyenne en oxygène dissous est de  $232,3 \pm 42,3 \mu\text{mol L}^{-1}$  en 2016 et  $250,7 \pm 48,5 \mu\text{mol L}^{-1}$  en 2017. La concentration en oxygène montre une saisonnalité et tend à diminuer entre l'hiver ( $278,9 \pm 16,2 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) et l'été ( $188,4 \pm 20,8 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) et réaugmenter en automne ( $295,6 \pm 26,2 \mu\text{mol L}^{-1}$ ). En été la concentration en oxygène est significativement plus faible qu'en hiver (ANOVA, test de Bonferroni,  $p < 0,05$ ). Cela est dû aux épisodes d'hypoxie ( $< 90 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$ ). Généralement observés dans les couches profondes (entre 5 m et 8 m) sont particulièrement observables en été pour les stations *Istres*, *SA2*, *3 frères*. (Fig. 3-10).

Si les usagers interrogés ne sont pas toujours en mesure d'en identifier les causes, ils sont en revanche les témoins des conséquences des fluctuations des taux d'oxygène. Seulement 4 personnes (un riverain, un moniteur de voile, chasseur sous-marin, et un pêcheur) ont abordé le thème « anoxie ».

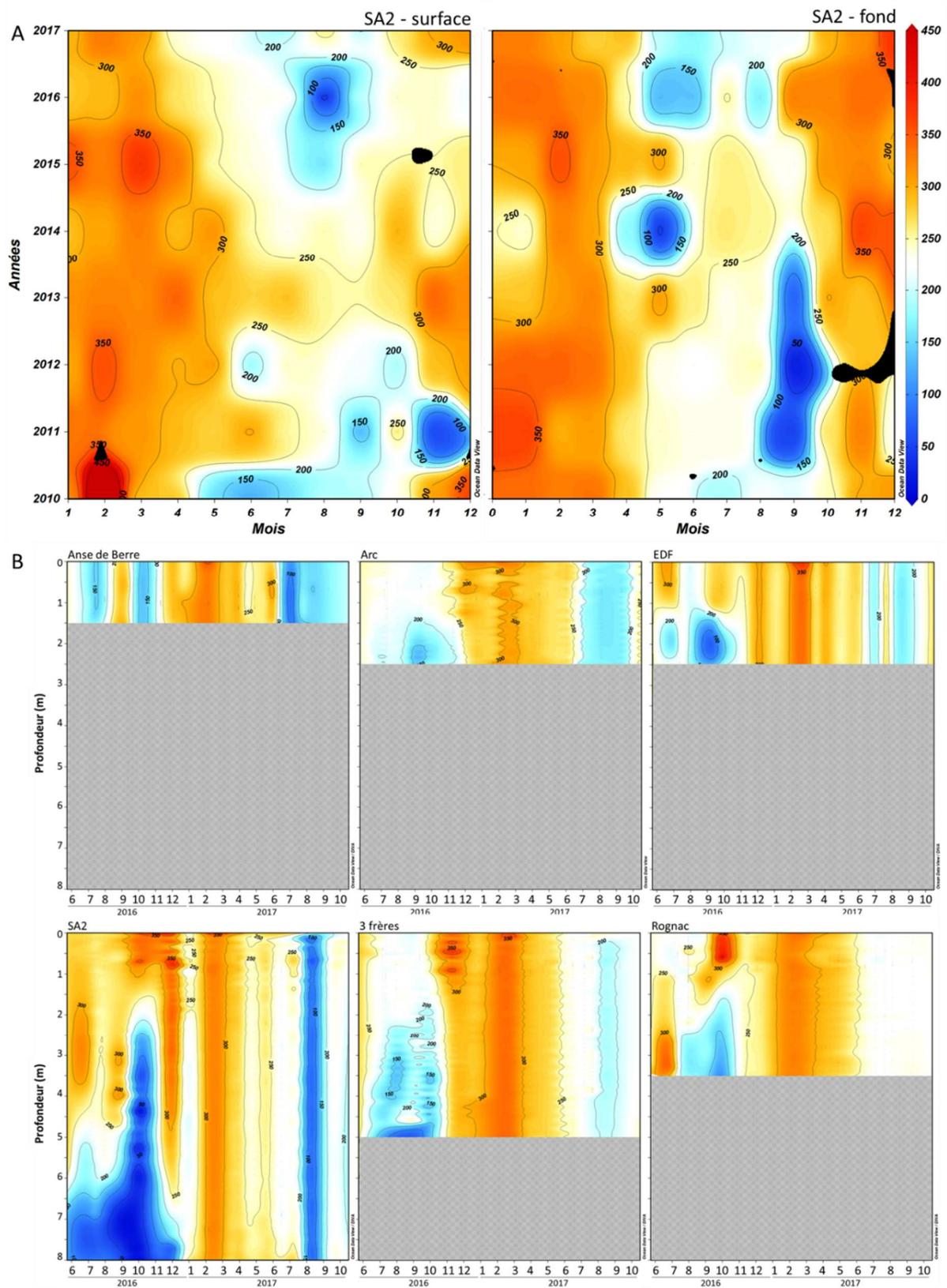


Figure 3-10. Evolution mensuelle de la concentration en oxygène dissous ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) (A) à SA2 en surface et au fond entre 2010 et 2017 et (B) évolution sur les six autres stations entre mai 2016 et septembre 2017. En abscisse : les chiffres de 1 à 12 représentent les mois de l'année.

Les deux premiers usagers décrivent le phénomène :

*« Je ne peux pas vous préciser l'année, les poissons ils étaient tous le ventre à l'air comme ça. Mais on ne s'imaginait pas le poisson qu'il pouvait y avoir dans l'étang. Même les pompiers ils étaient venus en enlever des poissons » [Entretien 22, promeneur - Vitrolles].*

*« Le bord on voyait des soles par exemple, parce qu'ils venaient chercher l'oxygène tout simplement. Ça, a toujours existé à cause du volume d'eau. Si on compare l'étang avec la mer, les volumes d'eau étant différents on a forcément un volume d'oxygène qui est différent, parce que l'eau chauffe énormément l'été dans l'étang, et au contraire l'hiver va refroidir beaucoup plus que la mer. Donc la biologie du lieu n'est pas la même. Donc les poissons rentrent et sortent en fonction des températures aussi » [Entretien 7, Moniteur de voile - Vitrolles].*

Les connaissances du phénomène par ces usagers est très proche de la réalité. Comme observé dans les mesures *in situ* en été, lorsque la colonne d'eau est stratifiée, les crises hypoxiques provoquent une importante mortalité de nombreuses espèces :

*« Ça faisait des coulées de lave d'anguilles le long de la digue, toutes les anguilles, elles étaient dans la digue, elles sortaient toutes par coulées, des coulées de lave, pour essayer de chercher un peu d'oxygène. [...] Les carrelets, ils montaient sur les rochers » ; « ça faisait des couches comme ça entre les rochers, des couches de poissons morts » [Entretien 9, chasseur sous-marin - Istres].*

#### 3.4.2.4. Concentrations en azote

La *Directive Cadre sur l'Eau (DCE)* a défini différents niveaux d'état écologique/chimique (Tableau 3-1). Dans le cadre de la réhabilitation de l'étang de Berre, il est attendu d'atteindre un bon état écologique en 2020. Les données présentées ici seront donc comparées aux seuils d'état écologique définis dans ce cadre-là.

Tableau 3-1. Seuils d'état écologique et chimique du milieu dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE).

	Etat écologique / chimique			
	Très Bon	Bon	Moyen	Médiocre
Concentration en chlorophylle <i>a</i> ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	5	7	10	20
Concentration en ammonium ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )	1	3	5	10
Concentration en nitrates ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )	1	3	5	10

La concentration en ammonium est fortement variable : entre  $4,9 \cdot 10^{-2} \mu\text{mol L}^{-1}$  (juin 2017) et  $6,9 \mu\text{mol L}^{-1}$  (janvier 2010) et ne montre pas de tendance marquée et caractérise l'état écologique **moyen** à **bon** (Fig. 3-11A).

La concentration en nitrates (Fig. 3-11B) montre en revanche une saisonnalité marquée caractérisée par des concentrations significativement plus élevées (ANOVA, test de Bonferroni,  $p < 0,05$ ) en hiver ( $16,2 \pm 5,6 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) qu'en été ( $0,44 \pm 0,49 \mu\text{mol L}^{-1}$ ). La saisonnalité est principalement synchrone aux rejets en eau douce provenant de la centrale hydroélectrique *EDF* illustrant l'origine continentale des nitrates.

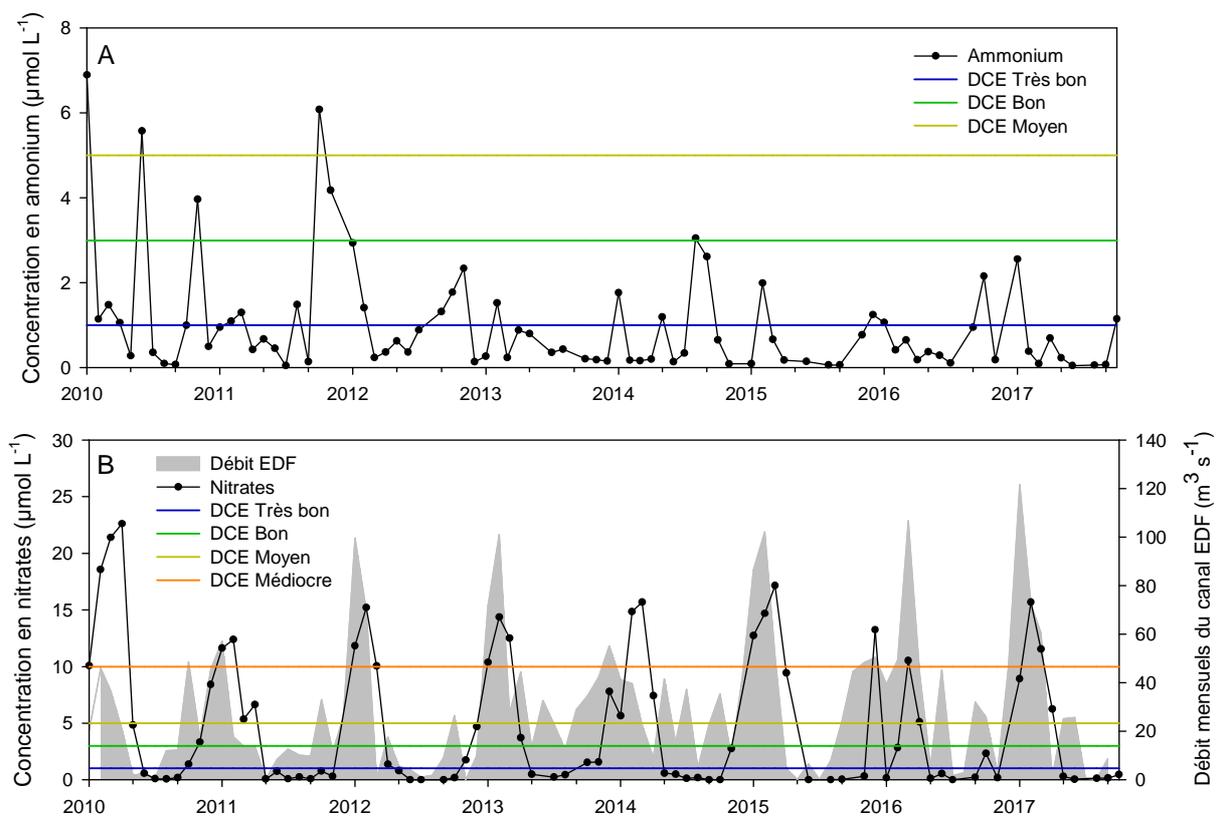


Figure 3-11. Evolution temporelle de la concentration en (A) ammonium ( $\text{NH}_4^+$   $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) et en (B) nitrates ( $\text{NO}_3^-$   $\mu\text{mol L}^{-1}$ ), mesurée à 1 m sous la surface à la station SA2 entre 2008 et 2017. DCE : Directive Cadre sur l'Eau.

### 3.4.2.5. Biomasse phytoplanctonique

La concentration en chlorophylle *a* est très variable : de  $0,19 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$  (janvier 2017) à  $37,1 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$  (novembre 2016) (Fig. 3-12A), la concentration en chlorophylle *a* étant significativement plus élevée en surface qu'au fond (ANOVA, test de Bonferroni,  $p < 0,05$ ). Un bloom phytoplanctonique ( $> 10 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ) est généralement observable en surface en automne sur l'ensemble de la lagune de Berre (Fig. 3-12B).

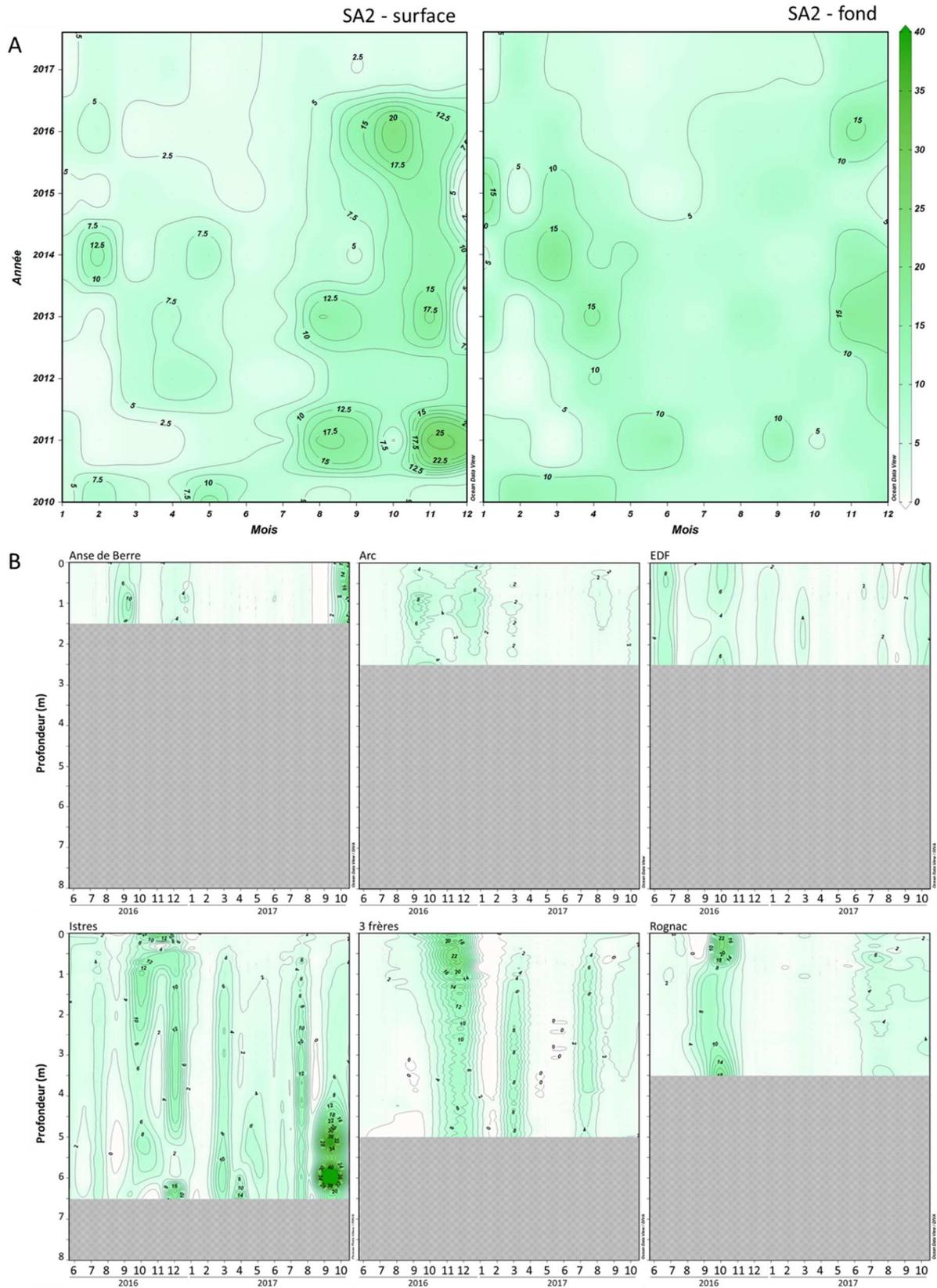


Figure 3-12. Evolution de la concentration en chlorophylle *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) (A) à SA2 en surface et au fond entre 2010 et 2017 et (B) profils verticaux de chlorophylle *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) mesurée entre le 12 mai 2016 et le 27 septembre 2017 sur les six autres stations étudiées. En abscisse : les chiffres de 1 à 12 représentent les mois de l'année.

Toutefois en automne 2017 ce bloom phytoplanctonique était présent au fond à *Istres* et SA2.

Les mesures de concentrations en chlorophylle ayant aussi été faites par classes de taille il est possible de déterminer quelles classes de taille dominent la communauté phytoplanctonique (Fig. 3-13).

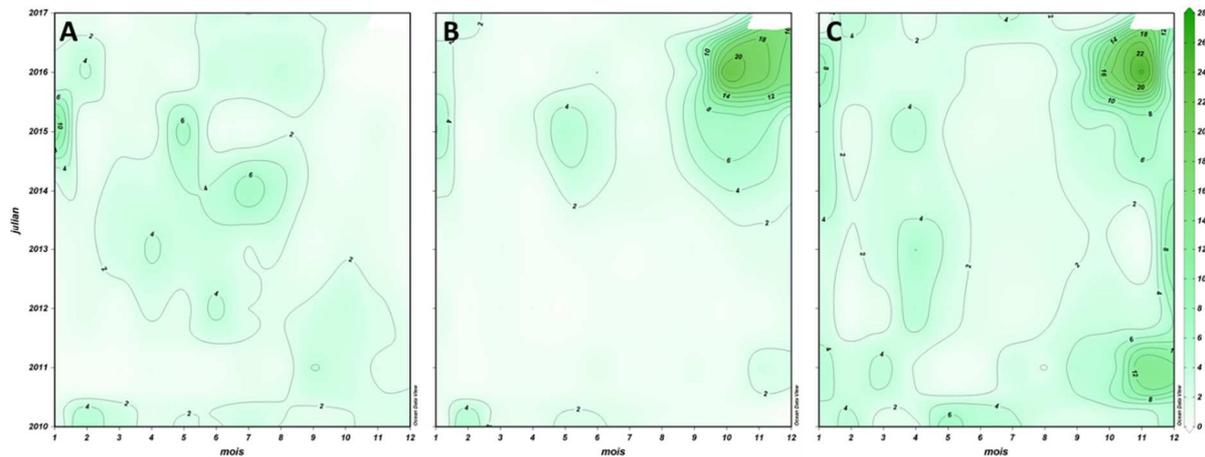


Figure 3-13. Evolution mensuelle de la concentration en chlorophylle  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) totale et par classe de tailles ( $0,7\text{-}3\ \mu\text{m}$ ,  $3\text{-}10\ \mu\text{m}$ ,  $> 10\ \mu\text{m}$ ) mesurée à 1 m sous la surface à la station SA2 entre 2010 et 2017. En abscisse : les chiffres de 1 à 12 représentent les mois de l'année.

La communauté phytoplanctonique est dominée par des cellules de grandes tailles ( $> 10\ \mu\text{m}$ ) tout au long de l'année (entre 38,4 % et 50,2 %) avec des concentrations en chlorophylle  $a$  variant de  $0,27\ \mu\text{g Chl}a\ \text{L}^{-1}$  (août 2010) à  $25,6\ \mu\text{g Chl}a\ \text{L}^{-1}$  (novembre 2016). La contribution de la classe de taille  $0,7\text{-}3\ \mu\text{m}$  tend à augmenter entre l'hiver (29,6 %) et l'été (42,8 %). La classe de taille intermédiaire ( $3\text{-}10\ \mu\text{m}$ ) contribue peu à la communauté phytoplanctonique entre l'hiver et l'été ( $21,2 \pm 2,2\ \%$ ) mais contribuent au bloom automnal (40,6 %) avec les cellules  $> 10\ \mu\text{m}$  (50,2 %).

#### 3.4.2.6. Biomasse planctonique

La biomasse planctonique comprend un assemblage de cellules phytoplanctoniques et d'organismes zooplanctoniques composant le seston (Fig. 3-14). Le limon et les sédiments ( $< 60\ \mu\text{m}$ ) étaient éliminés suite au tamisage de l'échantillon.

Cette dernière est comprise entre  $5,8 \text{ mgMS m}^{-3}$  et  $250 \text{ mgMS m}^{-3}$  en général, sauf pour 4 prélèvements ayant des valeurs largement supérieures à  $500 \text{ mgMS m}^{-3}$  ( $658,0 \text{ mgMS m}^{-3}$  en novembre 2011 :  $627,9 \text{ mgMS m}^{-3}$  en janvier 2014). La biomasse planctonique est très variable et ne montre pas de tendance (Fig. 3-14A).

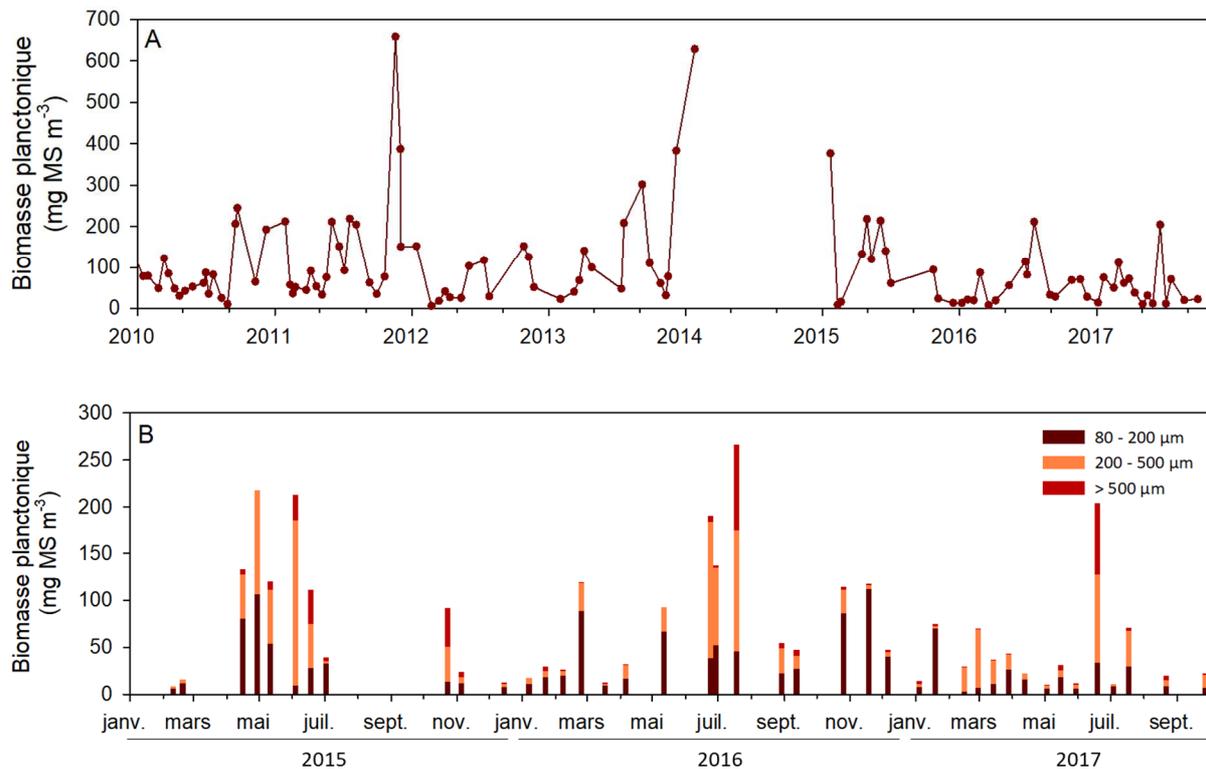


Figure 3-14. Evolution de la (A) biomasse planctonique ( $\text{mgMS m}^{-3}$  ; MS : Masse sèche) mesurée à SA2 entre 2010 et 2017 et (B) biomasse par classes de tailles entre 2015 et 2017. MS : masse sèche.

La biomasse planctonique est dominée par les classes de tailles (Fig. 3-14B) comprises entre  $200\text{-}500 \mu\text{m}$  et  $> 500 \mu\text{m}$  représentant respectivement  $36,0 \pm 16,6 \%$  et  $53,8 \pm 20 \%$  de la biomasse totale. La fraction  $200\text{-}500 \mu\text{m}$  domine la communauté planctonique entre février ( $47,7 \%$ ) et juin ( $63,6 \%$ ) tandis que la fraction  $> 500 \mu\text{m}$  est principalement dominante entre août ( $42,2 \%$ ) et décembre ( $79,4 \%$ ). En moyenne, la fraction  $80\text{-}200 \mu\text{m}$  ne contribue qu'à hauteur de  $10,1 \pm 8,0 \%$  et varie de  $4,3 \%$  (novembre) à  $25,6 \%$  (juillet).

#### 3.4.2.7. Distribution spatio-temporelle du zooplancton

La communauté zooplanctonique de l'étang de Berre est composée de 21 taxa holoplanctoniques dont 16 espèces de copépodes (Tab. 3-2) dont 6 calanoïdes (*Acartia tonsa*, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Eurytemora affinis*, *Paracalanus* sp., et *Pseudodiaptomus* sp.), 3 cyclopoïdes (*Oithona nana*, *Oithona plumifera*, et *Oithona similis*), et quatre harpacticoïdes (*Euterpina acutifrons*, *Microsetella rosea*, *Tisbe* sp. et *Oncea* spp.). Des rotifères (*Notommata* sp. et *Synchaeta* sp.), un cladocère (*Pleopis polyphemoides*) et des chaetognathes (Sagittidae) sont aussi présents. Le zooplancton gélatineux est représenté par les appendiculaires (*Oikopleura* spp.), le scyphozoaire *Aurelia* spp. et le cténaire *Mnemiopsis leidy*.

De plus, 10 taxa méroplanctoniques i.e. larves de bivalves, de gastéropodes, de polychètes, d'actinotroques, larves de crustacés (cirripèdes et décapodes) ainsi que des larves de téléostéens ont été identifiés (Tab. 3-2).

Les nauplii de copépodes contribuent à hauteur de 23 % de la communauté zooplanctonique. Le copépode invasif *Acartia tonsa* domine principalement la population à hauteur de 12 % tandis que la contribution du cyclopoïde *Oithona nana* est de 8 %. Les larves de bivalves et les nauplii de cirripèdes contribuent respectivement à 18 % et 11 %.

Tableau 3-2. Composition taxonomique de la communauté zooplanctonique de l'étang de Berre.

Compartment	Phylum	Classe	Ordre	Genre	Espèce	Abondances (ind m <sup>-3</sup> )		Contribution (%)	
						Minimum - Maximum	moyenne ± écart-type	moyenne ± écart-type	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Acartia</i>	<i>Acartia</i> spp. Copépodites	4 - 480	3206 ± 6119	17 ± 5	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Acartia</i>	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	1 - 2020	214 ± 456	2 ± 3	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Acartia</i>	<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849	1 - 5062	322 ± 793	36 ± 18	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Centropages</i>	<i>Centropages typicus</i> Krøyer, 1849	0 - 8	5 ± 3	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Eurytemora</i>	<i>Eurytemora affinis</i> Poppe, 1880	0 - 1415	228 ± 436	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Paracalanus</i>	<i>Paracalanus</i> sp. Boeck, 1865	0 - 1338	136 ± 328	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Pseudodiaptomus</i>	<i>Pseudodiaptomus</i> sp. Herrick, 1884	0 - 49	14 ± 20	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Cyclopoida	<i>Oithona</i>	<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1893	0 - 168854	8702 ± 28022	3 ± 2	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Cyclopoida	<i>Oithona</i>	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	0 - 1720	438 ± 741	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Cyclopoida	<i>Oithona</i>	<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	0 - 8	8 ± 1	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Harpacticoida	<i>Euterpina</i>	<i>Euterpina acutifrons</i> Dana, 1847	1 - 6752	260 ± 1021	1 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Harpacticoida	<i>Microsetella</i>	<i>Microsetella rosea</i> Dana, 1847	0 - 32	10 ± 12	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Harpacticoida	<i>Tisbe</i>	<i>Tisbe</i> sp. Lilljeborg, 1853	0 - 30	7 ± 6	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	Harpacticoida	<i>Oncaea</i>	<i>Oncaea</i> sp. Philippi, 1843	0 - 41	16 ± 21	0 ± 0	
Holoplanton	Rotifera	Eurotatoria	Ploima	<i>Notommata</i>	<i>Notommata</i> sp. Ehrenberg, 1830	0 - 23866	1976 ± 4952	0 ± 0	
Holoplanton	Rotifera	Eurotatoria	Ploima	<i>Synchaeta</i>	<i>Synchaeta</i> sp. Ehrenberg, 1832	0 - 24270	2101 ± 5158	1 ± 3	
Holoplanton	Arthropoda	Branchiopoda	Onychopoda	<i>Pleopis</i>	<i>Pleopis polyphemoides</i> Leuckart, 1859	0 - 20022	1625 ± 2960	10 ± 8	
Holoplanton	Chaetognatha	Sagittoidea	Aphragmophora	<i>Sagittidae</i>	<i>Sagittidae</i> spp. Claus & Grobben, 1905	0 - 61	13 ± 27	0 ± 0	
Holoplanton	Arthropoda	Hexanauplia	-	-	Nauplii	10 - 83439	7666 ± 13753	4 ± 7	
Gélatineux	Chordata	Appendicularia	Copelata	<i>Oikopleura</i>	<i>Oikopleura</i> Fol, 1872	0 - 5597	1402 ± 1990	2 ± 1	
Gélatineux	Cnidaria	Scyphozoa	Semaeostomeae	<i>Aurelia</i>	<i>Aurelia</i> sp. Ephyrae Browne, 1905	0 - 240	124 ± 163	0 ± 1	
Gélatineux	Ctenophora	Tentaculata	Lobata	<i>Mnemiopsis</i>	<i>Mnemiopsis leidyi</i> Agassiz, 1865	0 - 450	276 ± 498	1 ± 2	
Méropélancton	Mollusca	Bivalvia	-	-	Bivalves	1 - 42729	4326 ± 7448	4 ± 6	
Méropélancton	Mollusca	Gastropoda	-	-	Gastéropodes	0 - 54019	1760 ± 6750	4 ± 4	
Méropélancton	Annelida	Polychaeta	-	-	Polychètes	0 - 21524	1664 ± 3140	1 ± 1	
Méropélancton	Photostomia	Phoronida	-	-	Actinotroque	0 - 129	30 ± 36	0 ± 0	
Méropélancton	Arthropoda	Maxillopoda	-	-	Cirripèdes nauplii	9 - 14610	2009 ± 3454	11 ± 6	
Méropélancton	Arthropoda	Maxillopoda	-	-	Cirripèdes stade cypris	0 - 318	34 ± 65	0 ± 0	
Méropélancton	Arthropoda	Malacostrata	-	-	Décapode Zoé	0 - 1	3 ± 3	0 ± 0	
Méropélancton	Arthropoda	Malacostrata	-	-	Décapode juvéniles	0 - 1	1 ± 0	0 ± 0	
Méropélancton	Chordata	Actinopterygii	-	-	Téléostéens œufs	0 - 3417	175 ± 632	0 ± 0	
Méropélancton	Chordata	Actinopterygii	-	-	Téléostéens larves	0 - 8	3 ± 3	0 ± 0	

Le zooplancton à SA2 présente une forte variabilité temporelle entre 2010 et 2017 (Fig. 3-15A), avec une abondance variant de 173 ind m<sup>-3</sup> (décembre 2013) à 159 280 ind m<sup>-3</sup> (juillet 2015). L'abondance zooplanctonique est très variable entre 2014 et 2016 (Fig. 3-15B) tandis qu'elle montre une plus faible variabilité pour les autres années.

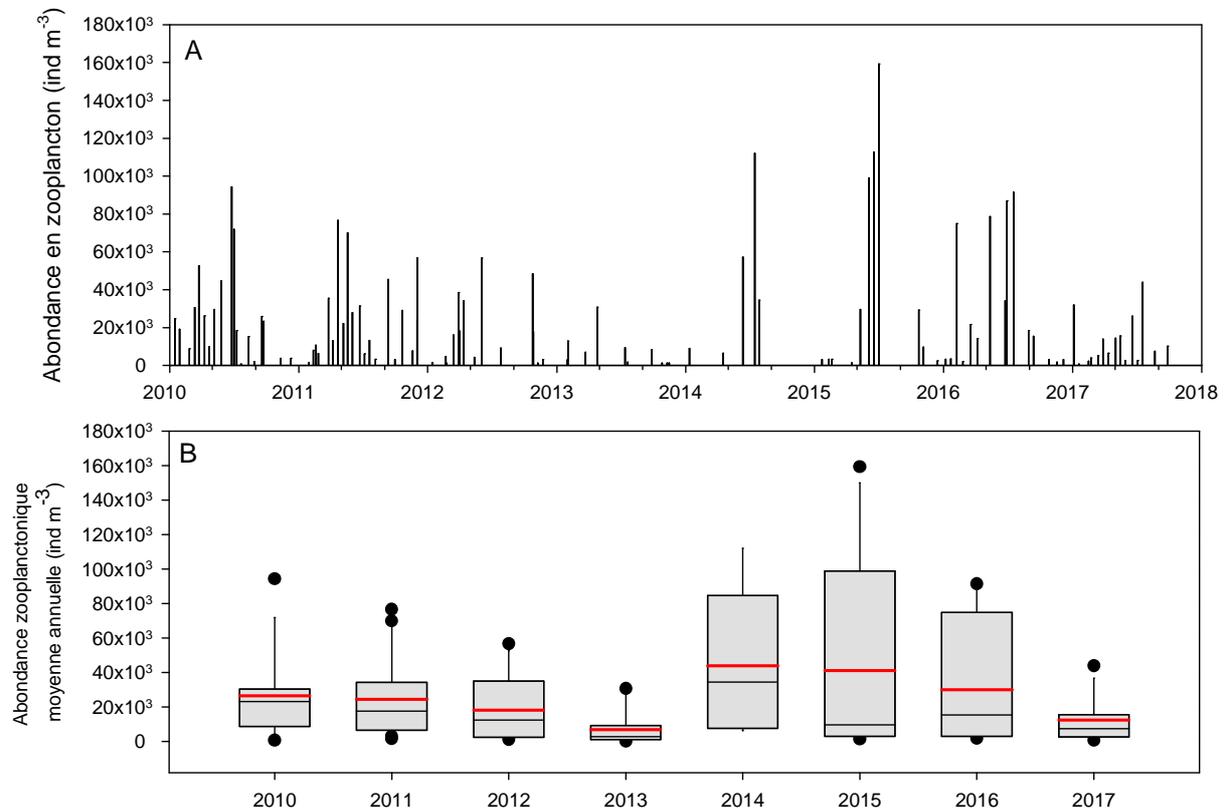


Figure 3-15. Evolution de (A) l'abondance en zooplancton (ind m<sup>-3</sup>) et (B) boxplot de l'abondance annuelle (ind m<sup>-3</sup>) entre 2010 et 2017 pour la station SA2. Traits rouges : valeurs médianes ; points noirs : quartiles.

L'abondance zooplanctonique est plus élevée au printemps ( $38\,546 \pm 21\,338$  ind m<sup>-3</sup>) et en été ( $23\,017 \pm 16\,305$  ind m<sup>-3</sup>) qu'en automne ( $13\,407 \pm 9\,008$  ind m<sup>-3</sup>) et en hiver ( $14\,663 \pm 8\,015$  ind m<sup>-3</sup>). Les plus forts blooms planctoniques sont souvent liées à une prolifération monospécifique. En juillet 2015 et 2016, 75 % et 72 % de la communauté totale respectivement était des *Oithona nana*. En juillet 2017 la communauté est constituée à 86 % par des larves de bivalves.

La distribution du zooplancton de long de la lagune apparaît relativement homogène (Fig. 3-16). En mai 2016, une abondance sept fois plus élevée que la moyenne sur l'ensemble de l'étang ( $14\,428$  ind m<sup>-3</sup>) est observée à l'Arc ( $100\,990$  ind m<sup>-3</sup>) uniquement, liée à une

explosion de la population d'*Acartia tonsa* adultes représentant 95 % de la communauté zooplanctonique (95 898 ind m<sup>-3</sup>).

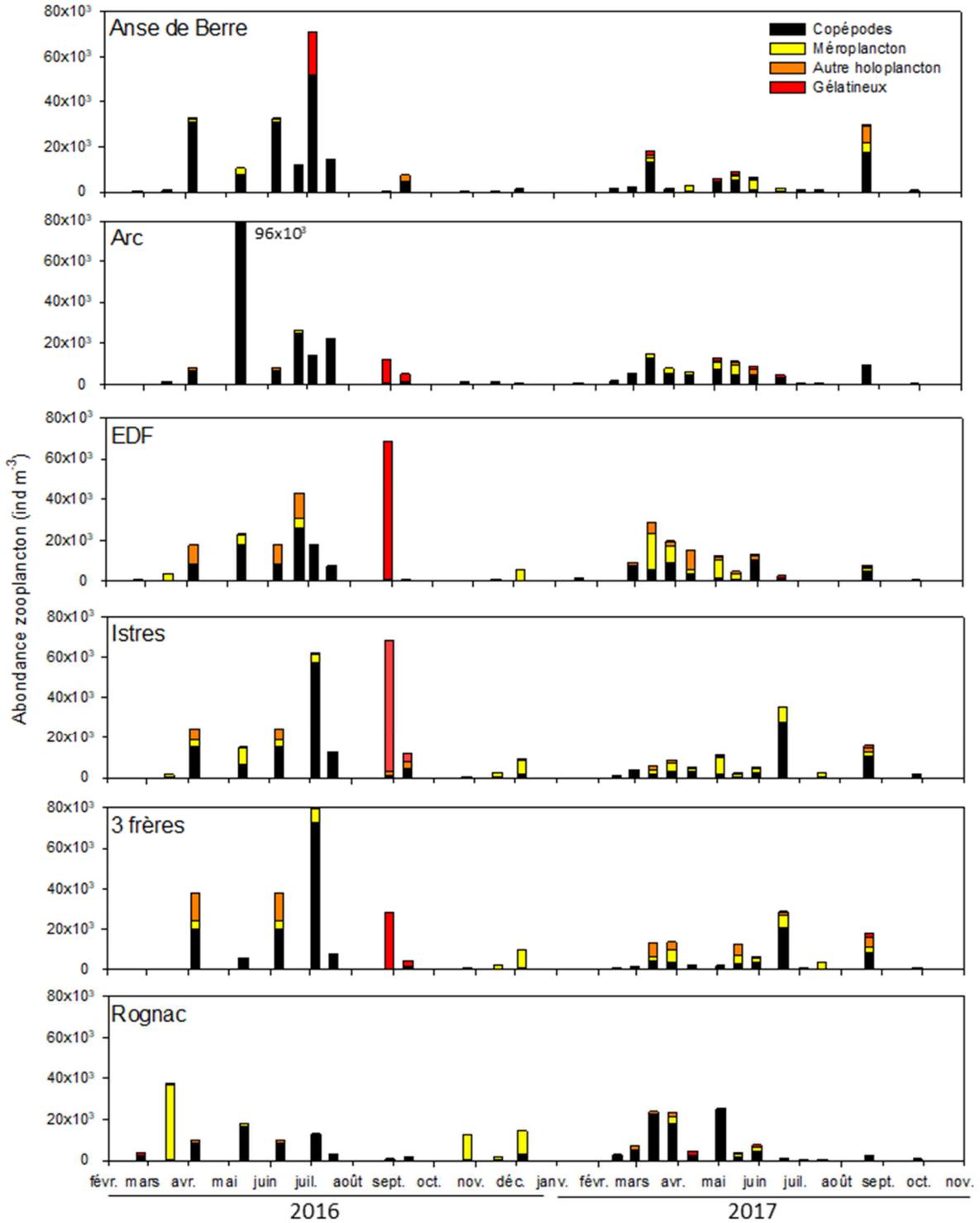


Figure 3-16. Abondance en zooplancton (ind m<sup>-3</sup>) entre 2016 et 2017 sur les six stations interdisciplinaires étudiées (filet 200 µm).

Les gélatineux contribuent peu à l'abondance zooplanctonique mais sont principalement observés en août/septembre 2016, période de développement d'appendiculaires *Oikopleura* spp. dans l'étang. Les larves méroplanctoniques sont présentes toute l'année dans l'étang ( $1\,075 \pm 1\,186$  ind  $m^{-3}$ ) mais dominent la communauté zooplanctonique entre mars et mai ( $1\,947 \pm 988$  ind  $m^{-3}$ ).

Comme observé à SA2, un autre bloom du copépode *Acartia tonsa* était observé le 5 juillet 2016 à Istres ( $62\,208$  ind  $m^{-3}$ ) et aux 3 frères ( $82\,568$  ind  $m^{-3}$ ) où la contribution d'*A. tonsa* était de  $\sim 91\%$  et  $98\%$  respectivement.

Le copépode *Acartia tonsa* est originaire des côtes atlantiques américaines. Il peut contribuer jusqu'à  $98\%$  de l'abondance zooplanctonique totale. La dynamique de population de ce copépode invasif a été suivie entre 2015 et 2017 (Fig. 3-17) au niveau de la station SA2. L'abondance des différents stades de développement (nauplii, copépodites, adultes) montre deux maximums sur la période d'étude l'un en juin 2016 et l'autre en juillet 2017. Aucune succession des stades de développement est observable en 2015. En revanche en 2016, les nauplii étaient très abondantes en février suggérant une reproduction hivernale puis une augmentation de l'abondance en copépodites et adultes est observable entre le printemps et l'été.

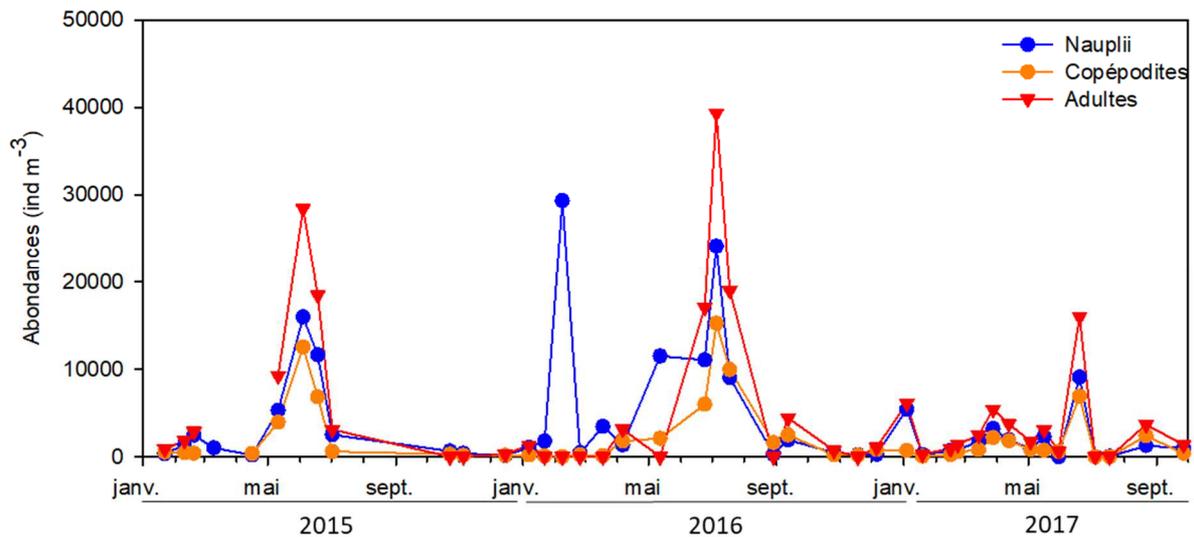


Figure 3-17. Abondances (ind  $m^{-3}$ ) en **nauplii**, **copépodites** et **adultes** d'*Acartia tonsa* entre 2015 et 2017 mesurées à SA2.

#### 3.4.2.8. Dynamique à haute fréquence du zooplancton

Le vent montre une dynamique journalière (Fig. 3-18A) et varie de  $0 \text{ m s}^{-1}$  (19 avril, 18:00) à  $4 \text{ m s}^{-1}$  le 20 avril 15:00 puis rediminue jusqu'au 21 avril 06:00.

La température ( $16,5 \pm 0,3 \text{ }^\circ\text{C}$ ) et la salinité ( $17,3 \pm 0,3$ ) ne présentent pas de différence significative au cours de l'étude (Fig. 3-18B).

La concentration en chlorophylle *a* augmente entre le 19 avril ( $1,4 \pm 0,7 \text{ } \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ) et le 20 avril ( $3,7 \pm 1,2 \text{ } \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ); les petites cellules contribuant à  $56,3 \pm 12,3 \%$  à cette concentration. Le phytoplancton  $> 3 \text{ } \mu\text{m}$  augmente aussi (de  $0,2 \pm 0,1 \text{ } \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$  à  $1,0 \pm 0,2 \text{ } \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ) (Fig. 3-18C).

La biomasse planctonique varie de  $34,9 \text{ mgMS m}^{-3}$  à  $149,8 \text{ mgMS m}^{-3}$  (Fig. 3-18D). La biomasse planctonique diminue de  $\sim 50 \%$  entre le premier et le second prélèvement et est très variable le reste du temps puis montre une augmentation entre le 21 avril 06:00 ( $61,7 \text{ mgMS m}^{-3}$ ) et 12:00 ( $147,8 \text{ mgMS m}^{-3}$ ).

La communauté zooplanctonique est composée de nauplii de copépodes, d'*Acartia tonsa* (stades copépodites et adultes), de larves méroplanctoniques (larves de cirripèdes, de polychètes, de bivalves, de gastéropodes) et de rotifères (*Notommata* sp. et *Synchaeta* sp.). L'abondance en zooplancton ne montre aucune différence jour/nuit (Fig. 3-18E):  $66\,850 \pm 39\,466 \text{ ind m}^{-3}$  le jour et  $61\,254 \pm 33\,655 \text{ ind m}^{-3}$  la nuit.

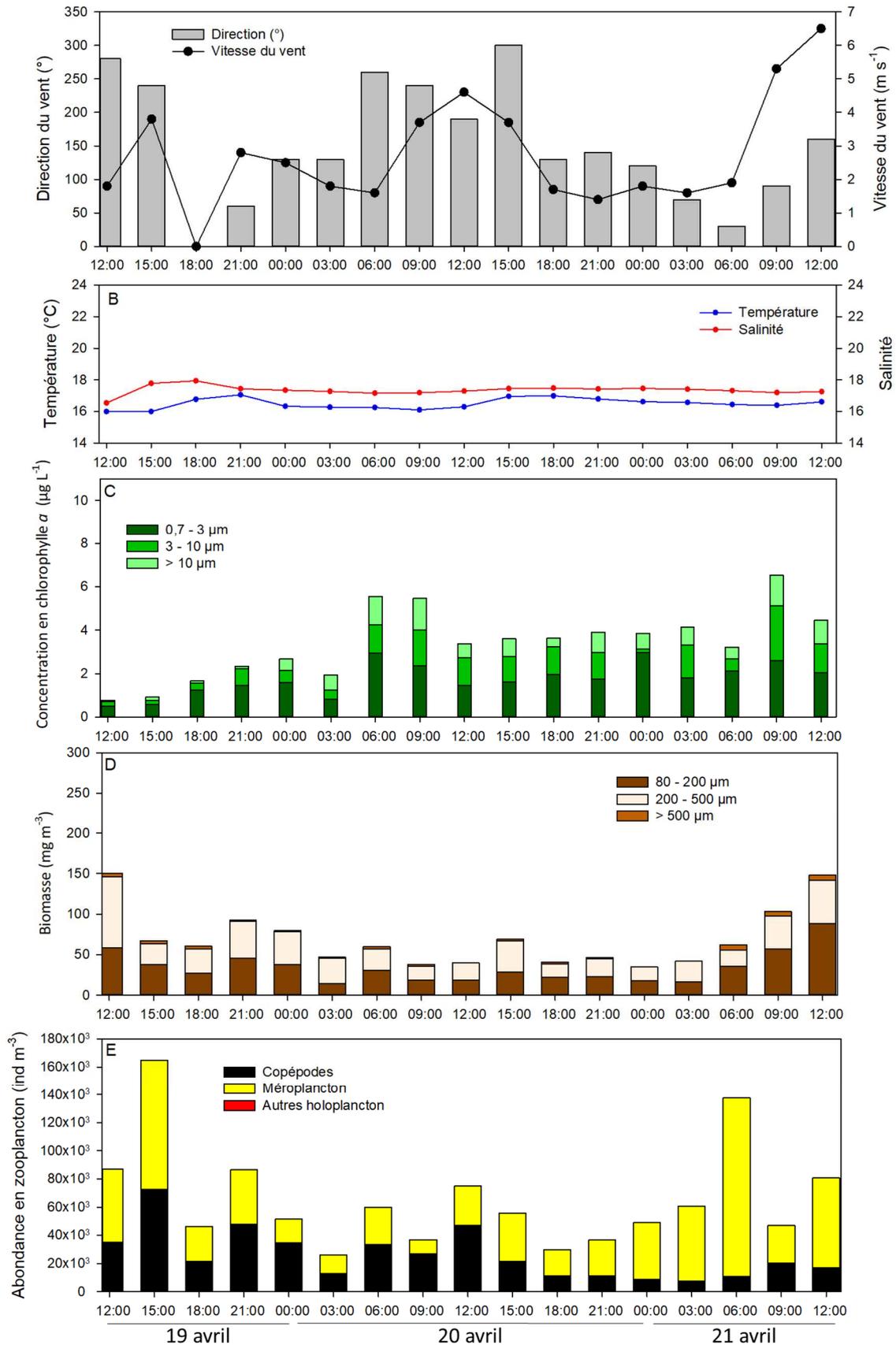


Figure 3-18. Evolution de (A) de la direction et vitesse du vent (m s<sup>-1</sup>), (B) de la température (°C) et de la salinité ; (C) de la concentration en chlorophyll *a* (µg L<sup>-1</sup>), (D) de la biomasse planctonique (mg MS m<sup>-3</sup>) et (E) de l'abondance en zooplancton (ind m<sup>-3</sup>) toutes les 3 heures entre le 19 avril 12:00 et le 21 avril 12:00.

### 3.4.2.9. Distribution du zooplancton en lien avec les conditions environnementales

Malgré une forte variabilité de l'écosystème de l'étang de Berre une saisonnalité apparaît dans l'analyse en composantes principales (Fig. 3-19).

L'hiver est caractérisé par des rejets importants en eau douce par la centrale hydroélectrique EDF et les rivières (Arc et Touloubre) tandis que l'été est marqué par une augmentation de la température et de la salinité. Il y a une opposition dans l'abondance en zooplancton sur le deuxième plan factoriel entre les périodes froides (faibles abondance) et chaudes (fortes abondances).

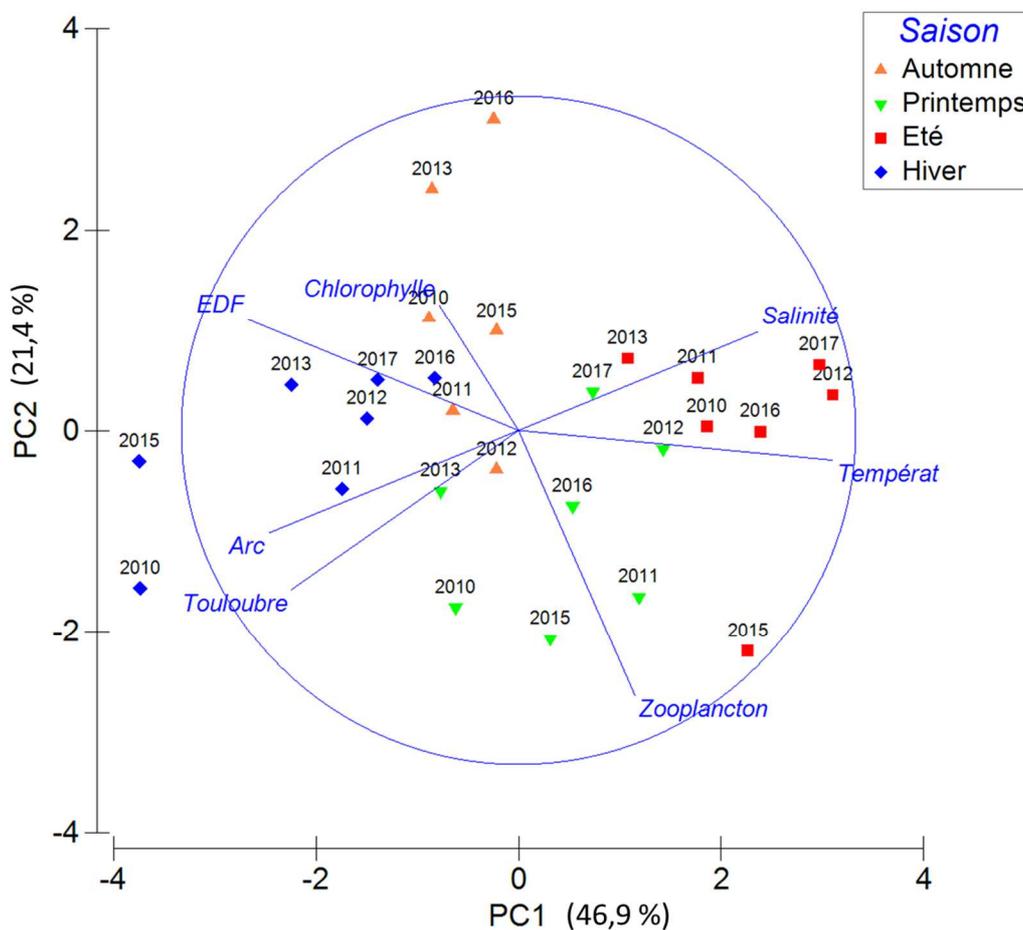


Figure 3-19. Analyse en composantes principales sur la dynamique de l'écosystème planctonique à la station SA2 entre 2010 et 2016 ; projection des individus (années / saisons) dans le plan factoriel et cercle et vecteurs de corrélations (Spearman). **Température** : température (°C), **Salinité** : salinité, **Zooplancton** : abondance en zooplancton (ind m<sup>-3</sup>) ; **Chlorophylle** : concentration en chlorophylle a (µg L<sup>-1</sup>) ; **Arc** : débit de l'Arc (m s<sup>-1</sup>) ; **Touloubre** : débit de la Touloubre (m s<sup>-1</sup>) ; **EDF** : débit d'EDF (m s<sup>-1</sup>).

### 3.4.3. Comparaisons socio-écologique avec l'étang du Vaccarès

#### 3.4.3.1. Conditions environnementales de l'étang du Vaccarès

L'étang du Vaccarès possède des caractéristiques hydrologiques similaires à celles de l'étang de Berre (Fig. 3-20). La température varie de 3,4°C (le 12 janvier 2012) à 31,9°C (le 17 août 2009).

La salinité est généralement comprise entre 2,8 et 28 (Fig. 3-20). En 2016/2017, la salinité est plus élevée et varie entre 12 et 25. Des périodes de dessalure apparaissent ponctuelles et ne suivent pas de cycle saisonnier.

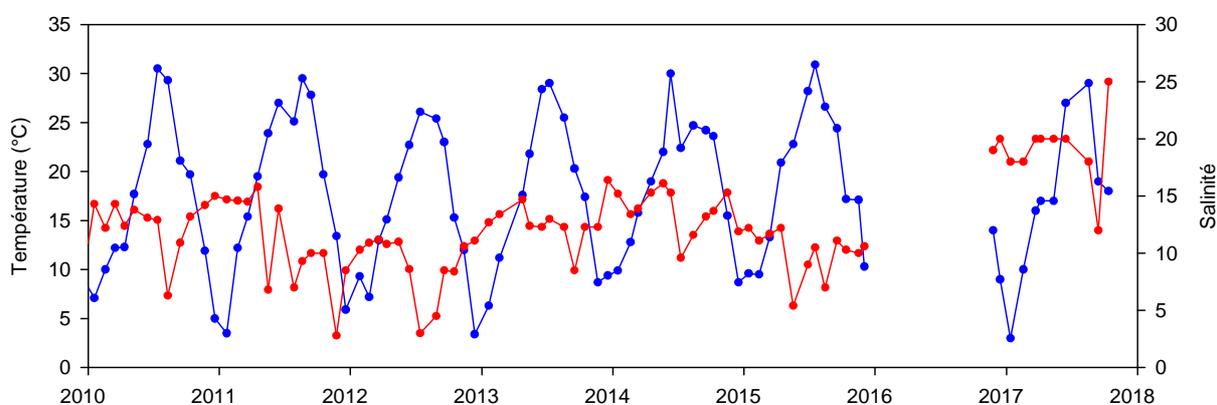


Figure 3-20. Evolution mensuelle de la température (°C) et de la salinité dans l'étang du Vaccarès entre 2008 et 2017. Données 2010-2015 fournies par la RNNC.

La concentration en chlorophylle *a* est variable (Fig. 3-21) avec de faibles valeurs en hiver ( $4,5 \pm 2,1 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ) et des efflorescences annuelles comme en 2012 ( $27,9 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ), 2013 ( $23,8 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ), 2014 ( $15,3 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ) et 2015 ( $14,3 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ).

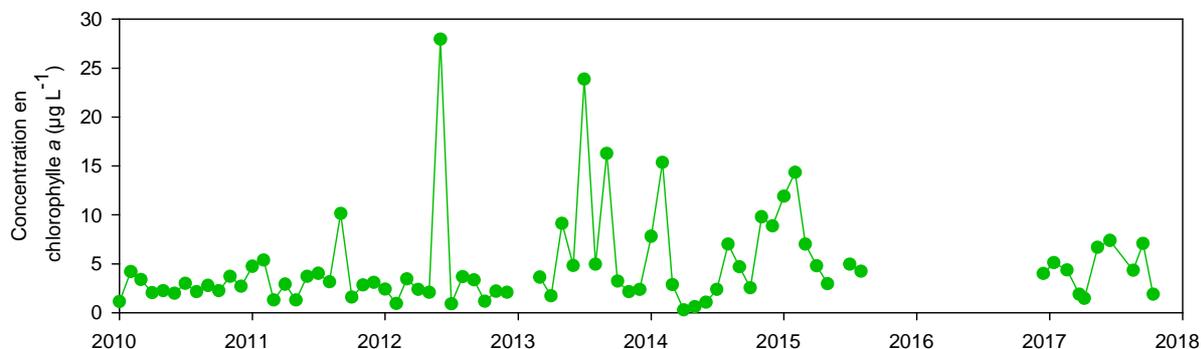


Figure 3-21. Evolution de la concentration en chlorophylle *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) entre 2004 et 2017. Données 2008-2015 fournies par la RNNC.

### 3.4.3.2. Dynamique du zooplancton de l'étang du Vaccarès

L'abondance zooplanctonique augmente de 622 ind m<sup>-3</sup> (novembre 2016) à 14 710 ind m<sup>-3</sup> (avril 2017) et diminue en septembre pour atteindre 707 ind m<sup>-3</sup> en octobre (Fig. 3-22). L'hiver, la communauté zooplanctonique est composée à plus de 90 % de rotifères tandis qu'à partir du mois d'avril, ce sont les copépodes qui contribuent de 80,0 % à 99,6 % à la communauté zooplanctonique.

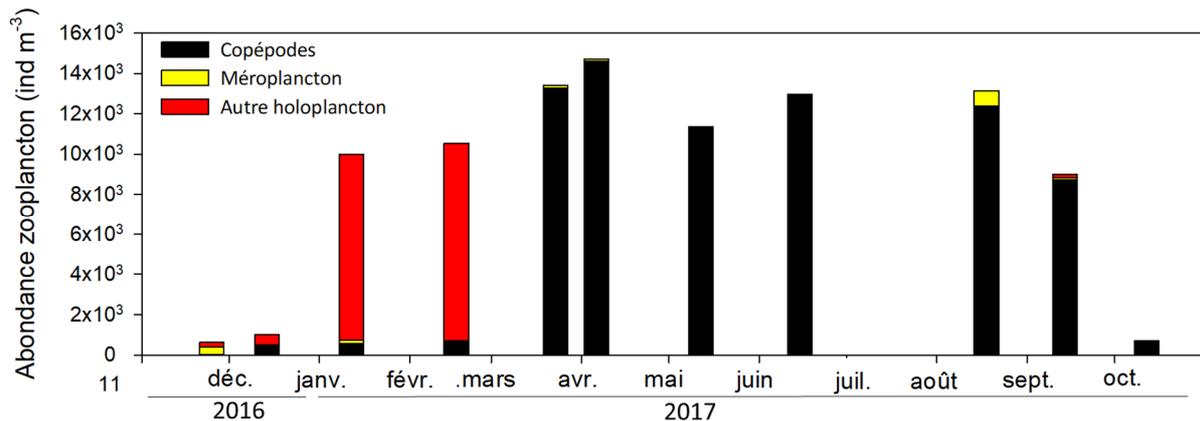


Figure 3-22. Evolution de l'abondance en zooplancton (ind m<sup>-3</sup>) et la contribution de chaque grand groupe zooplanctonique entre le 25 novembre 2016 et le 12 octobre 2017.

La communauté zooplanctonique de l'étang du Vaccarès est différente et moins diversifiée que celle de l'étang de Berre (Tab. 3-3). Dans le groupe des copépodes, seulement 6 espèces sont identifiées : *Euterpina acutifrons* (harpacticoïde), *Harpacticus littoralis* (harpacticoïde), *Metis* spp. (Harpacticoïdes), *Eurytemora velox* (Calanoïde) et *Acartia* sp. (Calanoïde) et *Thermocyclops* sp. (Cyclopoïde). Le compartiment méroplanctonique est composé de larves de bivalves, de gastéropodes, de polychètes, d'œufs et larves de téléostéens. Enfin le groupe des autres organismes holoplanctoniques est principalement composé de rotifères (*Notommata* sp., *Asplanchna* sp., *Hexarthra fennica*) et de nématodes.

Les nauplii de copépodes et le rotifère *Asplanchna* sp. contribuent respectivement en moyenne à  $25 \pm 24$  % et  $24 \pm 37$  % à l'abondance totale zooplanctonique. Les copépodes contribuent globalement à  $41 \pm 70$  % de l'abondance tandis que la contribution des larves de bivalves et de gastéropodes est de  $7 \pm 19$  % et  $1 \pm 1$  % respectivement.

Tableau 3-3. Composition taxonomique de la communauté zooplanctonique de l'étang du Vaccarès.

Compartiment	Phylum	Classe	Ordre	Genre	Espèce	
Holoplancton	Arthropoda	Hexanauplia	Harpacticoida	<i>Harpacticus</i>	<i>Harpacticus littoralis</i>	Sars, 1910
Holoplancton	Arthropoda	Hexanauplia	Harpacticoida	<i>Metis</i>	<i>Metis sp.</i>	Philippi, 1843
Holoplancton	Arthropoda	Hexanauplia	Harpacticoida	<i>Euterpina</i>	<i>Euterpina acutifrons</i>	Dana, 1847
Holoplancton	Arthropoda	Hexanauplia	Cyclopoida	<i>Thermocyclops</i>	<i>Thermocyclops sp.</i>	
Holoplancton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Acartia</i>	<i>Acartia sp.</i>	-
Holoplancton	Arthropoda	Hexanauplia	Calanoida	<i>Eurytemora</i>	<i>Eurytemora velox</i>	Lilljeborg, 1853
Holoplancton	Arthropoda	Ostracoda	Ordovicien	-	Ostracoda indéterminé	-
Holoplancton	Arthropoda	Hexanauplia	-	-	Nauplii	-
Holoplancton	Rotifera	Eurotatoria	Ploima	<i>Asplanchna</i>	<i>Asplanchna sp.</i>	Gosse, 1850
Holoplancton	Rotifera	Eurotatoria	Ploima	<i>Notommata</i>	<i>Notommata sp.</i>	Ehrenberg, 1830
Holoplancton	Rotifera	Eurotatoria	Ploima	<i>Hexarthra</i>	<i>Hexarthra fennica</i>	Levander, 1892
Holoplancton	Nematoda	Adenophorea	-	-	Nématodes	-
Holoplancton	Arthropoda	Malacostrata	Amphipoda	-	Amphipodes inf	-
Méropplancton	Mollusca	Bivalvia	-	-	Bivalves	-
Méropplancton	Mollusca	Gastropoda	-	-	Gastéropodes	-
Méropplancton	Annelida	Polychaeta	-	-	Polychètes	-
Méropplancton	Chordata	Actinopterygii	-	-	Téléostéens larves	-

### 3.4.3.3. Gestion de l'étang du Vaccarès

L'étang du Vaccarès se situe en plein cœur du *Parc Naturel Régional de Camargue (PNRC)* et de la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)*, au cœur du Delta du Rhône. Cet étang reçoit un volume d'eau douce de  $\sim 400$  millions  $m^3 a^{-1}$  et 123 millions  $m^3 a^{-1}$  d'eau de mer.

Un réseau complexe de canaux régit les niveaux d'eau et la salinité des différents étangs. Le trop plein d'eau est déversé dans la mer par un système de vannes (*pertuis*). Le remplissage par l'eau de mer, via les martellières situées aux Saintes Marie de la Mer, est décidé en commission « *Eau* » dans laquelle des représentants du *PNRC*, de la *RNNC*, des pêcheurs, des chasseurs et des élus municipaux votent pour ou contre l'ouverture des martellières.

Le technicien interrogé a la charge d'appliquer les demandes d'ouvertures/fermetures des martellières. Ce dernier avance dans ses propos que la gestion des entrées d'eau dans le système Vaccarès est propice aux périodes d'alevinage. De fait cela se caractérise par le maintien d'une salinité modérée comprise entre 10 et 20, seuil optimal pour le développement d'espèces emblématiques de Camargue :

« *C'est-à-dire que si la commission décide, parce qu'on a des niveaux bas et parce que ça favorise un alevinage, parce qu'on est en période d'alevinage, notamment de civelles, qui va de décembre à mars. A ce moment-là, on fait rentrer de l'eau, on peut faire rentrer de l'eau de mer. Ça peut arriver qu'on fasse rentrer de l'eau de*

*mer. Sinon, on évite au maximum de faire rentrer de l'eau de mer pour ne pas avoir un taux de salinité après trop important. Quand arrivent le printemps et l'été, avec les chaleurs, le niveau baisse, il y a une évaporation. Et on essaie de cons... et en même temps, on essaie de conserver un stock de sel suffisant pour les espèces typiques du pays, quoi [...] Donc pour ne pas avoir des niveaux d'eau trop importants, mais en même temps, avoir un certain niveau d'eau pour la pêche, pour la réserve, pour la faune, la flore, on établit des règles, des règles de niveau à observer. C'est-à-dire que bon, selon l'époque, bon ben on va accepter tel niveau, selon l'époque, on va accepter un niveau différent » [Entretien 28, technicien eau – Saintes Maries de la Mer].*

Le niveau d'eau dans l'étang du Vaccarès suit un cycle saisonnier. Entre janvier et septembre (Fig. 3-23), le niveau de l'étang du Vaccarès atteint un niveau maximum ( $> 0,3$  m NGF ; Nivellement Général de la France). Puis, durant la période automne/hiver, les précipitations permettent d'augmenter le niveau jusqu'au printemps. Il n'existe à ce jour aucune données sur les volumes d'eau de mer et d'eau douce entrant et sortant des étangs de Camargue, c'est ce qu'indique la directrice de la RNN de Camargue : « *l'idée, c'est d'avoir un consensus sur justement les modalités d'ouverture ou de fermeture à la mer. C'est essentiellement, ça tourne essentiellement autour de ça, parce que c'est à peu près le seul endroit où on a la main sur la gestion de l'eau, finalement* » [Entretien 23, direction RNNC - Capelière].

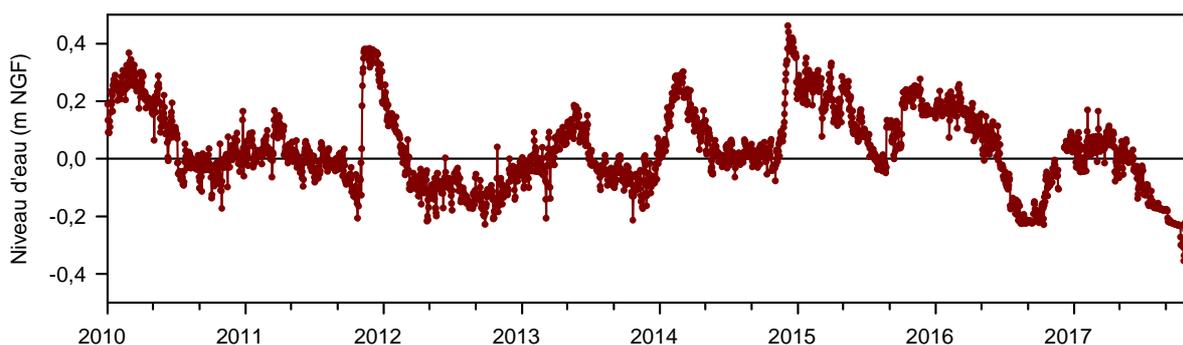


Figure 3-23. Evolution du niveau d'eau (m NGF ; Nivellement Général de la France) de l'étang du Vaccarès entre janvier 2010 et octobre 2017. Données RNN Camargue.

Cette gestion a été mise en place pour être au plus près des besoins de chaque acteur. Cependant, la commission eau n'échappe pas aux rapports de force caractéristiques des acteurs du territoire camarguais (Picon 1987, Dervieux et al. 2006). Ainsi, certains pêcheurs

rencontrés considèrent que les arbitrages gestionnaires tendent à privilégier les attentes des riziculteurs, principaux propriétaires fonciers privés du delta. Par exemple, l'ouverture à la mer semble être un frein dans l'activité des pêcheurs professionnels rencontrés qui souhaitent des arrivées d'eau de mer plus régulières et moins éparses comme l'indique ce pêcheur exerçant à l'Est de l'étang du Vaccarès :

*« Les riziculteurs, ce qu'il y a, c'est que comme là, vous voyez, il commence à pleuvoir. Si le Vaccarès monte, de suite ils ouvrent à la mer pour vider. Voilà, il faut vider, il faut vider, il faut vider, il faut vider. Alors l'hiver on se noie. Quand... de toute façon, dès qu'il pleut en Camargue, alors c'est normal, on se noie. Et après, l'été, on crève de soif parce qu'on n'a plus d'eau. Voilà. Mais ils ne font pas de juste milieu [...] ça fait déjà dix ou douze ans qu'il y a des mauvaises rentrées, parce qu'ils envoient... A l'époque, je vais vous expliquer. A l'époque, les martellières, tout le monde pouvait aller les ouvrir » [Entretien 23, Garde RNNC - Capelière].*

La RNNC est l'une des plus grandes réserves de zones humides d'Europe. Malgré cela elle est soumise à une importante pollution liée à l'activité agricole et a des rejets non contrôlés de produits chimiques (Boullet 2012) en amont, la vallée du Rhône étant à la fois très agricole et très urbanisée et industrialisée. Les sources de pollutions pourraient aussi être plus locales, comme le suggère ce pêcheur : *« les riz, ils les traitaient à la sauvage »* [Entretien 26, pêcheur professionnel – Ouest du Vaccarès]. De plus ce garde de la réserve indique que :

*« Les gens des Saintes Maries de la Mer, ils achètent les poissons du Vaccarès parce qu'ils pensent que c'est très propre ou très sain parce que c'est une réserve. Ils ne se rendent pas compte, les gens autour, de la région, que le Vaccarès, il est pollué [...] ils ne veulent pas trop que ça se sache non plus dans la région »* [Entretien 24, Garde RNNC - Capelière].

L'eau du Rhône contient des concentrations fortement supérieures au seuil réglementaire toléré ( $> 1 \mu\text{g L}^{-1}$ ) en Diuron, herbicide utilisé pour le désherbage. Engrais et pesticides sont largement retrouvés dissous dans les eaux d'irrigation comme l'indique ce pêcheur de l'étang du Vaccarès *« c'est sûr que c'est pollué, les rizicultures »* [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès]. Les espèces commerciales comme les anguilles et les sandres, prédateurs dans la chaîne trophique en Camargue présentent des concentrations importantes en PCB, HAP et lindane (Rochez et al. 2003). De plus, les concentrations en métaux lourds mesurées dans l'étang du Vaccarès présentent des teneurs élevées en Zinc ( $6,4 \text{ t an}^{-1}$ ; Aufray &

Perennou 2007). Depuis plusieurs années des analyses des contaminants dans l'eau des étangs et des roubines (petits ruisseaux) permettent de mieux suivre l'évolution de la pollution comme l'indique ce garde de la RNNC, c'est une pollution ancienne qui continue à contaminer la lagune « *c'est le canal Versadou dans le sud et le canal de Fumemorte surtout, qui ramènent de l'eau dans le Vaccarès, et qui pollue depuis 100 ans le Vaccarès. Et on le sent pour les maladies des poissons* » [Entretien 24, Garde RNNC – Capelière]. La contamination des tissus des poissons provoque une mort prématurée et une baisse de la fécondité (Aufray & Perennou 2007). La pollution de la lagune du Vaccarès est encore un problème important de gestion en Camargue malgré de nombreuses poursuites judiciaires à l'encontre des riziculteurs : « *le juge il a dit bon, ben on va fermer en gros un œil, on espère que ça s'arrange pour le mieux, en bonne entente* » [Entretien 24, Garde RNNC - Capelière].

La gestion artificielle de l'eau de la lagune crée une fluctuation dans la faune et la flore : « *le poisson évolue. Comme les oiseaux, comme tout [...] J'ai tout connu. Beaucoup de sandres, beaucoup de carpes, beaucoup d'anguilles, beaucoup de crevettes, beaucoup de Joëls, de cabassons. Et en ce moment, rien du tout* » [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès].

Actuellement les stocks de *poissons* ne semblent pas être suffisants pour assurer une pêche artisanale pérenne « *Cinq kilos d'anguilles en 15 jours et c'est vraiment misérable* ». En revanche « *la moule asiatique a eu une évolution assez forte, là, ces dernières années* » comme l'indique la direction de la RNN Camargue [Entretien 24, Garde RNNC - Capelière]. Certaines espèces comme le :

« *Loup, daurades et soles, avant, les ouvertures étaient beaucoup plus importantes, donc ils venaient quand même régulièrement pour grossir, quoi. Maintenant, on n'en voit pratiquement plus, quoi. Les anguilles n'ont pas été dérangées. Il y en a... on ne peut pas dire qu'il y en a toujours autant, mais enfin, il y a une... cette année, ils ont battu le record d'entrées de civelles* » ; « *dans le canal où c'est que je pêche, il y a beaucoup moins de poissons qu'avant* » [Entretien 27, Technicien scientifique – Tour du Valat].

Enfin, certaines espèces ont totalement disparu. C'est le cas de la crevette grise, les flets ou encore les brochets comme l'indiquent les deux pêcheurs interviewés et le technicien scientifique de la Tour du Valat. Ce garde ajoute d'ailleurs que pour les brochets ceux-ci « *n'ont plus de lieu de reproduction. Avant, tout était connecté au marais, donc ils se reproduisent dans*

*très peu d'eau, et il n'y a plus de connexion, tout est barré maintenant* » [Entretien 24, Garde RNNC - Capelière].

D'autres espèces envahissantes ont en revanche fait leur apparition au cœur de la réserve c'est par exemple le cas d'« *un petit crabe américain qui a eu une grosse croissance à un moment, et puis qui finalement s'est cassé la gueule plus ou moins en 2012 quand il y a eu un gel total du Vaccarès* » [Entretien 23, direction RNNC - Capelière]. Ce sont des plantes envahissantes et particulièrement la Jussie (ou *Ludwigia*) et les *Baccharis* qui préoccupent les gestionnaires. Des campagnes d'arrachage sont menées chaque année pour éviter leur expansion : « *on fait de plus en plus d'entretien des roubines pour la jussie. Et les arrachages avec les Baccharis... avec les chantiers pour les Baccharis* » [Entretien 24, garde RNNC - Capelière].

Comme observé dans l'étang de Berre, la disparition et/ou le faible stock de certaines espèces à valeurs commerciales dans les étangs de Camargue, a causé une délocalisation de nombreux pêcheurs qui sont allés en mer comme l'indique ce pêcheur de l'Est de l'étang :

*« Il y a 10 ans de ça. On a bien travaillé pendant trois ans et puis quand ça s'est cassé complètement, il est parti à la mer. Il est aux Saintes. Il a mis un bateau aux Saintes et je pense qu'il ne reviendra plus. C'est dommage parce que nous, on a gagné notre vie pendant quarante ans, même plus que bien, et voilà, du jour au lendemain, là on ne gagnait plus... Là, ça va que je suis à la retraite. Et encore (soupir) même à la retraite, je suis obligé de payer pour pouvoir vendre, je suis obligé de payer la pêche parce que c'est privé ».*

Il ajoute également que « *c'est dommage parce que c'est un étang qui ferait vivre au Vaccarès douze ou treize familles, et aux Saintes autant. C'est-à-dire ça ferait vivre 25 familles sans aller prendre des risques à la mer* » [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès].

Pour ce pêcheur aller travailler en mer augmente le facteur risque. En effet, contrairement aux lagunes qui sont protégées des aléas naturels (houles, vagues), la mer constitue un danger plus important pour ce pêcheur. De fait, face à l'imprévisibilité de la mer la vulnérabilité des pêcheurs est plus forte et le risque pris par les pêcheurs en mer sera plus grand.

Comme observé dans l'étang de Berre, les pêcheurs de l'étang du Vaccarès ont connu des fluctuations importantes de la ressource les ayant contraints à partir travailler en mer. Le

quotidien des pêcheurs artisanaux étant rythmé par des adaptations constantes (Deldrève 2015).

## 3.5. Discussion

### 3.5.1. Conditions hydrologiques de l'étang de Berre

L'étang de Berre montre des caractéristiques typiques d'une lagune méditerranéenne tempérée (Kim 1982, Cervetto 1995, Gaudy et al. 1995, Bianchi 2003, Brucet et al. 2009). Sauf pour la salinité qui est liée à la présence de deux rivières et de la centrale hydroélectrique de St-Chamas, créant une forte variabilité de ce paramètre. Cependant une nette évolution depuis 1978 et 2017 (Fig. 3-24) est observée. Entre 1986 et 1996 (Arfi 1991, Gaudy et al. 1995, Arfi 2018), aucune stratification haline n'est observée, ce qui n'est plus le cas à partir de 1994, le fond présentant des caractéristiques plus marines ( $S \sim 30$ ) alors que les eaux de surface reflètent les apports en eaux douces des rivières. L'amplitude entre les deux couches d'eau tend à diminuer depuis 2006 et la mise en place de la Directive européenne.

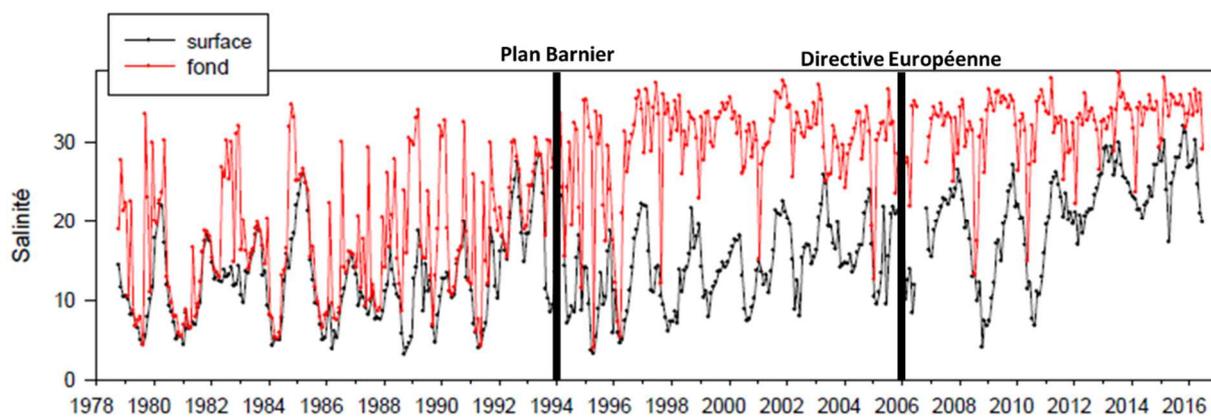


Figure 3-24. Evolution de la salinité mensuelle moyenne en surface et au fond à la station SA2 mesurée par le GIPREB. Graphique extrait de Arfi (2018).

La variabilité de la salinité de la lagune est directement liée au volume d'eau douce rejetée par la centrale hydroélectrique EDF (Fig. 3-25A). Depuis 2006 les volumes d'eau rejetée par la centrale hydroélectrique EDF sont  $> 100 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  en hiver contribuant à l'abaissement de la salinité de la lagune. La période estivale est caractérisée par de faibles débits ( $< 50 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ).

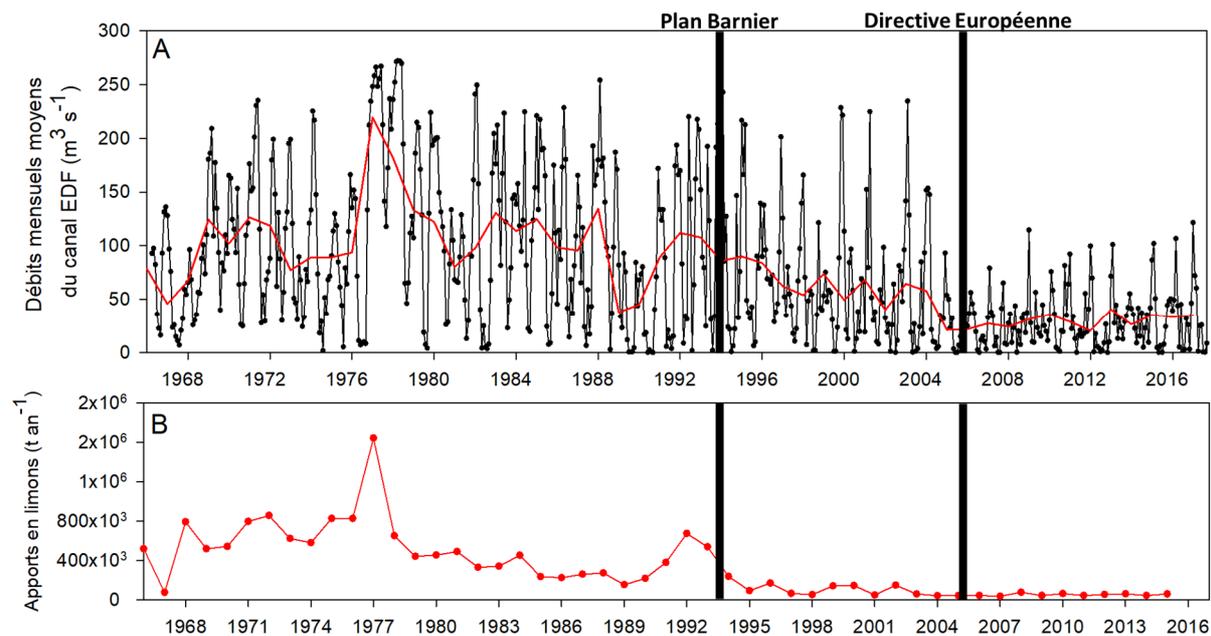


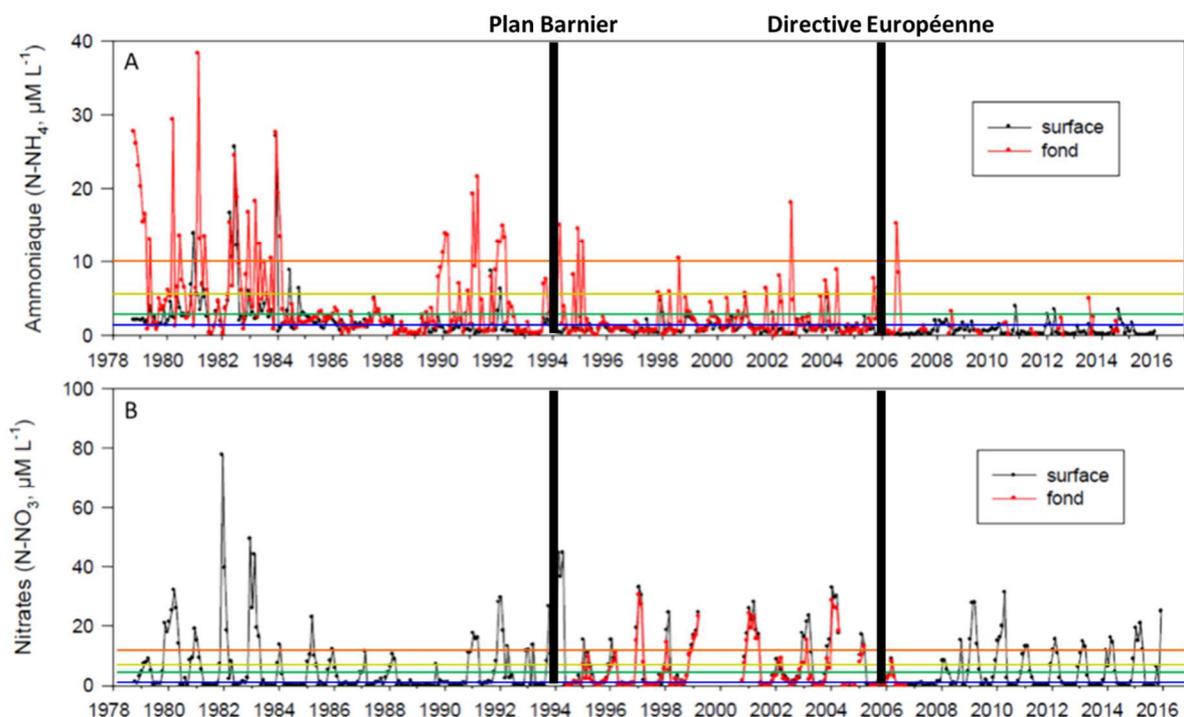
Figure 3-25. Evolution (A) du volume mensuel moyen ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ) d'eau rejetée par le canal *EDF* et (B) quantité annuelle moyenne de limons ( $\text{t an}^{-1}$ ) entre 1966 et 2017.

Les limons provenant de l'érosion des sols en amont le long de la Durance rejetés dans l'étang au niveau de la centrale hydroélectrique s'élevaient à  $518\,330 \text{ t an}^{-1}$  (Fig. 3-25B) lors de la mise en service de la centrale *EDF* en 1966 et ont un impact négatif sur le milieu, en augmentant la turbidité de l'eau et diminuant donc la pénétration de la lumière nécessaire à la croissance des organismes benthiques photosynthétiques sessiles (i.e. macrophytes). Le recouvrement du fond de l'étang par les limons a permis d'isoler d'un côté les produits chimiques déversés dans l'étang dans les années 1950 (Rigaud et al. 2011, 2012) mais aussi entraîne le recouvrement des espèces benthiques (moules, palourdes, zostères). Suite à la mise en place du Plan Barnier en 1994 et la création de bassins de sédimentation le long de la Durance (i.e. Cadarache), le seuil limite de rejets est établi à  $200\,000 \text{ t an}^{-1}$  soit 5 fois plus faible qu'en 1966 ( $102\,983 \pm 63\,485 \text{ t an}^{-1}$  entre 1994 et 2005). Depuis 2006, la quantité moyenne de limons a diminué de 50 % et est en moyenne de  $51\,448 \pm 12\,130 \text{ t an}^{-1}$  (Fig. 3-25B).

Ces éléments nutritifs comme l'ammonium, le nitrate et le phosphate provenant de différentes sources naturelles ou anthropiques jouent un rôle important sur la dynamique des écosystèmes marins. Les nitrates sont principalement révélateurs d'apports terrigènes provenant du lessivage des sols agricoles et des rejets industriels (urbains, stations

d'épuration). Ils jouent un rôle clé dans les processus d'eutrophisation puisqu'utilisés par le phytoplancton pour lors des processus de production nouvelle. De plus, les nitrates résultent des processus de nitrification par les bactéries. L'ammonium joue un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes puisque ce produit résulte des processus de reminéralisation de la matière organique par les hétérotrophes (GIPREB 2017, Arfi 2018). Ces deux produits azotés peuvent être considérés comme révélateurs d'eutrophisation (Baudrier et al. 2015).

Avant la mise en service de la centrale hydroélectrique *EDF* en 1966, les concentrations en nitrates étaient comprises entre  $7,7 \cdot 10^{-5} \mu\text{mol NO}_3^- \text{ L}^{-1}$  et  $1,3 \cdot 10^{-3} \mu\text{mol NO}_3^- \text{ L}^{-1}$  (Nisbet & Schachter 1961, Blanc et al. 1967). Même si les apports en sels nutritifs ont nettement diminué depuis la mise en place des politiques de réhabilitation (Fig. 3-26), il n'en reste pas moins que les variations des [nitrates] restent étroitement liées aux rejets de la centrale *EDF* variant de  $\sim 1$  à  $30 \mu\text{mol L}^{-1}$  en moyenne (Gouze et al. 2008, Raimbault et al. 2011, Arfi 2018) ; seuils correspondant à un état chimique **très bon** à **médiocre**.



Actuellement, les concentrations en ammonium sont comprises entre  $0,1 \mu\text{mol L}^{-1}$  –  $12 \mu\text{mol L}^{-1}$  (état chimique DCE **très bon** à **médiocre**) et restent encore très variables (GIPREB 2017, Arfi 2018) (Fig 3-26B). Dans les années 1990, les concentrations en phosphates étaient régulées (Arfi 2018). Toutefois, du fait d'un temps de résidence de  $\sim 50$  ans et d'un dépôt important de ce composé au fond de la lagune, les effets du contrôle des concentrations en phosphate ne montrent pas d'effet immédiat. La remise en suspension, lors d'épisodes de vents forts, des éléments azotés mais aussi des phosphates contribuent certainement au déclenchement de blooms phytoplanctoniques (Gouze et al. 2008, Zaghmouri et al. 2013).

Blanc et al. (1967) indiquent dans les années 1960 des concentrations en chlorophylle  $a$  comprises entre  $2,04 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$  et  $8,93 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ . Après 1966, le phytoplancton atteint des concentrations allant jusqu'à  $200 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$  (état écologique **médiocre**) dans les années 1990 (Gaudy et al. 1995, Gouze et al. 2008, Rimbault et al. 2011, Arfi 2018).

Entre 1994 et 2004, la concentration en chlorophylle  $a$  montre une plus forte variabilité avec des valeurs pouvant atteindre  $\sim 200 \mu\text{g L}^{-1}$  (état écologique DCE **médiocre**) (Fig. 3-27 ; Arfi 2018) tandis qu'après 2000, la concentration en chlorophylle  $a$  ne dépasse pas en moyenne  $30 \mu\text{g L}^{-1}$  (Gouze et al. 2008, Rimbault et al. 2011, Arfi 2018). A partir de 2007, l'état écologique oscille entre **moyen/bon** est atteint des valeurs  $\sim 7 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ . Toutefois il existe encore des efflorescences ponctuelles comme mesurées en novembre 2016 ( $37 \mu\text{g L}^{-1}$ ; état écologique **médiocre**). Il est important de signaler que la concentration en chlorophylle  $a$  en 2017 montraient les valeurs les plus faibles jamais mesurées depuis les 2000 ( $3,2 \pm 2,2 \mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$ ) (Gipreb 2017).

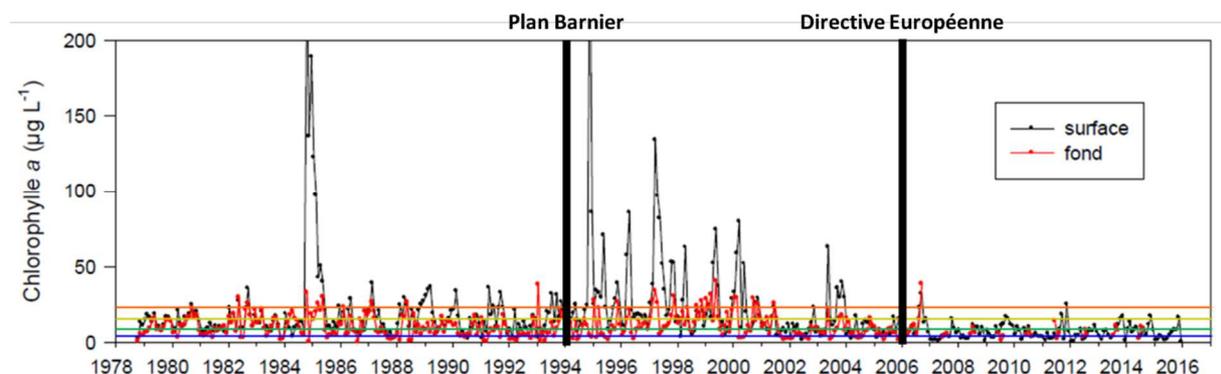


Figure 3-27. Série temporelle de la concentration en chlorophylle  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) mesurée à 1 m sous la surface (courbe **noire**) et à 1 m au-dessus du fond (courbe **rouge**) à la station 4 entre 1978 et 2016. Extrait de Arfi (2018). Ligne **orange** : DCE Médiocre ; Ligne **jaune** : DCE Moyen ; Ligne **verte** : DCE Bon ; Ligne **bleue** : DCE Très bon. DCE : Directive Cadre sur l'Eau.

La dynamique de l'oxygène dissous est caractéristique des lagunes peu profondes avec des périodes d'hypoxie prononcées en période estivale (Caumette & Baleux 1980). Au cours des efflorescences phytoplanctoniques, la matière surproduite qui n'est pas intégrée au réseau trophique (i.e. broutage) sédimente et s'accumule au fond de la lagune pour être dégradée et reminéralisée par les bactéries (Verity et al. 2006). De plus, l'augmentation estivale de la température va stratifier verticalement la colonne d'eau induisant une diminution des échanges d'oxygène entre les couches du fond et de la surface (Conley et al. 2009). De fait la combinaison de ces facteurs, les processus hétérotrophes consommateurs d'oxygène participent à la diminution de la concentration en oxygène. Ainsi, plus il y aura de matière à dégrader, plus la demande biologique en oxygène sera importante. La diminution des teneurs en oxygène peut être critique pour les organismes benthiques et tout particulièrement pour les organismes sessiles (Vaquer-Sunyer & Duarte 2008). Au cours de l'été 2018, du fait de forts épisodes orageux en région PACA, le détournement de la Durance vers Berre couplé aux débits en eau douce par les rivières ( $1,27 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  pour l'Arc) ont provoqué une forte stratification de la colonne d'eau et une eutrophisation importante, provoquant une crise hypoxique importante dans la lagune détruisant notamment près de 90 % du stock de palourdes (GIPREB com. pers.).

Les lagunes méditerranéennes françaises sont suivies depuis 2006 dans le cadre de la DCE (Fig. 3-28 ; Tab. 3-4) et sont toutes classées « **mauvais** » pour la chimie en lien avec leur forte urbanisation.

Les conditions physico-chimiques de l'étang de Berre sont actuellement considérées comme « **bonnes** » contrairement à l'étang du Vaccarès ou elles sont « **médiocres** », Berre présentant des conditions proches de celles de Biguglia et des étangs palavasiens Est, mais pas encore du niveau des étangs de Salses-Leucate, Bages-Sigean, Thau ou Diane (« **très bon** »). Cependant l'état biologique des étangs de Berre et du Vaccarès est seulement « **moyen** » et montre des niveaux d'eutrophisation encore élevés. Les efforts de réhabilitation visent également à une amélioration de la qualité des eaux de baignade. Dans le cadre du label national français de qualité environnementale exemplaire *Pavillon Bleu*, la qualité sanitaire de l'eau de l'étang de Berre montre des résultats « **bons** » (GIPREB 2017).

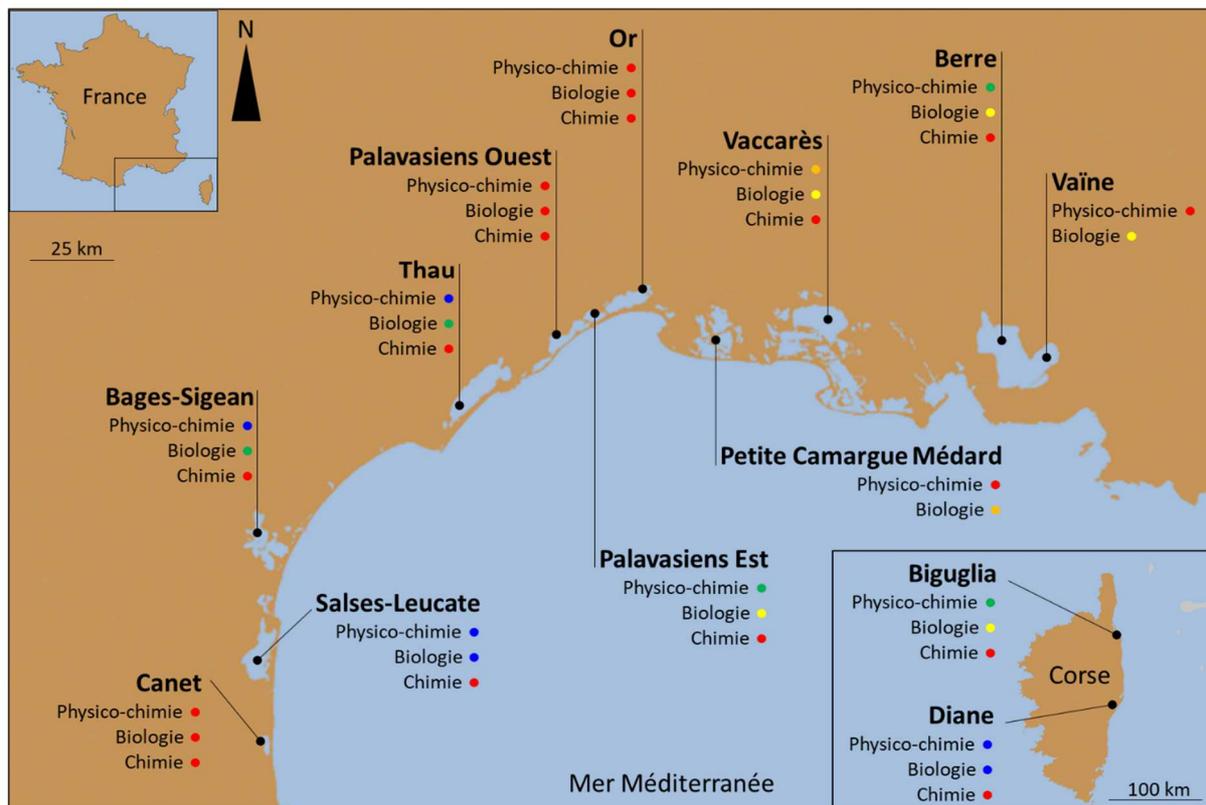


Figure 3-28. Etats physico-chimique, biologique et chimique des lagunes méditerranéennes établis dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) pour l'année 2015. Données extraites de Witkowski et al. (2017). ● : très bon, ● : bon, ● : moyen, ● : médiocre, ● : mauvais.

Malgré sa présence au cœur de la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)*, l'étang du Vaccarès montre un état écologique « **moyen** » et chimique « **médiocre** », moins bon que pour les étangs anthropisés de Thau et de Berre. Ainsi, un étang au cœur d'un des plus anciens espaces protégés de France serait, selon ces critères, en moins bon état écologique que des lagunes stigmatisées pour leur forte urbanisation, industrialisation et exploitation, tel que l'étang de Berre.

L'état écologique de l'étang de Berre montre des caractéristiques similaires à d'autres lagunes anthropisées de zone tempérée comme la baie de Chesapeake (USA) (Condon et al. 2009, Scully 2010, Prasad 2010) ou la lagune de Venise (Italie) (Bianchi et al. 2003, Erikson et al. 2003, Marcomini et al. 2000) (Tab. 3.4) ; ces deux lagunes étant également très anthropisées (industries, rejets urbains, eutrophisation).

Tableau 3-4. Comparaison des paramètres physico-chimiques et biologiques avec d'autres lagunes anthropisées et détermination de l'état chimique/écologique dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau.

Localisation	Pays	Température °C	Salinité	Chlorophylle <i>a</i> µg L <sup>-1</sup>	Ammonium µmol L <sup>-1</sup>	Nitrates µmol L <sup>-1</sup>	Oxygène µmol L <sup>-1</sup>	Références	Compartiment	
									Physico-chimique	Biologique
Lagune de Lesina	Italie	10 – 28	12 – 34	0,1 – 24	1 – 11	0,5 – 11	175,97 – 400,64	Roselli et al. (2009)	● Très bon	● Mauvais
Etang de Thau	France	6,6 – 23,4	37 – 39	0 – 39	0,49 – 1,89	0,79 – 1,07	194,74 – 286,27	Souchu et al. (1998) , Collos et al. (2009), Succhu et al. (2001)	● Très bon	● Bon
Lagune d'Amvrakikos	Grèce	11,2 – 28,3	11,6 – 28,9	1,8 – 20,9	–	0 – 10	187,58 – 343,89	Kormas et al. (2001)	● Très bon	● Moyen
Etang de Berre	France	3,1 – 26,8	3 – 29,2	0,19 – 37,14	0,05 – 11,55	0 – 28,21	181,19 – 385,61	Notre étude (2010-2017)	● Bon	● Moyen
Lagune de Bizerte	Tunisie	12 – 29	33 – 38	4 – 8,5	0,75 – 2,3	1 – 3,2	125,05 – 250,10	Bejaoui et al. (2010)	● Bon	● Moyen
Baie de Chesapeake	USA	5 – 26	17 – 21	4 – 24	0 – 10	10 – 35	0 – 250,10	Condon et al. (2009), Scully (2010), Prasad (2010)	● Bon	● Moyen
Lagune de Venise	Italie	5,6 – 25	3,8 – 29,2	2 – 18,2	3,27 – 35,25	1,22 – 7,90	260,45 – 392,46	Bianchi et al. (2003), Erikson et al. (2003), Marcomini et al. (2000)	● Bon	● Moyen
Etang du Vaccarès	France	3 – 29	12 – 25	1,46 – 7,39	50 – 20,95	20 – 270	187,57 – 500,20	Notre étude (2016-2017)	● Médiocre	● Moyen

En effet, les gammes de chlorophylla  $a$ , d'ammonium et de nitrates sont du même ordre dans l'étang de Berre que pour ces lagunes. Dans ces zones, l'état de la masse d'eau est « **bon** » mais est le niveau biologique « **moyen** ».

Un tel paradoxe s'inscrit dans la problématique relative au dualisme naturalité *versus* artificialité (Binimelis et al. 2006). Historiquement, la naturalité est définie comme l'absence de l'intervention humaine, ce qui soulève le paradoxe inhérent à la gestion anthropique d'espaces « *naturels* » protégés (Larrère et al. 2009, Laslaz et al. 2015) Par-delà leur statut et leur image, les étangs de Berre et du Vaccarès sont de longue date tous deux gérés par l'être humain. Depuis le début du 20<sup>ème</sup> siècle, la gestion du Vaccarès veut s'inscrire dans des objectifs de protection de ses écosystèmes, qui se trouvent résulter en partie d'une artificialisation du Delta. Dès ses débuts, cette gestion naturaliste de l'étang du Vaccarès a dû faire avec les enjeux économiques et politiques locaux d'une part, et d'autre part, n'a eu que peu ou pas de prise sur les pollutions produites en amont du delta. Malgré une volonté de préservation de cette zone humide, l'étang du Vaccarès est un réceptacle pour les eaux douces provenant des activités anthropiques limitrophes chargées en nutriments (i.e. agriculture irriguée, villes). Ces apports importants engendrent une eutrophisation des étangs de Camargue. L'état écologique de l'étang du Vaccarès donne à voir les limites du principe des réserves et des parcs naturels spatialement circonscrits. La notion de solidarité écologique tente aujourd'hui de corriger un tel effet pervers des politiques de protection de la nature. Elle n'en est cependant qu'au stade de la conceptualisation (Mathevet et al. 2010). Inversement, les écosystèmes de l'étang de Berre, au passé très anthropisé, sont actuellement gérés en vue d'une réhabilitation vers un bon état écologique, visant son retour à une certaine naturalité. L'industrialisation de l'étang de Berre a créé un impact direct sur l'environnement. Et pourtant, les impacts indirects de l'industrialisation des berges de l'étang de Berre (i.e. apports en nutriments, déchets, fumées d'usines, polluants) non gérables ont un avenir « *naturel* » dans la lagune. L'objectif des politiques de réhabilitation de la lagune de Berre visent depuis 1994 à atteindre un état écologique typique des lagunes marines méditerranéennes comme l'étang de Thau. Actuellement, l'état hydrologique de l'étang de Berre n'est pas encore suffisamment stable. Les conditions hydrologiques fluctuantes des lagunes conditionnent la composition et la dynamique du zooplancton.

Ces deux territoires donnent à voir l'obsolescence de l'opposition naturel/artificiel. En premier lieu, la naturalité est ici un référentiel sociotechnique défini par des experts et infléchi par des acteurs sociopolitiques et économiques. En second lieu, l'étang auquel l'image de naturalité est le plus associé, le Vaccarès, symbole international de nature sauvage protégée, n'est non seulement pas le moins anthropisé, mais plus encore, pas le moins pollué et ni le moins eutrophisé des deux lagunes étudiées. Ainsi comme le soulignent Larrère & Larrère (2011) : l'« *artificialisation de la nature correspond à la naturalisation de nos artifices* ».

### 3.5.2. Variabilité spatiale et saisonnière du zooplancton

Peu de données sont disponibles sur la composition de la communauté zooplanctonique de l'étang de Berre avant la mise en place de la centrale hydroélectrique (Blanc et al. 1967). Plus de 20 ans après la mise en service de la centrale hydroélectrique de St-Chamas en 1966, la communauté zooplanctonique était typique de milieux saumâtres instables (Brylinski 1981, Arfi 1991, David et al. 2005, Etilé et al. 2009). La communauté zooplanctonique était principalement dominée par deux espèces : le copépode *Acartia tonsa* et le rotifère *Brachionus plicatilis* (Cervetto 1995). Ces deux espèces ont été introduites par des activités anthropiques (eaux de ballasts) au début des années 1980 (Gaudy & Vinas 1985, Gaudy 1992).

*Acartia tonsa* est une espèce eurytherme ( $T = -1$  à  $32^{\circ}\text{C}$ ) et euryhaline ( $S = 1$  à  $72$ ) (Gonzalez 1974, Cervetto et al. 1999), ce qui lui a permis de bien s'adapter aux importants changements hydrologiques de l'étang. Cette espèce est aussi généralement considérée comme représentative de milieux fortement eutrophes et pollués (Biancalana et al. 2014).

Le rotifère *Brachionus plicatilis* est une espèce d'eau saumâtre présente dans le golfe du Mexique (Felder & Camp 2009), le long des côtes portugaises et espagnoles (Ramos 2010) et en Mer Noire.

D'autres espèces révélatrices de milieux perturbé/anthropisés comme *Oithona nana*, *Euterpina acutifrons*, et *Tisbe* sp. étaient aussi observées (Biancalana et al. 2014). Le cladocère *Pleopsis polyphemoides*, espèce néritique typique de méditerranée, est aussi présent. Le compartiment méroplanctonique (i.e. larves de bivalves, de gastéropodes, de

polychètes, de cirripèdes etc.) contribuait pour  $27 \pm 17$  % de la communauté zooplanctonique (Cervetto, 1995).

La mise en œuvre des politiques de réhabilitation initiée en 1994 a permis à la communauté zooplanctonique de se diversifier grâce notamment à l'entrée dans l'étang d'espèces marines côtières i.e. *Paracalanus* spp., *Centropages typicus*, chaetognathes et appendiculaires. Toutefois ces taxa sont surtout retrouvés en été lorsque la salinité est la plus élevée ( $S \sim 33$ ) comme observé dans la lagune de Venise (Bianchi et al. 2003). Le développement de la population de *Pleopis polyphemoides* au printemps/été est également lié à l'augmentation de la salinité, comme également identifié en Espagne (Brucet et al. 2009).

Les rotifères caractéristiques de milieux saumâtres *Notommata* sp. originaire de Belgique (De Ridder & Verheye 1981) et *Synchaeta* sp. (espèce introduite) typique d'eaux saumâtres eutrophes (Rougier et al. 2000, Negreiros et al. 2012) ont fait aussi leur apparition. *Synchaeta* sp. a été observé pour la première fois en 2015 et est principalement dominant en période hivernale (maximum mesuré :  $24\,270 \text{ ind m}^{-3}$  en février 2016, température =  $9,2 \text{ }^\circ\text{C}$ ) comme remarqué par Negreiros et al. (2012) au Sud du Brésil.

Malgré une diversification de la communauté zooplanctonique, cette dernière est toujours majoritairement dominée par le copépode *Acartia tonsa* qui témoigne du maintien d'une forte eutrophisation (Bianchi et al. 2003, Biancalana et al. 2014).

L'abondance totale en zooplancton est très variable et dépendante de la fluctuation des conditions hydrologiques de la lagune (i.e. nutriments, chlorophylle *a*) mais pas de la température ni de la salinité. Dans l'étang de Berre, les conditions printanières (principalement trophiques) seraient optimales pour le zooplancton ; l'abondance en zooplancton double de manière significative et la communauté est largement dominée par des stades copépodites d'*Acartia tonsa*. Cette structure de la communauté est retrouvée dans de nombreuses lagunes méditerranéennes eutrophes (Blanc et al. 1967, Ziadi et al. 2015).

Durant notre période d'étude, l'abondance globale en zooplancton montrait une forte variabilité dans l'étang de Berre ; dynamique majoritairement influencée par les caractéristiques hydrologiques de la lagune (i.e. nutriments, chlorophylle *a*). La variabilité saisonnière du zooplancton n'est en revanche pas dépendante de la température et de la salinité. Dans l'étang de Berre, les conditions trophiques printanières seraient optimales pour

le zooplancton ; l'abondance en zooplancton double de manière significative et la communauté est largement dominée par des stades copépodites d'*Acartia tonsa*. Cette structure de la communauté est retrouvée dans de nombreuses lagunes méditerranéennes eutrophes (Blanc et al. 1967, Ziadi et al. 2015).

Avant les efforts de réhabilitation de l'étang, l'abondance total en zooplancton est cinq fois plus faible (Cervetto 1995), alors que l'abondance en *Acartia* est tout à fait comparable (15 000 ind m<sup>-3</sup> à 76 000 ind m<sup>-3</sup>). Le succès de l'invasion d'*A. tonsa* réside dans son eurythermie et euryhalinité. Les données mesurées dans notre étude montrent une succession de générations (du nauplii à l'adulte) toute au long de l'année ont permis de montrer qu'*Acartia tonsa* se maintenait toute l'année. Contrairement à ce qui est observé chez *Oithona davisae* par Svetlichny et al. (2018) la température n'influe pas sur le temps de génération des copépodes. L'étude menée sur *Acartia tonsa* dans l'étang de Berre (Marchessaux 2015) avait effectivement montré un effet positif de la température sur les taux de pontes et d'éclosion. Dans la littérature, il a été également montré que le cycle de vie d'*A. tonsa* de l'œufs à l'adulte était conditionné par la température (Miller et al. 1977, Støttrup et al. 1986) et était de 13 jours à 20°C. Cela n'a pas été mesuré dans notre étude mais il serait intéressant d'identifier plus précisément les périodes de pontes d'*A. tonsa* et ses taux de croissance pour les comparer aux observations *in situ*. Nous pouvons quand même conclure que, en accord avec la littérature, l'eurythermie et l'euryhalinité permettent à *Acartia tonsa* de se maintenir toute l'année.

### 3.5.3. Fonctionnement actuel des deux socio-écosystèmes

#### 3.5.3.1. L'étang de Berre : changements écosystémiques

A partir de l'ensemble des données océanographiques et sociologiques, il est possible de décrire l'état actuel des socio-écosystèmes des étangs de Berre et du Vaccarès.

Sur 16 usagers de l'étang de Berre, 7 remarquent des changements par le nombre uniquement (2 pour une évolution par le type) tandis que 7 autres usagers indiquent une évolution par le type et par le nombre (Fig. 3-30). La disparition des espèces commerciales couplée à l'interdiction de pêche dans l'étang de Berre par le gouvernement en 1957 (Kiener & Longuemare 1969) a provoqué une désertion des pêcheurs en faveur de la pêche en haute

mer (thon). La pression de pêche sur les stocks de thons dans le Golfe du Lion était telle que l'Union Européenne est intervenue dans les années 1990 en instaurant des quotas, qui ont causé l'arrêt de l'activité de pêche pour un grand nombre de pêcheurs :

*« Avant on pêchait le thon en mer, jusqu'au Saintes marie de la Mer. On avait un gros bateau avec un équipage de 3 marins. Mais quand l'Europe a limité la pêche au thon à 2 tonnes/an, l'artisanat local de la pêche au thon a disparu pour laisser place aux gros thoniers » [Entretien 15, pêcheuse professionnelle - Sagnas].*

Les pêcheurs de l'étang de Berre qui s'étaient reconvertis à la pêche en mer sont alors revenus exercer leur activité dans l'étang. La pêche artisanale a fait face à de multiples difficultés. La dégradation de l'étang et ses conséquences sur la ressource piscicole du point de vue de sa qualité et de sa quantité est certainement la première de ces difficultés. Certains pêcheurs de l'étang de Berre ont cependant fait preuve de pugnacité pour ne pas abandonner ce secteur d'activité. Ils se sont notamment maintenus en adaptant constamment les techniques de pêche (Apkarian & Verges 1991). Cette capacité d'adaptation face à un environnement socio-naturel changeant est caractéristique de cette profession. En effet, la pêche professionnelle a toujours fait face à la variabilité de la ressource, à la mise en place de quotas de pêche, etc., qui ont obligé les pêcheurs à constamment s'adapter (Deldrève 2015).

Avant l'implantation des industries et de la centrale EDF, Germain (1917) indique une diversité d'espèces considérable : cnidaires, des oursins, des crabes, des crevettes, des moules, des gobies, des blennies, des crénilabre, des muges, des loups, des daurades, des anguilles mais aussi des surmulets et des soles. De plus, près de 343 tonnes de poissons étaient pêchés annuellement (Kiener & Longuemare 1969). Dans le cadre des efforts de réhabilitation, le nombre d'espèces de téléostéens a augmenté de 10 à 46 (GIPREB 2012) dont des espèces marines. Seize personnes se sont exprimées sur les évolutions des poissons par le nombre et/ou par le type (Fig. 3-29). Seuls deux personnes ont indiqué une évolution par le type tandis que sept personnes par le nombre et sept autres pour les deux catégories. La majorité des personnes ayant indiqué une évolution par le type uniquement ou une évolution par le type et le nombre sont principalement composées de pêcheurs ou de pratiquants

réguliers du plan d'eau (nautisme, chasse sous-marine). De fait ces personnes passant la majeure partie de leur temps sur le plan d'eau voient au quotidien les évolutions écologiques. Sur les deux personnes ayant indiqué une évolution uniquement par le type, une est représentante d'une association de protection de l'étang. Là cette personne présente une bonne connaissance des différentes espèces présentes dans la lagune sans pour autant en connaître la densité.

Les interviewés sont des témoins enthousiastes de la diversité des espèces présentes dans l'étang : « *des bars vous avez des loups, des muges, vous avez des dorades qui rentrent, vous avez des rougets aussi* » [Entretien 1, chasseur – Berre l'Etang], « *et des poissons qui reviennent, qu'on espérait plus, des sardines, des loups, des daurades [...] Un jour on a vu un jour une plie* » [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas]. Cette augmentation de la diversité des téléostéens est tout particulièrement bénéfique aux pêcheurs :

*« Il y a beaucoup plus d'espèces dans l'étang aujourd'hui. Il y a des espèces endémiques qui avaient disparu, je parle de la canadelle... et donc avant dans l'étang il y en avait énormément et puis avec la chute, ça a disparu, et ça fait trois ans que j'en prends au point de réussir à en faire des soupes »* [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

En revanche d'autres organismes ont connu un déclin important. Par exemple, ce pêcheur témoigne d'un déclin spectaculaire des populations de crabes : « *les crabes, on en faisait des centaines de kilos par filet. Et ça, c'est la vérité, je peux vous le dire. Des poubelles entières de crabes. Et du lundi au mardi, on n'en a plus pris* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. Malgré l'évolution de la diversité en téléostéens dans l'étang de Berre, la variabilité importante du nombre et du type de téléostéens demeure une contrainte pour les pêcheurs, qui, là encore, répondent par l'adaptation de leurs techniques : « *on a été obligé un peu d'améliorer certaines choses pour les filets, on a été obligé un peu de s'adapter par rapport aux poissons [...] on travaille beaucoup plus parce qu'il y a un manque de poisson quand même* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. La combinaison des fluctuations écologiques liés aux apports en eau douce et de la surpêche du passé ont tout particulièrement touchés certaines espèces. Ce pêcheur mentionne notamment les muges (ou mulets) qui étaient présentes en très forte abondance dans les années 1950 :

*« Les mulets c'est en voie de disparition, c'est un poisson que tout le monde disait, pfff le mulot le jour où il y en aura plus puis ben on voit que cette année j'en*

*ai pêché une tonne c'est le bout du monde. D'habitude j'avais 20 tonnes à terre donc le mulot c'est vraiment en voie de disparition* » [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres];

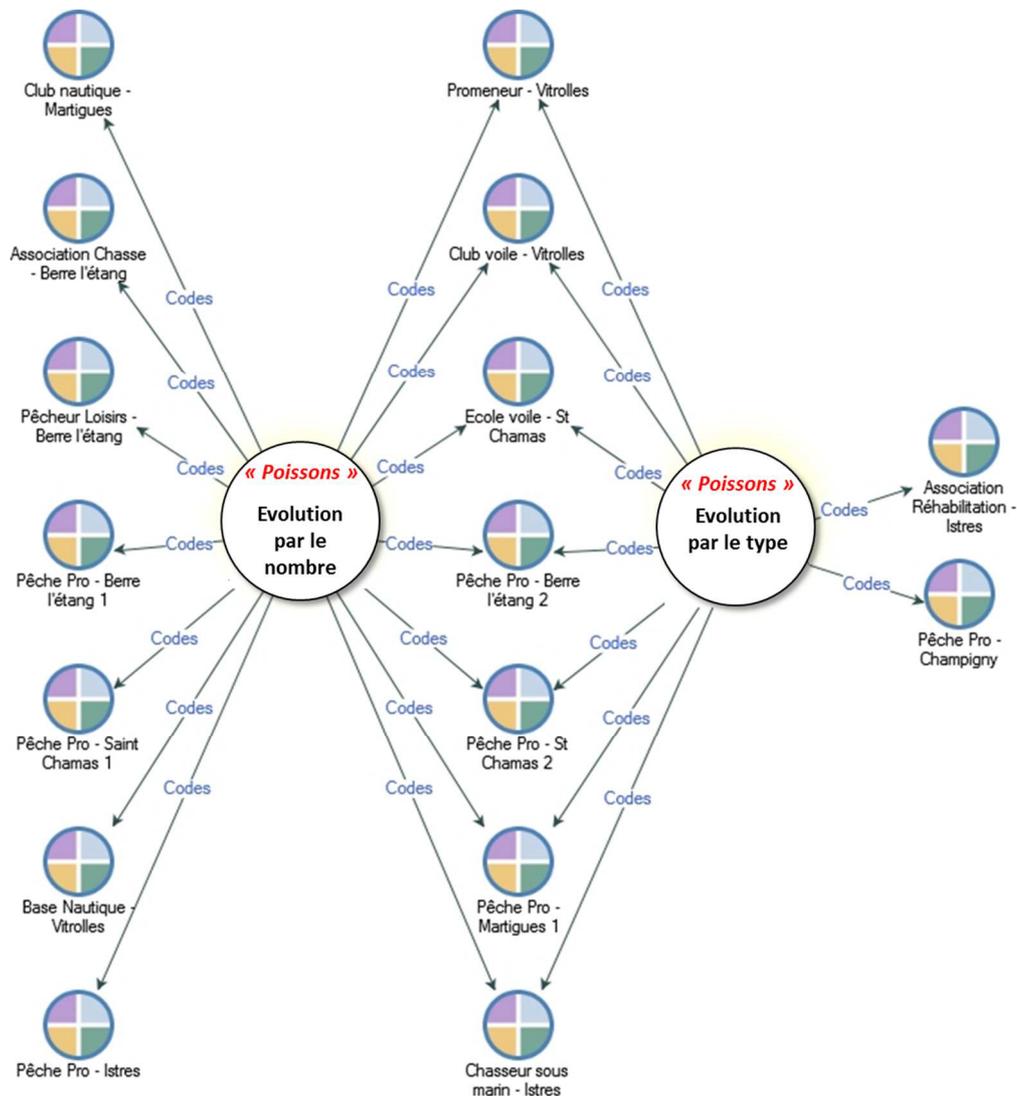


Figure 3-29. Mentions des thèmes « poissons – évolution par le nombre » et « poissons – évolution par le type » par les usagers interrogés : diagramme de comparaison (étang de Berre).

Certains pêcheurs parlent sans détour de leur possible contribution à la surpêche. Ce pêcheur de Berre l'Etang, par exemple, précise que la surpêche de certaines espèces à laquelle il a pu lui-même contribuer est due à la concomitance entre des facteurs écologiques, techniques et économiques :

*« C'est la surpêche aussi, hein. Parce que les muges, c'est beaucoup en groupe. Alors des fois, nous, enfin, à l'époque on faisait un peu les 500 kilos, des 400 kilos, ça allait vite, quoi. Des fois, quand ils arrivaient, là tu faisais des*

*cartons : 2 tonnes, 3 tonnes. Bon, ce n'est pas tellement bien payé mais bon, quand il n'y a rien... Mais bon, depuis quelques années, ça fait que ça, on ne les fait plus. Moi, je ne me rappelle plus, je ne les ai plus faits depuis 2006, j'avais arrêté de les faire, quoi* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

Concernant l'évolution des loisirs nautiques, les perspectives socio-économiques de la réhabilitation de la lagune de Berre annoncent une augmentation massive du tourisme d'ici 2040 grâce au potentiel d'attractivité des communes riveraines (Salles 2011). En effet, des politiques balnéaires volontaristes menées dans de nombreuses communes ont permis la réalisation d'aménagements (plages, bases nautiques) visant l'amélioration du cadre de vie des riverains, mais aussi l'augmentation de l'attractivité touristique. Ces mêmes travaux de prospective suggèrent que l'amélioration et la marinisation du milieu permettront une croissance de la pêche artisanale à travers l'installation de cultures conchylicoles (Salles 2011). Une étude est actuellement menée par Mathilde Mahe (GIPREB - MIO), notamment pour définir les quotas de pêche professionnelle à la palourde.

Les personnes rencontrées mentionnent aussi une évolution de la présence quantitative et qualitative de ce qu'ils appellent de façon générique les « algues ». Trois types « d'algues » sont identifiés par les usagers : les zostères, les ulves et le rhodophyte *Aglaothamnion tenuissimum*. La moitié des usagers sur le pourtour de l'étang de Berre a observé des évolutions sur les populations d'algues (Fig. 3-30) : 10 seulement par une évolution du nombre et 4 par une évolution du type et du nombre. Ces quatre derniers usagers sont pêcheurs et pratiquent l'étang quotidiennement ; ils voient donc l'évolution du type et de la densité en algues jour après jour.

Les herbiers à Zostères ont régressé suite aux fluctuations liés aux rejets d'eau douce (Bernard et al. 2007). Ces herbiers à Zostères sont encore actuellement dans un état critique comme l'observe ce chasseur :

*« Le problème des herbiers c'est qu'on a planté des herbiers sur la zone de St-Chamas, enfin vers la Roselière, vers aussi la petite Camargue, il y a un parc, et avec le vent du sud, ça se décolle et ça s'en va. On n'arrive pas à garder les zostères. C'est compliqué, l'étang de Berre c'est spécial. »* [Entretien 1, chasseur – Berre l'Etang].

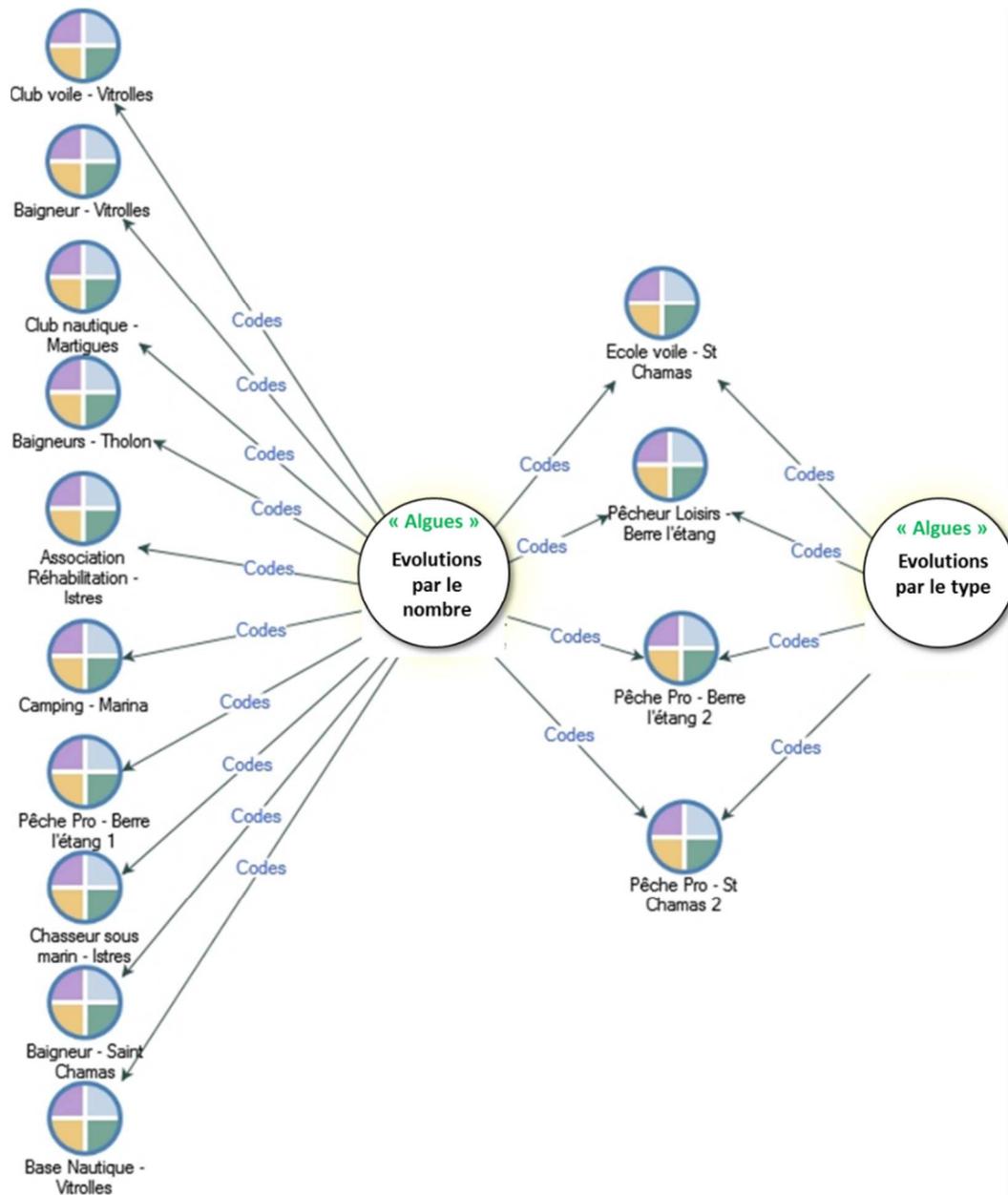


Figure 3-30. Mentions des thèmes « algues – évolutions par le nombre » et « algues – évolutions par le type » par les usagers interrogés : diagramme de comparaison (Etang de Berre).

Pour restaurer les herbiers à zostères, le *GIPREB* transplante des herbiers dans l'étang de Berre depuis 2011.

Depuis plusieurs années, la prolifération du chlorophyte *Ulva* spp. cause une gêne importante et un risque sanitaire élevé lors d'échouages sur les côtes (Riouall 1973, Allouche 2014). En effet, lors d'épisodes de vents importants, les ulves s'entassent sur les plages. Le processus de décomposition de ces ulves libère du disulfure d'hydrogène ( $H_2S$ ), gaz toxique

ayant un impact sur la santé publique. Ce processus est observé par les usagers rencontrés qui soulignent la gêne causée par les ulves :

*« Gênant en termes d'odeur et en termes de visuel, quoi. Ce n'est pas... ça, on essaie de nettoyer. Les villes nettoient au fur et à mesure avec des tracteurs, des... Elles essaient de faire bien, mais comme ça se fait en Bretagne. En Bretagne, ils ont ce problème-là » [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas].*

Une autre rhodophyte, *Aglaothamnion tenuissimum*, prolifère depuis une dizaine d'années dans l'étang de Berre (Astruch et al. 2017). Seulement deux pêcheurs professionnels (l'un de Berre l'Etang et l'autre de Saint-Chamas) disent être gênés par la prolifération de cette espèce :

*« Je ne vous parle pas des herbes qui se collent sur les filets, qu'on ne sait pas d'où ça vient, que ça dure trois jours, je ne vous parle pas de ça. On a une herbe rouge qui se colle sur les filets, les filets, deux jours, il faut les tirer [...] C'est des pompons rouges. Et quand ça pourrit, c'est pour ça que les eaux deviennent rouges comme ça » [Entretien 13, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].*

Un autre pêcheur de Saint-Chamas indique en observer beaucoup « *je me rappelle, dans la Poudrerie, ici, là, c'était à bloc* » [Entretien 19, pêcheur professionnel – Saint-Chamas].

Le faible effectif de pêcheurs ayant rapporté l'impact de ce rhodophyte s'expliquerait certainement par le fait que tous ne sont pas gênés ou que la présence de cette espèce est très localisée. Ces pêcheurs pratiquent leur activité sur de petits fonds, de fait il semblerait que cela soit impactant dans leur activité contrairement aux pêcheurs sur des fonds plus profonds.

### 3.5.3.2. L'étang du Vaccarès : évolutions du socio-écosystème

L'étang du Vaccarès est le plus grand étang de la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)* créée en 1927 et classée en 1975. La préservation de la biodiversité a permis de donner au statut de la Camargue en tant que haut lieu de biodiversité. Toutefois, malgré la gestion écologique de la zone, l'étang du Vaccarès est soumis à différents forçages anthropiques (espèces invasives, gestion de l'eau douce, pollution).

Comme indiqué dans l'introduction générale de ce manuscrit, la controverse liée à la gestion de l'eau est bien présente. La volonté de la *Commission Exécutive De l'Eau (CEDE)* est de maintenir un niveau d'eau saumâtre constant pour le maintien de la biodiversité. Cet objectif gestionnaire relève d'une norme sociotechnique, c'est-à-dire d'une hybridation entre considérations scientifiques, politiques, socioéconomiques et culturelles (Callon & Rip 1992). Or, ces hybridations sont traversées par des rapports de force dans lesquels le point de vue des acteurs économiquement, politiquement et/ou culturellement dominants tend à avoir plus de poids (Claeys & Jacqué 2012). En Camargue la gestion de l'eau fut longtemps le fait des grands propriétaires (agriculture latifundiaire et industrie salinière). Si elle s'inscrit aujourd'hui dans un processus décisionnel collégial, elle demeure marquée par cet héritage, donnant un poids historique aux grands propriétaires fonciers, très influents dans les instances décisionnelles locales (*CEDE, PNRC*), au détriment d'autres acteurs du territoire, tels que les pêcheurs (Picon 1987, Barthélémy 1999, Claeys Meckdade 2003, Dervieux 2005, Dervieux et al. 2006).

Les six personnes rencontrées en Camargue se sont exprimées au sujet de la gestion de l'eau et/ou de la salinité de l'étang (Fig. 3-31). Les deux pêcheurs rencontrés se sont exprimés sur la salinité du Vaccarès et ses évolutions résultant de décisions gestionnaires qu'ils semblent subir (Fig. 3-31). Tandis que les gestionnaires ne se sont exprimés uniquement sur la gestion de l'eau.

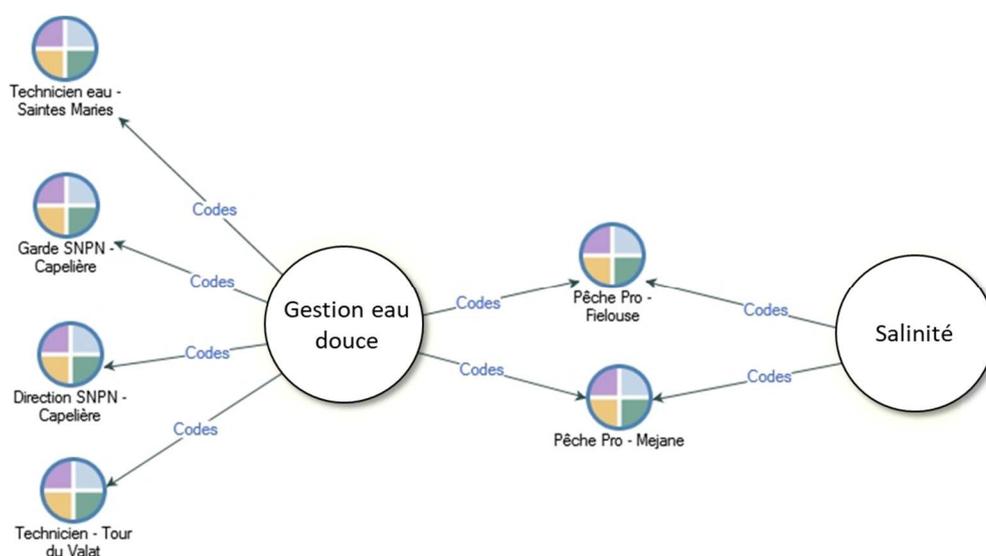


Figure 3-31. Mentions des thèmes « *gestion de l'eau douce* » et « *salinité* » par les usagers interrogés : diagramme de comparaison (étang du Vaccarès).

Cette dichotomie s'explique certainement par la volonté accrue des gestionnaires et naturaliste de conserver la biodiversité de la Camargue, cela résidant principalement par la gestion de l'eau et non par la salinité, même si cette dernière fluctue en fonction des décisions sur la gestion de l'eau. Pour les pêcheurs la salinité est d'autant plus importante qu'elle conditionne le type de prises qu'ils vont pouvoir capturer. Ce pêcheur [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès] explique avoir connu dans les années 1970 un étang d'eau douce :

*« J'ai connu que le Vaccarès était presque en eau douce. En 70, il était en eau douce. Après, il s'est salé en 80. Alors en 80, les années 80, 81, il s'est salé parce que pareil, il y a eu manque d'eau, ils ont ouvert la mer, ils ont fait rentrer l'eau de mer. Mais le temps que tout le monde s'en aperçoive, ils avaient salé l'étang. »*

Cet autre pêcheur du Vaccarès indique les seuils de salinité dans les années 1980 :

*« Parce qu'à une époque, il y avait toutes les eaux de ruissellement des marais, tout ça, qui venaient dans le Vaccarès. On tournait à peu près entre 12, et même certaines années 12, 14, 16. Après, à un moment donné, il y a eu des pics, on est descendu à 10. Après, ça, ils ont tenu à... à un moment donné, ils ont tenu le Vaccarès très, très bas. Donc du coup, toutes les eaux de pluie, quand ça arrivait, ça faisait beaucoup d'eau douce ». [Entretien 26, pêcheur professionnel – Ouest du Vaccarès].*

Bien que l'utilisation du « ils » ne soit pas spécifiée par ce pêcheur dans l'entretien, il semblerait que cela englobe les gestionnaires de la commission Eau puisque cela se rapporte au discours sur la gestion de l'eau.

La controverse liée à l'eau réside sur deux volontés opposées en fonction du type d'usage. Les pêcheurs professionnels désirent une fréquence d'ouverture à la mer plus importante permettant une entrée d'eau de mer plus régulière et donc de poissons. Les gestionnaires de la CEDE désirent, pour leur part, le maintien d'une eau saumâtre pour favoriser un type d'écosystème spécifique considéré comme particulièrement riche en biodiversité. Ce garde de la RNNC explique la situation :

*« Ben alors le Vaccarès, c'est le plus grand, en gros. Et comme c'est le système de toutes les lagunes, c'est... l'eau bascule, l'eau communique. Donc pour les poissons, c'est bien. C'est que s'il n'y avait pas les communications entre les étangs et la mer et tout ça, c'est ça aussi le but de creuser et de refaire aussi le coup à la Comtesse l'année prochaine. La Fourcade, ils ont*

*un plan à ouvrir les vannes, machin et tout pour pouvoir laisser rentrer des poissons et... ressortir et rentrer, d'ailleurs. [...] On veut quand même un échange. C'est pour ça, on a besoin d'eau douce aussi, des canaux. Mais on ne veut pas de l'eau pourrie en été. Parce que les rizières, ils commencent en avril, ils nous larguent de l'eau en grande quantité. Je crois, ça nous fait 20 ou 30 centimètres de couche sur le Vaccarès en plus. » [Entretien 24, Garde RNNC].*

En termes d'évolution de la gestion de l'eau, l'ensemble des acteurs rencontrés ne s'expriment pas sur une amélioration ou non de la gestion de l'eau.

La principale évolution observée dans l'étang du Vaccarès concerne les poissons. Seulement 4 usagers se sont exprimés sur ce point (Fig. 3-32). Les deux personnes ayant stipulé une évolution par le type et par le nombre sont le pêcheur de l'Est de l'étang et le technicien scientifique de la Tour du Valat. Il est intéressant de voir que ces deux personnes travaillent en lien avec les gestionnaires. Le pêcheur de l'Est de l'étang contribue régulièrement avec la RNNC pour des suivis de populations de poissons. Le technicien de la Tour du Valat lui a la charge de pêcher pour déterminer la diversité et l'évolution des stocks de poissons. De fait ces deux personnes sont plus renseignées sur ces aspects que les autres usagers comme la directrice de la RNNC qui ne voit des évolutions par le type (i.e. espèce) dans les données rapportées par les gardes notamment.

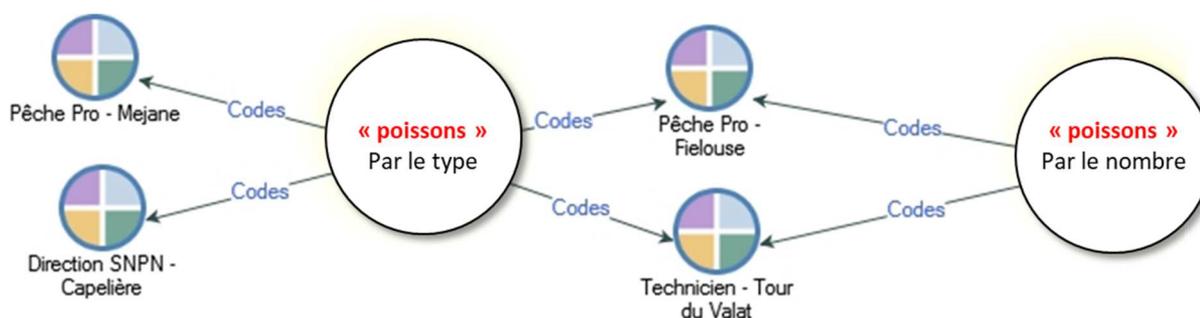


Figure 3-32. Mentions des thèmes « poissons – évolutions par le nombre » et « poissons – évolutions par le type » par les usagers interrogés : diagramme de comparaison (étang du Vaccarès).

Comme dans l'étang de Berre, la variabilité de l'environnement a causé la fluctuation par le nombre et par le type de poissons. Ce pêcheur indique : « *Mais j'ai tout connu. Beaucoup de sandres, beaucoup de carpes, beaucoup d'anguilles, beaucoup de crevettes,*

beaucoup de joëls. » [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès]. Ce technicien scientifique ajoute :

*« Après, maintenant aussi, tout ce qui est loups, daurades et soles, avant, les ouvertures étaient beaucoup plus importantes, donc ils venaient quand même régulièrement pour grossir, quoi. Maintenant, on n'en voit pratiquement plus, quoi. Les anguilles n'ont pas été dérangées. Il y en a... on ne peut pas dire qu'il y en a toujours autant, mais enfin, il y a une... cette année, ils ont battu le record d'entrées de civelles. Je pense que dans le canal où c'est que je pêche, il y a beaucoup moins de poissons qu'avant. Mais après, je ne connais pas les autres sites. » [Entretien 28, technicien scientifique].*

Les divergences entre les attentes des pêcheurs du Vaccarès et les décisions prises par la CEDE sont tout particulièrement révélatrices des effets sur la biodiversité des tensions paradoxales entre naturalité et artificialité. Plus de 200 kilomètres de digues le long des deux bras du Rhône et entre les étangs et la mer ont fait de la Camargue un polder artificiel (Picon 1978). La biodiversité remarquable des étangs centraux aux eaux saumâtres résulte historiquement de la rencontre conflictuelle entre deux politiques de gestion anthropique de l'eau opposant logiques agricoles et salinières (Picon 1978). Aujourd'hui, la recherche du maintien de cette biodiversité née d'aménagements et de gestions anthropiques est portée par les politiques de protection de la nature. Ainsi, au nom de la protection de la nature est perpétué une gestion anthropique maintenant artificiellement une salinité s'éloignant d'un état de naturalité par ses niveaux et sa relative stabilité. Inversement, en demandant plus d'entrée d'eau marine, les pêcheurs aspirent à des niveaux de salinité s'approchant davantage, dans certaines conditions météorologiques et saisonnières, d'un état de naturalité correspondant à un delta non artificiellement poldérisé. Ainsi, gestionnaires des espaces protégés et pêcheurs ont des attentes qui ne se basent pas sur même référentiel écologique. S'ils diffèrent dans leurs attentes en termes de niveau de salinité, ils tendent néanmoins à s'accorder sur l'idée que de trop fortes variations annuelles seraient défavorables à la recherche de biodiversité des uns et de ressource piscicole des autres. Cette tension paradoxale entre naturalité et biodiversité est aujourd'hui ravivée par les débats relatifs à la gestion des anciens terrains d'exploitation salinière de Salin-de-Giraud récemment confiés au conservatoire du littoral à la suite du déclin économique de cette activité industrielle.

### 3.5.3.3. Contexte actuel des deux socio-écosystèmes étudiés

Le socio-écosystème de l'étang de Berre est encore largement influencé par les apports en eau douce induit par la centrale hydroélectrique *EDF*. Le passé industriel de l'étang de Berre a eu des répercussions sur le fonctionnement de la lagune de Berre (i.e. eutrophisation, régression des herbiers à *Zostères*, diminution de la diversité, etc.). La destruction de l'habitat de nombreuses espèces autochtones (i.e. téléostéens), laisse place à des niches écologiques peu occupées pouvant être colonisées par des espèces invasives.

Les principaux acteurs touchés par ces changements écologiques sont sans nul doute les pêcheurs professionnels qui ont observé la diminution, voire la disparition de certaines espèces commerciales. La gestion de l'étang de Berre est fondée sur une volonté d'amélioration écologique en favorisant la marinisation de la lagune pour retrouver un état écologique fonctionnel. Cela semble porter ses fruits puisque des espèces à influences marines ont recolonisé l'étang (daurades, loups, sardines).

La gestion de l'eau est une problématique centrale, commune aux deux zones d'étude. Dans l'étang de Berre, il existe une dualité dans les prises de position vis-à-vis de l'eau douce. Certains enquêtés souhaitent l'arrêt complet de la centrale *EDF* :

*« Ben le problème c'est toujours le nerf de la guerre donc c'est l'argent. Donc si on pouvait dégager un volume financier pour justement déplacer l'arrivée d'eau douce dans son lit d'origine, ça serait que du mieux, avec un apport d'eau douce naturel comme l'époque. A mon avis ça rééquilibrerait. »* [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas] ;

*« Il suffit que par exemple, on a la centrale EDF, arrête de déverser, hop ça reprend le cours »* [Entretien 1, chasseur – Berre l'Etang].

D'autres interviewés ont des avis moins tranchés, voire hésitant concernant la centrale *EDF* : *« Je ne suis pas sûr que si on arrêterait la centrale EDF complètement et qu'on ouvrirait le canal du Rove, je ne suis pas sûr qu'il serait mieux, l'étang. Est-ce que vraiment il serait mieux, est-ce qu'il y aurait plus de vie ? »* [Entretien 9, chasseur sous-marin - Istres]. Certains pêcheurs ont aussi un avis partagé sur la gestion de l'eau douce dans l'étang de Berre considérant que le problème vient moins de l'eau douce en tant que telle que des limons qu'elle charrie :

*« En fait c'est pas trop l'eau douce, c'est ce limon qu'elle véhicule qui est un gros problème pour l'étang, après de l'eau douce c'est pas trop grave, mais bon sur le pourtour de l'étang de Berre, de l'eau douce il y en a déjà pas mal, on a la Touloubre, on a l'Arc, la Cadière, on a l'étang de l'Olivier qui se déverse dans l'étang. De l'eau douce partout sur l'étang il y en a pas mal déjà, plus la centrale ça fait beaucoup » [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres].*

En Camargue les désirs d'une gestion de l'eau de mer plus adaptée aux besoins de chaque usage (i.e. gestionnaire, pêche) est au cœur des débats. Le désir des pêcheurs est de privilégier les entrées d'eau de mer en ouvrant davantage les martellières. Ce pêcheur propose par exemple :

*« L'ouvrir, mais pas beaucoup ! Je vais vous dire, il y a des années que selon comme ça se passe le poisson, il y a des années qu'en ouvrant quinze jours par an, il y en aurait assez. Vous remplissez l'étang. Parce qu'il y a des jours que le... C'est bondé d'alevins devant les martellières, là, qui ne demanderaient qu'à ouvrir et à rentrer ! Mais voilà, ce n'est pas ouvert. Si la direction elle a décidé de ne pas ouvrir, on n'ouvre pas » [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès].*

Les socio-écosystèmes des étangs de Berre et du Vaccarès sont les héritiers de passés anthropisés (Fig. 3-33). Les activités humaines ont directement ou indirectement, volontairement ou non, modifié l'état, mais aussi le fonctionnement des socio-écosystèmes de ces lagunes. De fait, dans l'étang de Berre, la volonté de réhabilitation basée sur le lissage des rejets d'eau douce permet la marinisation des populations de téléostéens. A l'inverse, l'actuelle gestion des échanges d'eau en Camargue semblait jusqu'alors être en défaveur des populations de téléostéens qui, d'après les acteurs interrogés, montrent des stocks plus faibles.

En Camargue la problématique de la gestion de l'eau est la question prioritaire à aborder selon les acteurs rencontrés (Fig. 3-33B). La gestion de la digue à la mer par le Conservatoire du Littoral qui souhaite favoriser les échanges entre la mer méditerranée et les étangs de Camargue semble être une possibilité de marinisation plus importante pour les pêcheurs. En effet, depuis 2008, le projet mené par le Conservatoire du Littoral, la Société Nationale de la Protection de la Nature et la Tour du Valat, consiste à enlever les ouvrages d'irrigation des anciens salins de Girauds (stations de pompage, dispositifs d'endiguement) pour redonner un fonctionnement « *naturel* » au delta du Rhône. Une brèche a été creusée

entre les étangs, et laissant ainsi l'eau douce circuler librement en Camargue redonnant peu à peu la fonction de delta à la Camargue.

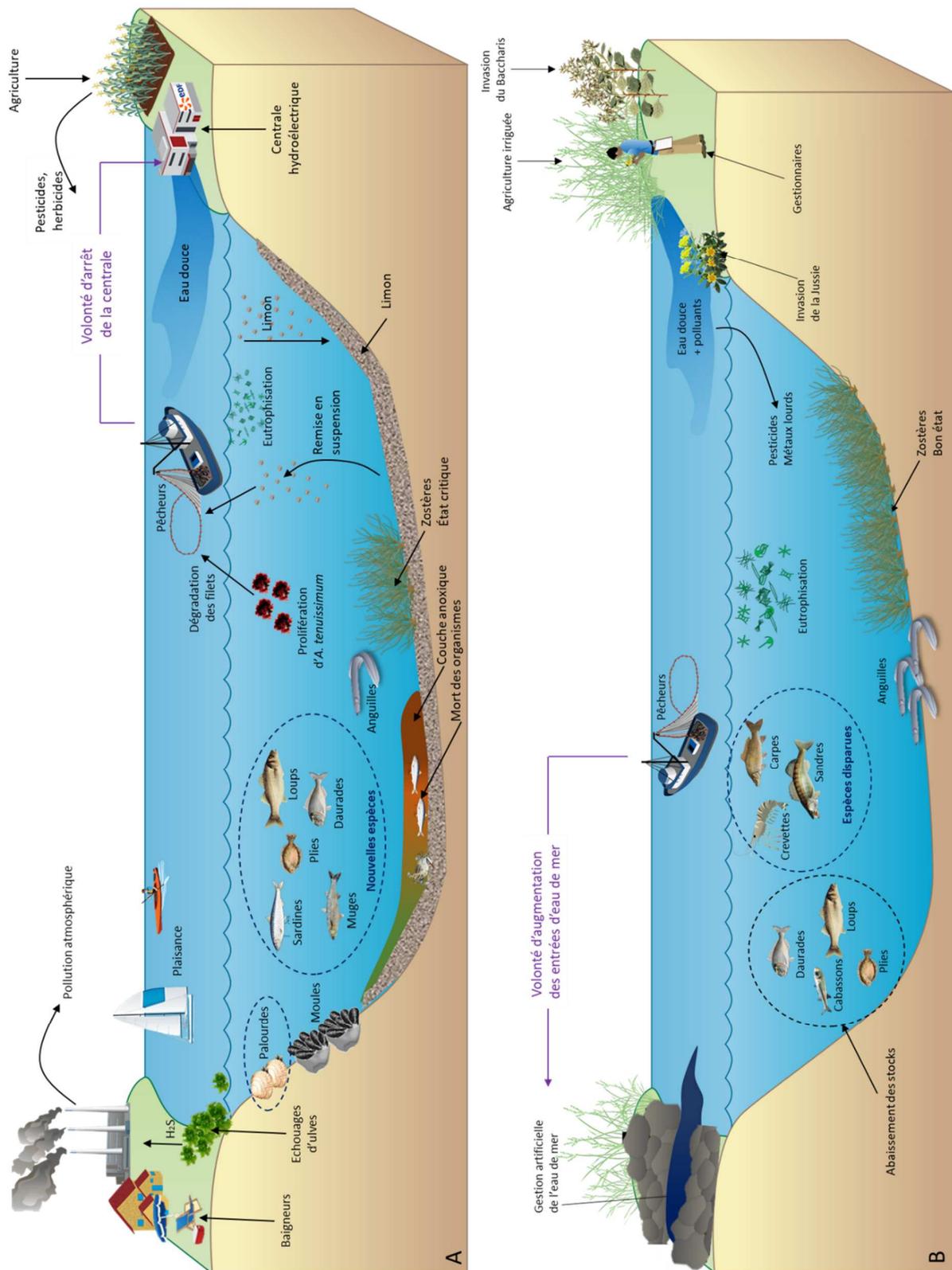


Figure 3-33. Représentation schématique du fonctionnement socio-écologique de (A) l'étang de Berre et (B) du Vaccarès.

### 3.6. Résumé du chapitre

Du fait d'un passé fortement anthropisé, l'étang de Berre présente un environnement variable (Fig. 3-34). Depuis les mises en œuvre de politiques de réhabilitation imposant notamment le lissage hebdomadaire des rejets d'eau douce au niveau de la centrale hydroélectrique *EDF*, l'environnement et les conditions hydrologiques de l'étang tendent d'après nos mesures et celles du *GIPREB* vers un meilleur état écologique :

- Variabilité de la salinité due aux apports en eau douce (précipitations, rivières et centrale *EDF*) avec des valeurs faibles en hiver ( $\sim 14$ ) et fortes salinités en été ( $\sim 35$ ),
- Eutrophisation de l'étang de Berre est encore présente, caractérisée par des concentrations en sels nutritifs et biomasse phytoplanctonique encore élevées. Une forte variabilité de la biomasse phytoplanctonique est encore observable avec des pics importants ( $\sim 40 \mu\text{g L}^{-1}$ ),
- Ecosystème variable et encore actuellement révélateur d'un écosystème fragile,
- Diminution par cinq de l'abondance en zooplancton depuis les années 1990 et une diversification et marinisation de la communauté zooplancton,
- Abondance en zooplancton est variable et ne présente pas de cycle saisonnier marqué. Toutefois une augmentation est observable entre l'hiver et l'été,
- Reprise du développement des zostères en zones côtières ([Gipreb 2017](#)),
- Contrôle limité du phytoplancton par le zooplancton omnivore,
- Contrôle « *bottom-up* » du fonctionnement de l'écosystème,
- Les activités humaines sont encore dépendantes de la variabilité de l'environnement de l'étang. La pêche fait face à la variabilité des stocks en espèces commerciales en adaptant les techniques notamment. Les loisirs nautiques se sont développés. En revanche, la présence d'Ulves en fortes densités crée une gêne à la baignade. Toutefois, il y a une volonté de développement touristique (aménagement des littoraux) et la qualité de l'eau est bonne selon les normes du *Pavillon Bleu*.

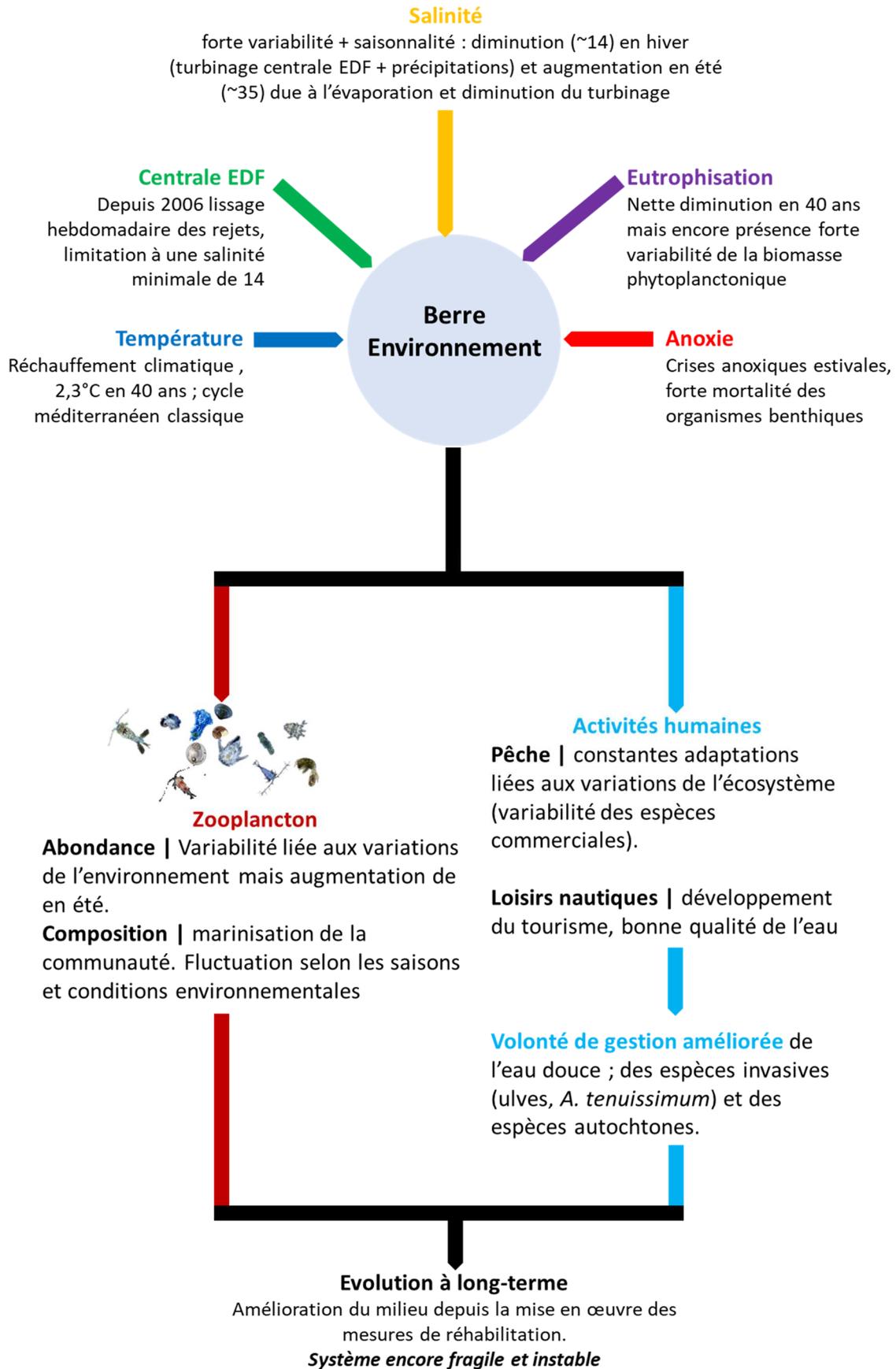


Figure 3-34. Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus au cours de notre étude sur l'évolution du socio-écosystème de l'étang de Berre.

La Camargue et tout particulièrement ses étangs, incarnent un paradoxe environnemental contemporain (Fig. 3-35). Ce polder artificiel, issu de plusieurs siècles d'aménagements est aujourd'hui un haut lieu de biodiversité et un symbole international de nature sauvage protégée attirant des visiteurs de toute l'Europe (près d'un million de visiteurs par an). Les paysages lagunaires et les espèces remarquables d'oiseaux appréciés par ces visiteurs résultent d'une gestion anthropique de l'eau faisant l'objet de perpétuelles négociations entre les acteurs économiques contemporains.

L'étang du Vaccarès montre :

- Une forte eutrophisation et une pollution, liées aux apports anthropiques.
- Ecosystème planctonique peu diversifié et fluctuant.
- Conflit pour la gestion de l'eau douce. Les pêcheurs montrent une volonté de salinisation de la lagune tandis que les gestionnaires veulent maintenir une eau saumâtre. Malgré son statut de réserve naturelle nationale, l'étang du Vaccarès est un système fragile et instable.

Par-delà leur statut et leur image, les étangs de Berre et du Vaccarès sont de longue date tous deux gérés par l'être humain. Depuis le début du XX<sup>ème</sup> siècle, la gestion du Vaccarès veut s'inscrire dans des objectifs de protection de ses écosystèmes, qui se trouvent résulter en partie d'une artificialisation du Delta. Malgré une volonté de préservation de cette zone humide, l'étang du Vaccarès est un réceptacle pour les eaux douces provenant des activités anthropiques limitrophes chargées en nutriments (i.e. agriculture irriguée, villes). Ces apports importants engendrent une eutrophisation des étangs de Camargue. L'état écologique de l'étang du Vaccarès donne à voir les limites du principe des réserves et des parcs naturels spatialement circonscrits.

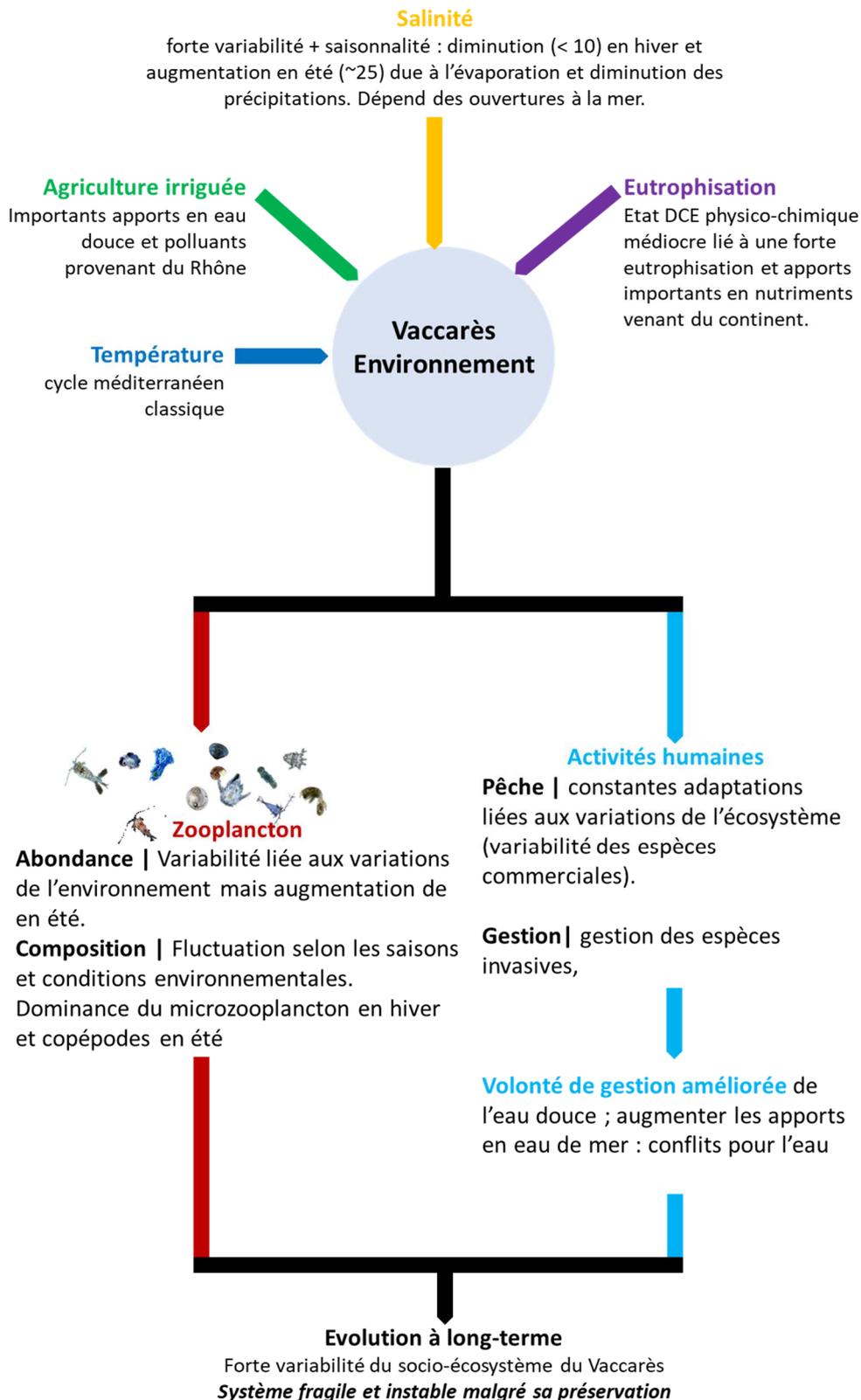


Figure 3-35. Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus au cours de notre étude sur l'évolution du socio-écosystème de l'étang du Vaccarès.

Inversement, les écosystèmes de l'étang de Berre, au passé très anthropisé, sont actuellement gérés en vue d'une réhabilitation vers un bon état écologique, visant son retour à une certaine naturalité. L'industrialisation de l'étang de Berre a créé un impact direct sur l'environnement. Et pourtant, les impacts indirects de l'industrialisation des berges de l'étang de Berre (i.e. apports en nutriments, déchets, fumées d'usines, polluants) non gérables ont un avenir « *naturel* » dans la lagune. L'objectif des politiques de réhabilitation de la lagune de Berre visent depuis 1994 à atteindre un état écologique typique des lagunes marines méditerranéennes comme l'étang de Thau. Actuellement, l'état hydrologique de l'étang de Berre n'est pas encore suffisamment stable et est très fluctuant. De fait malgré une volonté de gestion et préservation de la nature, l'humain ne peut maîtriser les aléas naturels.

L'apparition du cténaire invasif *Mnemiopsis leidyi* depuis 2005 illustre bien l'aléa naturel imprévu. Malgré une volonté de gestion appropriée des écosystèmes, l'arrivée de cet organisme, ses interactions et impacts éventuels sur le socio-écosystème seront analysées dans les deux chapitres suivants.



# Chapitre 4 | Dynamique de population des gélatineux de l'étang de Berre



4

Photographie de couverture | Forte prolifération de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre en juillet 2017 ©  
Guillaume Marchessaux.

## 4

## Dynamique de population des gélatineux de l'étang de Berre

### 4.1. Le zooplancton gélatineux

#### 4.1.1. Généralités

Le zooplancton gélatineux regroupe des organismes composés de 85 % à 98 % d'eau, appartenant à des taxa très différents, et ayant des formes et des caractéristiques morphologiques très variées. Ce groupe intègre aussi bien des cnidaires, des cténares, que des tuniciers pélagiques (salpes, doliolles, pyrosomes et appendiculaires), et des mollusques pélagiques.

Le réchauffement climatique peut favoriser le métabolisme (principalement la reproduction et la croissance) des organismes vivants, et tout particulièrement des gélatineux très souvent eurythermes et euryhalins (Prieto et al. 2010, Valladares et al. 2014, Pacifici et al. 2015, Seebacher et al. 2015, Urban 2015, Williams et al. 2015, Pecl et al. 2017). Purcell (2007a) a montré que l'augmentation de la température de 1°C permettait une augmentation de 24 % de la production d'éphyrules d'*Aurelia labiata*. L'ouverture du canal de Suez a permis l'invasion de deux espèces *Rhopilema nomadica* et *Cassiopea andromeda* présentes en Mer Rouge en Méditerranée (Galil et al. 1990).

Les téléostéens planctonophages comme les sardines, les anchois, sont des compétiteurs trophiques des cnidaires et des cténares et, la surpêche de ces poissons a provoqué l'établissement de très larges populations de ces gélatineux carnivores (Lynam et al. 2006). Dans le Nord du Benguela, sur la côte de Namibie la surpêche a engendré l'effondrement des stocks de sardines et a permis le développement de la méduse rayonnée (*Chrysaora hysoscella*) (Bakun et al. 2004, Bakun & Weeks 2006, Lynam et al. 2006). Cela est également le cas en Mer Noire, où la surpêche sur les anchois et les sardines a permis le développement du cténaire *Mnemiopsis leidyi* (Bright 1998, Gucu 2002).

Les proliférations de gélatineux actuellement observées sont en partie liées à des cycles naturels (Purcell et al. 2007b, Purcell 2012, van Walraven et al. 2014) qui sont accélérés et amplifiés par de très nombreuses activités anthropiques : changement climatique, surpêche, chalutage, artificialisation des côtes, modification des habitats, eutrophisation et transferts biologiques (Fig. 4-1) (Mills 2001, Richardson et al. 2008, Richardson et al. 2009, Condon et al. 2012, Purcell 2012, Prieto 2018, Stone et al. 2018). En réponse à ces pressions anthropiques, la structure des écosystèmes marins peut être fortement perturbée.

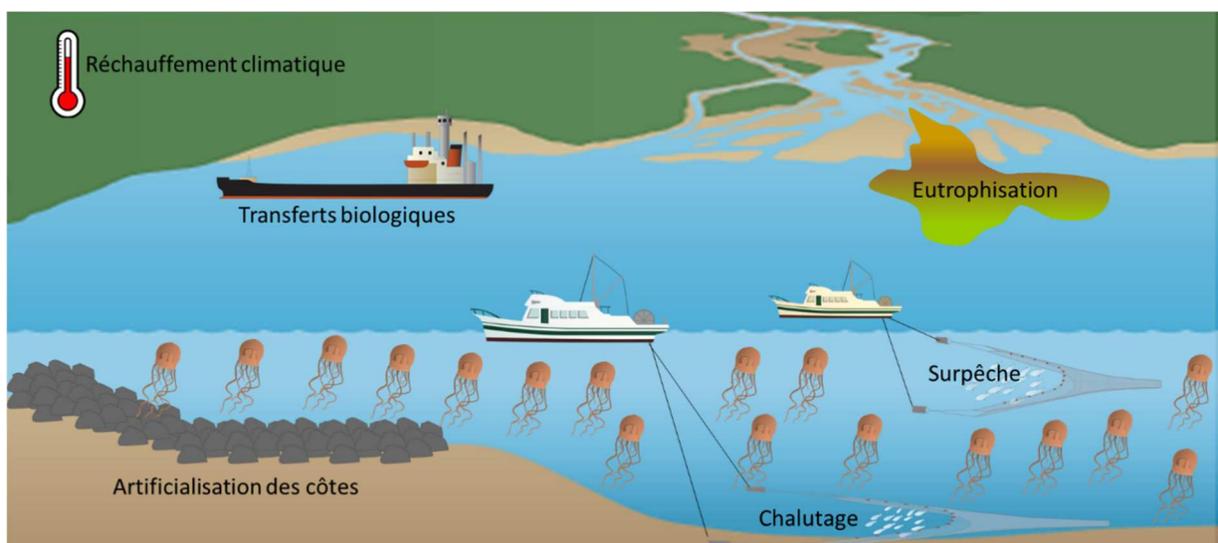


Figure 4-1. Les facteurs anthropiques favorisant la prolifération de gélatineux. Repris et modifié de Richardson et al. (2009).

Les milieux côtiers sont sujets à l'eutrophisation lorsqu'il y a des apports en excès de nutriments provenant du continent (Richardson et al. 2009). Ces fortes concentrations en éléments nutritifs favorisent les proliférations phytoplanctoniques où une forte mortalité des cellules est observée. L'apport important de matière organique à dégrader au fond soutient la boucle microbienne (Fig. 4-2). Cette reminéralisation de la matière organique par les bactéries est consommatrice d'oxygène. De fait, la combinaison de ce processus avec la stratification de la colonne d'eau (échanges limités voire absents entre le fond et la surface) provoque des épisodes importants d'hypoxie qui peuvent être critiques pour les espèces benthiques (Diaz & Rosenberg 2008). Les cnidaires/cténares sont capables de survivre et de

se reproduire en conditions anoxiques (Condon et al. 2011). La plasticité métabolique de ces organismes les rend donc plus compétitifs vis-à-vis des autres espèces (i.e. zooplancton crustacé, téléostéens, mollusques).

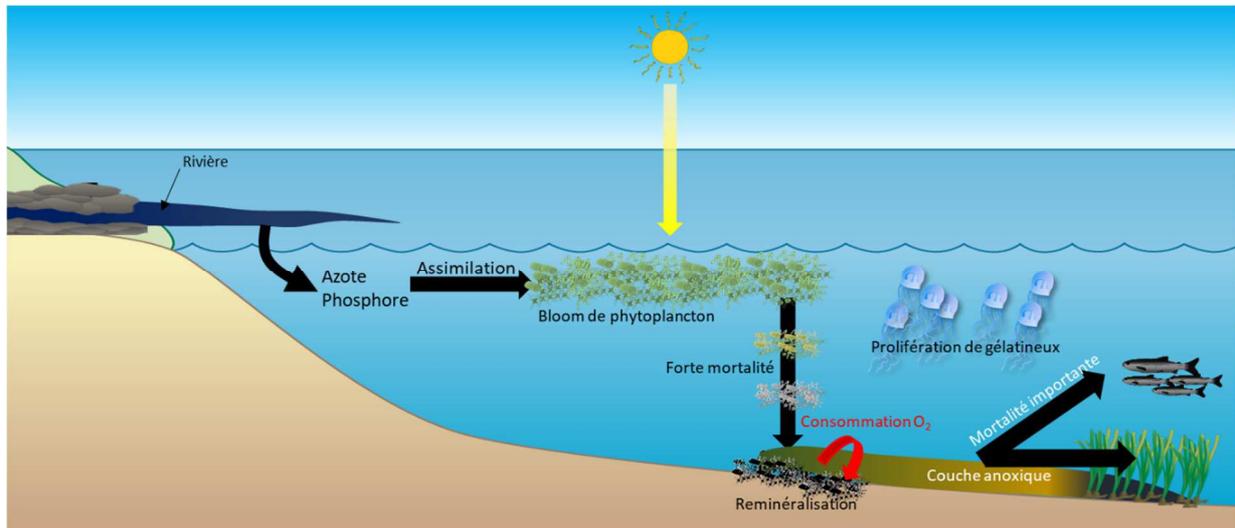


Figure 4-2. Schéma conceptuel du phénomène d'eutrophisation en zone côtière.

Enfin, les transferts et introductions d'espèces via le trafic maritime et l'aquaculture sont aussi des facteurs favorisant les proliférations de gélatineux carnivore (Graham & Bayha 2008). Un autre exemple de succès d'invasion biologique est celui du cnidaire *Phyllorhiza punctata* originaire du Pacifique Nord et introduite dans le golfe du Mexique (Graham & Bayha 2008, Graham et al. 2003) qui a eu un fort impact sur la pêche à la crevette (colmatage des filets) causant des pertes économiques considérables (Graham & Bayha 2008). Le couplage de la surpêche (Gucu 2002) et de l'introduction de *M. leidy* en Mer Noire a causé un effondrement des stocks de sardines et d'anchois ayant un impact socio-économique estimé à 350 M€ (Bright 1998).

L'association de plusieurs facteurs est certainement responsable de la prolifération des gélatineux carnivores (Mills 2001, Purcell et al. 2007a, Richardson et al. 2009, Gibbons et al. 2015) et varie d'un groupe taxonomique à l'autre.

#### 4.1.2. Les gélatineux et l'Homme : entre fascination et craintes

Le monde animal peut susciter chez l'être humain plusieurs types de sentiments dont « *la peur de la nature* » et « *la peur pour la nature* » (Claeys & Sirost 2010). La symbolique du pullulement biologique est associée au désordre provoqué par la Société humaine renvoyant parfois à un sentiment de peur ou de dégoût. Les méduses font partie dans l'étude de Davey et al. (1998) de la catégorie d'organismes « *dégoûtants* ». Dans le cas des méduses, la vue et le toucher sont les sens les plus sollicités, associés ou non l'un à l'autre. Il n'est pas rare qu'un baigneur indique s'être fait piquer sans avoir préalablement vu venir le danger. De fait, les méduses passent souvent inaperçues jusqu'au moment de la piqûre.

Ces cinq sens sont régis par une culture qui conditionne le « *champ de possibilité du visible et de l'invisible, du tactile et de l'intouchable, de l'olfactif et de l'inodore, de la saveur et de la fadeur, du pur et du souillé, etc.* » indique David Le Breton (2007). Ainsi, chaque culture conditionne le comportement sensoriel de l'humain.

Les interactions entre l'Homme et les gélatineux dépendent principalement du type ou de l'espèce de gélatineux. Le caractère urticant ou non de l'espèce est un facteur explicatif premier du rapport que les êtres humains peuvent avoir avec les gélatineux. Mais, il n'est pas le seul. Les opportunités de valorisation économique de certaines espèces influencent aussi le rapport entre les gélatineux et les êtres humains. Ces opportunités de valorisation économique sont conditionnées par des facteurs biologiques (espèces urticantes ou non, comestibles ou non, etc.), mais aussi par l'état des savoirs et des savoir-faire d'une société donnée (connaître et exploiter les propriétés de certaines espèces), ainsi que par des facteurs culturels rendant désirable, acceptable ou imperceptible le fait d'être en contact visuel, cutané, buccal et même interne avec des gélatineux et leurs dérivés.

Par exemple, dans les îles Palaus, les méduses ont fait l'objet d'activités touristiques comme le « *Jellyfish Lake* » où il est possible de nager au milieu de bancs de *Mastigias* sp., espèce non urticante (Fautin & Fitt 1991, Dawson & Hamner 2005). Dans certaines cultures, les gélatineux ont été valorisés comme ressource alimentaire : plus de 1 200 000 tonnes de méduses comestibles sont consommées par an dans le monde (Gibbons et al. 2015, Brotz & Pauly 2016). Les méduses sont aussi exploitées par l'industrie pharmaceutique pour leur collagène (Addad et al. 2011, Mianrun et al. 2017, Arslan et al. 2017, Pugliano et al. 2017)

utilisé dans les crèmes anti-rides notamment. Les cellules du cnidaire *Nemopilema nomurai* sont également utilisées dans la recherche médicale contre le cancer (Lee et al. 2017).

Inversement, la présence de gélatineux et plus précisément leur prolifération peuvent affecter les activités humaines. Le tourisme peut être fortement impacté lorsque les gélatineux sont urticants, pouvant amener à la fermeture de plages (De Donno et al. 2014, Ghermandi et al. 2015, Loureiro et al. 2017). La prolifération de *Rhopilema nomadica* en Israël a provoqué une perte économique liée au tourisme de 1,8 à 6,2 millions d'euros. Le colmatage des filets de pêche, la mutilation des prises sont les conséquences liées aux proliférations de gélatineux (Purcell et al. 2007b, Graham & Bayha 2008, Uye 2008, Dong et al. 2010, Brodeur et al. 2016). Pour compenser ces pertes, les pêcheurs sont contraints d'augmenter leur effort de pêche c'est-à-dire qu'augmenter le nombre de sorties, la durée de calage des filets. Au début des années 2000 au Japon, le secteur de la pêche commercial a essuyé une perte de près de 380 millions de dollars a été évaluée suite à la prolifération de *Nemopilema nomurai* (Uye 2008, Dong et al. 2015, Brotz & Pauly 2016). Au Mexique, la prolifération de la méduse *Phyllorhiza punctata* a engendré une perte de 10 millions de dollars pour la pêche (Graham et al. 2003).

Plus encore, les gélatineux peuvent être considérés comme des dangers provoquant l'émergence de risques industriels ou causer des morts humaines. Tel est le cas des risques de colmatage des circuits de refroidissement des centrales thermiques ou nucléaires (Purcell et al. 2007b, mais aussi de la présence de méduses très urticantes, voire mortelles dans des zones de baignades (Fenner & Williamson 1996, Purcell et al. 2001a, Richardson et al. 2009, Ghermandi et al. 2015, Loureiro et al. 2017).

L'engouement médiatique causé par les proliférations locales de méduses suscite une ambiguïté chez l'Homme sur le rôle que peuvent jouer les gélatineux dans l'environnement (McKenna & Main 2013). Vandendriessche et al. (2013) ont montré au niveau mondial que depuis le début du 21<sup>ème</sup> siècle, une augmentation significative du nombre d'articles de presse sur les méduses passant de 4 en 2000 à 27 en 2010. Dans les discours médiatiques, les méduses tendent à être considérées comme nuisibles, influençant peu ou prou le point de vue des lecteurs en la matière (Richardson et al. 2009, Condon et al. 2012).

## 4.2. La population de gélatineux dans l'étang de Berre

### 4.2.1. Le cténaire *Mnemiopsis leidyi*

*Mnemiopsis leidyi* appartient à l'ordre Lobata, à la famille Bolinopsidae et au genre *Mnemiopsis* qui ne regroupe que deux espèces (*M. leidyi* et *M. gardeni*). Chez *Mnemiopsis*, la larve cydippide tentaculée mesure entre 0,5 et 5 mm (Fig. 4-4) et durant son développement, deux lobes se développent (stade transitoire 0,5-1 cm). Le stade adulte (Fig. 4-3) est atteint lorsque les deux tentacules sont perdus. Les adultes peuvent mesurer jusqu'à 18 cm (Oliveira 2007).

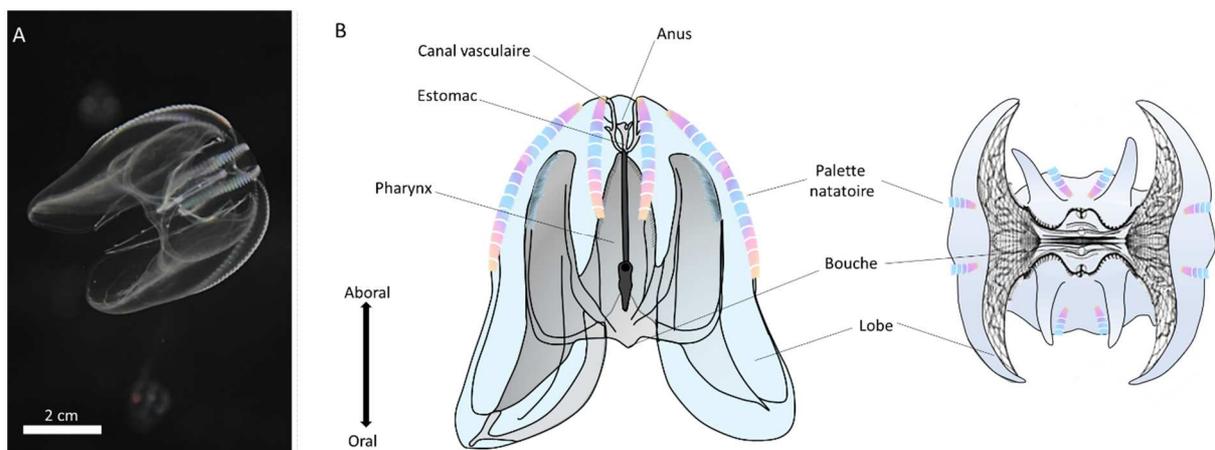


Figure 4-3. (A) Photographie et (B) schéma du cténaire *Mnemiopsis leidyi*. Repris et modifié de Shiganova (2000) et Ruppert et al. (2004).

La maturité sexuelle cependant est observée dès le stade transitoire (Martindale 1987). *M. leidyi* peut produire jusqu'à 10 000 œufs ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> (Kremer 1994, Jaspers et al. 2011a). Lehtiniemi et al. (2012) ont déterminé les optima thermique (18°C) et halin (15-20) pour la reproduction et la croissance chez cette espèce.

Le cycle de vie est complété en seulement 13 jours en conditions environnementales optimales (T = 15-30°C ; carbone disponible > 24 µgC L<sup>-1</sup>) (Baker & Reeve 1974, Kremer & Reeve 1989, Costello et al. 2012).

*Mnemiopsis leidyi* a la capacité de survivre en situation de jeûne, la durée de survie des cténaires dépendant principalement de leur masse, de leur condition physiologique et des conditions environnementales.

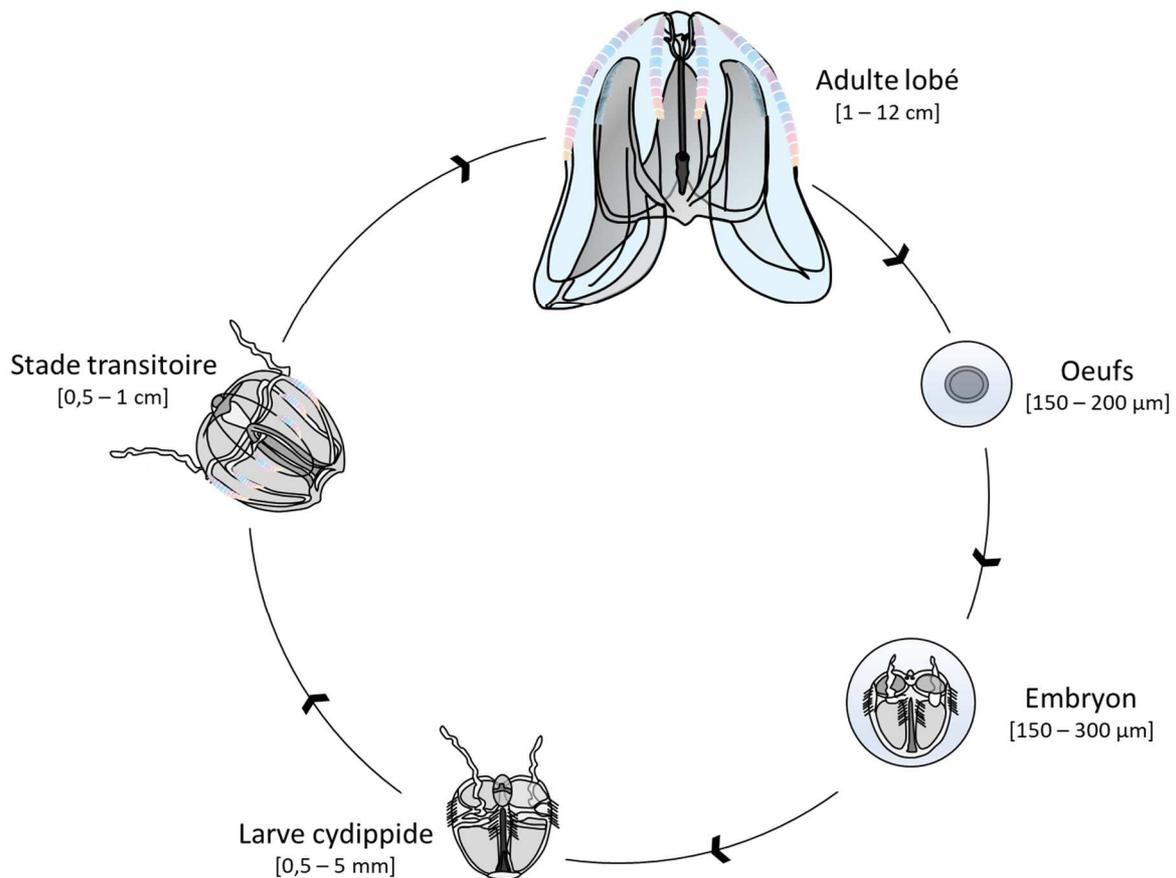


Figure 4-4. Schéma du cycle de vie de *Mnemiopsis leidyi*. Redessiné et modifié à partir de Rapoza et al. (2005).

*Mnemiopsis leidyi* présente des épisodes de proliférations importantes. Il peut s'adapter dans des environnements estuariens et lagunaires aux conditions changeantes (Purcell et al. 2001b, Siapatis et al. 2008). Régulièrement observé depuis 2005 dans l'étang de Berre, le cténaire *M. leidyi* montre une succession des stades de développement (larves cyddippides et transitoires, adultes) au cours des saisons (Delpy 2013, Delpy et al. 2016). La température joue un rôle positif sur le cycle de vie de *M. leidyi* où des larves cyddippides sont observées en hiver suivies de stades de transition en début de printemps et des formes adultes en périodes plus chaudes causant des épisodes de fortes proliférations.

#### 4.2.2. Les cnidaires de l'étang de Berre

Le genre *Aurelia* (Scyphozoaire, Semaestomeae, Ulmaridae) regroupe au moins 8 espèces (Scorrano et al. 2016) mais, l'espèce trouvée dans l'étang de Berre n'a pas fait partie

de cette étude. L'ombrelle de ce cnidaire peut mesurer jusqu'à 40 cm et contient quatre gonades (Fig. 4-5). La bordure de l'ombrelle est composée d'un millier de tentacules (Bouillon et al. 1993). Sous l'ombrelle, quatre bras buccaux plus ou moins développés sont directement reliés à l'orifice buccal.

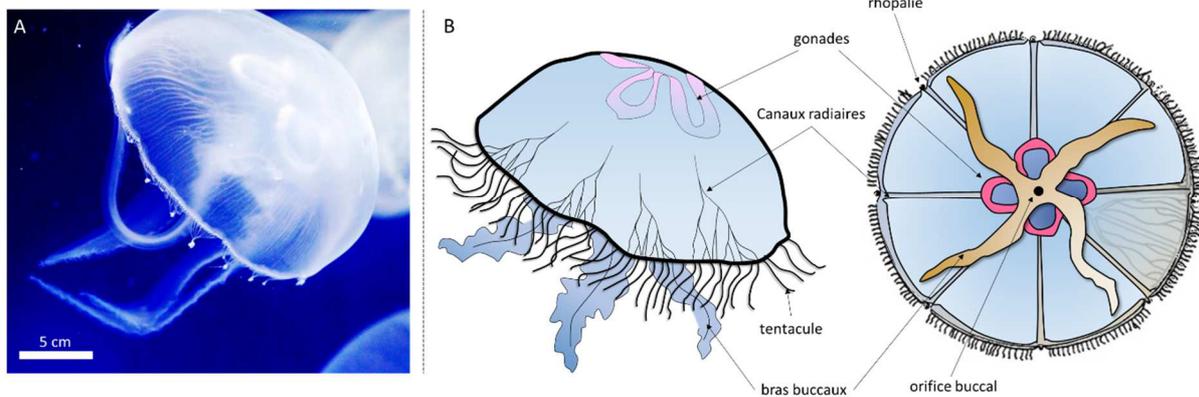


Figure 4-5. (A) Photographie et (B) schéma d'organisation d'*Aurelia* spp.. Redessiné et modifié à partir de Bouillon et al. (1993) et Gershwin (2017).

La reproduction des cnidaires est double, une reproduction sexuée des phases pélagiques et une reproduction par strobilation des polypes benthiques. Les gamètes mâles et femelles relâchés dans la colonne d'eau sont fécondés et forme une larve planula (Fig. 4-6) qui va sédimer et se fixer sur un support solide (rochers, coquillages). Le polype va alors de développer et bourgeonner (Fig. 4-6) par reproduction asexuée. De jeunes méduses seront alors produites par strobilation.

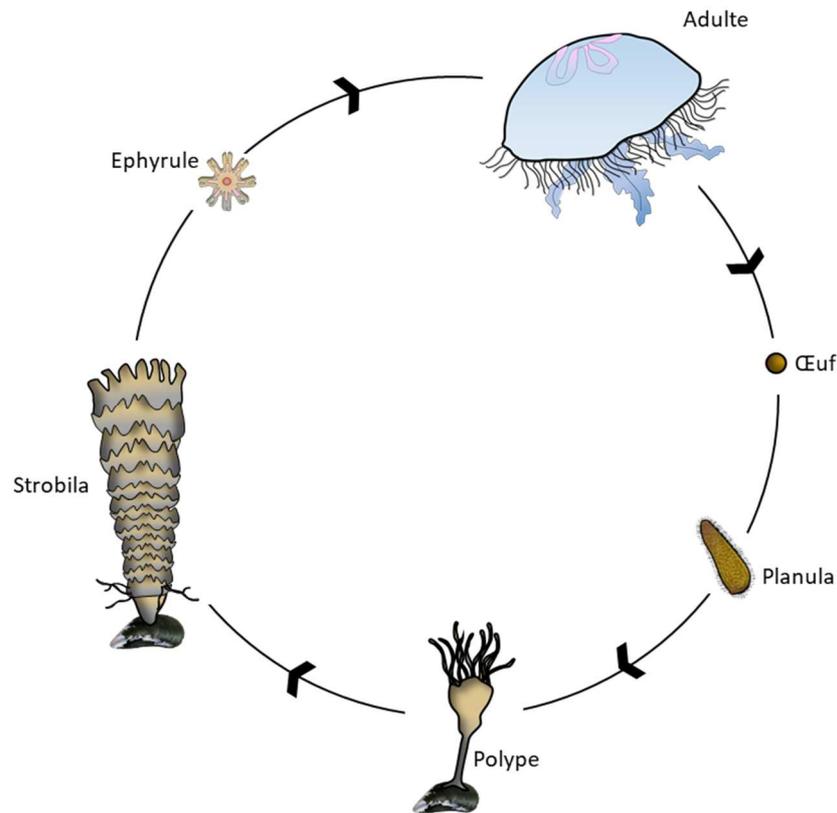


Figure 4-6. Schéma du cycle de vie d'*Aurelia* spp.. Redessiné à partir de Brusca & Brusca (2003).

*Gonionemus vertens* (Olindiidae, Limnomedusae, Hydrozoa) Agassiz 1862 est une hydroméduse qui vit dans les estuaires ou près des côtes dans leurs zones les plus salées et se fixe aux macrophytes grâce à des disques adhésifs situés au milieu des tentacules. L'ombrelle est transparente permettant de voir clairement les gonades de couleur jaune/orange localisées sur la quasi-longueur des quatre canaux radiaires (Fig. 4-7).

La taille d'un individu adulte peut varier entre 2,3 et 3 cm. Jusqu'à 80 tentacules sont répartis le long de la base de l'ombrelle. Cette hydroméduse ou « méduse rampante » peut être très urticante. Le stade adulte de *G. vertens* est généralement observé en été (juin à septembre) et la reproduction sexuée a lieu généralement au printemps/été dans son aire d'origine (17-18°C ; Bakker 1980). Après fécondation externe, la planula sédimente et se fixe sur les macrophytes (Fig. 4-8). Une femelle peut pondre jusqu'à 75 000 œufs par an (Bakker 1980). Une colonie de polypes se développe par bourgeonnement. Les éphyrules sont libérées par bourgeonnement à la fin du printemps/ début de l'été.

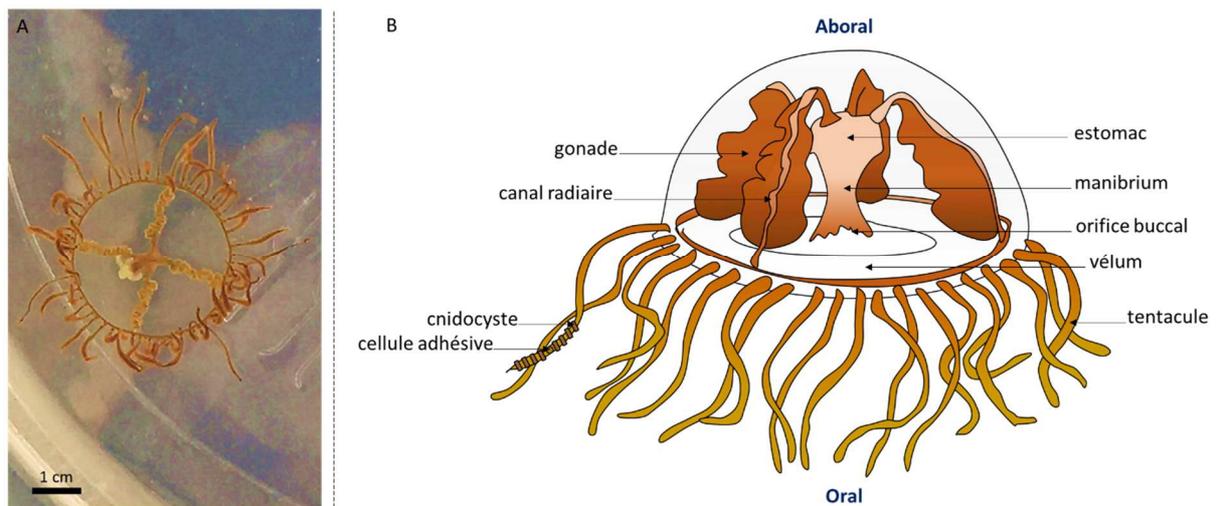


Figure 4-7. Photographie (A) et Schéma de l'organisation morphologique (B) de *Gonionemus vertens*.

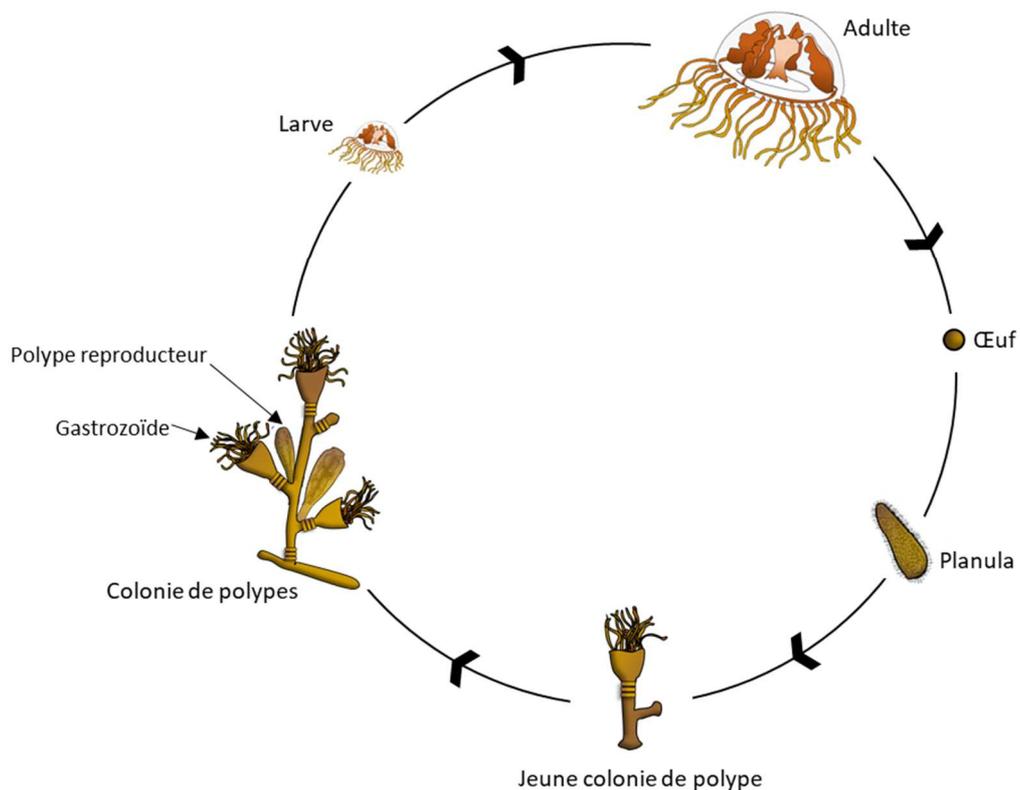


Figure 4-8. Cycle de vie de *Gonionemus vertens*. Redessiné à partir de Gershwin (2017).

Le vecteur d'introduction le plus probable est le transfert de coquillages (huitres, moules, palourdes) sur lesquels les polypes sont fixés. Native des côtes Pacifiques Nord

(Fofonoff et al. 2003, Gaynor et al. 2016). Des introductions de *Gonionemus vertens* sont observées sur la côte Est des Etats-Unis (Massachusetts et récemment dans le New Jersey, Paul Bologna com. pers.), sur les côtes Argentines mais aussi en Mer Baltique et en Atlantique Nord (Fofonoff et al. 2003 et les références incluses, Rodriguez et al. 2014, Gaynor et al. 2016, Govindarajan & Carman 2016, Govindarajan et al. 2017) (Fig. 4-9). *Gonionemus vertens* a été signalée une seule fois sur les côtes françaises (Sète et Villefranche-sur-Mer) dans les années 1950 mais aussi en Italie dans le golfe de Trieste (Picard 1951 & 1955, Edwards 1977, Bakker 1980). Cette espèce est observée dans l'étang de Berre depuis 2016 (Marchessaux et al. 2017).



Figure 4-9. Distribution de *Gonionemus vertens* dans le monde. Flèches vertes : zones d'origine ; flèches rouges : zones introduites. D'après Marchessaux et al. (2017).

### 4.3. Objectifs du chapitre

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que dans le contexte des politiques de réhabilitation (amélioration de la qualité de l'eau et diminution des rejets en eau douce) les échelons trophiques inférieurs (phytoplancton et zooplancton) étaient très variables et encore fragiles.

La présence du cténaire *Mnemiopsis leidyi* depuis au moins 2005 pourrait avoir un impact sur l'écosystème fragile de l'étang de Berre. *Mnemiopsis leidyi* pourrait être une

entrave aux politiques de réhabilitation de la lagune en exerçant une forte pression de prédation sur le zooplancton crustacé.

L'objectif principal de ce chapitre est de déterminer les facteurs environnementaux influençant la dynamique de population de *Mnemiopsis* et son impact éventuel sur les activités humaines :

- Objectif 1 |** Déterminer les facteurs environnementaux jouant sur la dynamique de population de *M. leidy*.
- Objectif 2 |** Définir la(les) zones refuge permettant à *M. leidy* de persister en conditions environnementales défavorables.
- Objectif 3 |** Déterminer la gêne potentielle de *M. leidy* sur les différents types d'usages de l'étang de Berre.

L'étude interdisciplinaire de la dynamique *in situ* de *Mnemiopsis leidy* dans l'étang de Berre permettra de mieux comprendre le fonctionnement de ce cténaire.

## 4.4. Résultats

### 4.4.1. Dynamique de la population de *Mnemiopsis leidy*

*Mnemiopsis leidy* a été identifié pour la première fois lors d'un bloom très important en septembre 2005 (Delphine Thibault, com. Pers.) dans l'étang de Berre ; ces observations survenant 5 ans après les premières observations des pêcheurs : « *au début, en 2000* » [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas] ; [Entretien 7, Moniteur de voile - Vitrolles ; Entretien 6, baigneur - Martigues]. Un des pêcheurs revient ainsi sur la première observation de *Mnemiopsis leidy* dans l'étang de Berre :

« *Au mois de mai, juin, juillet, je crois que c'était. C'était au large de la chute [nom donné à la centrale EDF]. Je me souviendrai toujours. J'arrivais sur le filet, j'ai dit « c'est quoi, ce machin ? » Et il y en avait... mais ça n'a duré qu'un mois ou deux.* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

Celui-ci rajoute qu'il pensait au début à une pollution de l'eau :

« Alors on a dit bon, il y a une pollution [...] je vous dis, on pensait que c'était du silicone [...] On mettait les mains dedans, je vous dis, ça ne vous mouillait pas les mains. C'était bizarre comme truc. Donc on s'est dit il a dû y avoir une très grosse pollution, ils ont fait canard et ma foi, ils ont dû ouvrir à la Mède ou va savoir où. Et puis pollution, j'aurais préféré, hein. » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

Ce pêcheur aurait préféré une pollution de la lagune plutôt que l'introduction d'une nouvelle espèce comme *Mnemiopsis*. Le métier de pêcheur est un métier sans cesse exposé à la variabilité de l'environnement et de la ressource. La présence du cténaire crée ainsi un nouveau problème pour ce corps de métier qui a pourtant la culture de « *faire avec* » les problèmes qui peuvent arriver (Deldrèvre 2015). Les pêcheurs professionnels de la lagune ont connu des épisodes de pollution importante causant l'interdiction de la pêche et de la commercialisation des poissons en 1957. Ces entraves à leur travail et le manque à gagner reste encore frais dans leurs mémoires, une nouvelle interférence dans leur travail quotidien est redoutée. L'expérience de ce pêcheur montre qu'une pollution représente ponctuellement une gêne. L'aspect gérable et presque « *rassurant* » d'une pollution se caractérise par le fait qu'il existe des solutions techniques pour palier aux pollutions. La prolifération de *Mnemiopsis* a un caractère ingérable. Les pêcheurs professionnels qui ne savent pas à quoi s'attendre se questionnent sur la présence de ce cténaire qui perdure et qui les oblige une fois de plus à s'adapter.

L'origine des cténaires reste incertaine pour la majorité des usagers. Certains pensent que c'est une espèce venue de la mer :

« on m'a toujours dit que ça venait de la mer. Qu'elles remontaient. » [Entretien 6, baigneur - Martigues] ; « je ne connais pas vraiment l'origine de ces méduses. Mais bon je sais que si ça rentre ça doit rentrer par le canal de Martigues, de la Méditerranée par le golfe de Fos, et elles doivent rentrer avec le courant » [Entretien 1, chasseur – Berre l'Etang].

D'autres expliquent que ce sont les eaux de ballasts des navires de commerce qui ont introduits *M. leidy* dans l'étang de Berre :

« Je crois qu'elle venait de Californie c'est ça ? C'est les bateaux qui en déballastant ont introduit l'espèce » [Entretien 13, pêcheur professionnel – Berre l'Etang] ; « donc le problème c'est que, nous en France ou en Méditerranée, les

*bateaux ils chargent, ils prennent des ballasts dans le monde entier* » [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres].

Depuis le début du suivi de *Mnemiopsis* mené par le laboratoire, une forte variabilité temporelle est observée, mais sans saisonnalité apparente (Fig. 4-10). Toutefois les abondances les plus élevées sont observées en été : septembre 2010 (20 ind m<sup>-3</sup>), Juillet 2011 (11 ind m<sup>-3</sup>) et Juillet 2017 (44 ind m<sup>-3</sup>). Au cours des entretiens sociologiques certains usagers indiquent observer plus fréquemment les cténaires ces deux dernières années (2016-2017). En revanche, les données du suivi n'indiquent pas d'augmentation significative de l'abondance en 2016 et 2017. Cette différence entre les mesures en océanographie et en sociologie réside dans deux hypothèses : les interviewés connaîtraient bien *Mnemiopsis* qui est plus facilement observable pour eux ou ces mêmes interviewés fréquentent l'étang sur une plus large aire spatiale augmentant la probabilité de voir des cténaires. Ces points seront abordés dans ce chapitre.

Plusieurs périodes d'absence de cténaires dans les échantillons sont observées comme aux printemps 2012 (mars, avril, mai) et 2013 (de février à juillet) et durant les étés (juin, juillet) 2013, 2014 et 2016.

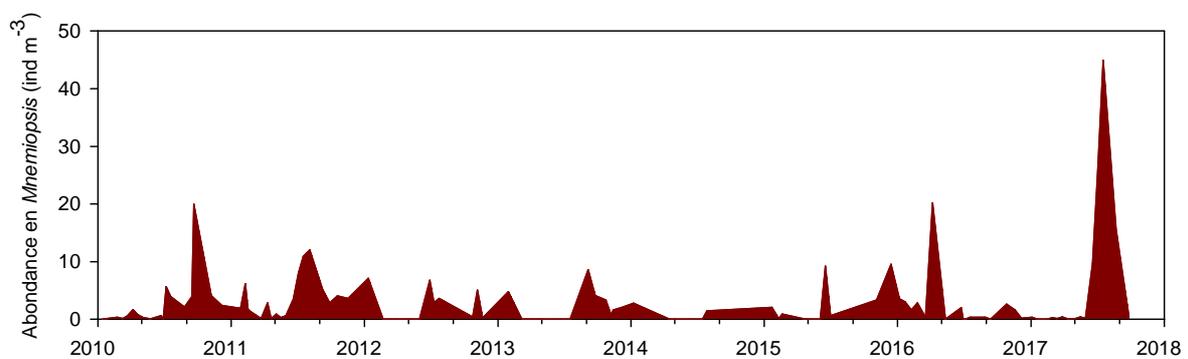


Figure 4-10. Evolution de l'abondance (ind m<sup>-3</sup>) en *Mnemiopsis leidy* pour la station SA2 entre 2010 et 2017.

Ne réalisant qu'un seul trait de filet par échantillonnage, il est cependant intéressant de connaître les variations à courte échelle de temps dans la distribution de cet organisme (Fig. 4-11). Celui-ci pouvant être lié à des variabilités dans les paramètres physico-chimiques tels que la densité des masses d'eau, la turbulence et/ou la turbidité mais aussi au comportement de l'organisme face à ces paramètres (Wiebe & Holland 1968). Les

abondances mesurées à haute fréquence montrent de fortes variations (entre 1 à 9 ind m<sup>-3</sup> ; Fig. 4-11) sur une période de 24 heures.

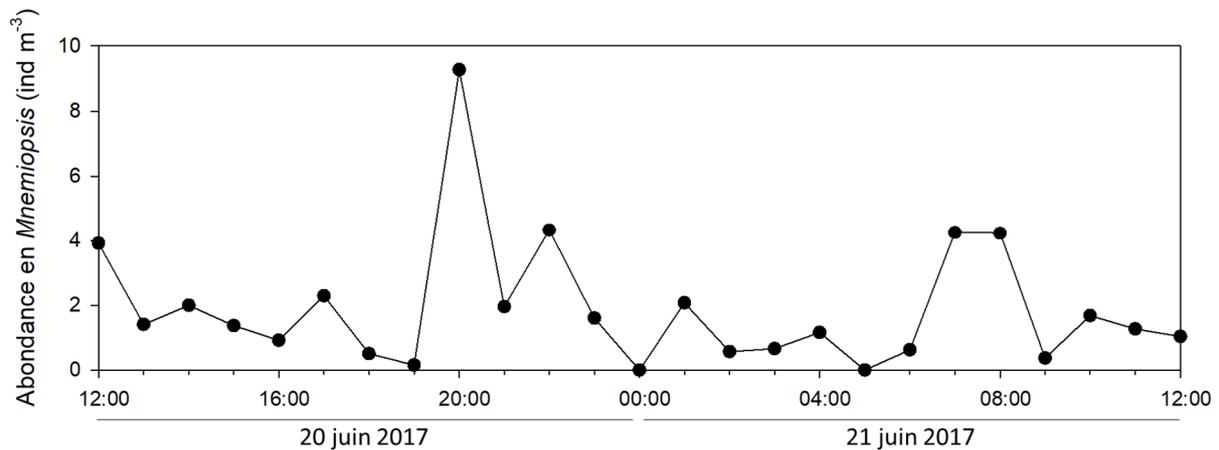


Figure 4-11. Evolution de l'abondance en cténaïres (ind m<sup>-3</sup>) mesurée toutes les heures entre le 20 juin 2017 12:00 et le 21 juin 2017 12:00.

L'abondance des différents stades de développement de *Mnemiopsis* mesurée sur les 7 stations suit les mêmes schémas temporels (Fig. 4-12).

L'abondance mensuelle moyenne en œufs de cténaïres varie de 0 à 48 343 ind m<sup>-3</sup>. L'abondance annuelle en œufs de cténaïres est significativement plus élevée en 2016 (3 891 ± 18 947 ind m<sup>-3</sup>) qu'en 2017 (19 ± 41 ind m<sup>-3</sup>) (ANOVA, test de Bonferroni,  $p < 0,05$ ). L'abondance en œufs de cténaïres est plus forte en hiver dans le bassin de Vaine (140 ± 302 ind m<sup>-3</sup>) et près des entrées d'eau douce (Arc : 105 ± 277 ind m<sup>-3</sup> ; EDF : 113 ± 316 ind m<sup>-3</sup>) tandis qu'elle paraît homogène sur l'ensemble de l'étang en automne et au printemps : 42 ± 104 ind m<sup>-3</sup> et 86 ± 241 ind m<sup>-3</sup> respectivement (Fig. 4-13).

L'abondance en larves cyddipides et de transition varie entre 0 et 1 216 ind m<sup>-3</sup>. L'abondance en stades larvaires (cyddipide et transitoire) montre une distribution différente de celle des adultes (Fig. 4-13). En hiver l'abondance en larves est plus forte dans le bassin de Vaine : 97 ± 210 ind m<sup>-3</sup> tandis qu'au printemps, de fortes abondances sont mesurées dans le bassin de Vaine (357 ± 724 ind m<sup>-3</sup>) et près des entrées d'eau douce (Arc : 608 ± 680 ind m<sup>-3</sup> ; EDF : 153 ± 249 ind m<sup>-3</sup>). Enfin, en automne l'abondance est relativement homogène sur l'ensemble de l'étang (24 ± 71 ind m<sup>-3</sup>).

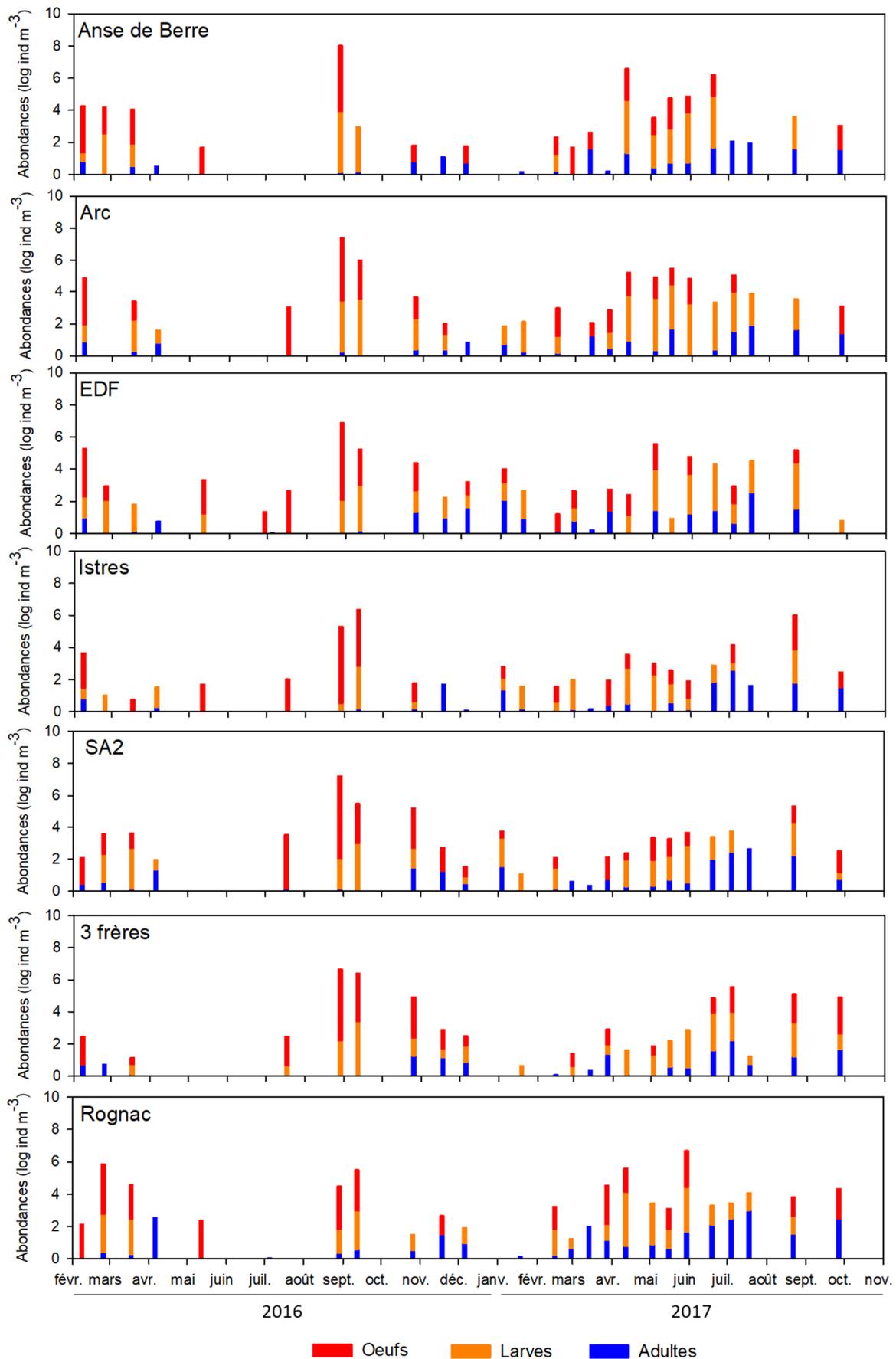


Figure 4-12. Variation temporelle de l'abondance des oeufs (log ind m<sup>-3</sup>), des larves (log ind m<sup>-3</sup>) et des adultes (log ind m<sup>-3</sup>) *M. leidyi* entre 2016 et 2017.

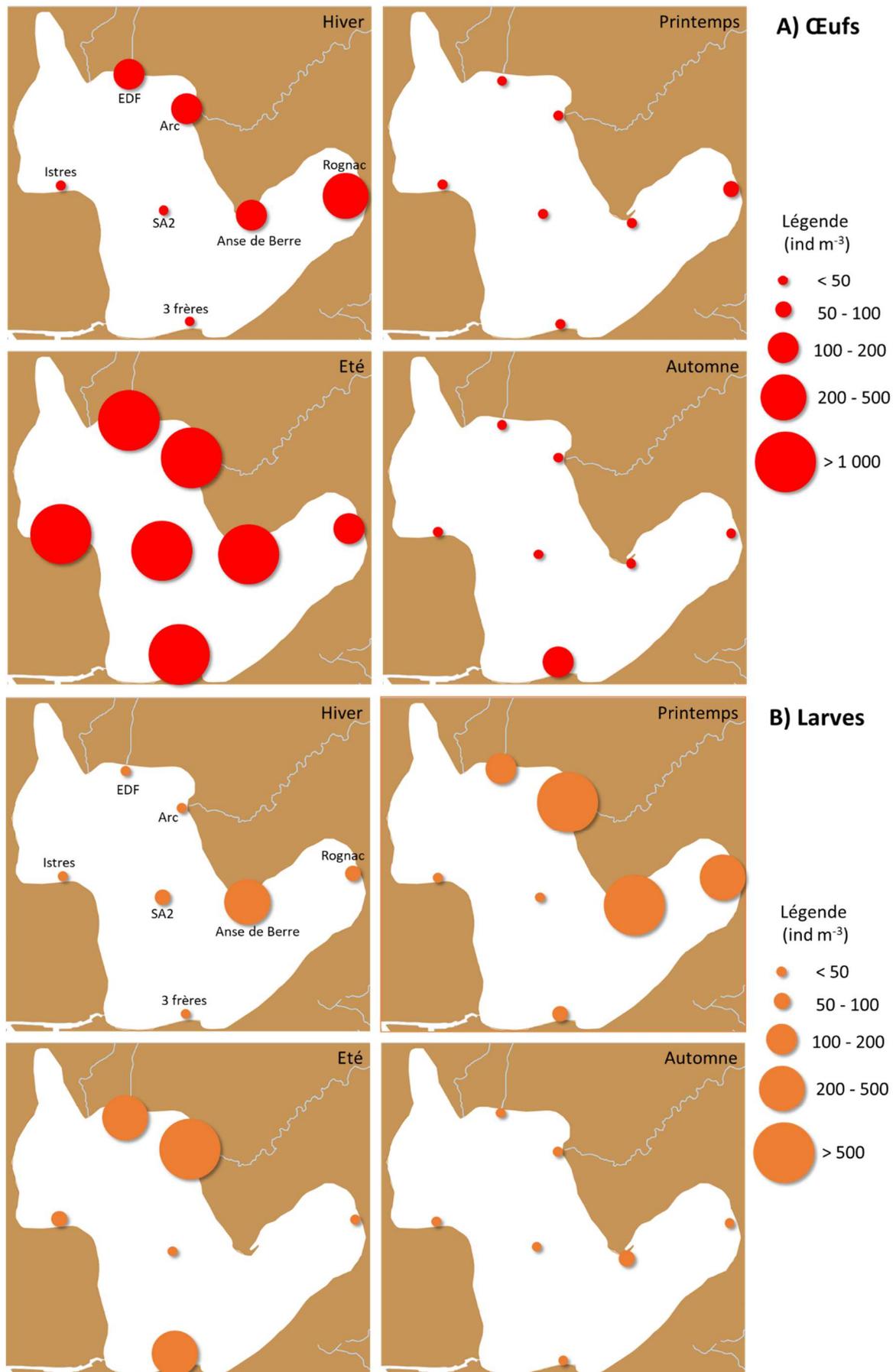


Figure 4-13. Distribution spatiale de l'abondance (ind m<sup>-3</sup>) en larves et oeufs dans l'étang de Berre en fonction de la saison.

L'abondance en adultes est comprise entre 0 et 22 ind m<sup>-3</sup> (Fig. 4-12). La distribution spatiale des cténares adultes entre février 2016 et septembre 2017 est relativement homogène dans le grand bassin (Fig. 4-14), en revanche, *Rognac* présente des abondances significativement plus élevées (ANOVA,  $p < 0,05$ ) avec des valeurs respectives de  $147 \cdot 10^{-2} \pm 53 \cdot 10^{-2}$  ind m<sup>-3</sup> et  $186 \cdot 10^{-2} \pm 72 \cdot 10^{-2}$  ind m<sup>-3</sup> en hiver et de  $584 \cdot 10^{-2} \pm 1 \cdot 142 \cdot 10^{-2}$  ind m<sup>-3</sup> au printemps. En été ( $576 \pm 885 \cdot 10^{-2}$  ind m<sup>-3</sup>) et en automne ( $127 \pm 50 \cdot 10^{-2}$  ind m<sup>-3</sup>) l'abondance en cténares est plus homogène sur l'ensemble des deux bassins.

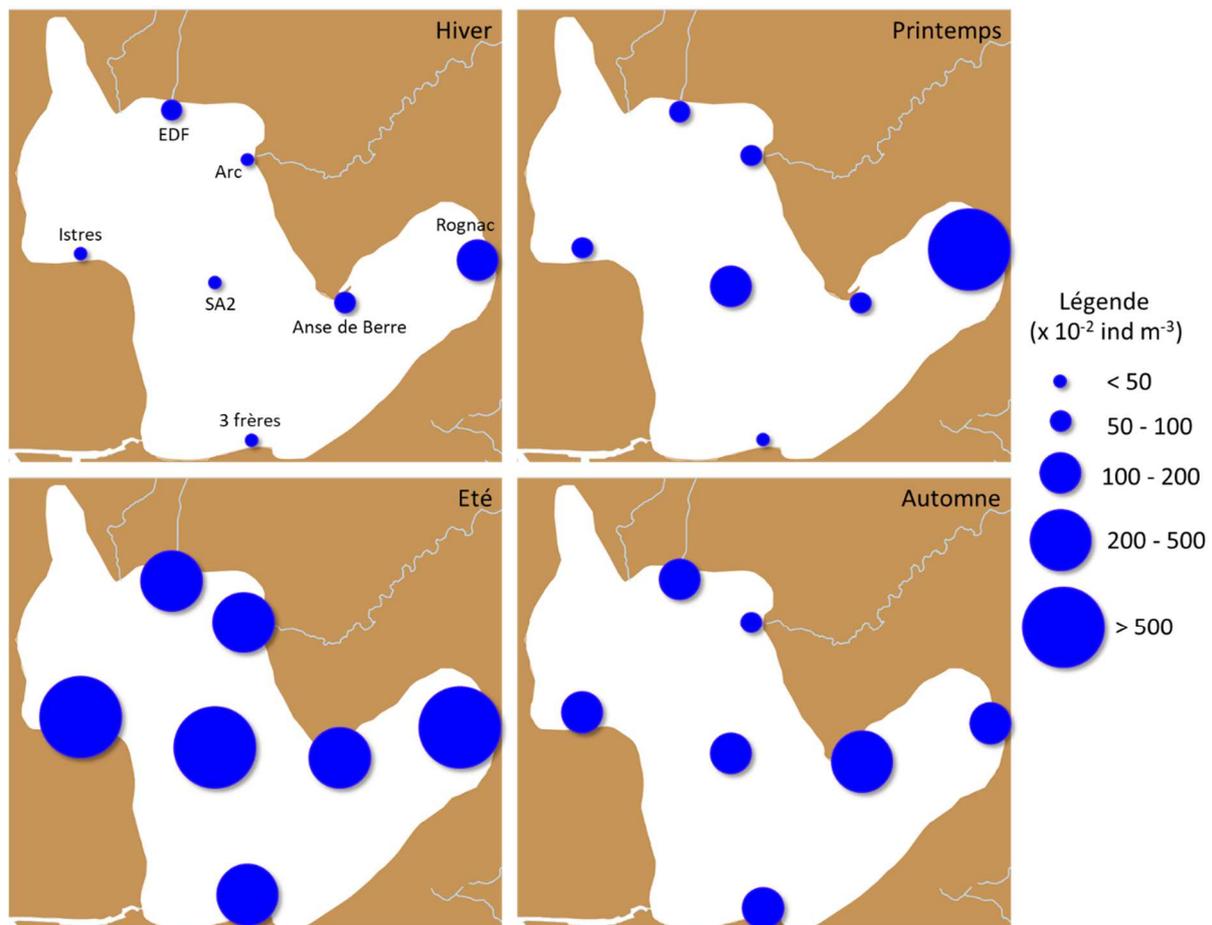


Figure 4-14. Distribution spatiale de l'abondance (ind m<sup>-3</sup>) en adultes dans l'étang de Berre en fonction de la saison.

#### 4.4.2. Evolution temporelle de la taille des cténares

La taille (axe OA) et le biovolume des cténares montrent une saisonnalité marquée (Fig. 4-15), mais pas de différence spatiale. Les larves cyddipides et transitoires mesurent entre  $0,6 \pm 0,2$  mm et  $3,4 \pm 0,5$  mm ; et  $4,6 \pm 2,7$  mm et  $10,7 \pm 2,4$  mm respectivement. Les larves cyddipides contribuent entre  $28,9 \pm 22,3$  % (hiver) et  $46,8 \pm 5,9$  % (printemps) (Fig. 4-15A). La taille des larves cyddipides tend à augmenter entre décembre ( $0,9 \pm 0,5$  mm) et fin

février ( $3,0 \pm 0,9$  mm) où ce sont des stades transitoires sont observés jusqu'en été :  $9,6 \pm 18,1$  % (hiver) ;  $8,2 \pm 16,8$  % (été) et dont la taille passe de  $7,4 \pm 2,3$  mm (mars) à  $10,5 \pm 1,1$  mm (juillet).

Les formes adultes mesurent entre 12,1 mm et 31,2 mm (Fig. 4-15B). La taille des adultes augmente entre février ( $13,2 \pm 1,5$  mm) et avril ( $28,3 \pm 0,1$  mm) et se stabilise ( $23,96 \pm 5,4$  mm) jusqu'en septembre puis diminue pour atteindre  $17,0 \pm 3,5$  mm en janvier/février. Le biovolume individuel des cténares suit la même tendance que la taille, il augmente entre l'hiver ( $1,8 \pm 0,7$  mL ind<sup>-1</sup>) et l'été ( $2,9 \pm 1,6$  mL ind<sup>-1</sup>).

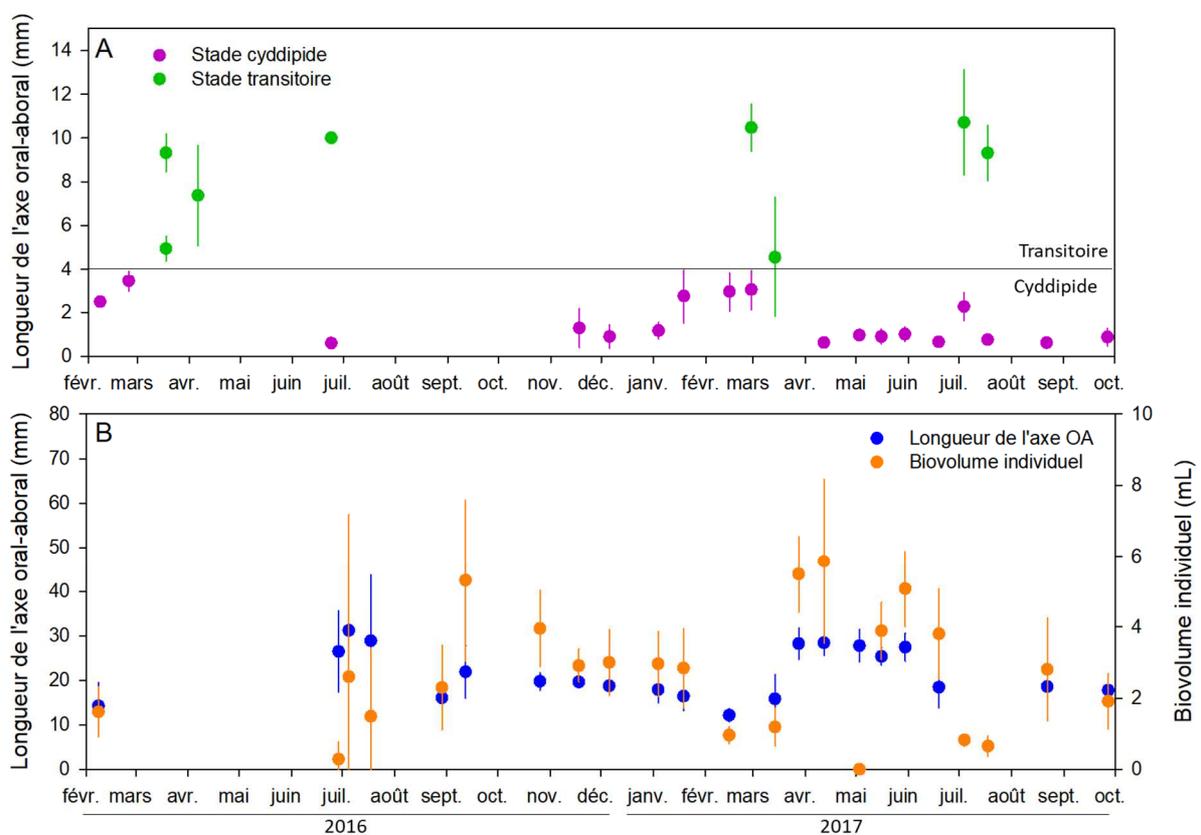


Figure 4-15. Variations de (A) la longueur de l'axe oral-aboral (mm) des larves cyddipides et transitoires et (B) de la longueur de l'axe oral-aboral (mm) et du biovolume individuel (mL) des adultes de *M. leidy* entre février 2016 et septembre 2017.

#### 4.4.3. Taux de reproduction et croissance chez *Mnemiopsis leidy*

##### 4.4.3.1. Influence de la température sur le taux de ponte

Les taux de ponte augmentent positivement avec la température malgré une forte variabilité (Fig. 4-16A) atteignant  $2\,221 \pm 2\,496$  œufs ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> à 24 °C et, des premières pontes

ont été observées à 8°C ( $12 \pm 1$  œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) et, le taux de ponte est aussi significativement plus élevé ( $1\,114 \pm 2\,634$  œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) pour les organismes ayant une masse comprise entre 14 g et 18 g (Fig. 4-16C).

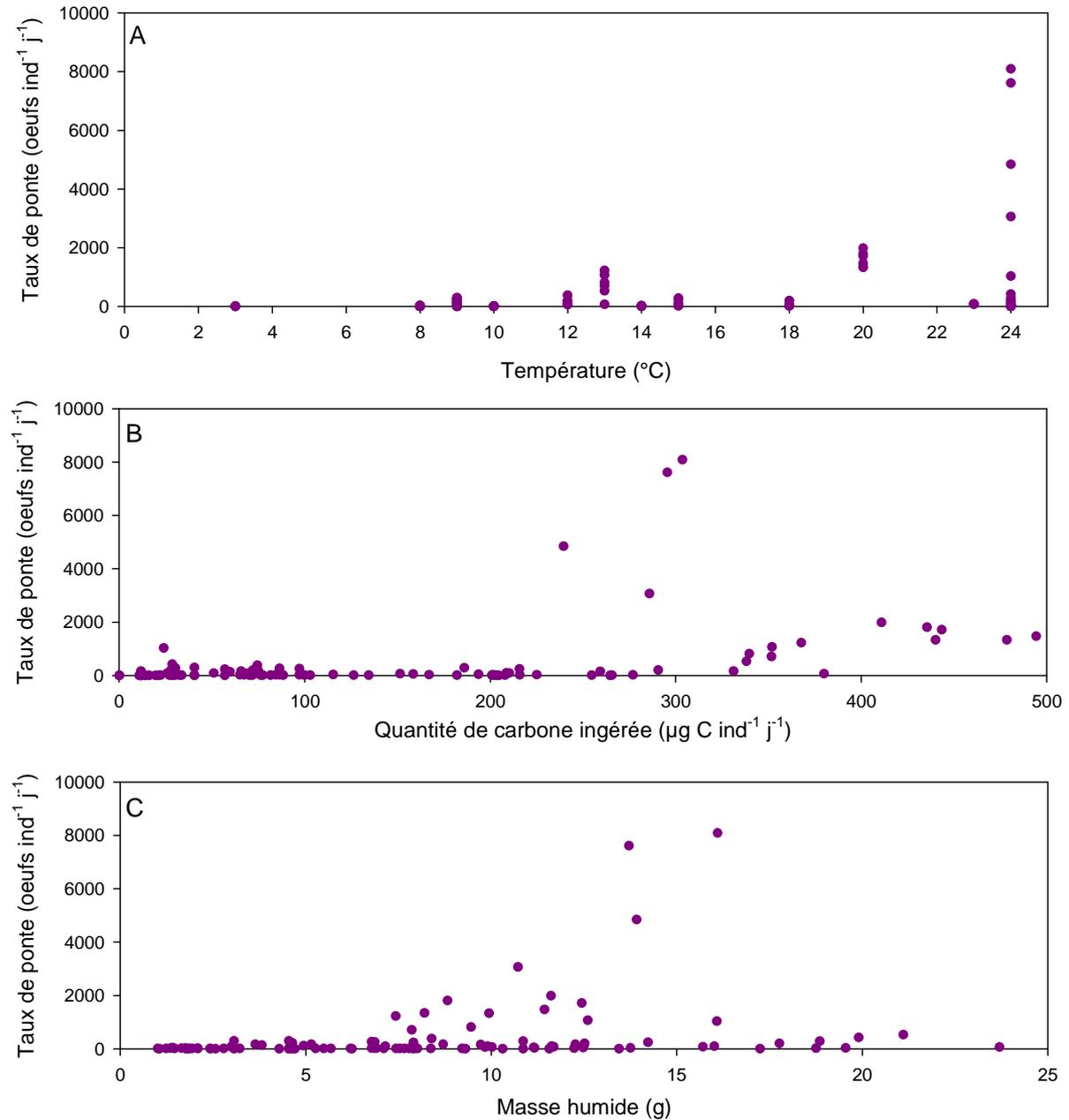


Figure 4-16. Taux de ponte individuel (œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) en fonction (A) de la température (°C) ; (B) de la quantité de carbone ingérée quotidiennement ( $\mu\text{g C ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) et (C) de la masse humide (g).

La quantité de carbone ingéré quotidiennement agit également sur les taux de ponte (Fig. 4-16B). La quantité de carbone ingérée nécessaire pour la ponte doit être supérieure à 250  $\mu\text{g C ind}^{-1} \text{j}^{-1}$  ( $1\,606 \pm 267$  œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ). Pour les quantités de carbone ingérées

quotidiennement inférieures à  $250 \mu\text{gC ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$ , le taux de ponte est faible ( $88 \pm 158 \text{ œufs ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$ ).

Le niveau de développement du zygote issu de la fécondation de *Mnemiopsis leidyi* a été observé au laboratoire (Fig. 4-17) au bout de 24h.

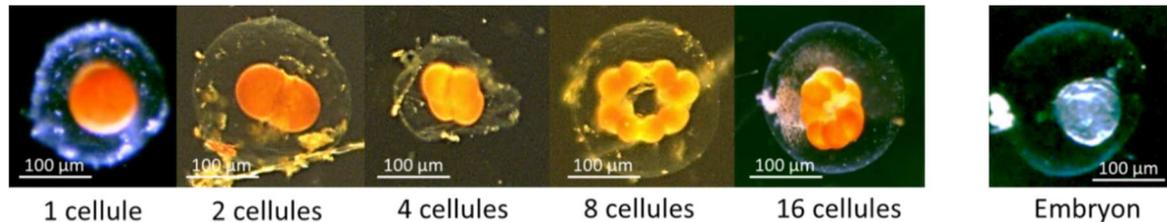


Figure 4-17. Différents stades de division cellulaire observés chez *Mnemiopsis leidyi*.

Le développement embryonnaire est fonction de la température. A  $9^\circ\text{C}$ , uniquement des cellules-œufs sont présentes (Fig. 4-18) tandis qu'au-delà de  $10^\circ\text{C}$ , les premiers stades embryonnaires apparaissent (embryons à 4 cellules). Pour cette température, 6 % des œufs présentent 2 cellules. A  $13^\circ\text{C}$ ,  $15^\circ\text{C}$  et  $24^\circ\text{C}$  les cellules-œufs divisées présentent 10 % du nombre total de cellules-œufs comptabilisés. Notons qu'à  $24^\circ\text{C}$ , des jumeaux sont observés (Fig. 4-18) mais ce cas représente seulement 0,3 % des observations.

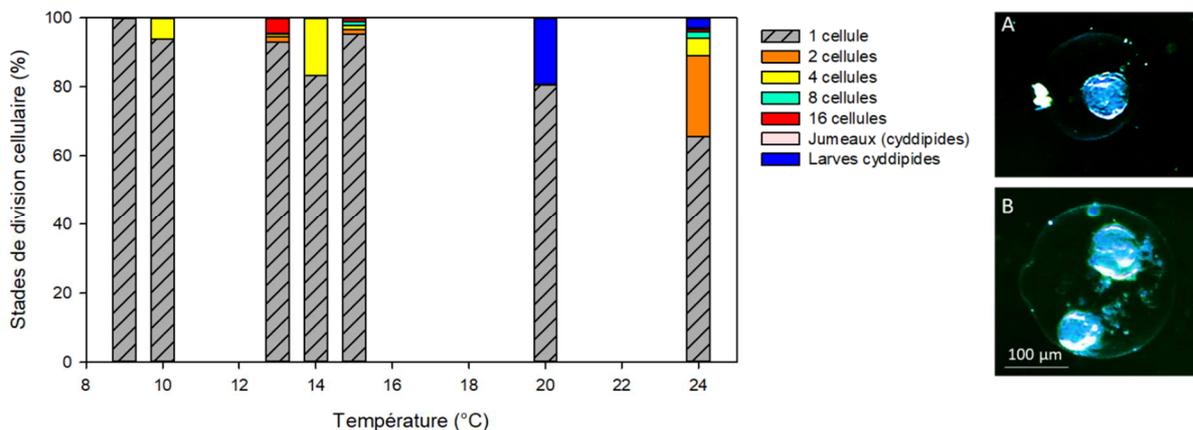


Figure 4-18. Répartition des stades cellulaires identifiés au bout de 24 h d'incubation et photographie (A) d'un œuf comportant un embryon et (B) d'un œuf comportant deux embryons de *M. leidyi*. © Guillaume Marchessaux.

#### 4.4.3.2. Croissance des larves de *Mnemiopsis leidyi*

Quelle que soit la température testée, la croissance larvaire entre les stades cyddipide et transitoire s'effectue en 7 jours, les taux de croissance mesurés entre le stade cyddipide et

transitoire à 10 °C et 19 °C ne sont pas significativement différents :  $0,21 \pm 0,09 \text{ mm j}^{-1}$  et  $0,22 \pm 0,08 \text{ mm j}^{-1}$  respectivement (Fig. 4-19). En revanche à 19 °C le taux de croissance entre les stades cyddipide et transitoire est plus rapide pour la concentration 2 ( $0,31 \pm 0,05 \text{ mm j}^{-1}$ ) qu'à 10 °C pour la même concentration en proies testée ( $0,25 \pm 0,06 \text{ mm j}^{-1}$ ).

La température et la concentration en proie influent positivement sur les taux de croissance entre les stades transitoire et adulte. Les stades transitoires atteignent le stade adulte au bout de 14 jours à 19 °C tandis qu'à 10 °C, les organismes restent bloqués au stade transitoire. Seulement après augmentation de la température à 14°C, une reprise de la croissance et du développement est observée et le stade adulte atteint le 33<sup>ème</sup> jour (Fig. 4-19A).

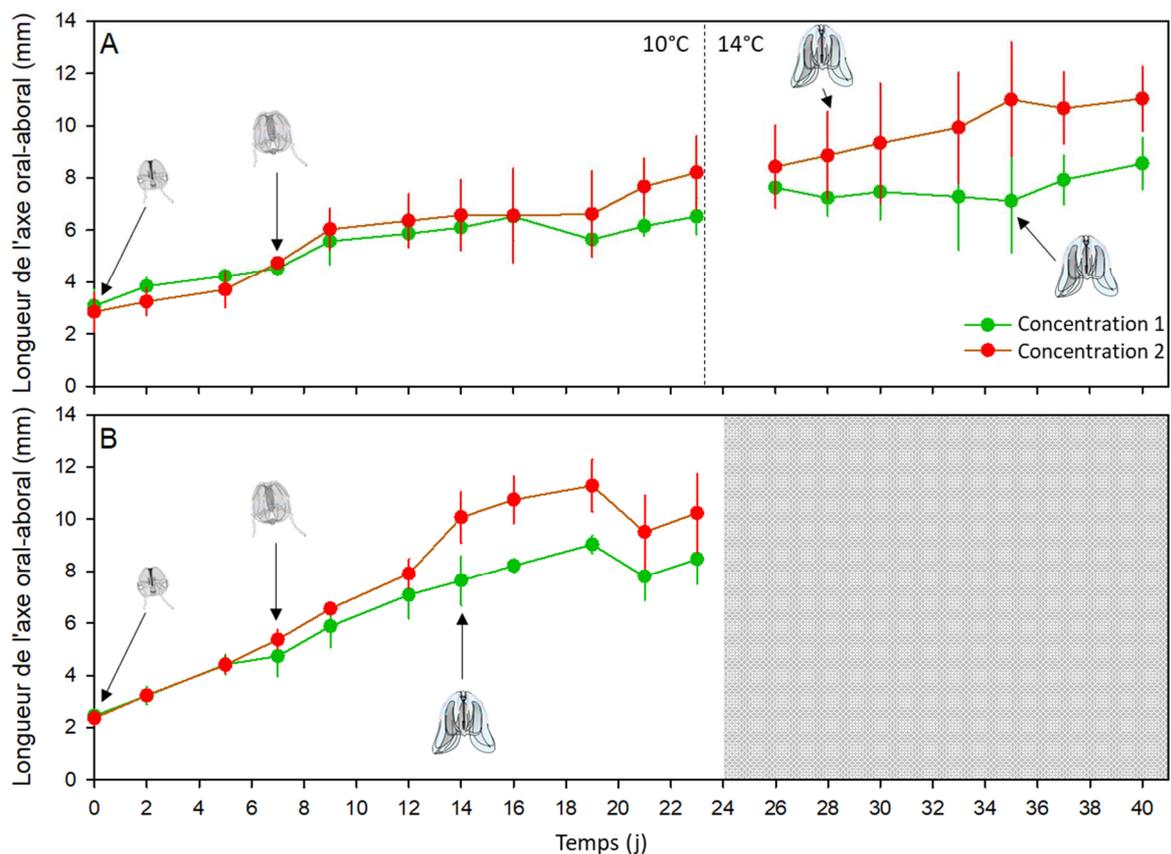


Figure 4-19. Evolution de la longueur de l'axe oral-aboral (mm) des larves (A) à 10°C (puis 14°C) et (B) à 19°C au cours du temps (j).

Le taux de croissance entre le stade transitoire et adulte est 1,5 fois plus rapide à 19 °C (concentration 1 :  $0,24 \pm 0,05 \text{ mm j}^{-1}$  ; concentration 2 :  $0,39 \pm 0,10 \text{ mm j}^{-1}$ ) qu'à 14 °C

(concentration 1 :  $0,09 \pm 0,02 \text{ mm j}^{-1}$  ; concentration 2 :  $0,17 \pm 0,04 \text{ mm j}^{-1}$ ) quelque soit la concentration en proies testée (Fig. 4-20).

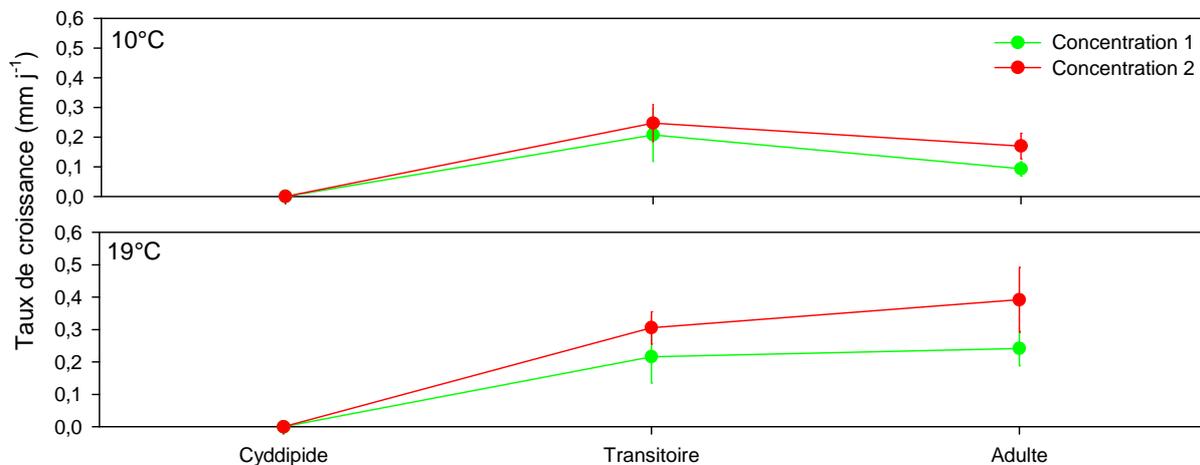


Figure 4-20. Taux de croissance ( $\text{mm j}^{-1}$ ) entre les différents stades de développement de *Mnemiopsis leidyi* pour les températures testées.

Lors des différentes expériences sur la physiologie (i.e. chapitre 5) une production d'œuf par des stades transitoires est observée (Tab. 4-1).

A  $10^\circ\text{C}$  /  $14^\circ\text{C}$ , et seulement dans la condition d'alimentation la plus élevée, deux individus sur les 5 ont produit des œufs, le premier à 37 j d'incubation (1 œuf ; 10,43 mm) et le deuxième à 37 j (10,23 mm) et 41 j (11,07 mm) (1 et 2 œufs respectivement). A  $19^\circ\text{C}$ , les 5 individus testés ont pondus sous conditions élevée de nourriture, alors qu'un seul individu a pondus (11 œufs au 12<sup>ème</sup> jour ; 6,83 mm) en condition de nourriture faible. Pour les pontes en condition élevée en nourriture, certains organismes ont pondus une fois (larve 6 à 14 j, 2 œufs, 10,22 mm ; et larve de 10 j à 23 j, 5 œufs, 8,88 mm) ou plusieurs fois (larve 7 et 8 : 3 et 1 œuf puis 5 et 11 œufs respectivement à 16 j et 19 j ; larve 9, 3 œufs puis 11 œufs à 16 j, 19 j puis 23 j respectivement).

Tableau 4-1. Données de ponte (œufs ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) mesurées à (A) 10°C et (B) 19°C.

A		Traitement 1					Traitement 2							
Température (°C)	Temps (j)	Concentration en proies (ind L <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup> )	Nombre d'œufs ind <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup>					Concentration en proies (ind L <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup> )	Nombre d'œufs ind <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup>					
			Larve 1	Larve 2	Larve 3	Larve 4	Larve 5		Larve 6	Larve 7	Larve 8	Larve 9	Larve 10	
10	0	0						0						
10	2	56						111						
10	5	52						104						
10	7	78						111						
10	9	78						111						
10	12	67						67						
10	14	50						100						
10	16	100						150						
10	19	67						100						
10	21	50						75						
10	23	50						75						
14	26	33						50						
14	28	50						75						
14	30	50						75						
14	33	33						50						
14	35	50						75						
14	37	50						75		2		1		
14	40	33						50						

B		Traitement 1					Traitement 2							
Température (°C)	Temps (j)	Concentration en proies (ind L <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup> )	Nombre d'œufs ind <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup>					Concentration en proies (ind L <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup> )	Nombre d'œufs ind <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup>					
			Larve 1	Larve 2	Larve 3	Larve 4	Larve 5		Larve 6	Larve 7	Larve 8	Larve 9	Larve 10	
19	0	0						0						
19	2	33						67						
19	5	56						111						
19	7	52						74						
19	9	50						100						
19	12	38					11	100						
19	14	17						33	2					
19	16	25						50		3	1	3		
19	19	50						75		5	11	3		
19	21	33						50						
19	23	50						75				11	5	

#### 4.4.4. Résistance au jeûne

Il apparaît un effet significatif de la température sur le taux de survie en condition de jeûne (Régression linéaire ;  $R^2 = 0,78$  ;  $p < 0,001$ ). Le temps de survie à jeun est extrêmement court à 2 °C. La masse létale est de  $1,5 \pm 0,5$  g à 2 °C (Tab. 4-2 ; Fig. 4-21A) et est significativement plus élevée que les autres masses à 12 °C ( $0,7 \pm 0,3$  g), 15 °C ( $1,7 \pm 1,5$  g) et 24 °C ( $1,0 \pm 0,1$  g) (ANOVA, test de Bonferroni,  $p < 0,05$ ).

Le taux de survie des individus varie en fonction de la température (Fig. 4-21B,C), *Mnemiopsis* survit clairement mieux à 12 °C et 15 °C qu'à 2 °C, mais au-delà (24 °C), le taux de survie diminue. A 2 °C, la pente de la courbe de régression est de -9,9 illustrant une décroissance rapide de la masse humide des cténaïres (Tab. 4-2). A 2 °C, le taux de survie des cténaïres est de  $5,2 \pm 1,0$  j tandis qu'il est ~ 5 fois plus élevé à 12 °C ( $25,1 \pm 5,3$  j) et deux fois plus élevé à 24 °C ( $12,8 \pm 2,5$  j). La masse humide des cténaïres diminue trois fois plus lentement à 12 °C ( $a = 3,4$ ) et 15 °C ( $a = 3,6$ ) augmentant de fait le temps de survie.

Il semblerait donc que l'optimum de température pour la résistance des cténaires est de 12°C ; la température étant défavorable pour ces derniers à 2 °C et 24 °C. Il est aussi important de noter que même si les individus utilisés étaient homogènes en termes de masse humide, un écart de masse humide est identifiable d'une expérience à l'autre.

Tableau 4-2. Résultats des régressions linéaires pour lors des expériences d'autodigestion pour chaque température

Température (°C)	Masse initiale (g) ± écart-type	Masse létale (g) ± écart-type	Taux de décroissance de masse ( $\text{g j}^{-1}$ )	Pente de la courbe (a)
2	10,5 ± 1,2	1,5 ± 0,5	0,44 ± 0,16	-9,9 ; $R^2 = 0,93$
12	4,2 ± 0,9	0,7 ± 0,3	0,16 ± 0,02	-3,4 ; $R^2 = 0,96$
15	4,3 ± 0,8	1,7 ± 1,5	0,42 ± 0,09	-3,6 ; $R^2 = 0,96$
24	10,1 ± 1,8	1,0 ± 0,1	0,78 ± 0,13	-5,1 ; $R^2 = 0,97$

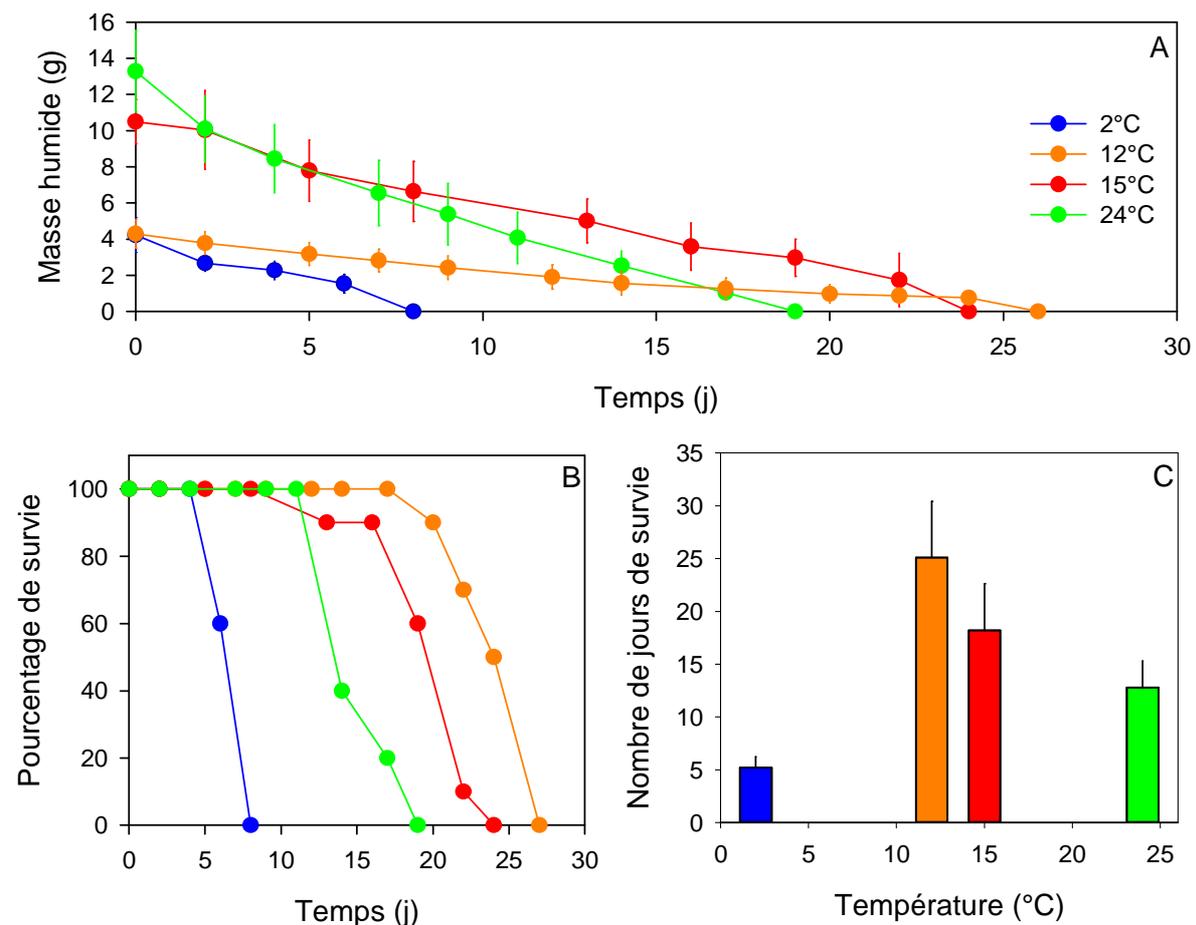


Figure 4-21. (A) Diminution de la masse humide (g), (B) taux de survie (%) en fonction du temps pour chaque température étudiée ; (C) temps de survie en fonction de la température. Sur 10 individus pour chaque température.

#### 4.4.5. Dynamique de *M. leidy* en lien avec les conditions environnementales

La dynamique de population des cténares paraît influencée par les conditions biotiques (chlorophylle, zooplancton) et abiotiques (température, salinité, eau douce). Les usagers rencontrés l'ont aussi évoquée.

Entre 2010 et 2017, la saisonnalité du compartiment planctonique n'est pas évidente comme observé dans l'analyse en composantes principales (Fig. 4-22A).

Les périodes hivernales et automnales sont toutefois marquées par des apports importants en eau douce via les rivières et la centrale hydroélectrique EDF tandis qu'au printemps et en été, l'abondance en cténares tend à augmenter en lien avec la température et la salinité. Les étés 2015 et 2017 sont classés distinctement des autres données. L'été 2015 présentait une forte abondance zooplanctonique caractérisée principalement par un bloom d'*Oithona nana* tandis que l'été 2017 était marqué par une très forte abondance en cténares. Ainsi, à partir de ces analyses, et comme décrit précédemment, il n'y a pas de saisonnalité marquée mais plutôt une forte variabilité de l'écosystème planctonique.

Sur les sept stations de prélèvements, la saisonnalité des cténares est observée plus précisément (Fig. 4-22B). Comme observé entre 2010 et 2017, les périodes hivernales et automnales sont marquées par des apports importants en eau douce tandis que le printemps et l'été sont marqués par une augmentation de l'abondance en cténares en lien avec la température et la salinité. Le printemps est également marqué par un bloom phytoplanctonique classiquement observé en Méditerranée.

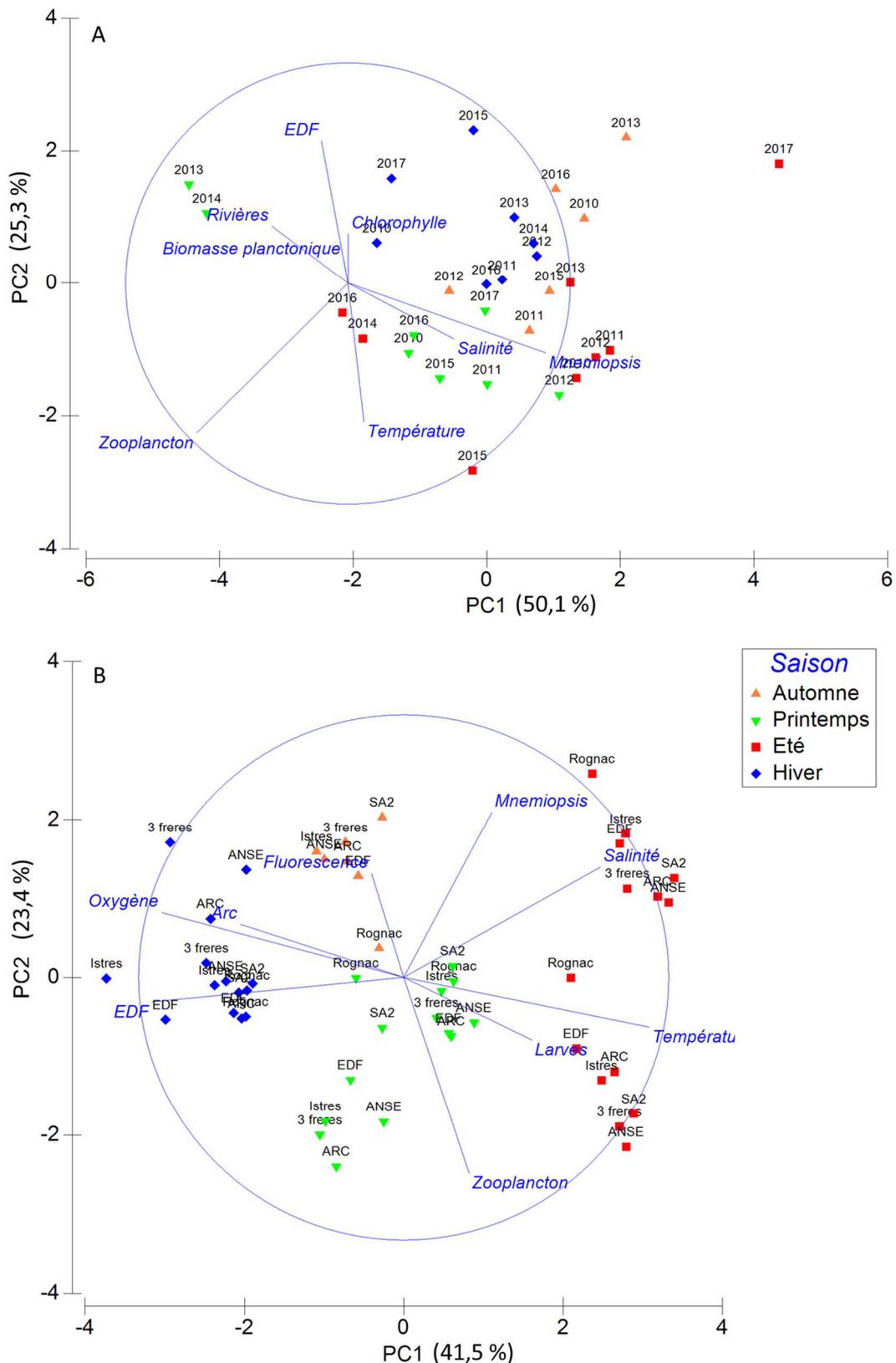


Figure 4-22. Analyses en composantes principales effectuée sur des données mensuelles moyennes en fonction des saisons et cercle des corrélations des variables mesurées (Spearman) (A) entre 2010 et 2017 à SA2 et (B) entre 2016 et 2017 durant la période de la thèse sur les 7 stations étudiées. **Zooplancton** : abondance en zooplancton ( $\text{ind m}^{-3}$ ) ; **Température** : température ( $^{\circ}\text{C}$ ) ; **Mnemiopsis** : abondance en *Mnemiopsis* ( $\text{ind m}^{-3}$ ) ; **Larves** : abondance en larves de *Mnemiopsis* ( $\text{ind m}^{-3}$ ) ; **EDF** : débits de la centrale EDF ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ) ; **Chlorophylle** : concentration totale en chlorophylle  $q$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) ; **Biomasse planctonique** : biomasse planctonique ( $\text{mg MS m}^{-3}$ ) ; **Rivières** : débits des rivières Arc et Touloubre ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ).

Lors de l'enquête sociologique, plus de la moitié des acteurs rencontrés (19 sur 22) se sont exprimés sur la saisonnalité et l'évolution de *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre. Le diagramme (Fig. 4-23) permet de comparer l'occurrence de deux thèmes abordés au cours des entretiens : la saisonnalité et l'évolution à plus long terme de la présence de *M. leidy*. Depuis leurs premières observations, 14 personnes sur 19 remarquent une augmentation dans le temps de l'abondance de *M. leidy* : « *je dirais que ces dernières années il y en a plus ouais. J'ai l'impression.* » [Entretien 5, baigneur – Vitrolles].

Dix-neuf personnes ont fait mention de saisonnalité et d'évolution à long-terme chez *Mnemiopsis* (Fig. 4-23). Onze personnes se sont exprimées en mettant en parallèle saisonnalité et évolution à long-terme tandis que seulement cinq répondants ont indiqué une saisonnalité chez *Mnemiopsis* et trois se sont exprimés sur l'évolution à long-terme.

Les pêcheurs remarquent une augmentation de l'abondance en cténaires : « *et puis après, petit à petit, d'une année sur l'autre, ben ça a commencé à augmenter, à augmenter.* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. Le gérant du camping, pour sa part, explique : « *c'est vrai que je pense que ces deux dernières années, il y en a eu plus que les années précédentes. Après, ça ne veut pas dire que cette année, il y en ait encore plus.* » [Entretien 8, gérant de camping – Rognac]. En effet, comme l'indique ce gérant de camping, l'abondance en cténaires ne montre pas de tendance et est très fluctuante. Une autre hypothèse serait le décalage spatial des observations. En effet, par exemple les pêcheurs pratiquent de manière quotidienne la lagune et voient de manière plus fine dans le temps l'évolution de la population de cténaires par rapport aux données mesurées dans le cadre du suivi *in situ* qui ne représentent que des tendances bimensuelles.

De plus ces mêmes personnes indiquent observer plus fréquemment les cténaires entre le printemps et l'été. Cette pêcheuse explique que « *c'est saisonnier, j'en vois beaucoup au printemps et l'été, même en automne mais en hiver pas beaucoup* » [Entretien 15, pêcheuse professionnelle - Sagnas]. Toutefois, pour 3 des 19 personnes interrogées *Mnemiopsis leidy* ne montre pas d'effet saisonnier marqué. Par exemple, ce pêcheur de Berre-l'Etang indique que « *c'est aléatoire. Il y a des semaines où ça y est, ça dure un mois, un mois et demi. Et puis d'un coup, il y en a... mais alors, il n'y en a plus une ! Et puis ça revient.* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. Un autre explique « *elle était là toute l'année parce que je l'ai vue la semaine dernière. Et je suis persuadé que je la verrai demain* » [Entretien 9,

*chasseur sous-marin - Istres*]. Ici l'écart temporel est observable entre les mesures océanographiques et les observations des personnes interrogées. En effet, le suivi biologique de l'étang de Berre s'effectue seulement deux fois par mois sur seulement 7 stations très localisées. Les usagers comme les pêcheurs ou les plaisanciers ont une couverture spatiale et temporelle plus élevées (i.e. le pêcheur est quotidiennement sur l'eau et sur plusieurs zones différentes).

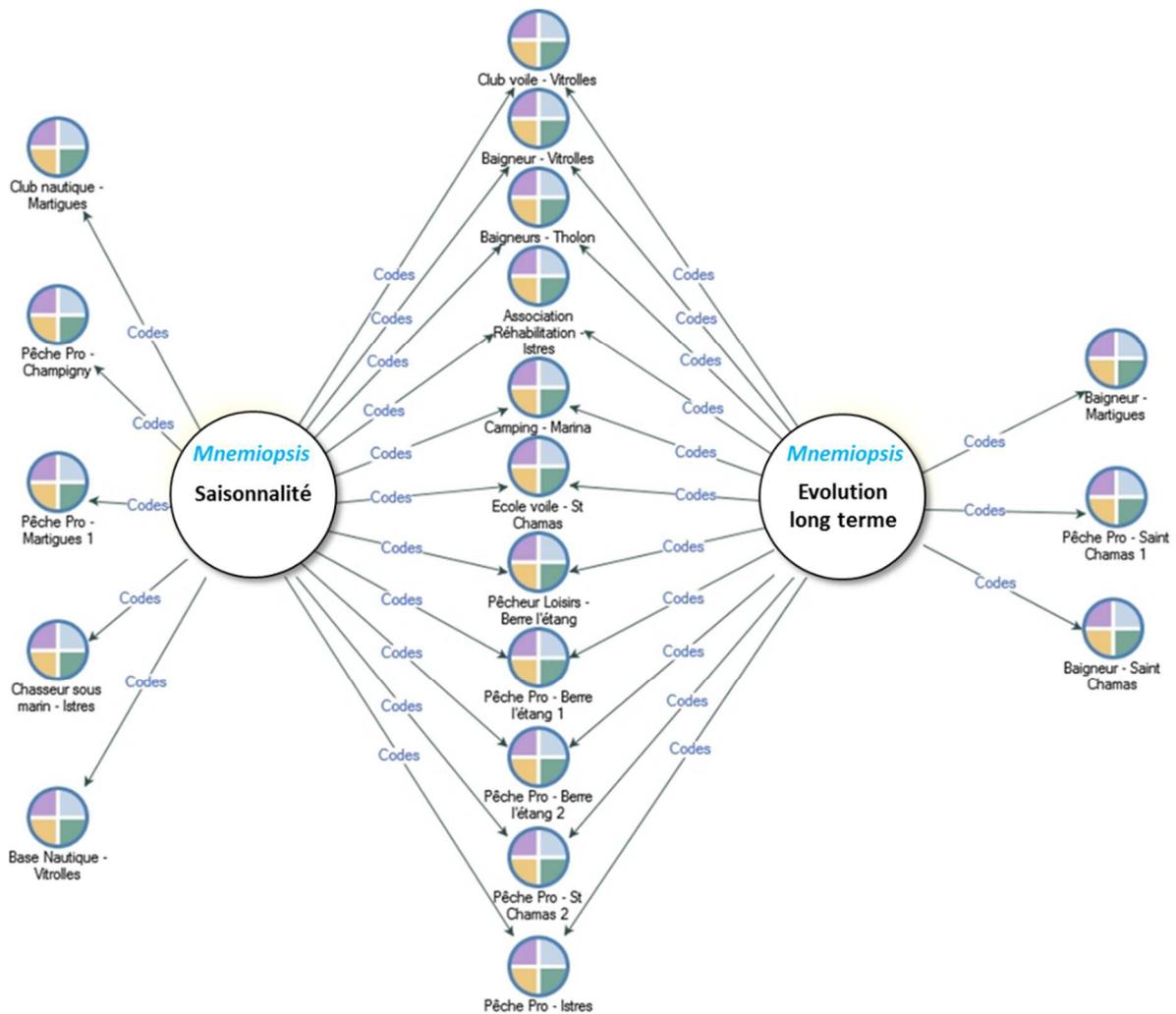


Figure 4-23. Mentions des thèmes « *Mnemiopsis saisonnalité* » et « *Mnemiopsis évolution long terme* » par les usagers interrogés : diagramme de comparaison (étang de Berre).

#### 4.4.6. Comprendre la dynamique *in situ* de *Mnemiopsis leidyi* en lien avec la physiologie

A partir des mesures de taux de ponte et de croissance au laboratoire, des abondances *in situ*, de la température et de la salinité, il est possible de décrire la dynamique de la population (Fig. 4-24) et les taux de mortalité potentiels (Fig. 4-25).

La température et la salinité sont des facteurs qui jouent positivement dans la dynamique de population de *M. leidyi* (Fig. 4-24).

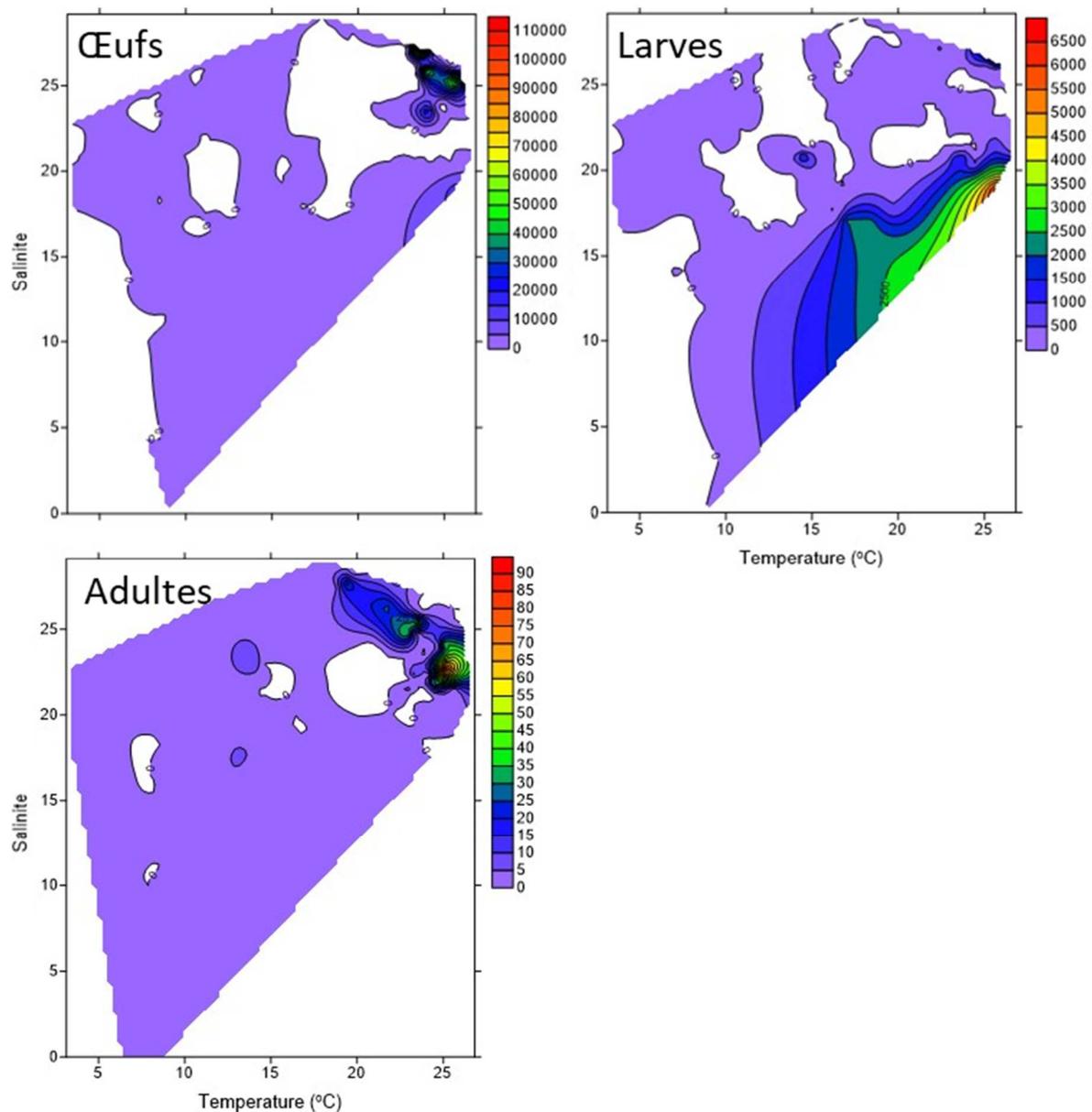


Figure 4-24. Diagramme en 3-dimensions de l'abondance (ind m<sup>-3</sup>) de œufs, larves et adultes de *M. leidyi* (ind m<sup>-3</sup>) en fonction de la température (°C) et de la salinité. Diagramme effectué sur l'ensemble des données entre 2016 et 2017.

L'abondance en œufs montre de fortes valeurs pour des températures supérieures à 25°C et des salinités supérieures à 20. A l'inverse, l'abondance en larves cyddipides et transitoires augmente lorsque la température augmente de 10°C à 25°C pour une salinité comprise entre 3 et 25.

Malgré une présence constante, les abondances en adultes les plus élevées sont observées pour des salinités comprises entre 21 et 28 et des températures comprises entre 21°C et 27°C avec de fortes abondances en période estivale ( $T \sim 25^\circ\text{C}$ ).

Lorsque cela est possible, les taux individuels de ponte pour les températures testées au laboratoire sont rapportés à l'abondance *in situ* en cténaires pour estimer l'abondance en œufs. Le rapport ( $R_a$ ) des abondances en œufs *in situ* et estimée est calculé. Plus  $R_a$  sera proche de 1 plus la mortalité *in situ* des œufs sera faible (Fig. 4-25).

Ce rapport ( $R_a$ ) varie de 0 à 1,7 et est en moyenne de  $0,3 \pm 0,6$  illustrant une faible mortalité des œufs.  $R_a$  ne montre pas de tendance évidente mais est ponctuellement de  $\sim 1$  en février 2016 ( $R_a = 0,7$  ;  $T = 9,2^\circ\text{C}$ ), mars 2017 ( $R_a = 1,5$  ;  $T = 13,9^\circ\text{C}$ ), août 2017 ( $R_a = 1,5$  ;  $T = 22,6^\circ\text{C}$ ) et septembre 2017 ( $R_a = 1,7$  ;  $T = 18,1^\circ\text{C}$ ). Ces valeurs de  $R_a$  proches de 1 illustrent un taux de mortalité très faible voire nul.

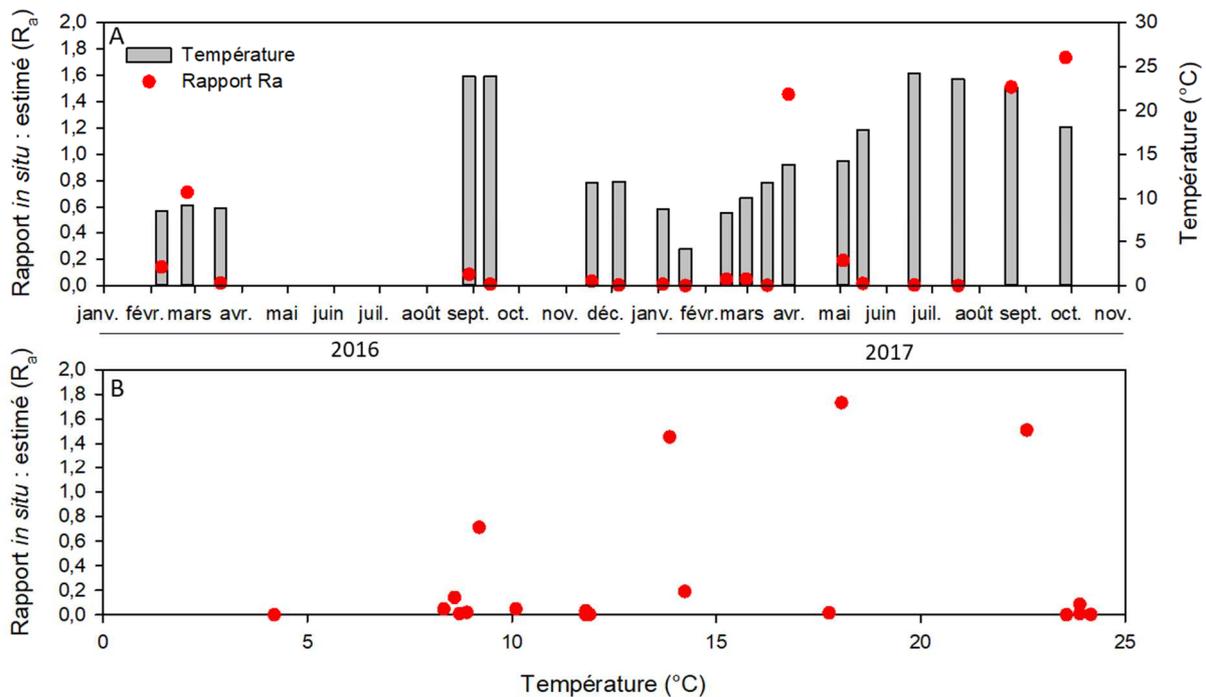


Figure 4-25. (A) Evolution temporelle du rapport ( $R_a$ ) en 2016/2017 et (B) en fonction de la température ( $^\circ\text{C}$ ).

#### 4.4.7. Dynamique de dispersions de *Mnemiopsis leidyi* : approche par modélisation avec l'outil Ichthyop

L'absence de *Mnemiopsis* au cours d'évènements froids et sa réapparition plusieurs mois après laisse penser qu'il existe soit à une source externe à l'étang ou à la présence de zone refuge, le deuxième cas étant le plus probable. L'utilisation de la modélisation lagrangienne des transports de particules couplée aux mesures des variables environnementales va nous permettre de comprendre la distribution de *Mnemiopsis* dans l'étang mais aussi d'identifier une zone refuge potentielle.

##### 4.4.7.1. Fonctionnement et hydrodynamisme de l'étang de Berre

La circulation dans ce bassin quasi-fermé de petite taille est essentiellement soumise au forçage des vents. Il existe peu d'études dans la littérature sur la courantologie de l'étang de Berre (Alekseenko et al. 2013a,b). L'hydrodynamisme de l'étang de Berre est principalement soumis au forçage du vent (Fig. 4-26). Sous régime de Mistral, les eaux de surface sont poussées vers le Sud de l'étang et par continuité, les eaux plongent (downwelling) vers le fond de la lagune et sont repoussées vers le Nord du bassin en créant un courant inverse à la direction du vent.

Sous régime de vent de Sud-Est, la masse d'eau de surface est repoussée vers le Nord de l'étang puis plonge en profondeur (Fig. 4-27). Cette masse d'eau va se diriger vers le Sud du bassin, créant également un contre-courant à la direction du vent.

Sous régime de vent Ouest-Nord-Ouest (Fig. 4-27), la circulation des masses d'eau est similaire à celle du Mistral (influence du vent d'Ouest) avec une poussée de la masse d'eau de surface vers le Sud du grand bassin, un effet downwelling et la formation d'un contre courant poussant les masses d'eau vers le Nord.

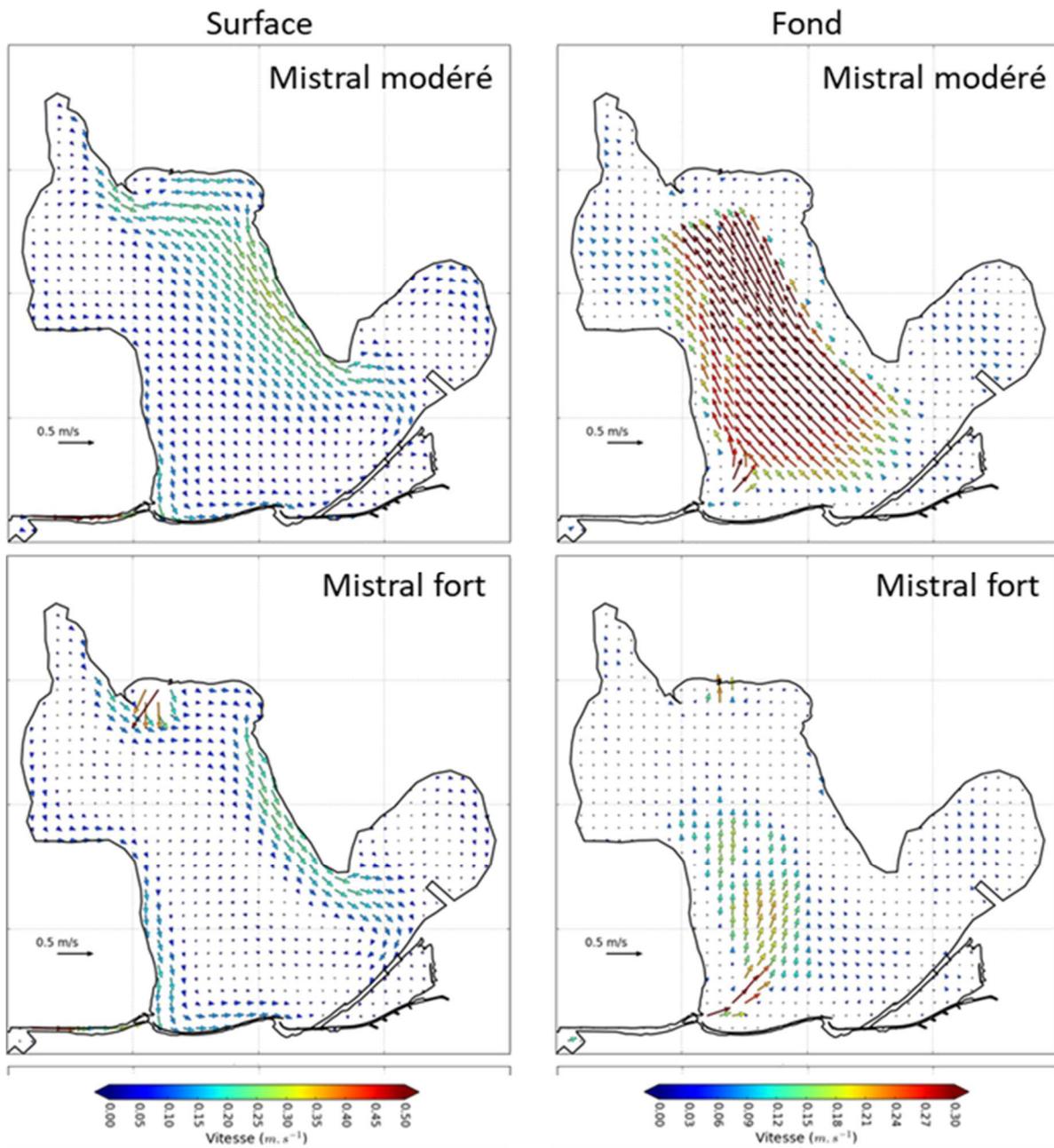


Figure 4-26. Courantologie de l'étang de Berre sous régime de vent Mistral modéré et fort. Cartes inédites produites par Vincent Faure (GIPREB, 2018) spécialement pour notre étude. Simulations détaillées en Annexe 2.

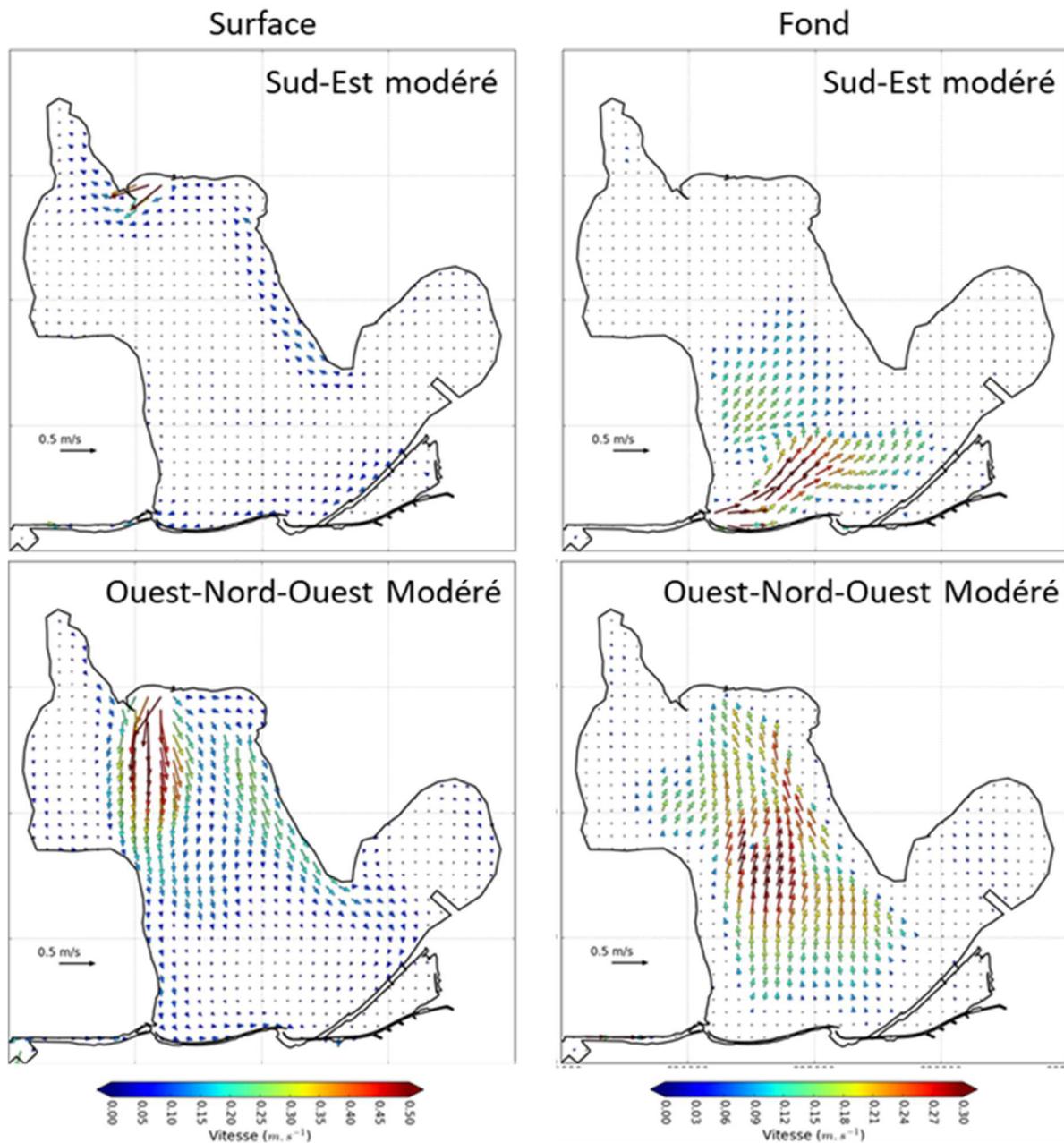


Figure 4-27. Courantologie de l'étang de Berre sous régime de vent de Sud-Est et de vent Ouest-Nord-Ouest. Cartes inédites produites par Vincent Faure (GIPREB, 2018) spécialement pour notre étude. Simulations détaillées en Annexe 2.

#### 4.4.7.2. Circulation hydrodynamique forçage de la distribution des cténaires

##### Dynamique de transport des particules sous régime de Mistral

La trajectoire des particules sous conditions de Mistral montre des différences en fonction de la vitesse du vent (modéré :  $8-10 \text{ m s}^{-1}$ , fort :  $> 11 \text{ m s}^{-1}$ ) (Fig. 4-28 & 4-29).

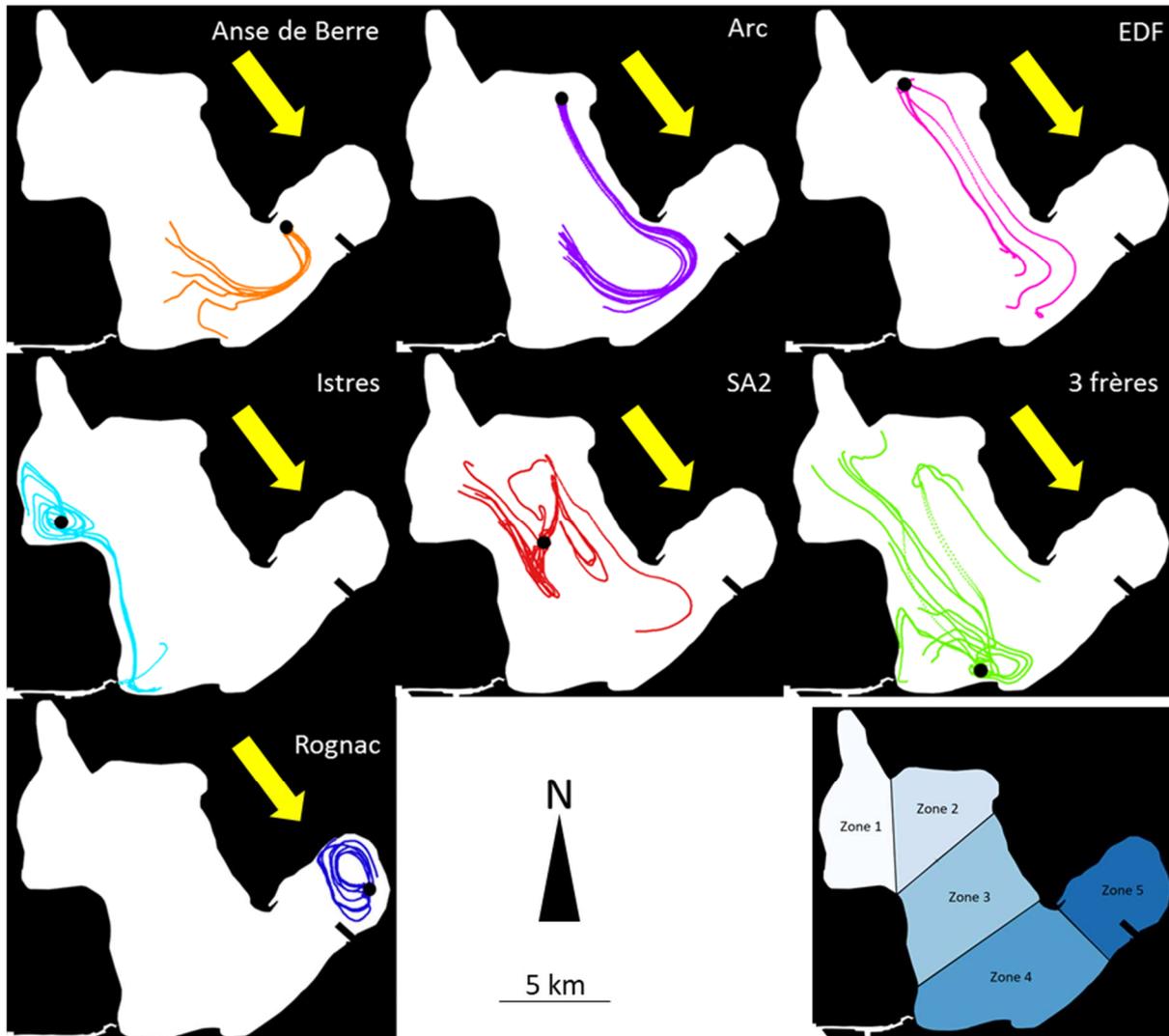


Figure 4-28. Trajectoires des 70 particules sur 72 heures sous régime de Mistral modéré pour les 7 stations étudiées. Le point noir indique la position initiale des particules. Flèche jaune : direction du vent.

Sous condition de Mistral, quelque soit sa vitesse, les particules se déplacent dans la même direction du vent. Les particules présentes au Nord de la lagune vont suivre la côte Est du grand bassin et se diriger jusqu'au Sud de ce dernier en suivant un courant de surface. Les particules présentes aux 3 frères remontent la lagune pour atteindre la station *EDF*. En revanche sous condition de Mistral fort, une différence de dispersion est observée entre les particules *EDF* et *Arc*. En effet, les particules de l'*Arc* se rapprochent plus de la côte Est-ce qui leur permet pour 1/3 d'atteindre le bassin de Vaine contrairement aux particules provenant d'*EDF* qui restent strictement dans le grand bassin.

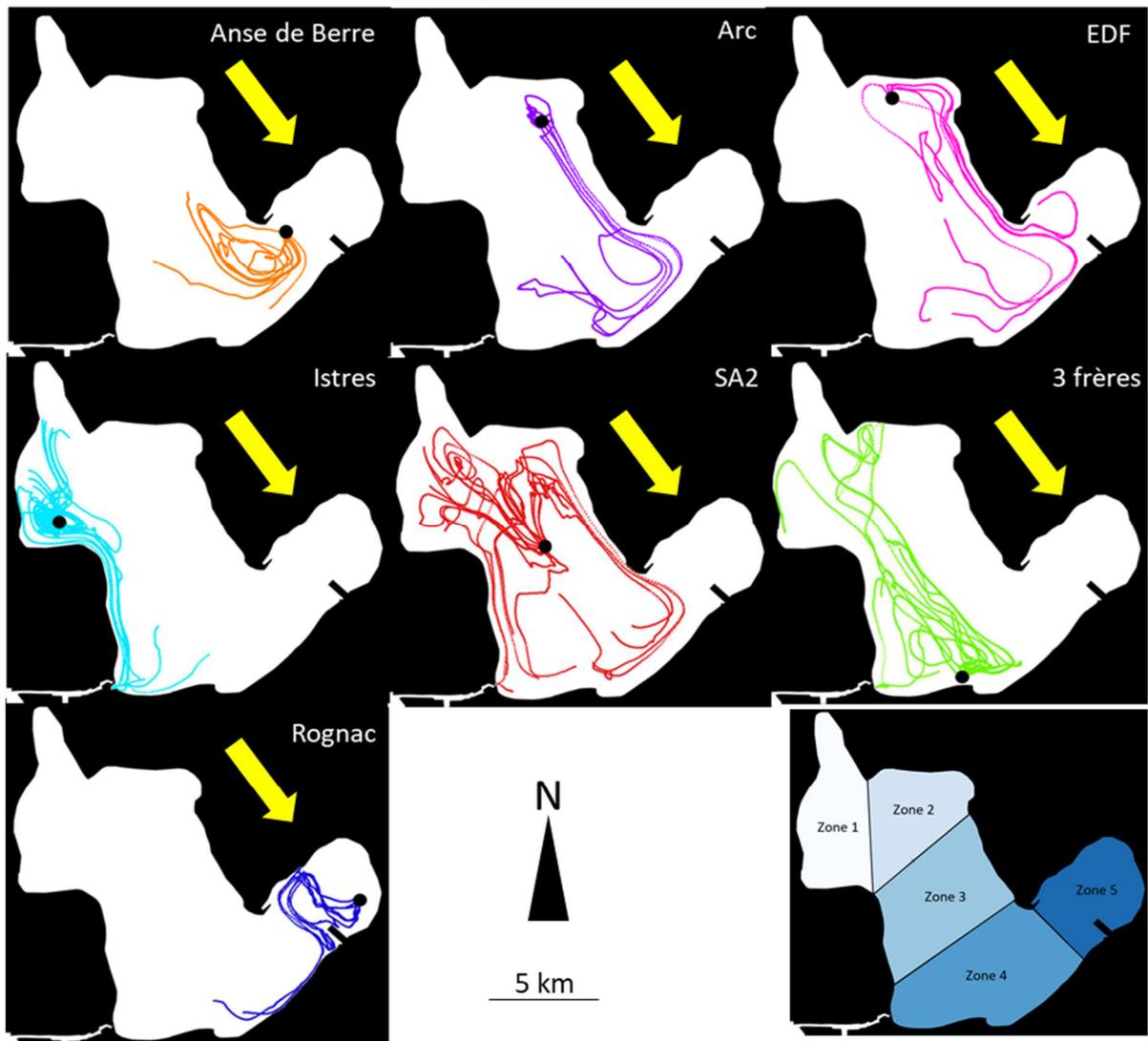


Figure 4-29. Trajectoires des 70 particules sur 72 heures sous régime de Mistral fort pour les 7 stations étudiées. Le point noir indique la position initiale des particules. Flèche jaune : direction du vent.

Il apparaît sous condition de Mistral deux gyres semi-permanents tournant dans le sens horaire. Le premier est identifié au Nord-Ouest du grand bassin (station *Istres*) tandis que le second est observé dans le bassin de Vaine. Les particules sont totalement concentrées et ce qui empêche la dispersion de ces dernières en condition de Mistral faible. En revanche sous condition de Mistral fort les particules sont moins concentrées et tendent à migrer plus loin. Ainsi la majorité des particules arrivent à sortir du bassin de Vaine.

### Dynamique de transport des particules sous régime de Sud-Est

Les particules se déplacent dans la même direction du vent c'est-à-dire du Sud au Nord suivant un courant de surface (Fig. 4-30). Les particules présentes au Nord de la lagune vont suivre la Nord du grand bassin et atteindre la baie de Saint-Chamas. Les particules en provenance de la station *Anse de Berre* vont également rejoindre la zone 1 en suivant le courant de surface le long des côtes du grand bassin.

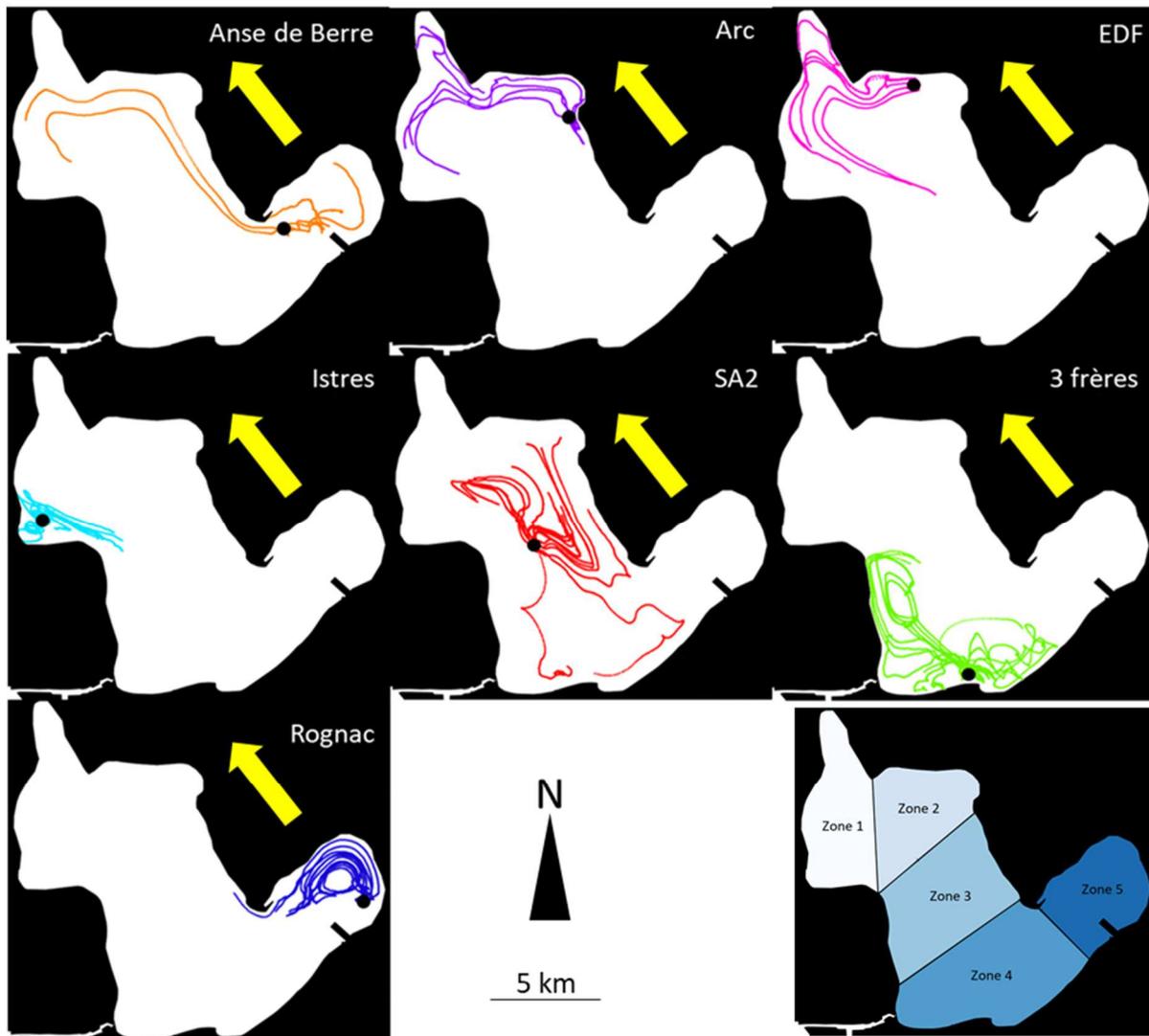


Figure 4-30. Trajectoires des 70 particules sur 72 heures sous régime de Sud-Est modéré pour les 7 stations étudiées. Le point noir indique la position initiale des particules. Flèche jaune : direction du vent.

Il apparait sous condition de Sud-Est trois gyres semi-permanents tournant dans le sens antihoraire. Le premier est identifié au Nord-Ouest du grand bassin (station *Istres*) tandis que le second est observé dans le bassin de Vaine. Les particules sont totalement concentrées et

voient leur dispersion réduite. Le troisième est présent à l'Ouest du grand bassin et concentre les particules provenant de la station *3 frères* limitant donc leur dispersion.

### Dynamique de transport des particules sous régime de Ouest-Nord-Ouest

Sous régime de vent de secteur Ouest-Nord-Ouest, la dynamique de transport des particules sont similaires à celles observées sous condition de Mistral, la seule différence étant l'influence du vent de secteur Ouest qui joue légèrement sur la dispersion des particules (Fig. 4-31).

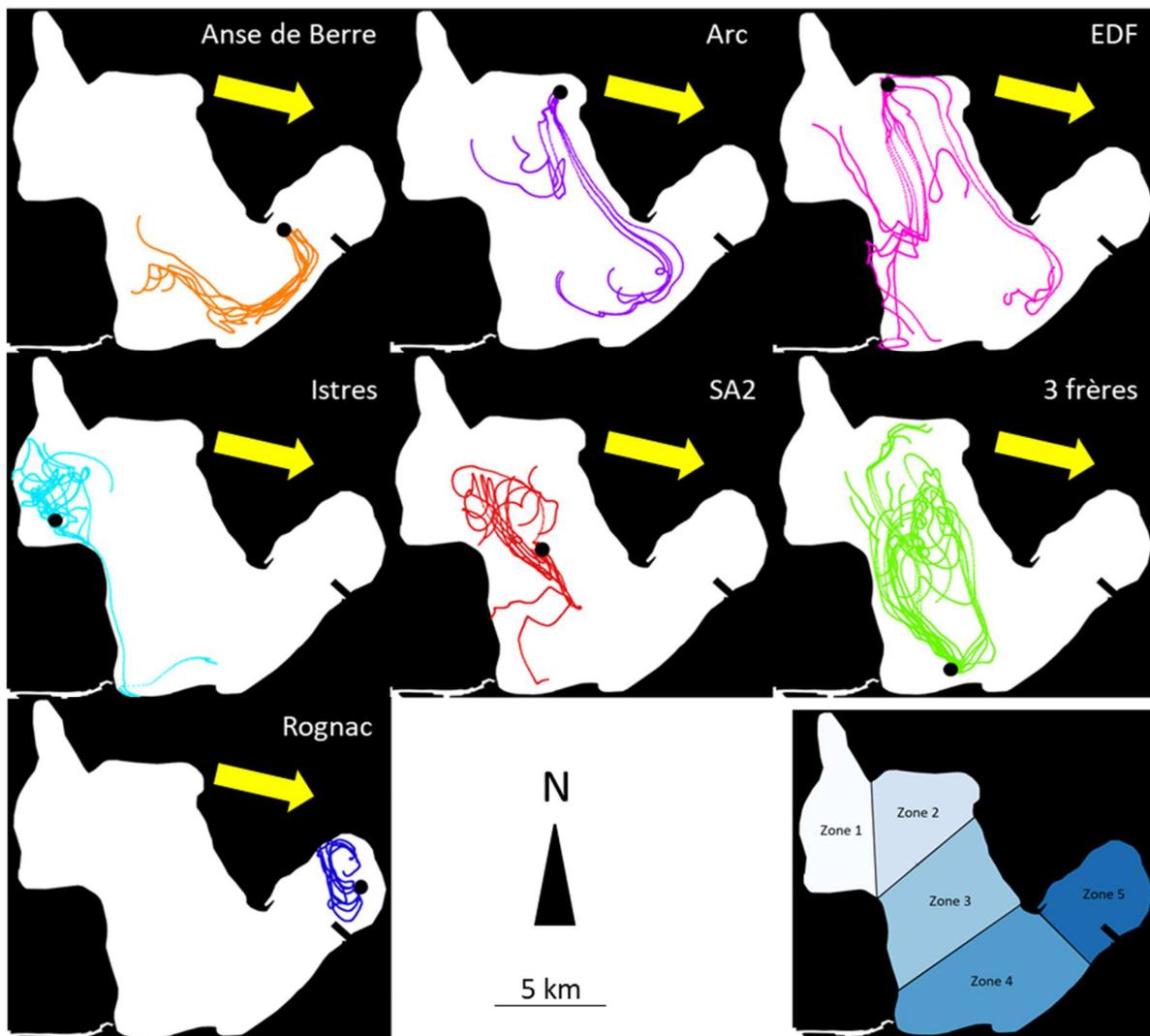


Figure 4-31. Trajectoires des 70 particules sur 72 heures sous régime de Ouest-Nord-Ouest faible pour les 7 stations étudiées. Le point noir indique la position initiale des particules. Flèche jaune : direction du vent.

Cela est observé pour les particules de la station *EDF* qui, pour une partie, suivent la côte Est tandis que d'autres atteignent le Sud du grand bassin en gagnant la côte Ouest. La dispersion des particules provenant de la station *3 frères* suit la même tendance que sous régime de Mistral. Les deux gyres semi-permanents tournant dans le sens horaire sont toujours présents au Nord-Ouest du grand bassin et dans le bassin de Vaine et concentrent les particules.

### Bilan des interactions entre les différentes stations de la lagune

L'étude du transport lagrangien de particules dans l'étang de Berre permet donc de mieux comprendre la distribution des cténaïres mais aussi de créer un lien entre les données observées par les usagers de la lagune et les données mesurées lors du suivi *in situ*.

L'analyse du transport, de la distribution et de la répartition des particules d'origines différentes a permis de déterminer la connectivité entre les stations étudiées et ainsi de mieux comprendre la dynamique des gélatineux dans l'étang de Berre (Fig. 4-32).

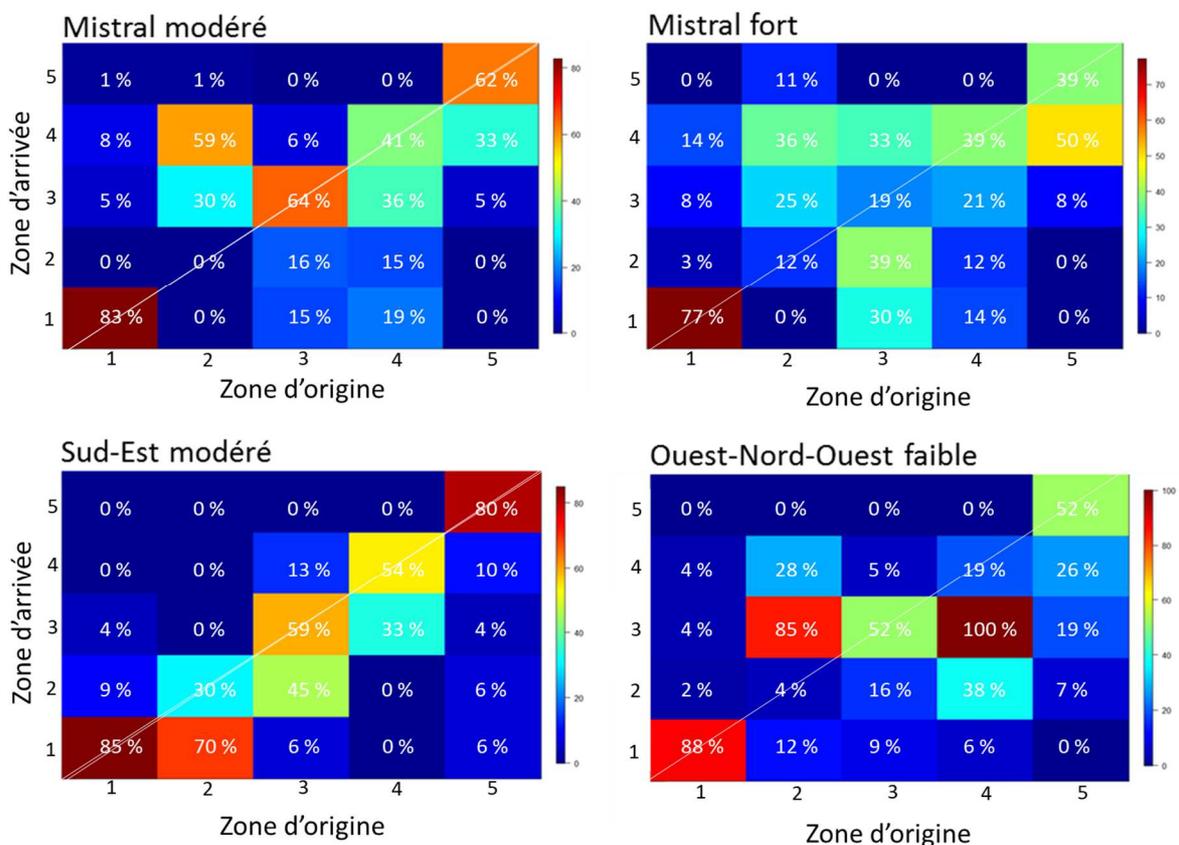


Figure 4-32. Distribution (%) des particules pour chaque condition de vent.

Quel que soit le régime de vent, deux gyres principaux se forment dans les zones 1 et 5. Ces derniers concentrent les particules et limitent donc les échanges avec le reste de la lagune (Fig. 4-32). En revanche, sous régime de Mistral fort ( $> 11 \text{ m s}^{-1}$ ) uniquement, les particules montraient une plus grande dispersion. Il semblerait donc que la vitesse du vent soit un facteur majeur jouant sur la dispersion des particules. Pour la zone 1, 83 % des particules sont retenues sous conditions de Mistral modéré et 62 % pour la zone 5. Sous condition de Sud-Est modéré 85 % (zone 1) et 80 % (zone 5) sont concentrées par les gyres. En revanche sous régime de Mistral fort, seulement 77 % (zone 1) et 39 % (zone 5) des particules sont retenues par les gyres. Ainsi, pour que les particules de ces zones quittent les gyres et dispersent sur une aire plus large, il est nécessaire d'avoir une vitesse de vent  $> 11 \text{ m s}^{-1}$ .

Les observations effectuées par les usagers de la lagune montrent une forte concentration en cténaires dans la partie Nord-Ouest du grand bassin et dans le bassin de Vaine. Ces observations sont cohérentes avec ce qui est observé lors du suivi *in situ* mais aussi avec ce qui est simulé. De fait, la présence d'un haut fond isole le bassin de Vaine du reste de la lagune. Ainsi, les observations sociologiques et océanographiques sont cohérentes. De plus, la présence d'un gyre dans le secteur Nord-Ouest du grand bassin joue aussi un rôle de concentrateur de particules comme observé par les usagers.

Bien que certaines méduses soient capables de se déplacer à contre-courant (Fossette et al. 2015), *Mnemiopsis leidyi* est une espèce typiquement planctonique, avec une distribution dépendante uniquement des courants. La majorité des personnes interrogées sur ce sujet sont unanimes sur l'importance des courants sur le déplacement des gélatineux dans la lagune de Berre : « *je pense qu'elles ne choisissent pas leurs déplacements et qu'elles se laissent guider par le courant.* » [Entretien 6, baigneur - Martigues]. Les pêcheurs qui pratiquent la lagune quotidiennement indiquent que la distribution des gélatineux dans l'étang est fonction du vent, en période de mistral, ceux de Saint-Chamas et Istres (Nord-Ouest) indiquent voir plus de gélatineux qui seraient donc ramenés par le contre-courant de fond remontant du Sud au Nord. Ainsi, ce pêcheur explique : « *quand il y a le mistral, il y a le courant qui remonte donc à chaque fois c'est à bloc. Et quand il y a le vent de la mer, ben c'est le contraire. Mais il y en a beaucoup moins avec le vent de la mer quand même.* » [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas]. Comme observé dans les simulations de

transport de particules, dans le bassin de Vaine et en période de Mistral, les cténaïres sont les plus abondants : « *Par contre, quand il y a un mistral, c'est... alors ça, c'est recta ! Dès qu'il y a du nord, allez, elles arrivent !* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. Enfin, ce pêcheur de Martigues explique que « *les courants de Berre sont inversés quand il y a du Mistral, elles [les méduses] sont souvent vers St-Chamas et l'inverse quand c'est du vent marin mais bon y en a quand même partout dans l'étang. Par contre quand il y a des fortes marées avec le Mistral, il y a un fort courant d'eau de mer qui rentre dans l'étang* » [Entretien 17, pêcheur professionnel - Martigues].

Les témoignages des usagers sur la distribution des cténaïres dans la lagune de Berre en lien avec les conditions météo ne sont pas corrélés aux mesures bimensuelles effectuées *in situ*. Là apparaît une différence entre le vécu des interviewés recueilli par l'enquête sociologique et les mesures océanographiques. Les différences résident dans la temporalité des observations. Les pêcheurs professionnels pratiquent la lagune quotidiennement et ont alors une vision plus régulière des événements. Dans le cas du suivi *in situ*, le pas de temps bimensuel offre seulement une vision à plus grand échelle de temps.

#### 4.4.7.3. Identification des zones refuges potentielles de *M. leidy* dans l'étang de Berre

L'absence de *Mnemiopsis* au cours d'évènements froids et sa réapparition plusieurs mois après laisse penser soit à une source externe à l'étang ou à la présence de zone refuge. *Mnemiopsis leidy* est connu pour se réfugier en hiver dans des zones caractéristiques propices à son hivernage. Les critères suivants ont été définis par (Costello et al. 2012) :

- La **courantologie** doit être limitée (pas de forts courants) et doit jouer un rôle de concentrateur de cténaïres,
- La population de *Mnemiopsis leidy* doit **subsister** (ponte, croissance) indépendamment des cycles saisonniers,
- La zone source potentielle doit présenter de **faibles variations** de salinité,
- La zone source potentielle doit avoir une **production annuelle en zooplancton élevée** permettant aux cténaïres de se maintenir toute l'année

A partir des données récoltées sur les cténaïres dans l'étang de Berre il est possible de déterminer la(les) zone(s) refuge potentielle(s). Dans notre étude, à partir des simulations lagrangiennes, deux zones remplissaient les critères caractéristiques des zones refuge : les zones ❶ et ❺. Ces deux zones étant des concentrateurs de particules (Fig. 4-33).

La zone ❺ semble être la zone refuge de l'étang de Berre pour *Mnemiopsis*. Dans la zone ❶ les températures hivernales trop froides ne permettent pas la production d'œufs chez *Mnemiopsis* (faible abondance en œufs dans cette zone) contrairement à la zone ❺ où la température ne descend pas en dessous de 9°C. Cela est corrélé avec les faibles abondances en larves et œufs dans la zone ❶. De plus, La concentration en carbone disponible pour *M. leidy* est en moyenne 4 fois plus élevée dans la zone ❶ offrant des conditions alimentaires suffisantes au maintien de *Mnemiopsis*.

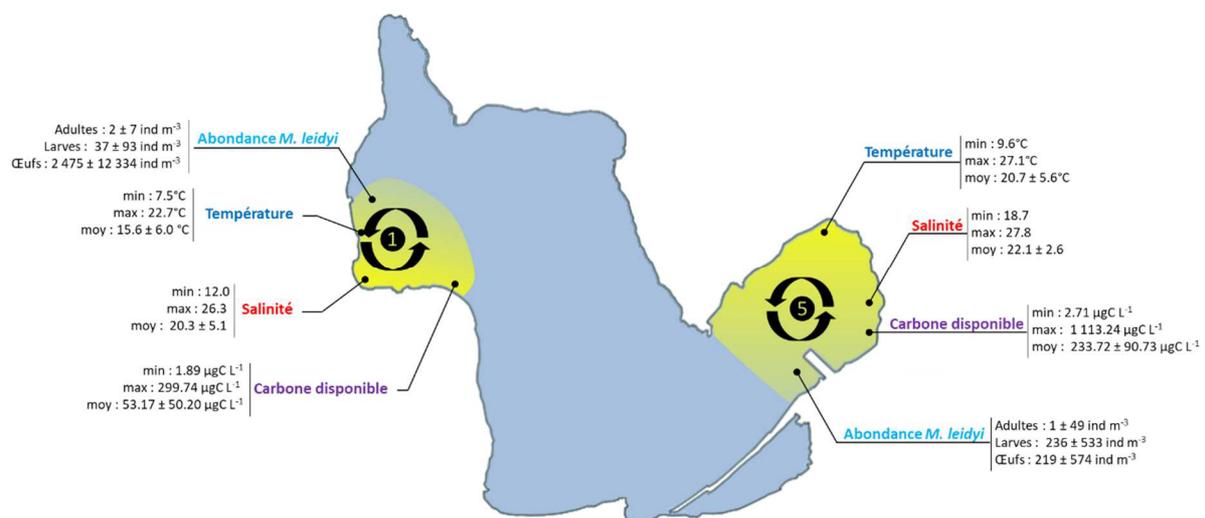


Figure 4-33. Bilan des conditions mesurées dans les zones refuges potentielles de *M. leidy* dans l'étang de Berre.

Pour conclure, nous pouvons donc assumer que le bassin de Vaine (zone ❺) possède toutes les caractéristiques environnementales et biologiques en faveur du maintien de *M. leidy* notamment au cours de l'hiver. Ainsi cette zone refuge pourrait, lorsque les conditions environnementales deviennent favorables, permettre sous conditions de Mistral fort

notamment, l'expansion de *M. leidy* dans le reste de la lagune comme observé ailleurs dans la Baie de Chesapeake (Purcell et al. 2001b, Costello et al. 2012).

#### 4.4.8. Usagers de l'étang de Berre : les zones fréquentées

Dans l'étang de Berre, les zones fréquentées par les différents usagers couvrent l'ensemble de la lagune (Fig. 4-34A). Le Nord de la lagune est particulièrement fréquenté par les usagers interviewés notamment au Nord-Est près des entrées d'eau douce (EDF et l'Arc). Les zones visitées par les usagers sont différentes en fonction de l'usage (Fig. 4-34A).

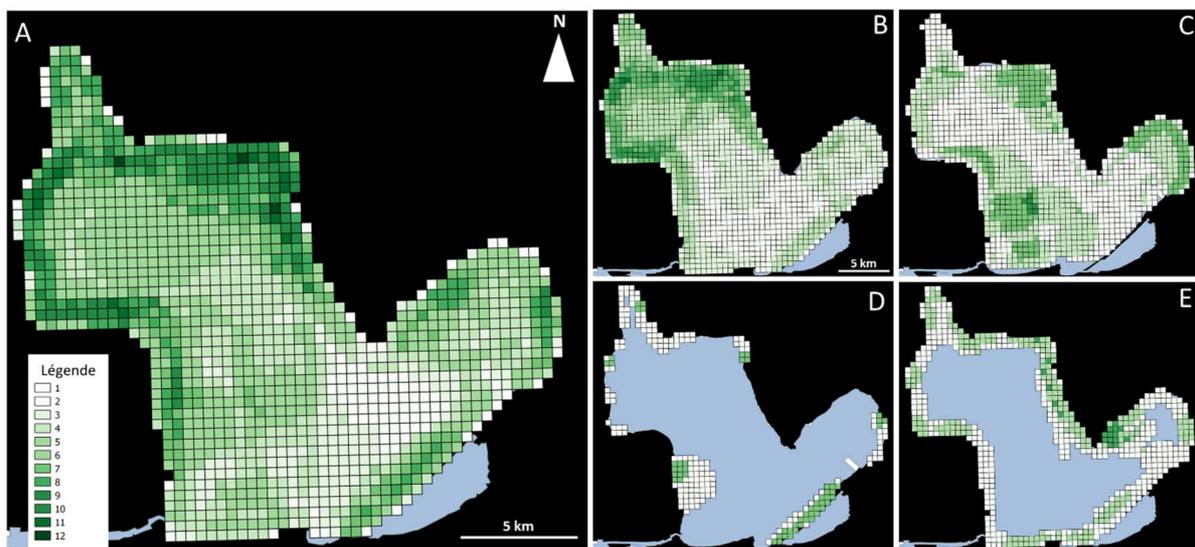


Figure 4-34. Spatialisation et intensité de la fréquentation de l'ensemble des usagers dans l'étang de Berre. Nombre d'entretiens : n = 22. (A) fréquentation globale, (B) pêcheurs ; (C) plaisanciers et clubs nautiques ; (D) baigneurs et (E) chasseurs sous-marins.

La pêche et la plaisance sont les deux usages qui présentent des aires de fréquentations les plus importantes. En effet, l'activité de pêche professionnelle couvre l'ensemble de la lagune (Fig. 4-34B) : « on n'est pas limité, on n'a pas de zone particulière » stipule ce pêcheur de Saint-Chamas [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas]. Toutefois, les zones de pêche les plus fréquentées sont situées dans la partie Nord de l'étang notamment près des entrées d'eau douce (EDF et l'Arc) et dans le quart Nord-Ouest. Le sud de l'étang et le Nord du bassin de Vaine sont également les plus fréquentées. La zone de pêche de chaque pêcheur tend en outre à être assez proche du port d'attache. Ainsi, des pêcheurs de Saint-Chamas se cantonneront principalement au Nord de la lagune : « nous sur Saint-

*Chamas, on travaille près, on peut aller où on veut hein [...] on travaille principalement à Canet, Champigny... moi je m'arrête là* » [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas]. Cet autre pêcheur de Saint-Chamas pêche également dans « *le nord de l'étang* » [Entretien 19, pêcheur professionnel – Saint-Chamas]. Les pêcheurs basés sur Berre l'Etang se cantonnent à « *Vaine* » [Entretien 13, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. Enfin, un autre pêcheur qui travaille à Berre l'Etang et à Saint-Chamas exerce dans une aire de pêche plus grande : « *je travaille à la plage de Monteau, après la plage de la Romaniquette, le long des pierres des Heures Claires. La plage du Ranquet. Après on est à la plage de Figuerolles, en bas à la Mède et après on travaille à Champigny, le long des plages du Cannet* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. Toutefois, pour la majorité des pêcheurs interviewés, tous indiquent que la zone de pêche dépend de la saison. En automne, les pêcheurs à la capéchade se placent dans la partie Sud du grand bassin le long du cordon du Jaï : « *en ce moment, on est là sur Martigues. Comme c'est la fin de la saisons, l'anguille elle sort* » [Entretien 19, pêcheur professionnel – Saint-Chamas] ; « *ici, tous les pêcheurs, à la fin de l'année, c'est là qu'on fait la sortie des fines argentées* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

La plaisance en voilier ou bateau à moteur couvre l'ensemble de la lagune (Fig. 4-34C) ; mais les zones de navigation les plus fréquentées sont très localisées aux zones les plus profondes du grand bassin et du bassin de Vaine. En revanche, au Nord-Est et à l'Ouest de la lagune ce sont principalement des activités de kayak qui sont pratiquées. Dans le bassin de Vaine, zone également très fréquentée, ce sont des activités de kayak, paddle et d'école de voile légère qui y sont pratiquées.

L'étang de Berre est un territoire occupé par de multiples aménagements (usines, villes, aéroport, plages, ports). Du fait de cet important aménagement, la baignade est très localisée (Fig. 4-35). Les plages de Thonon à l'Ouest, du Jaï au Sud et des Marettes dans le bassin de Vaine sont les plages les plus fréquentées par les usagers interrogés (Fig. 4-36D).

D'autres comme cette baigneuse habitant Pelissanne fréquente « *la plage des Merveilles sur Berre. Je suis allée au Ranquet à Istres qui est une super plage [...] plutôt*

*agréable, plutôt propre, des qualités qui me convenaient. J'ai atterri au Ranquet avec cette très belle plage populaire, simple aussi, comme ici, des gens simples qui viennent se baigner, jouer, qui ne se foutent pas de toi » [Entretien 4, baigneur - Pelissane]. Celle-ci ajoute aussi fréquenter la plage des Merveilles pour sa digue qui protège des échouages d'algues.*

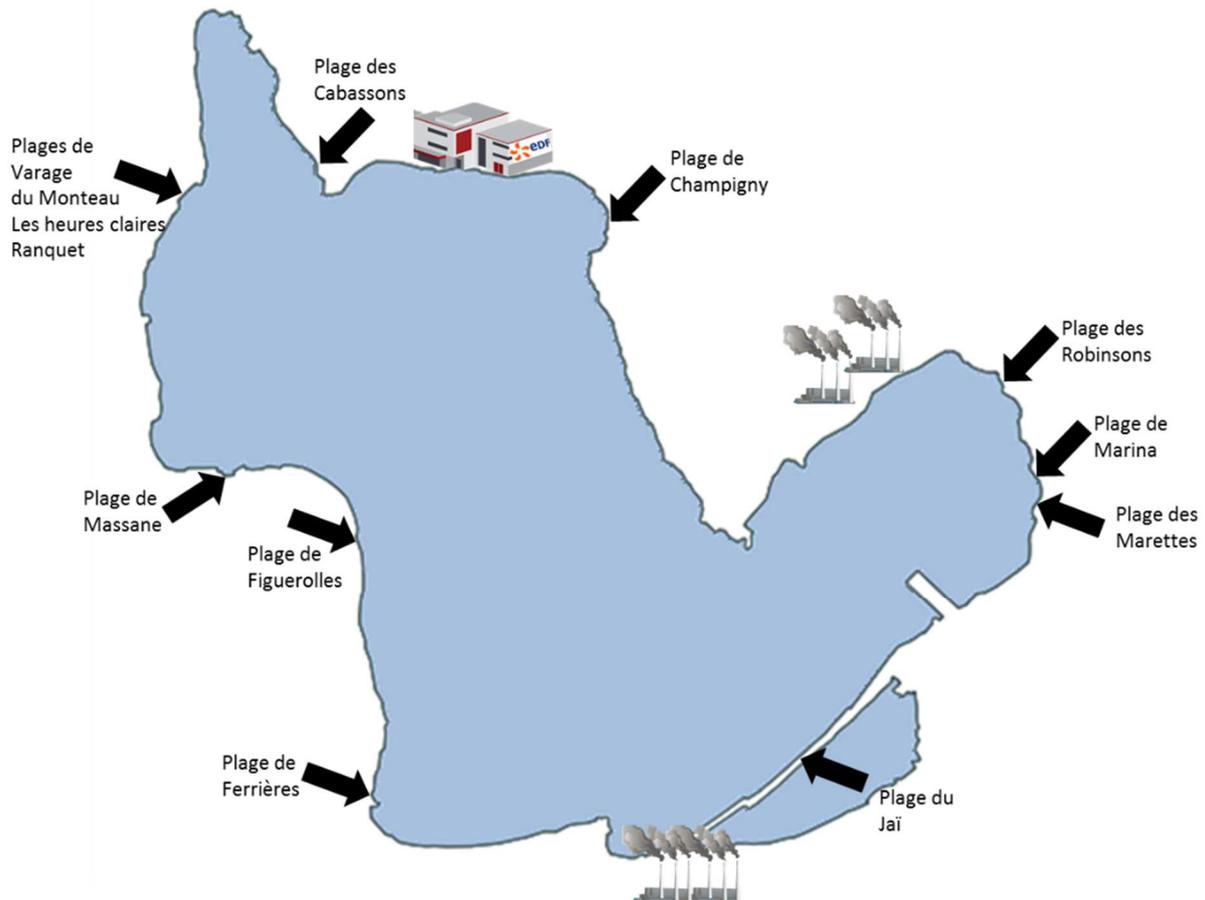


Figure 4-35. Localisation des plages autour de l'étang de Berre

L'activité de chasse sous-marine se cantonne à une fréquentation de zones très côtières (Fig. 4-34E). Partant généralement des berges de l'étang à pieds ou en bateau en fonction de la houle principalement, les chasseurs sous-marins sont le plus présents au Sud, sur la côte Est et au Nord du grand étang et, dans la partie Nord du bassin de Vaine : « *je vais dans les herbiers là... Il y a des herbiers à l'Arc, il y en a dans l'anse de Saint-Chamas, ce qu'on appelle la Petite Camargue qui est là [...] Donc la digue aussi, toute la digue du Rove [...] Et les herbiers, plage de la Marina. Plages des Marettes* » [Entretien 9, chasseur sous-marin - Istres]. Les chasseurs sous-marins privilégient les zones d'herbiers à Zostères pour se poster en embuscade derrière les herbiers pour ne pas effrayer les poissons.

L'identification des zones fréquentées par les différents usagers de la lagune permet de mieux comprendre les potentielles interactions entre eux et les gélatineux. La spatialisation des zones fréquentées dans l'étang de Berre montre que les pêcheurs et les plaisanciers sont potentiellement les plus exposés.

#### 4.4.9. L'exposition des usagers aux gélatineux

Les zones où les gélatineux sont le plus observés sont proches des côtes notamment dans le bassin de Vaine mais aussi le long des côtes Nord et Nord-Ouest du grand étang (Fig. 4-36). Comme indiqué par ce baigneur de Martigues, *Mnemiopsis leidyi* est observée « *au large, au bord, il y en avait partout* » [Entretien 6, baigneur - Martigues].

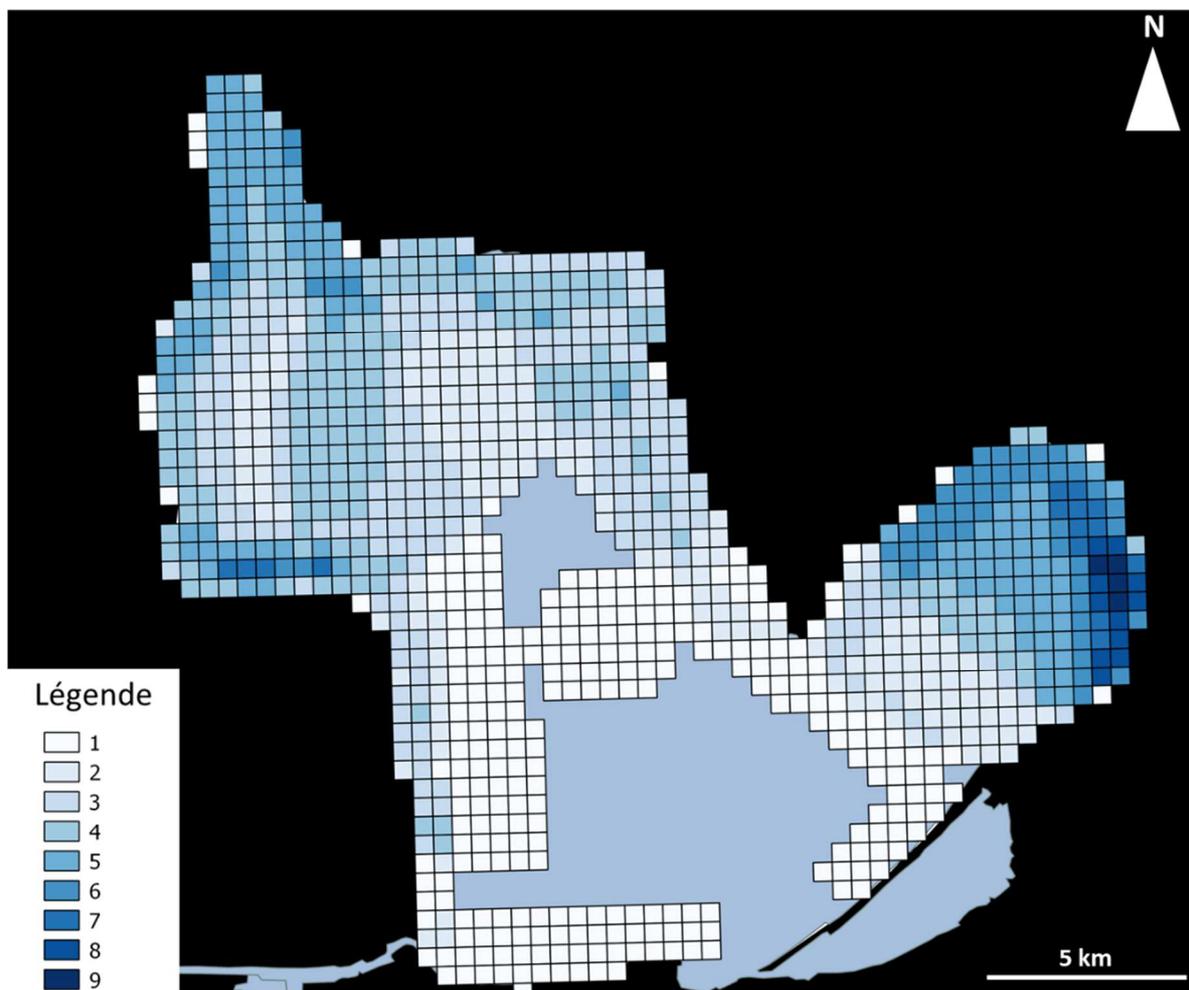


Figure 4-36. Spatialisation et intensité des zones d'observation de gélatineux de l'ensemble des usagers dans l'étang de Berre. Nombre d'entretiens : n = 22.

Tous les individus interrogés sont unanimes sur la présence de *M. leidy* dans l'ensemble de la lagune : « *vous en avez sur l'étang, dans le port mais les pêcheurs quand ils vont sur St-Chamas quand ils vont sur Berre, sur Martigues, ils en ramènent. C'est sur l'étang de Berre* » [Entretien 2, plaisancier – Istres] ; « *Partout. C'est vraiment celle qu'on retrouve dans tous les coins de l'étang. Istres, Martigues* » [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas] ; « *C'est vrai que ce n'est pas clair mais je peux les voir, du côté de Berre, Rognac ça en est plein, tout le long là on peut en voir. On en rencontre de partout.* » [Entretien 21, pêcheur loisirs – Berre l'Etang]. Même si certains usagers indiquent que « *l'eau n'est pas la même partout* » [Entretien 6, baigneur - Martigues] à cause de la turbidité ou des rejets d'eau douce par exemple ; d'autres semblent toutefois observer des *Mnemiopsis* jusque dans le panache de la centrale hydroélectrique EDF (nommée « *la chute* » pour certains) « *Même dans la chute, quand elle coule, on prend des méduses.* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

Le cnidaire *Aurelia* spp. semble être observé plus localement : « *Quand on passe devant le port, sans arrêt, on avait des grosses méduses qui arrivaient à une période. C'était infesté ! Il y en avait partout !* » [Entretien 6, baigneur - Martigues]. Enfin, *Gonionemus vertens*, nouvellement observé dans la lagune n'est vu que très localement « *dans le bassin de Vaine* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang] ; cette espèce n'a pas été remarquée ailleurs : « *nous, sur le Nord, on n'en n'a pas vu* » [Entretien 19, pêcheur professionnel – Saint-Chamas].

Les chasseurs sous-marins et les baigneurs montrent également des fréquences d'observations importantes dans le bassin de Vaine et à l'Ouest du grand étang (Fig. 4-37C & D) : « *Après c'est en plongée donc c'est sûr que je vais en voir plus que quelqu'un qui est sur son bateau, avec une eau saumâtre il les verra moins, à part celles qui sont en surface [...] après on en voit en surface mais on n'y fait pas spécialement attention quand on navigue ou quoi* » [Entretien 21, pêcheur loisirs – Berre l'Etang]. Enfin, l'activité de plaisance est peu confrontée aux gélatineux sauf dans le bassin de Vaine où les activités proches de la surface de l'eau comme le kayak et le paddle offrent la possibilité d'interactions (Fig 4-37B) : « *dans le*

cadre de nos activités, oui, avec des groupes d'enfants oui, depuis le bateau » [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas].

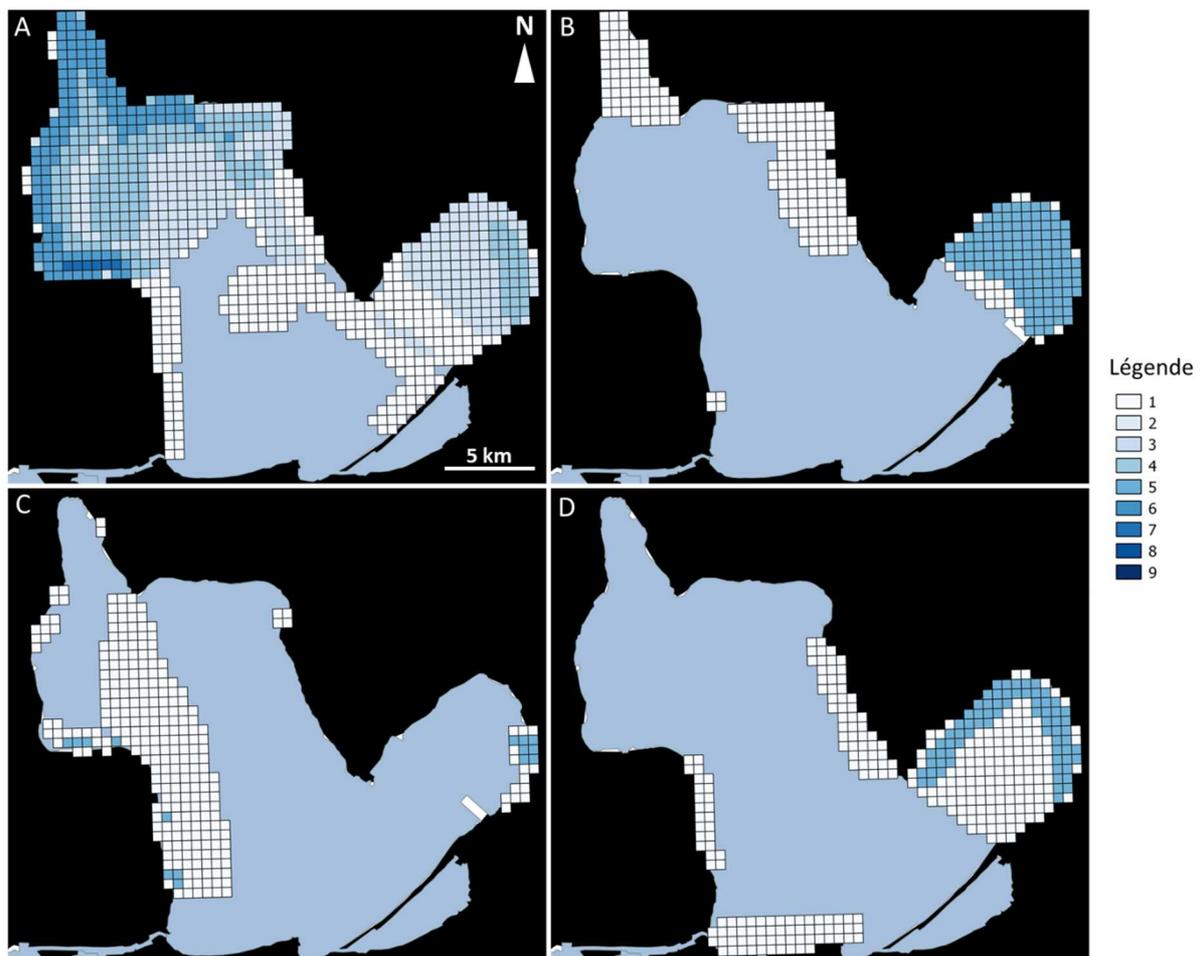


Figure 4-37. Fréquence des observations de gélatineux spatialisée pour les différents types d'usages dans l'étang de Berre. (A) pêcheurs ; (B) plaisanciers et clubs nautiques ; (C) baigneurs ; (D) chasseurs sous-marins.

Du fait de la taille et de la transparence des gélatineux, les observations visuelles sont souvent difficiles : « *Parce que bon après, il faut avoir l'œil.* » [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas] indique ce pêcheur en parlant de *Mnemiopsis*. Les pêcheurs professionnels sont les plus fréquemment en contact avec des méduses (Fig. 4-37A) : « *je la vois tout le temps* » [Entretien 13, pêcheur professionnel – Berre l'Etang] ; « *de toute façon tu les prends, et puis sinon, des fois tu les vois, hein. Des fois tout est bien clair, on en voit, c'est des tapis, hein. Des tapis, des tapis.* » [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas]. Les gélatineux sont la plupart du temps observés dans les filets de pêche dans la partie Nord et Nord-Ouest du grand étang et à l'Est du bassin de Vaine.

Les interactions entre gélatineux et activités humaines sont ainsi liées au type d'usage. En effet si l'usage nécessite d'immerger du matériel (pêcheurs) ou de se trouver directement dans l'eau (nageurs, plongeurs), les contacts sont plus fréquents que lorsque les usages n'impliquent pas d'immersion (voile, activités nautiques). De fait, il est important de prendre en compte le type d'usage et le contexte de rencontre entre usagers et gélatineux pour en comprendre la gêne potentielle.

Les appellations vernaculaires de *Mnemiopsis* sont révélatrices de ces différentes expériences sensibles vécues par les usagers face au gélatineux. Elles tendent en effet à varier selon le type d'usager. Certains des usagers rencontrés utilisent des expressions imagées pour nommer le cténaire *Mnemiopsis leidyi*. L'appellation « *la glaire* » est principalement utilisée par les pêcheurs, alors que pour les plaisanciers c'est « œil de chat ». [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas]. Les pêcheurs utilisent là une expression relevant d'une sensation au touché, en revanche, les plaisanciers expriment une sensation visuelle puisqu'il n'y a pas de contact direct avec les cténaires.

La gêne exprimée par les usagers sera différente en fonction du type d'usage pratiqué. Par exemple, un pêcheur peut être gêné par la présence de gélatineux mais peut ne plus l'être lorsque ce même pêcheur se fait baigneur. En fonction du contexte (sur l'eau ou dans l'eau) de confrontation avec les gélatineux les réactions ne sont pas les mêmes. La quantification de l'abondance en gélatineux ne sera pas la même si l'usage s'effectue dans l'eau ou sur l'eau. Comme l'indiquait l'un des plaisanciers interrogés [Entretien 11, moniteur de voile – Martigues], en cours de navigation, du fait de leur transparence, les cténaires passent inaperçus. Ici le contact visuel peut être donc limité entre l'usager et les gélatineux. En revanche, un baigneur dans l'eau aura une tout autre estimation de l'abondance puisque physiquement confronté aux gélatineux. Les pratiques impliquant une immersion totale ou partielle du corps (baignade, chasse sous-marine, pêche) sont davantage propices que les autres à l'identification par les usagers de la présence de *Mnemiopsis*.

#### 4.4.10. La gêne occasionnée par la présence des gélatineux

##### 4.4.10.1. Les gélatineux dans les étangs de Berre et du Vaccarès : utiles ou nuisibles ?

Les proliférations de gélatineux sont considérées comme des révélateurs d'écosystèmes perturbés (Doyle et al. 2014). Ce constat, simple en apparence, peut donner lieu à trois lectures s'inscrivant dans trois éthiques différentes (Larrère & Larrère 2011), l'une biocentrée, l'autre anthropocentrée et enfin une lecture écocentrée.

D'un point de vue biocentré, ces proliférations sont des conséquences de perturbations anthropiques. La réussite du processus de colonisation (pour les espèces allochtones) et les phénomènes de bloom sont favorisés par de précédentes dégradations d'origine anthropique de l'écosystème. Ces proliférations peuvent ensuite devenir des facteurs d'aggravation de ces dégradations en fragilisant davantage encore l'écosystème où elles ont lieu. Ces considérations sont biocentrées, dans la mesure où la vulnérabilité en jeu est celle de l'écosystème et où la présence humaine tend à être limitée à un rôle de perturbateur de la « nature ».

Une lecture anthropocentrée soulignerait pour sa part les perturbations que ces proliférations de gélatineux causent aux activités humaines ou inversement les opportunités qu'elles peuvent représenter. De ce point de vue les gélatineux peuvent être considérés comme utiles, inutiles ou nuisibles à l'être humain. Ce dualisme utile/nuisible historiquement issu de nos anciennes sociétés paysannes a perduré, sinon s'est renforcé durant l'industrialisation de nos sociétés. Il a, depuis quelques décennies, connu certaines nuances (Micoud 1993).

Enfin, une lecture écocentrée, basée sur le principe d'une communauté biotique incluant l'être humain, tendrait à souligner les interdépendances entre nature et société. Ce faisant, elle mettrait en exergue les articulations entre les vulnérabilités des écosystèmes et celles des êtres humains (Claeys 2017). Ces éthiques sont présentes dans les discours des différentes personnes interviewées. Si le dualisme utile/nuisible fait encore sens pour nos interlocuteurs, ils ne s'inscrivent pas pour autant totalement dans une éthique anthropocentrée.

Le diagramme de comparaison (Fig. 4-38) montre qu'aucun des interviewés ne définit *Mnemiopsis leidyi* uniquement comme un nuisible. Pour neuf répondants, principalement des pêcheurs et des professionnels du loisir (camping, nautisme), *Mnemiopsis* est défini comme utile et nuisible à la fois. Les discours recueillis tendent à être nuancés, même chez les individus se déclarant gênés par les gélatineux. Ils font là la distinction entre la gêne occasionnée par les cténaïres et leur rôle dans l'écosystème.

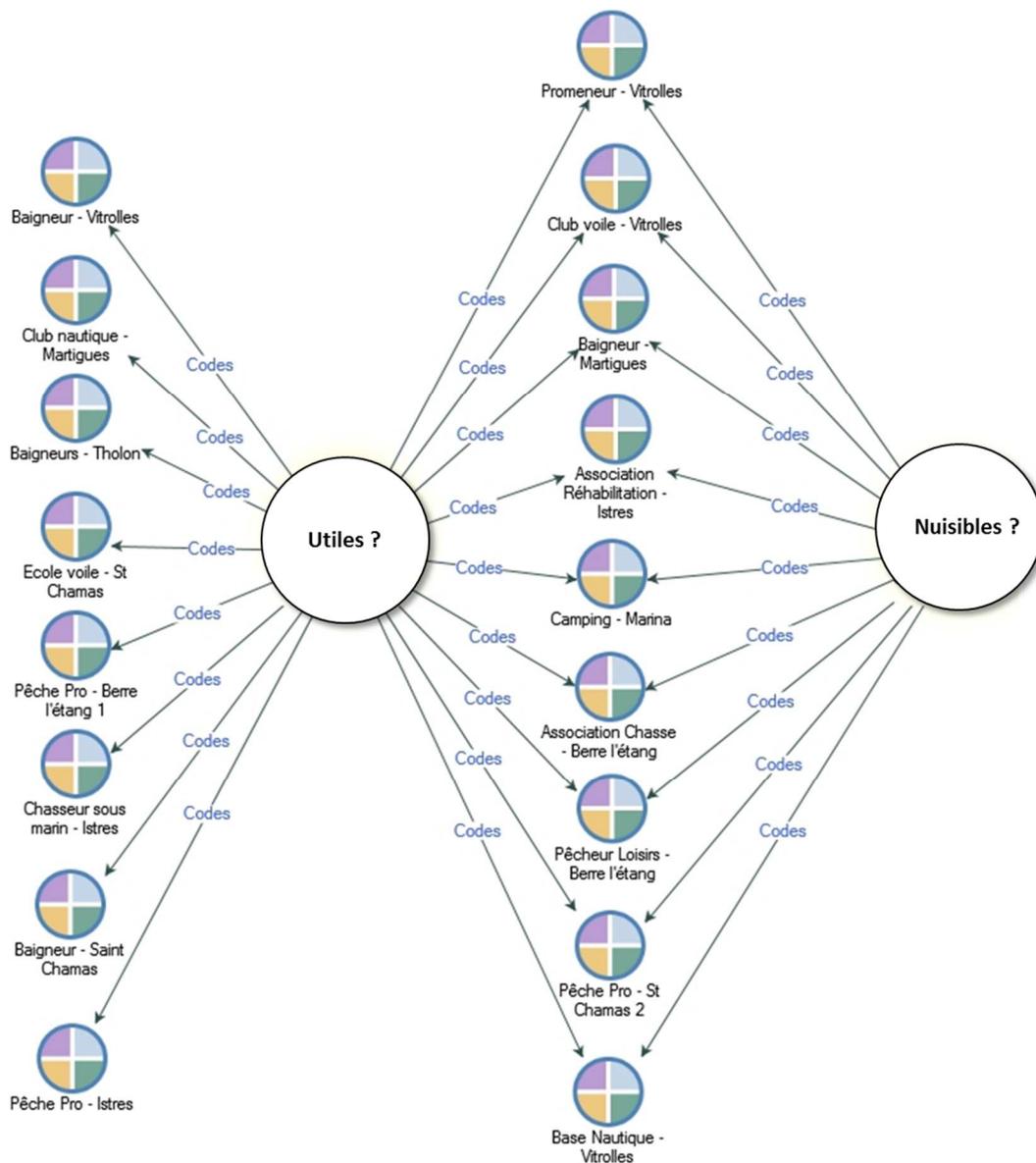


Figure 4-38. Mentions des thèmes « utiles » et « nuisible » par les usagers interrogés : diagramme de comparaison (étang de Berre).

Sur 17 personnes ayant répondu à cette question lors des entretiens, 8 non seulement considèrent pas *M. leidy* comme étant *utile*, mais peuvent même lui attribuer une *utilité* effective ou tacite (Fig. 5-38) :

« *Elles sont sympas les méduses de l'étang de Berre ! Elles ne sont pas urticantes donc. Moi ça ne me gêne pas* » [Entretien 7, moniteur de voile - Vitrolles] ;

« *Elles ne sont pas là pour décorer, je pense.* » [Entretien 6, baigneur - Martigues].

Ce gérant de camping explique :

« *Je ne pense pas qu'il y ait une espèce qui n'ait pas d'utilité. Après, ce n'est pas forcément parce qu'une espèce n'est pas là que tout s'effondre non plus. La nature, elle a horreur du vide. Donc quand il y a quelque chose qui disparaît, elle le remplace par autre chose. Mais elles servent forcément d'aliment à quelqu'un dans la chaîne alimentaire, voilà. Elles doivent filtrer l'eau aussi* » [Entretien 8, gérant de camping – Rognac].

Ce moniteur de club nautique à Vitrolles pense que ce n'est en aucun cas nuisible :

« *Mais pour moi non, il n'y a aucun animal qui est nuisible, c'est clair... Aucun. A nous de leur donner la possibilité de s'épanouir au même titre que nous, de partager le territoire, ce qui n'est pas forcément facile mais il y a des solutions.* » [Entretien 7, moniteur de voile - Vitrolles].

Certains pêcheurs expliquent aussi que les cténares n'ont pas d'utilité : « *je ne sais même pas à quoi c'est bon ! C'est bon à rien, ça, ce n'est que de l'eau !* » [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas]. Ce pêcheur ne trouve pas *Mnemiopsis* utile mais n'indique tout de même pas qu'il est nuisible. Un autre pêcheur d'Istres considère en premier lieu que *Mnemiopsis* n'a pas d'utilité, puis nuance son propos en soulignant qu'elle n'a pas d'utilité pour lui, mais qu'elle pourrait en avoir par ailleurs, soulignant finalement que le vrai problème vient de sa prolifération :

« *Utilité non, parce que je ne la vends pas donc pour moi elle n'est pas utile, maintenant c'est sûr que si elle y est c'est qu'elle doit avoir un service quelque part. Par contre c'est vrai que la prolifération qu'il y a là, pour nous c'est un gros souci.* » [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres].

En comparaison avec l'étang de Berre, les usagers de l'étang du Vaccarès se sont également exprimés sur la caractère utile ou nuisible de *Mnemiopsis*. Les gestionnaires naturalistes ont une vision intégrative de l'utilité de *Mnemiopsis* dans la nature : « *Moi, je l'aime bien voir dans l'eau, mais je ne peux pas imaginer que les poissons ou d'autres trucs mangent ces méduses. Alors ils ont peut-être le droit d'y être comme tous les animaux* » [Entretien 24, garde RNNC - Capelière]. Un autre gestionnaire explique « *j'imagine qu'elle rentre quand même quelque part dans le système et dans la chaîne alimentaire globale, forcément* » [Entretien 23, direction RNNC - Capelière]. En revanche, comme pour les pêcheurs de Berre, ce pêcheur camarguais explique également que *M. leidy* n'a pas d'utilité dans la Nature « *moi, je vois plus un côté nuisible qu'utilité.* » [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès]. Ces professionnels de la pêche sont en effet les plus impactés par la présence des cténaïres, dans leurs conditions de travail mais aussi dans leurs revenus. Une telle expérience est plus propice que celle des autres interviewés à les amener à caractériser *M. leidy* de nuisible.

Dans les deux territoires étudiés, les interviewés montrent une relative acceptation de la présence de *Mnemiopsis*. Le fait que *Mnemiopsis* ne soit pas urticante contribue fortement à ces acceptations. Ce sont les situations de prolifération qui gênent davantage les interviewés. Dans ce contexte, les usagers se questionnent sur la place de *Mnemiopsis* dans l'environnement et indiquent, sans en avoir connaissance, que cette espèce est utile au fonctionnement de l'écosystème. Ce gérant de camping pense même au côté positif de *Mnemiopsis* qui pourrait contribuer à l'amélioration de la transparence de l'eau en la filtrant. Au-delà des enjeux de conservation de la biodiversité en Camargue, ce garde exprime une « *affection* » pour *Mnemiopsis*.

L'animal en tant que tel n'est globalement pas considéré comme nuisible or, ce qui ressort dans certains propos c'est le caractère invasif de *Mnemiopsis* qui le rend nuisible :

« *Ce qui devient nuisible, c'est quand il y a une surpopulation par rapport à une autre. Voilà. Mais tant qu'on reste sur des choses qui sont équilibrées par la nature elle-même, il n'y a pas d'espèces nuisibles.* » [Entretien 8, gérant de camping – Rognac].

Le chasseur rencontré à Berre l'étang s'inscrit dans le même raisonnement. De ce point de vue ce n'est pas l'espèce en tant que telle qui est intrinsèquement nuisible mais les situations de « déséquilibre » :

*« Je pense que tout peut être nuisible dans la mesure où ne s'est pas régulé et... la Terre a été faite et créée pour réguler donc... Chaque espèce a son prédateur. Le problème de notre siècle en fait c'est qu'aujourd'hui, par l'incompétence, de la connaissance des animaux, comme des poissons, comme de tout, on a tendance à se mêler de choses et à déséquilibrer le système » [Entretien 1, chasseur – Berre l'Etang].*

Ce faisant, ils s'inscrivent dans la redéfinition de la notion de nuisible portée par les politiques environnementales contemporaines (Micoud 1993). Dans les deux territoires étudiés, les discours recueillis tendent à s'inscrire dans une éthique écocentrée. Même les professionnels de la protection de la nature pour lesquels la lutte contre les invasions biologiques est devenue une part croissante de leurs missions, ni mêmes les pêcheurs professionnels affectés physiquement et économiquement par les proliférations de *M. Leidy* ne condamnent totalement ce gélatineux.

#### 4.4.10.2. La prolifération de gélatineux provoque-t-elle toujours une gêne ?

S'ils lui reconnaissent une certaine utilité, les interviewés décrivent néanmoins des situations de gêne. Trois quarts des usagers rencontrés se disent gênés par la présence de gélatineux, dans des proportions plus ou moins grandes. Les différents niveaux de gêne exprimés vis-à-vis de la présence et de la prolifération des gélatineux sont, sans surprises influencés par le type de pratique des locuteurs. Entre de nouveau en jeu l'expérience sensorielle du contact visuel et cutané.

Les lieux où les usagers rencontrés se disent principalement gênés sont proches des côtes au Nord-Ouest du grand étang et dans l'ensemble du bassin de Vaine (Fig. 4-39). Les niveaux de gêne exprimés par les différents interviewés s'expliquent par la probabilité plus ou moins élevée qu'ils ont d'être en interaction avec *M. Leidy* en premier lieu, et en second, par la forme et les conséquences de ces interactions pour les individus et leurs activités. Ainsi, le risque qu'un individu soit gêné par *M. Leidy* dépend de la présence/absence de processus de prolifération (*aléa*), ainsi que de son exposition à ce phénomène (*vulnérabilité*). Parmi les

interviewés, le niveau de risque le plus élevé concerne principalement l'activité de pêche professionnelle sur l'ensemble des côtes au Nord-Ouest du grand étang et à l'Est du bassin de Vaine. Pour la baignade, le niveau de *risque* le plus élevé sera principalement au niveau de la plage des Marettes à Vitrolles (à l'Est du bassin de Vaine).

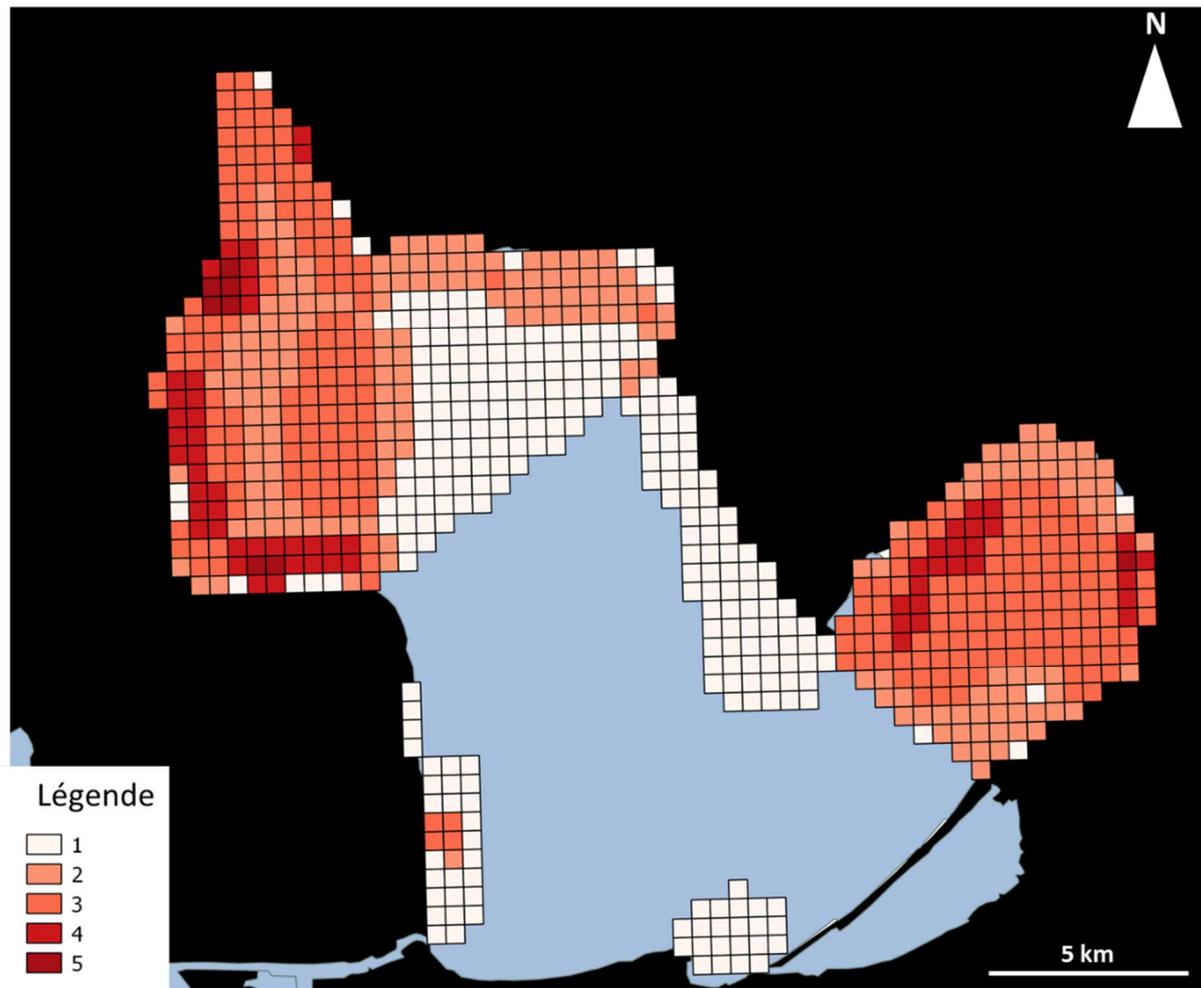


Figure 4-39. Spatialisation et intensité des zones de gêne ressentie par l'ensemble des usagers dans l'étang de Berre. Nombre d'entretiens : n = 22.

La gêne exprimée par les baigneurs, les plaisanciers, les pêcheurs loisirs et les chasseurs sous-marins est dépendante principalement de l'abondance en gélatineux. La gêne pour les plaisanciers est nulle puisque certains comme ce moniteur du club nautique de Saint-Chamas indique « *Non parce que justement on les prend à la main, on montre au public qu'elles ne sont pas urticantes* » [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas]. Le fait que *Mnemiopsis leidyi* ne soit pas urticante crée une crainte moins importante que pour

*Gonionemus vertens* par exemple : « non, moi, elles ne m'ont jamais gênée. Les rouges c'est différent » [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas]. Les pêcheurs loisirs ne sont pas impactés par l'invasion de *M. leidy* « parce qu'on pêche qu'au leurre ou au loup donc ce n'est pas gênant. Après est ce que la présence de méduses joue sur la présence de prédateur ça je ne sais pas. » [Entretien 21, pêcheur loisirs – Berre l'Etang]. Il est donc important de prendre en compte le type d'usager pratiqué pour caractériser les interactions entre usagers et gélatineux.

De plus, une même personne peut avoir des usages différents de l'étang impliquant ainsi des situations différentes d'interactions entre usagers et méduses dont les niveaux de gêne peuvent être différents. Par exemple même si dans le cadre de leur activité professionnelle les pêcheurs professionnels sont largement impactés par *M. leidy*, ceux-ci ne sont pas gênés lorsqu'ils pratiquent une activité de loisir comme la baignade. En effet, ce pêcheur de Berre l'Etang indique, lorsqu'il se baigne dans l'étang : « je trouve ça assez rigolo. Le truc un peu gluant, visqueux qui vous touche le visage, non non ça ne me dérange pas » [Entretien 13, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. Pour ce chasseur sous-marin d'Istres, la présence de gélatineux est même « l'indicateur qu'il y ait du poisson » [Entretien 9, chasseur sous-marin - Istres].

Les témoignages recueillis auprès des observateurs du programme de science participative *Mnemi'Obs* permettent de mieux comprendre l'évolution saisonnière de la gêne occasionnée par les gélatineux (Fig. 4-40). En effet, les diminutions des niveaux de gêne exprimés peuvent résulter de la réduction de l'*aléa* (moindres proliférations de gélatineux) ou bien de la baisse de la *vulnérabilité* (moins de pratiques exposant à un contact avec les gélatineux). La réciproque pourrait s'observer en cas d'augmentation.

En octobre 2016, les niveaux de gêne liés à la présence de *M. leidy* pour les participants au programme *Mnemi'Obs* sont faibles et même tout à fait nuls en novembre et décembre. Cela est à mettre en lien avec la fin de la saison estivale induisant une baisse de la fréquentation des côtes et l'arrêt de la baignade (Fig. 4-40). En revanche, en 2017, la gêne exprimée est plus élevée entre mai et juin. Ce niveau de gêne exprimée est important en juillet 2017 puis, devenait modéré en août. Cette baisse durant le mois d'août pourrait d'une

réduction de la vulnérabilité (météo peu propice à la baignade, période de vacances réduisant l'activité de pêche et invitant à des baignades en mer plutôt que dans l'étang). De forts colmatages de filets par *M. leidy* sont également reportés entre mai et juillet 2017 (Fig. 4-40). Au printemps 2017, la présence du cnidaire *Aurelia* spp. impliquait également une nuisance forte à modérée couplée à un fort colmatage (Fig. 4-40). Enfin, l'hydroméduse urticante récemment introduite dans l'étang, *Gonionemus vertens*, provoquait au mois de juin 2017 un niveau de gêne modéré très localisé aux plages du bassin de Vaine.

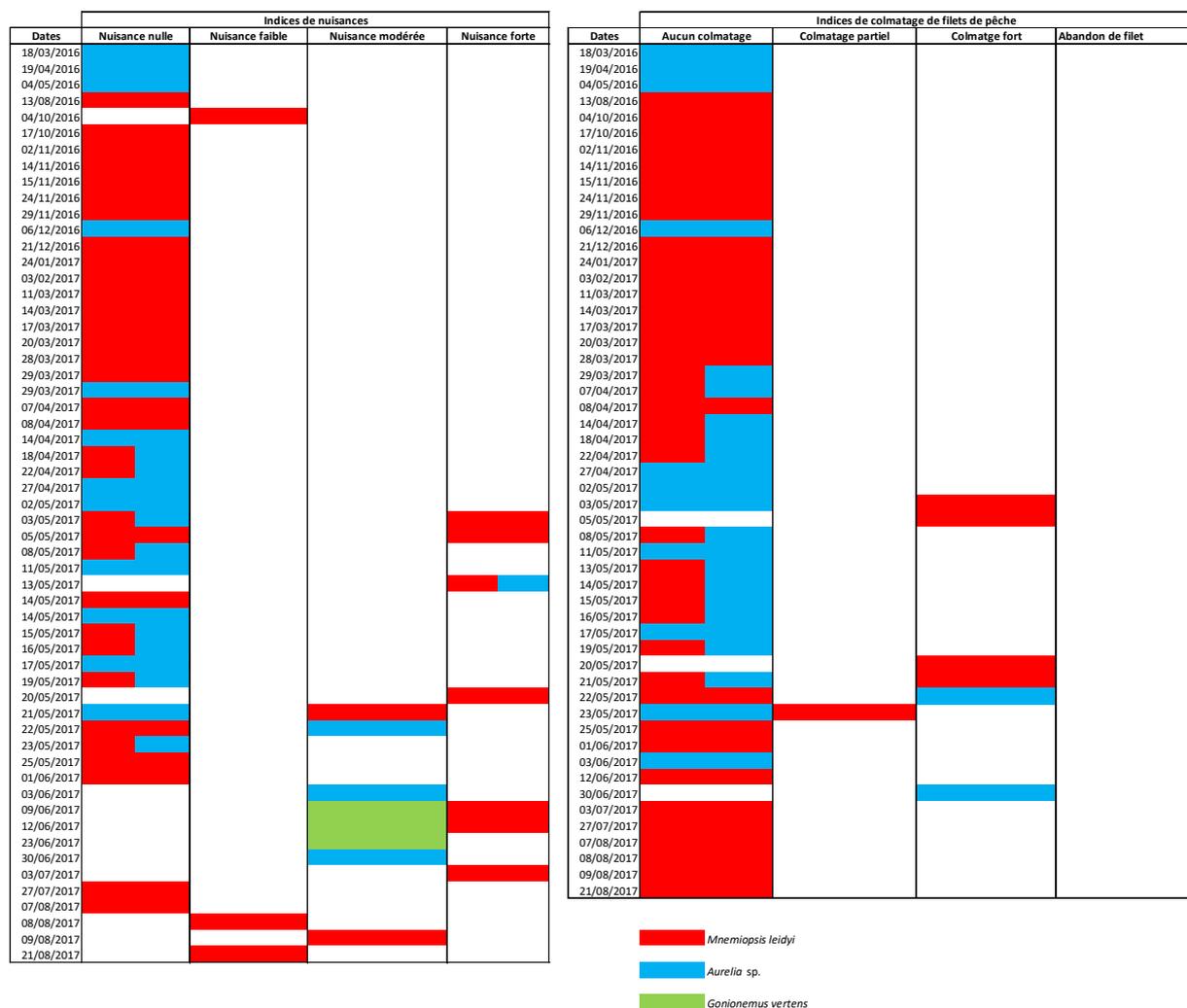


Figure 4-40. Evolution de la nuisance et du colmatage des filets de pêche rapportés par les observateurs lors du programme de science participative *Mnemi'Obs*. Nombre d'observations : 120.

Cette gêne est tout particulièrement ressentie près des côtes dans la partie Nord-Ouest du grand étang. Dans le bassin de Vaine cela est aussi le cas au niveau de la plage des

Marettes (Vitrolles) à l'Est mais avec un niveau de gêne non négligeable dans l'ensemble du bassin.

#### 4.4.10.3. Les gélatineux et la pêche professionnelle

Il existe plusieurs pratiques de pêche professionnelle dans l'étang de Berre. La pêche à l'anguille y demeure prépondérante. La capechade (ou trabaque) à poste fixe est la principale technique de pêche dans l'étang de Berre. Cette technique cible l'anguille, la daurade, l'athérine, la bogue, l'oblade, la saupe et les sars. Les filets maillants sont aussi utilisés en pleine eau pour la capture de petits pélagiques (anchois, sardine, épinouche, blennis, muge, chinchard). Certains professionnels utilisent également ce type de filets pour pratiquer la pêche aux éperlans destinée à la friture.

A ce jour, les pêcheurs professionnels sont les usagers de l'étang les plus impactés par la présence de gélatineux. La prolifération de gélatineux éprouve physiquement les hommes et le matériel. Elle tend, en outre, à affecter les revenus d'une activité déjà fragile économiquement. Le colmatage des filets entraîne leur possible dégradation (mailles déchirées, usure prématurée). De surcroît, il augmente la pénibilité physique du travail, les filets remplis de gélatineux devenant extrêmement lourds à remonter (Fig. 4-41).



Figure 4-41. Photographies du colmatage de filets de pêche : (A) dans l'étang de Berre ; (B) dans l'étang du Vaccarès. © Cecilia Claeys ; Silke Befeld.

Les zones de pêche les plus impactées sont situées au Nord du grand étang et dans le bassin de Vaine. La pêche à la capechade est la plus vulnérable à la présence des cténaires

avec un colmatage plus important que pour les filets dérivants calés sur des fonds plus profonds. Ainsi ce pêcheur à la capechade indique :

*« Ça me bouche les filets immédiatement en fait. Il n'y a plus d'aspiration. Le but du filet à anguille c'est qu'il y ait une aspiration avec la diminution des mailles. Donc ben forcément ça crée un courant. C'est comme, plus vous diminuez le diamètre d'un tuyau, plus vous avez de pression, là c'est pareil, avec la diminution des mailles et le courant qui passe dans le filet. Donc s'il y a des méduses dedans, ça bouche les mailles, il n'y a plus d'aspiration, il n'y a plus rien, ça me remplit les filets, le poisson s'y sent très mal, si c'est Aurelia aurita, ça pique... non c'est vraiment nuisible »* [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

Cet autre pêcheur de Saint-Chamas tient le même discours en indiquant que *« quand il y a mauvais temps, ça se remplit, ça bouche les mailles. Le filet, il devient plus comme une bâche pour ainsi dire. Alors du coup, il dérive. Du coup il dérive avec ses poches [...] Je vous dis, c'est impressionnant »* [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas].

Les filets dérivants placés au centre de la baie d'Istres au Nord-Ouest du grand étang semblent être soumis à un colmatage partiel, il semblerait même que cela puisse être bénéfique : *« souvent quand on y a des méduses on a l'impression de plus pêcher. »* [Entretien 15, pêcheuse professionnelle - Sagnas]. Etonnamment, la présence des cténaïres dans les filets dérivants pourrait avoir des effets positifs inattendus. Selon le témoignage de cette pêcheuse, le colmatage des mailles par les cténaïres pourrait créer une paroi imperméable permettant le piégeage des prises.

Un autre pêcheur de Martigues utilisant des filets dérivants indique une gêne occasionnée par *Aurelia* spp. : *« par contre Aurelia elles ne passent pas à travers les filets du coup elles colmatent et ça casse les filets ou ça les abime. »* [Entretien 17, pêcheur professionnel - Martigues]. Même s'il y a peu d'*Aurelia* dans le milieu, leur grande taille (~ 20-30 cm) accélérerait le colmatage.

Afin de capturer des éperlans pour la *friture*, plat traditionnel méditerranéen, certains pêcheurs pratiquent cette activité à pieds le long des côtes : *« quand je pêche la friture, on la pêche du bord, là oui des fois on remonte des dizaines de kilos de Mnemiopsis car elles ne passent pas à travers les mailles mais par contre il n'y a pas de problème sur la qualité du poisson. »* [Entretien 17, pêcheur professionnel - Martigues]. Cette technique n'impliquant pas

un temps de calage de plusieurs heures voire jours, la présence des cténaireux dans les filets n'a pas d'impact sur la qualité des poissons capturés.

La conchyliculture n'est pas perturbée par la présence de gélatineux : « *il n'y a pas de gênes par rapport à Mnemiopsis tout simplement parce que je n'ai pas de filets, et du coup on en voit mais ça ne gêne pas nos activités* » [Entretien 18, pêcheur professionnel - Martigues].

Lors des prélèvements scientifiques de *M. leidyi* effectués au cours de notre étude, les filets à gélatineux pouvaient être également colmatés (Fig. 4-42). Dans ce cas, il est difficile de remonter le filet à bord et d'estimer de façon représentative l'abondance en gélatineux. De plus comme pour les pêcheurs, les filets pouvaient être abimés et difficiles à nettoyer.



Figure 4-42. Colmatage du filet à gélatineux lors du suivi sur l'étang de Berre.

La majorité des pêcheurs (8 sur 9) parle de la dégradation du matériel et de la qualité du poisson pêché accélérées par la présence des cténaireux. Ce pêcheur d'Istres explique : « *ça casse le matériel, t'es obligé de renouveler le matériel plus rapidement* » [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres]. Le fort colmatage des filets de pêche implique aussi une charge de

travail sur l'eau supplémentaire et donc une pénibilité importante. Dans ces conditions, les pêcheurs passent plus de temps à vider les gélatineux des filets :

*« Donc je disais la charge de travail. Parce qu'au lieu de passer mettons deux heures sur l'eau, on est obligé de passer la matinée complète avec trois fois moins de filets. [...] un pêcheur arrivait à gérer 10, 15 filets. Maintenant, il ne peut plus. 15 filets quand il y a la méduse comme ça, par période, là, c'est impossible, hein ? Il faudrait qu'il travaille 24 heures sur 24 »* [Entretien 19, pêcheur professionnel – Saint-Chamas].

L'autre impact causé par la présence des cténaïres est une dégradation des prises dans les filets. En cas de fort colmatage, les prises sont mutilées comme l'indique ce pêcheur de Berre l'Etang *« Ça fatigue tous les poissons. Et l'anguille, elle qui reste dans les filets, alors elle, ça l'empêche de manger, ça l'empêche de respirer [...] l'anguille elle commence à tourner. »* [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang] celui-ci ajoute *« Ils dormaient, les crabes. Hein, ça les ensuquait. Alors que c'est vivace, le crabe. »*. Cette pêcheuse de Sagnas utilisant la technique du filet dérivant indique également que *« Quand il n'y a pas de méduses le poisson il reste vivant au moins 5 h mais quand il y en a, le poisson meurent au bout d'une demi heure et devient blanc, il périmé même du coup je ne le vends pas. Mais en proportion ce n'est pas une énorme perte. »* [Entretien 15, pêcheuse professionnelle - Sagnas].

La combinaison des gênes causées par la présence des cténaïres sur la pêche professionnelle implique un manque à gagner important. Par exemple, ce pêcheur de Berre l'étang indiqua :

*« Je gagnerais beaucoup plus d'argent sans les méduses. Et je me fatiguerais beaucoup moins surtout [...] Je pense que sans méduses je doublerais ma pêche annuelle. Je prends une dizaine de tonnes d'anguille par an, je pense que j'en prendrais entre 15 et 20 mais très facilement. »* [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

Un autre pêcheur de Saint-Chamas affirme *« je pense qu'on pêche beaucoup moins. On reste ici. On doit perdre bien 40 % si ce n'est pas plus. »* [Entretien 20, pêcheur professionnel – Saint-Chamas].

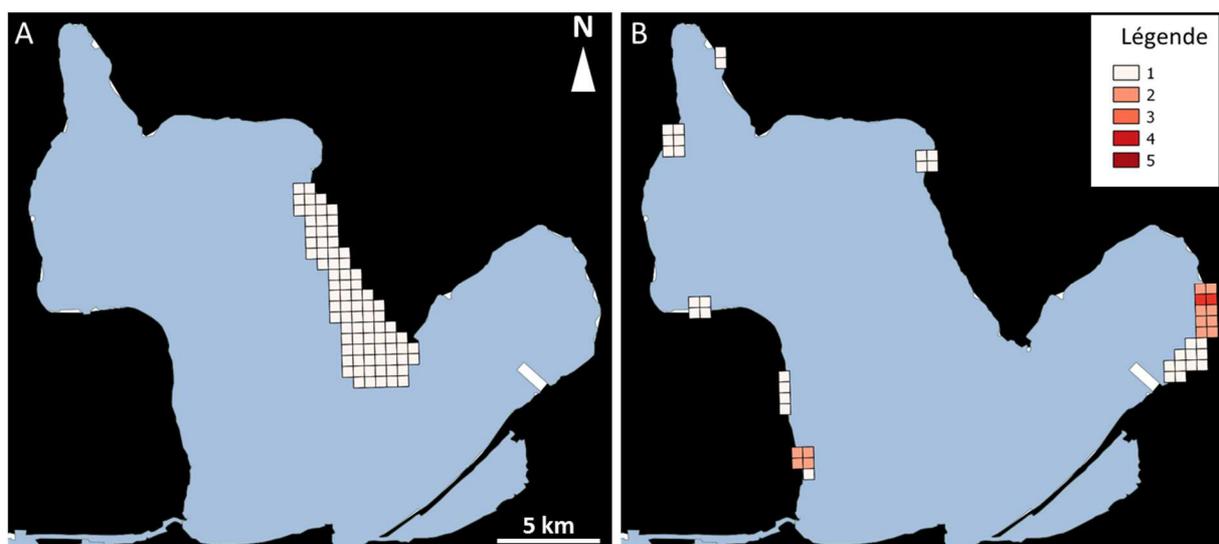
La présence des gélatineux est de ce fait triplement pénalisante pour les pêcheurs. Le colmatage des filets par *Mnemiopsis* implique une dégradation du matériel de pêche et donc un coût supplémentaire et une pénibilité de travail plus forte. Enfin, la mutilation des poissons

dans les filets colmatés implique une perte économique importante qui peut s'élever selon les propos des pêcheurs à plus de 50 % du chiffre annuel. L'enjeu est d'autant plus élevé pour l'anguille, une des espèces clés de la pêche dans l'étang qui ne peut être commercialisée que vivante.

#### 4.4.10.4. La gêne occasionnée par *Mnemiopsis leidyi* sur les autres activités

Les autres usagers de la lagune tendent à exprimer des niveaux de gêne moindres que ceux recueillis auprès des pêcheurs professionnels. Les niveaux de gêne sont dépendants de plusieurs facteurs. La pratique sur l'eau ou dans l'eau conditionne les interactions entre usagers et méduses. Si la pratique a des implications économiques (i.e. pêche professionnelle), le niveau de gêne exprimé tend à être plus fort. Les pratiquants d'activités récréatives (baignade, chasse sous-marine, plaisance) exprimeront un niveau de gêne moins marqué que pour les activités professionnelles. Toutefois, la gêne occasionnée par la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* peut avoir des répercussions indirectes sur le tourisme en cas de gêne sur la baignade.

Les baigneurs, les chasseurs sous-marins, les plaisanciers et les pratiquants/encadrants de sports nautiques rencontrés se disent peu ou occasionnellement gênés par la présence de *Mnemiopsis* (Fig. 4-43A,B).



La plaisance peut en cas de fortes proliférations de *M. leidy* être soumise à des difficultés de navigation comme l'indique ce moniteur du club nautique de Saint-Chamas « carrément des bancs qui arrivaient à ralentir le zodiac tellement il y en avait énormément » [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas]. D'autres indiquent des dommages sur le moteur de leur bateau en 2017 :

*« Ça m'a bouché le bateau cette année. C'est la première fois. [...] vers le mois de juillet août, là, le moteur, il pissait moins. Il pissait moins. J'ai navigué un peu comme ça, voilà, et puis après j'ai commencé à avoir une trace de chauffe sur le joint de culasse, là. Et cet hiver, bon, bien sûr, et je démonte, donc je tombe l'embase, je soulève tout le couvercle du... le logement de la pompe à eau. Et là, déjà, c'était plein de gélatine, plein de méduses où il y avait la turbine. Et jusqu'au thermostat. J'ai ouvert le thermostat, il y avait plein de gélatine aussi, mais alors c'est sûr, ça ne sert à rien, mais elle est en mille morceaux, hein, elle est en morceaux dedans. Et du coup, j'ai remis tout mon système de turbine neuf, là, tout propre, et ça pissait moins. J'ai dû passer de l'acide chlorhydrique à partir du thermostat. »* [Entretien 9, chasseur sous-marin - Istres].

Dans cet extrait d'entretien, ce chasseur sous-marin explique en détails les dommages causés par les cténares sur le circuit de refroidissement du moteur de son bateau. Cette gêne indirecte de la prolifération des cténares peut néanmoins être lucrative pour les réparateurs de bateau.

Pour les baigneurs, même si *M. leidy* n'est pas urticant, sa présence en abondance extrême peut créer une gêne à la baignade :

*« Ah, parce que s'il y en a beaucoup, je ne vais pas dans l'eau ! Pour les piqures. [...] Mais ce n'est pas agréable, quoi. Je nage le crawl et j'ai toujours peur d'en avaler une quand je respire. Imagine, je respire fort, j'en gobe une ! »* [Entretien 3, baigneur – Martigues].

Dans ces propos, il existe un sentiment de peur lié à l'intrusion dans le corps humain. Les gélatineux sont souvent qualifiés par les humains de « dégoûtants » et suscitent la « peur » d'être piqué (Davey et al. 1998). Comme cela peut être pas le cas de *Mnemiopsis*, le sentiment de toucher des cténares suscite chez les humains un sentiment de dégoût. Comme observé par Claeys & Nicolas (2009) chez le moustique, les méduses viennent « brouiller l'intégralité de la victime ». Dans le cas des cnidaires, organismes urticants, cela se caractérise par une

atteinte au corps, à la peau de l'humain. Dans le cas de *Mnemiposis*, cette notion se caractérise par la crainte de l'intrusion à l'intérieur même du corps de ce baigneur.

La gêne ressentie par les cténaïres peut avoir des répercussions sur l'activité touristique dans l'étang de Berre. En effet, ce baigneur de Saint-Chamas indique que la présence des cténaïres a un impact sur le tourisme :

*« Pour le tourisme, il y a une vraie gêne, oui. Ça ne peut pas être quelqu'un qui vient profiter de l'été, qui tombe là-dessus et qui se dit ah ben l'année prochaine, je reviendrai ici, hein. Non. » [Entretien 4, baigneur – Saint-Chamas].*

La présence de *Mnemiposis leidy* en fortes abondances près du Camping de Vitrolles a déjà ponctuellement posé des problèmes à cette structure qui a dû faire face au mécontentement d'une partie de sa clientèle :

*« Après, les méduses, elles ont tendance à apparaître d'un coup et à re disparaître très vite. Donc souvent, ça pollue l'activité pendant un jour ou deux, voilà, où les gens ont la trouille, vont dire ah, qu'est-ce que c'est, il y a des méduses, voilà. On a deux ou trois clients qui vont être des mauvais coucheurs, qui vont dire ah, il y a des méduses, remboursez-nous. Ce qu'on fait ou pas, d'ailleurs. Mais ça n'a jamais été quand même jusqu'à aujourd'hui, ce n'est pas une préoccupation importante sur le commerce. » [Entretien 8, gérant de camping – Rognac].*

Pour certains baigneurs, la trop forte prolifération de gélatineux crée la fuite de ceux-ci vers d'autres plages à la mer :

*« Ben les périodes où il y a beaucoup de méduses je préfère aller à l'Estaque là-bas » [Entretien 5, baigneur – Vitrolles] tandis que d'autres favorisent les piscines publiques « Quand il y en a trop, je vais à la piscine. Piscine de Salon. » [Entretien 4, baigneur – Saint-Chamas]. Ici, les baigneurs sont prêts à augmenter leurs coûts de déplacements en se dirigeant vers d'autres lieux de baignade (mer, piscine) pour éviter les cténaïres.*

*Gonionemus vertens* crée un niveau de gêne important pour la baignade : « Voilà. Sûrement, c'est un peu préoccupant, voilà. Après, il faut s'assurer que, voilà, si on a des méduses urticantes qui se mêlent aux autres, là ça deviendrait plus problématique sur la période où elles sont là, oui. » [Entretien 3, baigneur – Martigues]. Ce moniteur du club nautique de Martigues ajoute au sujet de *G. vertens* :

« Si un jour on déterminait que la méduse peut être vraiment dangereuse ou urticante, et que ça peut poser des problèmes sur la peau des gens, et qu'il y en a beaucoup, beaucoup, et qu'on nous interdise finalement de faire l'activité, ça devient un problème, là. Un vrai problème. Comme ça arrive des fois [...] Ah, parce que s'il y en a beaucoup, je ne vais pas dans l'eau ! Pour les piqures. Ah oui, j'ai une peur bleue. » [Entretien 10, moniteur de voile – Martigues].

#### 4.4.10.5. Une cohabitation possible entre les usagers et *Mnemiopsis leidyi* ?

Face à la prolifération de *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre, deux comportements sont ainsi observés. Lorsque l'abondance en cténaïres est trop importante pour les baigneurs, ceux-ci optent pour l'évitement et sont prêts à se délocaliser pour pratiquer leur loisir. Les pêcheurs professionnels cantonnés uniquement à l'étang de Berre ne fuient pas mais optent pour la cohabitation. Afin de limiter leur *vulnérabilité* face à un *aléa* (les cténaïres), cette cohabitation se caractérise chez les pêcheurs par une adaptation de la pratique.

Pour réduire le manque à gagner causé par les gélatineux (i.e. colmatage des filets, mutilation des prises), certains pêcheurs rencontrés optent pour une augmentation du nombre de filets posés :

« On fait une méthode... nous, chez moi là-haut, c'est ce qu'on fait. On met un certain nombre de filets, et tous les jours, tous les jours on vide. Mais il y a six poches par filet. [...] lors quand vous le faites, que vous avez un peu le lendemain de poissons, ça vous aide un peu. Mais quand vous le faites et qu'il n'y a pas de poissons derrière, on le fait une fois, on le fait deux fois, après on arrête. » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

L'adaptation de ce pêcheur qui consiste en une relève des filets plus régulière dans le temps implique une augmentation de la pénibilité du travail. Toutefois, d'autres pêcheurs expliquent modifier la taille et la structure de leur filet pour palier au colmatage :

« Simplement, en découpant mon filet tous les 3 mètres, d'une seule maille, en doublant de chaque côté donc ça fait comme une valve un peu, donc chaque fois qu'il y a un courant qui pousse le filet d'un côté que ça s'ouvre, les méduses passent » [Entretien 13, pêcheur professionnel – Berre l'Etang].

D'autres pêcheurs encore ont changé de technique de pêche pour réduire leur *vulnérabilité* face aux gélatineux. Ce pêcheur d'Istres l'explique :

*« Par contre du côté de Martigues là c'était infernal, c'était infernal, ils pouvaient plus travailler, les gens s'étaient mis aux coquillages, à ramasser et vendre du coquillage parce qu'ils ne pouvaient plus caler les filets, on déchirait tout » [Entretien 16, pêcheur professionnel - Istres].*

Il est important de noter qu'une étude (Mathilde Mahé, GIPREB - MIO) est actuellement en cours afin de déterminer les quotas de prélèvements de palourdes pour la pêche professionnelle. La palourde présente en forte abondance dans l'étang de Berre et, l'ouverture à la pêche professionnelle pourrait être un complément d'activité voire une activité principale pour certains pêcheurs.

#### 4.4.10.6. Faut-il lutter contre la prolifération de *Mnemiopsis* ?

La gestion de la population de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre est abordée par 18 usagers sur 22. La prolifération de *Mnemiopsis leidyi* pourrait selon ce baigneur de Martigues [Entretien 3, baigneur – Martigues] être une entrave au développement touristique :

*« Si c'est envahi de méduses, le plan touristique, il sera quand même compromis. Alors si les gens, ils ne peuvent pas se baigner, ils vont ailleurs. Donc si on essaie de développer d'un côté, il faut quand même faire gaffe à ce côté-là, un peu ».*

Pour lutter contre l'invasion de *Mnemiopsis leidyi* certains proposent la pose de « filets anti méduses près des plages » [Entretien 8, gérant de camping – Rognac].

Ce gérant de camping évoque :

*« Je ne pense pas qu'on puisse vraiment lutter. Qu'on puisse éviter qu'il y ait des déséquilibres en amont, en préventif, qui pourraient amener une prolifération quelconque, ça, on peut effectivement, il vaut mieux réfléchir. S'il y a vraiment une prolifération excessive, ça veut dire qu'il y a un déséquilibre. Donc à posteriori, est-ce qu'on peut faire quelque chose dans ce cas-là ? Oui. Pour rendre les choses raisonnables, je dirais, voilà. Mais sinon, non, il faut laisser faire la nature. » [Entretien 8, gérant de camping – Rognac].*

Ce dernier indiquait précédemment que la prolifération de *Mnemiopsis* avait un impact sur la baignade et sur le tourisme. En revanche, ici, dans ses propos sur la gestion de la

prolifération de *Mnemiopsis* le discours est mitigé puisqu'il avance le fait de laisser faire les choses sous-entendant une régulation naturelle de la prolifération des cténaïres.

Pour certains pêcheurs professionnels, la lutte contre *Mnemiopsis leidyi* est « *très difficile* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang] voire impossible à réaliser. Ce même pêcheur expliquait qu'il aurait préféré une pollution à une invasion biologique ; certainement parce qu'une pollution du milieu constitue un évènement ponctuel par rapport à l'invasion d'une espèce qui tend à être incontrôlable. Les pêcheurs professionnels sont exposés aux variations de l'environnement et de la ressource. Ces derniers s'adaptant sans cesse pour pratiquer leur profession.

Les avis sur la lutte contre la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* est une des questions prioritaires de gestion future dans l'étang de Berre. A partir du discours des usagers rencontrés, il semble plus que nécessaire de trouver une méthode de contrôle biologique contre la prolifération des cténaïres.

## 4.5. Discussion

### 4.5.1. Dynamique spatio-temporelle de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre

En provenance du golfe du Mexique, le cténaire *Mnemiopsis leidyi* a envahi de nombreux habitats en Europe (Vinogradov et al. 1989, Kideys 2002a, Reusch et al. 2010, Finenko et al. 2014) aux caractéristiques très différentes. Les zones côtières et estuariennes sont des habitats propices pour le maintien de *Mnemiopsis leidyi* (Kremer 1994, Costello et al. 2006). Le succès de l'invasion de *Mnemiopsis* réside principalement dans son cycle de vie (Sasson & Rayan 2016). Les forts taux de reproduction de *Mnemiopsis* lui permettent d'établir une population durable dans les zones envahies (Baker & Reeve 1974, Costello & Colin 1994, Costello et al. 2006, Graham et al. 2008, Møller & Kiørboe 2011, Lehtiniemi et al. 2012).

Depuis le début des années 2000, *M. leidyi* a établi une population importante dans la lagune qui montre une forte variabilité temporelle. La succession de différents stades de développement suivent un cycle classique des zones tempérées (Kremer 1977, 1979, 1994).

Tout comme dans la Baie de Chesapeake (Condon & Steinberg 2008), de fortes abondances en larves sont observées en hiver, mais pas en Mer Noire (Mutlu 1999, Shiganova et al. 2001, Mianzan et al. 2010) ni dans la baie de Narragansett (Sullivan et al. 2001). La température influence positivement l'abondance des stades larvaires et des adultes (Kremer & Nixon 1976, Kremer 1994, Mutlu 1999, Purcell et al. 2001b, Shiganova et al. 2001, Sullivan et al. 2001, Costello et al. 2006, Condon & Steinberg 2008, Salihoglu et al. 2011, David et al. 2015). Nous avons pu déterminer dans notre étude que les larves transitoires bloquaient leur croissance pour des températures inférieures à 14 °C expliquant leur dominance *in situ* entre l'hiver et le printemps comme observé par Reeve et al. (1989).

Les expériences menées en laboratoire ainsi que les prélèvements *in situ* (présence d'œufs dans les échantillons) ont permis de montrer que *Mnemiopsis* peut se reproduire à partir au moins de 8°C ; cependant Purcell et al. (2001a) indiquaient une limite thermique inférieure de 12°C seulement. Pour de faibles températures, les œufs pondus en condition froides resteraient à ce stade en attendant de meilleures conditions thermiques ; comme cela est observé chez *Cordylophora caspia* (Martin et al. 2016) ou d'autres schyphozoaires (i.e. planula) (Houghton et al. 2007). La présence d'œufs toute l'année dans l'étang de Berre nous permet d'établir l'hypothèse que *Mnemiopsis* a la capacité à produire des œufs de résistance.

Les taux de ponte observés à Berre sont similaires à ceux rapportés dans la littérature (Baker & Reeve 1974, Finenko et al. 2006, Møller & Kiørboe 2011, Møller & Kiørboe 2015, Sasson & Ryan 2016). La variation de la taille (ou masse humide) des individus conditionne l'efficacité de reproduction et donc le nombre d'œufs pondus (Baker & Reeve 1974, Finenko et al. 2006, Møller & Kiørboe 2011), comme observé dans notre étude. Nous avons pu déterminer que la masse humide optimale pour la reproduction était comprise entre 14 g et 18 g (soit des tailles comprises entre 30 mm et 37 mm), ce qui est dans la même gamme de valeur qu'indiquées dans la littérature (Finenko et al. 2006, Møller & Kiørboe 2011). Nous avons pu également confirmer que les stades transitoires ont la capacité de pondre comme précédemment montré par Martindale (1987) et Finenko (2006). A 19 °C des individus au stade transitoire ayant une taille ~ 10 mm ont pondu ce qui est dans la même gamme de valeurs que Finenko et al. (2006) qui rapportent en Mer Caspienne des pontes pour des individus > 15 mm (22-25 °C). Aucune ponte n'ayant été observée en dessous de 14 °C, la température limite est donc supérieure que pour les stades adultes (T = 8°C). La

production d'œuf est coûteuse en énergie, ainsi les petits individus favorisent la croissance plutôt que la production d'œufs (Reeve et al. 1989). L'investissement en énergie pour la reproduction représente jusqu'à 28 % des réserves corporelles chez les adultes entre 8 °C et 30 °C (Starrlight et al. 2014) ; valeurs cohérentes avec ce qui est observé dans notre étude où la reproduction représente en moyenne  $28,4 \pm 31,7$  % de poids individuel des cténares. De fait, le taux de ponte est dépendant de la quantité de nourriture disponible comme observé dans notre étude. Chez les stades larvaires transitoires, la ponte est favorisée au détriment de la croissance pour contrer la pression de prédation sur les larves (Jaspers et al. 2011b).

L'effet de la salinité n'a pas été testé dans notre étude mais, à partir des données mesurées *in situ*, la salinité optimale pour la physiologie de *M. leidy* semble être comprise entre 20 et 25. Les informations trouvées dans la littérature montrent que la salinité peut agir négativement sur les taux de reproduction et donc abaisser l'abondance en cténares salinité (Purcell et al. 2001b, Jaspers et al. 2011a, Hosia & Falkenhaus 2015, Finenko et al. 2018). D'après Jaspers et al. (2011a), le taux de reproduction est d'autant plus élevé que la salinité augmente, de  $\sim 50$  œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$  à  $S = 10-15$  et est 3 fois plus élevé pour des salinités comprises entre 25 et 33. Lehtiniemi et al. (2012) observent de très faibles taux de ponte (3 œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) pour des salinités inférieures à 10 et des valeurs bien plus élevées ( $\sim 2\,333$  œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) pour des salinités comprises entre 10 et 20, en revanche au-delà d'une salinité de 30, le taux de ponte chute drastiquement ( $\sim 3$  œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ). Dans notre étude, la salinité ne joue pas un rôle limitant dans le maintien de *M. leidy* dans la lagune mais favoriserait la reproduction d'après les observations de Jaspers et al. (2011a).

La taille relativement petite des adultes (12,1 mm et 31,2 mm) est typique des populations présentes dans les eaux saumâtres (Huwert et al. 2008) et en Mer Noire ; et augmentent entre l'hiver et l'été comme indiqué par Mianzan et al. (2010). La salinité peut aussi limiter le développement de gros individus comme observé dans la Baie de Narragansett ( $S = 23-32$ ) (Kremer 1994, Sullivan et al. 2001) ; en Mer Baltique ( $S = 8-16$ ) (Storr-Paulsen & Huwert 2008) et en Mer Noire (Mutlu 1999). Pour des salinités ( $S \sim 34$ , en Argentine) Mianzan et al. (2010) ont trouvé des organismes atteignant 140 mm, de même à Villefranche-sur-Mer ( $S \sim 30$ ) des organismes  $\sim 150$  mm ont été observés (F. Lombard com. pers.). Dans le cadre des efforts de réhabilitation la salinité de l'étang de Berre montrait une nette augmentation

depuis les années 1990 (i.e. chapitre 3) qui modulerait positivement la taille des cténaïres. L'observation de gros individus (longueur totale entre 100 et 130 mm) en juin/juillet 2016 serait due à une salinité élevée de la lagune de Berre (~ 30).

La taille des cténaïres est aussi fonction de la quantité de nourriture présente. En période de jeûne les cténaïres ont la capacité à s'autodigérer et survivront plus ou moins longtemps en fonction de la température (Gibbons et al. 2003, Storr-Paulsen & Huwer 2008). *Mnemiopsis leidyi* est capable de survivre plusieurs semaines sans se nourrir, ce qui expliquerait le maintien de la population en périodes hivernales (Ivanov et al. 2000, Yousefian et al. 2003, Anninsky et al. 2005) pouvant perdre jusqu'à 5,9 % de sa masse par jour à 12 °C (Anninsky et al. 2005). Nous avons montré que, *M. leidyi* était capable de perdre jusqu'à 63 % de sa masse humide en 8 jours (~ 7,8 % par jour) à 2 °C et seulement ~ 3,3 % par jour à 24 °C. Cette capacité à survivre en puisant dans ses réserves est présente chez de nombreux gélatineux (Gibbons et al. 2003 : 40 jours pour *Pleurobrachia* à 8°C ; Anninsky et al. 2005, Finenko et al. 2006, Fu et al. 2014 : 115 j à 9 °C et 50 j à 15 °C chez les éphyrules d'*Aurelia aurita*) notamment lors des transports dans les eaux de ballasts (Granhag & Hosia 2015). Toutefois, un arrêt de la reproduction après 3-4 jours de jeûne (Reeve et al. 1989), une diminution de la respiration (30 %) et de l'excrétion ammoniacale sont aussi liés aux conditions de jeûne (Kremer 1982). La quantité de proies disponibles dans le milieu joue aussi un rôle important sur le succès de survie et de développement de *M. leidyi*. Elle joue un rôle positif sur les taux de croissance des larves et les taux physiologiques (ingestion, excrétion, survie) (Reeve et al. 1978, Kremer 1982, Le Borgne 1982, Purcell & Kremer 1983, Kremer et al. 1986, Matsakis 1992, Nemazie et al. 1993, Kremer 1994, Finenko et al. 2006). Une quantité de carbone suffisante pour les taux physiologique permet le maintien durable de *M. leidyi* dans l'étang de Berre, qui offre une quantité en carbone largement suffisante pour soutenir le développement d'une large population (i.e. chapitre 5).

#### **4.5.2. Distribution spatiale et détermination des zones refuges de *Mnemiopsis leidyi***

Les fortes abondances en œufs et larves près de zones dessalées ont déjà été observées par Condon & Steinberg (2008) alors que pour Lehtiniemi et al. (2007) de faibles

salinités inhibent l'expansion de la population de *M. leidy*. Dans l'étang de Berre, les différentes zones proches des sources d'eau douce semblent favorables au maintien de *M. leidy*.

Dans notre étude nous avons pu déterminer que le bassin de Vaine constitue une zone refuge pour les cténaies. En effet, en accord avec les observations faites par Costello et al. (2012). La courantologie de ce bassin montre un tourbillon semi permanent qui retient les cténaies. Dans le bassin de Vaine, les conditions environnementales (faibles variations de salinité) et trophiques (quantités de carbone suffisantes) présentent des seuils favorables à la reproduction et à l'ingestion de *Mnemiopsis*. La zone source montre une production annuelle en zooplancton élevée permettant aux cténaies de se maintenir toute l'année.

La découverte de cette zone refuge explique donc la réapparition des cténaies après des hivers rudes comme en 2012 où aucun *Mnemiopsis* était observé dans les prélèvements entre février et juillet.

#### 4.5.3. *Mnemiopsis leidy* en Camargue : comparaison des impacts

Dans l'étang du Vaccarès, *M. leidy* a été observé par Pascal Contournet (com. pers.) dès 1996 (Fig. 4-44), mais souvent de façon ponctuelle sauf en 2009 et 2016. Les usagers du Vaccarès sont unanimes sur la provenance de *M. leidy* qui viendrait de la Méditerranée : « Après, ça a duré, allez, 4, 5 mois. D'un coup, plus une ! Mais ça a duré 2, 3 ans, on n'en voyait plus une. Même pas dire il y en a 10, quoi. Même pas. Et là maintenant, je vois que ça fait 2 ans que petit à petit, on voit qu'elle revient. » [Entretien 26, pêcheur professionnel – Ouest du Vaccarès].

En revanche, le technicien qui gère les ouvertures/fermetures des pertuis aux Saintes Marie de la Mer affirmait n'avoir jamais observé de cténaies entrer dans le Vaccarès. [Entretien 28, technicien eau – Saintes Maries de la Mer]. Tout comme dans l'étang de Berre, la transparence des cténaies rend leur observation difficile par les usagers, mais notons que dans le cadre du suivi d'un an en Camargue, *Mnemiopsis leidy* a été observée uniquement le 14 décembre 2016 (abondance : 17 ind m<sup>-3</sup>). De fait, malgré un suivi mensuel d'un an, la dynamique *in situ* de la population de *Mnemiopsis* en Camargue n'a pas pu être effectuée.

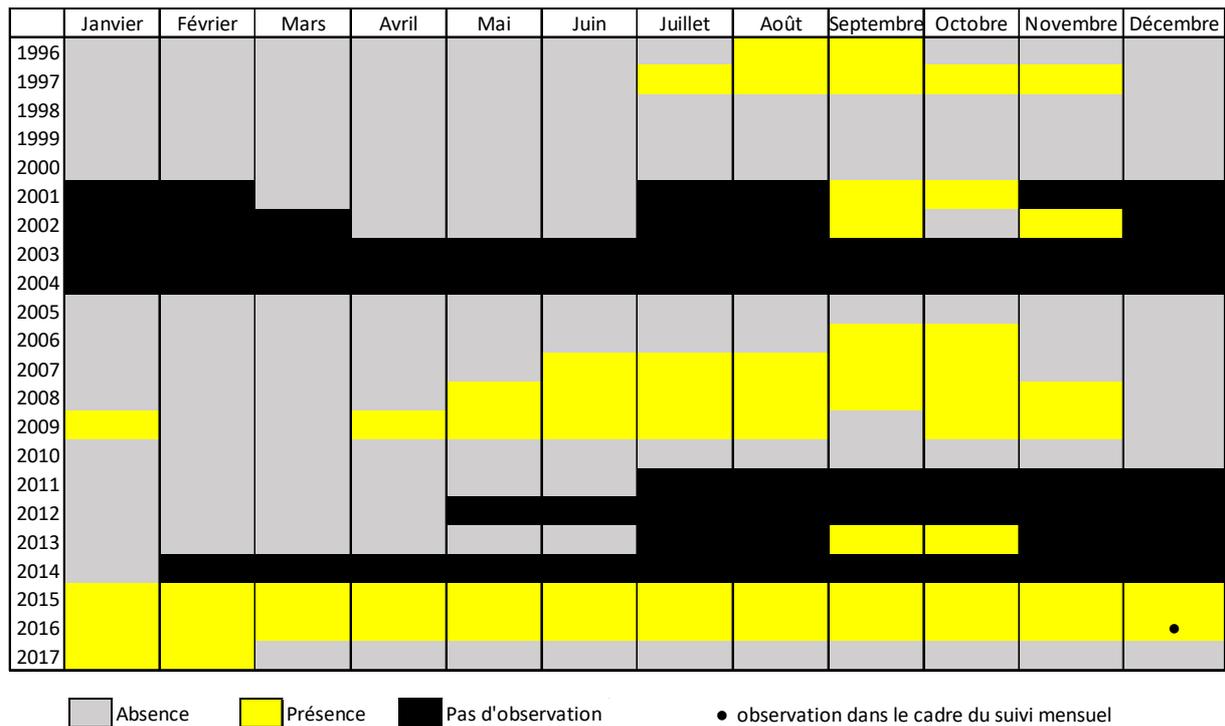


Figure 4-44. Présence/absence de *M. leidy* dans les filets de pêche scientifique dans l'étang du Vaccarès. Données produites par le laboratoire de la Tour du Valat, P. Contournet (1996-2016).

L'étude menée ici confirme le caractère épisodique de *Mnemiopsis leidy* dans cette lagune de Camargue, observé une seule fois.

L'hypothèse expliquant la présence/absence de *Mnemiopsis* dans l'étang du Vaccarès pourrait être due au fait que les fortes variations de salinité limiteraient sa reproduction et son possible établissement (Lehtiniemi et al. 2012).

L'absence de *M. leidy* dans la lagune en 2012 est un soulagement pour les gestionnaires :

*« Je me rappelle cette image sous l'eau où tu vois des... voilà, des centaines... tu as l'impression d'avoir des centaines de méduses autour de toi. Et finalement, en 2012, cet arrêt net où on se dit oh ben, ça va, on est tranquille, ça s'est arrêté. »* [[Entretien 23, direction RNNC - Capelière](#)].

Ce même gestionnaire ajoute :

*« C'est vraiment depuis fin 2015, on va dire, et 2016, où là, en tout cas, eux nous font des retours en disant oui, vous ne savez pas ce que c'est. Nous, on est super envahi. C'est aussi depuis 2016 si je ne me trompe pas que nous, sur nos propres*

*suivis poissons, donc au moment où on cale des filets, qu'on a vu une gêne apparaître pour ces suivis, avec moins de poissons parce que les filets étaient complètement bouchés* » [Entretien 23, direction RNNC - Capelière].

Pour un des pêcheurs du Vaccarès rencontrés il y aurait une certaine saisonnalité dans la présence de *M. leidy* : « *je me demande si le froid ne les tue pas un peu quand même.* » [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès]. L'autre pêcheur du Vaccarès indique pour sa part que « *Ça en est, mais en permanence, toute l'année, quoi.* » [Entretien 26, pêcheur professionnel – Ouest du Vaccarès]. En lien avec le réchauffement climatique, ce technicien scientifique explique « *c'est des années où la température de l'eau est très chaude, où là, on a tout ce qui arrive, comme les méduses ou les vives, c'est un classique chez nous, ça.* » [Entretien 28, technicien eau – Saintes Maries de la Mer]. Un des gestionnaires indique aussi « *qu'effectivement, la température a l'air de quand même franchement jouer, et que du coup, on les voit nettement plus en été qu'en hiver. C'est peut-être quand même relativement lié au fait qu'on est plus souvent dans l'eau en été, nous, qu'en hiver.* » [Entretien 23, direction RNNC - Capelière].

Comme dans l'étang de Berre, la présence de *M. leidy* en Camargue crée aussi une gêne dans le travail des pêcheurs à la capechade : « *Je pense que la méduse, elle nous empêche de travailler* » [Entretien 26, pêcheur professionnel – Ouest du Vaccarès].

La gêne ressentie et le vocabulaire utilisé dans les entretiens par les pêcheurs sont similaires à ce qui est observé dans l'étang de Berre : « *Ah ben ça vous empêche de pêcher. Il y en a tellement, le poisson, il ne rentre plus* » [Entretien 25, pêcheur professionnel – Est du Vaccarès] ; « *c'est intravaillable ! Intravaillable...* » [Entretien 26, pêcheur professionnel – Ouest du Vaccarès]. Les répercussions sur la pêche sont les mêmes : « *n'importe quel poisson qui se met à l'intérieur est abîmé, et donc du coup, il n'est pas commercialisable* » [Entretien 26, pêcheur professionnel – Ouest du Vaccarès]. Toutefois en Camargue, les pêcheurs n'ont pas quantifié les conséquences économiques sur leur activité.

Dans les deux lagunes étudiées, l'impact de *Mnemiopsis leidy* sur la pêche professionnelle est similaire : colmatage de filets, mutilation des prises, pénibilité du travail. Même si *Mnemiopsis* est moins fréquente dans l'étang du Vaccarès, sa présence inquiète toutefois les personnes rencontrées et en tout premier lieu les pêcheurs.

#### 4.5.4. *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre : utile ou nuisible ?

Les introductions d'espèces constituent un des problèmes environnementaux majeurs (Kennedy 2001, Brodeur et al. 2002, Courchamp et al. 2003, Lynam et al. 2005). Le principal enjeu est l'irréversibilité des introductions. Dès lors qu'une espèce exotique est introduite et s'implante dans un nouvel écosystème, il est rarement possible de l'éradiquer. L'impact de la prolifération d'espèces envahissantes est écologique (occupation de niches écologiques, dérèglement du réseau trophique) et socio-économique (diminution du stock de poissons, dégâts matériels, diminution du tourisme). Il est donc important d'établir des liens entre les questions liées à la biologie d'une espèce invasive et les questions sociétales (Claeys 2010, Atlan & Darrot 2012). Finalement, on assiste à une « *naturalisation de nos artifices* » (Larrère & Larrère 2011) ; où les éléments artificiels non contrôlés (i.e. apports en nutriments, pollution, invasions biologiques) ont un avenir « *naturel* » au sein d'un écosystème, c'est-à-dire qu'ils seront en interactions avec les organismes constituant cet écosystème. *Mnemiopsis leidyi* ici est un exemple des impacts indirects de l'activité humaine.

Depuis la mise en œuvre des efforts de réhabilitation, l'étang de Berre n'est plus considéré uniquement comme une zone à intérêt industriel mais comme une lagune à intérêt écologique. Dans l'étang de Berre, *Mnemiopsis* est vu pour la majorité des personnes interviewées comme utile, notamment en tant que maillon de la chaîne alimentaire. En revanche, ces mêmes usagers considèrent également *Mnemiopsis* comme nuisible. Finalement, comme identifié par Claeys (2002), un processus de cohabitation existe dans le rapport à l'animal « *nuisible utile* » amenant la personne à désigner *Mnemiopsis* comme nuisible et utile à la fois. Cette conception réside dans les peurs liées aux gélatineux. Les méduses sont des organismes qui sont qualifiés « *dégoûtants* » et provoquent par leur potentiel urticant la « *peur* » (Davey et al. 1998). Les gélatineux sont considérés comme « *nuisibles* » pour l'Homme (Graham et al. 2014). Comme dans le cas du moustique en Camargue (Claeys 2002), *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre est finalement considérée comme un organisme *utile* faisant « du bien » à la Nature mais qui crée une gêne pour l'Homme. Notre étude interdisciplinaire confirme que la prolifération de cténaïres pouvait constituer une entrave aux politiques de réhabilitation de l'étang de Berre, en affectant tout à la fois l'écosystème et les activités humaines.

#### 4.5.5. La gêne occasionnée par les proliférations de *Mnemiopsis leidyi*

Il existe peu de données scientifiques dans la littérature sur la gêne occasionnée par *M. leidyi*. Le couplage de la surpêche (Purcell et al. 2001b, Gucu 2002) et de l'introduction de *M. leidyi* en Mer Noire a causé un effondrement des stocks de sardines et d'anchois ayant un impact socio-économique estimé à 350 M€ (Bright 1998).

Dans les étangs de Berre et du Vaccarès, il semble que la pêche professionnelle soit la plus touchée par la présence de *M. leidyi*. Les fortes abondances en cténaires provoquent un important colmatage des filets de pêches qui ne jouent plus leur rôle de concentrateurs de poissons. L'estimation des pertes et des coûts de la prolifération de *M. leidyi* nécessiterait la mise en œuvre d'une étude économique spécifique qui ne pouvait pas être menée dans le cadre de cette étude. L'enquête sociologique pour sa part, nous informe sur les estimations faites par les pêcheurs qui ont acceptés de s'exprimer sur les questions d'argent, toujours délicates à aborder. Les pêcheurs rencontrés estiment des manques à gagner pouvant atteindre jusqu'à 50 % de leur chiffre annuel. Le coût matériel et la pénibilité du travail sont également importants. En effet, les filets colmatés sont difficiles voire impossibles à relever, les mailles sont également abimées ou déchirées. Ces dégradations représentent un coût supplémentaire pour les pêcheurs qui doivent sans cesse réparer et/ou changer les mailles.

En Israël, le colmatage des filets de pêche par les méduses endommageait aussi le matériel (Galil 2007, Nakar 2011, Bosch-Belmar et al. 2017) et, il est fréquent qu'en cas de très fort colmatage que les filets ne puissent pas être relevés. En Mer Noire, la présence de *M. leidyi* a participé à l'effondrement de la pêche industrielle (Ivanov & Beverton 1985, Knowler & Barbier 2000, Knowler 2005). Prédateur vorace, *M. leidyi* peut consommer la totalité du stock de zooplancton en moins d'une semaine (Finenko et al. 2006, Kamakin & Khodorevskaya 2018). Cela a eu des conséquences importantes sur le débarquement des anchois notamment. Le coût global de l'introduction de *M. leidyi* en Mer Noire a été estimé à 350 millions d'euros (Bright 1998).

La présence de *M. leidyi* dans la lagune ne passe pas inaperçue mais n'est pas non plus totalement évidente en fonction du type d'usager. Contrairement à l'étude de Baumann & Schernewski (2012) qui portait sur *Aurelia aurita* et *Cyanea capillata*, l'estimation de la densité en cténaires dans l'étang de Berre est difficile pour les usagers observateurs du

programme *Mnemi'Obs*. Les espèces étudiées par [Baumann & Schernewski \(2012\)](#) sont de grandes tailles (> 30 cm) donc plus facilement visibles. Cela est aussi observé dans la spatialisation des zones d'observations de méduses effectuée lors des entretiens sociologiques. Les pêcheurs, les baigneurs et les chasseurs sous-marins observent plus souvent les cténares que les plaisanciers. Il y avait en effet une grande différence en fonction de l'usage : l'observation de cténares étant plus visible pour des usages impliquant une immersion totale ou partielle dans l'eau. En effet, l'immersion de matériel ou du corps humains font appel au sens visuel mais permet aussi l'interaction par le toucher entre l'utilisateur et *Mnemiopsis*. Les usagers observent des gélatineux principalement dans le bassin de Vaine et au Nord du grand étang. Ceux-ci sont également impactés par la présence de cténares sur ces mêmes zones. Les mesures du suivi de la population de *M. leidy* ont montré qu'il y avait des cténares partout dans la lagune mais que les plus fortes abondances sont observées dans le bassin de Vaine. Pour le reste de la lagune il semblerait qu'il y ait d'autres facteurs qui jouent sur cette différence entre le visible et le mesuré.

Du fait de la transparence du corps et de leur petite taille, les cténares sont difficiles à observer. Il apparaît clairement que les usagers qui pénètrent dans l'eau sont plus exposés aux gélatineux que ceux qui pratiquent une activité uniquement sur l'eau. Cette dualité est observée chez un pêcheur de Berre l'Etang qui affirmait être impacté par *M. leidy* dans le cadre de son activité de pêche mais pas lorsqu'il se baignait. Il est important de souligner également que les entretiens semi-directifs se sont effectués tout au long de l'année sur des périodes différentes. [Baumann & Schernewski \(2012\)](#) indiquent que la réaction de chaque personne interrogée est dépendante d'événements récents. Ainsi, [Baumann & Schernewski \(2012\)](#) indiquent que même la mémoire à long terme est influencée par des expériences récentes. La mémoire de chaque individu est influencée par son expérience personnelle singulière, mais aussi par le cadre social de son existence (notamment sa classe sociale, le contexte culturel) ([Halbwachs 1997](#)). Ce paramètre est à prendre en compte pour les baigneurs notamment. Un baigneur interrogé en pleine saison estivale ne réagira donc pas de la même manière que lorsque ce même baigneur est interrogé en hiver. La gêne ressentie par les différentes personnes interrogées au sujet des lagunes de Berre et du Vaccarès dépendante de leur façon de fréquenter ces espaces aquatiques. Il existe aussi une dualité dans les rapports des usagers à *M. leidy* : en fonction de l'usage et du contexte de rencontre

avec les gélatineux, les discours recueillis concernant ce gélatineux sont différents comme observé par Kaneshiro-Pineiro (2013) en Caroline du Nord (USA). Dans le cadre de son activité professionnelle, le pêcheur peut être gêné par la présence de *Mnemiopsis* qui crée un manque à gagner. En revanche, hors de ce contexte professionnel, lorsque ce même pêcheur est en contact avec *Mnemiopsis*, ce dernier ne représentant pas une menace, n'est plus une gêne pour le pêcheur.

*Mnemiopsis leidyi* n'est pas urticant créant de ce fait peu ou pas de sentiment de crainte chez baigneurs. Les baigneurs continuent de fréquenter les plages de la lagune de Berre ce qui suggère une acceptation de la présence de méduses près des plages (Baumann & Schernewski 2012). Cela est un point positif pour le tourisme de l'étang de Berre qui se maintient contrairement à ce qui est observé en Israël où les baigneurs désertent les plages par peur des piqûres (Dror et al. 2016). Toutefois, certains acteurs comme le gérant du camping de Rognac ou le baigneur de Saint-Chamas, indiquent que les touristes désertent les plages en cas de fortes proliférations de cténaires, privilégiant la mer ou la piscine. De par son passé très anthropisé et sa réputation à être pollué, l'étang de Berre n'est pas une zone touristique majeure dans la région PACA. En revanche, la présence du parc marin de la côte bleue et l'aspect traditionnel de la ville de Martigues (nommée *Venise Provençale*) attirent les touristes. Selon le GIPREB (<http://www.etangdeberre.org/un-territoire-au-potentiel-touristique-a-developper>), les nuitées sur le pourtour de l'étang de Berre représentent environ 12 % de la fréquentation touristique départementale soit 1,2 millions de touristes. Toutefois, le tourisme balnéaire autour de l'étang de Berre est très limité. La majorité des baigneurs de l'étang étant des locaux. La désertion des touristes à cause de la présence de gélatineux peut avoir des conséquences économiques comme observé par De Donno et al. (2014).

La cohabitation entre les gélatineux et les usagers locaux de la lagune s'expliquerait par une connaissance suffisante de l'animal (Hunziker et al. 1998) et des risques ou non sur la santé (Wallner & Hunziker 2001). Toutefois, l'observation récente de l'hydroméduse urticante *Gonionemus vertens* pourrait créer une gêne à la baignade. En revanche, son mode de vie ne favoriserait pas son expansion hors de l'étang de Vaine. En effet, *G. vertens* ou méduse « rampante » passe la majeure partie de son temps accrochée aux feuilles des macrophytes. Cependant, dans un contexte de politique de réhabilitation de la lagune, les

projets d'expansion et de transplantation d'herbiers à Zostères pourrait être un vecteur d'expansion de cette espèce dans l'ensemble de la lagune.

#### 4.5.6. Vivre ou mesurer la prolifération de gélatineux : pour un dialogue entre expériences sociologiques et mesures océanographiques

Pour comprendre les interactions entre les cténaïres, les usagers et l'environnement de l'étang de Berre il est primordial de confronter le « *visible* », c'est-à-dire les expériences et témoignages des acteurs interrogés et le « *mesuré* », c'est-à-dire les observations océanographiques

- Le **visible** | Lors de l'enquête sociologique, les pêcheurs professionnels déclarent un niveau de gêne élevé caractérisé par une combinaison de facteurs ayant des implications économiques importantes (colmatage des filets, dégradation du matériel, mutilation des prises, pénibilité du travail). La baignade est ponctuellement impactée par les fortes proliférations de cténaïres impliquant parfois une désertion des baigneurs en faveur de la mer ou de la piscine. La saisonnalité dans la dynamique des cténaïres n'est pas évidente à déterminer pour les usagers rencontrés. En revanche malgré une variabilité importante remarquée, ces derniers indiquent voir plus de cténaïres en période estivale.
- Le **mesuré** | La dynamique de population de *Mnemiopsis leidyi* ne montre pas de saisonnalité marquée. En revanche, influencée par la température et la salinité, la dynamique de population des cténaïres montre des abondances plus faibles en périodes dites « *froides* » (automne/hiver) et de fortes proliférations en période « *chaude* » (printemps/été).

A partir de ces données collectées, il semble que les fortes proliférations de *Mnemiopsis* au printemps/été aient un impact sur les activités commerciales (pêche professionnelle, tourisme) et récréatives (i.e. baignade). La gêne dépendrait principalement de la façon dont les usagers perçoivent l'abondance en cténaire : de manière visuelle ou en étant confronté directement (ressentie). La comparaison de la gêne exprimée par les participants au

programme *Mnemi'Obs* au cours de l'année 2016/2017 et des mesures de l'abondance en cténaires montre des similitudes entre le *visible* et le *mesuré* (Tab. 4-3).

En effet, au cours de l'été 2017, la forte gêne exprimée par les usagers est bien représentée avec les données d'abondances élevées. Parfois, le niveau de gêne exprimé est modéré (octobre 2016 et mai 2017) pour des abondances comprises entre 1 ind 100m<sup>-3</sup> et 264 ind 100m<sup>-3</sup>. Une « *acceptation* » des gélatineux, caractérisée par un niveau de gêne faible est dominant pour des abondances faibles (4 ind 100m<sup>-3</sup>) à modérées (~ 100 ind 100m<sup>-3</sup>), est identifiable. Dans le cadre des politiques de réhabilitations de l'étang de Berre, cette *acceptation* des cténaires par les usagers pourrait être interprétée comme une implication à la gestion de l'environnement (Claeys 2006).

Tableau 4-3. Comparaison entre les données visibles et mesurées : abondance en cténaires (ind 100m<sup>-3</sup>) dans le cadre du programme *Mnemi'Obs*.

Dates d'observations	Visible - Sociologie	Mesuré - Océanographie
	Gêne exprimée	Abondances [min - max] ind 100m <sup>-3</sup>
Août 2016	Faible	1 - 12
Octobre 2016	Modérée	4 - 264
Novembre 2016	Faible	14 - 495
Décembre 2016	Faible	2 - 397
Mars 2017	Faible	5 - 1 004
Avril 2017	Faible	1 - 195
Mai 2017	Modérée	1 - 496
Juin 2017	Forte	12 - 1 241
Juillet 2017	Forte	32 - 9 475
Août 2017	Forte	140 - 1564

La comparaison de l'abondance observée par les usagers et mesurée lors du suivi *in situ* montre des similitudes : la gêne exprimée par les usagers est représentative de la variation de l'abondance en cténaires. Parfois des différences sont identifiables laissant penser à une *acceptation* des gélatineux par les usagers.

Grâce à cette étude interdisciplinaire couplant océanographie et sociologie (mesuré/visible) nous avons pu estimer un seuil limite d'acceptation pour la baignade dans l'étang de Berre s'élevant à environ **10 ± 8 ind m<sup>-3</sup>** (seuil moyenné sur les périodes estivales entre 2016 et 2017).

## 4.6. Résumé du chapitre

Le cténaire *Mnemiopsis leidyi* est observé et installé depuis 2005 dans l'étang de Berre où les conditions environnementales sont favorables au maintien de sa population. Notre étude interdisciplinaire a permis de déterminer précisément le fonctionnement et les interactions au sein du socio-écosystème de l'étang de Berre (Fig. 4-45) :

- *Mnemiopsis leidyi* ne présente pas de cycle saisonnier marqué mais, l'étude de la dynamique *in situ* de la population a permis d'identifier les périodes clés pour le développement des cténaires. Entre l'hiver et l'été la population est principalement dominée par des larves et juvéniles. En été, la population est dominée par des adultes dont les taux de reproduction sont élevés.
- Même si *Mnemiopsis leidyi* est eurytherme et euryhaline, la température, la salinité et la quantité de carbone disponible sont les conditions environnementales influant sur la dynamique de population.
- Grâce au suivi *in situ* de la population zooplanctonique, des paramètres environnementaux (température, salinité, oxygène, fluorescence) et des cténaires couplés à la modélisation du transport lagrangien, une zone refuge favorable au maintien de *M. leidyi* a été identifiée. Le bassin de Vaine présente toutes les caractéristiques favorables au maintien de *M. leidyi* (faibles variations de salinité, abondance en zooplancton moins variable, présence d'herbiers pour hivernage).
- Les fortes proliférations de *M. leidyi* dans l'étang de Berre causent de réelles implications économiques et matérielles pour la pêche professionnelle. Le fort colmatage des filets, la mutilation des prises, la dégradation accélérée du matériel et l'augmentation de la pénibilité induisent une perte économique annuelle de 50 % pour les pêcheurs. La baignade est peu impactée sauf en cas de fortes prolifération où il peut y avoir désertion des plages de la lagune. Enfin, le nautisme n'est pas gêné par *Mnemiopsis leidyi* même si en cas de fortes proliférations les circuits de refroidissement des moteurs de bateaux peuvent être colmatés.

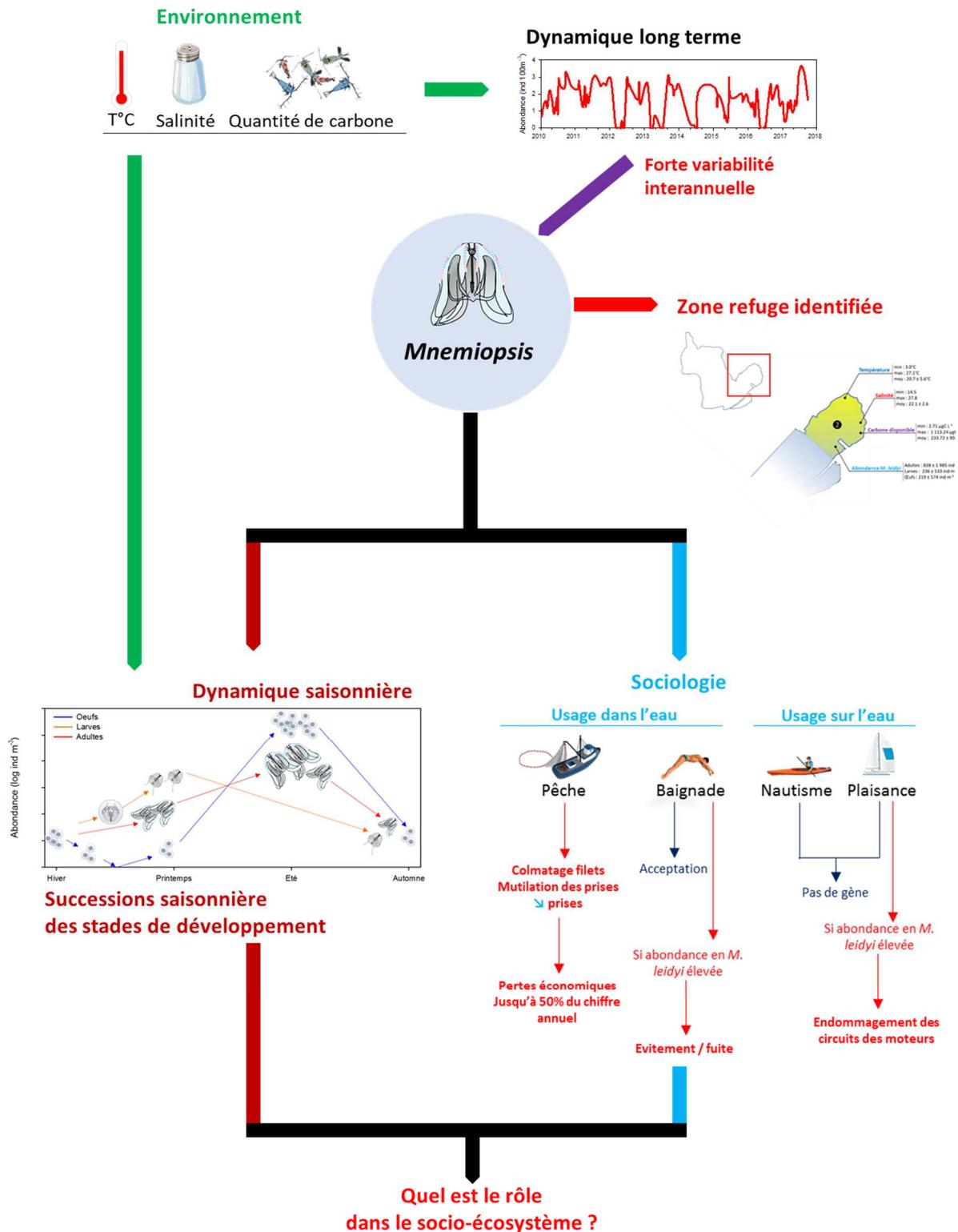


Figure 4-45. Résumé de la dynamique de *Mnemiopsis leidyi* au sein du socio-écosystème de l'étang de Berre.

Notre étude interdisciplinaire a permis de faire un état des lieux de la gêne occasionnée en lien avec la dynamique de population de *Mnemiopsis leidyi*. Il s'agira par la suite de comprendre quel est le rôle de ce cténaire au sein du socio-écosystème de l'étang de Berre.

L'étude de la physiologie *in situ* et en laboratoire permettra de quantifier de manière précise les interactions avec l'écosystème de la lagune et les impacts éventuels sur les espèces autochtones.

Chapitre 5 | Le rôle des gélatineux dans le  
fonctionnement du socio-écosystème de  
l'étang de Berre - Approches expérimentale et  
*in situ*

5



Photographie de couverture | *Mnemiopsis leidyi* en élevage au MIO © Guillaume Marchessaux.

# 5

## Le rôle des gélatineux dans le fonctionnement du socio-écosystème de l'étang de Berre – Approches expérimentale et *in situ*

### 5.1. Etudier la physiologie pour comprendre la dynamique *in situ*

Dans un contexte de fluctuations climatiques mondiales, les organismes vivants doivent s'adapter pour survivre ou disparaître, et cela grâce entre autres à une modulation de leurs taux physiologiques (ingestion, reproduction, croissance, respiration). Leurs études en laboratoire s'avèrent indispensables pour tester différents scénarii et comprendre la dynamique *in situ* de l'organisme considéré. En général, la distribution des organismes marins est régie par leur tolérance physiologique aux facteurs biotiques et abiotiques, et les caractéristiques démographiques seront limitées par leurs limites de tolérance (Hardle & Hutchings 2010). En mer Baltique, il a été démontré que le gradient de salinité influence les espèces envahissantes de mésozooplancton avec un plus grand nombre d'espèces dans les eaux à salinité élevée (Ojaveer et al. 2010) alors qu'en Méditerranée occidentale, les occurrences de méduses envahissantes dans la masse sont directement liées à la température (Kremer 1994, Reeve et al. 1989).

Les espèces envahissantes dans les milieux marins ont attiré l'attention du public et des scientifiques en raison de leurs effets directs et en cascade, une fois établies avec succès, sur les écosystèmes ainsi que sur la biodiversité (Carlton & Geller 1993). Les écosystèmes perturbés par l'eutrophisation ou la surpêche sont particulièrement vulnérables aux invasions (Daskalov et al. 2007). L'eutrophisation et le développement massif du cténaire *Mnemiopsis leidyi* ont provoqué des changements considérables dans l'écosystème de la mer Noire à la fin des années 1980 et au début des années 1990. *Mnemiopsis leidyi* a entraîné d'importantes pertes économiques (forte diminution des stocks de poissons zooplanctonivores, anchois, sprat, anchois). Bilio & Niermann (2004) et Bilio (2004) ont montré que le déclin des

débarquements d'anchois était dû en partie à la surpêche et que seuls les stocks d'anchois affaiblis étaient mis en concurrence par le cténophore. L'eurythermie et l'euryhalinité de *Mnemiopsis leidyi* lui permettent de s'installer dans de nombreux environnements aux conditions très différentes (Purcell et al. 2001b).

Un réseau trophique pélagique traditionnel se compose de phytoplancton à la base, de mésozooplancton herbivore au deuxième niveau trophique et de poissons planctonophages au troisième niveau trophique (Sommer et al. 2002). En général, cnidaires et cténares sont positionnés au troisième niveau trophique en se nourrissant de zooplancton (Sommer et al. 2002). Les méduses étaient autrefois considérées comme une " impasse " trophique en raison de leur faible valeur nutritive et de leur rapport volume/plasma élevé, ce qui en faisait un aliment pauvre en énergie pour les vertébrés (Hoeger 1983, Verity & Smetacek 1996). Cette affirmation est aujourd'hui réfutée par des observations de prédation par les mollusques, les plathelminthes, athropodes, chaetognathes, cténares, cnidaires et même des poissons (Arai et al. 2003, Pauly et al. 2009). Le bactérioplancton ambiant profite également des grandes quantités de matière organique colloïdale et dissoute, qui prend naissance après la mort des gélatineux (Condon 2011). Anninsky et al. (1998) ont indiqué que *M. leidyi* se nourrissait principalement de mésozooplancton ; compartiment offrant un large spectre de proies, allant d'œufs et de larves de poissons pélagiques aux copépodes en passant par des larves méroplanctoniques. *Mnemiopsis* s'attaque à divers types de zooplancton (Mutlu 1999) et se nourrit sélectivement d'organismes se déplaçant lentement comme les larves de cirripèdes et les cladocères (Javidpour et al. 2009b). Les œufs immobiles sont donc une proie très attrayante, et une sélection positive pour les œufs de poissons a été signalée chez de nombreux prédateurs gélatineux (Purcell et al. 2001b). Cependant, Jaspers (2011b) a rapporté le contraire en fournissant la preuve que *Mnemiopsis* ne constitue pas une menace directe pour les œufs et larves de cabillaud de la Baltique dans la mer Baltique. Par conséquent, un prédateur fort comme *Mnemiopsis* formant des proliférations massives, a potentiellement un impact profond sur le zooplancton et pourrait être un concurrent alimentaire important pour les larves de poissons pélagiques (Finenko et al. 2001). De fait, les cténares constituent le principal concurrent alimentaire des larves de poissons pélagiques qui consomment jusqu'à 80 % du zooplancton en mer Noire.

Face à ces problèmes, un certain nombre de chercheurs ont concentré leurs études sur l'abondance et l'impact écologique des cténaïres en mer Noire et ont suggéré des pistes d'action possibles. Pour mieux comprendre le rôle de *M. leidy* dans le fonctionnement et la structure de l'écosystème de l'étang de Berre, il est important de comprendre comment les caractéristiques environnementales affectent sa physiologie.

La physiologie des gélatineux (ingestion, respiration, excrétion, reproduction, et croissance) est influencée par des facteurs environnementaux (température, salinité, oxygène, type et concentration en proies) et endogènes (âge, taille, et masse) (Vidal 1980a,b, Ross 1982, Robinson et al. 1983, Ikeda 1985, Schmidt-Nielsen 1997, Heuer & Gossel 2014, Ko et al. 2014, Bai et al. 2015, Mayor et al. 2015, Zang et al. 2015, Di Santo & Lobel 2016, Hopkins et al. 2016, Pauly & Cheung 2018). Chez *M. leidy*, la reproduction varie en fonction de la température et de la disponibilité alimentaire (Kremer 1994, Reeve et al. 1989). De plus, afin de permettre la quantification de l'effet possible d'un prédateur dans le réseau alimentaire, le processus de digestion doit être étudié. La vitesse et le temps de digestion ont été mesurés chez diverses espèces de poissons (Rønnestad et al. 2001, Specziár 2002, Beukers-Stewart & Jones 2004, Byström et al. 2006) pour évaluer la relation entre de nombreux caractères, comme la taille et la température ainsi que la qualité et la quantité de nourriture dans les échantillons d'estomac observés à l'état sauvage. De tels échantillons, lorsqu'ils sont prélevés à haute fréquence, peuvent être utilisés pour estimer les taux d'alimentation naturels si le temps de digestion est connu.

*Mnemiopsis leidy* est donc considéré comme une espèce clé ayant un impact écologique significatif sur l'écosystème planctonique de l'étang de Berre par une prédation forte du zooplancton. Outre l'abondance et la distribution, il est important de connaître l'écologie alimentaire et la physiologie des cténaïres pour quantifier son rôle. L'étude des taux d'ingestion, de reproduction, de croissance et de respiration-excrétion permet de mieux comprendre l'effet des conditions environnementales sur la dynamique de *Mnemiopsis leidy*. Le couplage des études *in situ* et en laboratoire en lien avec les conditions environnementales de la zone étudiée permet de prédire la propagation potentielle de l'espèce (Haraldson et al. 2013).

## 5.2. Objectifs du chapitre

Il est donc primordial de comprendre quels facteurs influencent la physiologie de *Mnemiopsis leidyi* pour comprendre comment ce dernier s'est adapté aux conditions environnementales changeantes de l'étang de Berre. De plus, l'étude de la physiologie est nécessaire pour comprendre la dynamique de population. Enfin, comprendre le rôle de *Mnemiopsis leidyi* dans le fonctionnement du socio-écosystème de l'étang de Berre permettra de définir son impact potentiel sur l'écosystème planctonique.

Le caractère interdisciplinaire de notre étude a permis dans le chapitre précédent une meilleure compréhension de la dynamique de population *in situ* de *Mnemiopsis leidyi* et des interactions entre usagers et gélatineux (Fig. 5-1). L'étang de Berre est soumis à des forçages environnementaux contribuant à une forte variabilité de l'écosystème (rejets d'eau douce par la centrale hydroélectrique EDF, apports en eau douce par les rivières, apports en eau de mer, réchauffement climatiques et eutrophisation). Il a été montré que la dynamique de population de *Mnemiopsis leidyi* est influencée par les conditions environnementales (température, quantité de carbone disponible).

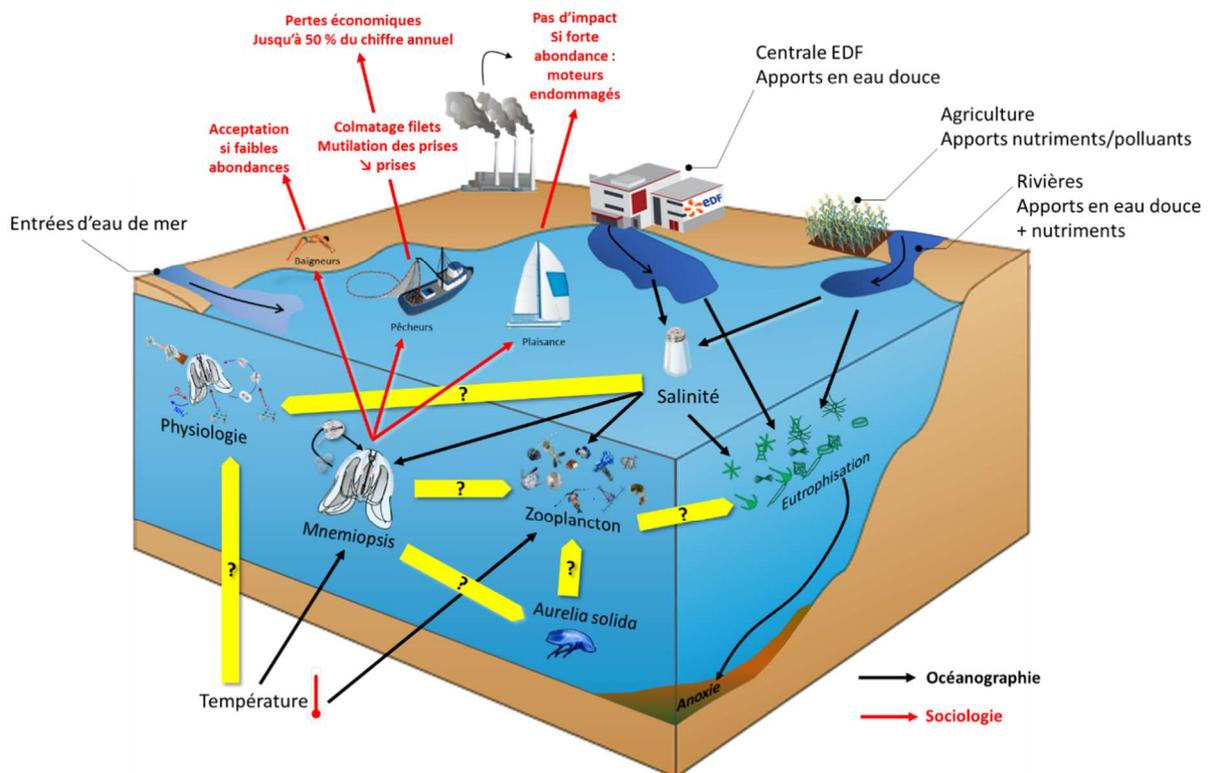


Figure 5-1. Résumé des interactions identifiées dans le chapitre 4 et questionnements sur le rôle de *Mnemiopsis leidyi* sur le socio-écosystème de l'étang de Berre.

Les conditions optimales offertes par l'environnement de l'étang de Berre permettent à *Mnemiopsis leidyi* de s'y maintenir durablement. De fortes proliférations sont observées dans la lagune induisant des impacts importants sur les activités humaines notamment sur la pêche professionnelle. La baignade n'est pas directement impactée par la présence de *Mnemiopsis leidyi* dans la lagune ; il existe une acceptation des cténaïres par les baigneurs. En revanche en cas de fortes proliférations, les baigneurs désertent les plages de l'étang. La plaisance n'est pas touchée par la présence de *Mnemiopsis leidyi* mais, en cas de fortes proliférations, des dommages matériels sur le circuit de refroidissement des moteurs peuvent être observés.

A partir de ce constat, plusieurs hypothèses sur le rôle de *Mnemiopsis leidyi* dans le fonctionnement du socio-écosystème de l'étang de Berre peuvent être établies :

**Objectif 1 |** Déterminer si *Mnemiopsis leidyi* limite le développement de la communauté zooplanctonique par la pression de prédation qu'il exerce et entretiendrait l'eutrophisation de la lagune.

**Objectif 2 |** Sachant que la physiologie de *Mnemiopsis leidyi* est principalement conditionnée par la température et la quantité de carbone disponible, déterminer qu'elles seraient les températures et quantités de carbone optimales pour son maintien dans l'étang de Berre ?

Connaissant la dynamique *in situ* de population de *Mnemiopsis leidyi* et ses interactions avec les usagers, il s'agit dans ce chapitre de comprendre quel est le rôle de *Mnemiopsis leidyi* dans le fonctionnement du socio-écosystème de l'étang de Berre.

## 5.3. Résultats

### 5.3.1. Ingestion

Au cours des entretiens sociologiques, près de la moitié (9 sur 22) des usagers ont apporté leur point de vue sur l'alimentation de *M. leidyi*. Lorsque certains, comme ce

baigneur, usent de l'humour pour spécifier le régime alimentaire de *M. leidy* « *Moi je dirais les algues, mais après... Les vacanciers !* » [Entretien 6, baigneur - Martigues] tous sont unanimes sur la consommation de plancton. Qualifiés comme des « *filtres* » [Entretien 2, plaisancier – Istres] certains indiquent également que les gélatineux comme *M. leidy* consomment « *des petites proies, du plancton, des larves* » [Entretien 12, moniteur de voile – Saint-Chamas]. Ce pêcheur de Berre-l'Etang explique également avoir vu des « *esques, vous savez, les petits vers de mer [...] je ne sais pas comment elles le bouffent, si elles le prennent dessous et qu'après elles le bouffent doucement. Moi j'en ai vu dans le port à Saint-Chamas avec des esques.* » [Entretien 14, pêcheur professionnel – Berre l'Etang]. Les données mesurées au laboratoire et *in situ* confirment la pression sur le zooplancton.

#### 5.3.1.1. Taux d'ingestion *in vitro*

Le taux d'ingestion *in vitro* varie de  $4 \pm 2$  proies  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$  à  $1\,370 \pm 97$  proies  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ , apparait très variable et n'est pas influencé par la température (Fig. 5-2A).

En revanche il est clairement influencé par la quantité de nourriture disponible dans le milieu ( $C_{\text{ingéré}} = 11,4 C_{\text{disponible}} - 27,2$  ;  $R^2 = 0,93$ ) sans montrer de seuil de satiété (pas de plateau) (Fig. 5-2B).

La masse humide des cténaïres ne semble pas avoir d'impact clair sur la quantité de nourriture ingérée (Fig. 5-2C).

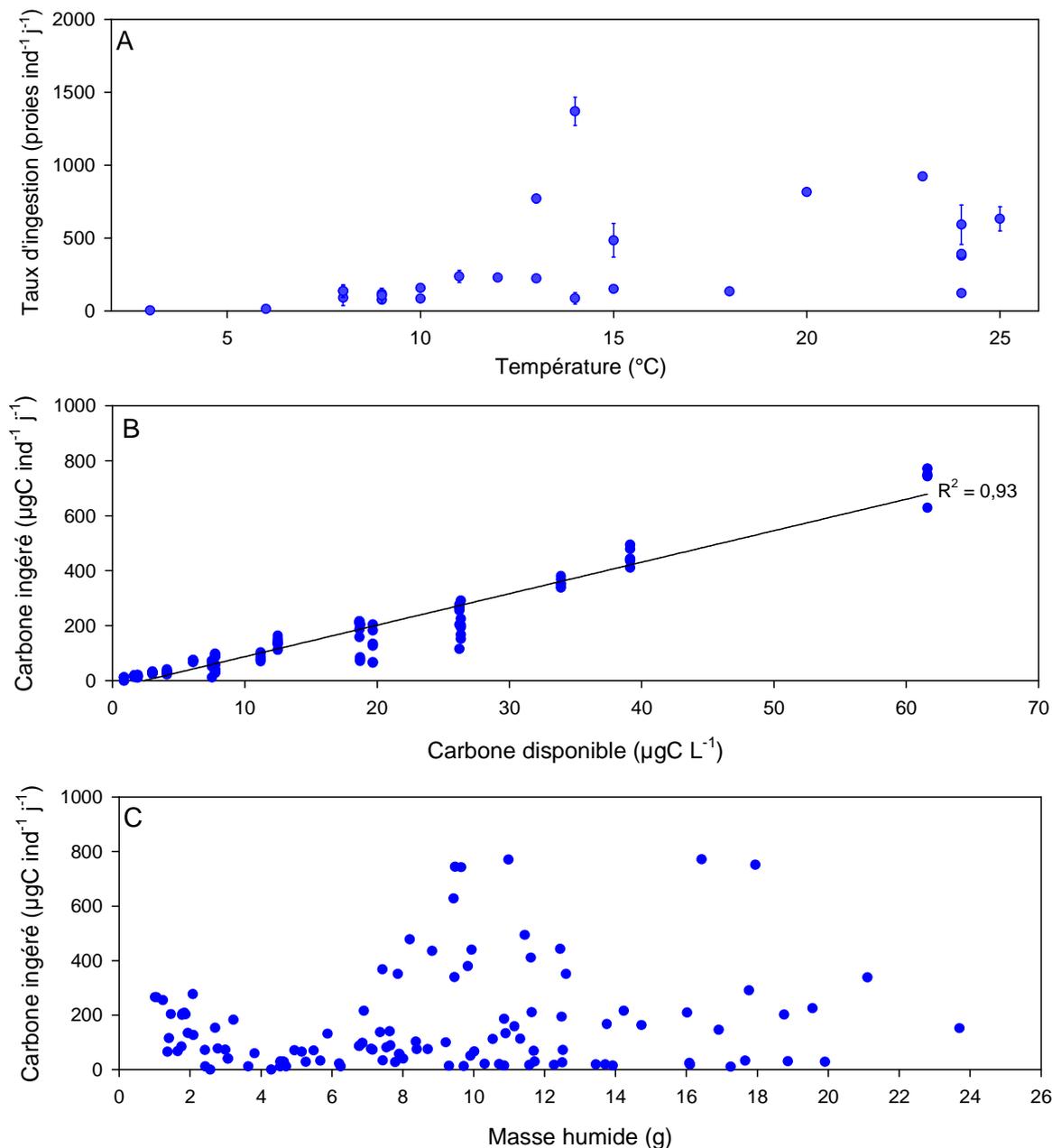


Figure 5-2. (A) Taux d'ingestion (proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) de *M. leidy* en fonction de la température (°C), (B) relation entre la quantité de carbone ingéré (µgC ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) et la quantité de carbone disponible (µgC L<sup>-1</sup>), (C) Taux d'ingestion (proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) en fonction de la masse humide (g).

La taille des larves semble jouer positivement sur le taux d'ingestion (Fig. 5-3A) qui passe de 1 proie ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> (1,4 mm) à 8 proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> (3,1 mm).

En revanche, comme observé chez les adultes, le taux d'ingestion ne montre pas de tendance marquée avec la température mais est positivement lié à la quantité de proies ingérées (Fig. 5-3B).

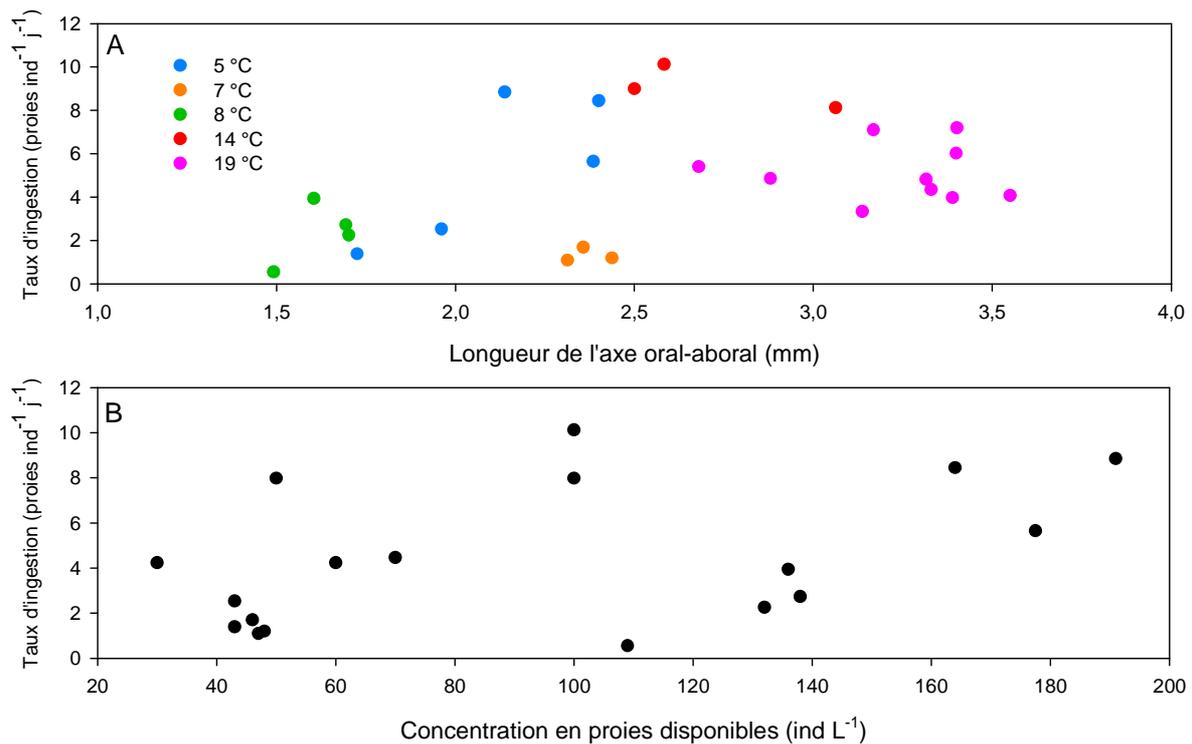


Figure 5-3. Taux de d'ingestion (proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) des larves de *M. leidy* en fonction de (A) la taille des larves (mm) et de (B) la quantité de proies disponibles (proies L<sup>-1</sup>).

Le « *clearance rate* » ou taux de vidage des cténaires adultes (Fig. 5-4) ne montre pas de tendance entre 3 °C et 10 °C ( $75,4 \pm 4,1$  mL ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>).

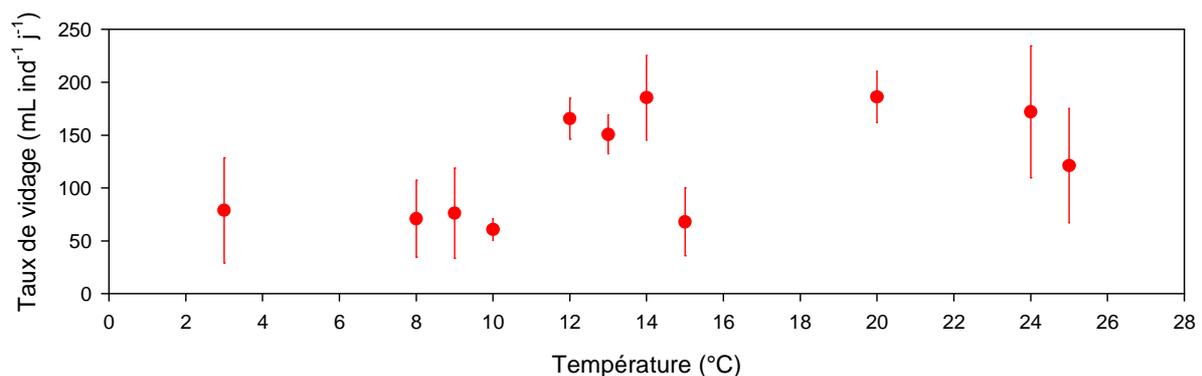


Figure 5-4. Taux de vidage (mL ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) en fonction de la température (°C).

En revanche il passe de  $60 \pm 10$  mL ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> (10 °C) à  $186 \pm 24$  mL ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> (20 °C). La masse humide n'influence en revanche pas le taux de vidage (Fig. 5-5A).

Le taux de vidage apparaît très variable pour des quantités de carbone disponible inférieures à 20 µgC L<sup>-1</sup> : compris entre  $54,9 \pm 8,4$  mL ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> (11,5 µgC L<sup>-1</sup>) et  $210,8 \pm 59,7$  mL

$\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$  ( $1,7 \mu\text{gC L}^{-1}$ ) (Fig. 5-5B). En revanche le taux de vidage augmente entre  $20,1 \mu\text{gC L}^{-1}$  et  $63 \mu\text{gC L}^{-1}$  passant de  $57,7 \pm 36,9 \text{ mL ind}^{-1} \text{j}^{-1}$  à  $185,4 \pm 40,1 \text{ mL ind}^{-1} \text{j}^{-1}$  respectivement.

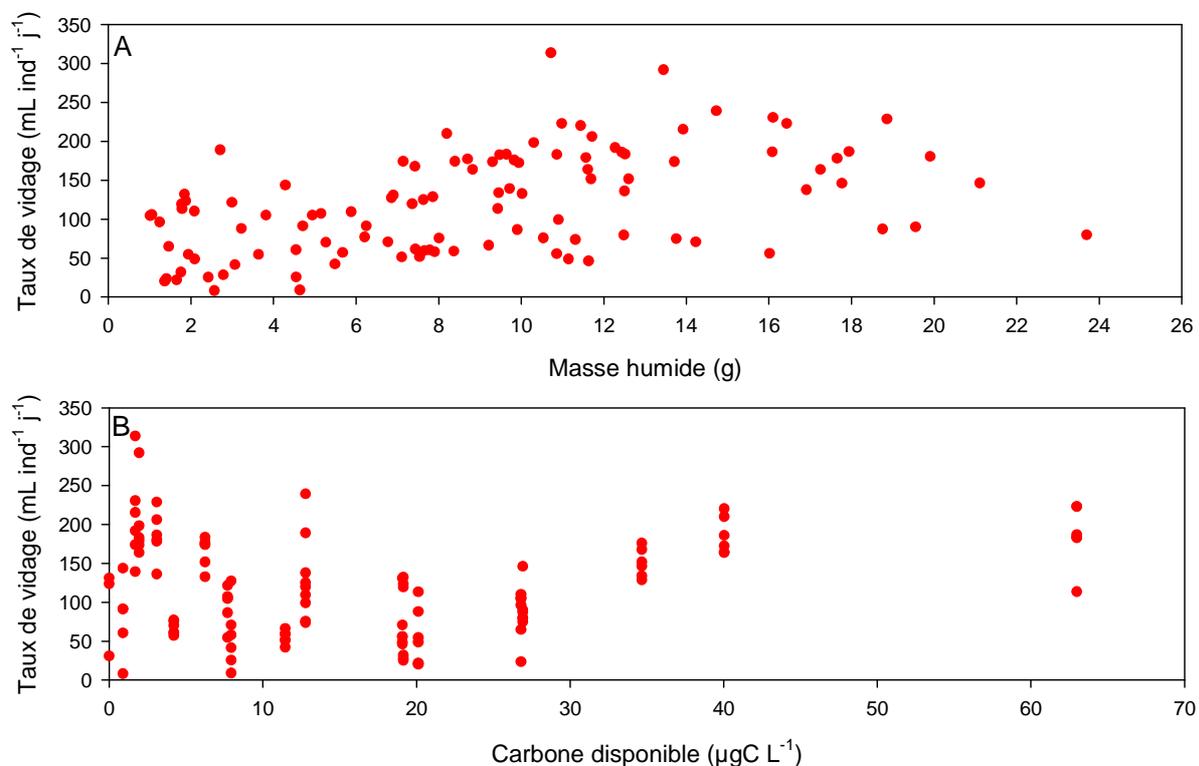


Figure 5-5. Taux de vidage ( $\text{mL ind}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) en fonction de (A) la masse humide (g) et de (B) la quantité de carbone disponibles ( $\mu\text{gC L}^{-1}$ ).

Le taux de vidage calculé pour chaque taxon (Fig. 5-6) varie de  $4,1 \pm 4,3 \text{ mL mL}^{-1} \text{j}^{-1}$  pour les copépodes à  $13,9 \pm 8,1 \text{ mL mL}^{-1} \text{j}^{-1}$  pour les larves méroplanctoniques. L'effort de capture sur des proies méroplanctoniques et l'holoplancton moins mobiles (i.e. nauplii, *P. polyphemoides*, et les rotifères) est élevé ( $17,0 \pm 4,8 \text{ mL mL}^{-1} \text{j}^{-1}$ ). A l'inverse, le taux de vidage sera faible pour les espèces les plus mobiles ( $5,7 \pm 4,1 \text{ mL mL}^{-1} \text{j}^{-1}$ ) comme les copépodes :  $1,3 \pm 1,8 \text{ mL mL}^{-1} \text{j}^{-1}$  pour *Oithona nana* ;  $1,8 \pm 3,2 \text{ mL mL}^{-1} \text{j}^{-1}$  pour *Euterpina acutifrons*.

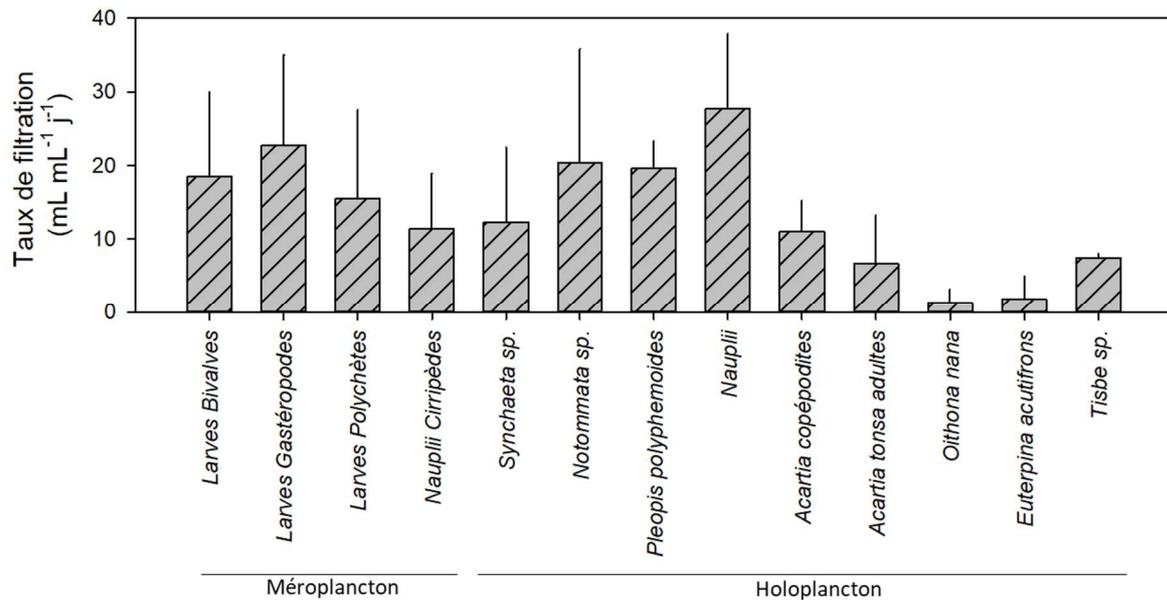


Figure 5-6. Taux de vidage spécifique (mL mL<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) de *M. leidy* pour chaque espèces/taxon étudiés.

### 5.3.1.2. Ingestion *in situ*

#### 5.3.1.2.1. Evolution saisonnière du contenu stomacal

La figure ci-dessous (Fig. 5-7) montre le contenu stomacal de quatre individus capturés à des périodes différentes et les proies sont peu dégradées. Sur ces photographies la composition des contenus stomacaux est différente.

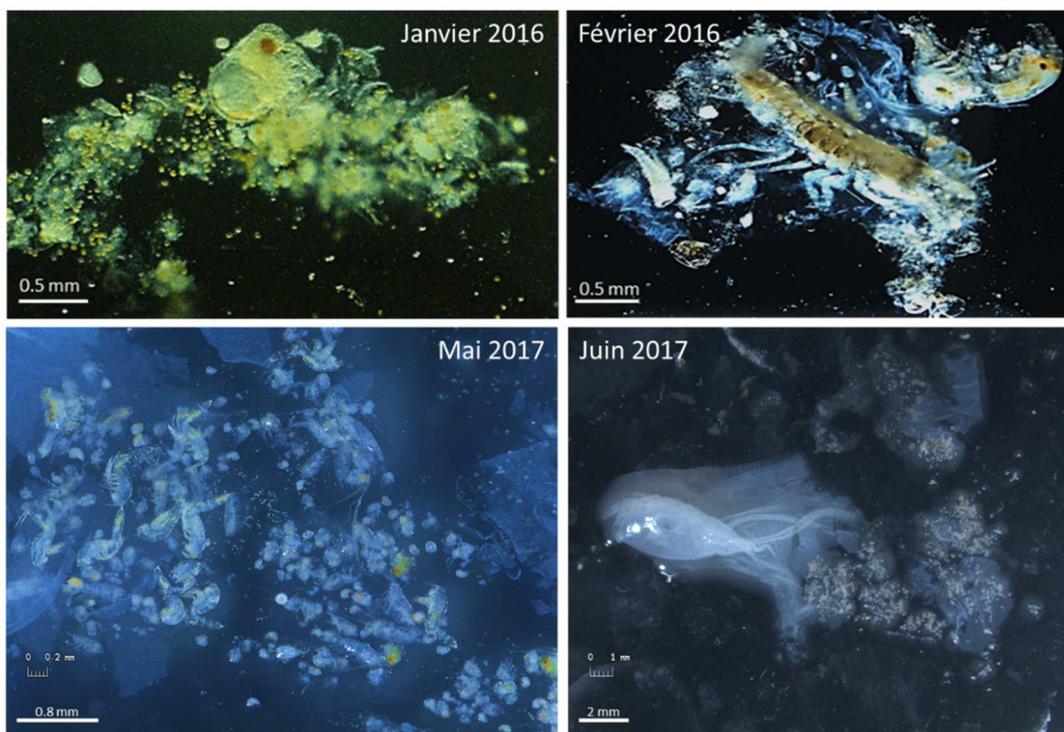


Figure 5-7. Photographies des contenus stomacaux de *Mnemiopsis leidy*.

En janvier et février 2016 les pharynx/estomacs sont composés de nauplii de cirripèdes, de *Pleopis polyphemoide* mais également d'amphipodes. Au contraire, en mai 2017 ce sont les copépodes et les larves méroplanctoniques qui composent le contenu stomacal. Enfin, en juin 2017 les proies sont de petite taille et sont principalement dominées par des larves de gastéropodes.

Le nombre de proies par cténaire varie entre  $2 \pm 2$  proies ind<sup>-1</sup> (T = 11,2 °C ; 19 janvier 2017) et  $486 \pm 300$  proies ind<sup>-1</sup> (T = 24,6 °C ; 29 juin 2016) avec des valeurs plus élevées de mai ( $151 \pm 163$  proies ind<sup>-1</sup>) à juillet ( $274 \pm 277$  proies ind<sup>-1</sup>) (Fig. 5-8). Comme observé lors des expériences en laboratoire, il n'y a pas non plus de relation évidente entre le taux d'ingestion et le biovolume des cténaires.

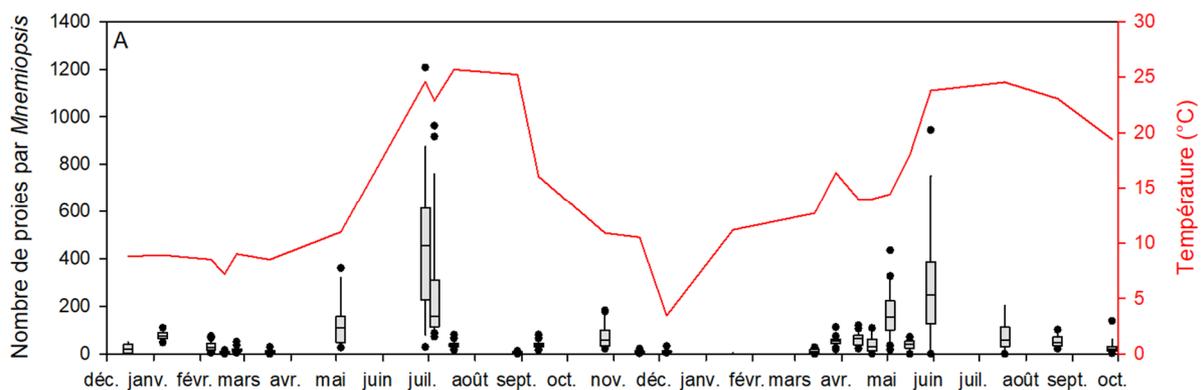


Figure 5-8. Evolution temporelle du taux d'ingestion *in situ* (proies ind<sup>-1</sup>) entre décembre 2015 et septembre 2017.

### 5.3.1.2.2. Composition spécifique du régime alimentaire de *Mnemiopsis leidy*

*Mnemiopsis* se nourrit principalement de copépodes et de larves méroplanctoniques contribuant en moyenne à  $42,9 \pm 24,9$  % et  $50,8 \pm 24,1$  % de son alimentation même si leur contribution varie largement de 1,1 % à 97,3 % et de 2,8 % à 98,8 % respectivement (Fig. 5-9). Les autres organismes principalement composés d'amphipodes montrent des contributions faibles ( $3,7 \pm 4,6$  %) et variables.

La préférence alimentaire de *Mnemiopsis* évolue en fonction des saisons (Fig. 5-10). Les juvéniles de l'amphipode *Monochorophium insidiosum*, le copépode *Euterpina acutifrons*

ou encore les larves méroplanctoniques telles que les larves de bivalves et de gastéropodes sont activement sélectionnées toute l'année sauf en été.

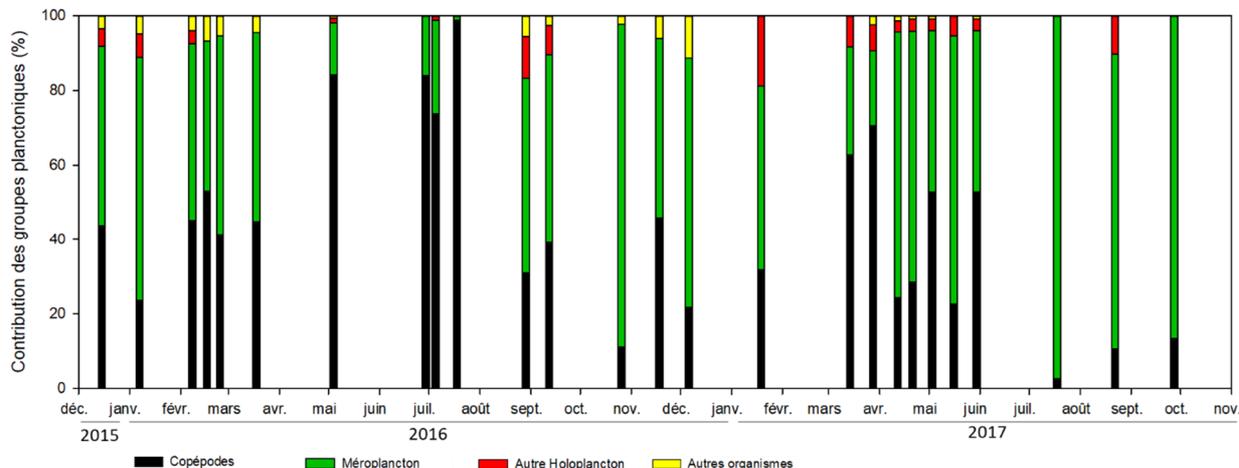


Figure 5-9. Composition de la communauté zooplanctonique (%) dans les contenus stomacaux.

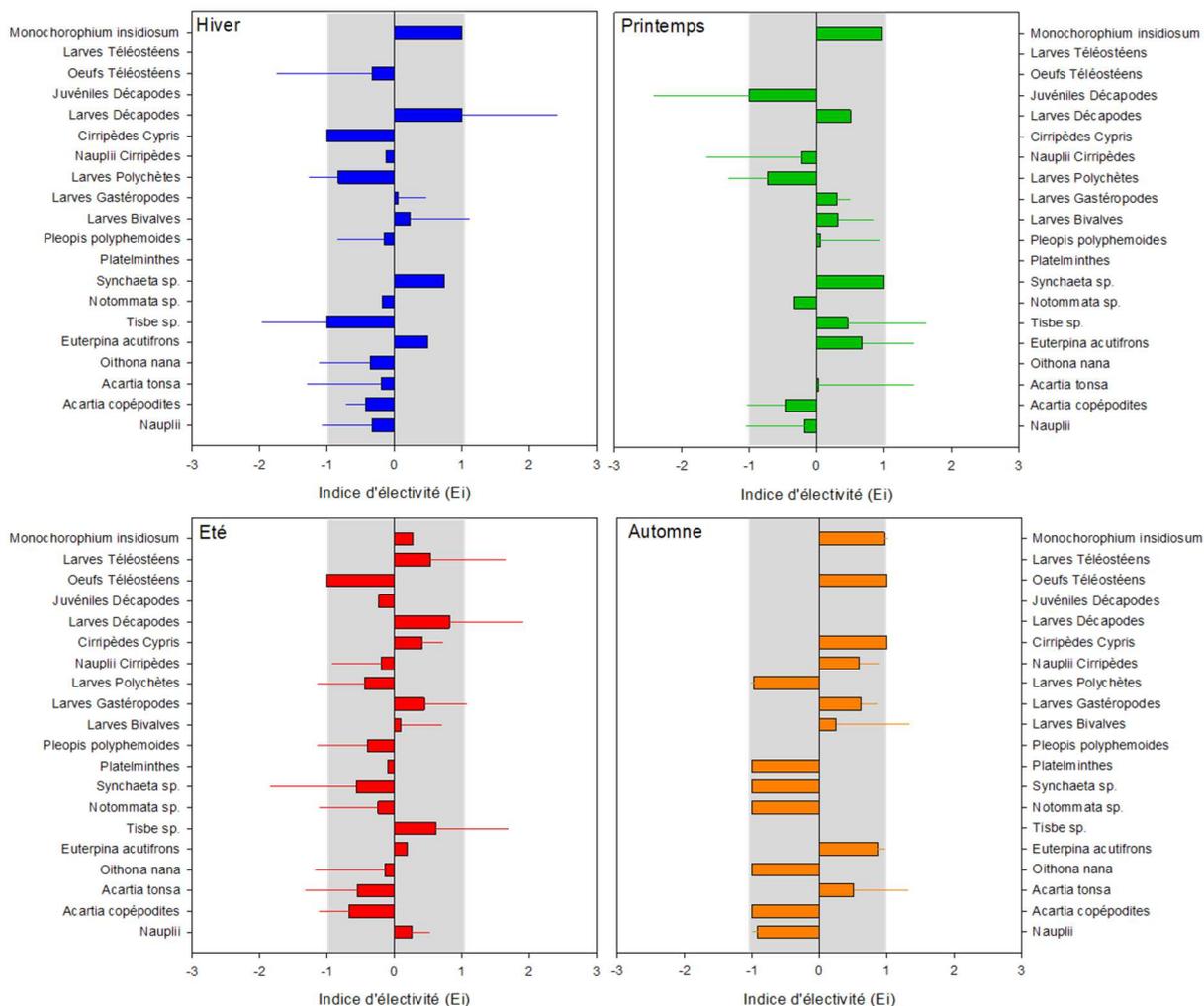


Figure 5-10. Indice d'électivité d'Ivlev (moyenne ± écart-type) calculé à partir des contenus stomacaux de *M. leidy* pour chaque saison.

Le copépode *Acartia tonsa* constitue une proie préférée en hiver et au printemps alors qu'il est totalement évité pour les autres saisons. Durant la période estivale, *Mnemiopsis* semble préférer des organismes méroplanctoniques (larves de bivalves, de décapodes et de téléostéens).

Les larves de polychètes et les stades cypris de cirripèdes sont évitées toute l'année tandis que le rotifère *Synchaeta* sp. l'est uniquement en été/automne.

### 5.3.1.2.3. Variation à petite échelle de temps de la prédation de *M. leidy*

L'abondance *in situ* en zooplancton montre une grande variabilité et fluctue de 2 986 ind m<sup>-3</sup> (21 juin 06:00) à 33 906 ind m<sup>-3</sup> (20 juin 16:00) (Fig. 5-11) et la communauté est largement dominée par des larves méroplanctoniques (83,0 ± 7,7 %) composées majoritairement de larves de gastéropodes (14 270 ± 7 068 ind m<sup>-3</sup>). *Mnemiopsis* a montré une préférence pour ce type de proies (i.e. partie 5.3.1.2.2.).

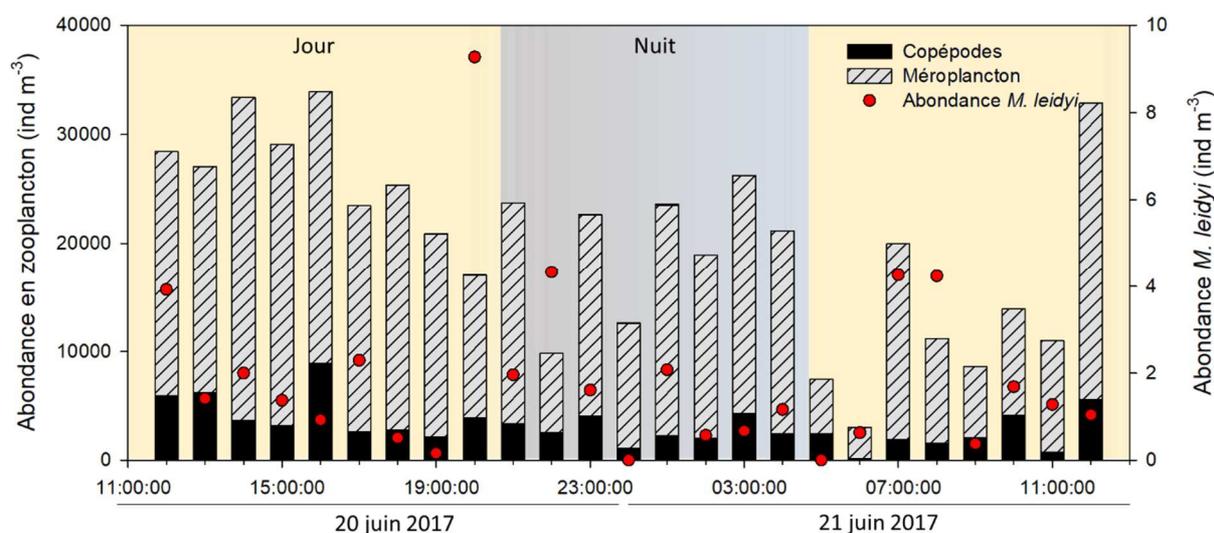


Figure 5-11. Abondance des groupes zooplanctoniques (ind m<sup>-3</sup>) et des cténaires (● ; ind m<sup>-3</sup>) entre le 20 juin 12:00 et le 21 juin 12:00.

Tous les individus récoltés présentaient des proies dans leur tractus digestif quelque soit l'heure à laquelle ils ont été prélevés. Certes, nous avons échantillonné différents organismes à chaque fois, mais la méthode de mesure étant destructive, au niveau de la communauté nous pouvons assumer que *Mnemiopsis* se nourrit en continu. Le taux

d'ingestion horaire des cténaires ne montre pas de cycle jour-nuit :  $77 \pm 32$  proies ind<sup>-1</sup> et  $70 \pm 21$  proies ind<sup>-1</sup> respectivement (Fig. 5-12), et varie de  $29 \pm 11$  proies ind<sup>-1</sup> (20 juin à 20:00) à  $128 \pm 35$  proies mL<sup>-1</sup> (20 juin à 12:00).

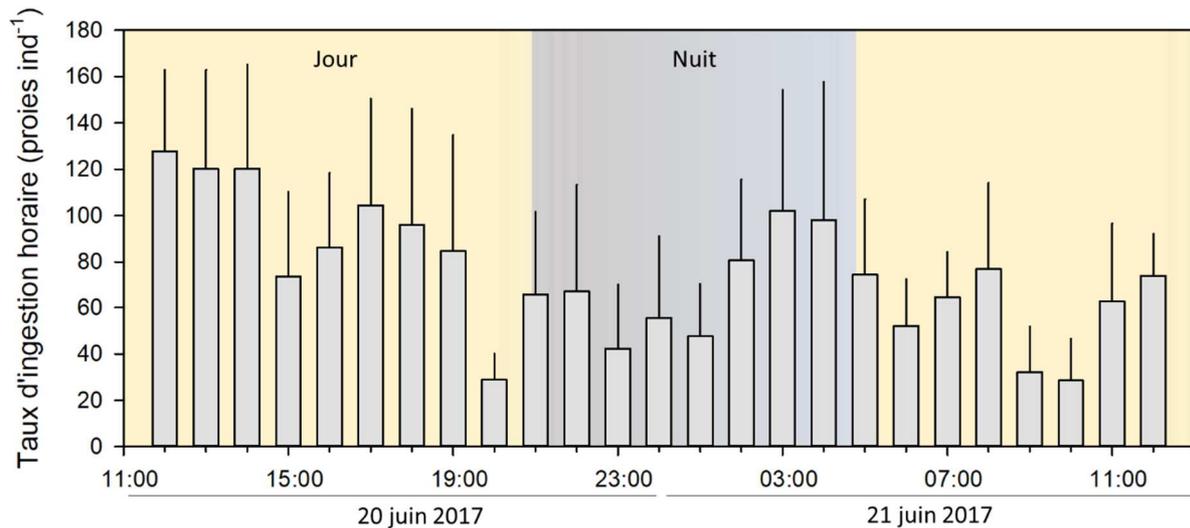


Figure 5-12. Variations horaires de l'ingestion (proies ind<sup>-1</sup>) entre le 20 juin 2017 12:00 et le 21 juin 2017 12:00. n = 10.

### 5.3.1.3. Temps de digestion des cténaires en fonction de la température

La température montre un effet positif sur le temps de digestion des cténaires (Fig. 5-13A).

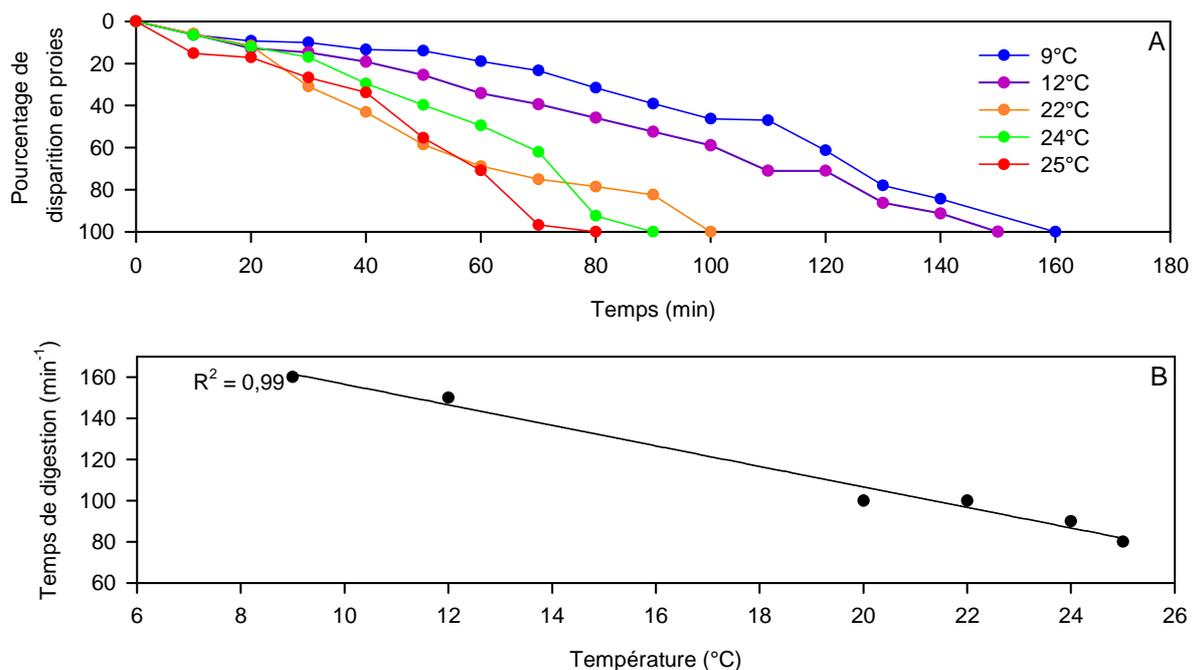


Figure 5-13. (A) Pourcentage de disparition des proies dans le pharynx/estomac des *Mnemiopsis leidyi* en fonction du temps (min) pour les cinq températures étudiées et (B) évolution du taux de digestion (min<sup>-1</sup>) en fonction de la température.

En effet, plus la température est froide plus la digestion des proies sera longue : à 9 °C, la totalité des proies est digérée en 160 minutes et, la digestion est deux fois plus rapide à 25 °C ; ce qui donne l'équation suivante :  $\text{Digestion (min}^{-1}\text{)} = 206 - 4,98 * T$  ( $R^2 = 0,99$ ,  $p < 0,001$  ; Fig. 5-13B).

### 5.3.1.4. Estimation du taux d'ingestion journalier

L'estimation du taux d'ingestion journalier *in situ* est représentative des mesures effectuées en laboratoire (Fig. 14A,B).

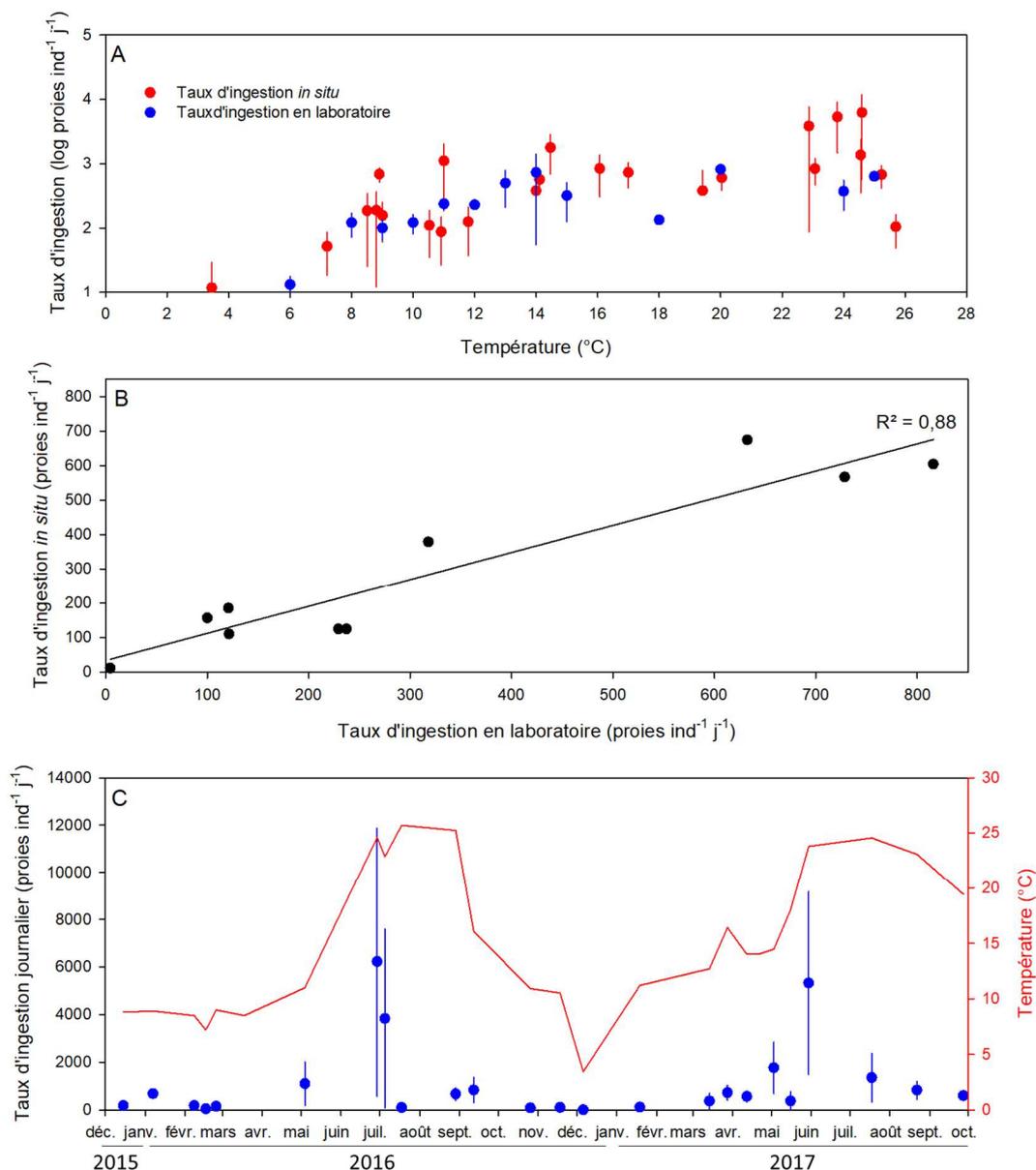


Figure 5-14. Evolution (A) du taux de prédation journalier *in situ* estimé (proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) et du taux de prédation mesuré en laboratoire (proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) en fonction de la température (°C), (B) comparaison des taux d'ingestion *in situ* et mesurés en laboratoire, (C) évolution du taux d'ingestion *in situ* entre janvier 2016 et septembre 2017.

Le taux d'ingestion journalier *in situ* estimé (Fig. 5-14C) varie de  $12 \pm 17$  ind ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> (19 janvier 2017) à  $6\,626 \pm 5\,651$  ind ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> (5 juillet 2016) avec des valeurs plus élevées en juin/juillet mais il existe une grande variabilité interindividuelle (Fig. 5-14C).

L'impact de la prédation de *M. leidy* sur la communauté zooplanctonique (%) peut être estimé en rapportant le taux d'ingestion journalier à l'abondance en cténares et en zooplancton. Comme nous l'avons montré plus haut, les cténares ont la capacité de se nourrir en continu sur le zooplancton et donc, une pression sur la communauté zooplanctonique se crée (Fig. 5-15).

Sur l'ensemble de l'étude, l'impact moyen de la prédation de *M. leidy* sur la communauté zooplanctonique est de  $13,5 \pm 21,5$  %, mais peut être ponctuellement supérieur à 50 % au cours de l'été 2017 (Fig. 5-15). L'impact de la prédation de *Mnemiopsis* sur les copépodes représente en moyenne  $14,7 \pm 29,4$  % et est du même ordre pour les larves méroplanctoniques ( $17,2 \pm 30,3$  %). Le groupe des autres organismes holoplanctoniques est impacté de  $8,5 \pm 21,8$  % en moyenne. L'impact de la prédation des cténares sur les compartiments planctoniques étudiés est supérieur à 50 % entre juillet et septembre 2017 ; période de forte prolifération en cténares.

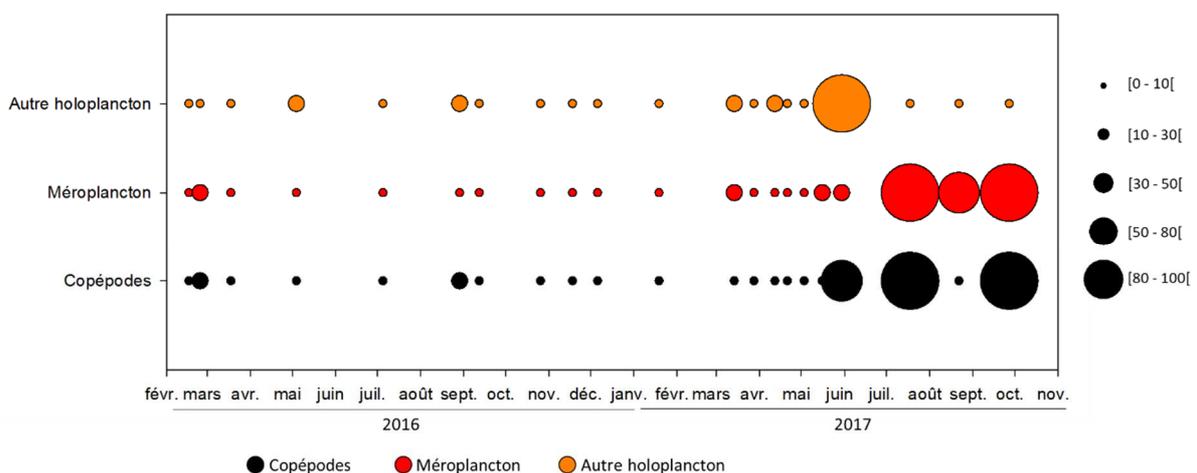


Figure 5-15. Estimation de l'impact de la prédation (%) de *M. leidy* sur les 3 groupes de proies (%) entre 2016 et 2017.

### 5.3.2. Respiration et excrétion

Le taux de respiration est influencé par la température et varie de  $0,2 \pm 0,1 \mu\text{mol O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  à  $3 \text{ }^\circ\text{C}$  à  $49,6 \pm 20,3 \mu\text{mol O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  à  $23 \text{ }^\circ\text{C}$  (Fig. 5-16A). La température joue positivement sur le taux d'excrétion ammoniacale (Fig. 5-16B) qui varie de  $0,6 \pm 0,4 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  ( $3 \text{ }^\circ\text{C}$ ) à  $8,3 \pm 2,0 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  ( $23 \text{ }^\circ\text{C}$ ).

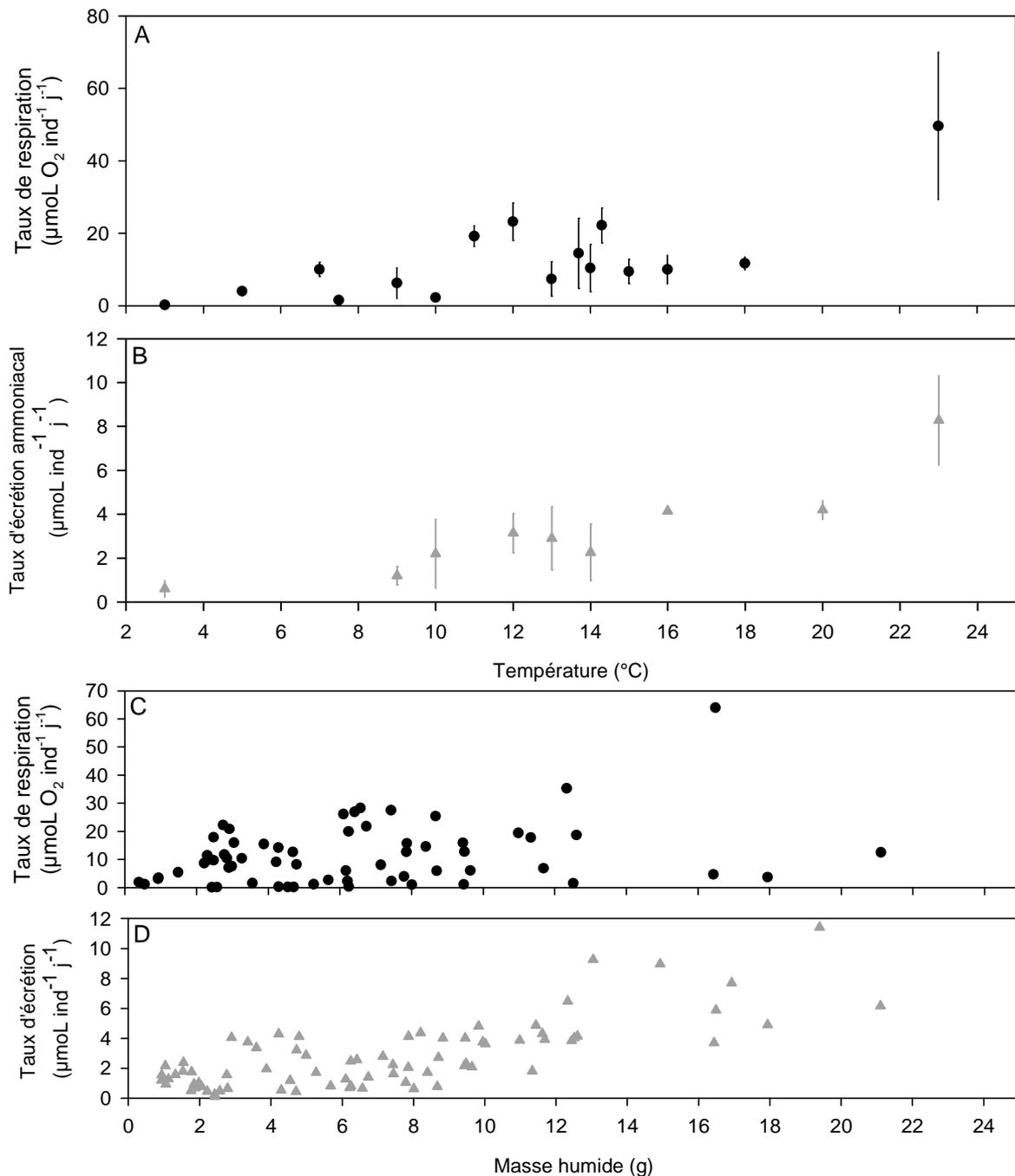


Figure 5-16. Taux de (A) respiration ( $\mu\text{mol ind}^{-1} \text{ L}^{-1}$ ) et (B) d'excrétion ammoniacale ( $\mu\text{mol ind}^{-1} \text{ L}^{-1}$ ) individuels en fonction de (A ; B) la température ( $^\circ\text{C}$ ) et de (C ; D) la masse humide (g).  $n = 6$ .

La masse humide n'a pas d'effet marqué sur le taux de respiration (Fig. 5-16C) mais joue positivement sur le taux d'excrétion qui passe de  $1,2 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (MH = 0,92 g) à  $11,4 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (MH = 19,4 g) (Fig. 5-16D).

A partir des abondances en *Mnemiopsis* et des taux d'excrétion mesurés en laboratoire, il est possible d'estimer sa contribution au pool de N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> en rapportant le taux d'excrétion à l'abondance en cténaïres et à la concentration en ammonium *in situ* (Fig. 5-17). La contribution de *Mnemiopsis* au pool N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> représente entre 0,005 % et 3,8 % (juin 2017).

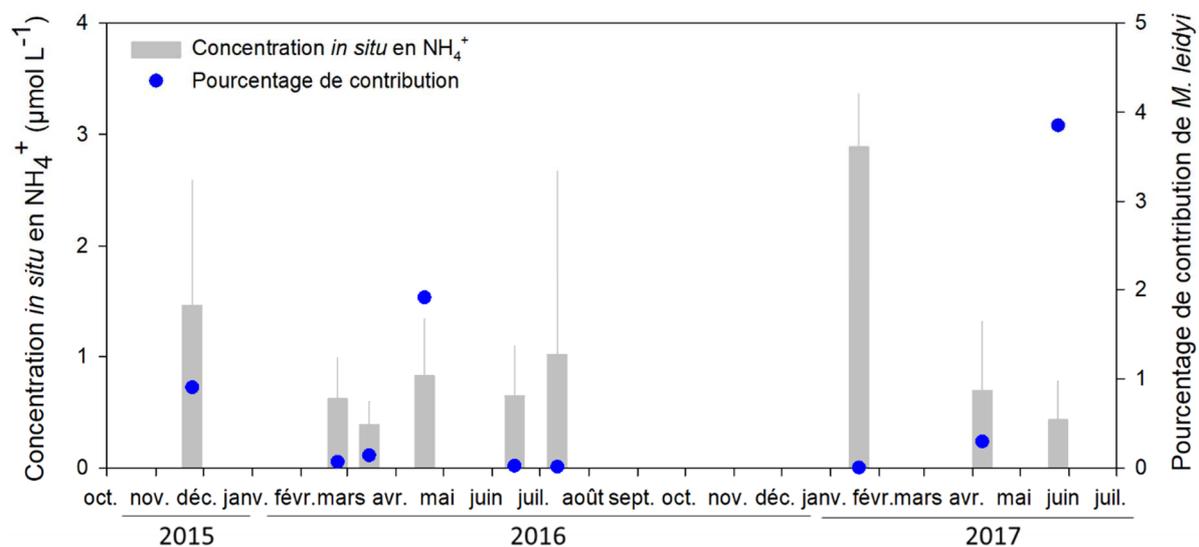


Figure 5-17. Comparaison de la concentration en ammonium ( $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{ L}^{-1}$ ) et contribution de *M. leidy* au pool N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (%) au cours du temps.

### 5.3.3. Physiologie d'*Aurelia* spp.

Le taux d'ingestion est positivement influencé par la température (Fig. 5-18A) et varie entre  $90 \pm 29$  proies  $\text{ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (8 °C) et  $1\,404 \pm 11$  proies  $\text{ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (24 °C) ; de même pour la respiration qui suit une réponse exponentielle (ANOVA, test de Bonferroni,  $p < 0,05$ ) avec des valeurs passant de  $0,32 \pm 0,38 \mu\text{mol O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  à 8 °C à  $26,4 \pm 4,7 \mu\text{mol O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  à 24 °C (Fig. 5-18B).

Le taux d'excrétion ammoniacale individuel montre également une augmentation avec la température (Fig. 5-18B) et est compris entre  $2,5 \pm 2,4 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (8 °C) et  $6,2 \pm 0,1 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ mL}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (18 °C).

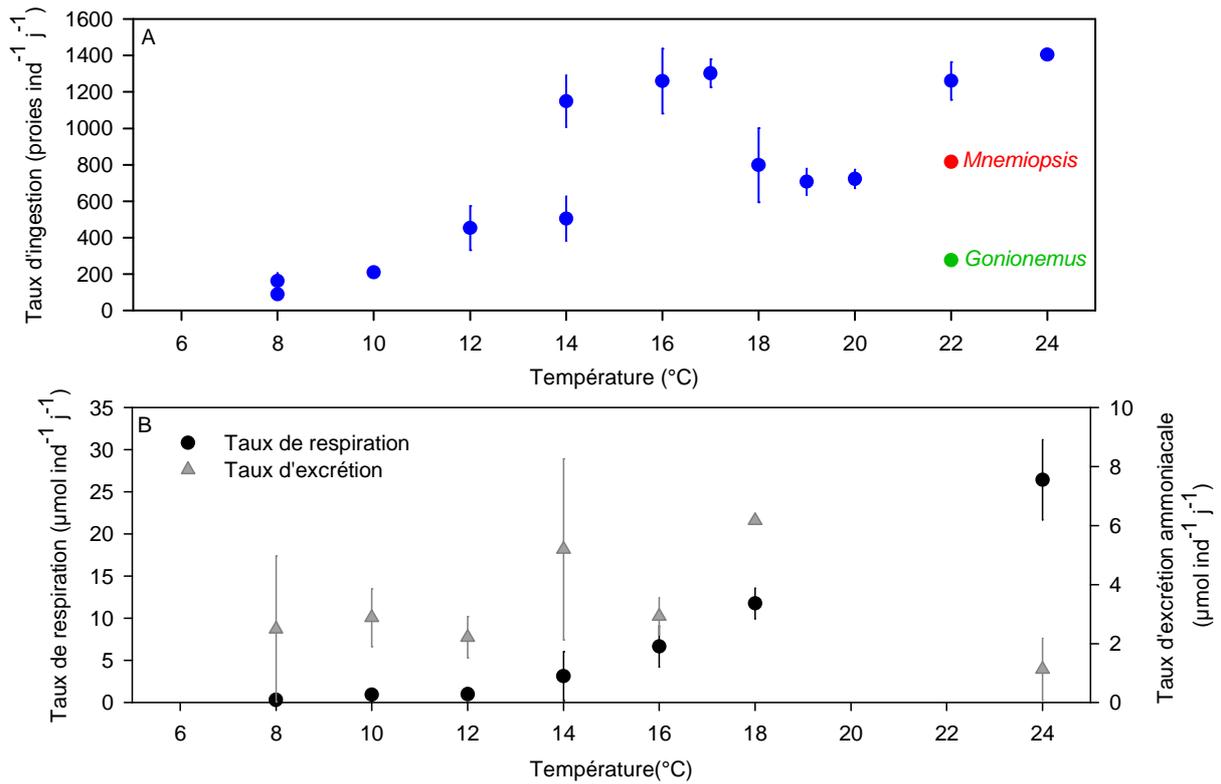


Figure 5-18. Taux de prédation spécifique (proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>), de respiration (μmol ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) et d'excrétion ammoniacale (μmol ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) d'*Aurelia* spp. en fonction de la température (°C). n = 6.

Le taux de prédation chez *Gonionemus vertens* ne montre pas de différences significatives en fonction de la taille des individus et est en moyenne de  $276 \pm 26$  proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> à 22°C. Ce taux d'ingestion est 3 fois plus faible que chez *Mnemiopsis leidyi* ( $816 \pm 24$  proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) et 5 fois plus faible que chez *Aurelia* spp. ( $1\,260 \pm 103$  proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>). En revanche, rapporté à la taille, le taux d'ingestion de *G. vertens* ( $309 \pm 69$  proies cm<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) devient 1,7 fois plus élevé que chez *Mnemiopsis* ( $186 \pm 21$  proies cm<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) et 4,3 fois plus élevé que pour *Aurelia* spp. ( $72 \pm 6$  proies cm<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>).

### 5.3.4. Bilan métabolique des gélatineux de l'étang de Berre

Le bilan métabolique des cténaïres (Tab. 5-1) est calculé à partir des expériences effectuées en laboratoire. Les facteurs exogènes (température et concentration en nourriture disponible) et endogènes (poids individuel moyen) testés dans notre étude conditionnent la physiologie de *Mnemiopsis leidyi*.

La respiration représente entre 1,37 % (18 °C) et 32,71 % (3 °C) du poids individuel moyen des cténares alors que l'ingestion est comprise entre 0,23 % (13 °C) et 96,30 % à 3°C. La ponte représente, elle, entre 5,31 % (16 °C) et 493,99 % (14 °C).

Tableau 5-1. Tableau récapitulatif des taux physiologiques chez *Mnemiopsis leidyi*. **R** : taux de respiration ; **I** : taux d'ingestion ; **E** : taux d'excrétion ; **P** : taux de ponte ; **Bilan** : bilan métabolique = I – (R + P).

Température °C	Wi mgC ind <sup>-1</sup>	R µgC ind <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup>	I µgC ind <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup>	P µgC ind <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup>	Bilan
3	4,17	12,75 (32,71 %)	4,33 (96,30 %)	0,00 (0 %)	<b>-8,42</b>
5	-	10,77 (-)	13,18 (-)	0,00 (0 %)	<b>2,40</b>
7	-	14,57 (-)	-	0,00 (0 %)	-
8	1,71	21,21 (8,06 %)	120,81 (1,42 %)	5,24 (32,63 %)	<b>73,55</b>
9	4,30	78,60 (5,47 %)	100,00 (4,30 %)	4,47 (96,20 %)	<b>38,34</b>
10	7,22	30,07 (24,01 %)	121,42 (5,95 %)	3,19 (44,18 %)	<b>203,90</b>
11	-	39,51 (-)	237,17 (-)	-	-
12	9,84	41,44 (23,75 %)	229,33 (4,29 %)	35,57 (27,66 %)	<b>152,33</b>
13	1,15	47,07 (2,44 %)	496,50 (0,23 %)	161,74 (0,71 %)	<b>287,69</b>
14	9,04	48,71 (18,56 %)	728,42 (1,24 %)	1,83 (20,24 %)	<b>677,87</b>
16	1,19	33,21 (3,58 %)	318,00 (0,37 %)	22,39 (5,31 %)	<b>262,40</b>
18	1,05	76,90 (1,37 %)	133,67 (0,79 %)	353,36 (0,30 %)	<b>-296,59</b>
23	-	299,46 (-)	923,00 (-)	17,38 (-)	<b>606,16</b>

Le bilan métabolique augmente positivement avec la température illustrant bien la dépendance des taux physiologiques. Pour des températures inférieures à 8 °C, conditions défavorables pour les cténares, l'ingestion est privilégiée leur permettant de se maintenir dans ces conditions.

### 5.3.5. Caractérisation du réseau trophique planctonique de l'étang de Berre

Les analyses par isotopie stable ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) des principaux compartiments planctonique et benthique permet de construire le réseau trophique des gélatineux dans l'étang de Berre. La signature de l'ensemble des différents compartiments est présentée dans

la figure 5-21. Au total, 16 taxons/espèces ont été identifiés. Les principaux groupes présents dans les échantillons (Fig. 5-19, Tab. 5-2).

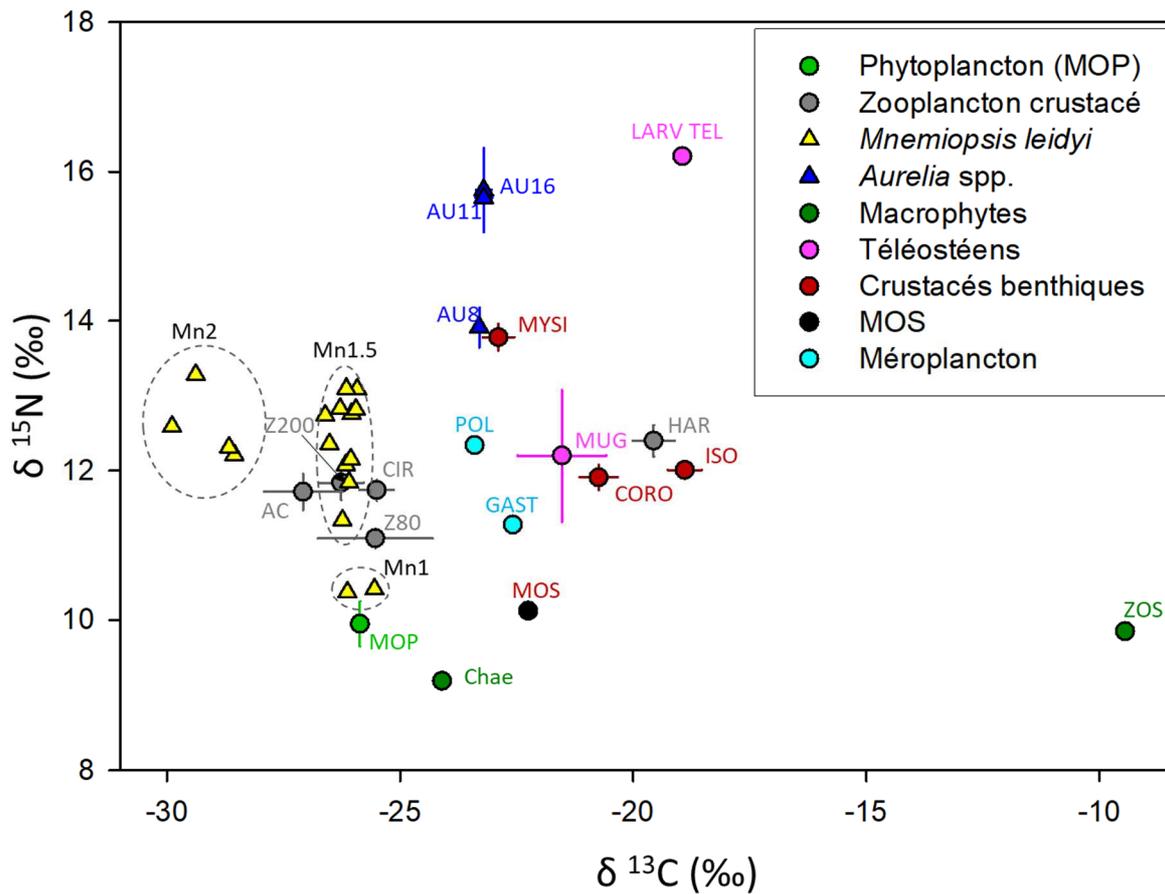


Figure 5-19. Rapports isotopiques moyens en  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) mesurés dans différents échelons du réseau trophique planctonique de l'étang de Berre effectué en Avril 2016. **MOP** : matière organique particulaire ; **AC** : *Acartia tonsa* ; **CIR** : nauplii de cirripèdes ; **Z80** : zooplancton 80-200  $\mu\text{m}$  ; **Z200** : zooplancton 200-500  $\mu\text{m}$  ; **POL** : larves de polychètes ; **GAST** : larves de gastéropodes ; **ZOS** : Zostères ; **Chae** : *Chaetomorpha linum* ; **MOS** : sédiment ; **ISO** : isopodes ; **HAR** : harpacticoïdes ; **CORO** : juvéniles de *Monocorophium insidiosum* ; **MUG** : juvéniles de Muge ; **MYSI** : mysidacé ; **LARV TEL** : larves de téléostéens **AU8** : *Aurelia* spp. 8 cm ; **AU11** : *Aurelia* spp. 11 cm ; **AU16** : *Aurelia* spp. 16 cm ; **Mn1** : *Mnemiopsis leidyi* de 1 cm ; **Mn1.5** : *Mnemiopsis leidyi* de 1.5 cm ; **Mn2** : *Mnemiopsis leidyi* de 2 cm.

Tableau 5-2. Tableau récapitulatif des rapports isotopiques moyens ( $\pm$  écart-type) en  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) mesurés dans les sources de matière organique, le zooplancton, les organismes gélatineux étudiés, les téléostéens et les invertébrés benthiques. Les lettres indiquent si les différences sont significatives entre les compartiments (Kruskal-Wallis ANOVA,  $p < 0.05$ ).

Compartiments	Abréviations	N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C / N
<b>Sources de matière organique</b>					
MOP	MOP	4	$-25,86 \pm 0,09$ a,b,c	$9,95 \pm 0,30$ a	$6,22 \pm 0,22$ a,b
MOS	MOS	4	$-22,25 \pm 0,05$ b,c	$10,12 \pm 0,09$ a	$8,33 \pm 0,05$ b
<i>Zostera noltii</i>	ZOS	3	$-9,45 \pm 0,16$ d	$9,85 \pm 0,05$ a	$24,42 \pm 0,68$ c
<i>Chaetomorpha linum</i>	Chae	3	$-24,10 \pm 0,15$ a,b,c	$9,19 \pm 0,12$ a	$8,08 \pm 0,27$ b
<b>Invertébrés zooplancton</b>					
Zooplancton 80-200 $\mu\text{m}$	Z80	15	$-25,53 \pm 1,23$ a,b,c	$11,10 \pm 0,13$ a,b	$4,29 \pm 0,43$ a,b
Zooplancton > 200 $\mu\text{m}$	Z200	15	$-26,26 \pm 0,48$ a,b	$11,84 \pm 0,23$ a,b	$4,20 \pm 0,36$ a,b
<i>Acartia tonsa</i>	AC	7	$-27,08 \pm 0,84$ a	$11,72 \pm 0,24$ a,b	$4,03 \pm 0,25$ a,b
Nauplii de cirripèdes	CIR	4	$-25,50 \pm 0,37$ a,b,c	$11,74 \pm 0,14$ a,b	$4,70 \pm 0,68$ a,b
Larves de gastéropodes	GAST	1	-22,58	11,28	5,05
Larves de polychètes	POL	1	-23,40	12,34	4,69
<b>Invertébrés gélatineux</b>					
<i>Aurelia</i> sp.	AU	9	$-23,24 \pm 0,16$ b,c	$15,11 \pm 0,95$ c	$4,19 \pm 0,11$ a,b
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	Mn	18	$-26,77 \pm 1,34$ a	$12,05 \pm 1,18$ a,b	$4,93 \pm 1,90$ b
<b>Invertébrés benthiques</b>					
<i>Corophium insidiosum</i>	CORO	4	$-20,74 \pm 0,41$ c	$11,91 \pm 0,17$ a,b	$4,68 \pm 0,07$ a,b
Harparcticoïdes	HAR	3	$-19,56 \pm 0,45$ c	$12,40 \pm 0,21$ a,b	$4,31 \pm 0,03$ a,b
Isopodes	ISO	3	$-18,89 \pm 0,36$ c	$12,01 \pm 0,10$ a,b	$4,39 \pm 0,20$ a,b
Mysidacés	MYSI	3	$-22,89 \pm 0,34$ b,c	$13,78 \pm 0,18$ c	$3,65 \pm 0,07$ a
<b>Téléostéens</b>					
Juveniles de muges	MUG	6	$-21,53 \pm 0,95$ c	$12,20 \pm 0,88$ a,b	$3,82 \pm 0,18$ a
Larves de téléostéens indéterminées	LARV TEL	1	-18,94	16,21	3,84
Kruskal-Wallis ANOVA			H = 81,29, $p < 0,001$	H = 75,74, $p < 0,001$	H = 54,79, $p < 0,001$

La position de *Zostera noltii* montre qu'elle n'est pas consommée. Le compartiment benthique se distingue du compartiment pélagique. La signature isotopique en  $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$  des harparcticoïdes, des isopodes, des amphipodes et des juvéniles de muge sont similaires.

Tous les groupes taxonomiques peuvent être observés avec des variations mineures dans les signatures isotopiques stables (Fig. 5-19). Plus spécifiquement, les signatures isotopiques des nauplii de cirripèdes et du copépode *Acartia tonsa* sont significativement inférieures à celles des mysidacés et des mysidacés et d'*Aurelia* spp. qui sont à un niveau trophique supérieur. Les signatures isotopiques entre les amphipodes/isopodes et les larves de téléostéens diffèrent également de manière significative. Le  $\delta^{15}\text{N}$  est également plus faible dans les nauplii de cirripèdes et *Acartia tonsa* par rapport aux amphipodes/isopodes.

Les copépodes et les larves méroplanctoniques (cirripèdes) occupent une position trophique la plus basse en fonction de leurs valeurs  $\delta^{15}\text{N}$ . Les amphipodes et *Mnemiopsis* sont plus ou moins au même niveau  $\delta^{15}\text{N}$ , mais diffèrent selon leurs valeurs  $\delta^{13}\text{C}$ . Les signatures isotopiques moyennes en carbone et azote de *Mnemiopsis leidyi* sont en revanche identiques à celles du zooplancton total (80-200  $\mu\text{m}$  et  $> 200 \mu\text{m}$ ) et du copépode *Acartia tonsa*.

Des analyses conduites en 2012 et 2013 sur des échantillons non décarbonatés (S. Léon, B. Hunt, D. Thibault, comm pers) peuvent être comparées aux nôtres (Fig. 5-20). La signature isotopique des cténaïres varie en fonction de leur taille. Les petits individus (1 cm) ont des signatures en et azote plus faibles ( $10,72 \pm 0,54 \text{ ‰}$ ) tandis que pour les individus plus gros ( $> 1,5 \text{ cm}$ ), le  $\delta^{15}\text{N}$  est significativement (ANOVA,  $p < 0,001$ ) plus élevé ( $12,58 \pm 0,43 \text{ ‰}$ ). La variation de la taille chez le cnidaire *Aurelia* spp. induit également une variation dans la signature isotopique en  $\delta^{15}\text{N}$  :  $13,91 \pm 0,26 \text{ ‰}$  (8 cm) ;  $15,65 \pm 0,16 \text{ ‰}$  (11 cm) et  $15,75 \pm 0,56 \text{ ‰}$  (16 cm). La signature en  $\delta^{13}\text{C}$  d'*Aurelia* spp. est significativement plus élevée que celle de *Mnemiopsis leidyi*. La variation de la signature isotopique en azote en fonction de la taille des cténaïres illustre certainement des alimentations différentes.

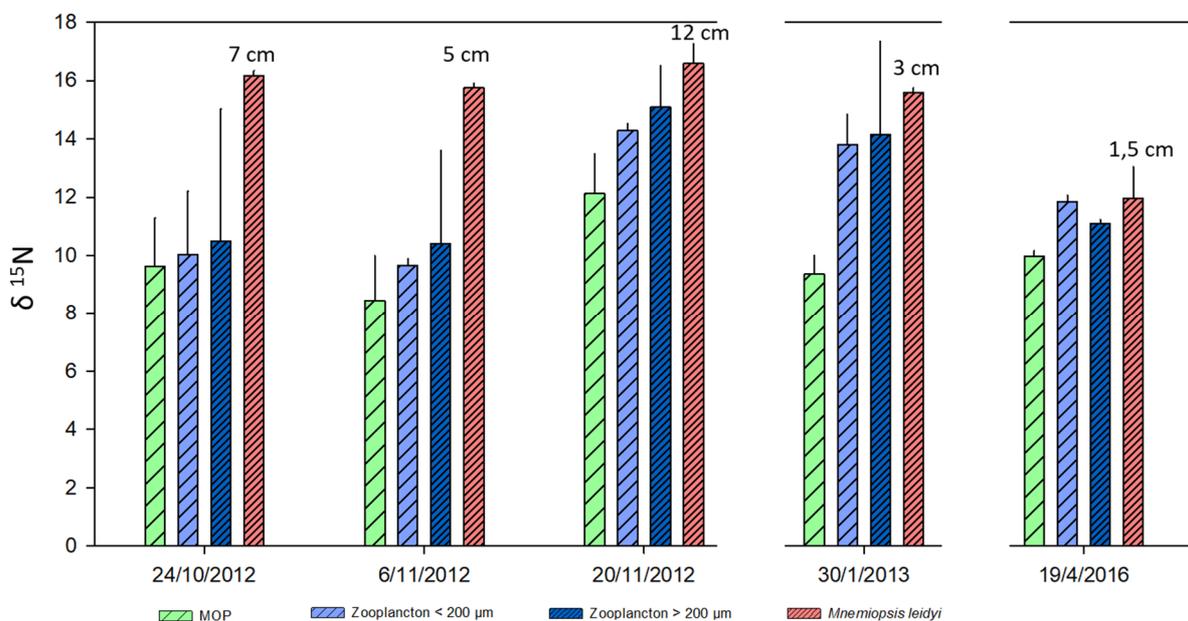


Figure 5-20. Comparaison des signatures isotopiques du  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de la MOP, du zooplancton et de *Mnemiopsis leidyi* en 2012, 2013 et 2016. Données en 2012 et 2013 produites par S. Léon, D. Thibault, B. Hunt (comm. pers.)

Bien qu'exploratoire, il est possible de déterminer à partir du modèle SIAR (Stable Isotopes Mixing Model) la contribution des différentes sources/proies dans la signature isotopique du zooplancton, du benthos et de *Mnemiopsis leidyi* et *Aurelia spp.* (Fig. 5-21 ; 5-22).

La source potentielle de matière organique du zooplancton total est principalement influencée par la MOP (Fig. 5-21).

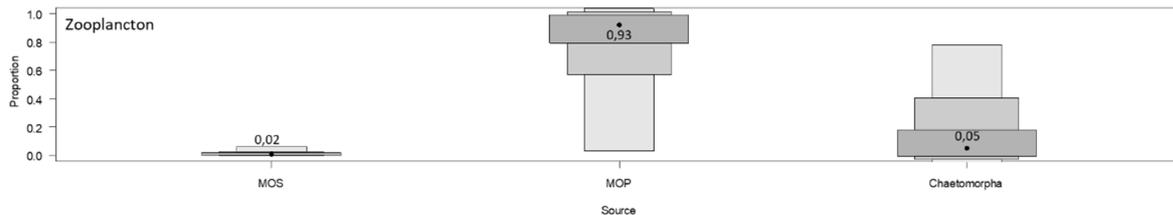


Figure 5-21. Proportion (%) de contribution des sources de matière organique sur les compartiments benthiques et zooplanctonique. Dégradés du gris clair au gris foncé : quartiles 50 %, 75 % et 95 %.

Les analyses exploratoires (Fig. 5-22) sont en accord avec l'étude du régime alimentaire *in situ* des deux gélatineux puisque *Acartia tonsa* et les nauplii de cirripèdes constituent la majorité du bol alimentaire des cténaires et cnidaires. En effet, le copépode *Acartia tonsa* et les nauplii de cirripèdes représentent la principale source de nourriture des cténaires/cnidaires. Il est important de noter que *Mnemiopsis* représente également une source de MO potentielle pour cnidaire *Aurelia spp.*.

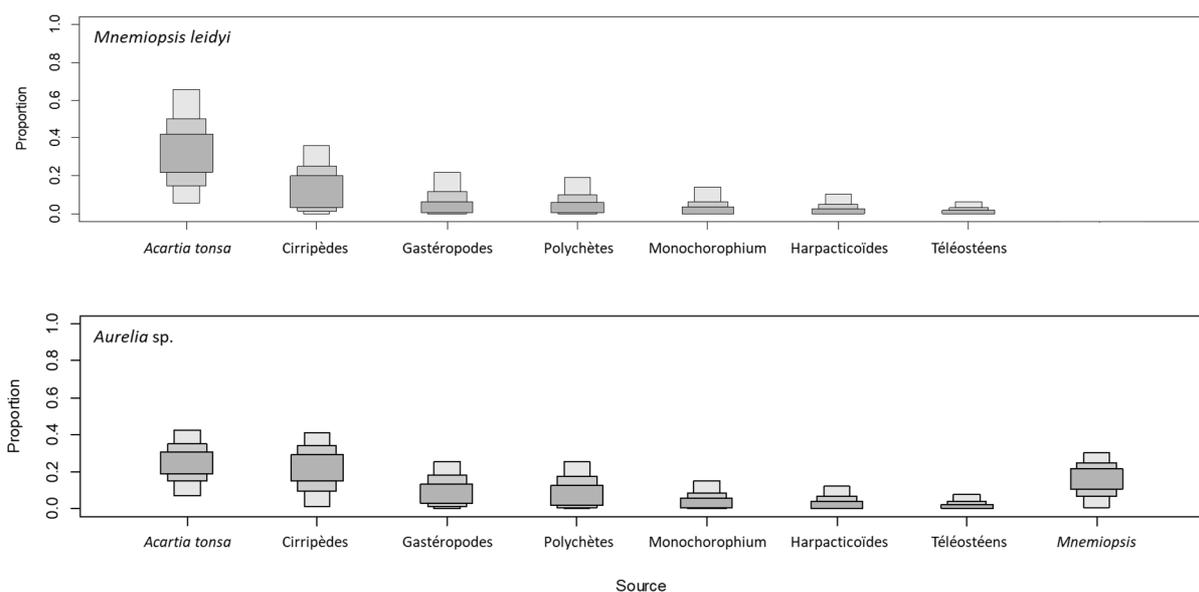


Figure 5-22. Proportion (%) de contribution des sources de matière organique sur *Mnemiopsis leidyi* et *Aurelia spp.* Dégradés du gris clair au gris foncé : quartiles 50 %, 75 % et 95 %.

Les résultats du modèle SIBER (Stable Isotope Bayesian Analysis) permettent de déterminer à partir des signatures isotopiques les niches écologiques occupées par les compartiments étudiés (Fig. 5-23). Une niche écologique étant définie comme étant le milieu occupé par une espèce donnée en fonction de ses interactions avec les autres espèces et son alimentation.

Le phytoplancton, ligne de base du réseau trophique planctonique, constitue la source principale de matière organique pour le zooplancton. Le zooplancton et les cténares occupent la même niche écologique ; celle-ci étant distincte du compartiment benthique. Le cnidaire *Aurelia* spp. est positionné à un niveau trophique supérieur au zooplancton/cténaire.

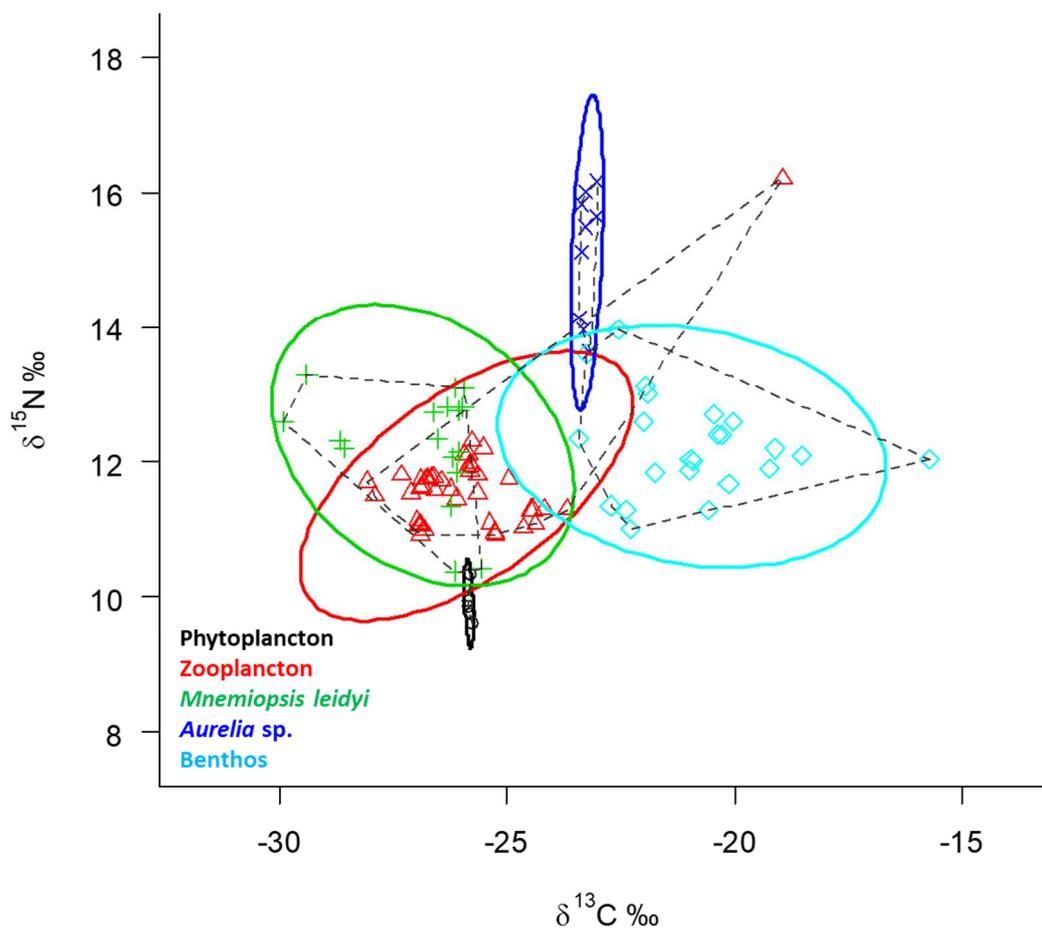


Figure 5-23. Détermination des niches écologiques des compartiments étudiés à partir de leurs signatures isotopiques obtenue à partir du modèle SIAR.

A partir des analyses des contenus stomacaux et isotopique, et des données disponibles dans la littérature, il est possible de schématiser les interactions trophiques aboutissant aux gélatineux (Fig. 5-24).

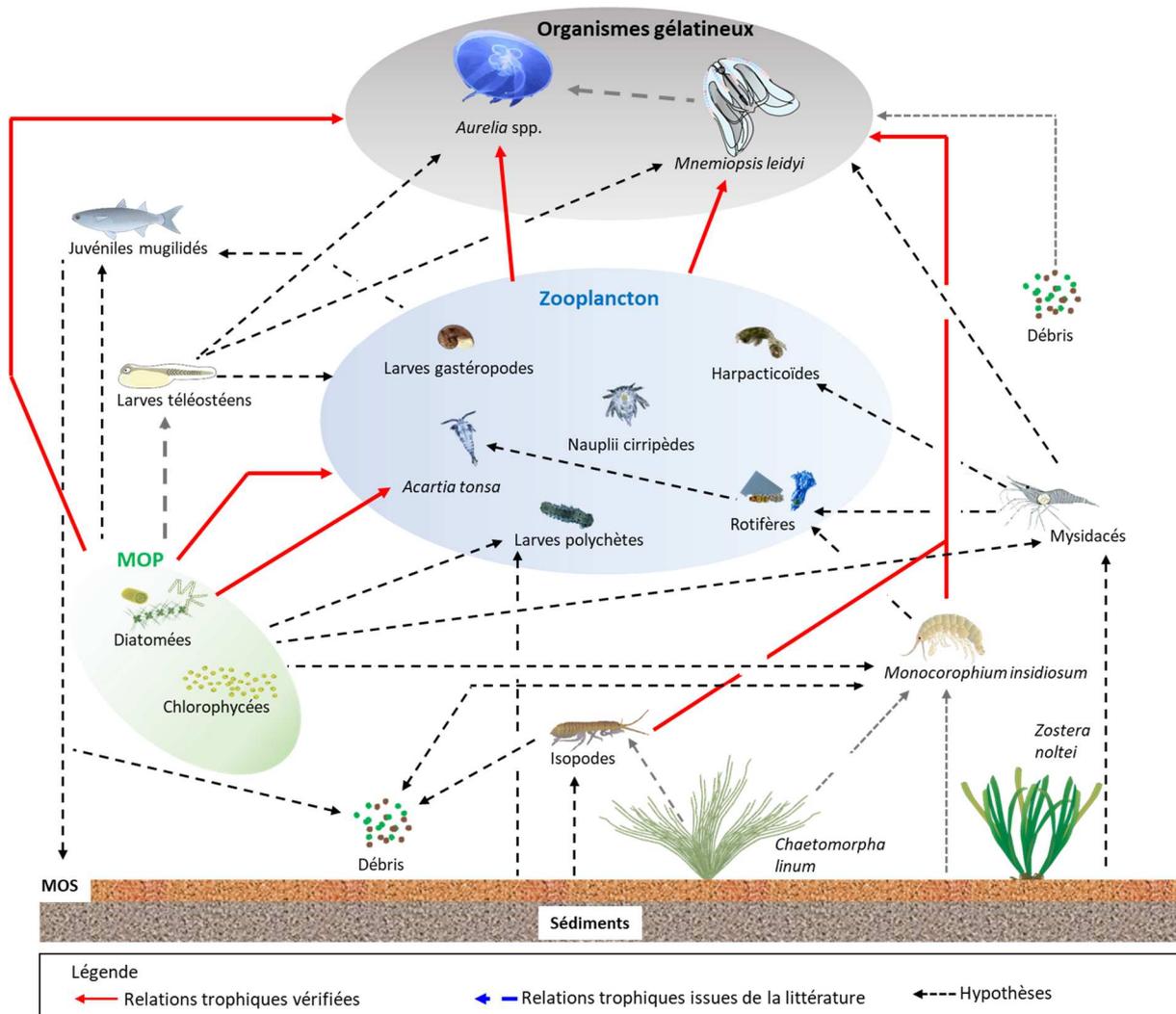


Figure 5-24. Relations trophiques de l'écosystème de l'étang de Berre établies à partir de l'analyse des isotopes stables et de la littérature : Lebour (1918), Moyse (1963), Fauchald & Jumars (1979), Nair & Anger (1979), Johnston & Lasenby (1982), Gaudy & Pagano (1987), Rudstam et al. (1989), Arrontes (1990), Schneider & Brehrends (1994), Satuito et al. (1996), Guisande et al. (1999), Shiganova & Bulgakova (2000), Kimmel (2011), Mianrun et al. (2013), Saiz et al. (2014), Marchessaux (2015), notre étude 2019.

## 5.4. Discussion

### 5.4.1. Les facteurs modulant sur la physiologie de *Mnemiopsis leidyi*

L'étude en laboratoire d'organismes gélatineux peut s'avérer délicate. La manipulation de ces organismes fragiles peut les endommager (Raskoff et al 2003, Purcell 2009) et les volumes d'incubation doivent être adaptés au mieux pour palier à tout stress (Purcell et al. 2010) ; de fait il était important dans notre étude de prendre en compte comme par exemple lors des expériences de croissance larvaire où les volumes utilisés ont été adaptés à la taille des organismes.

La physiologie (ingestion, respiration, excrétion, reproduction, et croissance) est modulée par des facteurs environnementaux (température, salinité, oxygène, type et concentration en proies) et endogènes à chaque individu (âge, taille, et masse) (Vidal 1980, Ross 1982, Robinson et al. 1983, Ikeda 1985, Schmidt-Nielsen 1997, Heuer & Gossel 2014, Ko et al. 2014, Bai et al. 2015, Mayor et al. 2015, Zang et al. 2015, Di Santo & Lobel 2016, Hopkins et al. 2016, Pauly & Cheung 2018).

La **température** agit positivement sur les taux physiologiques de *Mnemiopsis* (Kremer & Nixon 1976, Kremer 1994, Mutlu 1999, Purcell et al. 2001a,b, Shiganova et al. 2001, Sullivan et al. 2001, Condon & Steinberg 2008, Lilley et al. 2014). Comme indiqué dans la littérature les taux d'excrétion et de respiration de *Mnemiopsis* augmente positivement avec la température (Kremer 1977, Lilley et al. 2014) ; en revanche cela n'était pas observé pour les taux d'ingestion. Le taux de digestion de *M. leidy* est affecté par la température - diminue significativement avec la température passant de 160 min (9 °C) à 80 min (25 °C) - et se situe dans des gammes de valeurs faibles par rapport ce qui est indiqué dans la littérature où il variait entre 20 min et 400 (Larson 1987, Reeve et al. 1978, Tzikhon-Lukanina et al. 1995, Finenko et al. 2005) mais était cohérent avec les données mesurées par Rowshantabari (2012) en Mer Caspienne ( $77,5 \pm 16,5$  min à 12 °C ;  $36,0 \pm 15,2$  min à 27 °C).

La **quantité de proies disponibles** dans le milieu joue un rôle sur les taux physiologiques (ingestion, excrétion, et survie) des cténares (Reeve et al. 1978, Kremer 1982, Le Borgne 1982, Purcell & Kremer 1983, Kremer et al. 1986, Matsakis 1992, Nemazie et al. 1993, Kremer 1994, Finenko et al. 2006). Les taux de prédation des cténares (adultes et larves) augmentent de façon linéaire avec la concentration en proies comme déjà démontré par (Mazlum & Seyhan 2007, Sullivan & Gifford 2007) illustrant une absence de satiété (Deason (1982), et Rowshantabari (2012)). Le taux d'excrétion de *M. leidy* mesuré dans notre étude, augmente d'autant plus que le taux d'ingestion sur des copépodes augmente (Corner et al. 1965, Conover & Corner 1968, Butler et al. 1970).

La **masse corporelle des individus** module principalement les taux physiologiques (Baker & Reeve 1974, Kremer 1979, Finenko et al. 2006, Graham et al., 2009, Jaspers et al. 2011a) qui suivent la loi d'allométrie en augmentant avec la masse corporelle ou la taille des organismes (Cyr & Pace 1993). La variation de la taille (ou masse humide) des individus influence l'efficacité de reproduction et donc le nombre d'œufs pondus (Baker & Reeve 1974,

Finenko et al. 2006, Graham et al., 2009, Jaspers et al. 2011a), comme observé dans notre étude (Baker & Reeve 1974, Jaspers et al. 2015, Sasson & Ryan 2016). La masse corporelle conditionnait dans notre étude le taux de survie en situation de jeûne. En accord avec la littérature, la masse humide des cténares joue positivement sur le taux d'excrétion (Kremer 1976, 1977, Anninsky et al. 2005, Condon et al. 2009, Starrlight et al. 2014) passant de 1,2  $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (MH = 0,92 g) à 11,4  $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{ ind}^{-1} \text{ j}^{-1}$  (MH = 19,4 g) mais également sur les taux de respiration (Lilley et al. 2014).

Chez *Aurelia* spp., la température et la masse humide des individus sont aussi des facteurs qui jouent un rôle important sur la prédation, la respiration et l'excrétion (Frandsen & Riisgård 1997, Graham & Kroutil 2001, Uye & Shimauchi 2005, Møller & Riisgård 2007a, Shimauchi & Uye 2007). Sur la population de l'étang de Berre, le taux d'ingestion augmentait positivement avec la température en accord avec les résultats de Møller & Riisgård (2007b). Conditionnés par la masse humide (Uye & Shimauchi 2005, Shimauchi & Uye 2007), les taux de respiration et d'excrétion augmentaient également positivement avec la température. De fait, ces facteurs environnementaux vont conditionner la dynamique de population de ce cnidaire qui présente une forte adaptabilité aux variations environnementales (Gueroun 2016).

#### 5.4.2. Les interactions entre réseau trophique planctonique et les cténares dans l'étang de Berre

Les données mesurées *in situ* et en laboratoire permettent de déterminer les relations trophiques des cténares sur le zooplancton. Même si *Mnemiopsis* est capable de jeûner plusieurs jours, il est en revanche nécessaire qu'il y ait une biomasse suffisante en zooplancton pour permettre le maintien de sa population. Cette quantité minimale est de 3  $\text{mgC m}^{-3}$  (Kremer 1994, Purcell et al. 2001b) dans la baie de Chesapeake, zone d'origine de *Mnemiopsis*, tandis que Salihoglu et al. (2011) en Mer Noire (zone envahie par *Mnemiopsis*) indiquent une biomasse limite bien plus élevée comprise entre 25  $\text{mgC m}^{-3}$  et 90  $\text{mgC m}^{-3}$ . Dans l'étang de Berre la biomasse planctonique (phytoplancton + zooplancton) moyenne varie entre 2,6  $\text{mgC m}^{-3}$  et 296,1  $\text{mgC m}^{-3}$ . En revanche si la contribution du phytoplancton (calculé à partir des mesures de chlorophylle *a* converties en carbone en tenant compte d'un rapport

C:Chla de 50 ; i.e. chapitre 2) est soustraite à la biomasse planctonique totale la biomasse en zooplancton est comprise entre  $1,5 \text{ mgC m}^{-3}$  et  $285,0 \text{ mgC m}^{-3}$ . De fait le seuil limite suggéré dans la littérature est inférieur à ce qui est observé dans l'étang de Berre. Sur 92 mesures de biomasse *in situ*, seulement 12 comptaient une absence de *Mnemiopsis*. Il y a donc toujours suffisamment de carbone ( $> 2,7 \pm 2,2 \text{ mgC m}^{-3}$  pour le phytoplancton ;  $> 46,6 \pm 52,1 \text{ mgC m}^{-3}$  pour le zooplancton) dans l'étang de Berre pour le maintien de *Mnemiopsis* (Fig. 5-25). Les seuils nécessaires pour le maintien de *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre sont donc similaires à ceux définis par Salihoglu et al. (2011) en Mer Noire. *Mnemiopsis* aurait donc des besoins en carbone plus élevés dans les zones introduites que dans sa zone native.

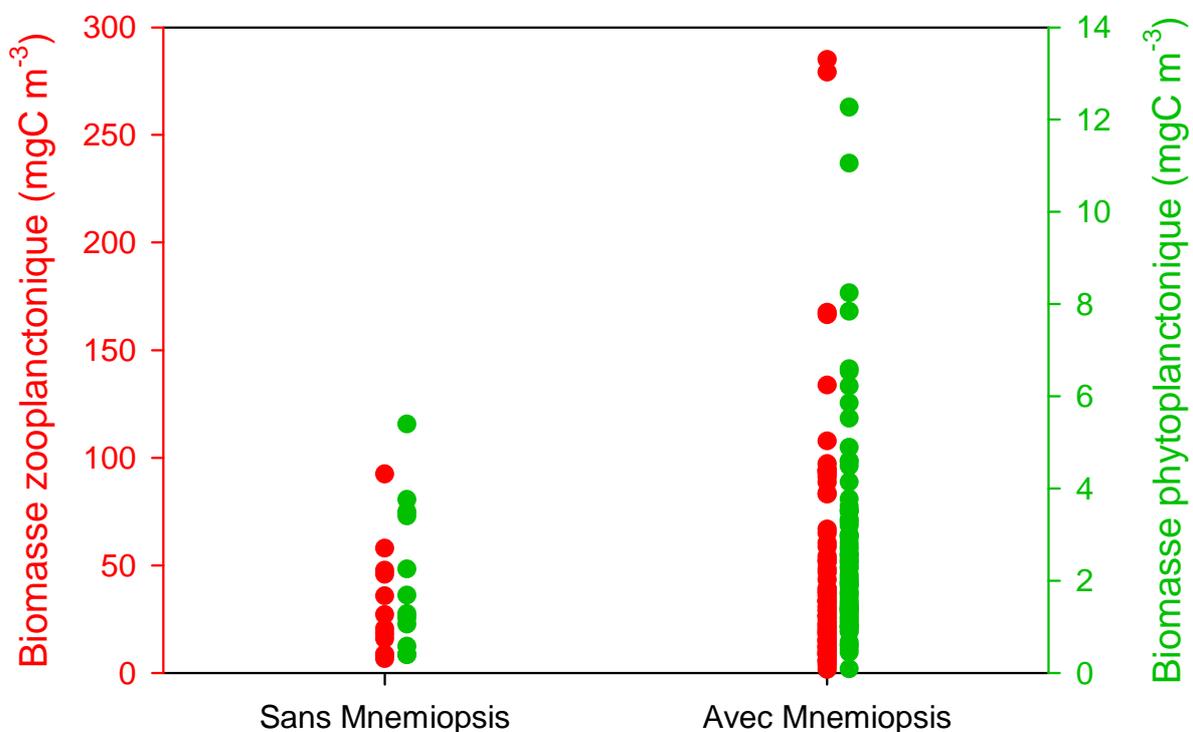


Figure 5-25. Biomasses en zooplancton et phytoplancton ( $\text{mg m}^{-3}$ ) lors des périodes d'absence ou de présence de *Mnemiopsis leidy*. Données de 2010 à 2017.

Dans les zones où *M. leidy* prolifère, une réelle pression de prédation sur le zooplancton crée un effet « top-down » (Shiganova 1998, Kideys et al. 2000, Finenko et al. 2006). L'impact de la prédation de *M. leidy* n'est cependant que ponctuel dans l'étang de Berre : surtout important au printemps et en été lors de fortes proliférations de *M. leidy* comme observé par Tiselius & Møller (2017). Ces auteurs observaient dans le fjord de

Gullmar (Suède) une diminution significative de la biomasse zooplanctonique et une augmentation de la biomasse en phytoplancton étaient remarquées lors de fortes proliférations de *Mnemiopsis leidyi* (Tiselius & Møller 2017). En effet, la pression de prédation de *Mnemiopsis leidyi* sur le zooplancton favorisait le phytoplancton qui montrait une biomasse plus importante comme observé dans l'étang de Berre où la dynamique *in situ* de la concentration en chlorophylle et l'abondance en zooplancton et cténaire suit une relation proies-prédateurs. Lorsque l'abondance en zooplancton sera faible, la concentration en chlorophylle *a* est d'autant plus élevée (Fig. 5-26A).

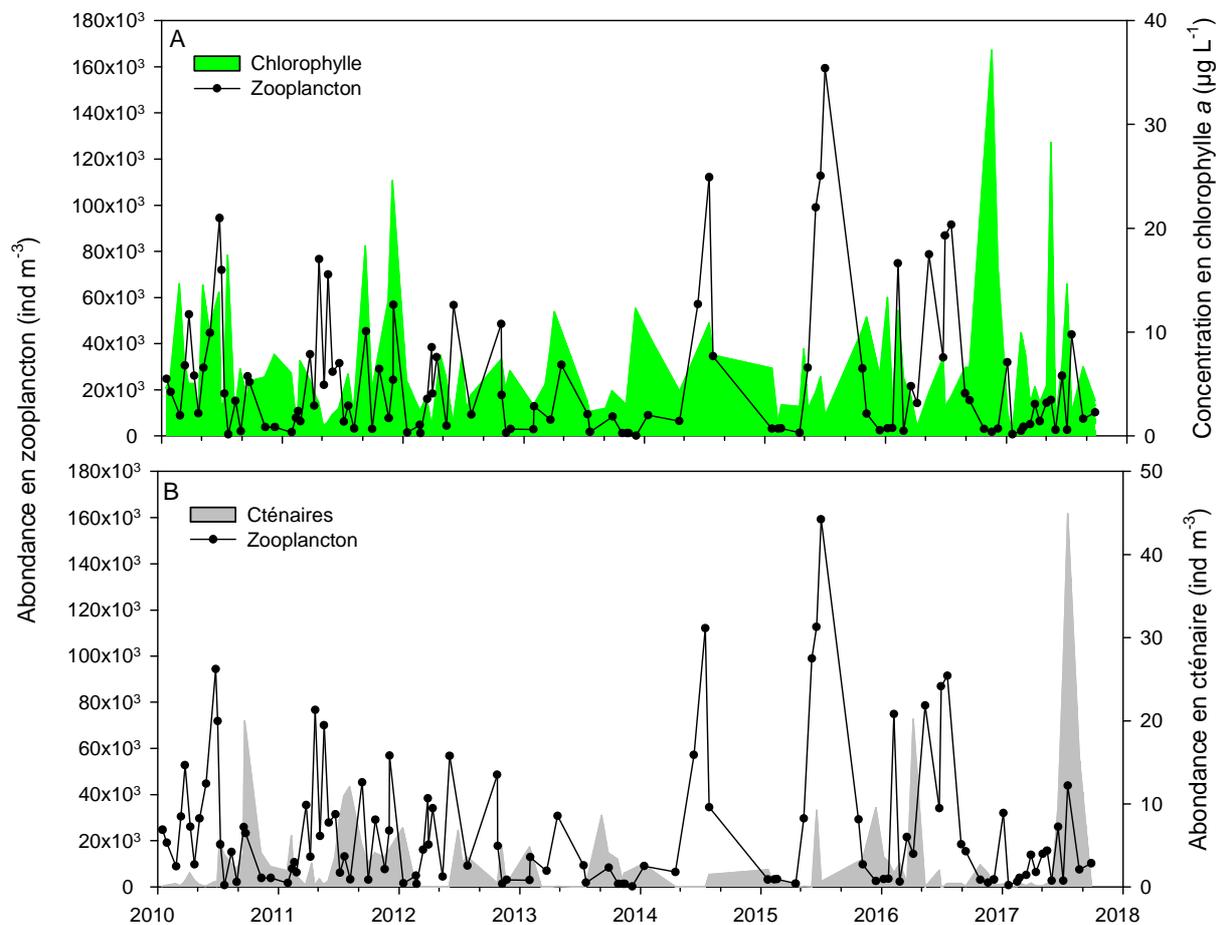


Figure 5-26. Evolution temporelle et alternances des compartiments (A) phytoplanctoniques (chlorophylle *a*) et du zooplancton et (B) du zooplancton et des cténaires entre 2010 et 2017.

La variabilité de l'abondance en zooplancton peut être en partie expliquée par la pression de prédation des cténaires sur ce compartiment. Il semble aux vues des mesures *in situ* des abondances en zooplancton et cténaires que la communauté zooplanctonique montre des abondances plus élevées lorsque celles des cténaires est faible et inversement (Fig. 5-26B).

A partir de ce constat, il est important de déterminer quelles espèces (ou taxa) seront les plus impactées par *Mnemiopsis*.

#### 5.4.2.1. Mécanismes de prédation de *Mnemiopsis leidyi*

Comme beaucoup de gélatineux, *M. leidyi* est un prédateur « passif » qui capture ses proies lors de ses déplacements. L'efficacité de capture et les taux de vidage de *Mnemiopsis leidyi* diffèrent considérablement selon le stade (cydippide, transitoire, adulte) et la taille de l'animal, ainsi que selon le type et la taille des proies (Costello 1998, Costello et al. 1999, Purcell et al. 2001b, Sullivan & Gifford 2004 & 2007, Rapoza et al. 2005, Waggett & Sullivan 2006, Haddock 2007, Riisgård et al. 2012). Indépendant de la température, les taux d'ingestion sont dans la même gamme de valeurs que ceux décrits dans la littérature (Tilves et al. 2013, Mazlum & Seyhan 2007, Rowshantabari 2012, Jaspers et al. 2018). Il est important de comprendre les mécanismes de captures pour comprendre l'impact de la prédation sur les taxa zooplanctoniques (Purcell et al. 2001b & 2005, McNamara et al. 2010).

Au stade adulte, *M. leidyi* dispose de deux méthodes de capture de proies qui fonctionnent en synergie, ce qui permet au cténophore de capturer un large éventail de taxa zooplanctoniques. Grâce à ses palettes natatoires, il crée un courant indétectable permettant de piéger les proies dans leurs colloblastes (Waggett & Costello 1999, Vinogradov 1989, Haddock 2007, Colin et al. 2015) (Fig. 5-27A). Les proies capturées vont être amenées vers la bouche et le pharynx (Main 1928, Schulze-Roebbecke 1984, Hernandez-Nicaise 1991).

Ce mécanisme permet selon Riisgård et al. (2012) la capture des proies non mobiles (œufs de téléostéens) et des proies nageant lentement (larves de bivalves et gastéropodes). La capture de proies très mobiles (copépodes) s'effectue par collision avec l'intérieur des lobes (Waggett & Costello 1999). Larson (1987) a montré que les proies à nage lente comme les larves de bivalves sont capturées plus fréquemment que les copépodes adultes. Cela concorde avec l'efficacité de capture constatée dans l'étude de Madsen & Riisgård (2010), dans laquelle les larves de bivalves étaient le plus efficacement capturés (taux de vidage maximum = 100 %) tandis que les rotifères (*Brachionus plicatilis*) et les copépodes adultes (*Acartia tonsa*) l'étaient moins (70 % et 47 % respectivement). Dans notre étude, nous avons montré que le

taux de vidage augmentait avec la masse des cténaires en accord avec Finenko et al. 2006, Colin 2010, Granhag et al. 2011, Gambill et al. 2015, mais est aussi lorsque les proies sont peu mobiles (Cowan & Houde 1992, Sutherland et al. 2014, Colin et al. 2015). Le type de proies capturées (Sullivan & Gifford 2004, Finenko et al. 2006) joue donc un rôle important. Les taxa méroplanctoniques et les nauplii de copépodes seront plus efficacement capturés que les copépodes (Costello et al. 1999, Finenko et al. 2006, Wagget & Buskey 2006). Même si les copépodes ont développé une stratégie efficace pour échapper aux prédateurs visuels (i.e. téléostéens) ces derniers étaient largement capturés par *Mnemiopsis*.

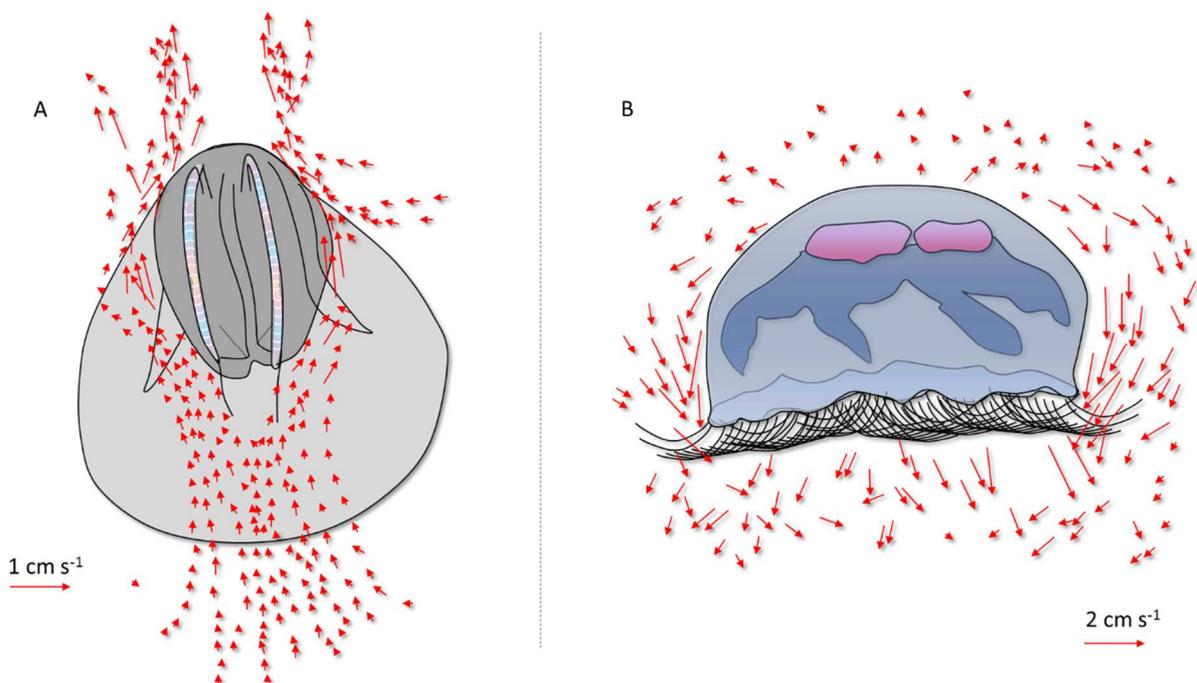


Figure 5-27. Schéma du mécanisme de prédation et du courant créé (A) par *Mnemiopsis leidyi* repris et modifié de Waggett & Costello (1999) et par (B) *Aurelia aurita* repris et modifié de Costello & Colin (1994).

Les taux de digestion mesurés dans notre étude étaient deux fois plus élevés que ce qui était mesuré par Rowshantabari (2012) en Mer Caspienne. Le temps de digestion des proies zooplanctonique varie en fonction du type de proies. L'assemblage zooplanctonique naturel (copépodes, larves de bivalves, etc.) était utilisé dans nos expériences contrairement à Rowshantabari (2012) qui n'avait utilisé que des *Acartia* sp. De fait, comme l'expliquent Purcell et al. (1991), la digestion sur des larves de bivalves est très lente voire impossible pour les cténaires augmentant de fait certainement le temps de digestion global mesurée dans notre étude. En effet, la digestion est plus lente sur des organismes composés de coquilles

(i.e. larves de bivalves, gastéropodes) tandis que les organismes « mous » sont plus rapidement fragmentés.

#### 5.4.2.2. Compétition trophique entre cnidaires et cténares

Bien qu'*Aurita* sp. et *M. leidy* capturent différents types de proies (Purcell 1991, Mutlu 2001, Roohi et al. 2008, Han & Uye 2010, Roohi et al. 2010, Fitzgeorge-Balfour et al. 2013) avec des efficacités relatives différentes, les deux prédateurs se nourrissent sur le même spectre proies (Schneider & Behrends 1994, Mutlu 2001, Han & Uye 2010, Fitzgeorge-Balfour et al. 2013); il existe donc certainement une compétition pour la ressource entre ces deux espèces. De fait, dans l'étang de Berre, la faible occurrence (< 10 %) et la petite taille des méduses ( $8,2 \pm 6,3$  cm) peuvent être interprétées par une forte compétition alimentaire entre *Aurelia* et *Mnemiopsis* (Olesen et al. 1995, Riisgård et al. 2008, 2010). Avant le premier signalement de *Mnemiopsis leidy* en 2005, *Aurelia* spp. dominait l'écosystème de l'étang de Berre avec une production d'éphyrules en hiver permettant la formation de larges blooms au printemps (Blanc et al. 1967; Marc Pagano com. pers.; Delphine Thibault com. pers). A partir de 2008, la population d'*Aurelia* spp. s'est effondrée; cette dernière montrant actuellement des occurrences faibles (~ 1 %). Cette configuration est également observée au Danemark (Møller & Riisgård 2007, Riisgård et al. 2012). Ainsi, la compétition entre les cténares et les méduses vis-à-vis du zooplancton est un facteur à prendre en compte pour expliquer le remplacement d'*Aurelia* spp. par *Mnemiopsis leidy* ou la limitation dans le développement du cnidaire.

*Mnemiopsis leidy* se nourrit généralement sur les taxons les plus abondants (Madsen & Riisgård 2010, Granhag et al. 2011) et son régime alimentaire représente souvent la composition et la disponibilité du zooplancton dans l'écosystème (Ishii & Tanaka 2001, Barz & Hirch 2005, Gueroun 2016). Dans notre étude, les copépodes et les larves méroplanctoniques, présents en forte abondance dans l'étang de Berre, représentaient la majeure partie du régime alimentaire des cténares. Comme observé dans l'étang de Berre, les copépodes sont les proies principales de *M. leidy* (Kremer 1979, Purcell et al. 2001b, Purcell & Decket 2005, Javidpour et al. 2009a, Mianzan et al. 2010, Colin et al. 2015). Le copépode *Acartia tonsa*, les nauplii de cirripèdes et les larves de gastéropodes font partie des taxons sélectionnés comme rapporté dans la littérature (Purcell et al. 1991, Madsen &

Riisgård 2010, McNamara et al. 2010) ; ces derniers étant peu mobiles et faciles à capturer (Hamer et al. 1982). En revanche la prédation sur le copépode *Oithona nana* est trop pauvre en apports nutritifs pour *M. leidy* qui tend à l'éviter (Mianzan et al. 2010). D'une manière générale, les amphipodes sont souvent observés en étroite relation avec des gélatineux que ce soit une relation parasite/hôte (Condon & Norman 1999, Riascos et al. 2012, Fleming et al. 2014, Riascos et al. 2015, Puente Tapia et al. 2016) ou utilisés comme moyen de transport ou comme protection contre les prédateurs ou pour la reproduction (Fleming et al. 2014). En revanche, dans notre étude, une réelle prédation de *Mnemiopsis* sur les juvéniles de *Monocorophium insidiosum* a été observée.

La prédation des gélatineux entre eux est rapportée dans la littérature. Le cnidaire *Pelagia noctiluca* est capable de se nourrir sur des siphonophores (Tilves et al. 2016) ou encore sur *Mnemiopsis leidy* (Tilves et al. 2012) sur d'autres cnidaires *Chrysaora quinquecirrha* (Purcell & Cowan 1995, Kreps et al. 1997, Breitbart & Burrell 2014). Plusieurs espèces de cténares sont des prédateurs spécifiques de cténares et tout particulièrement de *Mnemiopsis* ; *Beroe* sp. (Hosia et al. 2011). Dans l'étang de Berre, *Aurelia* spp. pourrait être un prédateur potentiel de *Mnemiopsis leidy* en capturant certainement ses œufs et stades larvaires. En revanche, il n'y a pas de mesures rapportées dans la littérature sur la prédation d'*Aurelia* sur *Mnemiopsis leidy*. Au contraire, en Mer Baltique, *M. leidy* pouvait ingérer des larves planulas d'*Aurelia* spp. (Javidpour et al. 2009, Riisgård et al. 2010) ; cette pression de prédation combinée à la compétition pour la ressource expliquerait la décroissance de la population d'*Aurelia* spp. dans l'étang de Berre.

#### 5.4.2.3. Architecture du réseau trophique planctonique par l'analyse isotopique

L'étang de Berre étant à l'interface entre apports marins et apports terrigènes, la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOP de l'étang de Berre est de fait proche de la signature des apports terrestres (de -26 ‰ à -27 ‰ ; Thornton & McManus 1994) et de la MOP estuarienne (de -25 ‰ à -24 ‰ ; Belgique ; Middlebur & Nieuwenhuize 1998). Du fait des apports en azote (nitrates, ammonium) utilisés par le phytoplancton, le  $\delta^{15}\text{N}$  de la MOP de l'étang de Berre est plus élevé (Etang de Manguio ; Vizzini & Mazzola 2003, 2008).

La signature isotopique des producteurs secondaires dépend principalement de la signature de la ligne de base. Sa signature (MOP  $\delta^{13}\text{C}$ ) en revanche est très faible dans l'étang de Berre par rapport à ce qui est observé dans la littérature (Tab. 5-3).

Tableau 5-3. Comparaison des signatures isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) extraites de la littérature pour les compartiments étudiés

Compartiments	$\delta^{13}\text{C}$ ( $\pm$ SD)	$\delta^{15}\text{N}$ ( $\pm$ SD)	Zones	Références
MOP	-25,86 $\pm$ 0,09	9,95 $\pm$ 0,30	Etang de Berre	Notre étude
MOS	-22,25 $\pm$ 0,05	10,12 $\pm$ 0,09	Etang de Berre	Notre étude
<i>Zostera noltii</i>	-9,45 $\pm$ 0,16	9,85 $\pm$ 0,05	Etang de Berre	Notre étude
<i>Chaetomorpha linum</i>	-24,10 $\pm$ 0,15	9,19 $\pm$ 0,12	Etang de Berre	Notre étude
Zooplancton 80-200 $\mu\text{m}$	-25,53 $\pm$ 1,23	11,10 $\pm$ 0,13	Etang de Berre	Notre étude
Zooplancton > 200 $\mu\text{m}$	-26,26 $\pm$ 0,48	11,84 $\pm$ 0,23	Etang de Berre	Notre étude
<i>Acartia tonsa</i>	-27,08 $\pm$ 0,84	11,72 $\pm$ 0,24	Etang de Berre	Notre étude
Nauplii de cirripèdes	-25,50 $\pm$ 0,37	11,74 $\pm$ 0,14	Etang de Berre	Notre étude
Larves de gastéropodes	-22,58	11,28	Etang de Berre	Notre étude
Larves de polychètes	-23,40	12,34	Etang de Berre	Notre étude
<i>Aurelia</i> spp.	-23,24 $\pm$ 0,16	15,11 $\pm$ 0,95	Etang de Berre	Notre étude
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	-26,77 $\pm$ 1,34	12,05 $\pm$ 1,18	Etang de Berre	Notre étude
<i>Monocorophium insidiosum</i>	-20,74 $\pm$ 0,41	11,91 $\pm$ 0,17	Etang de Berre	Notre étude
Harpacticoides	-19,56 $\pm$ 0,45	12,40 $\pm$ 0,21	Etang de Berre	Notre étude
Isopodes	-18,89 $\pm$ 0,36	12,01 $\pm$ 0,10	Etang de Berre	Notre étude
Mysidacés	-22,89 $\pm$ 0,34	13,78 $\pm$ 0,18	Etang de Berre	Notre étude
Larves de téléostéens	-18,94	16,21	Etang de Berre	Notre étude
MOP	-21,4 $\pm$ 0,5	6,2 $\pm$ 1,2	Lagune de Fusaro (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
MOS	-14,6 $\pm$ 0,8	4,7 $\pm$ 0,4	Lagune de Fusaro (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
<i>Acartia tonsa</i>	-19,8 $\pm$ 1,0	9,1 $\pm$ 0,3	Lagune de Fusaro (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
<i>Euterpina acutifrons</i>	-18,5 $\pm$ 0,6	7,5 $\pm$ 0,8	Lagune de Fusaro (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
MOP	-23,4 $\pm$ 1,2	5,6 $\pm$ 0,6	Lac de Sabaudia (Italie)	Vizzini & Mazzola (2003)
MOS	-25,2 $\pm$ 1,2	4,4 $\pm$ 1,4	Lac de Sabaudia (Italie)	Vizzini & Mazzola (2003)
<i>Chaetomorpha linum</i>	-18,3 $\pm$ 0,8	7,0 $\pm$ 0,3	Lac de Sabaudia (Italie)	Vizzini & Mazzola (2003)
<i>Acartia tonsa</i>	-19,4 $\pm$ 0,2	10,3 $\pm$ 0,8	Lac de Sabaudia (Italie)	Vizzini & Mazzola (2003)
Harpacticoides	-14,9 $\pm$ 0,9	8,3 $\pm$ 0,7	Lac de Sabaudia (Italie)	Vizzini & Mazzola (2003)
<i>Monocorophium insidiosum</i>	-17,6 $\pm$ 0,3	7,7 $\pm$ 0,6	Lac de Sabaudia (Italie)	Vizzini & Mazzola (2003)
MOP	-20,8 $\pm$ 0,4	5,7 $\pm$ 0,2	Stagnone di Marsala (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
MOS	-14,3 $\pm$ 0,5	7,6 $\pm$ 0,7	Stagnone di Marsala (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
<i>Chaetomorpha linum</i>	-19,4 $\pm$ 0,7	11,4 $\pm$ 0,3	Stagnone di Marsala (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
<i>Acartia tonsa</i>	-19,1 $\pm$ 0,5	7,8 $\pm$ 0,4	Stagnone di Marsala (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
Larves de polychètes	-17,7 $\pm$ 0,3	7,9 $\pm$ 0,1	Stagnone di Marsala (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
Mysidacés	-14,0 $\pm$ 0,4	10,5 $\pm$ 0,7	Stagnone di Marsala (Italie)	Vizzini & Mazzola (2008)
Larves de polychètes	-18,11 $\pm$ 0,0	9,16 $\pm$ 0,0	Mer du Nord	De Clippele (2012)
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	-19,26 $\pm$ 0,00	14,96 $\pm$ 0,00	Mer du Nord	De Clippele (2012)
Larves de téléostéens	-19,01 $\pm$ 0,85	14,91 $\pm$ 3,29	Mer du Nord	De Clippele (2012)
Mysidacés	-18,73 $\pm$ 2,48	15,1 $\pm$ 3,04	Mer du Nord	De Clippele (2012)

Larves de téléostéens	-19,01 ± 0,85	14,91 ± 3,29	Mer du Nord	De Clippele (2012)
MOP	-21,62 ± 2,60	4,77 ± 1,25	Kiel Fjord (Allemagne)	Javidpour et al. (2016)
Zooplancton total	-23,33 ± 1,44	6,87 ± 0,62	Kiel Fjord (Allemagne)	Javidpour et al. (2016)
<i>Aurelia aurita</i>	-21,57 ± 0,81	12,27 ± 1,56	Kiel Fjord (Allemagne)	Javidpour et al. (2016)
MOP	-26,3 ± 0,9	11,7 ± 0,5	Etang de Mauguio	Vizzini et al. (2005)
MOS	-22,7 ± 0,6	8,2 ± 0,2	Etang de Mauguio	Vizzini et al. (2005)
Harpacticoides	-22,6 ± 1,1	13,2 ± 0,2	Etang de Mauguio	Vizzini et al. (2005)
<i>Chaetomorpha linum</i>	-17,9 ± 0,2	6,8 ± 0,3	Etang de Mauguio	Vizzini et al. (2005)
MOP	-22,1 ± 1,3	2,2 ± 2,2	Etang de Lapalme	Carlier et al. (2007)
MOS	-21,0 ± 0,7	4,3 ± 0,5	Etang de Lapalme	Carlier et al. (2007)
<i>Zostera noltii</i>	-14,4 ± 1,6	6,9 ± 0,1	Etang de Lapalme	Carlier et al. (2007)
<i>Chaetomorpha sp.</i>	-24,5 ± 1,9	7,9 ± 1,5	Etang de Lapalme	Carlier et al. (2007)
MOP	-25,1 ± 0,5	13,0 ± 0,5	Etang de Canet	Carlier et al. (2009)
MOS	-24,7 ± 1,3	10,5 ± 0,4	Etang de Canet	Carlier et al. (2009)
MOP	-24,34 ± 0,46	6,28 ± 0,88	Golfe du Lion	Harmelin-Vivien et al. (2008)
Phytoplancton	-20,22 ± 0,91	4,77 ± 0,61	Golfe du Lion	Harmelin-Vivien et al. (2008)
Zooplancton	-26,75 ± 2,47	5,45 ± 0,21	Etang du Vaccarès	Persic et al. (2004)
Mysidacés	-20,5 ± 1	8,5 ± 0,1	Etang du Vaccarès	Persic et al. (2004)
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	-24,5 à -21,5	7 à 11	Mer du Nord	Vansteenberghe (2015)
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	-20 à -18	12,5 à 15,5	Mer du Nord	Hamer et al. (2011)
<i>Aurelia aurita</i>	-19,26 ± 0,00	9,33 ± 0,00	Ningaloo Reef (Australie)	Ingram et al. (2017)
<i>Zostera noltii</i>	-11,4 ± 0,7	3,7 ± 2,1	Estuaire de Mira (Portugal)	Vafeiadou et al. (2014)

La signature en carbone du copépode *Acartia tonsa* est plus faible dans l'étang de Berre que dans les autres lagunes (Tab. 5-3). Cette variation de la signature isotopique en carbone des producteurs secondaires est conditionnée par la signature isotopique de la ligne de base (MOP). Dans l'étang de Fussaro, les signatures en  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOP et d'*A. tonsa* sont plus élevées que dans l'étang de Berre (Vizzini & Mazzola 2008). C'est également le cas dans les autres lagunes pour les autres compartiments (Tab. 5-5). Cela illustre bien l'importance de l'influence de la ligne de base sur les échelons supérieurs ; qui montreront une signature isotopique plus forte si la ligne de base est élevée.

*Mnemiopsis leidyi* dont les faibles valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  obtenues sont similaires à celles mesurées par Vansteenberghe (2015), Vansteenberghe et al. (2016) et van Walraven et al. (2018) dans le port de Dunkerque (entre -24 et -22 ‰) se positionne au même niveau que le zooplancton crustacé. En revanche, l'analyse des contenus stomacaux de *M. leidyi* menée durant notre étude a montré qu'*A. tonsa* et les larves de cirripèdes sont les proies principales de *M. leidyi*. La signature isotopique des cténaires proche de celle de ses proies s'expliquerait principalement par un taux d'assimilation très rapide ; particulièrement pour les petits

individus (Kremer & Reeve 1989, Reeve & Syms 1989, Bumman & Puls 1997). Les petits cténares (1 cm) sont omnivores et consomment de petites proies entre autres des tintinides et des nauplii de copépodes (Sullivan & Gifford 2004, 2007) et se positionnent donc plus bas dans le réseau trophique. Il n'est pas non plus exclu que les cténares consomment du phytoplancton, ce qui expliquerait l'abaissement de leur signature en azote.

Le  $\delta^{15}\text{N}$  d'*Aurelia* spp. est en accord avec ce qui est disponible dans la littérature (Tab. 5-3) permettant d'affirmer la place d'*Aurelia* dans les échelons supérieurs du réseau trophique. A partir de l'hypothèse d'une possible prédation sur *Mnemiopsis* et le positionnement dans le réseau trophique il est donc fort possible qu'il y ait prédation des cnidaires sur *Mnemiopsis*.

A partir des expériences menées en laboratoire, *in situ* et de la caractérisation du réseau trophique par isotopie, il est possible d'établir de manière précise les interactions trophiques au sein du réseau planctonique (Fig. 5-28) ; les gélatineux étant les prédateurs principaux du zooplancton mais il existerait aussi certainement des interactions entre organismes benthiques et pélagiques.

Le copépode *Acartia tonsa* et des nauplii de cirripèdes se nourrissent de phytoplancton (diatomées et dinoflagellés) (Tab. 5-4). L'amphipode *Monocorophium insidiosum* est d'une part détritivore et se nourrit sur la MOS mais consomme aussi du phytoplancton et des rotifères. Le positionnement trophique des juvéniles de mugilidés illustre un régime alimentaire varié s'étalant de la MOS et du phytoplancton aux petits organismes zooplanctoniques. *Mnemiopsis* se nourrit donc sur un large spectre de proies zooplanctoniques comme montré dans notre étude et abondamment rapporté dans la littérature (Tab. 5-4).

Figure 5-28. Schéma conceptuel de l'écosystème planctonique de l'étang de Berre

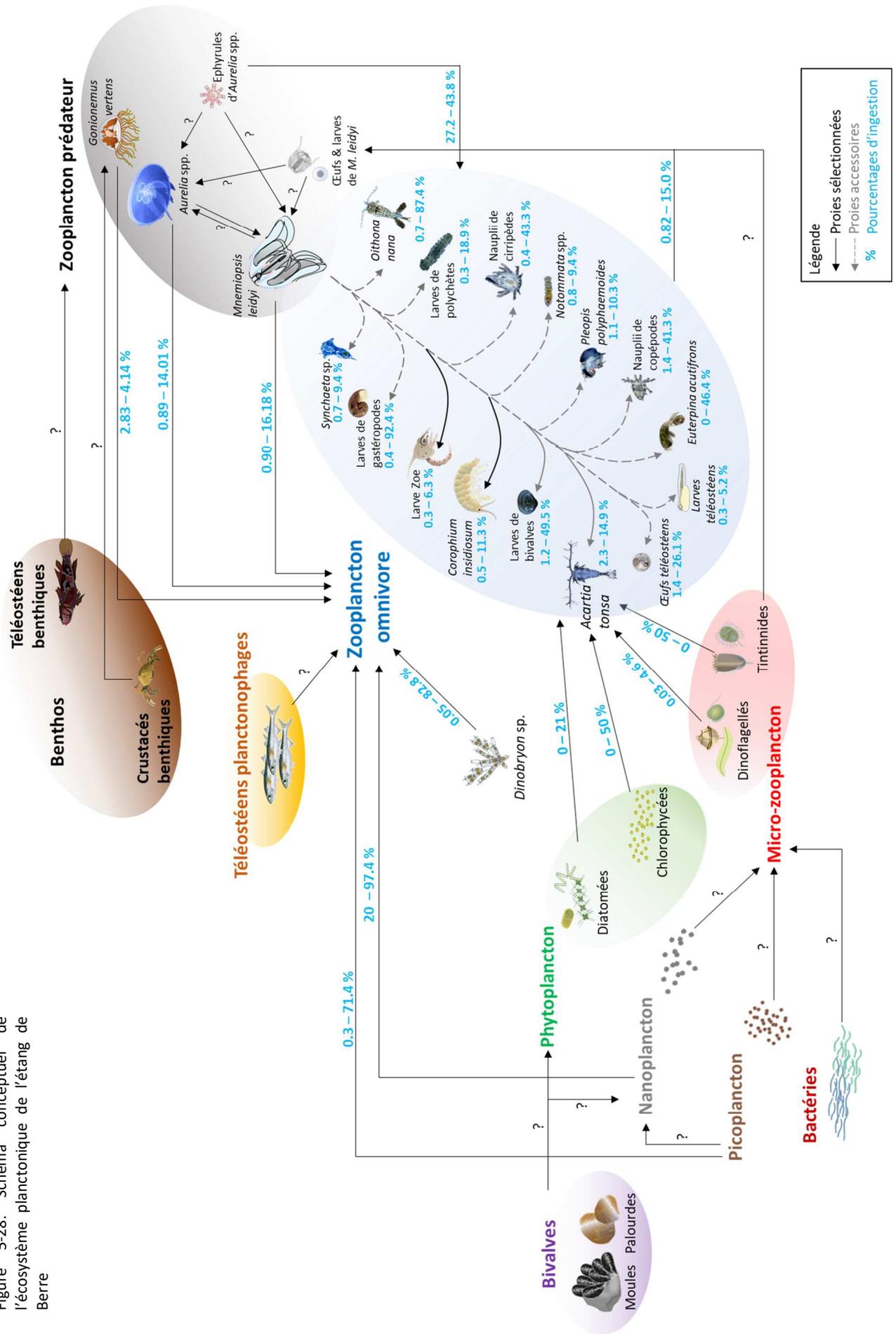


Tableau 5-4. Régime alimentaire des différents organismes étudiés dans le réseau planctonique de l'étang de Berre

Compartiments	Régime alimentaire	Références
<b>Invertébrés zooplancton</b>		
Zooplancton total	Phytoplancton, pico- et nano-plancton	Kimmel (2011), Marchessaux (2015)
<i>Acartia tonsa</i>	Diatomées, chlorophycées, dinoflagellés, tintinnides, rotifères	Gaudy & Pagano (1987), Kimmel (2011), Mianrun et al. (2013) Saiz et al. 2014)
Nauplii de cirripèdes	Diatomées, dinoflagellés	Moyse (1963), Satuito et al. (1996)
Larves de polychètes	Phytoplancton, détritus	Fauchald & Jumars (1979)
<i>Euterpina acutifrons</i>	Phytoplancton, MOS	Guisande et al. (1999)
<b>Organismes gélatineux</b>		
<i>Aurelia aurita</i>	Copépodes, larves mollusques, larves polychètes, mysidacés, isopodes, amphipodes, larves téléostéens	Schneider & Brehrends (1994)
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	Copépodes, phytoplancton, mysidacés, méroplancton, décapodes, cladocères, polychètes, larves téléostéens, amphipodes	Shiganova & Bulgakova (2000), Notre étude
<b>Invertébrés benthiques</b>		
Mysidacés	Copépodes, cladocères, harpacticoïdes, rotifères, tintinnides	Johnston & Lasenby (1982), Rudstam et al. (1989), Arrontes (1990)
Isopodes	Détritus, algues filamenteuses	Arrontes (1990)
<i>Monocorophium insidiosum</i>	Détritus, microalgues, rotifères, phytoplancton, flagellés	Nair & Anger (1979)
<b>Téléostéens</b>		
Juveniles de muge	Diatomées, copépodes, détritus	Lebour (1918)
Larves de téléostéens	Diatomées, phytoplancton, copépodes	Lebour (1918)

A partir des mesures physiologiques (respiration, excrétion, ingestion) chez les gélatineux et des mesures effectuées en 2015 sur le phytoplancton et zooplancton (Marchessaux 2015) les flux de matière (carbone et azote) peuvent être estimés (Fig. 5-29) en les rapportant à l'abondance.

La biomasse phytoplanctonique représente entre 67,4 et 817 mgC m<sup>-3</sup> et favoriserait la prolifération des gélatineux comme indiqué dans la littérature (Purcell et al. 2007a, Richardson et al. 2009).

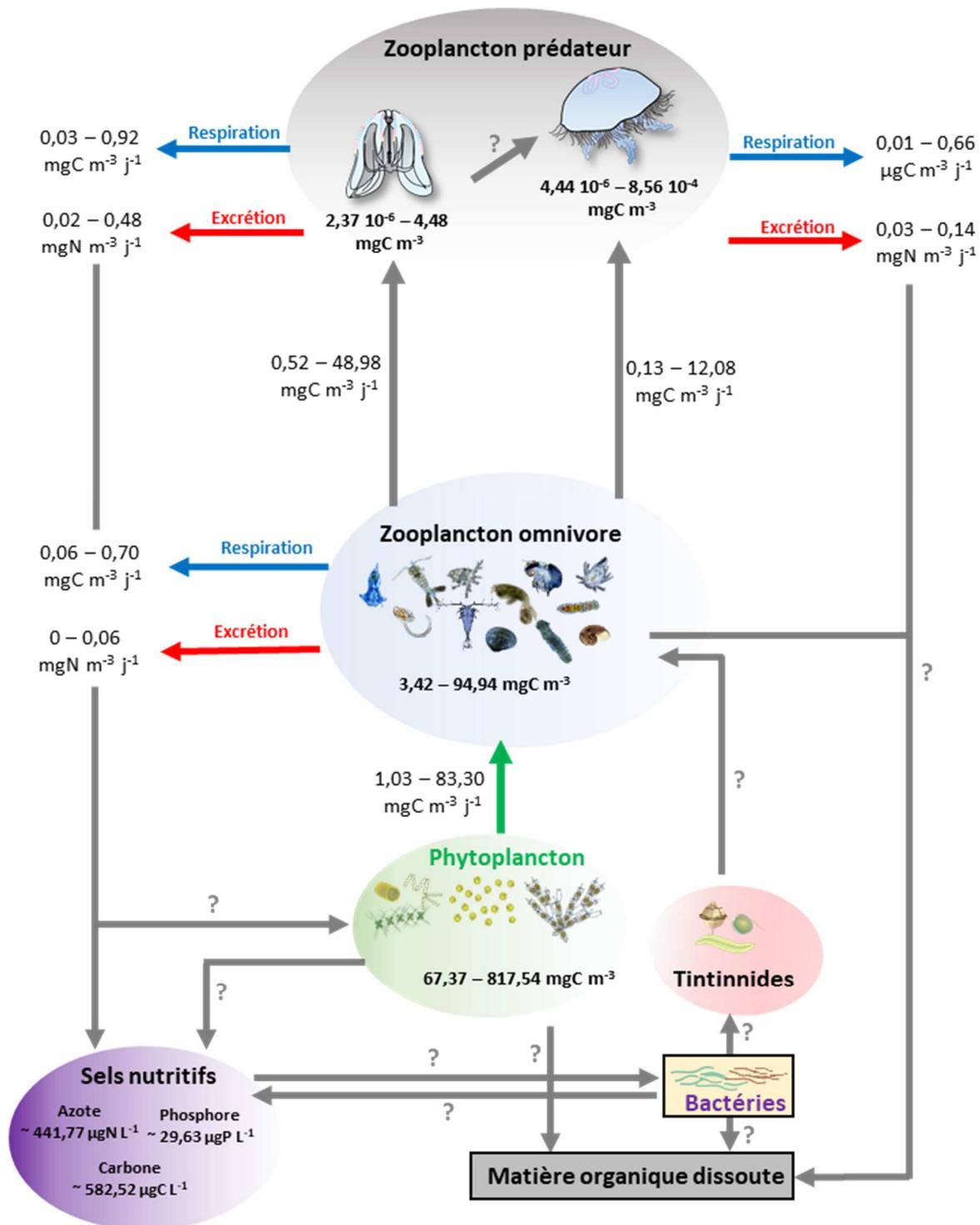


Figure 5-29. Schéma récapitulatif des flux de matière (carbone et azote) au sein du réseau trophique planctonique de l'étang de Berre.

Comme identifié au cours de notre étude (chapitre 3), des épisodes d'hypoxie de la lagune sont observables au fond de l'étang en périodes estivales (Rigaud et al. 2013, Rigaud et al. 2017). Les gélatineux sont capables de survie en conditions hypoxiques (Condon et al.

2001, Decker et al. 2004, Thuensen et al. 2005, Purcell et al. 2007b, Richardson et al. 2009, Shoji et al. 2010). L'hypoxie ralentie le métabolisme du zooplancton qui est plus facile à capturer (Decker et al. 2004, Richardson et al. 2009, Kolesar et al. 2010). Decker et al. (2004) ont montré que la consommation de calanoïdes par de gros individus *Mnemiopsis* (biovolume moyen = 22,5 mL, min-max = 7 à 46 mL) était plus élevé en condition d'hypoxie. Au contraire les taux d'ingestion des petits cténares (biovolume moyen = 2,0 mL, min-max = 1 à 10 mL), dont les biovolumes sont similaires à ceux observés dans notre étude, n'étaient pas influencés par la concentration en oxygène expliquant donc aucune tendance estivale dans les analyses des contenus stomacaux.

L'ammonium rejeté dans le milieu par les cténares permettrait de développement du phytoplancton notamment au cours de l'été lorsque la température est élevée et que les taux d'excrétion sont forts. Dans la littérature, les estimations ont montré que les taux d'excrétion des gélatineux contribuaient entre 3 % (Baie de Chesapeake ; Nemazie et al. 1993) et 4 % (York River ; Condon et al. 2009) au développement du phytoplancton. Dans l'étang de Berre, nous avons pu estimer une contribution de 3,8 % des taux d'excrétion de *Mnemiopsis* à la concentration totale *in situ*. Nous pouvons donc assumer que la présence de *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre participe au maintien de l'eutrophisation.

## 5.5. Résumé du chapitre

Le succès des invasions de *Mnemiopsis leidyi* réside dans sa plasticité physiologique (Fig. 5-30). Espèce originaire de milieux estuariens et lagunaires, *M. leidyi* est capable de se maintenir sur une large gamme de températures (1°C à 32°C ; Kremer & Reeve 1989, Purcell et al. 2001b, Lehtiniemi et al. 2012) et peut également tolérer des variations de salinité importantes (de 0 à 40 ; Shiganova et al. 2004, Grove & Breitburd 2005). *M. leidyi* peut survivre dans des zones très peu oxygénées ( $> 1 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ ; Decker et al. 2004, Grove & Breitburd 2005). L'adaptation à des conditions environnementales extrêmes est caractérisée par une modification des taux métaboliques chez les adultes (ingestion, respiration, excrétion, ponte et croissance). Enfin, selon Kermer (1994) la quantité de carbone disponible influencerait sur la survie de *M. leidyi* avec une valeur limite estimée à  $3 \text{ } \mu\text{gC L}^{-1}$ . En conditions alimentaires défavorables, *M. leidyi* est capable de s'auto-digérer en puisant dans ses réserves et peut ainsi

survivre durant des semaines (Ivanov et al. 2000, Yousefian et al. 2003, Anninsky et al. 2005).

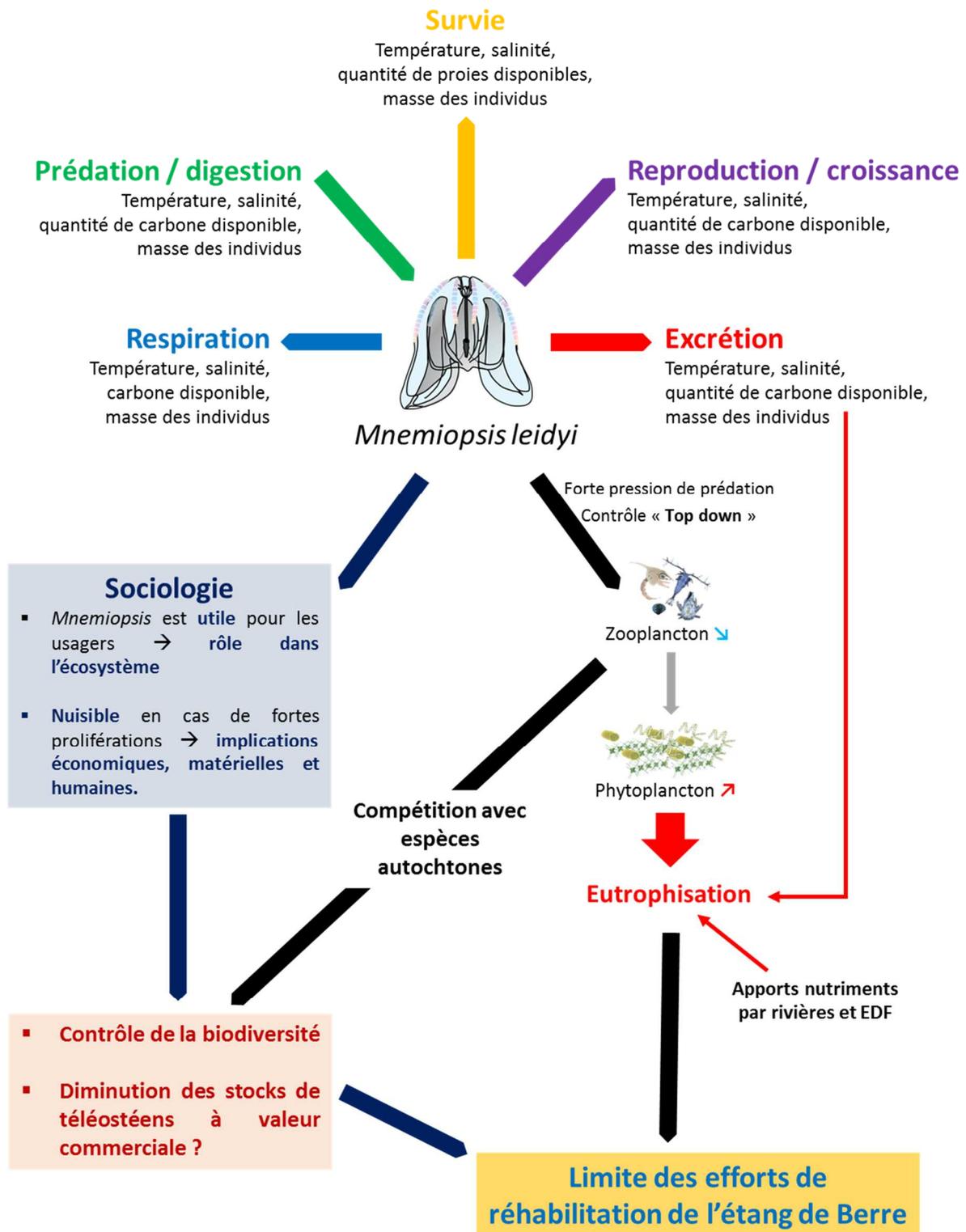
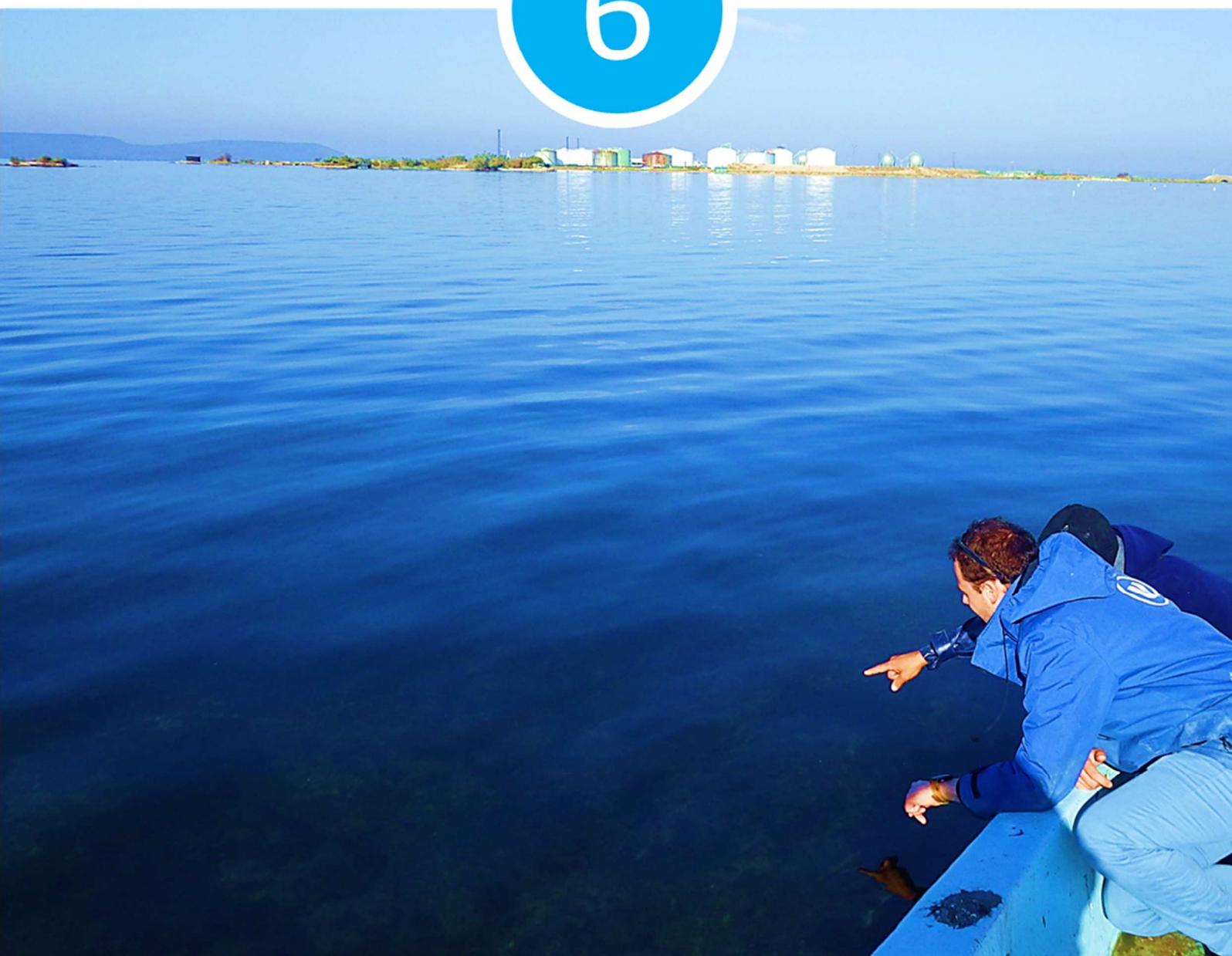


Figure 5-30. Schéma récapitulatif des paramètres jouant sur la physiologie et *Mnemiopsis leidyi* et son rôle dans le socio-écosystème de l'étang de Berre.

## Chapitre 6 | Conclusion générale



Photographie de couverture | Rencontre avec un pêcheur de l'étang de Berre © Cécilia Claeys.

# 6

## Conclusion générale

---

Les deux socio-écosystèmes étudiés dans ce travail de thèse présentaient des caractéristiques opposées : l'un, haut lieu de l'industrialisation de la région PACA : l'étang de Berre, et l'autre réserve naturelle nationale : l'étang du Vaccarès. Pourtant deux points centraux rapprochent ces deux étangs si singuliers : (1) ils sont tous deux le fruit de plusieurs siècles d'anthropisation ; (2) la gestion de l'eau et leur degré de salinité dépendent, aujourd'hui encore, d'une gestion quotidienne d'infrastructures anthropiques.

L'étang de Berre est le plus grand étang d'eau saumâtre d'Europe. L'empreinte de l'activité humaine a façonné le paysage de la lagune (villes, industries, ports) et a causé de nombreux dérèglements écologiques. Lagune très anthropisée, il reçoit à partir de 1966 de grandes quantités d'eau douce suite à la mise en activité de la centrale hydroélectrique *EDF*, ainsi que des nutriments provenant du continent (agriculture, lessivage par les précipitations, stations d'épuration, il est aussi le lieu d'une pollution importante liée aux rejets industriels. Du fait de la forte pression anthropique, l'environnement de l'étang de Berre est caractéristique d'un milieu saumâtre perturbé et eutrophe (Cervetto 1995, Gaudy et al. 1995). En 1994 puis en 2006, des politiques de réhabilitation de la lagune sont mis en œuvre dont l'objectif est de revenir à un écosystème typique des lagunes méditerranéennes profondes. La première mesure de gestion est un lissage hebdomadaire des rejets d'eau douce de la centrale hydroélectrique *EDF*. L'écosystème de l'étang de Berre s'est nettement amélioré (diversification du zooplancton, diminution de l'eutrophisation, apparition d'espèces à tendance marine) depuis.

Situé à une cinquantaine de kilomètres de l'étang de Berre, l'étang du Vaccarès, haut lieu de la biodiversité française, est historiquement un lieu artificialisé. Avant son anthropisation, elle présentait toutes les caractéristiques typiques estuariennes méditerranéennes (Picon 1978). Le mélange d'eau douce provenant de l'agriculture irriguée (vaste réseau d'irrigation) et de l'eau de mer (aménagement du cordon littoral par des

martellières) provenant de l'industrie salinière (pompage d'eau de mer vers l'étang du Vaccarès) crée une explosion de biodiversité remarquable qui n'échappe pas à l'attention de naturalistes membres de la Société d'Acclimations. Née de conflits entre saliniers et agriculteurs, la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)* est créée en 1927. Plus de 40 ans après, 80 000 hectares de Camargue sont confiés au *Parc Naturel Régional de Camargue (PNRC)* créé en 1973. La Camargue et tout particulièrement ses étangs, incarnent un paradoxe environnementale contemporain. Ce polder artificiel, issu de plusieurs siècles d'aménagements est aujourd'hui un haut lieu de biodiversité et un symbole international de nature sauvage protégée attirant des visiteurs de toute l'Europe (près d'un million de visiteurs par an). Les paysages lagunaires et les espèces remarquables d'oiseaux appréciés par ces visiteurs résultent d'une gestion anthropique de l'eau faisant l'objet de perpétuelles négociations entre les acteurs économiques contemporains.

L'introduction et la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre surviennent alors que les politiques, activement portées depuis 2000 par le *GIPREB (Groupement d'Intérêt Public pour la Réhabilitation de l'Etang de Berre)*, commencent à enregistrer leurs premiers succès. En Camargue, la présence de *Mnemiopsis* questionne et inquiète les gestionnaires.

Grâce à l'approche interdisciplinaire entre océanographie et sociologie nous avons pu explorer les interactions entre *Mnemiopsis leidyi* et les socio-écosystèmes des étangs de Berre et du Vaccarès. Par une approche inédite, une meilleure compréhension globale de la dynamique de *Mnemiopsis leidyi* et de ses impacts est ainsi rendu possible.

## 6.1. L'interdisciplinarité dans l'étude des espèces invasives

Le rapprochement contemporain des sciences de la vie (SV) et des sciences humaines et sociales (SHS) répond à une demande sociale et politique, toutes deux croissantes dans le cadre du développement des politiques environnementales et leur application. Ce rapprochement SV et SHS permet de palier à la difficulté des sciences de la vie d'isoler des écosystèmes vierges de toute influence anthropique et il est donc nécessaire de prendre en compte le facteur humain dans les études en écologie. La combinaison SV et SHS peut créer de nombreuses incompréhensions notamment du point de vue de la méthodologie qui sont

atténuées grâce à l'interdisciplinarité qui consiste en une interpénétration des disciplines visant à la co-construction de protocoles scientifiques et la coproduction de savoirs nouveaux dépassant l'agrégation des savoirs disciplinaires. De fait, la mise en regard des intérêts et objectifs de chaque discipline s'effectue en une alphabétisation réciproque et bienveillante en excluant la fausse hiérarchie SV (sciences « *dures* ») et SHS (sciences du « *mou* »). Le succès de l'interdisciplinarité réside en une acceptation par les sciences de la vie de la posture critique des sciences humaines et sociales et réciproquement la reconnaissance par les SHS de la matérialité du vivant analysée par les sciences de la vie. Cette pratique collective n'exclue pas les compétences et méthodologies de chaque discipline mais réside en une acculturation qui s'inscrit dans le temps, le respect et la confiance réciproque d'un point de vue humain et scientifique.

Ce travail de thèse s'inscrit dans cette posture d'une interdisciplinarité par le bas où il s'agissait de soumettre aux deux disciplines impliquées un objet complexe, la prolifération de *Mnemiopsis leidyi*, qu'elles ne peuvent pleinement éclairer qu'à travers la co-compréhension des interactions entre processus biologiques et anthropiques à l'œuvre dans les deux socio-écosystèmes étudiés, l'étang de Berre et l'étang du Vaccarès. L'approche interdisciplinaire a pris tout son sens dans ce travail. En effet, les témoignages des usagers ont parfois pu nous amener à rechercher/questionner des aspects écologiques qui n'auraient pas été explorés dans le cas d'une étude en science de la vie uniquement. De plus, l'apport de la sociologie dans ce travail a représenté une réelle *plus-value* d'une grâce au réseau créé avec les usagers de la lagune nous avons pu obtenir des données complémentaires sur la distribution et la dynamique *in situ* des cténaires et d'autre part nous avons placé la prolifération de *M. leidyi* au sein des questionnements sociétaux de deux socio-écosystèmes que tout oppose.

La prolifération du cténaire invasif *Mnemiopsis leidyi* dans les étangs de Berre et du Vaccarès a permis de mettre en avant les paradoxes entre naturalité/biodiversité et entre espaces industriel et réserve « naturelle ». La naturalité se réfère à une nature autonome où l'être humain est exclu. L'étang du Vaccarès, situé au cœur de la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)*, est un haut lieu de biodiversité et est donc considéré comme naturel. Au contraire, l'étang de Berre représente un haut de lieu de l'industrie et de pressions anthropiques. Cette lagune historiquement impactée par l'être humain, abrite une faible diversité d'espèces. Cette opposition entre ces deux lagunes laisse apparaître le paradoxe

naturalité/biodiversité. La naturalité où la nature est libre et autonome n'existe quasiment plus de nos jours. Depuis la modernisation de l'industrie, de l'agriculture et de l'urbanisation à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, des mouvements de protection de la nature se sont mis en place en recherchant à délimiter, à préserver ou à restaurer certains espaces naturels abritant par leur production une forte biodiversité (Lepart et al. 2010). Cette gestion d'espaces naturels ayant pour objectif de préserver tout espace de pressions anthropiques ou d'en atténuer les effets. C'est ce qu'on peut observer dans les lagunes étudiées ici. L'étang du Vaccarès dans le delta du Rhône abrite une grande biodiversité du fait du mélange des eaux douces du Rhône et de mer ; cet espace étant protégé de toute pression anthropique. Au contraire, depuis la fin des années 1990 et le début des années 2000, des efforts de réhabilitation sont mis en œuvre pour restaurer l'écosystème de l'étang de Berre pour en augmenter sa biodiversité et ainsi en effacer les traces des pressions anthropiques passées. Quelle que soit la zone protégée, les gestionnaires et les protecteurs de la nature deviennent alors selon Génot (2004) des producteurs de nature où les espaces naturels sont dépendants de la gestion humaine.

Les systèmes naturels protégés ou restaurés sont finalement des espaces anthropisés où l'être humain cherche à maintenir ou à augmenter la biodiversité aussi proche que possible du stade climax, c'est-à-dire l'état écologique optimal. Toutefois, cette gestion anthropisée des espaces naturels s'est très vite retrouvée confrontée à la variabilité écologique de ces systèmes dictée par des perturbations naturelles et anthropiques historiques. La variabilité écologique, peu prévisible par l'être humain, rend donc la gestion des espaces naturels peu reproductible. Cette notion de climax a été remise en question à partir des années 1970 grâce au constat que les écosystèmes naturels étaient souvent loin de l'équilibre. Finalement, les mesures de gestion d'espaces présumés naturels ont permis de constater qu'ils ne l'étaient pas.

Le cas de la prolifération de *Mnemiopsis* dans les deux systèmes lagunaires étudiés illustre cette variabilité non prévisible par l'être humain. La présence de ce cténaire mais également d'autres espèces invasives (i.e. Jussie, Baccharis) en Camargue, où l'espace naturel est géré (i.e. gestion de l'eau, préservation des espèces emblématiques, etc.) pour maintenir une forte biodiversité, illustre l'imprévisibilité de la nature même quand elle est gérée et préservée. Malgré une délimitation géographique claire de la réserve naturelle, le système Vaccarès est influencé et est en connexion avec les systèmes naturels voisins. En effet, de

nombreux polluants sont déversés dans l'étang du Vaccarès via l'eau douce provenant du Rhône. L'invasion par le *Baccharis*, plante d'ornement des ronds-points des villes environnantes ou par la *Jussie* arrivée par les canaux d'eau douce continentale, illustrent l'impuissance des gestionnaires pour prédire ce genre de perturbations naturelles et anthropiques.

Dans l'étang de Berre, l'installation de *Mnemiopsis* conjointe à la mise en œuvre des efforts de réhabilitation illustre dans ce cas la fragilité de l'écosystème historiquement perturbé par les activités humaines. Les forts rejets en eau douce par la centrale hydroélectrique *EDF* et les rejets industriels et urbains ont considérablement modifié le fonctionnement hydrologique et ont donc détruit une grande partie des habitats de la lagune. De fait, la présence de niches écologiques libres ou peu occupées permet l'arrivée et le développement d'espèces invasives (i.e. *Mnemiopsis leidyi*, *Gonionemus vertens*, *Acartia tonsa*, *Ulva* sp., etc.).

Ainsi, les étangs de Berre et du Vaccarès représentent tous deux des lieux anthropisés où l'histoire écologique a conditionné leur gestion mais aussi les fluctuations de la nature.

## 6.2. *Mnemiopsis leidyi* et les lagunes : état des lieux de l'impact

### 6.2.1. Quels facteurs contrôlent la population de *M. leidyi* ?

Le maintien d'une population durable en *Mnemiopsis leidyi* est conditionné par les caractéristiques endogènes aux organismes et environnementales (Fig. 6-1). Les taux physiologiques conditionnent la dynamique de population et les interactions avec le socio-écosystème de l'étang de Berre.

La **température** influe sur les taux de reproduction et de croissance des cténaires (Kremer & Nixon 1976, Purcell et al. 2001b, Shiganova et al. 2001, Sullivan et al. 2001, Condon & Steinberg 2008). Au cours de notre étude, nous avons montré que la température avait un rôle positif sur les taux de ponte et de croissance. La croissance des larves suit l'augmentation progressive de la température pour former des adultes en été alors qu'en période hivernale ( $T < 10$  °C), les larves bloquent leur croissance au stade transitoire mais étaient toutefois capables de pondre des œufs. *Mnemiopsis* ne montre pas de saisonnalité

marquée même si les abondances les plus élevées sont observées à la fin du printemps et en été lorsque les températures élevées soutenaient de forts taux de pontes ( $\sim 8\,000$  œufs  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$  à  $24\text{ °C}$ ), de croissance (13 j à  $19\text{ °C}$ ) et d'ingestion ( $6\,226 \pm 5\,651$  proies  $\text{ind}^{-1} \text{j}^{-1}$  à  $24\text{ °C}$ ) comme observé par Antajan et al. (2014) en Mer du Nord. De plus, les taux physiologiques (respiration, excrétion, survie, digestion) sont d'autant plus élevés que la température est élevée.

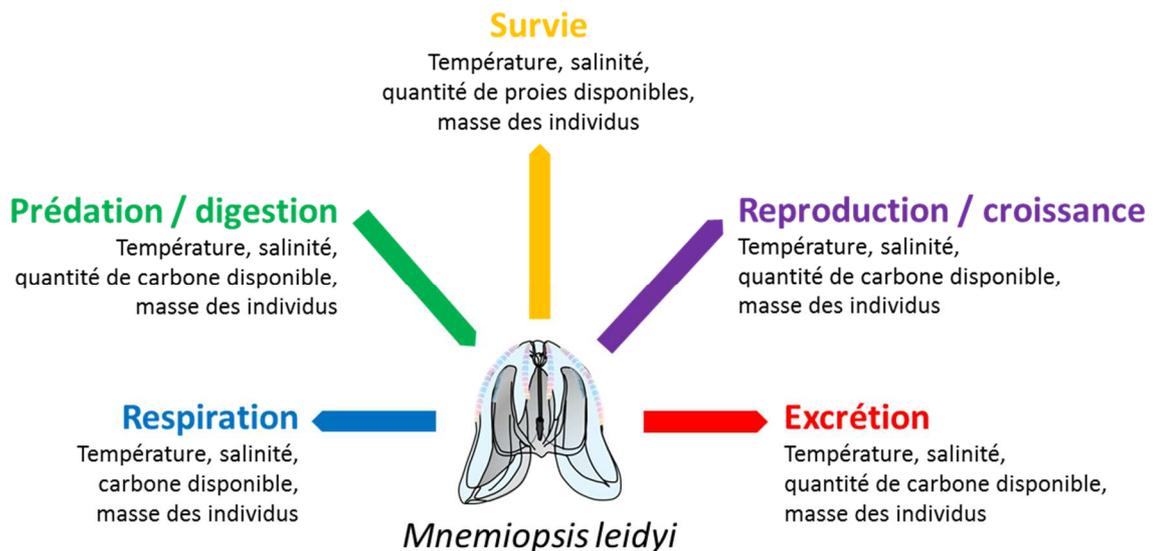


Figure 6-1. Facteurs exogènes et endogènes influant sur la physiologie de *Mnemiopsis leidyi*.

La **quantité de proies disponibles** dans le milieu joue aussi un rôle important sur le succès de survie et de développement de *M. leidyi*. Les expériences menées en laboratoire ont montré que les taux de prédation des cténaïres (adultes et larves) sont d'autant plus élevés que la concentration en proies augmente. L'absence de satiété des cténaïres a également été démontré dans notre étude. L'activité métabolique est étroitement liée à la quantité de proies disponibles joue un rôle sur les taux de croissance des larves et les taux physiologiques (respiration, excrétion, survie) des adultes (Reeve et al. 1978, Le Borgne 1982).

La **masse corporelle des individus** conditionne principalement les taux et l'efficacité physiologiques. Les taux physiologiques suivent la loi d'allométrie où le rapport entre les taux physiologiques et la masse corporelle est plus forte pour les petits individus que pour les gros (Cyr & Pace 1993). La masse corporelle conditionnait dans notre étude le taux de survie sans

nourriture. De fait, pour des conditions environnementales similaires, les individus de petite taille survivent moins longtemps que les organismes de grande taille. La taille optimale pour les taux de prédation est déterminée dans notre étude à 2,5-3 cm (et une masse de 10-12 grammes).

L'effet de la **salinité** n'a pas été testé dans notre étude sur la physiologie. Toutefois, à partir des données mesurées *in situ*, la salinité optimale pour *M. leidy* est comprise entre 20 et 25. Les informations trouvées dans la littérature montrent que la salinité peut agir négativement sur les taux de reproduction et donc abaisser l'abondance en cténares (Jaspers et al. 2011a, Lehtiniemi et al. 2012).

Le couplage du suivi *in situ*, des enquêtes sociologiques et de la physiologie en laboratoire a permis de comprendre les facteurs influant sur la physiologie et la dynamique de *M. leidy* dans l'étang de Berre.

### **6.2.2. Quel est le succès de l'invasion de *M. leidy* dans l'étang de Berre ?**

*Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865 est un cténaire qui est originaire des côtes atlantiques américaines (Purcell et al. 2001b, Mianzan et al. 2010, Costello et al. 2012) qui colonise principalement les estuaires où il peut s'établir durablement (Purcell et al. 2001b). Ces zones à l'interface entre la mer et le continent, sont particulièrement soumises aux pressions anthropiques. L'eutrophisation et la surpêche sembleraient favoriser le succès de *M. leidy* (Bilio & Niermann 2004, Daskalov et al. 2007).

L'étang de Berre présente des caractéristiques favorables à l'installation de la population de *Mnemiopsis leidy*. Les données du suivi long-terme initié en 2010 montrent une grande variabilité de l'abondance en cténares liée aux conditions changeantes des paramètres physico-chimiques (température, salinité, nutriments) et des compartiments trophiques inférieurs (phytoplancton et zooplancton). Les conditions thermiques et halines ne sont pas limitantes dans le maintien de *M. leidy*. L'eutrophisation causée par des apports en éléments nutritifs par les rivières soutient encore actuellement de fortes proliférations phytoplanctoniques dans la lagune. Du fait de cette eutrophisation encore importante dans

l'étang de Berre, la quantité de carbone disponible montre des conditions suffisantes pour le maintien durable des cténaïres (Fig. 6-2).

Le succès de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre réside certainement par un apport suffisant en carbone. En effet, selon Kremer (1994) la quantité de carbone limite au maintien de *M. leidyi* est estimée à  $3 \mu\text{C L}^{-1}$ . Les données du suivi long-terme montrent que la quantité de carbone organique particulaire (COP) ne descend pas en dessous de ce seuil pour la survie de *M. leidyi*. La quantité suffisante en carbone dans l'étang de Berre permet donc à *Mnemiopsis leidyi* de produire suffisamment d'œufs (Reeve et al. 1989), et d'avoir un taux de croissance optimal (Rapoza et al. 2005, Sullivan et Gifford 2007).

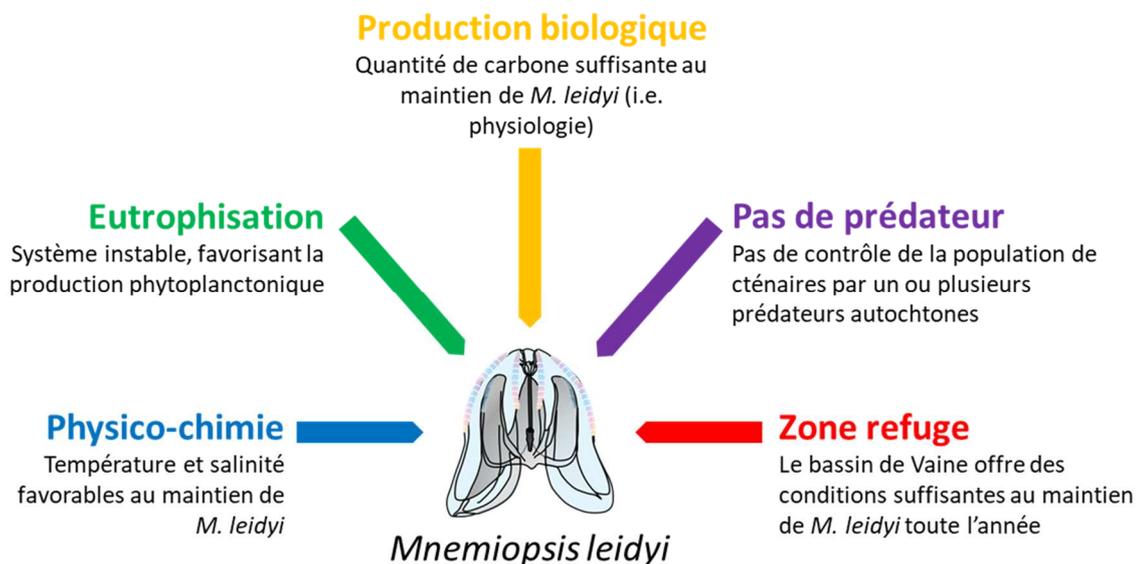


Figure 6-2. Schéma récapitulatif des conditions offertes par l'étang de Berre pour le maintien de *Mnemiopsis leidyi*.

La présence d'une zone refuge offre des conditions favorables (faibles variations de température et de salinité, quantité en carbone suffisante, faible courantologie) au maintien de *Mnemiopsis* en conditions environnementales critiques (i.e. hivers froids). Enfin, les fortes pullulations de *Mnemiopsis* suggèrent l'absence de prédateurs de cténaïres autochtones ne permettant pas le contrôle de la population.

### 6.2.3. L'impact de *M. leidy* sur le socio-écosystème de l'étang de Berre

La notion de socio-écosystème définit les relations entre la Société et l'Environnement et les effets que l'un peut avoir sur l'autre. L'intérêt de cette étude interdisciplinaire permet de placer l'invasion de *M. leidy* dans l'étang de Berre dans son contexte socio-écologique où l'empreinte de l'Homme est bien marquée et où l'environnement est nécessaire pour l'Homme. Prenant en compte les liens entre la société et l'environnement, le cadre de notre étude interdisciplinaire a permis d'établir un état des lieux complet des interactions et des impacts de l'invasion de *M. leidy* (Fig. 6-3).

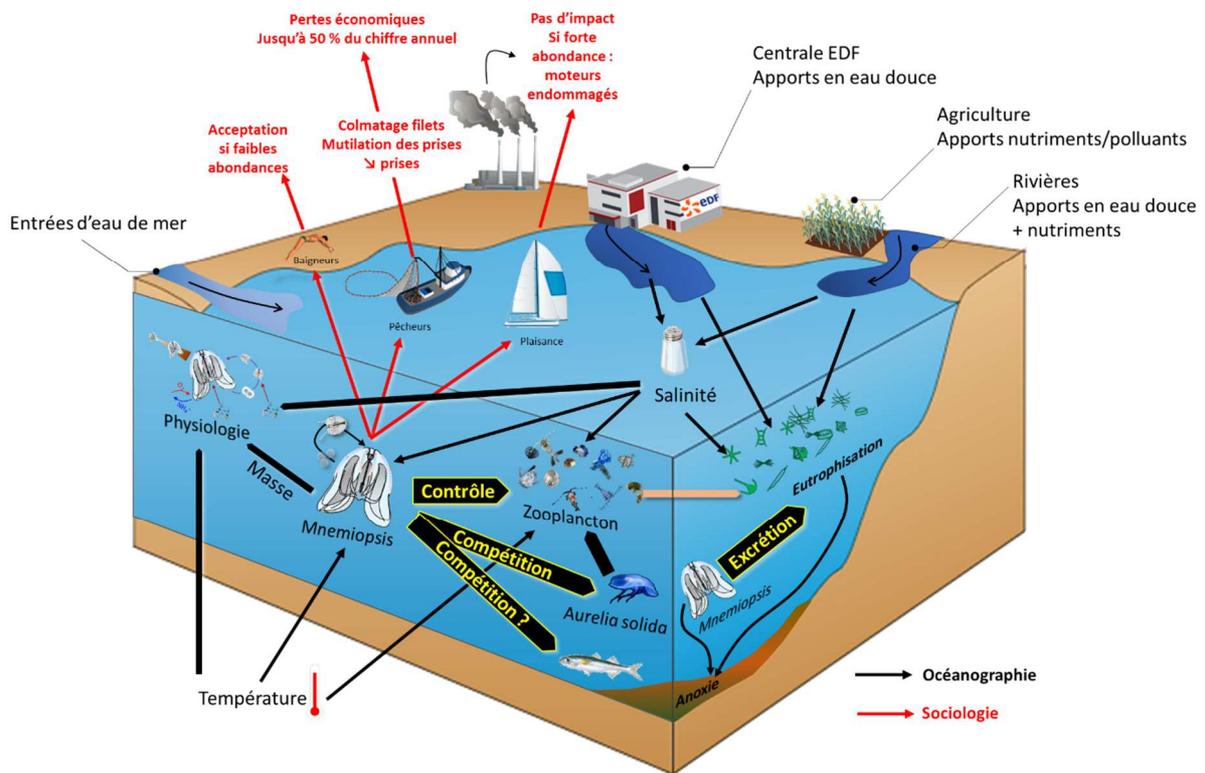


Figure 6-3. Résumé global des interactions identifiées entre *Mnemiopsis leidy* et le socio-écosystème de l'étang de Berre.

Prédateur vorace, *Mnemiopsis leidy* exerce une pression de prédation importante sur la communauté zooplanctonique dont le broutage sur le phytoplancton reste dans ce contexte limité. La présence de *M. leidy* entretient l'eutrophisation de la lagune d'une part par le contrôle sur le zooplancton et d'autre part en contribuant au développement phytoplanctonique par l'excrétion d'azote ammoniacal. Ce constat permet d'émettre

l'hypothèse que *M. leidy* participe aux crises hypoxiques de la lagune. Ces crises hypoxiques survenant généralement en été sont mortelles pour les populations d'organismes benthiques.

La compétitivité des cténares pour la ressource a provoqué le déclin du cnidaire *Aurelia* spp. dont l'observation dans le milieu devient limitée dans le temps. Connaissant cette compétition entre les deux espèces de gélatineux, l'hypothèse d'une compétition avec les poissons planctonophages de la lagune peut être posée.

Cela n'a pas été testé dans notre étude mais si compétition il y a, les téléostéens à valeur commerciale pourraient voir leur population diminuer ce qui pourrait avoir des conséquences économiques catastrophiques sur la pêche professionnelle. La pêche professionnelle est l'activité humaine la plus impactée par les proliférations de gélatineux. Les dommages causés par les cténares sont importants (colmatage des filets, mutilation des prises, dégradation du matériel, pénibilité du travail) et impliquent des pertes pouvant atteindre 50 % du chiffre d'affaire annuel. L'activité de baignade est peu impactée. Il existe une acceptabilité des cténares dans l'environnement de loisir des baigneurs dans la mesure où ils ne sont pas urticants. En revanche, notre étude a permis de déterminer un seuil d'acceptabilité ( $10 \pm 8 \text{ ind m}^{-3}$ ) qui, une fois dépassé provoque la désertion des baigneurs en faveurs d'autres plages en bord de mer par exemple. Le nautisme n'est pas touché par la prolifération des cténares dans la lagune mais, en cas de fortes proliférations, des dommages sur les circuits de refroidissement des moteurs de bateau sont observés.

#### **6.2.4. L'invasion de *M. leidy* et les efforts de réhabilitation**

Notre étude interdisciplinaire a permis de démontrer dans quelles mesures les efforts de réhabilitation actuellement mis en place par l'Europe sont potentiellement contre-carrés par la présence de *Mnemiopsis*. Pour y répondre, sur la base des données récoltées dans les chapitres 3, 4 et 5, nous proposons deux scénarii (Fig. 6-4).

##### ***Scenario 1 – Sans Mnemiopsis***

Sans *Mnemiopsis*, le zooplancton exerce un contrôle « *top-down* » sur le phytoplancton, diminuant en synergie avec la diminution des apports en eau douce et en

éléments nutritifs de façon notable l'eutrophisation de la lagune et limitant les crises hypoxiques/anoxiques. Sans cténaires, *Aurelia* spp. pourrait se rétablir dans l'étang.

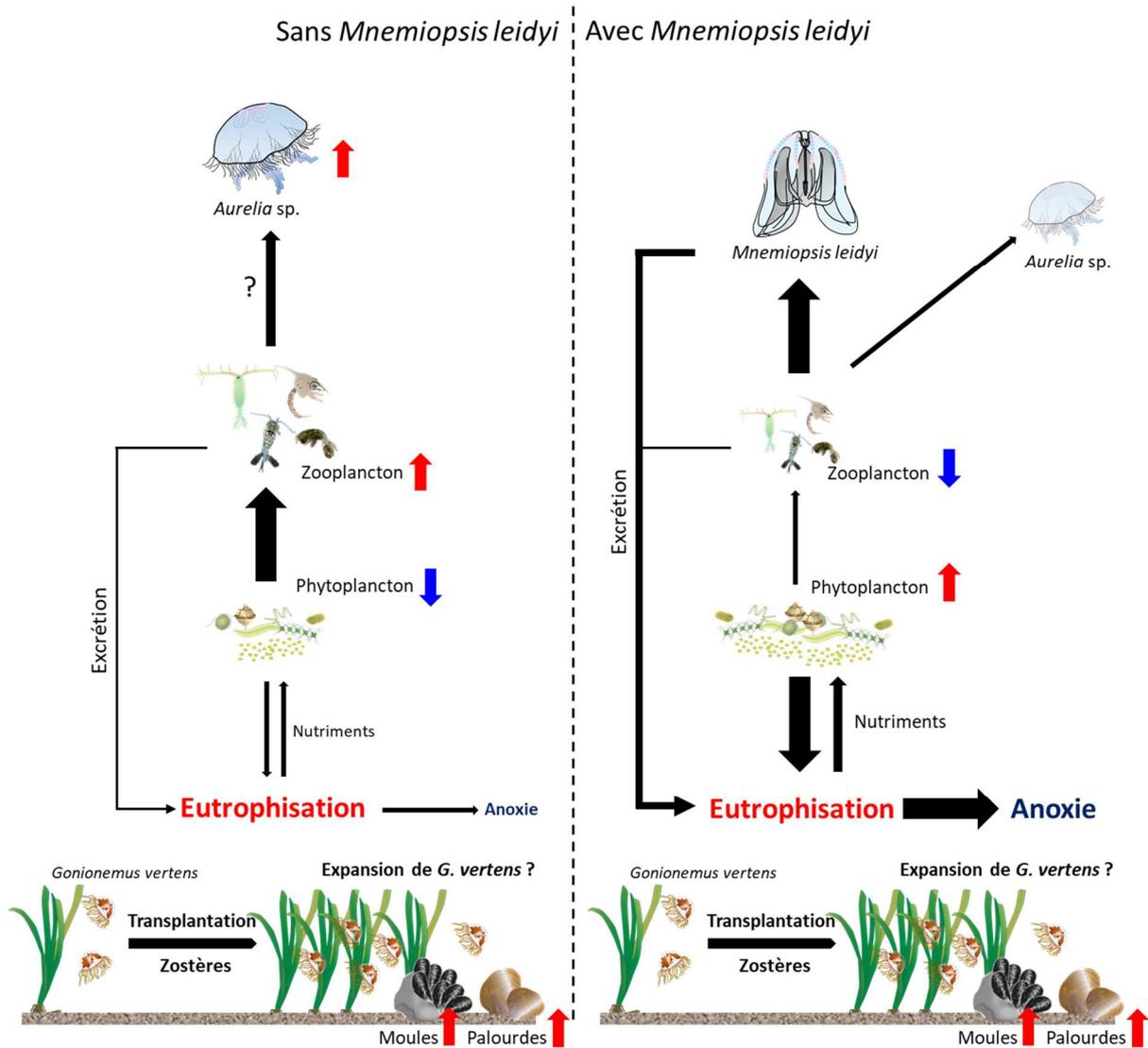


Figure 6-4. Schéma conceptuel des scénarii possibles des modifications du fonctionnement du réseau trophique pélagobenthique dans l'étang de Berre en absence ou présence de *Mnemiopsis leidyi*.

**Scenario 2 – Avec Mnemiopsis**

La présence d'une importante population de *Mnemiopsis leidyi* contre-carre les efforts de réhabilitation et favorise le maintien de l'eutrophisation. *Mnemiopsis* contrôle la communauté zooplanctonique pouvant être ingérée jusqu'à 80 % de son abondance par jour. Cela a comme directe conséquence une réduction de la pression de broutage du zooplancton

sur les communautés phytoplanctoniques. De plus, l'excrétion N-NH<sub>4</sub> de *Mnemiopsis leidyi* contribue à hauteur de 3,8 % aux apports d'ammonium dans la lagune, ce qui favorise aussi la croissance du phytoplancton via la production régénérée. Donc par effet « *top-down* » et « *bottom-up* », la population agit favorablement sur le maintien de l'eutrophisation de la lagune de Berre.

L'extension des prairies de *Zostera* (Bernard et al. 2007) est un des points forts des efforts de réhabilitation. Les herbiers à zostères sont des zones de reproduction, de nurseries et de nourrissage pour des espèces d'intérêt économique. L'objectif des efforts de réhabilitation est de retrouver un peuplement de zostères naines sur les petits fonds côtiers (de 0 à 3 m de profondeur) et des zostères marines dans des zones sous l'influence directe de la mer (jusqu'à 6 m de profondeur) permettant d'augmenter la superficie de 1 hectares à 6 hectares. Cependant l'apparition de *Gonionemus vertens* qui se développe en étroite relation avec ces herbiers, va aussi potentiellement voir sa population se développer en fournissant des surfaces de fixation supplémentaires. Les polypes se trouvent généralement sur les roches et les coquillages et, le développement des mollusques (i.e. moules ; palourdes) dans la lagune peut aussi fournir des substrats supplémentaires propices au développement des polypes, ce qui entraînera certainement une augmentation de la population de méduses. Les *Gonionemus* sont donc typiquement associés aux herbiers à zostère et sont attachés aux feuilles. Quelques plages le long de la lagune de Berre sont situées à proximité de ces herbiers (i.e. Rognac, Vitrolles, Istres, Saint-Chamas) et la rencontre avec les méduses est donc très probable. Bien que *G. vertens* soit de petite taille, sa piqûre peut nuire à l'homme, allant d'une douleur simple à des changements neuropsychiatriques ou choc anaphylactique (Pigulevsky et Michaleff 1969). Le signalement d'un choc anaphylactique chez une femme en juillet 2015 (GIPREB com. pers.) suggère que *G. vertens* était déjà présent dans la lagune.

*Gonionemus vertens* est très probablement établi dans la lagune de Berre, mais quels sont les vecteurs qui ont conduit à son introduction ? *G. vertens* a déjà été signalé dans d'autres masses d'eau méditerranéennes et européennes et, jusqu'à présent, sa présence dans un environnement non indigène a été liée au transport de mollusques provenant du Japon et/ou au rejet des eaux de ballast (Bakker 1980, Katsanevakis et al. 2013, Gaynor et al. 2016). La présence de plusieurs espèces de mollusques dans l'étang de Berre ; la moule

*Musculista senhousia* introduite (d'Asie du Sud-Est), la moule méditerranéenne (*Mytilus galloprovincialis*) ou encore la palourde japonaise (*Venerupis philippinarum*) ; peuvent être responsables de l'introduction de *G. vertens* dans la lagune de Berre par l'intermédiaire de polypes fixés sur leurs coquilles. Des études génétiques en collaboration avec Paul Bologna (Montclair State University) sont actuellement en cours pour déterminer la zone probable de la population de *Gonionemus vertens* de l'étang de Berre. Une fois de plus les efforts de réhabilitation montrent à leurs limites dans le contrôle de l'homme sur la nature. La volonté d'augmenter la biodiversité en introduisant la palourde japonaise peut être finalement défavorable à l'étang de Berre et, l'introduction de *Gonionemus vertens* illustre dans ce cas l'absence de contrôle total sur les aléas naturels.

La lutte contre la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre était abordée par plus 80 % des usagers rencontrés. Les avis sur la lutte contre la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* est une des questions prioritaires de gestion future dans l'étang de Berre. L'apport de notre étude interdisciplinaire a permis, en connaissance des volontés des usagers en termes de gestion, de faire état des facteurs favorisant le maintien de *Mnemiopsis leidyi* et des interactions au sein du socio-écosystème. Sur la base de ce constat, des mesures de gestions peuvent être proposées.

### 6.3. Quel avenir pour *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre ?

En Mer Noire, l'introduction accidentelle du cténaire *Beroe ovata* a été effectuée en 1997 pour contrôler la population de *Mnemiopsis leidyi* (Stone 2005). Cette lutte biologique a eu un effet positif car la population de *Mnemiopsis leidyi* a été fortement réduite, mais pas éradiquée comme initialement prévu. *Beroe ovata* est capable de consommer jusqu'à 80 % de son propre poids par jour (Finenko et al. 2001). Dans la relation proie/prédateur, un prédateur n'a aucun avantage à voir sa population de proies disparaître. Ainsi la pression de prédation exercée par *Beroe* sur *Mnemiopsis* a permis une augmentation d'un facteur cinq (de  $\sim 7\,000 \text{ ind m}^{-3}$  à  $\sim 35\,000 \text{ ind m}^{-3}$ ) de l'abondance zooplanctonique (Shiganova & Bulgakova 2000, Galil 2002, Shiganova et al. 2003).

L'introduction de *Beroe ovata* pourrait être une solution pérenne dans l'étang de Berre. La pression de prédation de *B. ovata* sur la population de *M. leidyi* pourrait abaisser de

manière significative le control de cette dernière sur le zooplancton et réduire le niveau de phytoplancton dans la lagune. De plus, comme observé en Mer Noire, un équilibre prédateur-proie s'instaure entre *B. ovata* et *M. leidy* ; *Beroe ovata* s'alimentant sur les larves et adultes *Mnemiopsis leidy* et *M. leidy* sur les œufs et larves de *B. ovata*. Le principal facteur pouvant limiter le maintien de *Beroe ovata* dans l'étang de Berre est la salinité. Toutefois, l'étude de [Kideys et al. \(2004\)](#) a montré que *Beroe ovata* pouvait se maintenir, en Mer Caspienne, jusqu'à une salinité minimum de 12. Les limitations des rejets d'eau douce dans la lagune de Berre permettent un maintien à une salinité minimum de 14. Même si au Nord de l'étang de Berre la salinité pouvait être faible (entre 5 et 14) près des résurgences d'eau douce, il est possible que *Beroe ovata* puisse se maintenir dans le reste du bassin et notamment dans le bassin de Vaine où les variations de salinité sont moins importantes. De plus, les projets futurs de salinisation de l'étang possible par la réouverture du tunnel du Rove pourraient jouer en faveur du maintien de *Beroe ovata*.

Le stade larvaire de l'anémone *Edwardsiella* sp. est un parasite de *Mnemiopsis leidy* dans sa zone d'origine. Ce parasitisme de *Mnemiopsis leidy* touche près de 50 % de la population dans sa zone d'origine ([Reitzel et al. 2007](#)). [Bumman & Puls \(1997\)](#) ont montré une décroissance de la fertilité chez 50 % des cténaïres infectés par ce parasite après 2 jours (80 % d'individus stériles après 7 jours). Ces mêmes auteurs ont montré que la présence de *Edwardsiella* sp. pouvait causer un déclin rapide de la population de *Mnemiopsis leidy* aux Etats-Unis ; cela est aussi observé en Suède où l'abondance en *M. leidy* avait chuté de 50 % suite à l'expansion de *Edwardsiella* sp. ([Selander et al. 2010](#)). L'introduction de ce parasite pourrait être une solution de contrôle efficace sur *Mnemiopsis leidy* mais il semble que la salinité de la lagune de Berre ne soit pas assez suffisante pour le développement de *Edwardsiella* sp. comme l'indiquait [Selander et al. \(2010\)](#) au sujet de la Mer Noire. De plus, il faudrait s'assurer de l'aspect non invasif de cette anémone et de son impact sur le milieu et sur l'Homme.

## 6.4. Perspectives

En vue de la mise en œuvre de mesures de gestion durables, il serait intéressant d'approfondir les relations trophiques par isotopes stables ou de biomarqueurs sur l'ensemble

de l'écosystème planctonique et benthique en incluant plus d'espèces/taxons de niveaux trophiques supérieurs pour identifier de potentielles relations de prédation entre espèces autochtones et *Mnemiopsis*. Par exemple, il est connu que certains gobies se nourrissent de gélatineux (Pennisi 2010). Dans l'étang de Berre, la densité de gobies est importante et il serait donc intéressant de tester les relations trophiques entre les gobies et *Mnemiopsis leidyi*. La caractérisation du réseau trophique dans son ensemble s'avère donc nécessaire. L'approche de la modélisation du fonctionnement d'écosystèmes (modèle Dynamic Energy Budget (DEB), Eco3M) pourrait permettre de simuler les scénarii possibles en cas de contrôle biologique de *Mnemiopsis leidyi* par *Beroe ovata*.

L'approche par modélisation lagrangienne appliquée à la population de l'étang semble tout à fait adaptable à une étude de la connectivité à grande échelle entre différentes populations comme l'ont fait van der Molen et al. (2014) avec le modèle GETM-ERSEM-BFM ou encore Jaspers et al. (2018) avec CMEMS en Mer du Nord afin de mieux cerner les zones de proliférations de *Mnemiopsis*, de prédire les aires propices à l'installation et au maintien de population (Antajan et al. 2014, van der Moel et al. 2014). Cette espèce a montré la capacité à coloniser ou recoloniser à partir d'une zone source où elle est présente toute l'année des régions situées dans un rayon de 2 000 km (Jaspers et al. 2018). Ce type de modélisation pourrait aussi être appliqué à méso-échelle, au niveau du Golfe du Lion afin de comprendre l'éventuelle connectivité entre les différents étangs où *Mnemiopsis* est présente ou absente. En effet, un certain nombre d'individus sont observés dans le Golfe de Fos lors d'évènements de fort Mistral (Delpy et al. 2012, Delpy 2013). Ainsi, comme effectué par van der Moel et al. (2014), il sera aussi intéressant de coupler la modélisation du transport lagrangien et les modèles écologiques comme le modèle DEB (Dynamic Energy Budget) afin de prédire au mieux la distribution et les éventuelles pullulations de *Mnemiopsis leidyi* en Méditerranée.

La suite des politiques de réhabilitation dans la lagune, caractérisée notamment par la réouverture du tunnel du Rove, pourrait permettre une hausse de la salinité et une limitation du développement de *Mnemiopsis leidyi* dont l'optimum de salinité actuel ne serait plus atteint (limitation de la reproduction notamment).

L'étude de *Mnemiopsis leidyi* en Camargue a débuté tardivement suite au signalement de la présence des cténaïres par la *Réserve Naturelle Nationale de Camargue (RNNC)* en septembre 2016. La présence de *Mnemiopsis* serait *a priori* ponctuelle dans les étangs de Camargue (observation fin 2016, absence en 2017, observation au printemps 2018). En revanche, il serait intéressant de poursuivre le suivi de la population de façon plus fréquente (suivi bimensuel) et selon un gradient entre les ouvertures à la mer, les étangs inférieurs et l'étang du Vaccarès. Il serait aussi intéressant d'identifier les interactions trophiques dans ces milieux.

Enfin, la présence et la vraisemblable installation de l'hydroméduse *Gonionemus vertens* pourrait être une gêne non négligeable pour les activités humaines. Par son fort pouvoir urticant, *Gonionemus vertens* a déjà provoqué une vingtaine de chocs allergiques entre 2016 et 2018. Il est donc nécessaire de suivre l'évolution et l'expansion de la population des hydroméduses en couplant suivi *in situ*, expériences de physiologie au laboratoire et enquêtes sociologiques pour en déterminer les impacts. De plus dans un contexte de réhabilitation où l'expansion d'herbiers à *Zostera marina* est souhaitée (transplantations), il ne serait pas exclu qu'une expansion de *Gonionemus vertens* hors du bassin de Vaine soit observée.

Dans un contexte d'invasion biologique, l'étude interdisciplinaire est un outil complet pour la bonne compréhension des interactions et impacts des espèces exotiques envahissantes sur un socio-écosystème donnée. Ce type d'approche sur l'invasion de *Mnemiopsis leidyi* pourrait être appliquée aux autres lagunes méditerranéennes en vue d'une compréhension globale de la dynamique socio-écologique de *Mnemiopsis leidyi*.

# Références bibliographiques



Photographie de couverture | *Mnemiopsis leidy* en aquarium au MIO © Bruno Belloni.

## Références bibliographiques

### - A -

- Aboussouan A, Gerbal M (1994) Faune ichtyologique de l'étang de Berre : diversité, écologie et exploitation. *Rapport n°9401, EDF / GIS Posidonie*, Marseille: 84 p.
- Adams I, Dyson RW (2004) Fifty major political thinkers. *Psychology Press*, 255 p.
- Addad S, Exposito J-Y, Faye C, Ricard-Blum S, Lethias C (2011) Isolation, characterization and biological evaluation of jellyfish collagen for use in biomedical applications. *Marine drugs*, **9**: 967–983.
- Affandi E (1993) Mobilités des habitants d'un village périurbain marseillais : Le poids de l'Histoire. *Les Annales de la recherche urbaine. Centre de Recherche d'Urbanisme*, 100–108.
- Alekseenko E, Roux B, Sukhinov A, Kotarba R, Fougere D (2013a) Coastal hydrodynamics in a windy lagoon. *Computers & Fluids*, **77**: 24–35.
- Alekseenko E, Roux B, Sukhinov A, Kotarba R, Fougere D (2013b) Nonlinear hydrodynamics in a Mediterranean lagoon. *Nonlinear Processes in Geophysics*, **20**: 189–198.
- Allard P, Bardin O, Barthélémy C, Pailhès S, Picon B (2001) Eaux, poissons et pouvoirs Un siècle de gestion des échanges mer-lagune en Camargue. *Natures Sciences Sociétés*, **9**: 5–18.
- Allix A (1928) L'Aménagement du Rhone. *Géocarrefour*, **4**: 159–161.
- Alongi DM (1998) Coastal Ecosystem Processes. *CRC Press, Boca Raton*.
- Allouche A (2014) Les conflits d'aménagement dans la communication environnementale : argumentation et dissémination de contenus environnementaux. *ESSACHESS Journal for Communication Studies*, **7**: 19–32.
- Anninsky BE, Romanova ZA, Abolmasova I, Gücü C, Kideys AE (1998) The ecological and physiological state of the ctenophora *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz). In *Ecosystem modelling as a management tool for the Black Sea*, édité par Ivanov LI & TO ğuz , (Kluwer Acad. Publ., Amsterdam, Netherlands), 249-261.
- Anninsky BE, Finenko GA, Abolmasova GI, Hubareva ES, Svetlichny LS, Bat L, Kideys AE (2005) Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **85**: 549–561.
- Antajan E, Bastian T, Raud T, Brylinski J-M, Hoffman S, Breton G, Cornille V, Delegrange A, Vincent D (2014) The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 along the English Channel and the North Sea French coasts: another introduction pathway in northern European waters? *Aquatic Invasions*, **9**: 7 p.
- Apkarian A., Verges P. (1991). Patrons-pêcheurs du quartier de Martigues : métiers et artisanat. In : La recherche scientifique face à la pêche artisanale = Research and small-scale fisheries. Durand JR (ed.), Lemoalle J (ed.), Weber J (ed.) Paris : ORSTOM, 283-289. (Colloques et Séminaires). *Symposium International ORSTOM-IFREMER*, Montpellier (FRA), 1989/07/3-7. ISBN 2-7099-1054-3.
- Arai MN, Welch DW, Dunsmuir AL, Jacobs MC, Ladouceur AR (2003) Digestion of pelagic Ctenophora and Cnidaria by fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**: 825–829.
- Arfi R (1989) Annual cycles and budget of nutrients in Berre Lagoon (Mediterranean Sea, France). *International Revue der gesamten Hydrobiologie*, **74**(1): 29-49.
- Arfi R (1991) Etang de Berre 1990. Suivi exceptionnel du milieu. Qualité des eaux : hydrologie, matériel particulaire et plancton. *Rapport Convention Agence de l'eau Rhône Méditerranée. Corse/ADER PACA/ GIS Posidonie / Centre d'Océanologie de Marseille*, 156 p.
- Arfi R (2018) Effet des forçages physiques sur la structure des communautés zooplanctoniques côtières : étude du cas atypique d'un écosystème méditerranéen fortement tidal (COZOMED). Action 1, bilan des connaissances en Méditerranée. In : *Golfe de Fos et Etang de Berre (France) : zones peu tidales, dessalées et très anthropisées. Partie 3, l'Etang de Berre*, 34 p.
- Aronson J, Claeys F, Picon B, Bernard G, Bocognano J-M (2013) La notion de capital naturel appliquée à l'étang de Berre : états de référence et trajectoires. In : *Actes des Rencontre Lagun'R, GIPREB. Berre l'Etang*, 376–386.
- Arrontes J (1990) Diet, food preference and digestive efficiency in intertidal isopods inhabiting macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **139**: 231–249.
- Arsene G-G (2007) La relation homme-nature : L'émergence de l'éthique de l'environnement. *Bioethics agrocampus Ouest*, 37 p.
- Arslan YE, Arslan TS, Derkus B, Emregul E, Emregul KC (2017) Fabrication of human hair keratin/jellyfish collagen/eggshell-derived hydroxyapatite osteoinductive biocomposite scaffolds for bone tissue engineering: From waste to regenerative medicine products. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, **154**:

160–170.

- Astruch P, Montagne G, Massinelli L (2017) Système de surveillance des principales espèces de macrophytes benthiques dans les étangs de Berre et Vaine et évaluation de l'abondance de la moule de Méditerranée *Mytilus galloprovincialis* - Suivi 2017. *Contrat GIS Posidonie/GIPREB, Marseille*, 49 p.
- Atlan A, Darrot C (2012) Les invasions biologiques entre écologie et sciences sociales : Quelles spécificités pour l'outre-mer français? *Revue d'écologie Supplément*, **11**: 101–111.
- Aufray R, Perennou C (2007) Evolution de la Camargue : Pollution & santé. *Observatoire Camargue*, 27 p.

### - B -

- Bai Y, Zhang L, Liu S, Ru X, Xing L, Cao X, Zhang T, Yang H (2015) The effect of salinity on the growth, energy budget and physiological performance of green, white and purple color morphs of sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture*, **437**: 297–303.
- Baker LD, Reeve MR (1974) Laboratory culture of the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi* with notes on feeding and fecundity. *Marine Biology*, **26**: 57–62.
- Bakker C (1980) On the distribution of *Gonionemus vertens* A. Agassiz (Hydrozoa, Limnomedusae), a new species in the eelgrass beds of Lake Grevelingen (SW Netherlands). *Aquatic Ecology*, **14**: 186–195.
- Bakun A, Weeks SJ (2004) Greenhouse gas buildup, sardines, submarine eruptions and the possibility of abrupt degradation of intense marine upwelling ecosystems. *Ecology Letters*, **7**: 1015–1023.
- Bakun A, Weeks SJ (2006) Adverse feedback sequences in exploited marine systems: are deliberate interruptive actions warranted? *Fish and Fisheries*, **7**: 316–333.
- Bardin O (1995) Facteurs régulant les échanges piscicoles entre les étangs centraux de Camargue et la mer. Rapport de DEA, Aix-Marseille III, 31 p.
- Barnes RSK (1980) Coastal Lagoons. *Cambridge University Press, Cambridge*. Schmidt UV, Spagnolo M. *Coastal lagoon management in Greece: social, economic and legal aspects. Mediterranean Regional Aquaculture Project. FAO, Rome*.
- Barthélémy C (1999) La pêche professionnelle dans les étangs inférieurs de basse Camargue : l'appropriation communale d'une frange du littoral méditerranéen (Note). *Méditerranée*, **93**: 41–44.
- Barz K, Hirche HJ (2005) Seasonal development of scyphomedusae and the predatory impact of *Aurelia aurita* on the zooplankton community in the Bornholm Basin (central Baltic Sea). *Marine Biology*, **147**: 465–476.
- Baudrier J, Beauvais S, Belin C, Colas S, Daniel A, Gailhard-Rocher I, Miossec L, Paillet J (2015) Impact global des apports en nutriments et en matière organique: eutrophisation du milieu marin. État biologique du milieu marin et littoral. *Les fiches techniques de l'Observatoire National de la Mer et du Littoral*, 7 p.
- Baumann S, Schernewski G (2012) Occurrence and public perception of jellyfish along the German Baltic coastline. *Journal of Coastal Conservation*, **16**: 555–566.
- Bax N, Williamson A, Aguero M, Gonzalez E, Geeves W (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine Policy*, **27**: 313–323.
- Beaud S (1996) L'usage de l'entretien en sciences sociales. Plaidoyer pour l'« entretien ethnographique ». *Politix Revue des sciences sociales du politique*, **9**: 226–257.
- Bernard G, Boudouresque CF, Picon P (2007) Long term changes in *Zostera* meadows in the Berre lagoon (Provence, Mediterranean Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **73**: 617–629.
- Beukers-Stewart BD, Jones GP (2004) The influence of prey abundance on the feeding ecology of two piscivorous species of coral reef fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **299**: 155–184.
- Biancalana F, Dutto MS, Berasategui AA (2014) Mesozooplankton assemblages and their relationship with environmental variables : a study case in disturbed bay (Beagle Channel, Argentina). *Environmental monitoring and assessment*, **186**: 8629–8647.
- Bianchi F, Acri F, Aubry FB, Berton A, Boldrin A, Camatti E, Cassin D, Comaschi A (2003) Can plankton communities be considered as bio-indicators of water quality in the Lagoon of Venice? *Marine Pollution Bulletin*, **46**: 964–971.
- Bishop JW (1972) Ctenophores of the Chesapeake Bay. *Chesapeake Science*, **13**(1): S98-S100.
- Bilio, M (2004) The invasion of Caspian Sea by *Mnemiopsis leidyi* Research and management needs. *BISRAG. Baku, 6-7 September 2004, Appendix 15*.
- Bilio M, Niermann U (2004) Is the comb jelly really to blame for it all? *Mnemiopsis leidyi* and the ecological concerns about the Caspian Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **269**: 173–183.
- Binimelis Adell R, Born W, Monterroso I, Rodríguez-Labajos B (2006) Socio-economic impacts and assessment biological invasions. *Ecological studies*, **193**: 331-347.

- Blanc F, Coste B, Minas HJ, Szekiolda KH (1967) Distribution et corrélations des principaux facteurs hydrobiologiques dans un milieu de forte production organique (Etang de Berre). *Marine Biology*, **1**: 43–55.
- Boero F, Putti M, Trainito E, Prontera E, Piraino S, Shiganova TA (2009) First records of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) from the Ligurian Thyrrenian and Ionian Seas (Western Mediterranean) and first record of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria) from the Western Mediterranean. *Aquatic Invasions*, **4**: 675–680.
- Bolte S, Fuentes V, Haslob H, Huwer B, Thibault-Botha D, Angel D, Galil B, Javidpour J, Moss AG, Reusch TB (2013) Population genetics of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Europe reveal source–sink dynamics and secondary dispersal to the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **485**: 25–36.
- Bordehore C, Nogué S, Gili J-M, Acevedo MJ, Fuentes VL (2014) *Carybdea marsupialis* (Cubozoa) in the Mediterranean Sea: The first case of a sting causing cutaneous and systemic manifestations. *Journal of travel medicine*, **22**: 61–63.
- Borruey R (2006) Les villes nouvelles françaises ou l’intercommunalité forcée le cas des rives de l’étang de Berre. *Rives méditerranéennes*, **25**: 65–78.
- Bosch-Belmar M, Azzurro E, Pulis K, Milisenda G, Fuentes V, Kéfi-Daly Yahia O, Micallef A, Deidun A, Piraino S (2017) Jellyfish blooms perception in Mediterranean finfish aquaculture. *Marine Policy*, **76**: 1–7.
- Boudouresque CF, Meinesz A, Ribera MA, Ballesteros E (1995) Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean : possible consequences of a major ecological event. *Scientia Marine*, **59**: 21-29.
- Boudouresque CF (1999) Introduced species in the Mediterranean : routes, kinetics and consequences. *Proceedings of the workshop on invasive Caulerpa species in the Mediterranean. MAP Technical Reports Ser., UNEP publ., Athens*, 51-72.
- Boudouresque CF (2012) Les invasions et transferts biologiques avec une attention spéciale au milieu marin, *GIS Posidonie publications, Marseille*, 248 p.
- Boudouresque CF, Verlaque M (2010) Is global warming involved in the success of seaweed introductions in the Mediterranean Sea? In: *Seaweeds and their role in globally changing environments. Springer*, 31–50.
- Boudouresque CF, Verlaque M (2012) An overview of species introduction and invasion processes in marine and coastal lagoon habitats. *Cahiers de Biologie Marine*, **53**(3): 309-317.
- Boudouresque CF, Ruitton S, Verlaque M (2005) Large-scale disturbances, regime shift and recovery in littoral systems subject to biological invasions. In: *Large-scale disturbances (regime shifts) and recovery in aquatic ecosystems : challenges for management towards sustainability, Velikova V, Chipev N (édit.), Unesco publications, Paris: 85-101.*
- Bouillon J, Gravili C, Pagès F, Gili JM, Boero F (1993) An Introduction to Hydrozoa. *Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, 591 p.
- Breitburg D, Burrell R (2014) Predator-mediated landscape structure: seasonal patterns of spatial expansion and prey control by *Chrysaora quinquecirrha* and *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Ecology Progress Series*, **510**: 183–200.
- Bright C (1998) Life out of bonds. Bioinvasion in a borderless world. *W.W. Norton & Company publications*, 1-288.
- Brodeur RD, Sugisaki H, Hunt Jr GL (2002) Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea : implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, **233**: 89–103.
- Brodeur RD, Link JS, Smith BE, Ford MD, Kobayashi DR, Jones TT (2016) Ecological and economic consequences of ignoring jellyfish: a plea for increased monitoring of ecosystems. *Fisheries*, **41**:630–637.
- Brotz L, Cheung WWL, Kleisner K, Pakhomov E, Pauly D (2012) Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia*, **690**: 3–20.
- Brotz L, Pauly D (2012) Jellyfish populations in the Mediterranean Sea. *Acta Adriatica*, **53**(2): 213-231.
- Brotz L, Pauly D (2016) Studying jellyfish fisheries: toward accurate national catch reports and appropriate methods for stock assessments. In: *Jellyfish: ecology, distribution patterns and human interactions. Nova Publishers*, 313-329.
- Brown JH, Sax DF (2005) Biological invasions and scientific objectivity : reply to Cassey et al. (2005). *Austral Ecology*, **30**: 481–483.
- Brucet S, Boix D, Gascón S, Sala J, Quintana XD, Badosa A, Søndergaard M, Lauridsen TL, Jeppesen E (2009) Species richness of crustacean zooplankton and trophic structure of brackish lagoons in contrasting climate zones : north temperate Denmark and Mediterranean Catalonia (Spain). *Ecography*, **32**: 692–702.
- Brusca RC, Brusca GJ (2003) Invertebrates. *Systematic biology*, **53**(4), 664-666.
- Brylinski JM (1981) Report on the presence of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in the harbour of Dunkirk (France) and its geographical distribution in Europe. *Journal of Plankton Research*, **3**: 255–260.

- Bühler A, Cavaillé F, Gambino M (2006) Young researchers and interdisciplinarity in social sciences. Reconsidering practices. *Natures Sciences Sociétés*, **14**: 392–398.
- Bumman D, Puls G (1997) Biology of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* has a flow-through system for digestion with three consecutive phases of extracellular digestion. *Physiological Zoology*, **70**: 1–6.
- Butler EI, Corner EDS, Marshall SM (1970) On the nutrition and metabolism of zooplankton VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde sea-area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **50**: 525–560.
- Byström P, Andersson J, Kiessling A, Eriksson L-O (2006) Size and temperature dependent foraging capacities and metabolism: consequences for winter starvation mortality in fish. *Oikos*, **115**:43–52.

## - C -

- Callon M, RIP A (1992), « Humains, non-humains : morale d'une coexistence ». In : *La terre outragée, les experts sont formels, Kalaora B et Theys J (eds.), Autrement, Paris*, 140-156.
- Capra F, Damaschin N (2004) Momentul adevărului: știință, societate și noua cultură: o viziune fascinantă asupra unei noi realități înconjurate: o reconciliere a științei cu spiritul uman, pentru un viitor durabil. *Editura Tehnică*.
- Carlier A, Riera P, Amouroux JM, Bodiou JY, Escoubeyrou K, Desmalades M, Caparros J, Grémare A (2007) A seasonal survey of the food web in the Lapalme Lagoon (northwestern Mediterranean) assessed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **73**: 299–315.
- Carlier A, Riera P, Amouroux J-M, Bodiou J-Y, Desmalades M, Grémare A (2009) Spatial heterogeneity in the food web of a heavily modified Mediterranean coastal lagoon: stable isotope evidence. *Aquatic Biology*, **5**: 167–179.
- Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological roulette - the global transport of non-indigenous marine organisms. *Science*, **261**: 78–82.
- Caumette P, Baleux P (1980) Etude des eaux rouges dues à la prolifération des bactéries photosynthétiques sulfoxydantes dans l'étang du Prévost, lagune saumâtre méditerranéenne. *Marine Biology*, **56**: 183–194.
- Cervetto G (1995) Comparison of the spatio-temporal distribution and the ecophysiology of two species of calanoid congeneric copepods (*Acartia tonsa* and *Acartia clausi*) in coastal and lagoon areas (Fos gulf, Berre Lagoon). *Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille II, Marseille*, 245 p.
- Cervetto G, Gaudy R, Pagano M (1999) Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **239**: 33–45.
- Çevik C, Derici OB, Çevik F (2011) First record of *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 (Scyphozoa: Rhizostomeae: Mastigiidae) from Turkey. *Aquatic Invasions*, **6**: S27-S28.
- Charaudeau P (2010) Pour une interdisciplinarité « focalisée » dans les sciences humaines et sociales. *Questions de communication*, **17**: 195–222.
- Charpentier A, Claeys-Mekdade C. (2006) Invasion de plantes ornementales : modalités d'introduction et mécanismes biologiques déclenchant l'invasion de *Baccharis halimifolia* et *Cortaderia selloana*. *Programme INVABIO*, 151-156.
- Charvolin F (2003) L'invention de l'environnement en France : chroniques anthropologiques d'une institutionnalisation. *Anthropologie des sciences et des techniques, La découverte (édit.)*, 132 p.
- Cheinet J-C (1994) Étang-de-Berre : complexité du problème écologique et enjeux humains. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, **21**: 39–42.
- Cheng X, Shao Z, Li C, Yu L, Raja MA, Liu C (2017) Isolation, characterization and evaluation of collagen from jellyfish *Rhopilema esculentum* Kishinouye for use in hemostatic applications. *PLoS one*, **12**: e0169731.
- Chera S, Buzgariu W, Ghila L, Galliot B (2009) Autophagy in Hydra: a response to starvation and stress in early animal evolution. *Biochimica et Biophysica Acta-Molecular Cell Research*, **1793**: 1432–1443.
- Chessa LA, Paesanti F, Pais A, Scardi M, Serra S, Vitale L (2005) Perspectives for development of low impact aquaculture in a Western Mediterranean lagoon: the case of the carpet clam *Tapes decussatus*. *Aquaculture International*, **13**: 147–155.
- Choné A, Hajek I, Hamman P (2016) Guide des Humanités environnementales. *Presses universitaires du Septentrion*, 623 p.
- Claeys-Mekdade C (2002a) Les controverses relatives à la démoustication de la Camargue : rapports à l'animal et au territoire. *Espaces et sociétés*, **3**: 147-166.
- Claeys-Mekdade C (2003b), Le lien politique à l'épreuve de l'environnement. *Expériences camarguaises, Peter Lang, P.I.E., Bruxelles*, 240p.

- Claeys-Mekdade C (2003) Sociologie, économie et environnement (Québec, 13/17 mai 2002) Compte rendu de colloque. *Natures Sciences Sociétés*, **11**: 208–209.
- Claeys-Mekdade C (2006) La participation environnementale à la française : le citoyen, l'État... et le sociologue. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, **7**(3) ; consulté le 5 mai 2017.
- Claeys C, Nicolas L (2009) Le moustique fauteur de troubles. *Ethnologie française*, **39**: 109–116.
- Claeys C (2010) Les “bonnes” et les “mauvaises” proliférantes. Controverses camarguaises. *Etudes rurales*, **1**: 101–118.
- Claeys C, Sirost O (2010) Proliférantes natures. Introduction. *Études rurales*, 9–22.
- Claeys C, Jacqué M (2012) Environmental democracy facing uncertainty, *Peter Lang, Bruxelles*, 185 p.
- Claeys C, Thiann-Bo Morel M (2015) L'apport de la sociologie à l'analyse des invasions biologiques : retour d'expériences et pistes de recherche pour dépasser déceptions méthodologiques et irritations épistémologiques. *Revue d'Ecologie (Terre et vie)*, **70**: 175–190.
- Claeys C (2017) Fluctuantes natures, hésitantes cultures. *HDR de Sociologie, Université de Rouen*. Tuteur: Olivier Sirost. A paraître aux éditions Peter Lang (2019).
- Claeys C (2019) Que sont devenues leurs disputes? Une actualité des versatiles socio-naturelles. *Actes du colloque de Cerisy, « Brassages planétaires »*. A paraître.
- Clark JR (1998) Coastal Seas. The Conservation Challenge. *Blackwell Science, Oxford*.
- Clarke A, Holmes LJ, Gore DJ (1992) Proximate and elemental composition of gelatinous zooplankton from the Southern Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **155**: 55–68.
- Colin SP, Costello JH, Hansson LJ, Titelman J, Dabiri JO (2010) Stealth predation and the predatory success of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**: 17223–17227.
- Colin SP, MacPherson R, Gemmell B, Costello JH, Sutherland K, Jaspers C (2015) Elevating the predatory effect: Sensory-scanning foraging strategy by the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Limnology and Oceanography*, **60**: 100–109.
- Combessie J-C (2007) IV. Sondages, échantillons. *Repères, 5ème édition*: 45–54.
- Condon RH, Norman MD (1999) Commensal associations between the hyperiid amphipod, *Themisto australis*, and the scyphozoan jellyfish, *Cyanea capillata*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, **32**(4): 261-267.
- Condon RH, Decker MB, Purcell JE (2001) Effects of low dissolved oxygen on survival and asexual reproduction of scyphozoan polyps (*Chrysaora quinquecirrha*). In: *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance*. Springer, 89–95.
- Condon RH, Steinberg DK (2008) Development, biological regulation, and fate of ctenophore blooms in the York River estuary, Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **369**: 153–168.
- Condon RH, Steinberg DK, Bronk DA (2009) Production of dissolved organic matter and inorganic nutrients by gelatinous zooplankton in the York River estuary, Chesapeake Bay. *Journal of Plankton Research*, **32**: 153–170.
- Condon RH, Steinberg DK, Del Giorgio PA, Bouvier TC, Bronk DA, Graham WM, Ducklow HW (2011) Jellyfish blooms result in a major microbial respiratory sink of carbon in marine systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**(25): 10225-10230.
- Condon RH, Graham WM, Duarte CM, Pitt KA, Lucas CH, Haddock SH, Sutherland KR, Robinson KL, Dawson MN, Decker MB (2012) Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans. *BioScience*, **62**: 160–169.
- Conley DJ, Carstensen J, Vaquer-Sunyer R, Duarte CM (2009) Ecosystem thresholds with hypoxia. In : *Andersen JH, Conley DJ (eds) Eutrophication in coastal ecosystems*. Springer, 21–29.
- Conover RJ, Corner EDS (1968) Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **48**: 49–75.
- Cooper N. et Carling B. (1999). The social context and ethical implications of ecology. In : Farina A (dir.), *Perspectives in ecology* : 411-418.
- Corner EDS, Cowey CB, Marshall SM (1965) On the nutrition and metabolism of zooplankton III. Nitrogen excretion by *Calanus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **45**: 429–442.
- Costello JH, Colin SP (1994) Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, **121**: 327–334.
- Costello JH (1998) Planktonic feeding and evolutionary significance of the lobate body plan within the Ctenophora. *Biological Bulletin*, **195**: 247–248.
- Costello JH, Coverdale R (1998) Planktonic feeding and evolutionary significance of the lobate body plan within the Ctenophora. *The Biological Bulletin*, **195**: 247–248.

- Costello JH, Loftus R, Waggett R (1999) Influence of prey detection on capture success for the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* feeding upon adult *Acartia tonsa* and *Oithona colcarva* copepods. *Marine Ecology Progress Series*, **191**: 207–216.
- Costello JH, Sullivan BK, Gifford DJ, Van Keuren D, Sullivan LJ (2006) Seasonal refugia, shoreward thermal amplification, and metapopulation dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnology and Oceanography*, **51**: 1819–1831.
- Costello JH, Hanson LJ, Titelman J, Dabiri JO (2010) Stealth predation and the predatory success of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *PNAS*, **107**(40): 17223–17227.
- Costello JH, Bayha KM, Mianzan HW, Shiganova TA, Purcell JE (2012) Transitions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora : Lobata) from a native to an exotic species : a review. *Hydrobiologia*, **690**: 21–46.
- Courchamp F, Chapuis JL, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands : impact, control and control impact. *Biological Reviews*, **78**: 347–383.
- Cowan Jr JH, Houde ED (1992) Size-dependent predation on marine fish larvae by Ctenophores, Scyphomedusae, and Planktivorous fish. *Fisheries Oceanography*, **1**: 113–126.
- Cyr H, Pace ML (1993) Allometric theory: extrapolations from individuals to communities. *Ecology*, **74**: 1234–1245.

### - D -

- Dalla Bernardina S (2010) Les invasions biologiques sous le regard des sciences de l'homme, In : *Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés*. Editions Quæ, 65-108.
- Daly Yahi MN, Batistic M, Lucic D, Fernández de Puelle M, Licandro P, Malej A, Molinero JC, Siokou-Frangou I, Zervoudaki S, Prieto L, Goy J, Yahia-Kéfi O (2010) Are outbreaks of *Pelagia noctiluca* (Forskäl, 1771) more frequent in the Mediterranean basin? *ICES Cooperative Research Reports*, **300**: 8–14.
- Daskalov GM (2002) Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **225**: 53–63.
- Daskalov GM, Grishin AN, Rodionov S, Mihneva V (2007) Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**: 10518–10523.
- Daumalin X, Girard N., Raveux O. (dir), 2003, Du savon à la puce : l'industrie marseillaise du XVIIe siècle à nos jours, *Marseille, J. Lafitte*, 379 p.
- Daumalin X (2013) L'étang de Berre : un territoire dédié à l'industrie chimique. In : *Actes des Rencontre Lagun'R, GIPREB. Berre l'Etang*, 20-38.
- Davey GC, McDonald AS, Hirisave U, Prabhu GG, Iwawaki S, Im Jim C, Merckelbach H, de Jong PJ, Leung PW, Reimann BC (1998) A cross-cultural study of animal fears. *Behaviour research and therapy*, **36**: 735–750.
- David V, Sautour B, Chardy P, Leconte M (2005) Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: the Gironde estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **64**: 171–184.
- David C, Vaz S, Loots C, Antajan E, van der Molen J, Travers-Trolet M (2015) Understanding winter distribution and transport pathways of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea : coupling habitat and dispersal modelling approaches. *Biological invasions*, **17**: 2605–2619.
- Dawson MN, Hamner WM (2005) Rapid evolutionary radiation of marine zooplankton in peripheral environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102**: 9235–9240.
- Davoult G, Chevalier E (2010) Pourtour de l'étang de Berre : l'industrie reste moteur, le tertiaire rattrape son retard. *Rapport d'étude n°28, INSEE PACA*, 57 p.
- De Clippele L (2012) Assessing the trophic position of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Southern North Sea. *Thèse de doctorat, Ghent University*, 95 p.
- De Donno A, Idolo A, Bagordo F, Grassi T, Leomanni A, Serio F, Guido M, Canitano M, Zampardi S, Boero F, others (2014) Impact of stinging jellyfish proliferations along south Italian coasts : human health hazards, treatment and social costs. *International journal of environmental research and public health*, **11**: 2488–2503.
- De Ridder M, Verheye H (1981) Bijdrage tot de kennis van de raderdierfauna van brakke wateren in de Belgische kuststreek [Contribution to the knowledge of the Rotifer fauna of the brackish water of the Belgian coastal area]. *Natuurwet Tijdschr*, **62**: 129–138.
- De Villèle X, Verlaque M (1995) Changes and degradation in a *Posidonia oceanica* bed invaded by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia* in the north western Mediterranean. *Botanica Marina*, **38**: 79–88.
- Deason EE (1982) *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophore) in Narragansett Bay, 1975-79: Abundance, size composition and estimation of Grazing. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **15**: 121–134.

- Decker MB, Breitbart DL, Purcell JE (2004) Effects of low dissolved oxygen on zooplankton predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Ecology Progress Series*, **280**: 163–172.
- Deidun A, Sciberras J, Sciberras A, Gauci A, Balistreri P, Salvatore A, Piraino S (2017) The first record of the white-spotted Australian jellyfish *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884 from Maltese waters (western Mediterranean) and from the Ionian coast of Italy. *BioInvasions Records*, **6**(2): 119–124.
- Del Vecchio G (1961) L'homme et la nature. *Revue Philosophique de Louvain*, **59**: 683–692.
- Deldrève V (2015) Pour une sociologie des inégalités environnementales. *Habilitation à diriger Diriger des Recherches (HDR), Université de Bordeaux*, 89 p.
- Descola P. (2005) Par-delà nature et culture. *Paris, Gallimard, collection « Bibliothèque des sciences humaines », 640 p.*
- Delpy F (2013) Écologie du ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) dans l'étang de Berre : Étude des facteurs contrôlant sa population et de son impact potentiel sur l'écosystème planctonique. *Thèse de doctorat, Aix-Marseille Université*, 279 p.
- Delpy F, Pagano M, Blanchot J, Carlotti F, Thibault-Botha D (2012) Man-induced hydrological changes, metazooplankton communities and invasive species in the Berre Lagoon (Mediterranean Sea, France). *Marine Pollution Bulletin*, **64**: 1921–1932.
- Delpy F, Albouy-Boyer S, Pagano M, Thibault D, Blanchot J, Guilhaumon F, Molinero JC, Bonnet D (2016) Identifying the drivers of abundance and size of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Northwestern Mediterranean lagoons. *Marine Environmental Research*, **119**: 114–125.
- Dervieux A (2005) La difficile gestion globale de l'eau en Camargue (France) : le Contrat de delta. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, **6**(3): /vertigo/2411.
- Dervieux A, Jolly G, Allouche A (2006) Gestion de l'eau et projet de territoire : vers une gestion intégrée du delta du Rhône. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, DOI: 10.4000/vertigo.1908.
- DGE (2017) Mémento du tourisme. *Direction Générale des Entreprises*, 148 p.
- Di Santo V, Lobel PS (2016) Size affects digestive responses to increasing temperature in fishes: physiological implications of being small under climate change. *Marine ecology*, **37**: 813–820.
- Diaz JA, Knox JW, Weatherhead EK (2007) Competing demands for irrigation water: golf and agriculture in Spain. *Irrigation and Drainage*, **56**(5): 541–549.
- Diaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, **321**: 926–929.
- Dobler JP (2002) Analysis of shipping patterns in the Mediterranean and Black seas. In : *CIESM Workshop Monographs*. 19–28.
- Dong Z, Liu D, Keesing JK (2010) Jellyfish blooms in China : dominant species, causes and consequences. *Marine Pollution Bulletin*, **60**: 954–963.
- Dong J, Sun M, Purcell JE, Chai Y, Zhao Y, Wang A (2015) Effect of salinity and light intensity on somatic growth and podocyst production in polyps of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Hydrobiologia*, **754**: 75–83.
- Doyle TK, Hays GC, Harrod C, Houghton JD (2014) Ecological and societal benefits of jellyfish. In: *Jellyfish blooms*. Springer, KA Pitt & CH Lucas (eds.), 105–127
- Dresner S., 2002. Principles of sustainability. *Earthscan Publications*, 200 p.
- Dror LA, Edelist D, Freeman S (2016) Local perspectives on regional challenges : jellyfish proliferation and fish stock management along the Israeli Mediterranean coast. *Regional environment change*, **16**: 315–323.

- E -

- Edwards C (1977) A study in erratic distribution : the occurrence of the medusa *Gonionemus* in relation to the distribution of oysters. *Advances in Marine Biology*, **14**: 251–284.
- Endresen Ø, Sorgard E, Behrens HL, Andersen AB (2003) How much ballast? *Ballast Water News*, **14**: 6-7.
- Endresen Ø, Behrens HL, Brynstad S, Andersen AB, Skjong R (2004) Challenges in global ballast water management. *Marine Pollution Bulletin*, **48**: 615–623.
- Eno NC (1996) Non-native marine species in British waters : effects and control. *Aquatic Conservation : marine freshwater Ecosystem*, **6**: 215–228.
- Eno NC, Sanderson WG, Conservation JN (1997) Non-native marine species in British waters: a review and directory. *Joint Nature Conservation Committee*, 152 p.
- Etilé RN, Kouassi AM, N'guessan Aka M, Pagano M, N'douba V, Kouassi NJ (2009) Spatio-temporal variations of the zooplankton abundance and composition in a West African tropical coastal lagoon (Grand-Lahou, Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, **624**: 171–189.

## - F -

- FAO (1979) Development of Coastal Aquaculture in the Mediterranean Region. Report of a Mission to Formulate a Cooperative Programme of Activities, October 1978–February 1979. <http://www.fao.org/docrep/006/N7865E/N7865E00.htm#TOC>. (consulté en janvier 2019).
- FAO (2010) Global Number of Fishers. Fishery Statistical Collections. FIGIS Data Collection. FAO Fisheries and Aquaculture Department, Rome. <http://www.fao.org/figis/servlet/SQServlet?ds=Aquaculture&k1=SPECIES&k1v=1&k1s=2384&outtype=html> (mis en ligne le 03/03/2010, consulté en janvier 2019).
- Fauchald K, Jumars PA (1979) The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanographic Marine Biology an Annual Review*, **17**: 193–284.
- Fautin DG, Fitt WK (1991) A jellyfish-eating sea anemone (Cnidaria, Actiniaria) from Palau : *Entacmaea medusivora* sp. nov. *Hydrobiologia*, **216**: 453–461.
- Febvre L (1929) Mr Léon Brun, Mémoire sur l'extension de Marseille. *Annales*, **1**: 605–605.
- Felder DL, Camp DK (2009) Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota. *Biodiversity, Texas A&M Press, College Station*, 1 393 p.
- Fenner PJ, Williamson JA, Burnett JW (1996) Clinical aspects of envenomation by marine animals. *Toxicon*, **34**: 41–101.
- Finenko ZZ (2001) Primary production of the Black Sea: ecological and physiological characteristics of phytoplankton. *Ékol Morya*, **57**: 60–67.
- Finenko GA, Romanova ZA, Abolmasova GI, Anninsky BE, Gubareva ES, Bat L, Kideys A (2005) Effect of food conditions on ingestion rate and digestion time in lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of Marine Ecology*, **4**: 75–83.
- Finenko GA, Kideys AE, Anninsky NE, Shiganova TA, Roohi A, Tabari MR, Rostami H, Bagheri S (2006) Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea : feeding, respiration, reproduction and predatory impact on the zooplankton community. *Marine Ecology Progress Series*, **314**: 171–185.
- Finenko GA, Abolmasova GI, Datsyk NA, Romanova ZA, Anninskii BE (2014) Effect of food composition and temperature on *in situ* feeding rates of ctenophore invader *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz. *Russian journal of Biological Invasions*, **5**: 49–55.
- Finenko GA, Anninsky BE, Datsyk NA (2018) *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora : Lobata) in the Inshore Areas of the Black Sea : 25 Years after Its Outbreak. *Russian Journal of Biological Invasions*, **9**: 86–93.
- Fitzgeorge-Balfour T, Hirst AG, Lucas CH, Craggs J (2013) Influence of copepod size and behaviour on vulnerability to predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Journal of Plankton Research*, **0**: 1–14.
- Fleming NE, Harrod C, Griffin DC, Newton J, Houghton JD (2014) Scyphozoan jellyfish provide short-term reproductive habitat for hyperiid amphipods in a temperate near-shore environment. *Marine Ecology Progress Series*, **510**: 229–240.
- Fofonoff PW, Ruiz GM, Steves B, Carlton JT (2003) California Non-native Estuarine and Marine Organisms (Cal-NEMO) System. <http://invasions.si.edu/nemesis/> (consulté le 04 Juillet 2017).
- Folke C (2007) Social–ecological systems and adaptive governance of the commons. *Ecological research*, **22**: 14–15.
- Fossette S, Gleiss AC, Chalumeau J, Bastian T, Armstrong CD, Vandenabeele S, Karpytchev M, Hays GC (2015) Current-oriented swimming by jellyfish and its role in bloom maintenance. *Current Biology*, **25**: 342–347.
- Frandsen KT, Riisgård HU (1997) Size dependent respiration and growth of jellyfish, *Aurelia aurita*. *Sarsia*, **82**: 307–312.
- Frémont A (2008) Les relations maritimes de l'Europe en Méditerranée: ouverture sur le grand large et oubli des voisins. *Strates Matériaux pour la recherche en sciences sociales*, 189–208.
- Fry B (2013) Alternative approaches for solving underdetermined isotope mixing problems. *Marine Ecology Progress Series*, **472**: 1–13.
- Fu Z, Shibata M, Makabe R, Ikeda H, Uye S (2014) Body size reduction under starvation, and the point of no return, in ephyrae of the moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Marine Ecology Progress Series*, **510**: 255–263.
- Fuentes VL, Angel DL, Bayha KM, Atienza D, Edelist D, Bordehore C, Gili JM, Purcell JE (2010) Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, span the Mediterranean Sea in 2009. *Hydrobiologia*, **645**: 23–37.

## - G -

- Galil BS (2007) Loss or gain ? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, **55**: 314–322.
- Galil BS, Spanier E, Ferguson WW (1990) The Scyphomedusae of the Mediterranean coast of Israel, including two Lessepsian migrants new to the Mediterranean. *Zoologische Mededelingen*, **64**: 95–105.
- Galil BS, Hülsmann N (2002) The biological efficacy of open ocean exchange—implications for ballast water management. In: *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Springer, 508–510.
- Galil BS, Kress N, Shiganova TA, others (2009) First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora ; Lobata ; Mnemiidae) off the Mediterranean coast of Israel. *Aquatic Invasions*, **4**: 356–362.
- Galil BS (2012) Truth and consequences: bioinvasion of the Mediterranean Sea. *Integrative zoology*, **7**: 299–311.
- Gambill M, Møller LF, Peck MA (2015) Effects of temperature on the feeding and growth of the larvae of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of Plankton Research*, **37**: 1001–1005.
- Gangnery A, Bacher C, Buestel D (2001) Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau lagoon (Méditerranée, France) with a population dynamics model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**: 1012–1020.
- Gaudy R (1992) Population biology of the copepod *Acartia tonsa* Dana in a semi enclosed environment : the Berre Lagoon. *Annales de l'Institut Océanographique*, **68**: 159–168.
- Gaudy R, Pagano M (1987) Copepod nutrition in a Mediterranean lagoon in terms of particle concentration and temperature. 2. Coll. Franco-Sovietique, Yalta (USSR), 27 Oct to 2 Nov 1984. In : *Second Soviet French Symposium on Production and Trophic Relationships within Marine Ecosystems*. 137–151.
- Gaudy R, Viñas MD (1985) Première signalisation en Méditerranée du Copépode pélagique *Acartia tonsa*. *Rapp Commission Internationale Mer Méditerranée*, **29**: 227–229.
- Gaudy R, Verriopoulos G, Cervetto G (1995) Space and time distribution of zooplankton in a Mediterranean lagoon (étang de Berre). In : *Space Partition within Aquatic Ecosystems*, Springer, 219–236.
- Gaynor J, Bologna P, Restaino D, Barry C (2016) First occurrence of the invasive hydrozoan *Gonionemus vertens* A. Agassiz, 1862 (Cnidaria : Hydrozoa) in New Jersey, USA. *BioInvasions Records*, **5**: 233–237.
- Génot J (2004) Biodiversité, naturalité et naturadiversité. *Espaces naturels*, (7): 10-10.
- Gerini C (2005) L'interdisciplinarité entre sciences dures et sciences humaines comme retour salvateur vers un état ontologique aboli par la spécialisation. In: *A la croisée des sciences : pratiquer et comprendre l'interdisciplinarité*, Aix en Provence, MMSH, 16-17.
- Germain L (1917) L'étang de Berre d'après Mr A. Chevallier. *Annales de Géographie*, **26**: 329–343.
- Gershwin L, Lewis M, Gowlett-Holmes K, Kloser R (2014) The Ctenophores. In: *Pelagic Invertebrates of South-Eastern Australia: A field reference guide. Version 1.1. CSIRO Marine and Atmospheric Research: Hobart*.
- Gershwin LA (2015) Méduses & autres organismes gélatineux. *Eugen Ulmer Eds*, 244 p.
- Ghabooli S, Shiganova TA, Briski E, Piraino S, Fuentes V, Thibault-Botha D, Angel DL, Cristescu ME, Maclsaac HJ (2013) Invasion pathway of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Mediterranean Sea. *PloS one*, **8**: e81067.
- Ghermandi A, Galil B, Gowdy J, Nunes PALD (2015) Jellyfish outbreak impacts on recreation in the Mediterranean Sea : welfare estimates from a socioeconomic pilot survey in Israel. *Ecosystem Services*, **11**: 1-8.
- Gibb R, Bunce M, Mee LD, Rodwell LD, Rewhorn S (2017) Sources, fate and effects of microplastics in the marine environment: a global assessment. *Global Change Biology*, **9**: 10.
- Gibbons MJ, Buecher E, Thibault-Botha D (2003) Observations on the ecology of *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora) in the southern Benguela ecosystem. *African Journal of Marine Science*, **25**: 253–261.
- Gibbons MJ, Boero F, Brotz L (2015) We should not assume that fishing jellyfish will solve our jellyfish problem. *ICES Journal of Marine Science*, **73**: 1012–1018.
- Giddens A (1994) Le conseguenze della modernità : fiducia e rischio, sicurezza e pericolo. Editions *Il mulino*, 192 p.
- Gilbert C (2009) La vulnérabilité : une notion vulnérable ? À propos des risques naturels. In : Becerra Sylvia, Peltier Anne. Risques et environnement : recherches interdisciplinaires sur la vulnérabilité des sociétés, *L'Harmattan* (eds.), 23-40.
- Giovannoni V (1995) Les pêcheurs de l'étang de Thau : écologie humaine et ethnologie des techniques, *L'Harmattan* (eds.), 283 p.
- Gipouloux F (2012) Méditerranée asiatique. *Les Grands Dossiers de Diplomatie*, 75–77.
- GIPREB (2013) Les Actes des Rencontres Lagun'r. *Rencontres scientifiques autour de l'Etang de Berre*. Technopôle de l'Environnement Arbois-Méditerranée, 14-15 mars 2011, 425 p.

- GIPREB (2017) Bilan annuel 2017 Observatoire du milieu. *Groupement d'intérêt public pour la réhabilitation de l'étang de Berre, Berre l'Etang*, 68 p.
- Gonzalez JG (1974) Critical thermal maxima and upper lethal temperatures for the calanoid copepods *Acartia tonsa* and *A. clausi*. *Marine Biology*, **27**: 219–223.
- Gorokhova E, Lehtiniemi M (2009) Reconsidering evidence for *Mnemiopsis* invasion in European waters. *Journal of Plankton Research*, **32**: 93–95.
- Gorsky G, Fenaux R, Bone Q (1998) The biology of pelagic tunicates. *Oxford University Press*, 340 p.
- Goudie AS (2018) Human impact on the natural environment. *John Wiley & Sons Editions*, 472 p.
- Gouze E, Raimbault P, Garcia N, Picon P (2008) Nutrient dynamics and primary production in the eutrophic Berre lagoon (Mediterranean, France). *Transitional Waters Bulletin*, **2**: 17–40.
- Govindarajan AF, Carman MR (2016) Possible cryptic invasion of the Western Pacific toxic population of the hydromedusa *Gonionemus vertens* (Cnidaria : Hydrozoa) in the Northwestern Atlantic Ocean. *Biological Invasions*, **18**: 463–469.
- Govindarajan AF, Carman MR, Khaidarov MR, Semenchenko A, Wares JP (2017) Mitochondrial diversity in *Gonionemus* (Trachylina : Hydrozoa) and its implications for understanding the origins of clinging jellyfish in the Northwest Atlantic Ocean. *PeerJ*, **5**: e3205 ; DOI: 10.7717/peerj.3205.
- Graham WM, Kroutil RM (2001) Size-based prey selectivity and dietary shifts in the jellyfish, *Aurelia aurita*. *Journal of Plankton Research*, **23**: 67–74.
- Graham WM, Martin DL, Felder DL, Asper VL, Perry HM (2003) Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. In: *Marine Bioinvasions: Patterns, Processes and Perspectives*. Springer, 53–69.
- Graham WM, Bayha KM (2008) Biological invasions by marine jellyfish. *Biological Invasions*, **193**: 239–255.
- Graham WM, Gelcich S, Robinson KL, Duarte CM, Brotz L, Purcell JE, Madin LP, Mianzan H, Sutherland KR, Uye S (2014) Linking human well-being and jellyfish : ecosystem services, impacts, and societal responses. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **12**: 515–523.
- Granhag L, Hosia A (2015) Feeding and starvation in the native ctenophore *Bolinopsis infundibulum* and the introduced *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea : implications for ctenophore transport in ships' ballast water. *Journal of Plankton Research*, **37**: 1006–1010.
- Granhag L, Møller L, Hansson L johan (2011) Size-specific clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* based on *in situ* gut content analyses. *Journal of Plankton Research*, **33**: 1043–1052.
- Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) (2018) Global warming of 1.5°C. <https://www.ipcc.ch/sr15/> consulté en novembre 2018.
- Grove M, Breitbart DL (2005) Growth and reproduction of gelatinous zooplankton exposed to low dissolved oxygen. *Marine Ecology Progress Series*, **301**: 185–198.
- Gucu AC (2002) Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea ? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **54**: 439–451.
- Guelorget O, Frisoni GF, Perthuisot JP (1983) Zonation biologique des milieux lagunaires: définition d'une échelle de confinement dans le domaine paralytique méditerranéen. *Journal de Recherche Oceanographique*, **8**(1): 15–35.
- Guelorget O, Frisoni G-F, Monti D, Perthuisot J-P (1986) Contribution à l'étude écologique des lagunes septentrionales de la baie d'Amvràjia (Grèce). *Oceanologia Acta*, **9**: 9–17.
- Gueroun SKM (2016) Dynamique des populations et écologie trophique des scyphoméduses du bassin sud méditerranéen : Etude *in situ* et expérimentales de l'impact de la prédation d'*Aurelia* sp. 8 et de *Pelagia noctiluca* sur le réseau trophique pélagique. *Thèse de Doctorat, Université de Carthage, Tunisie*, 323 p.
- Guisande C, Maneiro I, Riveiro I (1999) Homeostasis in the essential amino acid composition of the marine copepod *Euterpina acutifrons*. *Limnology and Oceanography*, **44**: 691–696.

## - H -

- Haddock SH (2007) Comparative feeding behavior of planktonic ctenophores. *Integrative and Comparative Biology*, **47**: 847–853.
- Halbwachs M (1997) La mémoire collective. *Albin Michel* (eds.), 304 p.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, D'agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, **319**: 948–952.
- Halpern BS, Frazier M, Potapenko J, Casey KS, Koenig K, Longo C, Lowndes JS, Rockwood RC, Selig ER, Selkoe KA (2015) Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nature communications*, **6**: 7615.

- Hamer HH, Malzahn AM, Boersma M (2011) The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*: a threat to fish recruitment in the North Sea? *Journal of Plankton Research*, **33**: 137–144.
- Hamner WM, Gilmer RW, Hamner PP (1982) The physical, chemical, and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. *Limnology and Oceanography*, **27**: 896–909.
- Han C-HH, Uye S-I (2010) Combined effects of food supply and temperature on asexual reproduction and somatic growth of polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* sp.l. *Plankton Benthos Research*, **5**: 98–105.
- Haraldsson M, Jaspers C, Tiselius P, Aksnes DL, Andersen T, Titelman J (2013) Environmental constraints of the invasive *Mnemiopsis leidyi* in Scandinavian waters. *Limnology and oceanography*, **58**: 37–48.
- Hardy AC (1970) The Open Sea : The World of Plankton. *Houghton Mifflin Company*, 335 p.
- Hardie DC, Hutchings JA (2010) Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews*, **18**: 1–20.
- Harmelin-Vivien M, Loizeau V, Mellon C, Beker B, Arlhac D, Bodiguel X, Ferraton F, Hermand R, Philippon X, Salen-Picard C (2008) Comparison of C and N stable isotope ratios between surface particulate organic matter and microphytoplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research*, **28**: 1911–1919.
- Henry C, Jollivet M (2002) La question de l'environnement dans les sciences sociales en France. Éléments pour un bilan. *Europaea 1-2, anno VIII*, 63-74.
- Henry JQ, Martindal MQ (2000) Regulation and Regeneration in the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Developmental Biology*, **227**: 720–733.
- Hernandez-Nicaise ML (1984) Ctenophora. In: *Bereiter-Hahn J., Matoltsy A.G., Richards K.S. (eds) Biology of the Integument. Springer, Berlin, Heidelberg*
- Hernandez-Nicaise ML (1991) Ctenophora. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates, vol. 2: Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora*, 456 p.
- Heuer RM, Grosell M (2014) Physiological impacts of elevated carbon dioxide and ocean acidification on fish. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, **307**: 1061–1084.
- Hoeger U (1983) Biochemical composition of ctenophores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **72**: 251–261.
- Hoeinghaus DJ, Zeug SC (2008) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? comment. *Ecology*, **89**: 2353–2357.
- Holm-Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland JD (1965) Fluorometric determination of chlorophyll. *ICES Journal of Marine Science*, **30**: 3–15.
- Hopkins GR, Brodie Jr ED, Neuman-Lee LA, Mohammadi S, Bruschi IV GA, Hopkins ZM, French SS (2016) Physiological responses to salinity vary with proximity to the ocean in a coastal amphibian. *Physiological and Biochemical Zoology*, **89**: 322–330.
- Hosia A, Titelman J, Hansson LJ, Haraldsson M (2011) Interactions between native and alien ctenophores: *Beroe gracilis* and *Mnemiopsis leidyi* in Gullmarsfjorden. *Marine Ecology Progress Series*, **422**: 129–138.
- Hosia A, Falkenhaug T (2015) Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Norway. *Marine Biology Records*, **8**: 1-9.
- Houghton JDR, Doyle TK, Davenport J, Lilley MK, Wilson RP, Hays GC (2007) Stranding events provide indirect insights into the seasonality and persistence of jellyfish medusae (Cnidaria: Scyphozoa). *Hydrobiologia*, **589**: 1–13.
- Howarth RW, Marino R (2006) Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems : evolving views over three decades. *Limnology and Oceanography*, 364–376.
- Hsieh YP, Leong F-M, Rudloe J (2001) Jellyfish as food. In : *Jellyfish Blooms : Ecological and Societal Importance. Hydrobiologia*, **451**: 11–17.
- Huijts NM, Midden CJ, Meijnders AL (2007) Social acceptance of carbon dioxide storage. *Energy policy*, **35**: 2780–2789.
- Humair F, Edwards PJ, Siegrist M, Kueffer C (2014) Understanding misunderstandings in invasion science : why experts don't agree on common concepts and risk assessments. *NeoBiota*, **20**: 1-30.
- Hunziker M, Egli E, Wallner A (1998) Return of predators : reasons for existence or lack of public acceptance. In : *Workshop on human dimension in large carnivore conservation, KORA (eds.)*, **3**: 25–30.
- Huwer B, Storr-Paulsen M, Riisgård U, Haslob H (2008) Abundance, horizontal and vertical distribution of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the central Baltic Sea, November 2007. *Aquatic Invasions*, **3**: 113–124.

## - I -

- Ikeda T (1985) Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Marine Biology*, **85**: 1–11.
- Ingram BA, Pitt KA, Barnes P (2017) Stable isotopes reveal a potential kleptoparasitic relationship between an ophiuroid (*Ophiocnemis marmorata*) and the sennaeostome jellyfish, *Aurelia aurita*. *Journal of Plankton Research*, **39**: 138–146.
- Ishii H, Katsukoshi K (2010) Seasonal and Vertical distribution of *Aurelia aurita* polyps on a pylon in the Innermost Part of Tokyo Bay. *Journal of Oceanography*, **66**: 329–336.
- Ivanov L, Beverton RJH (1985) The fisheries resources of the Mediterranean. part. 2 : Black Sea. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*, 135 p.
- Ivanov VP, Kamakin AM, Ushitzhev VB, Shiganova TA, Zhunkova O, Aladin N, Wilson SI, Dumont HJ (2000) Invasion of the Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Biological Invasions*, **2**: 255–259.
- Ivlev VS (1961) Experimental ecology of the feeding of fishes. *Yale University Press*, 302 p.

## - J -

- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, **80**: 595–602.
- Jaspers C, Møller L, Kiørboe T (2011a) Salinity gradient of the Baltic Sea limits the reproduction and population expansion of the newly invaded comb jelly *Mnemiopsis leidyi*. *Plos One*, **6**: 1–6.
- Jaspers C, Titelman J, Hansson LJ, Haraldsson M, Rollike Ditlefsen C (2011b) The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* poses no direct threat to Baltic cod eggs and larvae. *Limnology and Oceanography*, **56**: 431–439.
- Jaspers C, Møller LF, Kiørboe T (2015) Reproduction rates under variable food conditions and starvation in *Mnemiopsis leidyi*: significance for the invasion success of a ctenophore. *Journal of Plankton Research*, **37**: 1011–1018.
- Jaspers C, Huwer B, Antajan E, Hosia A, Hinrichsen H-H, Biastoch A, Angel D, Asmus R, Augustin C, Bagheri S et al. (2018) Ocean current connectivity propelling the secondary spread of a marine invasive comb jelly across western Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, **27**: 814–827.
- Javelle A, Kalaora B, Decocq G (2010) De la validité d'une invasion biologique. *Prunus serotina* en forêt de compiègne. *Études rurales*, 39–50.
- Javidpour J (2008) Ecological assessment of the ctenophore invader *Mnemiopsis leidyi* in the Western Baltic Sea. *PhD Thesis, Christian-Albrechts-Universität, Germany*, 102 p.
- Javidpour J, Sommer U, Shiganova TA (2006) First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, **1**: 299–302.
- Javidpour J, Molinero JC, Lehmann A, Hansen T, Sommer U (2009a) Annual assessment of the predation of *Mnemiopsis leidyi* in a new invaded environment, the Kiel Fjord (Western Baltic Sea) : a matter of concern ? *Journal of Plankton Research*, **31**: 729–738.
- Javidpour J, Molinero JC, Peschutter J, Sommer U (2009b) Seasonal changes and population dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* after its first year of invasion in the Kiel Fjord, Western Baltic Sea. *Biological Invasions*, **11**: 873–882.
- Javidpour J, Cipriano-Maack AN, Mittermayr A, Dierking J (2016) Temporal dietary shift in jellyfish revealed by stable isotope analysis. *Marine biology*, **163**(5): 112 p.
- Johnston NT, Lasenby DC (1982) Diet and feeding of *Neomysis mercedis* Holmes (Crustacea, Mysidacea) from the Fraser River Estuary, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, **60**: 813–824.
- Johnson DR, Perry HM, Graham WM (2005) Using nowcast model currents to explore transport of non-indigenous jellyfish in the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, **305**: 139–146
- Jollivet M (1992) Sciences de la nature/Sciences de l'homme. *CNRS Editions*, 589 p.
- Jollivet M, Legay J-M Canevas (2005) pour une réflexion sur une interdisciplinarité entre sciences de la nature et sciences sociales. *Natures Sciences Sociétés*, **13**: 184–188.

## - K -

- Kalaora B (1998) Au-delà de la nature, l'environnement : l'observation sociale de l'environnement. *Courrier de l'environnement de l'INRA*, **35**: 107–107.
- Kamakin AM, Khodorevskaya RP (2018) Impact of the Alien Species *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 on Fish of the Caspian Sea. *Inland Water Biology*, **11**: 173–178.

- Kaneshiro-Pineiro MY (2013) Jellyfish-human interactions in North Carolina. *Thèse de doctorat, East Carolina University, USA*, 206 p.
- Kapetsky JM, Lasserre G (1984) Management of Coastal Lagoon Fisheries, Studies Review. *General Fisheries Commission for the Mediterranean*, **61**(2): 439–776
- Katsanevakis S, Tsiamis K, Ioannou G, Michailidis N, Zenetos A (2009) Inventory of alien marine species of Cyprus. *Mediterranean Marine Science*, **10**: 109–133.
- Katsanevakis S, Wallentinus I, Zenetos A, Leppäkoski E, Çinar ME, Oztürk B, Grabowski M, Golani D, Cardoso AC (2013) Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity : a pan-European review. *Aquatic Invasions*, **9**: 391–423.
- Kennedy D (2001) Black carp and sick cows. *Science*, **292**: 169–169.
- Kideys A (1994) Recent dramatic changes in the Black Sea ecosystem: the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries. *Journal of Marine Systems*, **5**: 171–181.
- Kideys AE, Kovalev AV, Shulman G, Gordina A, Bingel F (2000) A review of zooplankton investigations of the Black Sea over the last decade. *Journal of Marine Systems*, **24**: 355–371.
- Kideys AE (2002) Assessing extent and impact of ship-transported alien species in the Black Sea. In : *CIESM Workshop Monographs*, 79–82.
- Kideys AE, Finenko GA, Anninsky BE, Shiganova TA, Roohi A, Tabari MR, Youseffyan M, Rostamian MT, Rostami H, Negarestan H (2004) Physiological characteristics of the ctenophore *Beroe ovata* in Caspian Sea water. *Marine Ecology Progress Series*, **266**: 111–121.
- Kiener A, Longuemare R (1969) Evolution de l'étang de Berre en fonction des grands travaux d'équipement de l'électricité de France sur la Durance. *La Houille Blanche*, **5**: 507–513.
- Kim KT (1982) La température des eaux des étangs de Berre et de Vaine en relation avec celles des cours d'eau afférents et du milieu marin voisin (Méditerranée Nord-Occidentale). *Tethys*, **10**: 291–302.
- Kimmel DG (2011) Plankton Consumer Groups : Copepods. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, **6**: 95–126.
- Kjerfve B (1994) Coastal Lagoon Processes. *Elsevier Oceanography Series*.
- Knowler D, Barbier EB (2000) The economics of an invading species : a theoretical model and case study application. *Cheltenham, UK : Edward Elgar*, 70-93.
- Knowler D (2005) Reassessing the costs of biological invasion: *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea. *Ecological Economics*, **52**: 187–199.
- Ko GW, Dineshram R, Campanati C, Chan VB, Havenhand J, Thiagarajan V (2014) Interactive effects of ocean acidification, elevated temperature, and reduced salinity on early-life stages of the pacific oyster. *Environmental science & technology*, **48**: 10079–10088.
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology : predicting invaders. *Trends Ecology Evolution*, **16**(4): 199-204.
- Kolesar SE, Breitbart DL, Purcell JE, Decker MB (2010) Effects of hypoxia on *Mnemiopsis leidyi*, ichthyoplankton and copepods : clearance rates and vertical habitat overlap. *Marine Ecology Progress Series*, **411**: 173–188.
- Konsulov AS, Kamburska T (1998) Ecological determination of the new ctenophora-*Beroe ovata* invasion in the Black Sea. *Process Institution of Oceanology*, **2**: 195-198.
- Kostianoy AG, Carpenter A (2018) History, Sources and Volumes of Oil Pollution in the Mediterranean Sea. In : *The Handbook of Environmental Chemistry*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kremer P (1976) Excretion and body composition of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz): comparisons and consequences. In: *Persoone, G. et al. (eds.) Proceedings of the 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 1975: 2. Population dynamics of marine organisms in relation with nutrient cycling in shallow waters*, 351-362
- Kremer P (1977) Respiration and Excretion by the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Biology*, **44**: 43–50.
- Kremer P (1979) Predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries and Coasts*, **2**: 97–105.
- Kremer P (1994) Patterns of abundance for *Mnemiopsis* in U.S. coastal waters : a comparative overview. *ICES Journal of Marine Science*, **51**: 347–354.
- Kremer P, Nixon S (1976) Distribution and abundance of the ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **4**: 627–639.
- Kremer P (1982) Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. *Marine Biology*, **71**: 149–156.
- Kremer P, Reeve MR, Syms MA (1986) The nutritional ecology of the ctenophore *Bolinopsis vitrea* : comparisons with *Mnemiopsis mccradyi* from the same region. *Journal of Plankton Research*, **8**: 1197–1208.

- Kremer P, Reeve MR (1989) Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. II. Carbon budgets and growth model. *Journal of Plankton Research*, **11**: 553–574.
- Kreps TA, Purcell JE, Heidelberg KB (1997) Escape of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* from the scyphomedusa predator *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine Biology*, **128**: 441–446.

## - L -

- Larrère R, Lizet B, Berlan-Darqué M. (dir) (2009) Histoire des parcs nationaux. Comment prendre soin de la nature ? Versailles, *Editions Quae*, 240 p.
- Larrère C, Larrère R (2011) Du bon usage de la nature : pour une philosophie de l'environnement. *Flammarion (eds.)*, collection *Champs essais*, 355 p.
- Larrère C, Larrère R (2015) Penser et agir avec la nature. Une enquête philosophique, Paris, *La Découverte*, 336 p.
- Larson RJ (1987) *In situ* feeding rates of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. *Estuaries and Coasts*, **10**: 87–91.
- Larson BM (2005) The war of the roses : demilitarizing invasion biology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**: 495–500.
- Laslaz et al. 2015. Les espaces protégés. Entre conflits et acceptation. *Belin (eds.)*, 430 p.
- Latour B. (1999) Politiques de la nature. Comment faire entrer les sciences en démocratie. Paris, *La Découverte*, collection « *Armillaire* », 383 p.
- Layman CA, Arrington DA, Montaña CG, Post DM (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure ? *Ecology*, **88**: 42–48.
- Le Borgne R (1982) Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'Atlantique intertropical oriental : 2. Nature des populations zooplanctoniques et facteurs du milieu. *Océanographie Tropicale*, **17**(2): 187-201.
- Le Breton D (2007) Pour une anthropologie des sens. *Vie sociale et traitements*, 45–53.
- Le Breton D (2011) Anthropologie du corps et modernité. *Presses universitaires de France séries : « Quadrige Essais Débats »*, 330 p.
- Le Corre G, Garcia F (1989) Les ressources halieutiques de l'étang de Berre. *Rapports internes de la Direction des Ressources Vivantes de l'IFREMER*, 91 p.
- Lebour MV (1918) The food of post-larval fish. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **11**: 433–469.
- Lechowicz MJ (1982) The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia*, **52**: 22–30.
- Legay J-M (2004) L'interdisciplinarité vue et pratiquée par les chercheurs en Sciences de la vie. *Natures Sciences Sociétés*, **12**: 63–74.
- Lee H, Bae SK, Kim M, Pyo MJ, Kim M, Yang S, Won C, Yoon WD, Han CH, Kang C (2017) Anticancer effect of *Nemopilema nomurai* jellyfish venom on HepG2 cells and a tumor xenograft animal model. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, **2017**: 12 p.
- Lehtiniemi M, Pääkkönen J-P, Flinkman J, Katajisto T, Gorokhova E, Karjalainen M, Viitasalo S, Björk H (2007) Distribution and abundance of the American comb jelly (*Mnemiopsis leidyi*) - A rapid invasion to the northern Baltic Sea during. *Aquatic Invasions*, **2**(4): 445-449.
- Lehtiniemi M, Lehmann A, Javidpour J, Myrberg K (2012) Spreading and physico-biological reproduction limitations of the invasive American comb jelly *Mnemiopsis leidyi* in the Baltic Sea. *Biological Invasions*, **14**: 341–354.
- Lepart J, Marty P, Fonderflick J (2010) Naturalité ou biodiversité ! Quels enjeux de conservation, quels modes de mise en œuvre ? In: *Biodiversité, naturalité, humanité, pour inspirer la gestion des forêts (Vallauri D, André J, Génot JC, De Palma JC, Eynard-Machet R, eds.)*, éditions *Tec et Doc*, Paris, 73-80.
- Lett C, Verley P, Mullon C, Parada C, Brochier T, Penven P, Blanke B (2008) A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling & Software*, **23**: 1210–1214.
- Leveau P, Provansal M (1991) Construction deltaïque et histoire des systèmes agricoles, le cas d'un petit delta: l'Arc, Etang de Berre. *Revue archéologique de Narbonnaise*, **24**: 111–131.
- Liu J, Dietz T, Carpenter SR, Alberti M, Folke C, Moran E, Pell AN, Deadman P, Kratz T, Lubchenco J (2007a) Complexity of coupled human and natural systems. *Science*, **317**: 1513–1516.
- Liu J, Dietz T, Carpenter SR, Folke C, Alberti M, Redman CL, Schneider SH, Ostrom E, Pell AN, Lubchenco J (2007b) Coupled human and natural systems. *AMBIO: a journal of the human environment*, **36**: 639–649.

- Lilley MKS, Thibault-Botha D, Lombard F (2014) Respiration demands increase significantly with both temperature and mass in the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of Plankton Research*, **36**(3): 831–837.
- Lorenzen C (1967) Determination of chlorophyll and phaeopigments : spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, **12**: 343–346.
- Loureiro M, Ghermandi A, Galil B, Gowdy J, Nunes PA (2017) 12 Jellyfish outbreaks and recreation in the Mediterranean Sea: welfare impacts and impacted recreationist types in Tel Aviv and Barcelona coastlines. *Handbook on the Economics and Management of Sustainable Oceans*, 263 p.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2007) 100 Espèces Exotiques Envahissantes parmi les plus néfastes au monde. *Une sélection de la Global Invasive Species Database. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes (Invasive Species Specialist Group–ISSG), Commission de la Sauvegarde des Espèces (CSE) de l'Union Mondiale pour la Nature (UICN)*. 12 p.
- Lynam CP, Heath MR, Hay SJ, Brierley AS (2005) Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, **298**: 157–167.
- Lynam CP, Gibbons MJ, Axelsen BE, Sparks CA, Coetzee J, Heywood BG, Brierley AS (2006) Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current biology*, **16**: R492–R493.

### - M -

- Madsen CV, Riisgård HU (2010) Ingestion-rate method for measurement of clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Aquatic Invasions*, **5**: 357–361.
- Main RJ (1928) Observations of the feeding mechanism of a ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*. *The Biological Bulletin*, **55**: 69–78.
- Marchessaux G (2015) Ecologie trophique et fonctionnelle du zooplancton de l'Étang de Berre en réponse aux modifications environnementales. *Rapport de Master 2, Aix-Marseille Université*, 35 p.
- Marchessaux G, Gadreaud J, Martin-Garin B, Thiéry A, Ourgaud M, Belloni B, Thibault D (2017) First report of the invasive jellyfish *Gonionemus vertens* A. Agassiz, 1862 in the Berre Lagoon, southeast France. *BioInvasions Records*, **6**(4): 339–344.
- Mars P (1949) Contribution à l'étude biologique des étangs méditerranéens. Quelques aspects de l'évolution de l'étang de Berre. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence*, **17**: 8–16.
- Marten GG (2010) Human ecology: Basic concepts for sustainable development. *Earthscan Publications*, 256 P.
- Martin RAM, Obrecht DV, Stoner GA, O'Hearn RA, Lanning SW, Mabee WR (2016) First record of occurrence of the invasive hydroid *Cordylophora caspia* (Cnidaria: Hydrozoa) in Missouri. *The Southwestern Naturalist* **61**: 260–265.
- Martindale MQ (1987) Larval reproduction in the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* (order Lobata). *Marine biology*, **94**: 409–414.
- Masson P (1916) Le canal de Marseille au Rhône. In: *Annales de Géographie. JSTOR*, 223–230.
- Mathevet R, Thompson J, Delanoë O, Cheylan M, Gil-Fourrier C, Bonnin M (2010) La solidarité écologique: un nouveau concept pour la gestion intégrée des parcs nationaux et des territoires. *Natures, Sciences, Sociétés*, **18**(4): 424-433.
- Matsakis S (1992) Ammonia excretion rate of *Clytia* spp. hydromedusae (Cnidaria, Thecata): effects of individual dry weight, temperature and food availability. *Marine Ecology Progress Series*, **87**: 55–55.
- Mayor DJ, Sommer U, Cook KB, Viant MR (2015) The metabolic response of marine copepods to environmental warming and ocean acidification in the absence of food. *Scientific reports*, **5**: 13690.
- Mazlum RE, Seyhan K (2007) Gastric emptying, clearance rate, feeding periodicity and food consumption of the Black Sea jelly fish, *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz). *Indian Journal of Marine Sciences*, **36**: 59–64.
- McKenna SA, Main DS (2013) The role and influence of key informants in community-engaged research : A critical perspective. *Action Research*, **11**: 113–124.
- McNamara ME, Lonsdale DJ, Cerrato RM (2010) Shifting abundance of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and the implications for larval bivalve mortality. *Marine Biology*, **157**: 401–412.
- McNeely J (2002) The role of taxonomy in conserving biodiversity: an UICN perspective. In : *Pretoria : Bionet Global Taxonomy Workshop*. 203 p.
- Meinesz A, De Vaugelas J, Hesse B, Mari X (1993) Spread of the introduced tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in northern Mediterranean waters. *Journal of Applied Phycology*, **5**: 141.
- Meinesz A, Belsher T, Thibaut T, Antolic B, Mustapha KB, Boudouresque C-F, Chiaverini D, Cinelli F, Cottalorda J-M, Djellouli A (2001) The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biological invasions*, **3**: 201–210.

- Menzio M-J, Dutartre A (2007) Gestion des plantes envahissantes : limites techniques et innovations socio-techniques appliquées au cas des jussies. *Ingénieries-EAT, IRSTEA (eds.)*, 49 p.
- Mianrun C, Hongbin L, Hoitung L (2013) Effect of mesozooplankton feeding selectivity on the dynamics of algae in the presence of intermediate grazers a laboratory simulation. *Marine Ecology Progress Series*, **486**: 47–58.
- Mianzan HW, Martos P, Costello JH, Guerrero RA (2010) Avoidance of hydrodynamically mixed environments by *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) in open-sea populations from Patagonia, Argentina. *Hydrobiologia*, **645**: 113–124.
- Micoud A (1993) Comment en finir avec les animaux dits nuisibles ? *Etudes rurales - Sauvage et domestique*, 83–94.
- Middleburg JJ, Nieuwenhuize J (1998) Carbon and nitrogen stable isotopes in suspended matter and sediments from the Schelde Estuary. *Marine Chemistry*, **60**: 217–225.
- Mieulet (2015) La prolifération de moustiques vecteurs sur le littoral méditerranéen et dans les départements français d'Amérique : enjeux environnementaux et sanitaires. *Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille, Marseille*. 436 p.
- Miller CB, Johnson JK, Heinle DR (1977) Growth rules in the marine copepod genus *Acartia* 1, 2. *Limnology and Oceanography*, **22**: 326–335.
- Mills CE (2001) Jellyfish blooms : are populations increasing globally in response to changing ocean conditions ? *Hydrobiologia*, **451**: 55–68.
- Minas M (1976) Production organique primaire dans un milieu saumâtre eutrophe (étang de Berre). Effets d'une forte dilution (dérivation des eaux de la Durance). *Marine Biology*, **35**: 13–29.
- Møller LF, Riisgaard HU (2007) Respiration in the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* and two hydromedusae (*Sarsia tubulosa* and *Aequorea vitrina*) : effect of size, temperature and growth. *Marine Ecology Progress Series*, **330**: 149–154.
- Møller LF, Riisgaard HU (2007) Feeding, bioenergetics and growth in the common jellyfish *Aurelia aurita* and two hydromedusae, *Sarsia tubulosa* and *Aequorea vitrina*. *Marine Ecology Progress Series*, **346**: 167–177.
- Møller LF, Canon JM, Tiselius P (2010) Bioenergetics and growth in the ctenophore *Pleurobrachia pileus*. In : Jellyfish Blooms : *New Problems and Solutions*. *Hydrobiologia*, 167–178.
- Moyse J (1963) A comparison of the value of various flagellates and diatoms as food for barnacle larvae. *ICES Journal of Marine Science*, **28**: 175–187.
- Mutlu E (1999) Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Biology*, **135**(4): 603–613.
- Mutlu E (2001) Distribution and abundance of moon jellyfish (*Aurelia aurita*) and its zooplankton food in the Black Sea. *Marine Biology*, **138**: 329–339.

## - N -

- Nair KKC, Anger K (1979) Life cycle of *Corophium insidiosum* (Crustacea, Amphipoda) in laboratory culture. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **32**(3): 279–294.
- Nakar N, DISEGNI DM, Angel D (2011) Economic evaluation of jellyfish effects on the fishery sector—Case study from the eastern Mediterranean. In: *Proceedings of the Thirteenth Annual BIOECON Conference*, 11–13.
- Negreiros NF, Santos RM dos, Oliveira LLD de, Santos-Wisniewski MJ dos, Rocha O (2012) *Synchaeta jollyae* (Shiel & Koste) (Rotifera, Synchaetidae) : an overlooked species or a newcomer in neotropical freshwaters ? *Iheringia Serie Zoologia*, **102**: 159–162.
- Nemazie DA, Purcell JE, Glibert PM (1993) Ammonium excretion by gelatinous zooplankton and their contribution to the ammonium requirements of microplankton in Chesapeake Bay. *Marine Biology*, **116**: 451–458.
- Nisbet M, Schachter D (1961) Constituants chimiques des eaux de quelques étangs littoraux. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, **1205**: 3–25.
- Noveltis (2015) Modélisation hydrodynamique de l'étang de Berre et des milieux annexes. 76 p.

## - O -

- Ojaveer H, Jaanus A, MacKenzie BR, Martin G, Olenin S (2010) Status of biodiversity in the Baltic Sea. *PLoS ONE*, **5**(9): e12467.
- Olesen NJ (1995) Clearance potential of jellyfish *Aurelia aurita*, and predation impact on zooplankton in a shallow cove. *Marine Ecology Progress Series*, **124**: 63–72.

- Oliveira O (2007) The presence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Oslofjorden and considerations on the initial invasion pathways to the North and Baltic Seas. *Aquatic Invasions*, **2**: 185–189.
- Olivero J (2013) Les établissements industriels face aux risques environnementaux : proposition d'une taxonomie et analyse des motivations et obstacles à leur gestion. *ESKA Revue de l'organisation responsable*, **8**: 33–53.
- Osadtch C (2015) Conflits environnementaux en territoire industriel : réappropriation territoriale et émergence d'une justice environnementale : le cas de l'étang de Berre et de Fos-sur-Mer. *Thèse de Doctorat, Université du Maine, France*, 494 p.
- Otero M, Cebrian E, Francour P, Galil B, Savini D (2013) Surveillance des espèces envahissantes marines dans les aires marines protégées (AMP) méditerranéennes : guide pratique et stratégique à l'attention des gestionnaires. *UICN*, 136 p.

### - P -

- Pacifici M, Foden WB, Visconti P, Watson JE, Butchart SH, Kovacs KM, Scheffers BR, Hole DG, Martin TG, Akcakaya HR (2015) Assessing species vulnerability to climate change. *Nature climate change*, **5**:215.
- Pailhès S (1992) L'étang de tous les enjeux. Les représentations sociales de l'environnement. L'exemple de l'étang de Berre. *Mémoire de DEA EHESS, Université d'Aix-Marseille, France*, 117 p.
- Pauly D, Cheung WW (2018) Sound physiological knowledge and principles in modeling shrinking of fishes under climate change. *Global change biology*, **24**: e15–e26.
- Pecl GT, Araújo MB, Bell JD, Blanchard J, Bonebrake TC, Chen I-C, Clark TD, Colwell RK, Danielsen F, Evengård B (2017) Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, **355**: eaai9214.
- Pennisi E (2010) How a Little Fish Keeps Overfished Ecosystem Productive. *Science*, **329**: 268–268.
- Pérez-Ruzafa A, Mompeán MC, Marcos C, (2007) Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia*, **577**: 107–125.
- Pérez-Ruzafa A, Marcos C, García-Charton JA, Salas F (2008) European marine protected areas (MPAs) as tools for fisheries management and conservation. *Journal for Nature Conservation*, **16**(4): 187–192.
- Pérez-Ruzafa A, Marcos C, Pérez-Ruzafa I, Pérez-Marcos M (2010). Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *Journal of Coastal Conservation*.
- Pérez-Ruzafa A, Marcos C, Pérez-Ruzafa IM (2011) Mediterranean coastal lagoons in an ecosystem and aquatic resources management context. *Physics and Chemistry of the Earth*, **36**: 160-166.
- Persic A, Roche H, Ramade F (2004) Stable carbon and nitrogen isotope quantitative structural assessment of dominant species from the Vaccarès Lagoon trophic web (Camargue Biosphere Reserve, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **60**: 261–272.
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, **18**: 293–320.
- Picard J (1951) Notes sur les hydroméduses méditerranéennes de la famille des Olindiadidae. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **88**: 39–48.
- Picon B (1978) Mécanismes sociaux de transformation d'un écosystème fragile : la Camargue. *Etudes rurales*, 219–229.
- Picon B (1987) Les conflits d'usage sur le littoral camarguais : protection de la nature et pratiques sociales. *Norois*, **133-135**: 73–80.
- Picon B (1996) Du bon usage de la menace. Chronique des représentations de la nature en Camargue. *Etudes rurales*, 143–156.
- Pigulevsky SV, Michaleff PV (1969) Poisoning by the medusa *Gonionemus vertens* in the sea of Japan. *Toxicon*, **7**: 145–149.
- Pimentel D (2014) Biological invasions : economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. *Biological Invasions, Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species*, 384 p.
- Pôle Relais Lagunes Méditerranéennes (2008) Mieux gérer les lagunes méditerranéennes. 89 pp.
- Pourcel F (2006) Le petite mer des oubliés. *Le Bec en l'air* (Edit.), 150 p.
- Prieto L, Astorga D, Navarro G, Ruiz J (2010) Environmental control of phase transition and polyp survival of a massive-outbreaker jellyfish. *PLoS one* **5**(11): e13793.
- Prieto L (2018) Diagnosis, prognosis, and management of jellyfish swarms. In "New Frontiers in Operational Oceanography", Chassignet E, Pascual A, Tintoré J, Verron J (eds.), *Godae OceanView*, 737-758.

- Puente Tapia FA, Díaz Briz LM, Schiariti A, Gasca R, Genzano G (2016) Association between *Hyperoche martinezii* (Amphipoda : Hyperiididae) and ctenophores from the Buenos Aires coast, Argentina (South-Western Atlantic Ocean). *Marine Biology Research*, **12**: 1078–1087.
- Pugliano M, Vanbellinthen X, Schwinté P, Benkirane-Jessel N, Keller L (2017) Combined Jellyfish Collagen Type II, Human Stem Cells and Tgf-B3 as a Therapeutic Implant for Cartilage Repair. *Journal of Stem Cell Research and Therapy*, **7**:2.
- Purcell JE (1988) Quantification of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora ; Lobata) from formalin-preserved plankton samples. *Marine Ecology*, **45**: 197–200.
- Purcell JE (1991) A review of cnidarians and ctenophores feeding on competitors in the plankton. In : *Coelenterate Biology : recent research on cnidaria and ctenophora*. *Hydrobiologia*, **216-217**: 335–342.
- Purcell JE, Cresswell FP, Cargo DG, Kennedy VS (1991) Differential Ingestion and Digestion of Bivalve Larvae by the Scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha* and the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Biological Bulletin*, **180**: 103–111.
- Purcell JE, Cowan Jr JH (1995) Predation by the scyphomedusan *Chrysaora quinquecirrha* on *Mnemiopsis leidyi* ctenophores. *Marine Ecology Progress Series*, **129**: 63–70.
- Purcell JE (2003) Predation on zooplankton by large jellyfish, *Aurelia labiata*, *Cyanea capillata* and *Aequorea aequorea*, in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **246**: 137–152.
- Purcell JE (2007) Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*. *Marine Ecology Progress Series*, **348**: 183–196.
- Purcell JE, Uye S, Lo W-T (2007) Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, **350**: 153–174.
- Purcell JE (2009) Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research. *Hydrobiologia*, **616**: 23–50.
- Purcell JE (2012) Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. *Annual Review of Marine Science*, **4**: 209–235.
- Purcell JE, Arai MN (2001) Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish : a review. *Hydrobiologia*, **451**: 27–44.
- Purcell JE, Decker MB (2005) Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000. *Limnology and Oceanography*, **50**: 376–387.
- Purcell JE, Fuentes V, Atienza D, Tilves U, Astorga D, Kawahara M, Hays GC (2010) Use of respiration rates of scyphozoan jellyfish to estimate their effects on the food web. In: *Jellyfish Blooms: New Problems and Solutions*, Springer, 135–152.
- Purcell JE, Kremer P (1983) Feeding and metabolism of the siphonophore *Sphaeronectes gracilis*. *Journal of Plankton Research*, **5**: 95–106.
- Purcell JE, Sturdevant MV (2001) Prey selection and dietary overlap among zooplanktivorous jellyfish and juvenile fishes in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **210**: 67–83.
- Purcell JE, Graham WM, Dumont HJ (2001a). Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance: Ecological and Societal Importance: In : *Proceedings of the International Conference on Jellyfish Blooms, Held in Gulf Shores, Alabama, 12-14 January 2000 (Vol. 155)*, Springer Science & Business Media.
- Purcell JE, Shiganova TA, Decker MB, Houde ED (2001b) The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: US estuaries versus the Black Sea basin. *Hydrobiologia*, **451**: 145–176.
- Purcell JE, Uye S, Lo W-T (2007) Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans : a review. *Marine Ecology Progress Series*, **350**: 153–174.

- R -

- Raimbault P, Beker B, Garcia N, Gouze E (2011) L'étang de Berre : cycle de la matière, production primaire et communauté phytoplanctonique. In: *Des actes des rencontres. GIPREB, Berre l'Etang*, 141–155.
- Ramos M (2010) The Iberian Fauna Databank, Ibernafona.  
<http://www.fauna-iberica.mncn.csic.es/english/faunaib/>. Consulté le 20 juillet 2018.
- Rapoza R, Novak D, Costello JH (2005) Life-stage dependent, *in situ* dietary patterns of the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi* Agassiz 1865. *Journal of Plankton Research*, **27**: 951–956.
- Raskoff KA, Sommer FA, Hamner WM, Cross KM (2003) Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. *The Biological Bulletin*, **204**: 68–80.
- Razouls C, de Bovée F, Kouwenberg J, Desreumaux N (2005–2018) Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. *Sorbonne Université, CNRS*, <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>. Consulté le 12 Juillet 2018.

- Re V, Sacchi E, Mas-Pla J, Menció A, El Amrani N (2014) Identifying the effects of human pressure on groundwater quality to support water management strategies in coastal regions: a multi-tracer and statistical approach (Bou-Areg region, Morocco). *Science of the Total Environment*, **500**: 211–223.
- Reeve MR, Walter MA (1978) Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate ctenopores. *Limnology and Oceanography*, **23**: 740–751.
- Reeve MR, Syms MA, Kremer P (1989) Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply, I. Carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency. *Journal of Plankton Research*, **11**: 535–552.
- Reitzel AM, Sullivan JC, Brown BK, Chin DW, Cira EK, Edquist SK, Genco BM, Joseph OC, Kaufman CA, Kovitvongsa K (2007) Ecological and developmental dynamics of a host-parasite system involving a sea anemone and two ctenophores. *Journal of Parasitology*, **93**: 1392–1402.
- Reusch TBH, Bolte S, Sparwel M, Moss AG, Javidpour J (2010) Microsatellites reveal origin and genetic diversity of Eurasian invasions by one of the world's most notorious marine invader, *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Molecular Ecology*, **19**: 2690–2699.
- Reverdy G (1992) Petite histoire des tunnels. *Culture technique n°26 - Revue du ministère de l'Équipement – Paris*, 21-31.
- Rey H (1996) Pêches méditerranéennes : de l'économie informelle à la norme communautaire. *Terres marines, Marseille*, **11**: 4–9.
- Rémy E, Beck C (2008) Allochtone, autochtone, invasif: catégorisations animales et perception d'autrui. *Politix*, 193–209.
- Riascos JM, Vergara M, Fajardo J, Villegas V, Pacheco AS (2012) The role of hyperiid parasites as a trophic link between jellyfish and fishes. *Journal of Fish Biology*, **81**: 1686–1695.
- Riascos JM, Docmac F, Reddin C, Harrod C (2015) Trophic relationships between the large scyphomedusa *Chrysaora plocamia* and the parasitic amphipod *Hyperia curticephala*. *Marine biology*, **162**: 1841–1848.
- Richardson AJ, Bakun A, Hays GC, Gibbons MJ (2009) The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trend in Ecology & Evolution*, **24**: 312–322.
- Richardson DM, Pysek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions. *Diversity Distributions*, **6**: 93-107.
- Richardson AJ, Gibbons MJ (2008) Are jellyfish increasing in response to ocean acidification ? *Limnology and Oceanography*, **53**: 2040–2045.
- Rigaud S, Radakovitch O, Nerini D, Picon P, Garnier JM (2011) Reconstructing historical trends of Berre lagoon contamination from surface sediment datasets : Influences of industrial regulations and anthropogenic silt inputs. *Journal of Environmental Management*, **92**: 2201–2210.
- Rigaud S, Radakovitch O, Couture R-M, Deflandre B, Cossa D, Garnier C, Garnier J-M (2013) Mobility and fluxes of trace elements and nutrients at the sediment–water interface of a lagoon under contrasting water column oxygenation conditions. *Applied Geochemistry*, **31**: 35–51.
- Rigaud S, Radakovitch O, Nerini D, Picon P, Garnier JM (2011) Evolution spatiale et temporelle de la contamination des sédiments de l'étang de Berre. In : *Actes des Rencontre Lagun'R, GIPREB. Berre l'Etang*, 78-89.
- Rigaud S, Deflandre B, Grenz C, Pozzato L, Cesbron F, Meulé S, Bonin P, Michotey V, Mirleau P, Mirleau F et al. (2017) Impact of the temporal variation of oxygen contents in the water column on the biogeochemistry of the benthic zone. In : *EGU General Assembly Conference Abstracts*, 10 268 p.
- Riisgård HU (2008) ny invasiv ribbegople (*Mnemiopsis leidyi*) i de danske farvande. *Gejrfuglen*, **44**(2): 22 p.
- Riisgaard HU, Barth-Jensen C, Madsen CV (2010) High abundance of the jellyfish *Aurelia aurita* excludes the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* to establish in a shallow cove (Kertinge Nor, Denmark). *Aquatic Invasions*, **5**: 347–356.
- Riisgaard HU, Madsen CV, Barth-Jensen C, Purcell JE (2012) Population dynamics and zooplankton-predation impact of the indigenous scyphozoan *Aurelia aurita* and the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Limfjorden (Denmark). *Aquatic invasions*, **7**(2): 147-162.
- Rilov G, Galil B (2009) arine Bioinvasions in the Mediterranean Sea – History, Distribution and Ecology. In: *Rilov G., Crooks J.A. (eds) Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol 204. Springer, Berlin, Heidelberg*.
- Riouall R (1973) Contribution préliminaire à l'étude de la flore de l'étang de Berre. *Rapport et Procès-verbaux des Réunions de la Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la mer Méditerranée*, **21**: 705–707.
- Robinson WR, Peters RH, Zimmermann J (1983) The effects of body size and temperature on metabolic rate of organisms. *Canadian Journal of Zoology*, **61**: 281–288.

- Rochez H, Buet A, Tidou A, Ramade F (2003) Contamination du peuplement de poissons d'un étang de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue, le Vaccarès, par des polluants organiques persistants. *Revue d'Ecologie Terre et vie*, **58**: 77–102.
- Rodriguez CS, Pujol MG, Mianzan HW, Genzano GN (2014) First record of the invasive stinging medusa *Gonionemus vertens* in the southern hemisphere (Mar del Plata, Argentina). *Latin American Journal of Aquatic Research*, **42**: 653 p.
- Roncin N, Alban F, Charbonnel E, Crec'hriou R, Modino R, Culioli JM, Dimech M, Goñi R, Guala I, Higgins R, Lavisse E, Le Diréach L, Luna B, Marcos C, Maynou F, Pascual J, Person J, Smith P, Stobart B, Szelienszky E, Valle C, Vaselli S, Boncoeur J (2008) Uses of ecosystem services provided by MPAs: how much do they impact the local economy? A Southern Europe perspective. *Journal for Nature Conservation*, **16**(4): 256–270.
- Rønnestad I, Rojas-García CR, Tonheim SK, Conceicao LE (2001) *In vivo* studies of digestion and nutrient assimilation in marine fish larvae. *Aquaculture*, **201**: 161–175.
- Roohi A, Kideys AE, Sajjadi A, Hashemian A, Pourgholam R, Fazli H, Khanari AG, Eker-Develi 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.
- Roohi A, Sajjadi A (2011) *Mnemiopsis leidyi* invasion and biodiversity changes in the Caspian Sea. In: *Ecosystems Biodiversity*, 25 p.
- Rose M (1933) Copépodes Pélagiques. *Faune de France, Office Central de Faunistique, Paris*, 377 p.
- Ross RM (1982) Energetics of *Euphausia pacifica*. I. Effects of body carbon and nitrogen and temperature on measured and predicted production. *Marine Biology*, **68**: 1–13.
- Rougier C, Pourriot R, Lam-Hoai T (2000) The genus *Synchaeta* (rotifers) in a north-western Mediterranean coastal lagoon (Etang de Thau, France) : taxonomical and ecological remarks. *Hydrobiologia*, **436**: 105–117.
- Roux MR (1991) Les sédiments de l'Étang de Berre, témoins de la pression anthropique holocène ? *Méditerranée*, **74**: 3–14.
- Rowshantabari M (2012) Effect of temperature on clearance rate, daily ration and digestion time of *Mnemiopsis leidyi* from the southern Caspian Sea. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, **10**: 157–167.
- Rudstam LG, Danielsson K, Hansson S, Johansson S (1989) Diel vertical migration and feeding patterns of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea) in the Baltic Sea. *Marine Biology*, **101**: 43–52.
- Ruiz GM (2002) Propagule supply as a driver of biological invasions. Alien marine organisms introduced by ships in the Mediterranean and Black seas. *CIESM Workshop monographs*, **20**: 83–86.
- Ruiz H, Ballantine DL (2004) Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* in the tropical west Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, **75**: 131–135.
- Ruppert EE, Barnes RD, Fox RS (2004) Invertebrate zoology : a functional evolutionary approach. 7<sup>ème</sup> édition, *Belmont CA, Thomson Brooks/Cole*, 1008 p.

## - S -

- Sabetta L, Barbone E, Giardino A, Galuppo N, Basset A (2007) Species-area patterns of benthic macro-invertebrates in Italian lagoons. *Hydrobiologia*, **577**: 127–139.
- Sagoff M (1999) What's wrong with exotic species ? *Philosophy & Public Policy Quarterly*, **19**: 16–23.
- Sagoff M (2005) Do non-native species threaten the natural environment ? *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, **18**: 215–236.
- Saiz E, Griffell K, Calbet A, Isari S (2014) Feeding rates and prey : predator size ratios of the nauplii and adult females of the marine cyclopoid copepod *Oithona davisae*. *Limnology and Oceanography*, **59**: 2077–2088.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofski J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand LC, McCauley DE, O'Neil P, Marker IM, Thompson JN, Weller SG (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **32**: 305–332.
- Salihoglu B, Fach BA, Oguz T (2011) Control mechanisms on the ctenophore *Mnemiopsis* population dynamics : A modeling study. *Journal of Marine Systems*, **87**: 55–65.
- Salles J-M (2011) Analyse socio-économique de la réhabilitation de l'Etang de Berre, *Rapport ASCA-123 Soleil*, 8 p.
- Sasson DA, Ryan JF (2016) The sex lives of ctenophores : the influence of light, body size, and self-fertilization on the reproductive output of the sea walnut, *Mnemiopsis leidyi*. *PeerJ*, **4**: e1846.
- Satuito CG, Shimizu K, Natoyama K, Yamazaki M, Fusetani N (1996) Age-related settlement success by cyprids of the barnacle *Balanus amphitrite*, with special reference to consumption of cyprid storage protein. *Marine Biology*, **127**: 125–130.

- Schmidt-Nielsen K (1997) Animal physiology: adaptation and environment. *Cambridge University Press*, 617 p.
- Schneider G, Behrends G (1994) Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and Western Baltic. *ICES Journal of Marine Science*, **51**: 359–367.
- Schulze-Robbecke AC (1984) Functional morphology of *Bolinopsis infundibulum* (Ctenophora). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **38**: 47–64.
- Shoji J, Kudoh T, Takatsuji H, Kawaguchi O, Kasai A (2010) Distribution of moon jellyfish *Aurelia aurita* in relation to summer hypoxia in Hiroshima Bay, Seto Inland Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **86**: 485–490.
- Scorrano S, Aglieri G, Boero F, Dawson MN, Piraino S (2016) Unmasking *Aurelia* species in the Mediterranean Sea : an integrative morphometric and molecular approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **180**(2): 243–267.
- Seebacher F, White CR, Franklin CE (2015) Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. *Nature Climate Change*, **5**: 61.
- Selander E, Moller LF, Sundberg P, Tiselius P (2010) Parasitic anemone infects the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North East Atlantic. *Biological Invasions*, **12**: 1003–1009.
- Shiganova T (2000) Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources. *ICES Journal of Marine Science*, **57**: 641–648.
- Shiganova T, Malej A (2009) Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea. *Journal of Plankton Research*, **31**: 61–71.
- Shiganova TA (1998) Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fishing oceanography*, **7**: 305–310.
- Shiganova TA, Bulgakova YV (2000) Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources. *ICES Journal of Marine Science*, **57**: 641–648.
- Shiganova TA, Mirzoyan ZA, Studenikina EA, Volovik SP, Siokou-Frangou I, Zervoudaki S, Christou ED, Skirta AY, Dumon HJ (2001) 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 TA, Musaeva EI, Bulgakova YV, Mirzoyan ZA, Martynuk ML (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 of the Russian Academy of Sciences*, **30**: 180–190.
- Shiganova TA, Dumont HJ, Sokolsky AF, Kamakin AM, Tinenkova D, Kurashva EK (2004) Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem, In : *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. Nato Science Series : 4. Earth and Environmental Sciences*, **35**: 71–111.
- Shimauchi H, Uye S-I (2007) Excretion and respiration rates of the scyphomedusa *Aurelia aurita* from the Inland Sea of Japan. *Journal of Oceanography*, **63**: 27–34.
- Siapatis A, Giannoulaki M, Valavanis VD, Palialexis A, Schismenou E, Machias A, Somarakis S (2008) Modelling potential habitat of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Aegean Sea. *Hydrobiologia*, **612**: 281–295.
- Simberloff D (1998) Invaders from planet Earth : facing the future. *World Conservation*, **97**(4) - **98**(1): 21–23.
- Simberloff D (2003) Confronting introduced species: a form of xenophobia? *Biological Invasions*, **5**: 179–192.
- Simberloff D (2010) Invasive species. *Conservation Biology for All*, 131–152.
- Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J, Courchamp F, Galil B, García-Berthou E, Pascal M, Pysek P, Sousa R., Tabacchi E., Vilà M. (2013) Impacts of biological invasions : what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, **28**: 58–66.
- Sommer U, Stibor H, Katechakis A, Sommer F, Hansen T (2002) Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. In: *Sustainable increase of marine harvesting: fundamental mechanisms and new concepts*, Springer, 11–20.
- Specziár A (2002) *In situ* estimates of gut evacuation and its dependence on temperature in five cyprinids. *Journal of Fish Biology*, **60**: 1222–1236.
- Starrlight A, Jaspers C, Kooijman SALM, Carlotti F, Poggiale J-C, Freita V, Van der Veer H, van Walraven L (2014) Mechanisms behind the metabolic flexibility of an invasive comb jelly. *Journal of Sea Research*, **94**: 156–163.
- Staszak J-F, Blanc N, Cohen M, Lassiter U, Boujot C, Casilli A, Hancock C, Bobbé S, Mauz I, Claeys-Mekdade C (2002) La place de l'animal. *Espace et Sociétés*, **110-111**: 19–24.
- Stoecker DK, Verity PG, Michaels AE, Davis LH (1987) Feeding by larval and post-larval ctenophores on microzooplankton. *Journal of Plankton Research*, **9**: 667–683.
- Stone R (2005) Attack of the killer jellies. *Science*, **309**: 1805–1806.

- Stone JP, Steinberg DK, Fabrizio MC (2018) Long-term changes in gelatinous zooplankton in Chesapeake Bay, USA: environmental controls and interspecific interactions. *Estuaries and Coasts*, 1–15.
- Storr-Paulsen M, Huwer B (2008) Changes in distribution and lengths of *Mnemiopsis leidyi* in the central Baltic Sea between fall and spring. *Aquatic Invasions*, **3**: 429–434.
- Støttrup JG, Richardson K, Kirkegaard E, Pihl NJ (1986) The cultivation of *Acartia tonsa* Dana for use as a live food source for marine fish larvae. *Aquaculture*, **52**: 87–96.
- Studenikina EI, Volovik SR, Mirzoyan ZA, Luts GI (1991) Comb jelly *Mnemiopsis leidyi* in the Azov Sea. *Okeanologiya*, **31**: 722–725.
- Sullivan BK, Van Keuren D, Clancy M (2001) Timing and size of blooms of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in relation to temperature in Narragansett Bay, RI. *Hydrobiologia*, **451**: 113–120.
- Sullivan LJ, Gifford DJ (2009) Preservation of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research*, **31**: 921–926.
- Sullivan LJ (2010) Gut evacuation of larval *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research*, **32**: 69–74.
- Sullivan LJ, Gifford DJ (2004) Diet of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research*, **26**: 417–431.
- Sullivan LJ, Gifford DJ (2007) Growth and feeding rates of the newly hatched larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research*, **29**: 949–965.
- Sutherland KR, Costello JH, Colin SP, Dabiri JO (2014) Ambient fluid motions influence swimming and feeding by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of plankton research*, **36**: 1310–1322.
- Svetlichny L, Hubareva E, İşinibilir M (2018) Population dynamics of the copepod invader *Oithona davisae* in the Black Sea. *Turkish Journal of Zoology*, **42**: 684–693.
- Svetlichny L, Larsen PS, Kiørboe T (2018) Swim and fly: escape strategy in neustonic and planktonic copepods. *Journal of Experimental Biology*, **221**: jeb167262.

### - T -

- Teha L, Cabanbanb AS (2007) Planning for sustainable tourism in southern Pulau Banggi: An assessment of biophysical conditions and their implications for future tourism development. *Journal of Environmental Management*, **85**(4): 999–1008.
- Tengberg A, Hovdenes J, Andersson HJ, Brocandel O, Diaz R, Hebert D, Arnerich T, Huber C, Körtzinger A, Khrifounoff A (2006) Evaluation of a lifetime-based optode to measure oxygen in aquatic systems. *Limnology and Oceanography : Methods*, **4**: 7–17.
- Thornton SF, McManus J (1994) Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine systems : evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **38**: 219–233.
- Tilves U, Purcell JE, Marambio M, Canepa A, Olariaga A, Fuentes V (2012) Predation by the scyphozoan *Pelagia noctiluca* on *Mnemiopsis leidyi* ctenophores in the NW Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research*, **35**: 218–224.
- Tilves U, Purcell JE, Fuentes VL, Torrents A, Pascual M, Raya V, Gili J-M, Sabatés A (2016) Natural diet and predation impacts of *Pelagia noctiluca* on fish eggs and larvae in the NW Mediterranean. *Journal of Plankton Research*, **38**: 1243–1254.
- Tiselius P, Møller LF (2017) Community cascades in a marine pelagic food web controlled by the non-visual apex predator *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of Plankton Research*, **39**: 271–279.
- Trégouboff G, Rose M (1957) Manuel de planctonologie méditerranéenne Volumes 1 et 2, *Centre National de la Recherche Scientifique, Paris*, 1957 p.
- Thuesen EV, Rutherford LD, Brommer PL (2005) The role of aerobic metabolism and intragel oxygen in hypoxia tolerance of three ctenophores: *Pleurobrachia bachei*, *Bolinopsis infundibulum* and *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **85**: 627–633.
- Tzikhon-Lukanina EA, Reznichko OG, Lukasheva GA (1995) Feeding of ctenophore *Mnemiopsis*. *Rybnoe khozyaistvo*, **4**: 46-49.

### - U -

- UNESCO (1980) Coastal Lagoon Survey. *Unesco Technical Papers in Marine Science*, 31 p.
- UNESCO (1981) Coastal Lagoons Research, Present and Future. *Unesco Technical Papers in Marine Science*, 33 p.
- Urban MC (2015) Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, **348**: 571–573.
- Uye S, Shimauchi H (2005) Population biomass, feeding, respiration and growth rates, and carbon budget of the

- scyphomedusa *Aurelia aurita* in the Inland Sea of Japan. *Journal of Plankton Research*, **27**: 237–248.
- Uye S (2008) Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* : a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. *Plankton and Benthos Research*, **3**: 125–131.

- V -

- Vafeiadou A-M, Materatski P, Adão H, De Troch M, Moens T (2014) Resource utilization and trophic position of nematodes and harpacticoid copepods in and adjacent to *Zostera noltii* beds. *Biogeosciences*, **11**: 4001–4014.
- Valladares F, Matesanz S, Guilhaumon F, Araújo MB, Balaguer L, Benito-Garzón M, Cornwell W, Gianoli E, van Kleunen M, Naya DE (2014) The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology letters*, **17**: 1351–1364.
- Van der Molen J, Van Beek J, Starrlight S, Vansteenbrugge L, Van Walraven L, Langenberg V, Van der Veer HW, Hostens K, Pitois S, Robbens J (2014) Modelling survival and connectivity of *Mnemiopsis leidyi* in the southern North Sea and Scheldt estuaries. *Ocean Sciences*, **11**: 405–424.
- Van Walraven L, Langenberg VT, Dapper R, Witte JI, Zuur AF, van der Veer HW (2014) Long-term patterns in 50 years of scyphomedusae catches in the western Dutch Wadden Sea in relation to climate change and eutrophication. *Journal of Plankton Research*, **37**: 151–167.
- Van Walraven L, van Looijengoed W, Jung S, Langenberg V, van der Veer H (2018) Temporally varying isotopic niche overlap of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* with other zooplanktivores in the western Dutch Wadden Sea. bioRxiv 402602.
- Vanderploeg HA, Scavia D (1979) Calculation and use of selectivity coefficients of feeding : zooplankton grazing. *Ecological modelling*, **7**: 135–149.
- Vandendriessche S, Vansteenbrugge L, Hostens K, Maelfait H (2013) Jellyfish, jellypress and jellyperception. *Ilvo medeling nr*, **142**: 48 p.
- Vansteenbrugge L (2015) The Non-indigenous ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the southern north sea : Ecological and socio-economic effects related to its trophic position and the current distribution of gelatinous zooplankton. *Thèse de doctorat, Ghent University, Belgium*, 287 p.
- Vansteenbrugge L, Hostens K, Vanhove B, De Backer A, De Clippele L, De Troch M (2016) Trophic ecology of *Mnemiopsis leidyi* in the southern North Sea: a biomarker approach. *Marine Biology*, **163**: 1–17.
- Vaquer-Sunyer R, Duarte CM (2008) Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**: 15452–15457.
- Veyret Y, Reghezza M (2006) Vulnérabilité et risques. L'approche récente de la vulnérabilité. *Annales des mines*, 9–13.
- Verity PG, Smetacek V (1996) Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, **130**: 277–293.
- Verity PG, Alber M, Bricker SB (2006) Development of hypoxia in well-mixed subtropical estuaries in the southeastern USA. *Estuaries and Coasts*, **29**: 665–673.
- Vidal J (1980a) Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Marine Biology*, **56**: 135–146.
- Vidal J (1980b) Physioecology of zooplankton. III. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the metabolic rate of *Calanus pacificus*. *Marine Biology*, **56**: 195–202.
- Vinogradov ME, Shushkina EA, Musaeva EI, Sorokin PY (1989) A newly acclimated species in the Black Sea : the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora : Lobata). *Oceanology*, **29**: 220–224.
- Vinogradov ME (1990) Investigation of the pelagic ecosystem of the Black Sea (44<sup>th</sup> cruise of the R/V Dmitry Mendeleev), 4 July–17 September 1989. *Oceanology*, **30**: 254–256.
- Vinogradov ME, Shushkina EA, Bulgakova YV, Serobaba II (1995) Consumption of zooplankton by the comb jelly *Mnemiopsis leidyi* and pelagic fishes in the Black Sea. *Oceanology of the Russian Academy of Sciences*, **35**: 523–527.
- Visbeck M (2018) Ocean science research is key for a sustainable future. *Nature communications*, **9**:690.
- Vizzini S, Mazzola A (2003) Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope ratios (<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C and <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N) of primary producers and consumers in a western Mediterranean coastal lagoon. *Marine Biology*, **142**: 1009–1018.
- Vizzini S, Mazzola A (2008) The fate of organic matter sources in coastal environments : a comparison of three Mediterranean lagoons. *Hydrobiologia*, **611**: 67–79.

Vizzini S, Savona B, Do Chi T, Mazzola A (2005) Spatial variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios in a Mediterranean coastal lagoon. *Hydrobiologia*, **550**: 73–82.

### - W -

- Waggett R, Costello JH (1999) Capture mechanisms used by the lobate ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, preying on the copepod *Acartia tonsa*. *Journal of Plankton Research*, **21**: 2037–2052.
- Waggett RJ, Buskey EJ (2006) Copepod sensitivity to flow fields : detection by copepods of predatory ctenophores. *Marine Ecology Progress Series*, **323**: 205–211.
- Waggett RJ, Sullivan LJ (2006) Feeding efficiency of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research*, **28**: 719–723.
- Wallner A, Hunziker M (2001) Die Kontroverse um den Wolf–Experteninterviews zur gesellschaftlichen Akzeptanz des Wolfes in der Schweiz. *Forest, snow and landscape research*, **76**: 191–212.
- Wiebe PH, Holland WR (1968) Plankton patchiness: effects on repeated net tows. *Limnology and Oceanography*, **13**: 315–321.
- Williams CM, Henry HA, Sinclair BJ (2015) Cold truths: how winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. *Biological Reviews*, **90**: 214–235.
- Witkowski F, Andral B, Derolez V, Tomasino C (2017) Campagne de surveillance DCE 2015 en Méditerranée française. *Convention Agence de l'Eau RMC / Ifremer n° 2014-2292*, 79 p.
- Wolsink M (2010) Contested environmental policy infrastructure : Socio-political acceptance of renewable energy, water, and waste facilities. *Environmental Impact Assessment Review*, **30**: 302–311.
- WoRMS Editorial Board (2019). World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2019-01-15. doi:10.14284/170

### - Y -

- Yáñez-Arancibia A, Nugent RS (1977) El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras. An. Centro Cienc. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, **4**(1): 107–114.
- Yentsh C, Menzel D (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research*, **10**: 221–231.
- Yoffe B, Baruchin AM (2004) Mediterranean jellyfish (*Rhopilema nomadica*) sting. *Bruns*, **30**(5): 503-504.
- Yousefian M, Kideys AE (2003) Biochemical composition of *Mnemiopsis leidyi* in the southern Caspian Sea. *Fish Physiology and Biochemistry*, **29**: 127–131.

### - Z -

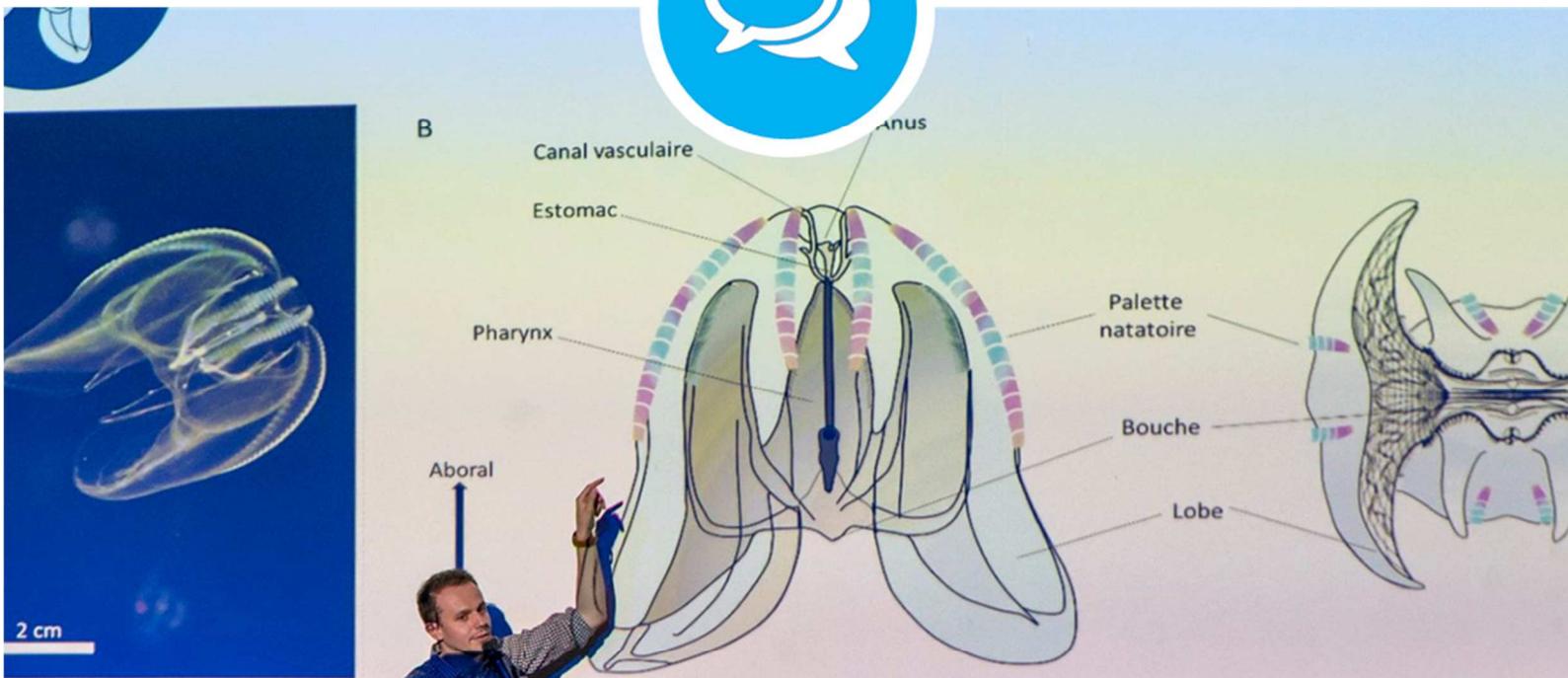
- Zaghmouri I, Michotey VD, Guasco S, Raimbault P, Garcia N, Bernard G, Bonin PC (2013) Trends in salinity and inorganic nitrogen compounds in the Berre lagoon (1994–2011) bacterial activities and nitrogen budgets. *Marine pollution bulletin*, **67**: 55–65.
- Zaika VE (1992) The ecosystem degradation is increasing. In problems of the Black Sea. In: *International Conference on Problems of the Black Sea*. Sevastopol, Ukraine, November, 10–15.
- Zaitsev YP (1992) Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. *Fisheries Oceanography*, **1**: 180–189.
- Zalio P-P (1996) Urbanités marseillaises. Marseille, terrain des sciences sociales. Enquête [En ligne], 4 | 1996, mis en ligne le 12 juillet 2013, consulté le 27 août 2018. URL : <http://journals.openedition.org/enquete/903>.
- Zhang H, Shin PK, Cheung SG (2015) Physiological responses and scope for growth upon medium-term exposure to the combined effects of ocean acidification and temperature in a subtidal scavenger *Nassarius conoidalis*. *Marine environmental research*, **106**: 51–60.
- Zenetos A, Pancucci-Papadopoulou M, Zogaris S, Papastergiadou E, Vardakas L, Aligizaki K, Economou AN, Thessaloniki (Greece) Aquatic alien species in Greece (2009): tracking sources, patterns and effects on the ecosystem. *Journal of Biological Research Scientific Annals of the School of Biology*, **12**: 135–172.
- Zenetos A, Gofas S, Verlaque M, Çinar ME, Garcia Raso JE, Bianchi CN, Morri C, Azzurro E, Bilecenoglu M, Froggia C (2010) Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*, **11**(2): 381-493.
- Ziadi B, Dhib A, Turki S, Aleya L (2015) Factors driving the seasonal distribution of zooplankton in a eutrophicated Mediterranean Lagoon. *Marine Pollution Bulletin*, **97**: 224–233.
- Zuindeau B (2006) Le réseau comme forme d'organisation de l'interdisciplinarité « par le bas » : l'exemple de Développement durable et Territoires fragiles. *Natures Sciences Sociétés*, **14**: 286–292.

## - Sites internet -

- GIPREB | <http://www.etangdeberre.org/un-territoire-au-potentiel-touristique-a-developper> (consulté en juillet 2017).
- Globalast | <http://archive.iwlearn.net/globalast.imo.org/index.html> (consulté en 2017)
- Hydrofrance | [www.hydrofrance.fr](http://www.hydrofrance.fr). (consulté entre 2015 et 2017)
- Marine Traffic | [www.marinetraffic.com](http://www.marinetraffic.com) (consulté le 5 juin 2018).
- Ministères Français de la Transition Ecologique | <https://www.ecologique-sp.ire.gouv.fr/especes-exotiques-envahissantes> (consulté en septembre 2018).



# Communication, posters, publications et presse



Photographie de couverture | Présentation de *Mnemiopsis leidyi* à l'aquarium de Paris © Cinequa Paris.

## Communication, posters, publications et presse

### Communications scientifiques



#### GROUPEMENT DE RECHERCHE CNRS 3647 INVASIONS BIOLOGIQUES

24 octobre 2016 | Marseille, France.

**Guillaume Marchessaux**, Cécilia Claeys, Aurélie Arnaud, Eva Jimenez, Delphine Thibault. *Connaissance et gestion d'espèces invasives aquatiques dans le cadre des politiques de réhabilitation d'une lagune côtière méditerranéenne : le cas de Mnemiopsis leidyi dans l'étang de Berre.*



#### EUROPEAN SOCIOLOGICAL ASSOCIATION CONGRESS

Du 29 août au 1<sup>er</sup> septembre 2017 | Athènes, Grèce.

**Guillaume Marchessaux**, Delphine Thibault, Cécilia Claeys. « Jellyfish » bloom, swimmers and fishermen: An interdisciplinary comparison between two French Mediterranean lagoons



#### DOC2AMU INTERDISCIPLINARY DOCTORAL DAY

13 octobre 2017 | Marseille, France.

**Guillaume Marchessaux**, *Interdisciplinary study on the invasive ctenophore Mnemiopsis leidyi in the Berre Lagoon.*



#### ECOLE DE MODELISATION NUMERIQUE

Du 19 au 25 avril 2018 | Sidi Bou-Saïd, Tunisie.

**Guillaume Marchessaux**, Cristèle Chevalier, Cécilia Claeys, Delphine Thibault. *L'apport de la modélisation dans la compréhension de l'impact du cténaire invasif Mnemiopsis leidyi dans l'étang de Berre (France).*



#### FRENCH-AMERICAN DOCTORAL EXCHANGE PROGRAM ON OCEAN

Du 20 au 26 mai 2018 | Université de Corvallis, Oregon & SCRIPPS Research Institute, Californie.

**Guillaume Marchessaux**, Cécilia Claeys, Delphine Thibault. *Mnemiopsis leidyi in the Berre Lagoon (Southeast France) : An Interdisciplinary study on an invasive species.*



#### CONGRES COBATY

15 juin 2018 | Martigues, France.

**Guillaume Marchessaux**, Cécilia Claeys, Delphine Thibault. *Mnemiopsis leidyi dans l'étang de Berre.*

## Posters scientifiques

---



### 5TH INTERNATIONAL JELLYFISH BLOOM SYMPOSIUM

30 mai au 3 juin 2016 | Barcelone, Espagne.

**Guillaume Marchessaux**, Mélanie Ourgaud, Cécilia Claeys, Delphine Thibault. *Mnemiopsis leidyi* in the Berre Lagoon : predation, reproduction and population dynamics.



### CONGRES DE L'ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

4 et 5 mai 2017 | Aix-en-Provence, France.

**Guillaume Marchessaux**, Cécilia Claeys, Delphine Thibault. *L'interdisciplinarité dans l'étude des espèces invasives : le cas du cténaire Mnemiopsis leidyi dans l'étang de Berre. 1<sup>er</sup> prix du poster.*



### FRENCH-AMERICAN DOCTORAL EXCHANGE PROGRAM ON OCEAN

Du 20 au 26 mai 2018 | Université de Corvalis, Oregon & SCRIPPS Research Institute, Californie.

**Guillaume Marchessaux**, Cécilia Claeys, Delphine Thibault. *Mnemiopsis leidyi* in the Berre Lagoon (Southeast France) : An Interdisciplinary study on an invasive species.

5<sup>TH</sup> INTERNATIONAL JELLYFISH BLOOM SYMPOSIUM | DU 30 MAI AU 3 JUIN 2016 – ESPAGNE.



# Mnemiopsis leidyi in the Berre lagoon: predation, reproduction, and population dynamics

Guillaume Marchessaux, Mélanie Ourgaud, Cécilia Claeys, Delphine Thibault



06

### Introduction

The Berre lagoon is the largest French water body located near Marseille. It has been under strong anthropogenic pressures since the Romans leading to disturbance and pollution events. Freshwater inflows were strongly increased (at time 3.7 times the volume of the lagoon) in 1966 following the implementation of the St Chamas EDF powerplant. After ~20 years of rehabilitation efforts, the lagoon is now typical of brackish waters environment with increasing numbers of marine species from Mediterranean Sea. Observed in blooming conditions for the first time in September 2005, the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* has become a dominant component of the pelagic ecosystem. Due to its high abundance, high reproduction and predation rates, it is impacting the functioning of the whole lagoon. Spatial distribution within the lagoon appeared to be forced mainly by temperature, as salinity plays little role. Even though the population appeared well established, winter temperature below 3 °C and long period of coldness led to the disappearance of the ctenophore for several months in 2011 and 2012. The objectives of this study are to assess according to temperature variations the response of *Mnemiopsis leidyi* in terms of food consumption and diet composition, reproduction capacity as well as population dynamics

### Material and Methods



**Stations:** *In situ* survey is conducted bimonthly at seven stations (fig. 1). S1 station is characterized by the presence of *Zostera* meadows. S2 and S3 are located near freshwater natural and anthropogenic inflows (2 rivers and the powerplant). S4, S6 and S7 are close to beaches and S5 located in the center of the lagoon over the deepest section (8 m).

***Mnemiopsis leidyi* life cycle:** local population of *Mnemiopsis* originates from the Black Sea. The ctenophore is well known for its high reproductive capacity (up to 10 000 eggs d<sup>-1</sup>; Jaspers et al., 2014) limited by temperature below 12 °C. Life cycle is completed in ~14 days, with the succession from eggs, to cydippid larvae to tentaculated transition stage to adults (fig. 2).

**Sampling:** Ctenophores are collected with a modified Regent net (700 µm, ø 1.5 m) except larvae and eggs which are collected with a modified WP2 (200 µm, ø 0.3 m). Zooplankton community is collected with a modified WP2 plankton net (80 µm, ø 0.5 m). Total *Mnemiopsis* population biovolume is measured using a graduated cylinder. Individuals are measured (20 adults and total number of larvae) at each station. *Mnemiopsis* and total zooplankton specific (dissecting microscope) is determined. Water parameters are measured with a Seabird CTD 19+ (salinity, temperature, chlorophyll, turbidity, fluorescence).

**Gut contents analysis:** Animals are collected with a hand net early morning (8-9 am). They are placed individually in graduated tubes filled with buffer seawater:formalin solution (4 %). *Mnemiopsis* biovolume is measured. Items found in the gut are analyzed under a dissecting microscope, counted, measured and carbon dry weight estimated. Prey preference or avoidance was assessed through the Miv selectivity index (Lazzaro, 1987).

**Digestion time:** Individuals placed in 1L Berre water container with zooplankton *ad libitum* for 1h. Each organism is then placed in a 10 mL dish filled with filtered seawater. Gastric emptying is followed through time on a 10 min time interval until complete disappearance of the prey. Pictures are taken every time to allow us to determine prey types and numbers using Imago.

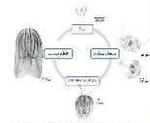


Figure 2. Life cycle of *Mnemiopsis*, from Vansteenberghe, 2015.

### Results and Discussion

#### (1) Zooplankton population dynamics

Zooplankton community is largely dominated by meroplankton (ciliopods, gasteropods, bivalves, polychetes) in early winter and spring (fig. 3). Copepods are making a larger part of the community during winter reaching over 50% of the zooplankton on January 22, 2016 decreasing then on. The invasive copepod *Acartia tonsa* is the main component of the copepod community (33.75 ± 18.67 %). Other holoplankton are the least (> 0.5 %) important except on Oct 23 2015 (38 %). Appendicularians and *Aurelia* sp. ephyrae were only present in our samples on Oct 23, 2015. Zooplankton abundance is displaying large variations with the highest abundance observed on October 23, 2015 (620 ± 150 ind.m<sup>-3</sup>) and the lowest abundance on February 25 2016 (55 ± 578 ind.m<sup>-3</sup>).

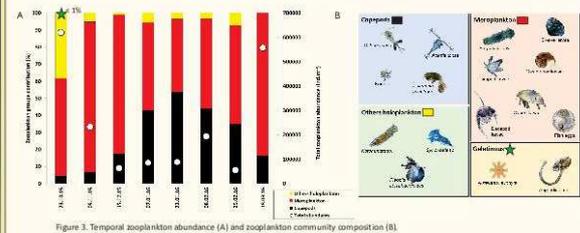


Figure 3. Temporal zooplankton abundance (A) and zooplankton community composition (B).

#### (2) *Mnemiopsis leidyi* population dynamics

During winter (fig. 4), *Mnemiopsis* population is mainly composed of tentaculated larvae (S1: 121.9 ± 188 ind.m<sup>-3</sup>; S2: 50.33 ± 55.99 ind.m<sup>-3</sup>; S3: 61 ± 47.4 ind.m<sup>-3</sup>). Large individuals are often less abundant (< 1 % of the total abundance) except at S7 (5.92 ± 0.82 ind.m<sup>-3</sup>).

Adults: Average oral-aboral length was constant (~ 2.3 cm) from November to February (fig. 5) with the largest organisms found near freshwater inflows (2.13 ± 0.83 cm at S2 and 2.02 ± 0.62 cm at S3). *Mnemiopsis* is still present at temperature ~ 4 °C with a significant decrease in size (0.93 ± 0.06 cm; p = 0.07). Large individuals are often less abundant (< 1 % of the total abundance) except at S7 (5.92 ± 0.82 ind.m<sup>-3</sup>).

Tentaculated stages were present through the whole lagoon with abundance ranging from 50.33 ± 55.99 ind.m<sup>-3</sup> S2 to 121.9 ± 188 ind.m<sup>-3</sup> at S1 (fig. 5). Average size increased significantly (p = 0.024) with time from 0.25 ± 0.01 cm to 0.49 ± 0.06 cm between Feb 02 and March 18. At that time of year with temperature ~ 9 °C, *Mnemiopsis* larvae showed a growth rate of 0.06 mm d<sup>-1</sup> which is within the range given by Gambill et al. (2015).

- We can therefore assume that
- (1) the population's growth is slower in winter
- (2) *Mnemiopsis* reproduces continuously

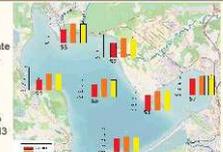


Figure 4. Spatial distribution of *Mnemiopsis* (Kdiss abundance > 1) different life stages.

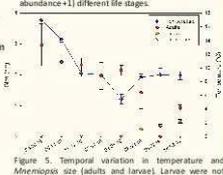


Figure 5. Temporal variation in temperature and *Mnemiopsis* size (adults and larvae). Larvae were not accounted for before February 2016.

#### (3) Feeding of *Mnemiopsis leidyi*

Food composition of *Mnemiopsis* (fig. 6) : copepods (*Acartia tonsa*, *Oithona rana*, *Euterpina acouffrons* and nauplii), Cladocera (*Pleopsis polyphaemoides*), Decapod larvae, Amphipods (*Corophium insidiosum*), cimped larvae, bivalve larvae, gasteropod larvae, polychete larvae and fish eggs.

During winter (mean T = 8 °C, fig. 7A), *Mnemiopsis* (mean BV: 2.3 ± 1.3 mL) showed a preference (Ei ~ 1) for large items. *Corophium insidiosum*, decapod larvae and fish eggs, *Acartia tonsa* C1 copepodites and adults are also actively selected. Meroplankton composing 2/3 of the zooplankton community are also largely ingested but not actively selected (Ei = 0.5). On average guts content was 22.42 ± 4.10 µgC.ind<sup>-1</sup>.

At the beginning of spring (mean T = 12 °C) *Mnemiopsis* (mean BV: 8.6 ± 2.3 mL) appears to have a much higher predation activity than during winter (fig. 7B) with an average gut contents of 126.83 µgC.ind<sup>-1</sup>. The ctenophore showed a real preference for amphipods, decapod larvae and *Euterpina acouffrons*. But C3-C5 copepodites and adults of *Acartia tonsa* as well as *Pleopsis polyphaemoides* were also actively selected. Meroplankton represents a lower contribution to *Mnemiopsis* feeding.

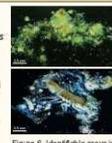


Figure 6. Identifiable preys in *Mnemiopsis leidyi* gut. (A) *pleuromma*, *Pleopsis polyphaemoides*, cimped larvae and others digested items (B) Amphipods, copepods and meroplankton.

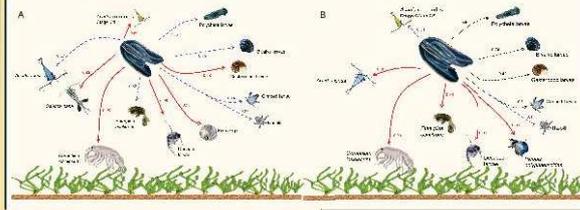


Figure 7. Miv selectivity index during winter (A) and at the beginning of spring (B).

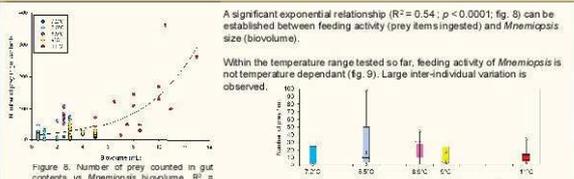


Figure 8. Number of prey counted in gut contents of *Mnemiopsis* biovolume, R<sup>2</sup> = 0.54, p < 0.0001.

A significant exponential relationship (R<sup>2</sup> = 0.54; p < 0.0001; fig. 8) can be established between feeding activity (prey items ingested) and *Mnemiopsis* size (biovolume).

Within the temperature range tested so far, feeding activity of *Mnemiopsis* is not temperature dependant (fig. 9). Large inter-individual variation is observed.



Figure 9. Boxplot of number of prey per mL vs temperature.

Gastric emptying experiment is run in the lab at 9 °C (21/03/2016). Over 50 % of preys are digested after only 20 min. Guts are completely empty after 90 min (fig. 10). Digestion time of specific item can also be followed (cimped larvae are digested faster than copepods). Some items are not digested at all (copepods' exoskeleton). *Mnemiopsis* digests cimped larvae faster than larger prey (copepods).

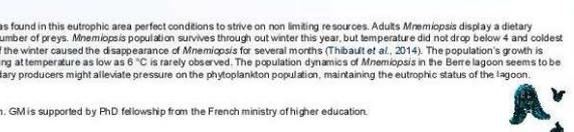


Figure 10. Gastric emptying of *Mnemiopsis leidyi* at 9°C. *Mnemiopsis* size: 1.262 cm.

### Conclusion

*Mnemiopsis leidyi* has established a large population in the highly productive Berre Lagoon for over 10 years now. The ctenophore has found in this eutrophic area perfect conditions to thrive on non limiting resources. Adults *Mnemiopsis* display a dietary preference on large amphipods, decapods larvae and copepods but also fish eggs at time, with larger individuals feeding on higher number of preys. *Mnemiopsis* population survives through out winter this year, but temperature did not drop below 4 and coldest condition did not last. In the opposite in 2011 and 2012 temperatures dropped below 3 °C or period of coldness lasted through most of the winter caused the disappearance of *Mnemiopsis* for several months (Thibault et al., 2014). The population's growth is reduced in winter, and larvae growth (0.06 mm d<sup>-1</sup>) is in accordance to that of Gambill et al. (2015). Nevertheless reproduction occurred at temperature as low as 6 °C is rarely observed. The population dynamics of *Mnemiopsis* in the Berre lagoon seems to be mainly driven by temperature as food or salinity play no significant roles. The potential top-down control of *Mnemiopsis* on the secondary producers might alleviate pressure on the phytoplankton population, maintaining the eutrophic status of the lagoon.

**Acknowledgements:** We thank the Groupe d'Intérêt Public pour la Réhabilitation de l'Etang de Berre (GIPREB) for their contribution. GM is supported by PhD fellowship from the French ministry of higher education.

References : Gambill, Moller, Peck(2015) Effects of temperature on the feeding and growth of the larvae of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of Plankton Research* 37, 1001-1005.  
 Jaspers, Costello, Colin (2014) Carbon content of *Mnemiopsis leidyi* eggs and specific egg production rates in northern Europe. *Journal of Plankton Research*, 1-5.  
 Lazzaro (1987) Feeding behaviour and selectivities: ingestion and filtering rates of diambrosious fishes. *Science de la mer* 6, 11-29.  
 Thibault, Delby, Blanchot, Guillaux, Léon, Pagano (2014) *Mnemiopsis* in the Berre lagoon, what are the main triggers for its expansion ? CIESMICES. JNMS report, 25-28.  
 Vansteenberghe. (2015) The Non-indigenous ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the southern north sea : Ecological and socio-economic effects related to its trophic position and the current distribution of gelatinous zooplankton. (Ghent University), 287 p.



CONGRES DE L'ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT | 4 ET 5 MAI 2017 – FRANCE



### L'interdisciplinarité dans l'étude des espèces invasives : le cas du cténaire *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre

Guillaume Marchessaux, Cécilia Claeys, Delphine Thibault



#### Contexte

L'étang de Berre (Nord-Ouest de Marseille, est la plus grande lagune d'eau saumâtre d'Europe :  
 1930' → anthropisation : industries, rejets d'eau douce, eutrophisation  
 2006 → Directive européenne dans un but de réhabilitation.

Depuis 2005, le gélatineux invasif *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) prolifère dans l'étang de Berre.

Impacts écologiques : compétition avec les espèces planctonophages autochtones, pression de prédation sur zooplancton.

Impacts sociologiques : de forts colmatage de filets, diminution des prises.

Il s'agit dans notre étude d'associer océanographie et sociologie pour comprendre :

- (1) L'impact écologique
- (2) Conséquences sociologie de la prolifération de *M. leidyi* dans l'étang de Berre (fig. 1).

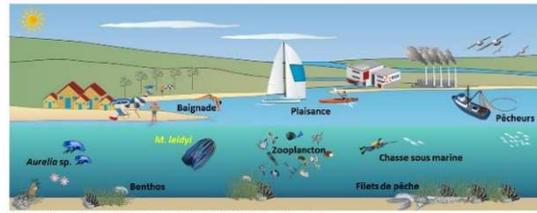


Figure 1. Schéma de l'étude interdisciplinaire de l'impact de *M. leidyi* dans l'étang de Berre

#### *Mnemiopsis leidyi* : un redoutable envahisseur

- Côtes atlantiques américaines et golfe du Mexique
- Introductions massives en Europe via la Mer Noire (fig.2)
- 3 à 12 cm
- Fort taux de ponte et de croissance
- Prédateur carnivore
- Espèce non urticante



Figure 2. Zones d'introductions de *M. leidyi* en Europe, notifiées et mise à jour à partir de Shiganova et al. (2014).

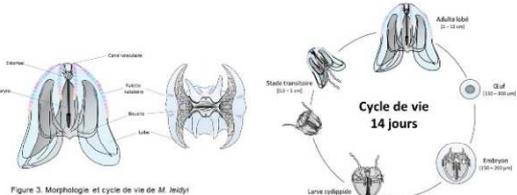


Figure 3. Morphologie et cycle de vie de *M. leidyi*

#### L'interdisciplinarité au cœur de l'étude de l'invasion de *M. leidyi*

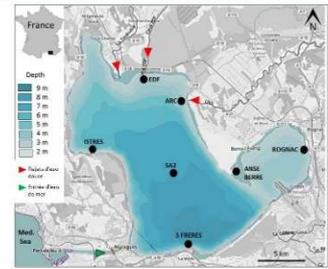
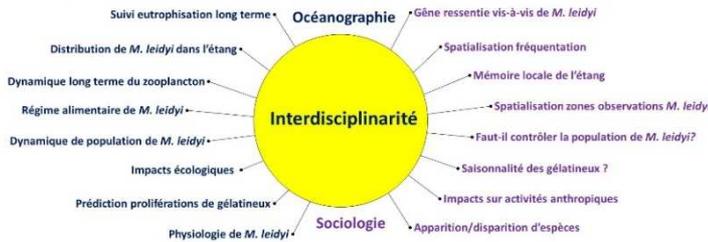


Figure 4. Site et stations de l'étude interdisciplinaire

#### Océanographie : dynamique de population de *M. leidyi*

*M. leidyi* → présent toute l'année (fig. 5). L'abondance en individus → plus de 1 000 ind.100m<sup>-3</sup> de l'automne au printemps. Population dominée par les larves sur les mêmes périodes avec des abondances comprises en 500 et plus de 1 000 ind.m<sup>-3</sup>.

→ Abondances les plus fortes observées près des rejets d'eau douce (EDF, Arc) et des stations d'épuration (Rognac). → Influences des rejets d'eau douce ? Zones refuges ?

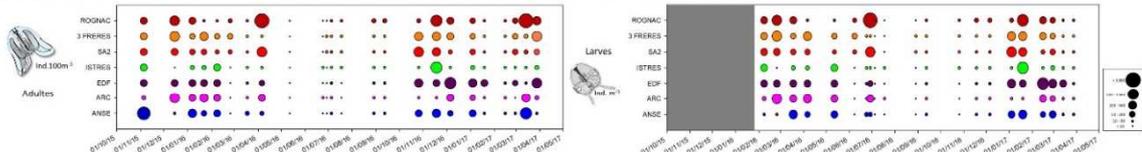


Figure 5. Abondances en adultes et larves de *M. leidyi* d'octobre 2015 à avril 2017 pour les 7 stations de prélèvements étudiées

#### Sociologie : gêne, nuisance ou cohabitation entre usagers et *M. leidyi*

Gêne occasionnée (fig. 6) → très localisée (près des plages à l'Ouest-Nord Ouest et dans le bassin Est).

*M. leidyi* est observée régulièrement au nord → embouchures de rivières et au sud-est de l'étang.

Les zones de fréquentation des usagers se superposent en majorité aux zones d'observations des gélatineux → les usagers ne sont pas autant gênés que ce qu'ils voient de gélatineux : pêcheurs sont très impactés (colmatage des filets, mutilation des prises, dégradation du matériel de pêche).

→ Cohabitation entre baigneurs/gélatineux, la nuisance n'est forte que lorsque les gélatineux sont en forte abondance. L'analyse thématique des entretiens permettra d'affirmer ou non cette hypothèse.



Figure 6. Cartographie de (1) la gêne occasionnée, (2) la fréquentation et (3) les zones d'observations des gélatineux par les usagers interviewés. (n = 21)

#### Conclusion et perspectives

Cette étude interdisciplinaire = l'intérêt de composer avec deux spécialités.

En océanographie → mieux comprendre comment cette espèce invasive s'est adaptée à l'environnement de l'étang de Berre et quel est l'impact écologique de sa présence.

En sociologie → la spatialisation, l'observation directe des impacts et la mémoire locale des usagers intègrent l'invasion de *M. leidyi* dans le paysage anthropique de Berre.

→ interdisciplinarité = compréhension globale de l'impact de *M. leidyi*.

#### Remerciements

Thèse financée par une bourse ministérielle inter-écoles doctorales. Nous remercions Mélanie Ourgaud (MIO), Justine Gadreaud (IMBE) et Bruno Belloni (MIO) pour leur contribution à ce travail notamment lors des sorties terrain. Nous remercions également le GIPREB.

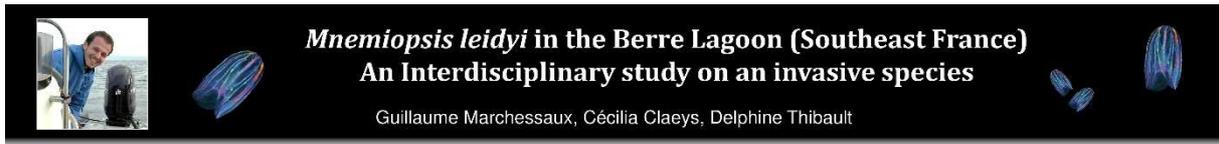


La thèse en images

Sea Walnut la nouvelle espèce de l'étang de Berre



FRENCH-AMERICAN DOCTORAL EXCHANGE PROGRAM ON OCEAN | DU 20 AU 26 MAI 2018 - USA



**Context**

The Berre Lagoon (southeast of France) is the largest European brackish water system 1930' → Anthropization: population and industry developments, freshwater inputs, eutrophication 1994 → Implementation of regulations for the rehabilitation of the lagoon

Since 2005, the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) proliferates in the Berre Lagoon.

**Ecological impacts:** competition with endemic species, predation pressure on zooplankton.  
**Sociological impacts:** clogging nets, lower catches, swimming nuisances.

Our interdisciplinary approach associate Natural and Social Sciences together to understand :  
(1) The ecological impacts of *Mnemiopsis leidyi* on the lagoon structure and functioning  
(2) The social consequences of the ctenophores presence (fig. 1).

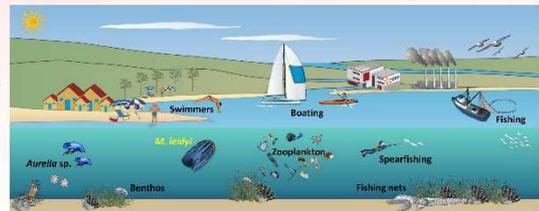


Figure 1. Interdisciplinary study of the impact of *M. leidyi* in the Berre Lagoon.

**Mnemiopsis leidyi : a formidable invader**

- East Coasts of America and Gulf of Mexico
- Two main introductions pathways in Europe through ballast waters (fig.2)
- Size : 1 to 12 cm (fig. 3)
- High reproduction and growth rates (fig. 3)
- Carnivorous predator using colloblasts



Figure 2. Introduction routes of *M. leidyi* in Europe, modified and updated from Casper et al. (2018).

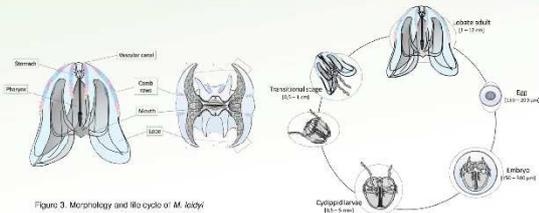


Figure 3. Morphology and life cycle of *M. leidyi*

**Interdisciplinarity at the heart of the study on Mnemiopsis leidyi**

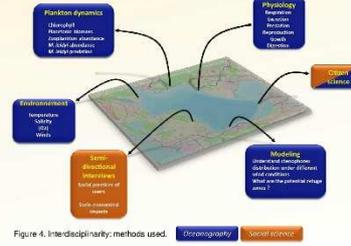
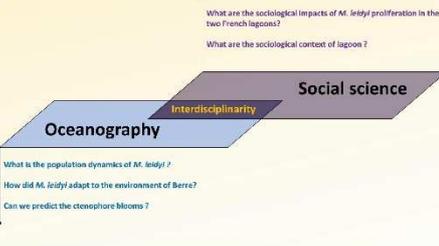


Figure 4. Interdisciplinarity: methods used.

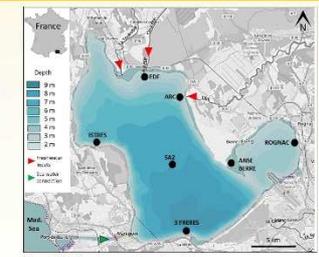


Figure 5. The Berre Lagoon and sampling stations

**Oceanography : Mnemiopsis leidyi population dynamics**

- Reproduction occurs most of the year (Fig. 6) with minima at the end of winter and maxima in summer.
- High eggs mortality observed
- Adult most abundant in summer to autumn.

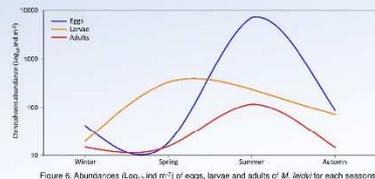


Figure 6. Abundances (Log<sub>10</sub> ind m<sup>-3</sup>) of eggs, larvae and adults of *M. leidyi* for each seasons.

Two temperature and salinity optimums are identified inducing high proliferations of *Mnemiopsis leidyi* (Fig. 7 ; Tab. 1)

Table 1. Temperature (°C) and salinity optimum for *M. leidyi*

Temperature (°C)	13 – 19 & 21 – 25
Salinity	15 – 18 & 21 – 28

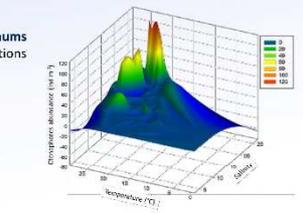


Figure 7. *M. leidyi* adults abundance (ind m<sup>-3</sup>) in relation to temperature (°C) and salinity of the lagoon.

**Sociology : nuisance or cohabitation between humans and Mnemiopsis leidyi**

- Harmful impacts very localized along beaches in the west northwest and in the east. *M. leidyi* is regularly observed in the North and in the southeast of the lagoon (Fig. 8A).
- Swimmers can still make use of the water facility when ctenophores are present. Critical ctenophores abundance for swimmers : 28 ind m<sup>-3</sup>. harmful impact stronger during high abundance period (summer).
- *Mnemiopsis* not a health hazard for human. But fishing activities strongly affected: net clogging leading to maiming of fish and destruction of nets; lowering incoming and increasing costs.
- User's frequentation areas mostly overlap with the observation of *Mnemiopsis* (Fig. 8B & C).

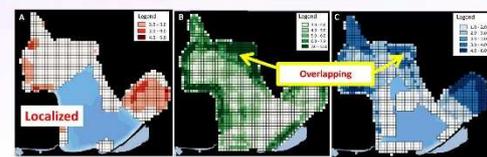


Figure 8. Distribution of (A) harmful effect caused by *M. leidyi*, (B) users frequentation and (C) the areas of *M. leidyi* observations by the users. (n = 21 interviews).

**Conclusion**

Natural science → understanding its ecology and role in the Berre Lagoon environment structure and functioning.  
Social science → understanding of the interactions between humans and ctenophores and characterizing its impacts on human's activities.

Interdisciplinary connections between natural science and social science → overall understanding the presence of *Mnemiopsis leidyi*

**Acknowledgements**

This project is supported by a PhD fellowship from the French Ministry of Higher Education and Research. We thanks Mélanie Ourgaud (MIO), Bruno Belloni (MIO) and the GIPREB for their contribution.

Contact:

References: Jaspers C, Huwer B, Antajan E, et al. Ocean current connectivity propelling the secondary spread of a marine invasive comb jelly across western Eurasia. *Global Ecol Biogeogr.* 2018;00:1–14

## Publications scientifiques

---

### Publication sans peer-review

---



**Guillaume Marchessaux**, Cécilia Claeys, Delphine Thibault (2017) La dérive des gélatineux le long du littoral provençal. Groupe Régional d'Experts sur le Climat en Provence-Alpes-Côte d'Azur (GREC PACA), Cahier thématique du groupe de travail « Mer et littoral », 30-30.



**Guillaume Marchessaux**, Cécilia Claeys, Delphine Thibault (2017) Le cténaire *Mnemiopsis leidy*, une invasion en lagunes. *Brève du Pôle-relai lagunes méditerranéennes*. En ligne.



**Guillaume Marchessaux**, Cécilia Claeys, Delphine Thibault (2017) Le gélatineux *Mnemiopsis leidy*, *Rapport d'activité 2017 Réserve Nationale de Camargue*, 100-101.



**Guillaume Marchessaux** (2018) Thèse de Guillaume Marchessaux sur *Mnemiopsis leidy*. *Bilan annuel 2017 Observatoire du Milieu – GIPREB*, 54-56.

### Publications avec peer-review

---

**Guillaume Marchessaux**, Justine Gadreaud, Bertrand Martin-Garin, Alain Thiéry, Mélanie Ourgaud, Bruno Belloni, Delphine Thibault (2017) First report of the invasive jellyfish *Gonionemus vertens* A. Agassiz, 1862 in the Berre Lagoon, southeast France. *BiolInvasions Records*, vol 6, issue 4 : 339-344.

## 2.5. La dérive des gélatineux le long du littoral provençal

Les méduses et les autres organismes gélatineux (cténaires et tuniciers pélagiques<sup>34</sup>) ont en commun d'être composés à 90 % d'eau et d'avoir des taux d'ingestion, de croissance et de reproduction parmi les plus élevés du règne animal. Ils présentent néanmoins des morphologies différentes, des comportements spécifiques ayant des rôles variés dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Partie intégrante du plancton, les organismes gélatineux, même lorsqu'ils atteignent 2 m de diamètre, sont transportés par les courants. De rares espèces ont cependant la capacité de lutter contre les courants et certaines réalisent des migrations journalières entre la surface des océans (ou des mers) et les profondeurs (entre 400 et 600 m), telles que *Pelagia noctiluca* en mer Méditerranée, alors que d'autres doivent rester en surface la journée, hébergeant dans leurs tissus des organismes photosynthétiques.

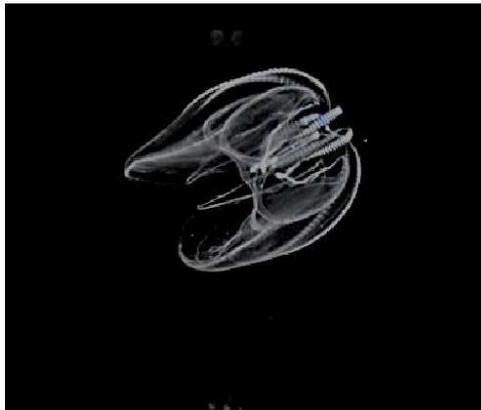


Photo 12. Cténaire invasif, *Mnemiopsis leidyi* (©B. Belloni)

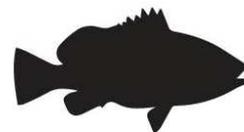
Plusieurs milliers d'espèces de gélatineux sont à ce jour recensées, mais la découverte d'espèces jusqu'ici inconnues se poursuit. En Méditerranée, des méduses, comme les *Pelagia noctiluca*, *Aurelia aurita*, *Rhizostoma pulmo*, *Chrysaora hysoscella* (toutes plus ou moins urticantes) ou des cténaires (*Mnemiopsis leidyi*, espèce introduite non urticante, photo 12) sont observées régulièrement, parfois en nombre très impressionnant : en mer Noire, par exemple, l'abondance en *Mnemiopsis leidyi* atteint jusqu'à 7000 individus par m<sup>3</sup>, représentant 95 % de la biomasse pélagique. En région Provence-Alpes-Côte d'Azur, les effets de ces proliférations touchent à ce jour principalement les activités balnéaires et la pêche. Sur les plages, *Pelagia noctiluca* est la principale

incriminée. Très urticante, sa présence peut amener les baigneurs à provisoirement et localement désertier les zones les plus touchées. Les impacts économiques demeurent, selon les témoignages des acteurs locaux interrogés, relativement acceptables, car ponctuels<sup>35</sup>. Dans les lagunes côtières (notamment les étangs de Berre et du Vaccarès), les pêcheurs professionnels sont les plus affectés par la prolifération de *Mnemiopsis leidyi*, espèce exotique invasive qui obstrue leurs filets<sup>36</sup> (photo 13). Ces derniers témoignent de manques à gagner significatifs. Ces proliférations de cténaires perturbent tout particulièrement la pêche à l'anguille soumise à une forte saisonnalité.



Photo 13. Filet de pêche colmaté suite à la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre (©D. Nicolas)

Il demeure cependant difficile d'observer et d'étudier les organismes gélatineux et plus encore, de prévoir leur échouage sur les plages en temps réel. En outre, l'apparente augmentation de leur nombre dans le monde, tout comme en Méditerranée, reste à confirmer. Il existerait une combinaison complexe de facteurs qui favoriserait la prolifération de gélatineux : augmentation de la température de l'eau, force et direction des courants, croissance du plancton, artificialisation du littoral, surpêche de poissons planctonophages (sardine, anchois, harengs) et introduction d'espèces invasives.



<sup>34</sup> Le milieu pélagique qualifie le milieu marin de pleine eau et les êtres qui y vivent. Il est associé à la zone ouverte des mers

<sup>35</sup> Enquête sociologique réalisée dans les régions marseillaises et niçoises dans le cadre du programme de recherche PROLITENSAN (Claeys et al., 2016)

<sup>36</sup> Des travaux de recherche interdisciplinaire associant océanologie et sociologie sont en cours concernant la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* dans l'étang de Berre et l'étang du Vaccarès, menés par Guillaume Marchessaux (Aix-Marseille Université)

## Le cténaire *Mnemiopsis leidyi*, une invasion en lagunes

Une étude interdisciplinaire[1] menée depuis 2015 s'intéresse à l'impact écologique et sociologique de la prolifération de ce gélatineux dans les étangs de Berre et de Camargue.

### \* Une espèce américaine introduite massivement en Europe

*Mnemiopsis leidyi* est inscrite sur la liste des 50 espèces les plus invasives au monde (IUCN). C'est une espèce de plancton gélatineux non urticante appartenant au phylum des cténaires (Fig. 1), native des côtes atlantiques américaines (Amérique du Sud, Golfe du Mexique et côte est des Etats-Unis). Elle y est observée principalement en zones côtières (i.e. estuaires, lagunes), zones à l'interface entre la mer et le continent, particulièrement influencées par les pressions anthropiques.

Transportée par les eaux de ballast de navires marchands, elle a atteint de nouvelles régions tout particulièrement en Europe. Elle y a été observée à partir de 1980 tout d'abord en Mer Noire, en Mer Caspienne, puis elle s'est déplacée grâce aux courants le long des côtes nord méditerranéennes (Mer de Marmara, Mer Egée, Mer Adriatique et Bassin nord-occidental).

Au début des années 2000, une autre vague d'introductions a touché l'Europe du Nord. En France, les premières observations de *M. leidyi* ont été faites dans l'étang du Vaccarès à la fin des années 1990, puis dans les étangs de Bages-Sigean, de Berre au début des années 2000 et plus récemment en mer (Marseille, Villefranche-sur-Mer), en Corse (étang de Biguglia), et dans les étangs de Villepey (2016). Elle a également été observée le long des côtes de Boulogne-sur-Mer en Manche depuis quelques années.

### \* Forte capacité de reproduction, faculté d'adaptation et croissance rapide : les clefs d'une invasion réussie

Espèce hermaphrodite, *M. leidyi* peut pondre, en conditions optimales, plus de 10 000 œufs par individu par jour. Son cycle de vie simple s'effectue en 14 jours en milieu tempéré. Elle s'adapte très bien à de grandes gammes de température (1°C à 32°C) et de salinité (2 à 38). Elle peut aussi survivre dans des zones très peu oxygénées et par conséquent est capable de « conquérir » des milieux aux caractéristiques parfois très différentes.

*M. leidyi* est aussi un prédateur carnivore opportuniste particulièrement vorace. Elle est capable d'ingurgiter une quantité de proies représentant jusqu'à 10 fois son poids humide par jour, et peut s'attaquer aussi bien à des proies de petites tailles (~100 µm : nauplii de copépodes, larves de bivalves et de gastéropodes) qu'à des proies faisant plusieurs millimètres (larves de poissons, juvéniles d'amphipodes). En conditions alimentaires défavorables, *M. leidyi* est capable de s'auto-digérer en puisant dans ses réserves et peut ainsi survivre durant des semaines.

### \* Son invasion, favorisée par l'eutrophication et la surpêche, aggrave les problèmes écologiques

L'eutrophication et la surpêche tendraient à favoriser le développement des populations de gélatineux et *M. leidyi* ne semble pas déroger à la règle. En Mer Noire, l'invasion de *M. leidyi* est intervenue en plein effondrement des stocks de sardines et d'anchois suite à une surpêche intensive. L'apparition massive de ce cténaire a seulement empiré ce phénomène, *Mnemiopsis* s'alimentant sur les œufs et larves de ces poissons et, combiné à la surpêche a provoqué d'importants dégâts écologiques et socio-économiques. Pour tenter de contrôler la population de *Mnemiopsis*, son prédateur spécifique, le cténaire *Beroë ovata*, y a été introduit. L'équilibre proie/prédateur a permis de maintenir la population de *Mnemiopsis* à un niveau d'abondance acceptable pour permettre, en complément d'une réglementation des pêches, un début de restauration des stocks de petits poissons pélagiques. En revanche, cette tentative de contrôle n'a pas fonctionné en Mer Caspienne où la population de *ovata* ne s'est pas maintenue.



Figure 2

### \* Vers une compréhension de l'impact de la prolifération de *M. leidyi* en lagunes méditerranéennes

Installée depuis le début du siècle dans les étangs de Berre et de Camargue, *M. leidyi* semble profiter pleinement des conditions d'eutrophication perdurant dans l'étang de Berre - malgré des efforts de régulation - permettant ainsi le maintien d'une communauté zooplanctonique (sa nourriture) très abondante, au-delà des seuils limitants pour le développement de *Mnemiopsis*.

Néanmoins, le cnidaire *Aurelia* sp., endémique à l'étang de Berre, a vu sa population décliner depuis l'introduction de *M. leidyi*. Ceci est certainement à mettre en relation avec la prédation de *Mnemiopsis* sur les éphyrales (premier stade méduses) d'*Aurelia*.

*M. leidyi* est présente toute l'année dans les étangs de Berre et de Camargue et des proliférations plus importantes sont observées de la fin du printemps jusqu'au début de l'hiver. Durant ces périodes-là, la population est composée principalement d'adultes, alors qu'en hiver, dominent les larves et les stades transitoires. L'étude en laboratoire du cycle de vie de la population de *M. leidyi* de l'étang de Berre a montré qu'en période froide, les jeunes individus bloquent leur croissance pour pouvoir survivre en attendant un réchauffement de l'eau.

Dans ces étangs, *M. leidyi* est identifiée comme un problème pour plusieurs activités humaines. En particulier, les pêcheurs professionnels à l'anguille, les plus affectés, indiquent que ces gélatineux obstruent leurs filets, pouvant même les déchirer et entraîner l'asphyxie des poissons qui y sont piégés (Fig. 2). Le manque à gagner pour ces pêcheurs est réel et se monte à plusieurs milliers d'euros. En revanche, cette espèce n'étant pas urticante, les activités de baignade sont peu impactées dans l'étang de Berre, même si certains nageurs n'apprécient guère de nager au milieu de ces masses de gélatineux. Une étude interdisciplinaire[1] menée depuis 2015, s'intéresse à la compréhension de l'impact écologique et sociologique de la prolifération de *M. leidyi* dans les étangs de Berre et de Camargue. Sur l'étang de Berre, la spatialisation des données interdisciplinaires recueillies lors de l'étude a révélé des situations de cohabitation entre les usagers et les cténaires où la présence de *Mnemiopsis* ne semble pas influencer les usagers dans leurs pratiques et dans le choix des zones qu'ils fréquentent. En revanche, la gêne, très localisée au Sud-Est et au Nord-Ouest de l'étang de Berre, peut être importante en conditions de fortes proliférations.

### \* MnemiObs, un programme d'observations citoyennes des gélatineux dans l'étang de Berre

MnemiObs, disponible sur le site du Gibreb, a vocation à collecter des informations complémentaires sur la distribution des gélatineux, grâce au concours des citoyens.

Le couplage de ces données citoyennes avec les données océanographiques, sociologiques, physiques (simulations en liens avec les conditions climatiques) permettront de mieux comprendre la dynamique de *Mnemiopsis* dans l'étang de Berre et ainsi de proposer des mesures de gestion adaptées aux conditions du milieu.

#### Contacts

Guillaume Marchessaux<sup>1</sup>, Cécilia Cleys<sup>2</sup> et Delphine Thibault<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Aix Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, Marseille, France

<sup>2</sup> Aix-Marseille Université, IRD, LPED, Marseille, France

Email : guillaume.marchessaux@mio.osupytheas.fr

Lien vers l'article :

<http://old.tourduvalat.org/fr/actualites/projets/le-ctenaire-mnemiopsis-leidyi-une-invasion-en-lagunes>



| 2017



### G.3.1 Le cténaire *Mnemiopsis leidyi* [G. MARCHESSAUX]

Espèce invasive, le gélatineux *Mnemiopsis leidyi*, présent dans les étangs de Berre et de Vaccarès depuis plus de dix ans, perturbe le fragile équilibre écologique de ces lagunes. *Mnemiopsis leidyi* est une espèce de plancton gélatineux non urticante appartenant au phylum des cténaires. Cette espèce est native des côtes atlantiques américaines (Amérique du Sud, Golfe du Mexique et côte est des Etats-Unis) où elle est observée principalement en zones côtières (i.e. estuaires, lagunes), zones à l'interface entre la mer et le continent, particulièrement influencées par les pressions anthropiques.

*Mnemiopsis leidyi* est inscrite sur la liste des 50 espèces les plus invasives au monde (IUCN). En effet, transportée par les eaux de ballast de navires marchands, elle a réussi à envahir de nouvelles régions tout particulièrement en Europe. Elle a y été observée à partir de 1980 tout d'abord en Mer Noire, en mer Caspienne, puis elle s'est déplacée grâce aux courants le long de côtes nord méditerranéennes. Grâce à une très forte plasticité (taux physiologiques élevés, large gamme de tolérance en termes de température et de salinité), elle est capable de « conquérir » des milieux aux caractéristiques parfois très différentes. Espèce hermaphrodite, elle peut pondre en conditions optimales plus de 10 000 œufs par individu par jour. Son cycle de vie simple, s'effectue en 14 jours en milieu tempéré. *M. leidyi* est aussi un prédateur carnivore opportuniste particulièrement vorace. Elle est capable d'ingurgiter une quantité de proies représentant jusqu'à 10 fois son poids humide par jour, et peut s'attaquer aussi bien à des proies de petites tailles (~100 µm : nauplii de copépodes, larves de bivalves et de gastéropodes) qu'à des proies faisant plusieurs millimètres (larves de poissons, juvéniles d'amphipodes). *M. leidyi* est une espèce dite eurytherme et euryhaline, c'est à dire qu'elle s'adapte très bien à de grandes gammes de température (1°C à 32°C) et de salinité (2 à 38). *M. leidyi* peut aussi survivre dans des zones très peu oxygénées. En conditions alimentaires défavorables, *M. leidyi* est capable de s'auto-digérer en puisant dans ses réserves et peut ainsi survivre durant des semaines.

Une étude interdisciplinaire menée depuis 2015 par Guillaume Marchessaux (MIO/LPED), s'intéresse à la compréhension de l'impact écologique et sociologique de la prolifération de *M. leidyi* dans les étangs de Berre et de Camargue.

Aucune saisonnalité n'a pu être identifiée dans la présence de *M. leidyi* dans les étangs de Berre et de Camargue, cependant, des proliférations plus importantes sont observées de la fin du printemps jusqu'au début de l'hiver. Durant ces périodes-là, la population est composée principalement d'adultes, alors qu'en hiver, dominent les larves et les stades transitoires. L'étude en laboratoire du cycle de vie de la population de *M. leidyi* de l'étang de Berre a montré qu'en période froide, les jeunes individus bloquaient leur croissance pour pouvoir survivre en attendant un réchauffement de l'eau.

Dans les étangs de Berre et de Vaccarès, la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* a été identifiée comme un problème pour plusieurs activités humaines. En effet, les pêcheurs professionnels à l'anguille, les plus affectés, indiquent que ces gélatineux obstruent leurs filets, pouvant même les déchirer et entraîner l'asphyxie des poissons qui y sont piégés. Le manque à gagner pour ces pêcheurs est réel et se monte à plusieurs milliers d'euros.

La population de *M. leidyi* est nettement établie dans l'étang de Berre. Toutefois, dans l'étang du Vaccarès cela est moins évident. Du fait des variations de salinité dans la lagune, la population de *M. leidyi* ne semble pas établie durablement dans l'étang du Vaccarès (faibles taux de reproduction pour

de faibles salinités). En revanche, l'hypothèse de l'arrivée ponctuelle du cténaire en Camargue est à vérifier. Du fait de la proximité géographique entre les deux étangs, il est possible que l'étang de Berre alimente en cténaires l'étang du Vaccarès via les courants marins. L'entrée des cténaires se faisant lors de l'ouverture des pertuis en Camargue. L'étude du déplacement des cténaires en lien avec les courants est en cours et pourrait affirmer ou infirmer cette hypothèse.



| 2018

### 5.2.2 Thèse de Guillaume Marchessaux sur *Mnemiopsis leidyi*

Guillaume Marchessaux réalise sa thèse de doctorat au MIO sur *Mnemiopsis leidyi*. Ci-dessous, il présente une synthèse des connaissances actuelles sur cette espèce.

Espèce invasive, le **gélatineux *Mnemiopsis leidyi*** (Figure 51) présent dans les étangs de Berre et de Vaccarès depuis plus de dix ans, perturbe le fragile équilibre écologique de ces lagunes. *Mnemiopsis leidyi* est une espèce de plancton gélatineux non urticante appartenant au phylum des cténaires (Fig. 1). Cette espèce est native des côtes atlantiques américaines (Amérique du Sud, Golfe du Mexique et côte est des Etats-Unis) où elle est observée principalement en zones côtières (i.e. estuaires, lagunes), zones à l'interface entre la mer et le continent, particulièrement influencées par les pressions anthropiques.

*Mnemiopsis leidyi* est inscrite sur la liste des 50 espèces les plus invasives au monde (IUCN). En effet, transportée par les eaux de ballast de navires marchands, elle a réussi à envahir de nouvelles régions tout particulièrement en Europe. Elle y a été observée à partir de 1980 tout d'abord en Mer Noire, en mer Caspienne, puis elle s'est déplacée grâce aux courants le long de côtes nord méditerranéennes. *M. leidyi* est une espèce dite eurytherme et euryhaline, c'est-à-dire qu'elle s'adapte très bien à de grandes gammes de température (1°C à 32°C) et de salinité (2 à 38). *M. leidyi* peut aussi survivre dans des zones très peu oxygénées. En conditions alimentaires défavorables, *M. leidyi* est capable de s'autodigérer en puisant dans ses réserves et peut ainsi survivre durant des semaines. Grâce à cette plasticité physiologique, *Mnemiopsis leidyi* est capable de « conquérir » des milieux aux caractéristiques parfois très différentes. Espèce hermaphrodite, elle peut pondre en conditions optimales plus de 10 000 œufs par individu par jour. Son cycle de vie simple,

s'effectue en 14 jours en milieu tempéré. *M. leidy* est aussi un prédateur carnivore opportuniste particulièrement vorace. Elle est capable d'ingurgiter une quantité de proies représentant jusqu'à 10 fois son poids humide par jour, et peut s'attaquer aussi bien à de petites proies planctoniques qu'à des proies faisant plusieurs millimètres (larves de poissons, juvéniles d'amphipodes).



Figure 51 : Photo de *Mnemiopsis leidy* (Source : Guillaume Marchessaux)

Une étude interdisciplinaire menée depuis 2015 par Guillaume Marchessaux (MIO & LPED, Aix-Marseille Université), s'intéresse à la compréhension de l'impact écologique et sociologique de la prolifération de *Mnemiopsis leidy* dans les étangs de Berre et de Camargue.

Aucune saisonnalité n'a pu être identifiée dans la présence de *M. leidy* dans les étangs de Berre et de Camargue, cependant, des proliférations plus importantes sont observées de la fin du printemps jusqu'au début de l'hiver. Durant ces périodes-là, la population est composée principalement d'adultes, alors qu'en hiver, ce sont les larves qui dominent. L'étude en laboratoire du cycle de vie de la population de *M. leidy* de l'étang de Berre a montré qu'en période froide, les jeunes individus bloquaient leur croissance pour pouvoir survivre en attendant un réchauffement de l'eau.



Figure 52 : Impact de blooms de *Mnemiopsis leidyi* sur des filets de pêche (Source : C.Claeys et S.Befeld)

Dans les étangs de Berre et du Vaccarès, la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* a été identifiée comme un problème pour plusieurs activités humaines. En effet, les pêcheurs professionnels sont les plus affectés : *Mnemiopsis* obstrue et dégrade les filets (Figure 52). De plus, en cas de fort colmatage, cela peut entraîner l'asphyxie des poissons capturés qui deviennent alors pour la plupart invendables. L'impact de l'invasion de *Mnemiopsis leidyi* sur la pêche peut entraîner une perte annuelle de 50 % du chiffre d'affaires. *Mnemiopsis leidyi* n'est pas urticante et n'impose donc pas la fermeture des activités de baignade. Cependant, la présence de fortes concentrations génère toutefois une gêne conséquente pouvant repousser les baigneurs.

La population de *M. leidyi* est nettement établie dans l'étang de Berre. Cette étude interdisciplinaire en océanographie et sociologie permet d'établir un état des lieux de l'impact de l'invasion de *Mnemiopsis leidyi* sur l'environnement de la lagune et sur les activités humaines qui y sont pratiquées. Ainsi, l'objectif final de cette étude sera de proposer des mesures de gestion de cette invasion adaptées à l'environnement de l'étang de Berre.

### 5.3 Classement de l'état des masses d'eau au titre de la DCE

L'Union européenne s'est engagée dans la voie d'une reconquête de la qualité de l'eau et des milieux aquatiques en adoptant la Directive cadre sur l'eau, transposée en droit français en 2004. Cette directive impose à tous les Etats membres de maintenir ou de recouvrer un bon état des milieux aquatiques d'ici 2020. Ce bon état englobe l'état écologique et l'état chimique d'une masse d'eau.

Afin d'établir l'état général des masses d'eau, la directive s'appuie sur l'évaluation d'un certain nombre d'éléments de qualité :

- état chimique : les évaluations se font à partir des concentrations mesurées dans l'eau et dans la matière vivante ;
- état écologique : les éléments de qualité suivis sont le phytoplancton, les paramètres physico-chimiques d'appui (essentiellement les nutriments), les macrophytes (espèces de référence et algues opportunistes), la macrofaune benthique associée au substrat meuble.

L'état écologique au titre de la DCE a été mis à jour dans ce document à partir des dernières campagnes DCE dont le maître d'ouvrage est l'Agence de l'Eau. Les données et résultats de ces campagnes sont disponibles dans trois documents :

- Campagne de surveillance DCE 2015, IFREMER, publié en avril 2017 ;
- Mise en œuvre du contrôle de surveillance au titre de la Directive cadre sur l'eau pour l'indicateur benthos/ année 2015, STARESO, publié en octobre 2016



## Rapid Communication

## First report of the invasive jellyfish *Gonionemus vertens* A. Agassiz, 1862 in the Berre Lagoon, southeast France

Guillaume Marchessaux<sup>1,\*</sup>, Justine Gadreaud<sup>2</sup>, Bertrand Martin-Garin<sup>3</sup>, Alain Thiéry<sup>2</sup>, Mélanie Ourgaud<sup>1</sup>, Bruno Belloni<sup>1</sup> and Delphine Thibault<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup>Aix Marseille Univ, Univ Toulon, CNRS, IRD, MIO, Marseille, France

<sup>2</sup>Aix-Marseille Univ, Univ Avignon, CNRS, IRD, IMBE, Marseille, France

<sup>3</sup>Aix-Marseille Univ, CNRS, IRD, Coll France, CEREGE, Marseille, France

<sup>4</sup>UMR MARBEC (IRD – Ifremer – Univ. Montpellier – CNRS), LMI ICEMASA, Department of Environmental Affairs, Cape Town, South Africa

\*Corresponding author

E-mail: [guillaume.marchessaux@mio.osupytheas.fr](mailto:guillaume.marchessaux@mio.osupytheas.fr)

Received: 17 July 2017 / Accepted: 7 October 2017 / Published online: 27 October 2017

Handling editor: Philippe Gouilletquer

### Abstract

The hydromedusa *Gonionemus vertens* A. Agassiz, 1862 was first detected in the Berre Lagoon, south of France, in July 2016. Early June 2017, following an early rise in temperature, much higher numbers of specimens were reported leading to several beach goers being stung and one going into anaphylactic shock. Effort to rehabilitate this highly anthropogenically altered lagoon has led to the redevelopment of the *Zostera* meadows, which might be favoring the clinging jellyfish. Developmental aberrations of specimens were noted, which could be linked to the remaining presence of chemicals from the industrial development period. Impact of this predator species on the functioning of the lagoon ecosystem should also be studied.

**Key words:** Hydromedusae, Mediterranean lagoon, occurrence, invasive species, human's health impacts

### Introduction

Non-indigenous species introductions in sink ecosystems constitute a major source of biological pollution (Boudouresque and Verlaque 2002; Elliott 2003). While many species have been transported and introduced in new areas; some of them have no real impact on invaded ecosystem (Hewitt et al. 2004; Gasith et al. 2011). However, when a species becomes invasive, it has strong ecological and economic impacts: modifying the diversity; the ecosystem functioning (e.g., competition, predation); and affecting human activities (e.g. fisheries, industrial complex and tourism) (Gallardo et al. 2016). Among invasive species, gelatinous zooplankton are important players in locations such as the Berre Lagoon, France.

The Berre Lagoon is the largest (155 km<sup>2</sup>) French lagoon along the Mediterranean coast. It has been receiving large volume of freshwaters through

natural rivers and succession of large hydroelectric power plants. High nutrient loads leading to excessive eutrophication occurred for over 30 years, and a variety of legislative measures were adopted to improve the health of the lagoon, including measures to reduce strong salinity variations (minimum above  $\geq 14$ : European directive). While the increase in salinity led to an increase of the planktonic diversity, it also enabled colonization by invasive species. For example, the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1860 became established in 2005 and is now a prominent inhabitant of the lagoon and poses threat to the functioning of the pelagic food web, while others can be associated with human health risks. Here we report on the first observations of the highly potent hydromedusae *Gonionemus vertens* A. Agassiz, 1862 in the Berre Lagoon.

*Gonionemus vertens* (Hydrozoa, subclass Trachylinae) is a small hydromedusa (1–2 cm) and one of 47

First report of *Gonionemus vertens* in the Berre Lagoon

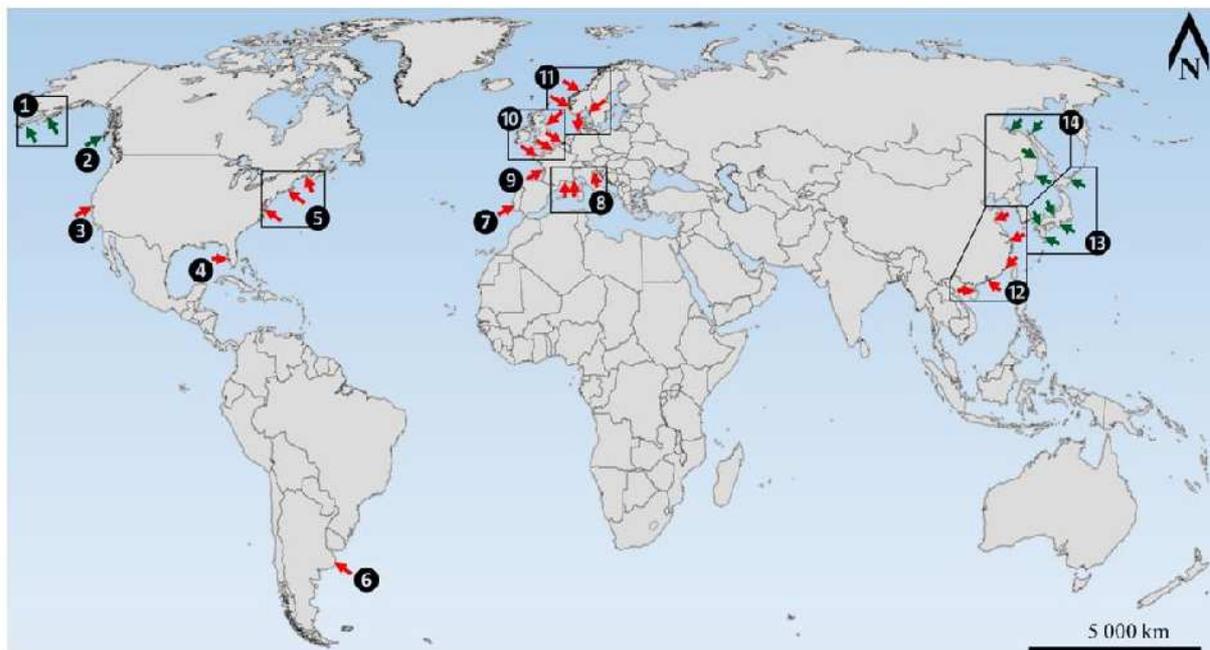


Figure 1. World-wide distribution of *Gonionemus vertens* from literature (Table S2). Green arrows : native areas. Red arrows : introduced populations. ① to ⑭ : numbered locations.

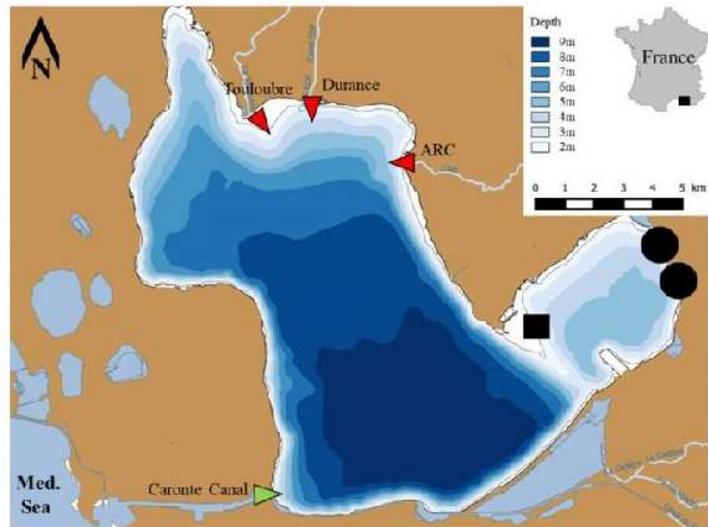
known species in the order Linnomedusae (Schuchert 2016). *G. vertens* medusae reproduces sexually, the fertilised egg developed into a ciliated planula, which will then settle on the seabed and grow into a tiny solitary polyp (~ 1 to 2 mm) attached to a substrate (i.e. molluscs' shells). Young medusae or more polyps can be budded off from the initial polyp (Perkins 1902). Cysts formation from polyps has also been observed (Uchida 1976); cysts can also contribute when conditions are favorable to medusae production. *G. vertens* is commonly called the clinging jellyfish as it "clings" onto seagrasses using adhesive patches, modified cells found usually on the lower section of the tentacles. *G. vertens* is a predator of zooplankton, including copepods and fish larvae (Todd et al. 1966), and other organisms living on the seagrass meadows. *G. vertens* is likely native to the North Pacific Ocean (Figure 1) (Fofonoff et al. 2003; Gaynor et al. 2016), but has been introduced to the East coast of the USA (Massachusetts and recently in New Jersey), the coast of Argentina, the Baltic Sea, and North Atlantic (Fofonoff et al. 2003 and reference therein; Rodriguez et al. 2014; Gaynor et al. 2016; Govindarajan and Carman 2016; Govindarajan et al. 2017). *G. vertens* has been reported already, but only one or a few times despite intense research effort in the Mediterranean Sea,

around Sète (Thau Lagoon), in Villefranche-sur-Mer on leaves of the seagrass *Posidonia oceanica* (France) and in the Gulf of Trieste (Italy) (Picard 1951; Picard 1955; Edwards 1976; Bakker 1980).

#### Material and methods

*G. vertens* medusae were first observed between July 5–12, 2016, in shallow *Zostera* meadows (1.5 m depth) in the Eastern sector of the Berre Lagoon (Figure 2), during a survey directed at *Mnemiopsis leidyi*. Individuals (Table S1) were handpicked using gloves. On 13 June 2017, following a report from a lifeguard that several bathers had been stung, *G. vertens* was observed again but with over 100 specimens counted. Each time temperature and salinity of the surrounding water was measured using a CTD probe. Specimens were observed under a stereomicroscope (Leica® M165C) and identified following Kramp (1959), Arai and Brinkmann-Voss (1980), Bakker (1980) and Bouillon et al. (2004). Specimens were measured to the nearest mm in 2016 and 1 µm using ImageJ software in 2017 (Supplementary material Table S1), development of the gonads recorded, photographed, and preserved in either lagoon-water-formalin solution (4% final concentration) or in ethanol (for later genetic analysis).

First report of *Gonionemus vertens* in the Berre Lagoon



**Figure 2.** *Gonionemus vertens* observations in the Berre Lagoon in 2016 (black square) and 2017 (black circles). Red triangles: freshwater inputs (Touloubre, Durance (EDF powerplant), Arc) and Green triangle: connection to the sea (Caronte Canal, south-west). Med. Sea: Mediterranean Sea.

## Results and discussion

Individuals of *G. vertens* were found either attached to eelgrass (*Zostera marina* and *Zostera noltei*) or swimming at the surface of the lagoon. Temperature and salinity of the water was 22.8–23 °C and 26–27 ‰ and 22–23 and 20, respectively in July 2016 and June 2017 (Table S1). Our observations are consistent with those of Bakker (1980) in the Netherlands where production of immature free swimming medusae by polyps occurred once water temperature exceeded 17–18 °C. Organisms were significantly smaller in June 2017 ( $9.955 \pm 0.044$  mm) than in July 2016 ( $17.2 \pm 0.6$  mm) (Mann Whiney Rank Sum Test,  $P < 0.001$ ), highlighting a seasonal growth. Gonads development was similar in both years (Figure 3). Mills (1993) reported also an almost doubling in size of *G. vertens* in the Puget Sound between June and July. Organisms could still be growing through the rest of the productive season as a maximum size of 25–30 mm is often reported (Goy 1973; Bakker 1980) or growth could stop after the Jun/Jul burst (~20 mm, Mills 1993). The earlier and larger occurrence in 2017 compared to 2016 is presumably due to earlier warming up of the water column, warmer temperature being suggested in promoting medusa production (Edwards 1976; Bakker 1980). In the Shrewsbury River (New Jersey, 40.32°N; 74.05°W), where temperature and salinity conditions are comparable to that in our study (temp 13–26 °C; salinity 20–26; Shaheen and Steimle 1995), similar annual variations in abundance of *G. vertens* has been reported (Paul Bologna pers. com.), with low number in summer 2016 and larger population in

June 2017. *G. vertens* medusae might survive about 3 months, with mortality mainly linked to old age and senescence, rather than to predation (Mills 1993). Intertidal stranding, another reported source of mortality will be very limited in the Berre Lagoon where tides are very small (0.3–0.6 m).

As a cnidarian, *G. vertens* should exhibit radial symmetry, with gonads developing along each of the four radial canals. The Berre Lagoon population consisted mainly ( $\approx 90\%$ ) of “normal” individuals with four visible gonads and 60 tentacles distributed evenly around the umbrella (Figure 3A). However, 10% of the population had developmental aberrations with some individuals having five gonads and 40 tentacles unevenly distributed around the umbrella (Figure 3B), and others having three normal and one atrophied gonad (Figure 3C). Symmetry disorder in jellyfish is well known, especially in the scyphozoan *Aurelia* sp. (Gershwin 1999). Indeed, Gadreaud et al. (2017) hypothesized that symmetry disorder in *Aurelia* sp. collected in the Berre Lagoon could be due to decades of chemical dumping (heavy metal, pesticides and hydrocarbons), which are now forbidden, but residual levels in the sediment (Rigaud et al. 2012; Arienzo et al. 2013) still alter development during the metamorphosis between the polyps and the jellyfish phases.

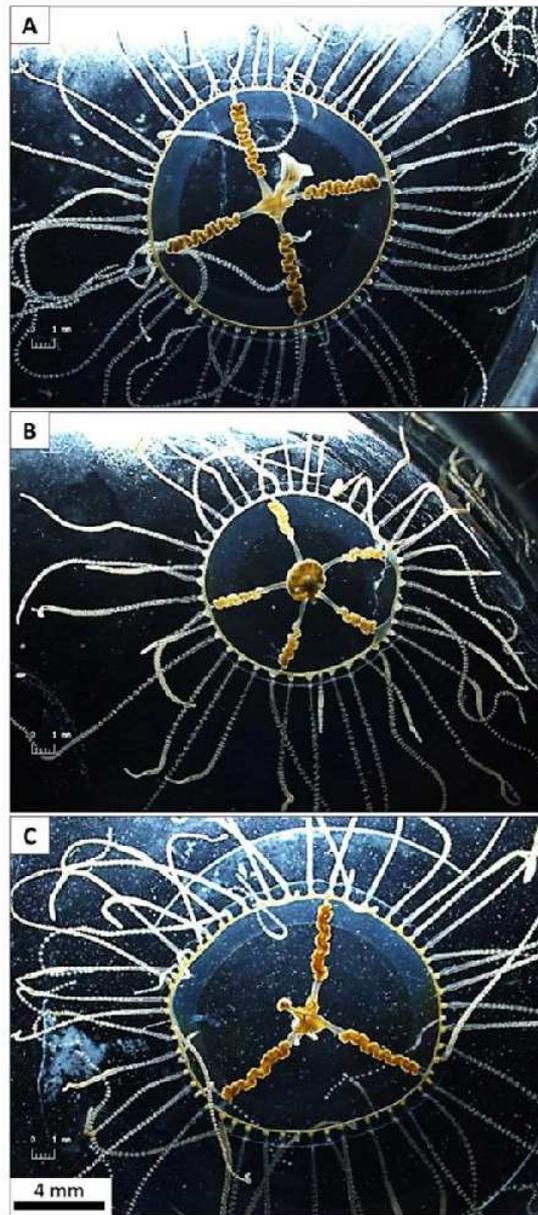
The invasion of Berre Lagoon by *G. vertens* is still in its early phase and the consequences for the functioning of the Berre Lagoon is unknown, but plankton composition and abundance might sustain even larger population. Despite the presence of the carnivorous ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, zooplankton are still plentiful (annual mean: 24 121 ind m<sup>-3</sup>).

First report of *Gonionemus vertens* in the Berre Lagoon

Female *G. vertens* can produce 50–75 000 eggs  $y^{-1}$  (Bakker 1980), leading to the development of numerous polyps, which will in turn grow, multiply, bud and form numerous new swimming jellies. Extension of the *Zostera* meadows (Bernard et al. 2007) following the implementation of the 2006 European regulations, for no respect of the convention of Barcelona nor of the Athens protocol, might enhance the population of *G. vertens* by providing additional attachment surfaces. Polyps are usually found on stones and shells. Shellfish development in the lagoon can therefore provide additional substrate for polyp development leading to increasing medusa population.

The *Gonionemus* medusae are typically associated with *Zostera* meadows and attached themselves to the leaves. Some beaches along the Berre lagoon are located close to these meadows and encounters with jellyfish are very likely. While *G. vertens* is a small species, its sting can harm humans, with effects including simple pain, neuropsychiatric changes, and anaphylactic shock (Pigulevsky and Michaleff 1969). The report in July 2015 of a lady going into anaphylactic shock (GIPREB pers. comm.) suggests that *G. vertens* was already present in the lagoon. No other stinging jellyfish than *G. vertens* has been reported, for the Berre Lagoon so far, *Aurelia solida* being mostly harmless to humans; this suggests that the variant of the species present here is the most potent one and may originate from the western North Pacific Ocean (Edwards 1976; Gaynor et al. 2016; Govindarajan et al. 2017), the other variant from the eastern North Pacific Ocean being less venomous. Future work is needed to clarify invasion routes for this species by sequencing 16S ribosomal and the cytochrome oxidase subunit I (COI) loci of preserved samples. Comparison with other available sequences will give us more insight in the origin of our population.

*G. vertens* is very likely established in the Berre Lagoon, but what are the vectors which led to its introduction? *G. vertens* has already been reported in other Mediterranean's and European's water bodies and so far, its presence in non-native environment has been linked to the transportation of shellfish from Japan or/and ballast waters discharge (Bakker 1980; Katsanevakis et al. 2013; Gaynor et al. 2016). The presence of several species of mussels in the lagoon, the introduced *Musculista senhousia* (from southeast Asia) and the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) can be responsible for *G. vertens* introduction in the Berre Lagoon via polyps attached to their shelves. Transportation of cysts adhering to seabirds' feet has also been proposed as a mean of introduction, several migratory birds being



**Figure 3.** Images of *Gonionemus vertens* (stereomicroscope Leica® DMS1000) collected in the Berre Lagoon. (A) Normal individual, (B) individual with five gonads, and (C) individual with three normal and one atrophied gonad. Scale bar 4 mm. Photographs by Guillaume Marchessaux.

reported at time in the Berre Lagoon. Large-scale population genetics analysis should be conducted to help us determine the potential origin of the population observed in the Berre Lagoon as highlighted by Govindarajan et al. (2017).

First report of *Gonionemus vertens* in the Berre Lagoon

## Acknowledgements

We thank Paul Bologna for his collaboration. We thank Clara Ortu, Anaïs Esposito and Fabien Pocino for their contribution during sampling on the Berre Lagoon (July 2016 and June 2017 respectively). Thanks to GIPREB for his contribution to observations in 2017. We also thank two anonymous reviewers and the editor for their helpful comments. Guillaume Marchessaux is supported by a PhD fellowship from the French Ministry of Higher Education and Research.

## References

- Arai MN, Brinkmann-Voss A (1980) Hydromedusae of British Columbia and Puget Sound. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences* 204: 1–192
- Arianzo M, Masuccio AA, Ferrara L (2013) Evaluation of sediment contamination by heavy metals, organochlorinated pesticides, and polycyclic aromatic hydrocarbons in the Berre coastal lagoon (southeast France). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 65: 396–406, <https://doi.org/10.1007/s00244-013-9915-3>
- Bakker C (1980) On the distribution of “*Gonionemus vertens*” A. Agassiz (Hydrozoa, Linnomedusae), a new species in the eelgrass beds of Lake Grevelingen (SW Netherlands). *Aquatic Ecology* 14: 186–195, <https://doi.org/10.1007/BF02260120>
- Bernard G, Boudouresque CF, Picon P (2007) Long term changes in *Zostera* meadows in the Berre lagoon (Provence, Mediterranean Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 617–629, <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.003>
- Boudouresque CF, Verlaque M (2002) Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin* 44: 32–38, [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(01\)00150-3](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(01)00150-3)
- Bouillon J, Medel MD, Pagès F, Gili JM, Boero B, Gravili C (2004) Fauna of the Mediterranean Hydrozoa. *Scientia Marina* 68: 1–448, <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68s25>
- Edwards C (1976) A study in erratic distribution: the occurrence of the medusa *Gonionemus* in relation to the distribution of oysters. *Advances in Marine Biology* 14: 251–284, [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60448-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60448-4)
- Elliott M (2003) Biological pollutants and biological pollution—an increasing cause for concern. *Marine Pollution Bulletin* 46: 275–280, [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00423-X](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00423-X)
- Fofonoff PW, Ruiz GM, Steves B, Carlton JT (2003) California Non-native Estuarine and Marine Organisms (Cal-NEMO) System. <http://invasions.si.edu/nemesi/> (accessed 04 July 2017)
- Gallardo B, Clavero M, Sánchez M, Vilà M (2016) Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology* 22(1): 151–163
- Gadreaud J, Martin-Garin B, Artells E, Levard C, Auffan M, Barkate A.-L., Thiery A (2017) The moon jellyfish as a new bioindicator: impact of silver nanoparticles on the morphogenesis. In: Mariottini GL (ed), *Jellyfish: Ecology, Distribution patterns and human interactions*. Nova Science Publishers, Inc., pp 277–292
- Gasith A, Gafni S, Hershkovitz Y, Goldstein H, Galil BS (2011) The invasive freshwater medusa *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Hydrozoa: Olindiidae) in Israel. *Aquatic Invasions* 6 (Suppl. 1): S147–S152, <https://doi.org/10.3391/ai.2011.6.S1.033>
- Gaynor J, Bologna P, Restaino D, Barry C (2016) First occurrence of the invasive hydrozoan *Gonionemus vertens* A. Agassiz, 1862 (Cnidaria: Hydrozoa) in New Jersey, USA. *BioInvasions Records* 5: 233–237, <https://doi.org/10.3391/bir.2016.5.4.07>
- Gershwin L (1999) Clonal and population variation in jellyfish symmetry. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 79: 993–1000, <https://doi.org/10.1017/S0025315499001228>
- Gollasch S, Nehring S (2006) National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquatic Invasions* 1: 245–269, <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.4.8>
- Govindarajan AF, Carman MR (2016) Possible cryptic invasion of the Western Pacific toxic population of the hydromedusa *Gonionemus vertens* (Cnidaria: Hydrozoa) in the Northwestern Atlantic Ocean. *BioInvasions* 18: 463–469, <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1019-8>
- Govindarajan AF, Carman MR, Khaidarov MR, Semchenko A, Wares JP (2017) Mitochondrial diversity in *Gonionemus* (Trachylina: Hydrozoa) and its implications for understanding the origins of clinging jellyfish in the Northwest Atlantic Ocean. *PeerJ* 5: e3205, <https://doi.org/10.7717/peerj.3205>
- Goy J (1973) *Gonionemus savaensis*: structural characters, developmental stages and ecology. *Publication of the Seto Marine Biological Laboratory* 20: 525–536, <https://doi.org/10.5134/175760>
- Hewitt CL, Campbell ML, Thresher RE, Martin RB, Boyd S, Cohen BF, Gomon MF, Keough MJ, Lewis JA, Lockett MM, Mays N, McArthur MA, O'Hara TD, Poor GCB, Ross DJ, Storey MJ, Watson JE, Wilson RS (2004) Introduced and cryptogenic species in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Marine Biology* 144: 183–202, <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1173-x>
- Katsanevakis S, Zenetos A, Belchior C, Cardoso AC (2013) Invading European Seas: assessing pathways of introduction of marine aliens. *Ocean & Coastal Management* 76: 64–74, <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.02.024>
- Kramp PL (1959) The Hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Report* 46: 1–283
- Leentvaar P (1961) Two interesting invertebrates, *Linnæidia lenticularis* (L.) (Crustacea Phyllopoda) and *Gonionemus vertens* A. Agassiz (Linnomedusae), found in the Netherlands. *Zoologische Mededeelingen* 14: 225–231
- Mayer AG (1901) Descriptions of new and little-known Medusae from the western Atlantic. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 37: 62
- McClellan F (1942) The Collecting of Marine Zoological Material in British Columbian waters. *Canadian Field-Naturalist* 56(8-9): 115–120
- Mills CE (1993) Natural mortality in NE Pacific coastal hydromedusae: grazing predation, wound healing and senescence. *Bulletin of Marine Science* 53: 194–203
- Murbach L, Shearer C (1902) Preliminary report on a collection of Medusae from the coast of British Columbia and Alaska. *Journal of Natural History* 9(49): 71–73
- Perkins HF (1902) The development of *Gonionema murbachii*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 54(3): 750–790
- Picard J (1951) Notes sur les hydroméduses méditerranéennes de la famille des Olindiidae. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, notes et revue* 1: 39–48
- Picard J (1955) Nouvelles recherches sur les hydroméduses des herbiers méditerranéens de Posidonies. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 15: 59–71
- Pigulevsky SV, Michaleff PV (1969) Poisoning by the medusa *Gonionemus vertens* in the Sea of Japan. *Toxicol* 7: 145–149, [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(69\)90077-4](https://doi.org/10.1016/0041-0101(69)90077-4)
- Rigaud S, Giorgio CD, Radakovitch O, Gamier J-M, Méo MD (2012) Genotoxicity of sediment extracts of the Berre lagoon (France). *Chemosphere* 88: 937–944, <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.03.023>
- Rodriguez CS, Pujol MG, Mianzan HW, Genzano GN (2014) First record of the invasive stinging medusa *Gonionemus vertens* in the southern hemisphere (Mar del Plata, Argentina) / Primer registro de la medusa urticante invasora *Gonionemus vertens* en el hemisferio sur (Mar del Plata, Argentina). *Latin American Journal of Aquatic Research* Volume 42(3): 653–657
- Schuchert P (2016) *Gonionemus vertens* A. Agassiz, 1862. In: Schuchert P, World Hydrozoa database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=117768> (accessed on 25 October 2016)
- Shaheen PA, Steimle FW (1995) Trends in copepod communities in the Navesink and Shrewsbury rivers, New Jersey: 1962–1992. *Estuaries* 18: 250–254, <https://doi.org/10.2307/1352635>
- Todd ES, Kier A, Ebeling AW (1966) *Gonionemus vertens* A. Agassiz (Hydrozoa: Linnomedusae) in southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 65: 205–210
- Uchida T (1976) A new sporozoan-like reproduction in the hydromedusa, *Gonionemus vertens*. *Proceedings of the Japan Academy* 52: 387–388

## Presse et télévision

---



### MARSEILLE : ALERTE AUX MEDUSES SUR LE LITTORAL

France 3 | Editions régionales Provence Alpes | 26 août 2016



### ETANG DE BERRE : UNE ETUDE PARTICIPATIVE SUR LES MEDUSES

Maritima Info | 2 février 2017



### MNEMIOPSIS : LA MEDUSE QUI ENVAHIT L'ETANG DE BERRE

La Provence | Editions Vitrolles | 4 mars 2017



### QUAND LES LAGUNES MEDITERRANEENNES SE GELATINENT

Le Pêcheur Professionnel continental et estuarien | 6 novembre 2017



### LES PECHEURS ONT UN PROBLEME

20 minutes | Editions Nationale | 13 novembre 2017



### UNE BESTIOLE NUIT AUX PECHEURS

20 minutes | Editions Marseille | 16 novembre 2017



### LA MEDITERRANEE MEDUSEE : LE « MNEMIOPSIS LEIDYI » ENVAHIT LES EAUX DU SUD-EST

M6 | JT 12.45 | 14 décembre 2017



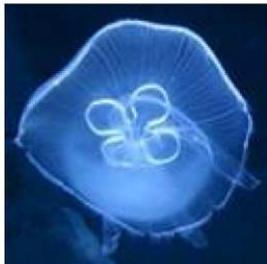
| 2 février 2017

Date : 02/02/2017  
Heure : 10:21:46www.maritima.info  
Pays : France  
Dynamisme : 0

Page 1/1

[Visualiser l'article](#)

## Étang de Berre : une étude participative sur les méduses



Dans le cadre d'un projet scientifique portant sur les méduses, Guillaume Marchessaux, doctorant, propose aux usagers de l' **étang de Berre** de l'aider dans ses recherches sur les méduses. Pour se faire, il met à leur disposition des feuilles d'observation à télécharger sur le site du GIPREB, qui n'ont plus qu'à être remplies lors de sorties en mer.

### Saint-Mitre-les-Remparts la Ville | Printemps 2017



## Une étude scientifique sur les méduses est lancée, vous pouvez y participer !



« la noix de mer » ou « Mnemiopsis leidyi »

Le GIPREB, Gestion Intégrée, Prospective et Restauration de l'Étang de Berre, a pour vocation de coordonner la reconquête de l'étang de Berre. Ses diverses études et actions permettent notamment d'améliorer la connaissance du milieu, de définir des objectifs de qualité, d'accompagner le développement des usages et d'orienter les actions de réhabilitation. À ce titre, le GIPREB est

partenaire d'un travail de thèse sur les méduses de l'étang de Berre. L'objectif étant de récolter le plus d'informations possibles sur les méduses qui peuplent l'étang. Une étude participative a été lancée par un jeune chercheur auprès des usagers et riverains de l'étang. Les trois méduses étudiées sont :

- « **la noix de mer** » ou « Mnemiopsis leidyi », fréquemment observée, elle

est non urticante et en forte abondance dans l'étang. De forme ovale, elle possède 8 rangées de cils iridescents le long du corps.

- La méduse « **Aurelia aurita** », rarement observée, est quant à elle peu urticante et a la forme d'une cloche de 25 à 40 cm de diamètre et est clairement visible par transparence.

- Enfin, la « **Gonionemus vertens** » est une petite méduse épaisse, dont le diamètre de l'ombrelle, de couleur jaune-verte, est compris entre 2.3 et 3 cm. Elle possède entre 60 et 80 tentacules. Attention, à cette dernière qui est urticante.

Alors, si vous souhaitez participer à cette étude et apporter votre contribution, c'est simple, munissez-vous de la fiche à télécharger sur le site du GIPREB lors de vos sorties sur l'étang, répondez à quelques questions concernant les conditions du milieu (vent, vagues...) ainsi que le contexte d'observation (plaisance, pêche...) lorsque vous avez observé des méduses. **Votre aide est précieuse.**

#### Plus d'infos :

<http://www.etangdeberre.org>

Contact mail :

[guillaume.marchessaux@mio.osupytheas.fr](mailto:guillaume.marchessaux@mio.osupytheas.fr)

Samedi 4 Mars 2017  
www.laprovence.com

# Mnemiopsis: la méduse qui envahit l'étang de Berre

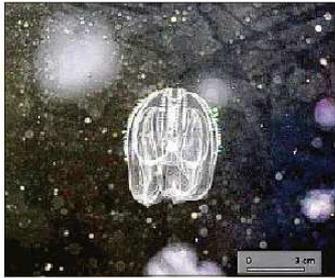
## Un scientifique lance une étude participative sur cette espèce qui n'a pas de prédateur connu

Avec son petit air inoffensif, son corps translucide et sa petite taille, *Mnemiopsis leidyi* passe à l'œil presque inaperçue. Lorsqu'elle traverse, en nombre, les eaux de l'étang de Berre, cette méduse aurait même de quoi ravir les ardens défenseurs de l'étang, heureux de voir réapparaître la vie sur le plan d'eau. Sauf que de cette méduse, tout le monde s'en passerait bien. En effet, la *Mnemiopsis* est une espèce invasive, venue du Golfe du Mexique et de la côte est américaine. Sans doute importé dans les eaux méditerranéennes par un cargo - qui l'aurait libéré avec ses eaux de ballast - ce "cnidaire" à deux inconvénients majeurs: il se nourrit de petites larves de poissons et de crustacés et n'a pas de prédateur connu à ce jour en Méditerranée. De là à penser que sa présence risque de déstabiliser un milieu très fragile, il n'y a qu'un pas...

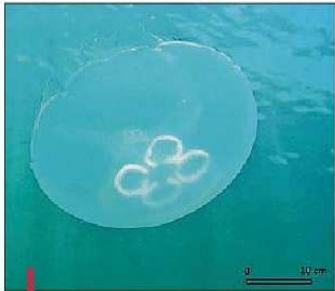
Guillaume Marchessaux, doctorant à l'Institut méditerranéen d'océanographie, à Marseille, travaille en tout cas sur cette hypothèse. Dans le cadre de son cursus universitaire, il propose aux usagers de l'étang de Berre de l'aider dans ses recherches sur les méduses au travers d'un projet de science participative. "Il s'agit d'un suivi sur deux ans de cette espèce invasive qui a été introduite dans nos eaux vraisemblablement par des gros navires, ce qui reste l'hypothèse la plus plausible, indique le chercheur. L'objectif de cette étude, c'est de parvenir à déterminer l'impact de cette méduse qui s'est particulièrement bien adaptée dans nos eaux. Elle est capable de supporter des gros écarts de températures mais aussi des gros écarts de salinité."

### Un féroce prédateur

Aperçue pour la première fois en 2005, *Mnemiopsis leidyi* a la fâcheuse tendance à proliférer au-delà de la raison. Eté comme hiver. "Il s'agit d'un organisme dont le régime alimentaire est constitué principalement de zooplancton dont se nourrissent les poissons, poursuit Guillaume Marchessaux. Il mange aussi des larves de poissons et, peut-être, mais ce n'est qu'une hypothèse, d'autres méduses comme *Aurelia aurita* que l'on retrouve aujourd'hui beaucoup moins dans l'étang de Berre alors qu'elle était pourtant très



**1**  
*Mnemiopsis leidyi*  
La note de mer Cnidaire  
Corps ovale, avec deux lobes lobes transparents, 8 rangées de œils présents le long du corps. Présence de poliozoaires (les poliozoaires) sur face interne des lobes. Taille maximale 7-32 cm avec un diamètre de 2,5 cm.  
Espèce invasive, la goniométrie des setes est amérindienne et d'origine du Mexique, en zone côtière et lagunaire. Supporte de fortes variations de salinité et de température.  
Régime alimentaire: petits crustacés, larves de mollusques, ours et larves de poissons.  
Reproduction: hermaphrodite.



**2**  
*Aurelia aurita*  
Cnidaire, Scyphozoa, Semeostomea  
Cloche plate de 25 à 40 cm de diamètre, gonades en forme de fer à cheval clairement visible par transparence.  
Espèce présente dans toutes les mers entre 70°N et 40°S, en large bande, en zone côtière et dans les étangs.  
Régime alimentaire: petits crustacés, larves de mollusques, ours et larves de poissons.  
Reproduction sexuelle et formation de polypes en zone peu profonde.

Mnemiopsis leidyi est une espèce invasive qui se développe au détriment d'autres organismes tels aurelia aurita.

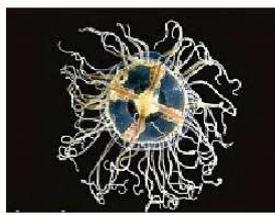
présente avant 2008." De fait, une concurrence - déloyale - s'installe entre la *Mnemiopsis* et les autres espèces de l'étang. Autre inconvénient, ce prédateur se déplace en très grand

nombre. S'il n'est pas urticant et ne présente aucun risque, il rebute les baigneurs et encombre les filets des pêcheurs. "Nous avons plusieurs retours à ce sujet puisque les méduses mutilent les poissons, poursuit le scientifique. Certains secteurs, comme l'étang de Voye, à l'embouchure de Marignane, sont aussi les plus impactés car ils sont peu profonds. On les re-

## Une autre méduse observée pour la première fois l'été dernier

La goniométrie vertens a, pour la première fois, été observée l'été dernier dans l'étang. Et c'est du côté de Berre qu'elle a même été vue mais à une seule reprise. "Il s'agit d'une espèce urticante qui vit dans les herbiers, principalement l'été, précise Guillaume Marchessaux. Elle se nourrit de zooplancton et ne présente, pour l'instant, pas de caractéristiques qui nous feraient craindre un caractère invasif. Il s'agit d'une méduse qui provient du Japon mais son apparition n'a rien de préoccupant pour l'instant."

Le suivi de cette espèce fait aussi partie - avec *Mnemiopsis* et *Aurelia* - de l'étude du jeune doctorant.



S.R.

### Besoin d'observateurs réguliers

Dans le cadre de ce suivi et de cette étude, Guillaume Marchessaux lance un appel auprès de tous ceux qui fréquentent les eaux de la mer de Berre. L'idéal, pour le scientifique, est de trouver des "observateurs réguliers" qui se chargeront de faire remonter des informations sur le long terme, à savoir jusqu'à la fin de la période définie, en janvier 2018. Si vous voulez participer à cette étude, téléchargez un document spécifique intitulé "fiche de suivi des méduses" sur le site du Gireb ([www.etangdeberre.org](http://www.etangdeberre.org)) ou contactez Guillaume Marchessaux : [guillaume.marchessaux@mio.osupytheas.fr](mailto:guillaume.marchessaux@mio.osupytheas.fr).

trouve également en grand nombre aux sorties des rivières qui se jettent dans l'étang et autour des rejets de la centrale hydroélectrique de Saint-Chamas car ce sont des zones dessalées. A la fin du mois de janvier, la température de l'étang est descendue jusqu'à 1,5°C. Les méduses étaient là, preuve de leur capacité à supporter les gros écarts de températures."

A l'heure actuelle, le défi scientifique lié à cette nouvelle apparition vise à mieux comprendre le comportement de cette nouvelle espèce, sur une longue durée. Comprendre son fonctionnement permettra, à terme, de parvenir à, dans un premier temps, anticiper ses apparitions, ses déplacements et son développement qui sont, aussi, liés à des facteurs climatiques. Puis, pourquoi pas, parvenir à stopper sa prolifération même s'il est impossible de l'éradiquer.

Le contrôle de cette population pourrait passer par l'introduction d'un prédateur. En effet, les scientifiques savent qu'un autre cnidaire s'en nourrit dans son habitat originel mais aussi que les gobies et quelques oiseaux peuvent l'assimiler. On n'en est, bien évidemment, pas encore là.

Stéphane ROSSI

### L'AGENDA AUJOURD'HUI

● **Loto.** Le grand lotto du Vitrolles rugby club a lieu à la salle du Roucas, à 17 h.  
→ Renseignements au ☎ 06 84 33 67 98.

● **Concert.** Le trio Fox invite Chris Cheek, au Moulin à jazz, à 21 h. Tarifs: 12,41€/8,37€.  
→ <http://www.charlie-jazz.com>

### LUNDI

● **Conférence.** La Passerelle des Savoirs propose une conférence sur "Monteverdi", compositeur d'Orfeo, à la Passerelle, à 14 h.  
→ Renseignements et inscriptions au ☎ 04 42 77 91 54.

### MARDI

● **Informatique.** Une initiation à l'informatique est proposée à l'Espace numérique 2, de la Passerelle, à 10 h 30.  
→ Renseignements et inscriptions au ☎ 04 42 77 90 40.

● **Atelier mémoire.** Un nouveau rendez-vous des ateliers mémoire est programmé à la Passerelle, à 10 h 30.  
→ Sur inscriptions au ☎ 04 42 77 91 54.

### MERCREDI

● **Tournoi de scrabble.** Un tournoi de scrabble en duplicate est proposé, à la salle d'atelier de la Passerelle, à 10 h.  
→ Renseignements au ☎ 04 42 77 90 40.

● **Exposition "Grandes résistantes contemporaines".** À l'occasion de la journée des droits de la femme, l'exposition "Grandes résistantes contemporaines" est visible le long de l'avenue des Salyens de Pierre Plantée à la médiathèque la Passerelle. Une visite commentée par une conférencière est programmée à 11 h (rendez-vous rond-point de Pierre Plantée), Vernissage à 12 h.

VOTRE PUB

DANS L'ÉDITION

Vitrolles  
Marignane

CONTACT:  
Maria LA ROCCA  
06.07.70.96.01  
[m.larocca@laprovencepubl.com](mailto:m.larocca@laprovencepubl.com)

La Provence  
Publicité

### AMÉNAGEMENT

## Un atelier pour imaginer la place de l'Aire

"Ouvrons le débat". Un nouvel atelier s'est tenu le 2 mars dernier dans la salle Victor Martin ayant pour thème l'aménagement de la place de l'Aire. Une cinquantaine de riverains avait fait le déplacement pour rencontrer les élus présents, Jean-Claude Mondoloni, Nadine Guillebre, Claude Michel et Michel Piquet en maître de cérémonie. L'élu au patrimoine a présenté en préambule la restitution des six précédents ateliers qui se sont tenus depuis 2015 : "Nous arrivons ce soir à tenter de finaliser notre réflexion sur le projet de la place de l'Aire. Nous mettons ce soir à votre disposition le plan d'un projet sur lequel nous vous demandons d'apporter vos réflexions. Le fruit de votre travail sera ensuite remis aux services techniques."



L'atelier s'est tenu jeudi dans la salle Victor Martin. / PHOTO B.B.U.

Ce plan correspond au projet qui semble le plus cohérent en faisabilité parmi ceux initialement proposés, entre un scénario dans lequel on proposait un

aménagement à minima et un autre qui présentait un parking souterrain payant pour libérer tout l'espace sur la place. Les groupes de travail ont remis

fruit de leur réflexion en fin de séance après avoir planché sur plusieurs points : l'embarquement côté Maréchal Joffre, le boudrome, l'espace piétonnier, le mobilier urbain et les équipements, l'embellissement, le stationnement et les activités économiques et animations.

Guillaume Lederer, directeur général des services techniques de la mairie de Vitrolles, était présent pour répondre aux questions sur la faisabilité et le financement que n'ont pas hésité à poser certains participants. L'avenir des bâtiments communaux autour de la place, dont certains nécessitent d'importants travaux de réfection, a rapidement été évoqué et fera l'objet d'autres réunions de réflexion pour leur utilisation optimale.

B.B.U.

Jusqu'au 4 MARS 2017

## RENDEZ-VOUS

dans votre magasin

Chemin de Saint-Pierre - 13700 Marignane  
Ouverture du lundi au samedi de 8h30 à 20h  
et dimanche de 8h30 à 12h30

VENEZ DÉCOUVRIR

### VOS OFFRES PRIVILÈGE

SUR LE STAND **La Provence**



| décembre 2017

## Quand les lagunes méditerranéennes se gélâtinent



Depuis la fin des années 1990, dates de leurs premières apparitions dans les eaux d'Europe de l'Ouest, elles envahissent périodiquement les lagunes méditerranéennes (étangs de Bagès-Sigean, de Berre et du Vaccarès). Les cténaires *Mnemiopsis leidyi*, gélatineux invasifs originaires des milieux saumâtres des côtes atlantiques américaines, perturbent alors profondément l'activité des pêcheurs professionnels. « Nous ne pouvons plus pêcher avec nos engins habituels. Nos verveux deviennent

gluants. Ils se déchirent sous le poids des quantités de méduses remontées. Et les rares anguilles que nous prenons sont à moitié asphyxiées, et ne sont pas forcément propres à la consommation » explique Christian Ribeiro, pêcheur professionnel, « depuis 17 ans » sur l'étang du Vaccarès, en Camargue. Lui et ses sept autres collègues<sup>1</sup> s'adaptent alors tant bien que mal. Utilisent des filets avec de plus grandes mailles, décalent les heures de pose des engins.

### Apparition, disparition

Après trois années consécutives d'invasion, les cténaires ont, « depuis un an », déserté les eaux du Vaccarès. « On les voit plutôt apparaître quand les températures de l'air sont douces, au printemps et à l'automne, et que le taux de salinité des eaux a baissé. Et nous avons eu un coup de glace l'hiver dernier » avance, comme hypothèses de ces poussées gélatineuses, Christian Ribeiro. Au sein de l'université d'Aix-Marseille, l'institut méditerranéen d'océanologie (MIO) et le Laboratoire Population Environnement Développement (LPED) se sont lancés conjointement dans l'étude du phénomène. « Dans les lagunes méditerranéennes, la présence excessive de *Mnemiopsis* est probablement liée aux effets combinés de la pollution, de l'eutrophisation, du réchauffement climatique et des pressions humaines diverses. » explique Guillaume Marchessaux, doctorant à l'université d'Aix-Marseille. Ses recherches, dirigées par Delphine Thibault (MIO) et Cécilia Claeys (LPED), associant océanologie et sociologie, portent sur la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* dans les étangs de Berre et du Vaccarès. « Ce gélatineux est une espèce opportuniste, au même titre que de nombreuses espèces invasives. Dotée d'une grande plasticité physiologique, tolérant des variations de températures et de salinités extrêmes, elle profite de la faiblesse et/ou de l'instabilité d'un écosystème pour s'y installer et proliférer » poursuit le jeune chercheur.

### L'exemple de la mer Noire

À la fin des années 1990, en mer Noire, une exploitation inconsidérée des stocks de sardines et d'anchois réduisait les populations de ces deux espèces à peau de chagrin, effondrement qui, associé aux autres facteurs de perturbations environnementales, ouvrait la porte à une invasion exceptionnelle de *Mnemiopsis*, génératrice de « dégâts écologiques et socio-économiques considérables » précise Guillaume Marchessaux. Et la voracité de *Mnemiopsis*, capable d'ingurgiter zooplancton, œufs et larves de poissons, empêchait toute reconstitution des populations de sardines et d'anchois. Là, l'introduction d'un des prédateurs de *Mnemiopsis*, le cténaire *Beroë ovata* - mais on ne lui en connaît guère d'autres - a permis aux écosystèmes de retrouver, peu ou prou, leur équilibre, avec notamment une reconstitution des populations de poissons. Une approche de lutte qui n'a, par contre, pas été couronnée de succès en mer Caspienne. Il n'est pas exclu de faire de telles tentatives dans les lagunes méditerranéennes, « mais seulement après avoir fait des tests à petites échelles » précise Guillaume Marchessaux.

### Modélisation gélatineuse

En attendant, des chercheurs ont pu modéliser le phénomène d'apparition et de développement des *Mnemiopsis* sur les lagunes, modèle qui leur permettra d'établir des cartes de prédiction des épisodes invasifs. « Cela marche bien sur l'étang de Berre. La modélisation est moins facile pour le Vaccarès » indique le jeune chercheur.

Les activités de pêche souffrent de la présence excessive de méduses, les ressources piscicoles, elles, n'en pâtissent heureusement pas. La diversification des populations de poissons attendue avec la construction d'une passe à poissons au droit du Pertuis de la Fourcade pourra-t-elle contribuer à limiter, par prédation, les populations de *Mnemiopsis leidyi* ?

Frédéric Véronneau

1. Sur le Vaccarès, il sont huit à avoir le statut de pêcheurs professionnels en eau douce. Quelques marins pêcheurs disposent également d'un droit de pêche dans les secteurs méridionaux de l'étang.

## 4 ■ Actualité

Mardi 14 novembre 2017

POLITIQUE En Marche ! veut éduquer les Français avec « Le Campus », sa nouvelle plateforme en ligne.

## Des citoyens mieux formés ?

Nicolas Raffin

Mais jusqu'où ira-t-il ? Le mouvement En Marche !, devenu un parti politique (LREM) après l'élection d'Emmanuel Macron, vient de lancer « Le Campus ». Cette plateforme en ligne, propose « des formations pour tous », gratuites, sur plusieurs thématiques. Pour l'instant, deux parcours sont proposés : l'un sur les finances publiques et l'autre sur l'Europe. Ces formations, écrites sur un ton ludique, sont agrémentées d'un quiz, à la fin de chaque chapitre. Lorsqu'un parcours est complété, un « certificat de réussite » est même décerné.

« Cette plateforme avait été annoncée à la convention En Marche ! de juillet, rappelle Pénélope, chargée de la formation citoyenne à LREM. Les gens avaient envie d'agir sur le terrain, mais ne se sentaient pas légitimes. Ils avaient besoin d'infos pour mieux comprendre les enjeux, les politiques. »

Pour concevoir ces formations, le parti n'a pas chômé : les contenus ont été élaborés en deux mois, à peine, avec une équipe resserrée. LREM a fait appel à un professeur de finances publiques, pour créer l'un des deux parcours, et une start-up française a été associée pour rendre la formation ludique. Les petites mains du parti ont été sollicitées pour participer à l'écriture des quiz.

## « Valoriser le parti »

Les contenus conçus par LREM permettent-ils de devenir un « citoyen averti », comme le proclame le site, ou sont-ils seulement des outils pour défendre la vision et le programme du parti présidentiel ? Le site Euractiv, spécialisé dans l'actualité de l'Union européenne, s'interroge sur la teneur de la formation « Europe » : « Le discours du président français de septembre 2017 sur la refondation de l'Europe apparaît plusieurs fois », note-t-il, tout en relevant que plusieurs pro-



Certains militants d'En Marche ! ont participé à l'élaboration des quiz.

positions du chef de l'État sont clairement mises en avant. Une référence assumée par Pénélope : « C'est un cours pro-européen, reconnaît la chargée de projet. Au-delà du côté partisan, ça participe à l'effort de pédagogie. » Pour Claude Lelièvre, historien de l'éducation, la démarche de LREM n'est pas désintéressée : « Ils apparaissent

comme des personnes qui rendent des idées accessibles, cela permet de valoriser le parti. » Réplique de Pénélope : « On veut faire en sorte que les gens comprennent quelque chose qu'ils n'avaient pas compris en amont, pour s'impliquer dans la vie citoyenne. » Une chose est sûre : le « diplôme » n'est pas encore reconnu par l'État... ■

## 20 SECONDES

## SYRIE

## Des frappes aériennes font 53 morts

L'Observatoire syrien des droits de l'homme a annoncé, lundi, que 53 Syriens, parmi lesquels une majorité de civils, avaient été tués dans des raids aériens sur un marché d'une localité rebelle, dans le nord du pays. L'ONG n'a pas précisé si ces frappes avaient été menées par des avions du régime d'Al-Assad ou de son allié russe.

## CENTRAFRIQUE

## L'ONU fait une enquête sur les Casques bleus

Le département des opérations de la paix de l'ONU a annoncé, lundi, avoir ouvert une enquête sur de possibles défaillances de Casques bleus, lors d'une série d'attaques contre des civils par des groupes armés.

## ENVIRONNEMENT

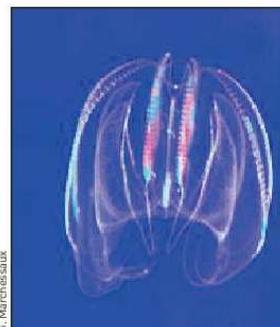
## Les pêcheurs ont un problème

**Son petit nom : Mnemiopsis leidyi. Cette drôle d'espèce transparente, aux faux airs de méduse, est en réalité un carnivore vorace, qui a phagocyté certains plans d'eau du sud de la France à ses pieds. Natif des côtes américaines, ce glouton a aujourd'hui débarqué en Europe, transporté accidentellement par les eaux de ballast des navires marchands. Si ce plancton gélatineux n'est pas urticant pour l'homme, et ne pose aucun problème de santé publique, sa prolifération reste inquiétante.**

## « C'est de pire en pire »

« Il s'agit d'un prédateur carnivore opportuniste, note Guillaume Marchessaux, doctorant à l'Institut méditerranéen d'océanologie qui mène une étude sur le sujet. Il se nourrit de petits crustacés, d'œufs et de larves de poissons, de crevettes. Il n'a aucune limite de satiété et se nourrit en continu. » Si son omniprésence dans les étangs du sud de la France n'est pas un drame pour l'équilibre environnemental, elle l'est pour la pêche. « Les filets sont colmatés et ne pêchent plus, reprend Guillaume Marchessaux. Le matériel est rapidement dégradé et les prises dans les fi-

lets sont asphyxiées, causant une perte économique importante. » « Chaque année, c'est de pire en pire », confie Stéphane Marin, pêcheur professionnel depuis trente ans à Peyriac-de-Mer (Aude), qui a constaté une chute de son activité depuis l'apparition de l'espèce dans le secteur. L'étude menée actuellement par Guillaume Marchessaux et d'autres chercheurs est un espoir pour les pêcheurs. Le but : faire un état des lieux de cette invasion pour proposer des solutions. ■ A Montpellier, N. B.



Le Mnemiopsis leidyi envahit le Sud.

## ÉDUCATION

## Blanquer veut redonner du sens au bac

« Le baccalauréat doit reprendre plus de sens », estime Jean-Michel Blanquer. Interrogé dans *Le Parisien*, le ministre de l'Éducation nationale a annoncé le démarrage des consultations qui doivent déboucher sur une réforme de l'examen. « Notre fil directeur est surtout d'aboutir à quatre matières, pour les épreuves finales du bac », avance Jean-Michel Blanquer, qui reconnaît que « la disparition des filières L, S et ES est une option ». « Le bac doit à la fois certifier une qualité atteinte à la fin de l'enseignement secondaire, mais aussi aider à réussir par la suite. Qu'il soit un tremplin vers le supérieur pour les élèves », assure le ministre de l'Éducation.

Concernant l'enseignement supérieur, le Conseil des ministres doit examiner, d'ici à la fin du mois, le projet de loi sur les nouvelles modalités d'entrée à l'université. Elles doivent acter la fin du tirage au sort dans les filières les plus demandées à l'université et réduire l'échec en première année. ■



| 16 novembre 2017

## 2 ■ Grand Marseille

Jeudi 16 novembre 2017

**BIODIVERSITÉ** Le Mnemiopsis leidyi se loge dans les filets et gêne les pêcheurs en étang.

# Une bestiole nuit aux pêcheurs

Nicolas Bonzom

**S**on petit nom, c'est Mnemiopsis leidyi. Cette drôle d'espèce transparente aux faux airs de méduse est en réalité un carnivore vorace. Il a mis certains plans d'eau du sud de la France à ses pieds. C'est notamment le cas de l'étang de Berre. Ce méchant plancton gélatineux, inscrit sur la liste des espèces les plus invasives au monde, n'est en aucun cas urticant pour l'homme et ne pose aucun problème de santé publique. Cependant, sa prolifération à vitesse grand V reste inquiétante pour d'autres raisons.

« Il s'agit d'un prédateur carnivore opportuniste, note Guillaume Marchessaux, doctorant à l'université d'Aix-Marseille. Il se nourrit de zooplancton, des petits crustacés, d'œufs et de larves de poissons, de crevettes. Il n'a aucune limite de satiété et se nourrit en continu. » La

bestiole, hermaphrodite, peut pondre jusqu'à 10 000 œufs par jour.

### Des pertes économiques

Son omniprésence dans l'étang de Berre n'est pas un drame pour l'équilibre environnemental, bien que l'espèce se délecte de petits poissons, faisant craindre pour le stock. Mais elle nuit à la pêche. « Les filets sont colmatés et ne pêchent plus, reprend Guillaume Marchessaux. Le matériel est rapidement dégradé et les prises dans les filets sont asphyxiées causant une perte économique importante. » Sous le poids, les filets sont difficiles voire impossibles à remonter. « C'est un énorme problème. Les filets se remplissent, et l'anguille, elle n'aime pas ça. Chaque année, c'est de pire en pire », confie Stéphane Marin, pêcheur professionnel dans l'Aude, sur l'étang de Bages-Sigean, qui a constaté une chute de son activité depuis l'apparition de l'espèce dans le secteur. ■



Cette espèce invasive présente dans l'étang de Berre colmate les filets.

### Une étude pour proposer des solutions

Depuis 2015, à l'Institut méditerranéen d'océanologie et au Laboratoire Population Environnement Développement (LPEDE), à l'université d'Aix-Marseille, Guillaume Marchessaux, doctorant, Delphine Thibault et Cécilia Claeys, enquêtent sur cette espèce étonnante, composée à 98 % d'eau. **Objectif de cette étude : faire un état des lieux des impacts écologiques et sociologiques de cette invasion, pour ensuite proposer des solutions.**

1<sup>ER</sup> ACHAT  
PRIX  
MAÎTRISÉS

Propriétaire au cœur du 8<sup>e</sup> c'est enfin possible

grâce aux prix maîtrisés

VOUS  
VERREZ LA  
DIFFERENCE

À MARSEILLE 8<sup>e</sup> St'Art 8  
ENTRE PLAGES DU PRADO ET VÉLODROME  
DU STUDIO AU 4 PIÈCES AVEC BALCON OU TERRASSE

ENFIN PROPRIÉTAIRE  
Votre 2 pièces **625€**/mois<sup>(1)</sup> à partir de

04 84 310 310

cogedim.com

À MARSEILLE 8<sup>e</sup> St'Art 8  
ENTRE PLAGES DU PRADO ET VÉLODROME  
DU STUDIO AU 4 PIÈCES AVEC BALCON OU TERRASSE

ENFIN PROPRIÉTAIRE  
Votre 2 pièces **625€**/mois<sup>(1)</sup> à partir de



04 84 310 310

cogedim.com

Mensualité pour les 15 premières années hors loyers. Conditions en vigueur à compter du 09 juin 2017, susceptibles de variation, réservées aux clients COGEDIM pour un prêt immobilier distribué par ICL. (1) Selon conditions disponibles sur simple demande ou conditions détaillées sur Cogedim.com. (2) PTZ 2016. Prêt réservé aux primo-accédants pour l'achat d'un logement en résidence principale et soumis à conditions de revenus. Conditions détaillées en espace de vente et sur cogedim.com (3) Selon éligibilité et sous conditions de ressources. Ce dispositif vise à faciliter l'acquisition par les primo-accédants de leur résidence principale à des conditions de prix compatibles avec leurs ressources. Réservé aux personnes physiques non propriétaires de biens immobiliers et/ou de part de SCI depuis plus de 2 ans dont le revenu fiscal de référence le plus favorable entre l'année N-2 ou N-1 est inférieur aux plafonds de ressources PLS (Prêt Locatif Social) et respecte le prix de vente maximum fixé par la ville de Marseille suivant délibération. Obligation d'habiter le logement à titre de résidence principale pendant une durée minimale de 5 ans. Des clauses anti-spéculatives seront insérées dans les actes de vente en VEFA. Le prix de vente du logement à prix maîtrisé respecte un plafond hors TVA, parking compris, par m<sup>2</sup> de surface retenue, défini par le conseil Municipal. Cogedim SAS, 8 avenue Delcassé, 75008 Paris, capital social 30 000 000€, RCS PARIS n°34300814, n°ORIAS 13005113. Illustration due à la libre interprétation de l'artiste destinée à exprimer une intention architecturale d'ensemble et acceptable d'occupation. Crédit photo : Shutterstock/Dechamps laurine. Conception et réalisation : Agence COBRA - N° Vert : 0 800 620 070 - 10/2017.



| 14 décembre 2017



### Résumé du reportage |

*Mnemiopsis leidyi*... Le nom d'une espèce invasive qui inquiète les pêcheurs dans le sud de la France... Ce plancton gélatineux aux faux airs de méduse colmate les filets de pêche et s'avère être un prédateur féroce. Il se nourrit de crustacés et larves de poissons... Or, aucune autre espèce ne parvient à contenir la prolifération de ce plancton venu des côtes américaines. Cela ressemble à une petite méduse mais c'est un alien : une espèce invasive...venue du golfe du Mexique elle envahi la Méditerranée avec un appétit féroce... Guillaume Marchessaux doctorant à l'Institut méditerranéen d'océanographie dévoreuse de plancton la *Mnemiopsis* est insatiable. A l'aide d'un filet tiré derrière le bateau, les scientifiques suivent de très près sa multiplication sur nos côtes ces dernières années. Des milliers de bestioles... Qui supportent de très basses températures et qui n'ont aucun prédateur...heureusement elles sont sans danger pour l'homme. Leur prolifération inquiète les pêcheurs : elles remplissent leurs filets qui deviennent difficiles à ramener...le poisson est étouffé par cette masse gélatineuse peu appétissante Baptiste Brun pêcheur professionnel Pour limiter cette expansion les scientifiques pensent introduire le prédateur de cet alien, qui ressemble lui aussi à une méduse...Il va falloir s'habituer à vivre avec cette nouvelle espèce : qui a du charme : regardez ces petites lumières bleues fluo qui s'allument à travers son corps translucide....

Source : <https://www.m6videobank.com/fr>

## Evénements grand public



### 10<sup>EME</sup> RENCONTRES INTERNATIONALE SCIENCES ET CINEMAS

#### Concours de films de doctorants

20 novembre 2016 | Marseille, France

Sea walnut, la nouvelle espèce de l'étang de Berre, 8 minutes

**Finaliste, 2<sup>ème</sup> place**

Lien vers la vidéo : <https://www.youtube.com/watch?v=kV7G0Rdy3Jw>



### FONDATION CAMARGO, OSU PYTHEAS

#### *Les calanques : Territoire de sciences, source d'inspiration*

Janvier-Février 2018 | Cassis, France

Projet sur les gélatineux avec l'artiste Shanta Roa.



### CONFERENCE AU FOND REGIONAL D'ART CONTEMPORAIN

23 mars 2018 | Marseille, France

Retour d'expérience sur la collaboration Chercheur/Artiste ;  
Shanta Rao & Guillaume Marchessaux

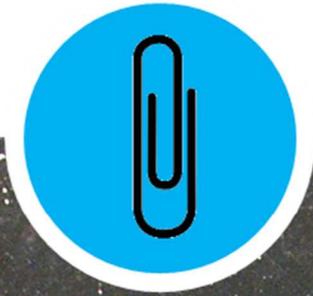


#### « MEDUSES » UN FILM DE LESLIE GUIMBAULT ET JULIETTE BREMOND.

Une production du master professionnel "Métier du film documentaire" en collaboration avec le Parc National des Calanques, l'Institut Pythéas (Aix-Marseille Université, CNRS, IRD) et la Fondation Camargo. Projet réalisé dans le cadre de la résidence « Les Calanques : territoire de sciences, source d'inspiration ».



# Annexes



0 1 mm

Photographie de couverture | Jeune adulte *Mnemiopsis leidyi* © Bruno Belloni & Guillaume Marchessaux.

## Annexes

## Annexe 1 | Biométrie du zooplancton : formules de conversion tirées de la littérature

Tableau. A-1. Biométrie du zooplancton. Mesure de la taille du prosome (L) chez les copépodes et de la longueur totale (L<sub>T</sub>) chez les autres organismes.

Taxons / espèces	Formules de calculs du poids individuel moyen (DW)	Conversion en carbone	Références
<b>Holoplancton</b>			
Nauplii	$\log(DW) = 3,314 \times \log(L_T) - 8,508$	0,45 x DW	Mauchline, 1998
<i>Acartia</i> spp. copépodites	$\log(DW) = 3,181 \times \log(L) - 8,590$	0,45 x DW	Mauchline, 1998
<i>Acartia tonsa</i> adultes	$\log(DW) = 2,691 \times \log(L) - 7,958$	0,45 x DW	Mauchline, 1998
<i>Oithona nana</i>	$DW = (0,0309 \times L^{3,069}) \times 0,12$	0,45 x DW	Dumont et al. 1975
<i>Oithona plumifera</i>	$DW = (0,0309 \times L^{3,069}) \times 0,12$	0,45 x DW	Dumont et al. 1975
<i>Euterpina acutifrons</i>	$DW = (12,51 \times L^{4,40}) \times 0,12$	0,45 x DW	Dumont et al. 1975
<i>Macrosetella</i> spp.	$DW = (12,51 \times L^{4,40}) \times 0,12$	0,45 x DW	Dumont et al. 1975
<i>Microsetella rosea</i>	$DW = (12,51 \times L^{4,40}) \times 0,12$	0,45 x DW	Dumont et al. 1975
<i>Tisbe holothuriae</i>	$DW = (12,51 \times L^{4,40}) \times 0,12$	0,45 x DW	Dumont et al. 1975
<i>Tisbe longicornis</i>	$DW = (12,51 \times L^{4,40}) \times 0,12$	0,45 x DW	Dumont et al. 1975
<i>Oncaea</i> spp.	1 191 µm = 7,2 µg	0,45 x DW	Shmeleva, 1965
Rotifère <i>Notommata</i> spp.	$DW = 0,0387 \times Vol - 0,0022$	0,45 x DW	Dumont et al. 1975
Rotifère <i>Synchaeta</i> sp.	$DW = 0,0387 \times Vol - 0,0022$	0,50 x DW	Dumont et al. 1975
Chaetognathe <i>Sagittidae</i>	$\log(DW) = 3,24 \times \log(L_T) - 0,975$	0,34 x DW	Uye, 1982
Cladocère <i>Pleopis polyphemoides</i>	$\log(DW) = 4,08 \times \log(L_T) - 10,60$	0,45 x DW	Uye, 1982
<b>Méropplancton</b>			
Larves de Bivalves	$DW = 2,53 \times 10^{-9} \times L^{3,49}$	0,18 x DW	Jespersen et Olsen, 1982
Larves de Gastéropodes	$DW = 57,8 \times L^{2,362}$	0,18 x DW	Nassogne, 1972
Larves de polychètes	$DW = 4,0 \times L^{1,166}$	0,54 x DW	Nassogne, 1972
Larves Actinotroques	1 113 µm = 20,0 µg	0,36 x DW	Uye, 1982
Nauplii de Cirripèdes	399 µm = 2,39 µg	0,43 x DW	Uye, 1982
Cypris de Cirripèdes	$W_i = (L_T \times 5,4) / 613$	0,18 x DW	Hopkins, 1966
Larves de Décapodes	2 104 µm = 534,1 µg	0,25 x DW	Uye, 1982
Juveniles de Décapodes	2 104 µm = 534,1 µg	0,25 x DW	Uye, 1982
Œufs de Téléostéens	$DW = Vol \times 0,01$	0,5 x DW	Yúfera et al., 1999
Larves de Téléostéens	7 210 µm = 178,4 µg	0,40 x DW	Uye, 1982
<b>Organismes gélatineux</b>			
<i>Ephyra Aurelia aurita</i>	$DW = 22,30 \times L^{1,987}$	0,05 x DW	Bamstedt et al. 1999
<i>Oikopleura cophocerca</i>	$\log(DW) = 2,47 \times \log(L) - 6,1$	0,46 x DW	Hopcroft et al. 1998
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	$0,038 \times L_T$	0,0018 x DW	Jaspers et al. 2014
<b>Benthos</b>			
<i>Monocorophium insidiosum</i>	$\log(PS) = \log(0,28) + \log(L_{tête})$	0,31 x DW	Wilhelm et Lasenby, 1998

Annexe 2 | Courantologie de l'étang de Berre utilisée dans le modèle Ichthyop

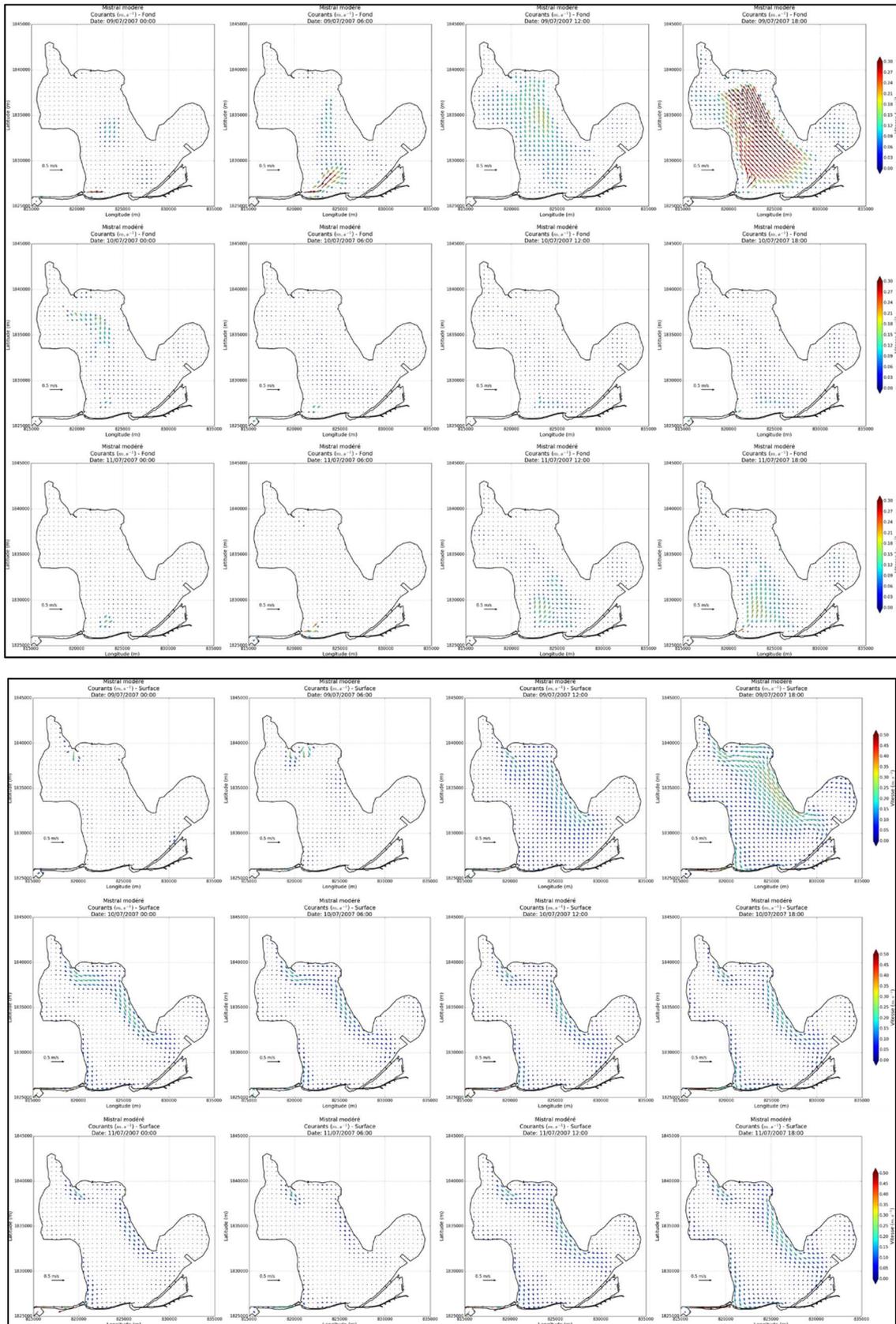


Figure A-1. Dynamique des courants de fond et de surface dans l'étang de Berre sous condition de Mistral modéré. Cartes inédites produites par Vincent Faure, GIPREB (2018).

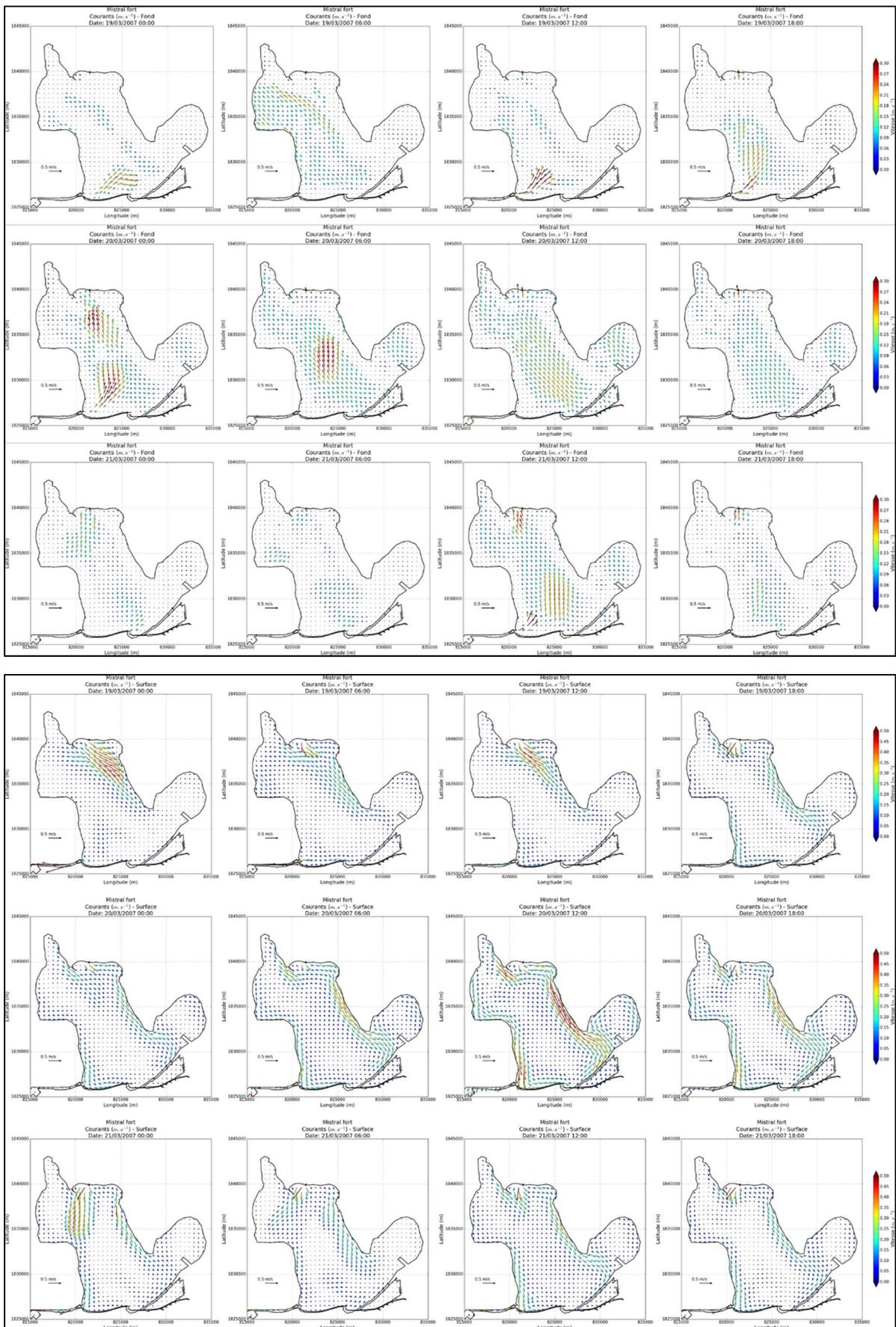


Figure A-2. Dynamique des courants de fond et de surface dans l'étang de Berre sous condition de Mistral fort. Cartes inédites produites par Vincent Faure, GIPREB (2018).

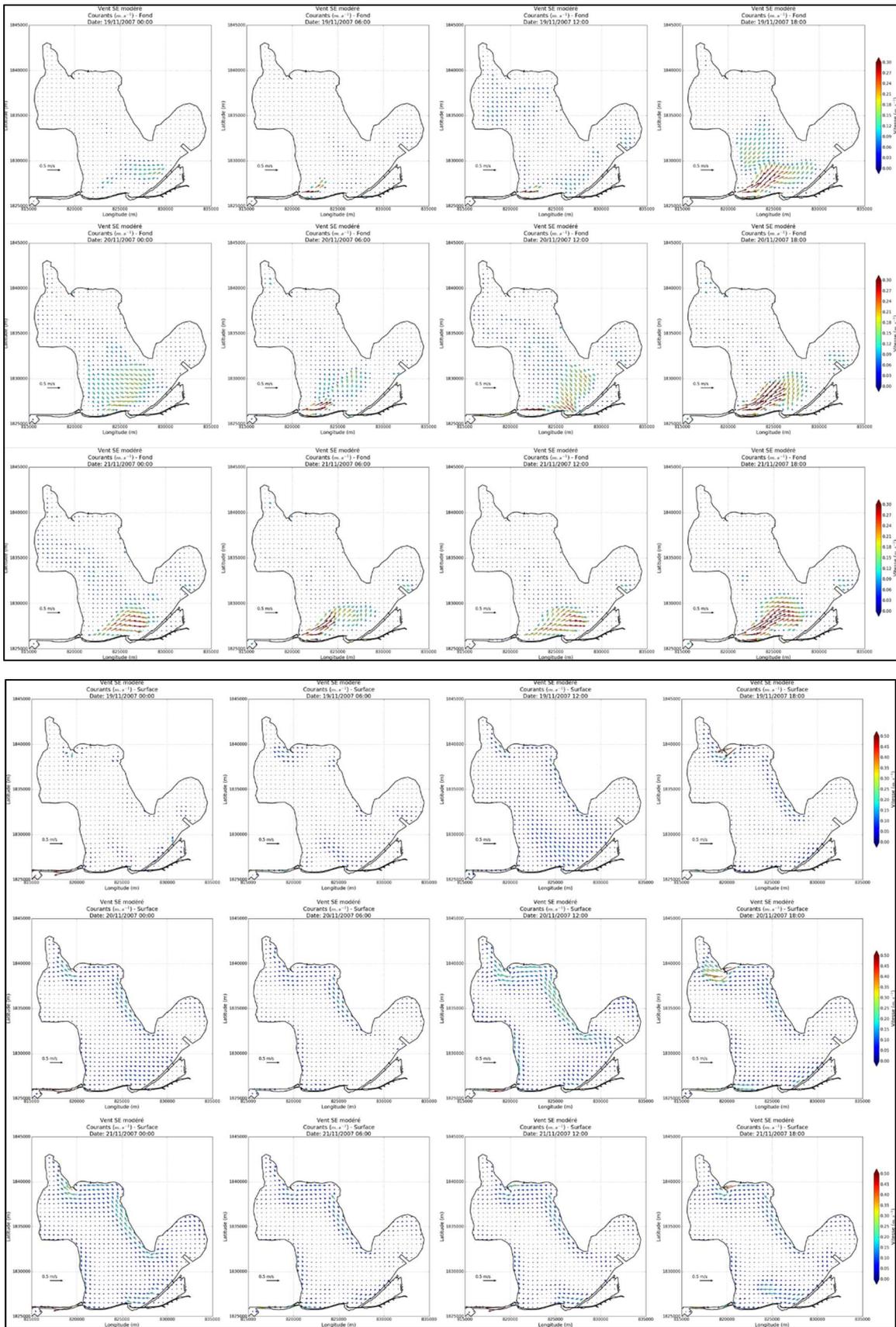


Figure A-3. Dynamique des courants de fond et de surface dans l'étang de Berre sous condition de Sud-Est modéré. Cartes inédites produites par Vincent Faure, GIPREB (2018).

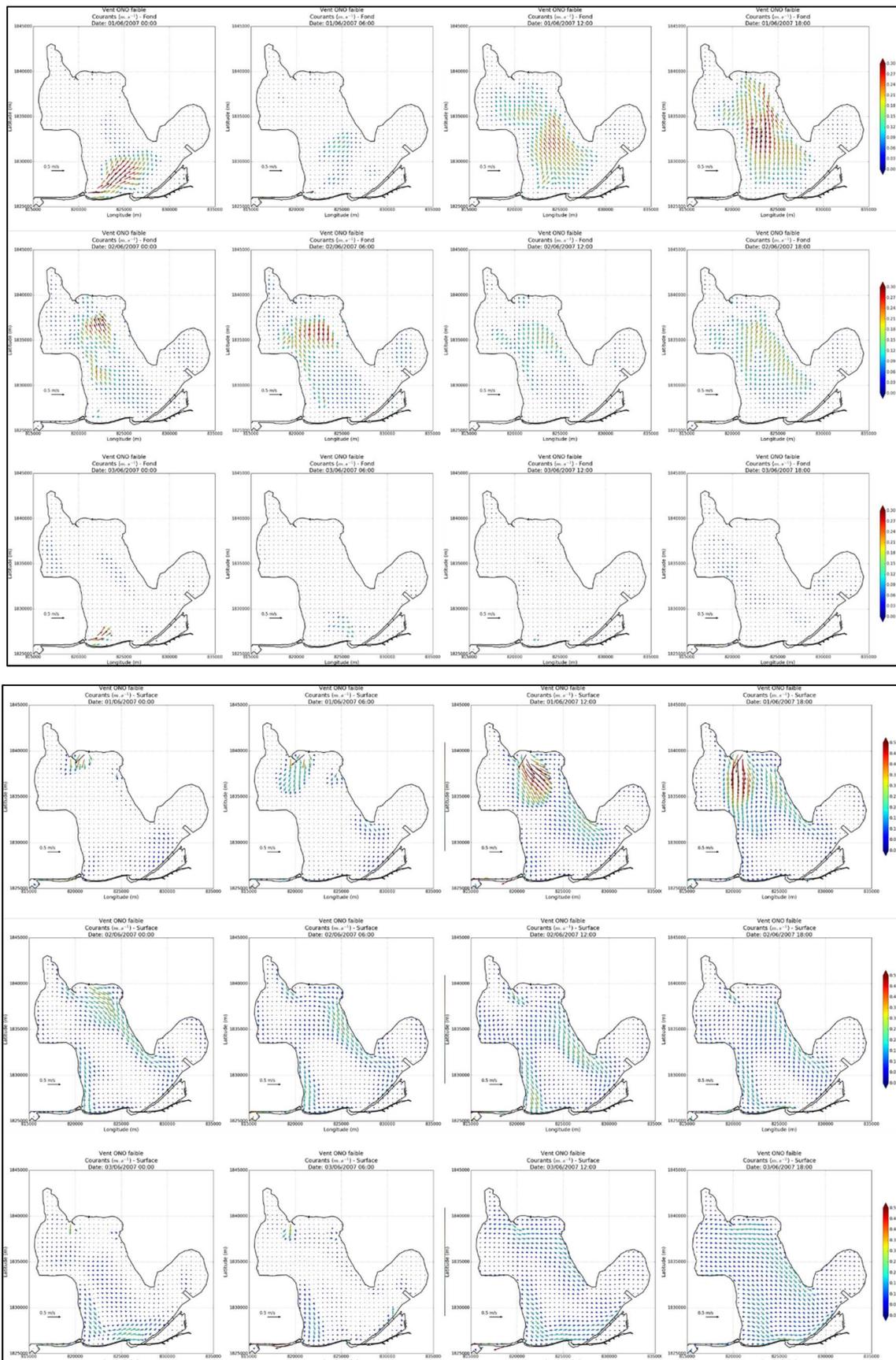


Figure A-4. Dynamique des courants de fond et de surface dans l'étang de Berre sous condition de Ouest-Nord-Ouest faible. Cartes inédites produites par Vincent Faure, GIPREB (2018).

## Etude de l'anthroposystème emblématique de l'étang de Berre : approches écosystémique et sociologique de l'impact du cténaire invasif *Mnemiopsis leidyi*

**Résumé** | L'étang de Berre est un écosystème lagunaire historiquement perturbé par de forts rejets industriels et par des apports importants en eau douce naturels et anthropiques (centrale hydroélectrique EDF). Alors que les politiques de réhabilitation de l'étang de Berre, initiées depuis 1994, commencent à enregistrer leurs premiers succès, l'introduction et la prolifération de *Mnemiopsis leidyi* en 2005 pourraient limiter leur efficacité. L'originalité de cette étude est d'associer océanographie et sociologie afin d'estimer l'impact de *M. leidyi* sur le fonctionnement de ce socio-écosystème. Nous avons pu montrer que la population de *M. leidyi* est capable de se maintenir sur une large gamme de températures (3°C-28°C) et de salinités (10-30), pour une quantité de carbone disponible > 3 µgC L<sup>-1</sup>. Nous avons démontré en laboratoire que la ponte est observée chez les adultes dès 8°C, et à partir de 10°C chez les larves transitoires. La température apparaît ainsi être un facteur déterminant dans la dynamique de la population de ce cténaire. Les larves voient leur développement en adulte bloqué pour des températures inférieures à 14°C. En été la population est dominée par des adultes dont les taux de reproduction sont élevés (2 221 ± 2 496 œufs ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>) soutenant de larges blooms (jusqu'à 96 ind m<sup>-3</sup>). L'ingestion de *Mnemiopsis* sur la communauté zooplanctonique (principalement copépodes et larves méroplanctoniques) est très variable de 4 ± 2 proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup> à 1 370 ± 97 proies ind<sup>-1</sup> j<sup>-1</sup>, mais montre une capacité à contrôler jusqu'à 80 % du stock de zooplancton réduisant le control top-down sur les communautés phytoplanctoniques. De plus, *Mnemiopsis* contribue faiblement via son excrétion N-NH<sub>4</sub> (jusqu'à 3,8 %) au pool d'ammonium et à la production régénérée, favorisant aussi la croissance du phytoplancton. De ce fait, la population agit favorablement sur le maintien de l'eutrophication de l'étang de Berre par effet « top-down » et « bottom-up ». L'absence de ce cténaire au cours d'évènements froids et sa réapparition plusieurs mois après laissent penser soit à l'existence d'une source externe à l'étang ou à la présence de zone refuge. L'utilisation de la modélisation lagrangienne des transports de particules couplée aux mesures des variables environnementales a non seulement permis de comprendre la distribution de *Mnemiopsis* dans l'étang mais aussi d'identifier une zone refuge (l'étang de Vaine) favorable au maintien de *M. leidyi*. Les fortes proliférations de *M. leidyi* dans l'étang de Berre affectent principalement la pêche professionnelle. Le fort colmatage des filets, la mutilation des prises, la dégradation accélérée du matériel et l'augmentation de la pénibilité induisent une perte économique annuelle estimée à 50 % par les pêcheurs. La baignade est peu impactée sauf en cas de fortes proliférations durant lesquelles il peut y avoir désertion des plages de la lagune ; de même, le nautisme n'indique une gêne qu'en cas de fortes proliférations lorsque les cténaires colmatent les circuits de refroidissement des moteurs. Dans le cadre interdisciplinaire, la compréhension des interactions biologiques et anthropiques a permis de montrer que *Mnemiopsis* présentait une entrave à la mise en œuvre des efforts de réhabilitation. De plus, la récente installation de l'hydroméduse invasive urticante *Gonionemus vertens* pourrait également être une menace en raison de l'élargissement de son aire de répartition liée à la transplantation des herbiers à zostère. Par conséquent, dans un contexte d'invasions biologiques, les perspectives de réhabilitation de l'étang de Berre restent toutefois soumises au caractère imprévisible de la nature.

### Study of the emblematic anthroposystem of the Berre Lagoon: ecosystem and sociological approaches of the impact of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*

**Abstract** | The Berre Lagoon is an ecosystem historically disturbed by strong industrial discharges and significant freshwaters inputs from both natural and anthropogenic (EDF hydroelectric power station) origins. While rehabilitation policies initiated in 1994 are already showing some success, the introduction and proliferation of *Mnemiopsis leidyi* since 2005 could limit their effectiveness. The originality of this study is to associate oceanography and sociology in order to estimate the impact of *M. leidyi* on the functioning of this socio-ecosystem. We were able to show that the population of *M. leidyi* is maintained within a large range of temperatures (3 °C-28 °C) and salinities (10-30), with a quantity of carbon available ~ 3 mg C L<sup>-1</sup> or more. In the laboratory, spawning by adults was observed at temperatures as low as 8 °C, while transition larvae can spawn at 10 °C. The temperature thus appears to be a determining factor in the dynamics of the population of this ctenophore. Larval stages see their development into adults blocked for temperatures below 14 °C. In summer the population is dominated by adults with high spawning rates (2 221 ± 2 496 eggs ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) supporting large blooms (up to 96 ind m<sup>-3</sup>). Ingestion of *Mnemiopsis* on the zooplankton community (mainly copepods and meroplankton larvae) was highly variable from 4 ± 2 prey ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> to 1 370 ± 97 prey ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> but was able to control up to 80% of the standing stock of zooplankton, reducing the top-down control over the phytoplankton communities. In addition, *Mnemiopsis* contributes poorly through its N-NH<sub>4</sub> excretion (~3.8% at the most) to the pool of ammonium pool and to the regenerated production, also favouring phytoplankton growth. As a result, the population acts positively on maintaining the eutrophication of the lake by "top-down" and "bottom-up" effects. The absence of this ctenophore on during cold events and its recurrence several months later suggests either the existence of an external source or the presence of a refuge zone. The use of a Lagrangian modelling of particle transport coupled with measurements of the environmental variables has not only helped to understand the distribution of *Mnemiopsis* within the lagoon but also to identify a refuge zone (the Vaine lagoon) favorable to the maintenance of *M. leidyi*. The strong proliferation of *M. leidyi* in the Berre lagoon mainly affects professional fishermen. The clogging of nets, the mutilation of catches, the accelerated degradation of the material and the increase in the strenuousness induce an annual economic loss estimated at 50 %. Swimming is not affected except in case of large blooms during which beaches of the lagoon might be avoided; likewise, boating activities are impacted only in case of strong blooms when the organisms clog the cooling systems of the engine. Here in our interdisciplinary framework, the understanding of the biological and the anthropogenic interactions has shown that *Mnemiopsis* is tempering with the implementation of the rehabilitation efforts. In addition, the recent installation of the invasive highly potent hydromedusae *Gonionemus vertens* could also become a real threat as the widening of its range can be associated with the transplantation of eelgrass. Therefore, in the context of biological invasions, the prospects for the rehabilitation of the Berre Lagoon remain subject to the unpredictability of nature.