

P. NIVAL, J. BOUCHER & M. BHAUD. — III<sup>e</sup> Colloque du Programme national sur le déterminisme du recrutement.

## RECRUTEMENT ET FLUCTUATIONS À LONG-TERME DE *PELAGIA NOCTILUCA* (CNIDARIA, SCYPHOZOA)

PAR

Pierre MORAND <sup>(1)</sup>, Jacqueline GOY <sup>(2)</sup> et Serge DALLOT <sup>(3)</sup>

MOTS-CLÉS : Scyphoméduse  
Méditerranée  
Recrutement  
Fluctuations

KEY-WORDS : Jellyfish  
Mediterranean Sea  
Recruitment  
Fluctuations

### Résumé

A partir des résultats de campagnes à la mer dans une zone restreinte, mais bien connue hydrologiquement, en Méditerranée occidentale, la mer Ligure, et des paramètres biologiques acquis par élevage des différents stades du cycle de vie de la méduse holoplanktonique *Pelagia noctiluca*, une simulation de son comportement fait ressortir sa sensibilité aux modifications environnementales saisonnières de type "méditerranéen".

### Abstract

#### Recruitment and long-term fluctuations in populations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa)

Using results obtained during cruises at sea in a restricted zone with the well-defined hydrological characteristics, the Ligurian Sea in the Western Mediterranean, and biological parameters acquired when rearing the holoplanktonic medusa *Pelagia noctiluca* through the different stages of its life cycle, its behaviour has been simulated. This shows that this behaviour is controlled by seasonal environmental changes of a Mediterranean type.

---

Cette étude a été financée par plusieurs organismes (PNUE, CNRS, MNHN, Ministère de l'Environnement).

(1) ORSTOM, BP 2528, Bamako, Mali.

(2) Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.  
Auteur auquel les demandes de tirés-à-part doivent être adressées.

(3) Observatoire océanologique de Villefranche, URA CNRS 716, Station zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

## INTRODUCTION

La scyphoméduse *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) est connue pour ses pullulations spectaculaires en Méditerranée. Cependant, à la différence de ce que l'on observe pour d'autres méduses, ces pullulations ont une durée de quelques années puis sont suivies d'épisodes de disparition apparemment totale sur l'ensemble du bassin occidental. Cette succession d'"années à *Pelagia*" et d'"années sans *Pelagia*", établie sur deux siècles, a montré une périodicité approximative d'environ 11 à 12 ans.

Par une analyse couplée avec les seules données environnementales disponibles, c'est-à-dire un siècle de données météorologiques recueillies à Gênes, un modèle prédictif a défini le poids de ces paramètres climatiques dans la probabilité d'apparition des méduses. Un déficit général et prolongé de pluviosité, associé à

des anomalies positives de température et de pression atmosphérique de mai à août, semble constituer les conditions favorables à l'apparition et au maintien d'une phase de pullulation (GOY *et al.*, 1989).

Cette relation fait donc particulièrement ressortir l'importance des conditions de fin de printemps-début d'été. Quel événement, susceptible de se produire à cette époque de l'année, pourrait expliquer les apparitions ou les effondrements de cette population ? C'est la question que nous voulons aborder ici, par une étude fine de dynamique de population.

L'impact négatif des pullulations de méduses sur le tourisme balnéaire mais aussi l'intérêt fondamental que représente la connaissance de fluctuations à long-terme non entachées d'une quelconque relation avec l'activité halieutique semblaient justifier un tel effort.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les possibilités actuelles d'observation et de suivi d'une population de grosses méduses ne sont pas véritablement satisfaisantes, et encore moins standardisées. Lors de la dernière période de pullulation de 1982 à 1986, on a utilisé les données disponibles des campagnes à la mer concentrées sur le bassin Ligure : Prolig II, Trophos II, Périgel, Migragel I, Frontal et Médal (carte, *fig. 1*), ainsi que les pêches quoti-

diennes au point B dans la rade de Villefranche-sur-Mer. La densité des méduses adultes (plus de 5 cm de diamètre) a été estimée directement à la surface, la nuit, à partir des bateaux; les éphyrules et les jeunes méduses ont été récoltées dans les divers filets utilisés : Omori de 600 à 0 m, Isaacs-Kidds de 1000 ou 600 m à 0 m, WP2 de 200 à 0 m et Juday-Bogorov de 75 à 0 m.

## BIOLOGIE ET RÉPARTITION SPATIALE DE *PELAGIA NOCTILUCA*

Des travaux sur le métabolisme et la croissance en enceintes thermostatées ont été réalisés pour extraire les valeurs de paramètres biologiques : croissance, ingestion, excrétion, mortalité (MORAND *et al.*, 1987).

Le cycle biologique de cette méduse semelpare est hypogénétique et holoplanctonique. L'œuf a 300 µm, il

évolue en larve éphyrule d'autant plus rapidement que la température est plus élevée (*fig. 2*), puis atteint 30 mm en 100 jours à 19,5 °C (± 1,5 °C). La durée de vie est estimée à un an (MALEJ, 1982; ROTTINI-SANDRINI et AVIAN, 1983) mais il n'existe pas de méthode de détermination de l'âge.

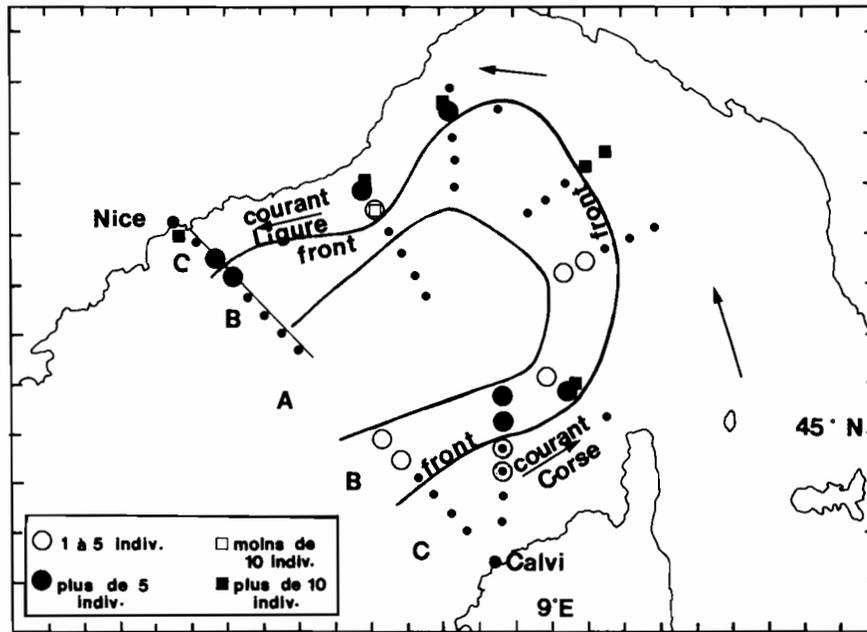


FIG. 1. — Cartes des stations des missions FRONTAL et MEDAL (1984 à 1986), et PROLIG II (23 mai - 2 juin 1985), en mer Ligure. Cercles : adultes (observations de surface). Carrés : éphyrules (captures par les filets verticaux de 200 à 0 m). Petits cercles : stations.

FIG. 1. — Location of the stations during the FRONTAL and MEDAL cruises (1984 to 1986) and the PROLIG II cruise (23 May-2 June 1985) in the Ligurian Sea. Circles: adults (surface observations). Squares: ephyrae (caught with vertical tows from 200 m to 0 m). Little dots: stations.

L'ensemble des missions à la mer a permis de cartographier la répartition spatiale des différents stades en fonction des structures hydrologiques connues : les adultes ont généralement été observés au large tandis que les jeunes stades sont souvent concentrés dans la veine d'eau périphérique (fig. 1).

Lors des missions mensuelles Frontal et Médal, cette répartition se précise en montrant la situation des adultes de part et d'autre du front Liguro-provençal (fig. 3A). L'abondance des adultes ne subit que des variations saisonnières modérées, tandis que celle des larves est caractérisée par un très fort pic de mai à juillet (fig. 3B). Il y a donc un net décalage comportemental entre les éphyrules, néritiques, épipelagiques et saisonnières, et les adultes, océaniques, permanents et effectuant d'amples migrations verticales nycthémérales de l'ordre de quelques centaines de mètres (FRANQUEVILLE, 1971; MASO et CASTELLON, 1985); il faut cependant noter que l'échouage "en masse" d'adultes moribonds est un phénomène saisonnier, plutôt estival et automnal.

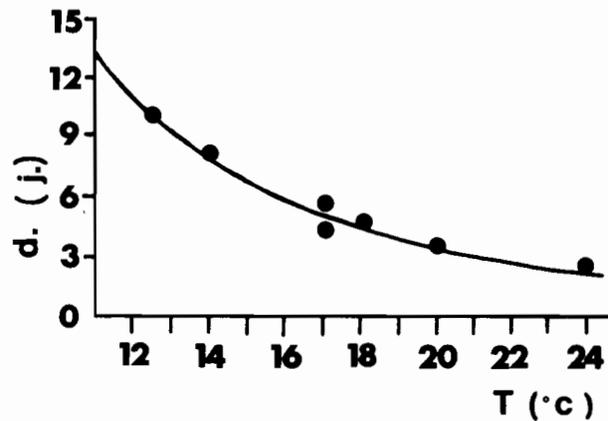


FIG. 2. — Durée du développement de l'éphyrule (en jours) en fonction de la température (°C). Durée =  $8232 (T + 0,51)^{-2,54}$

FIG. 2. — Length of developmental stage of ephyrae (in days) as a function of the temperature (°C). Duration (j.) =  $8232 (T + 0.51)^{-2.54}$

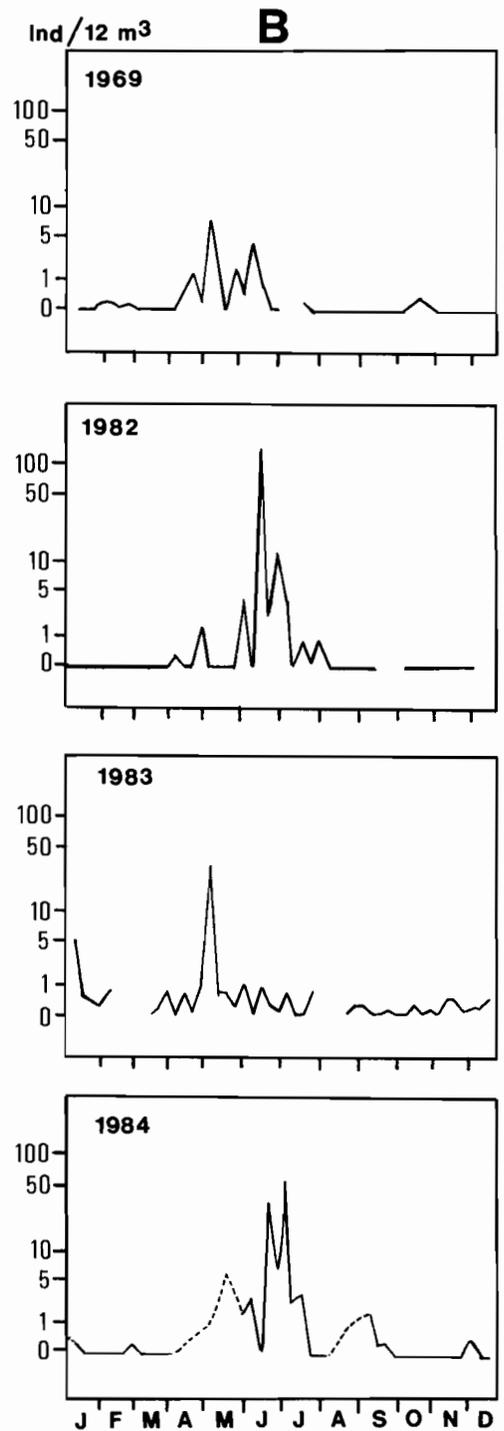
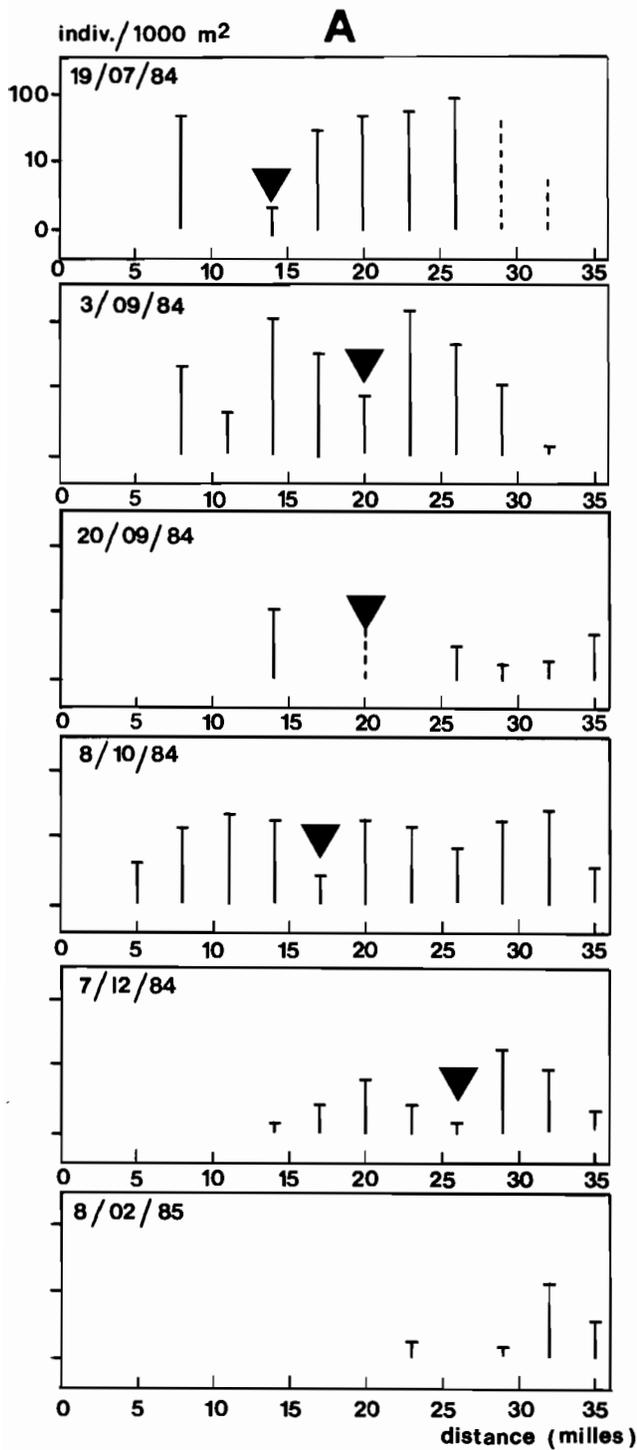


FIG. 3. — Répartition de *Pelagia noctiluca* au large de Villefranche-sur-Mer.

A : répartition des adultes de part et d'autre du front hydrodynamique (signalé par le triangle noir) sur la demi-radiale Nice-Calvi, du 19/7/1984 au 8/2/1985. Pointillés : observations réalisées par mer très agitée.

B : variation annuelle des éphyrales dans la rade de Villefranche-sur-Mer en 1969, 1982, 1983 et 1984 (moyennes hebdomadaires). En 1984, les pointillés soulignent l'absence de quelques données hebdomadaires.

FIG. 3. — Distribution of *Pelagia noctiluca* off Villefranche-sur-Mer.

A : distribution of adults on across the hydrodynamic front (black triangle) along part of the transect Nice-Calvi from 19/7/1984 to 8/2/1985.

B : annual distribution of ephyrae in Villefranche-sur-Mer Bay in 1969, 1982, 1983 and 1984 (weekly means).

LE MODÈLE

On tente de simuler le comportement moyen d'une population "installée" de *Pelagia noctiluca*, c'est-à-dire en phase de relative stabilité, au cœur d'une période de pullulation. Cette population est composée d'individus appartenant à différents stades, et ces individus sont soumis aux variations environnementales "typiques" de la Méditerranée Nord-occidentale, du moins en ce qui concerne la température et la nourriture.

La composante "nourriture" Z (fig. 4A) est exprimée par un cycle de variations de concentration de biomasse, autour d'une moyenne annuelle de valeur "base 100" (en unité arbitraire). Ce cycle a été obtenu en cumulant 4 cycles annuels d'abondance du zooplancton décrits dans la littérature (MORAND, 1989).

Pour la température ambiante subie par les méduses, on a schématisé une Méditerranée à 2 couches : une couche superficielle de température  $T_a$  qui varie au cours de l'année avec un réchauffement estival et un refroidissement hivernal, surmontant une couche profonde à température homogène,  $T_b$ . Compte-tenu de leurs migrations verticales, les adultes d'un diamètre supérieur ou égal à 50 mm passent d'une couche à l'autre au cours d'un cycle de 24 heures (fig. 4B).

La population modélisée est structurée en un vecteur de 35 classes de taille (KIRKPATRICK, 1984), qui évolue au cours du temps grâce à une matrice de transition (USHER, 1966). Ce choix d'un modèle en structures de taille est imposé par la nature gélatineuse des méduses dont il est impossible d'estimer l'âge, d'où ces 35 classes qui simulent un cycle de développement continu. Les coefficients de cette matrice sont déduits explicitement de différents sous-modèles de croissance individuelle, de fécondité, de mortalité et de migrations nyctémérales. Ces sous-modèles ne sont toutefois définis que du point de vue de leurs formes et de façon analytique, ce qui conserve un espace d'incertitude sur 5 paramètres essentiels : la vitesse de croissance, la température optimale de croissance, l'intensité de la mortalité générale, la taille de début de reproduction et l'espérance de vie des adultes reproducteurs. Des valeurs pour ces 5 paramètres ont ensuite été obtenues par calibration des simulations sur le cycle annuel des structures démographiques observées en Méditerranée, en prenant en compte les forçages environnementaux saisonniers décrits plus hauts.

Le modèle ainsi "calibré" reproduit un cycle démographique assez analogue à celui observé en mer

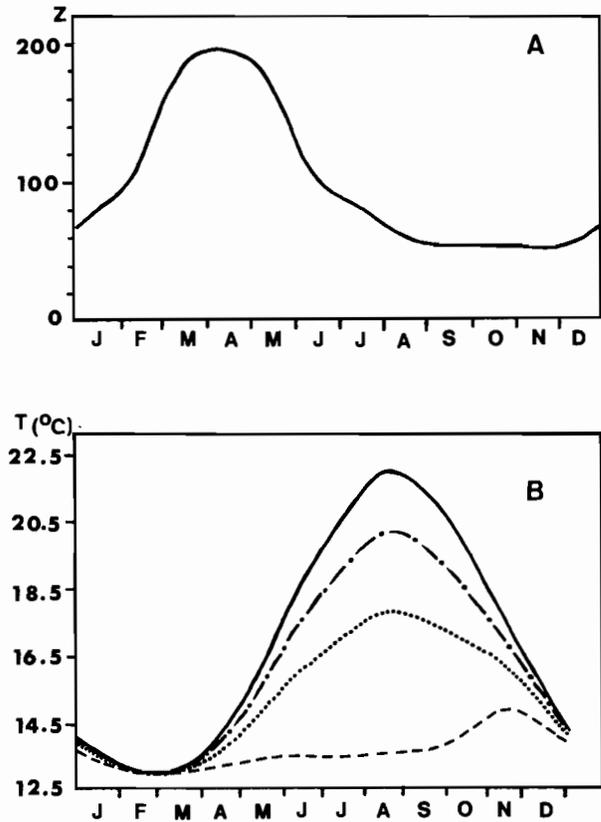


FIG. 4. — Facteurs environnementaux de *Pelagia noctiluca* en mer  
Ligure :

A : cycle annuel forçant de la concentration de nourriture Z (d'après MORAND, 1989) (en unité fixant arbitrairement la moyenne annuelle à 100).

B : cycles annuels forçants des températures des eaux superficielles et des eaux profondes de la rade de Villefranche-sur-Mer, ainsi que des températures "vécues" par les *Pelagia* de différentes classes de taille :

- :  $T_a$  (eau superficielle, individus  $\leq 10$  mm)
- - - :  $T$  °C vécue par les individus de 30 mm
- ..... :  $T$  °C vécue par les individus  $\geq 50$  mm
- · - · :  $T_b$  (eau profonde)

FIG. 4. — Environmental factors affecting *Pelagia noctiluca* off Villefranche-sur-Mer.

A : forcing annual cycle of food concentration Z (after MORAND, 1989) (arbitrary units: annual mean at 100).

B : forcing annual cycles of temperatures of surface and deep waters in Villefranche-sur-Mer Bay, and of temperature "experienced" by different size-classes of *Pelagia*.

- :  $T_a$  (surface water, individuals  $\leq 10$  mm)
- - - : 30-mm individuals
- ..... :  $\geq 50$ -mm individuals
- · - · :  $T_b$  (deep water)

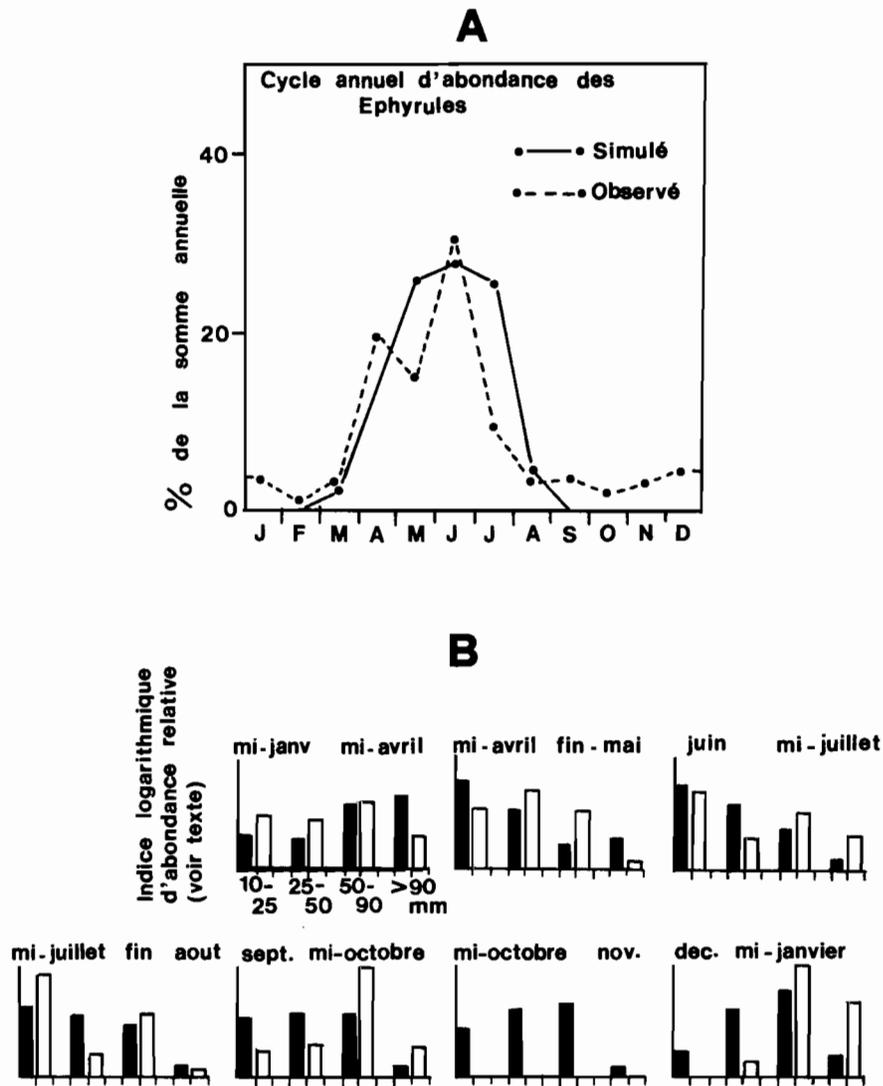


FIG. 5. — Cycles annuels, observé et simulé, de *Pelagia noctiluca* en mer Ligure :

A : éphyrules de taille 10 mm : pic d'abondance d'avril à juillet.

B : structure de la population en 4 classes de taille : 10 à 25 mm, 25 à 50 mm, 50 à 90 mm et > à 90 mm, juvéniles d'avril à août et adultes de septembre à janvier. Valeurs simulées en noir, observées en blanc.

FIG. 5. — Observed and simulated annual cycle of *Pelagia noctiluca* in the Ligurian Sea :

A : ephyrae 10 mm in size: abundance peak from April to July;

B : four size-classes of juveniles respectively 10-25, 25-50, 50-90 mm and > 90 mm, for juveniles from April to August and for adults from September to January. Simulated in black, observed in white.

(fig. 5A et B). En particulier, le cycle annuel simulé (fig. 6) pour 5 différentes classes de taille montre bien la relative stabilité de l'abondance des adultes en comparaison du caractère éphémère des tous jeunes stades qui disparaissent quasiment à partir de la fin de l'été. En examinant les données et les simulations, un phéno-

mène intéressant pour la compréhension du recrutement est décelable : la période de reproduction, sans doute contrôlée par la température (fig. 2), se prolonge jusqu'au cœur de l'été, que ce soit dans les données ou dans le modèle (fig. 5A). Mais il semble que tout se passe finalement comme si seules les pontes précoces,

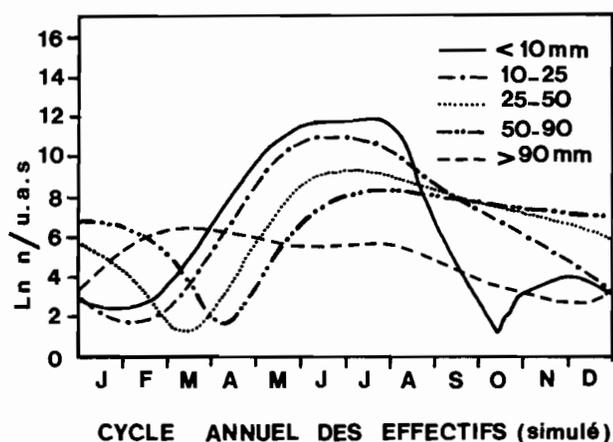


FIG. 6 : Simulation de l'évolution annuelle des classes de taille de la population de *Pelagia noctiluca* ( $n$  = abondance) dans un espace donné, défini arbitrairement (u.a.s. = unité arbitraire de surface).

FIG. 6. — Simulated reconstitution of the annual evolution of the population of *Pelagia noctiluca* ( $n$  = abundance) in a restricted space arbitrarily defined (u.a.s. = arbitrary surface unit).

c'est-à-dire celles de la fin du printemps, avaient une réelle possibilité de croissance et de survie (fig. 6), sans doute parce que les individus qui en sont issus atteignent une taille suffisante avant d'affronter l'oligotrophie estivale. Au contraire, les pontes d'été subissent de plein fouet cette période défavorable et ne produisent guère de juvéniles. Ceci permet de supposer que ce sont les pontes de fin de printemps qui déterminent pour une large part le niveau des effectifs reproducteurs de l'année suivante.

La dynamique annuelle simulée a ensuite été étudiée de différents points de vue : profils annuels de l'impact de la population sur l'environnement (consommation de zooplancton et excrétion azotée des différentes classes de *Pelagia*, MORAND, 1989) mais aussi – et surtout – sensibilité aux perturbations environnementales, notamment en ce qui concerne la concentration de nourriture.

On a ainsi montré qu'une anomalie mensuelle de + 10 % de la concentration de nourriture avait beaucoup plus de conséquences sur le niveau ultérieur de la population si elle survenait en mai, juin ou juillet. Elle induit alors une forte déviation d'une ampleur allant jusqu'à 60 % par rapport à la population de référence n'ayant subi aucune perturbation (fig. 7A). Il est important de constater que ce résultat se maintient sous diffé-

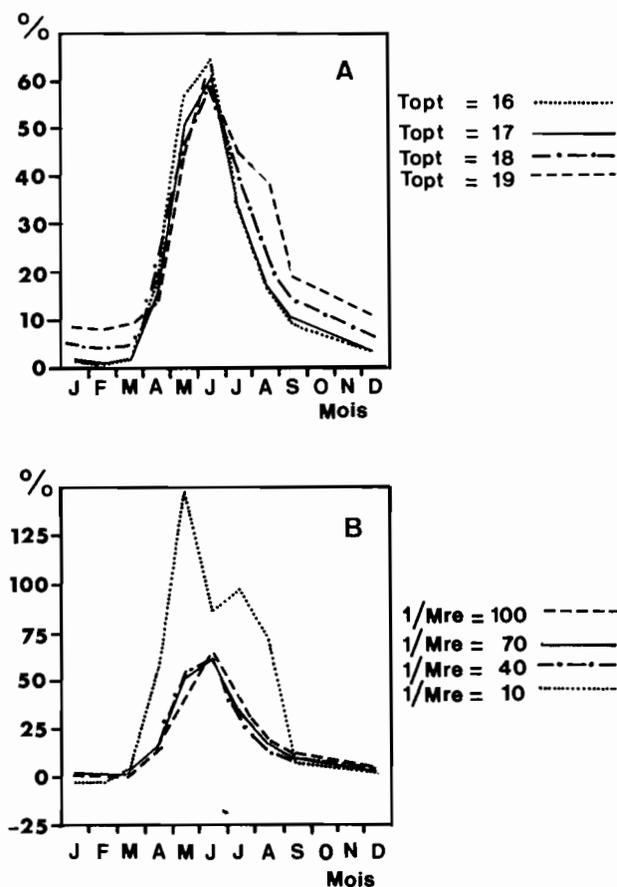


FIG. 7. — Sensibilité de la population aux perturbations trophiques.  
A : ampleur de la réponse d'une population de *Pelagia noctiluca* à une anomalie trophique (+ 10 % durant un mois) en fonction de la position de cette anomalie dans l'année, la même étude est renouvelée pour 4 valeurs possibles du paramètre  $T_{opt}$  de température optimale de croissance.  
B : La même étude est renouvelée pour 4 valeurs possibles du paramètre  $Mre$ , qui contrôle l'espérance de vie des reproducteurs.

FIG. 7. — Simulation of the sensitivity of the population to trophic changes.  
A : response of a population of *Pelagia noctiluca* exposed to a 10 % trophic anomaly at 4 temperatures (16, 17, 18 et 19 °C).  
B : effect of death rate intensity (defined as an overmortality of genitors,  $Mre$ ).

rentes hypothèses de valeurs pour les paramètres  $T_{opt}$  (température optimale de croissance, fig. 7A) et  $Mre$  (mortalité des reproducteurs, fig. 7B). Enfin, ce résultat est cohérent avec la description du cycle démographique annuel issue des simulations et évoquée plus haut.

## DISCUSSION

La simulation permet de reproduire l'allure générale du déroulement annuel d'une population de méduses dans l'environnement de température et de nourriture de la Méditerranée Nord-occidentale et d'apprécier sa réaction à une éventuelle perturbation trophique additionnelle. Dans un premier temps, on a observé que, compte-tenu des exigences biologiques de l'espèce et du cycle environnemental méditerranéen, la croissance des jeunes stades pourvus d'avenir ne peut s'effectuer qu'au début de l'été hydrologique - au moment de l'établissement de la stratification verticale. Dans ces conditions, il est logique que cette période de l'année ait une importance cruciale pour le maintien, voire pour l'apparition, d'une population de méduses, comme l'ont bien montré, dans un second temps, les simulations de perturbations trophiques.

Il est réaliste d'envisager une implication des facteurs climatiques dans la genèse de telles perturbations, même de façon très indirecte. En effet, compte-tenu

des connections existant entre le climat et le fonctionnement de l'océan, une anomalie climatique importante et persistante est susceptible d'agir durablement, après un délai plus ou moins long, sur les conditions trophiques pélagiques.

Par exemple, certains auteurs ont évoqué les cycles de Russell, mis en évidence depuis une trentaine d'années en mer du Nord (CUSHING et DICKSON, 1976; SOUTHWARD *et al.*, 1975), pour expliquer les observations de *Pelagia noctiluca* sur les côtes irlandaises (WEST et JEAL, 1971).

Mais, en général, on ne dispose pas à l'heure actuelle d'une connaissance réelle des multiples étapes physiques et biologiques qui, à partir d'anomalies climatiques, peuvent aboutir à la genèse de perturbations actives sur le déroulement de la vie des populations, comme celle de *Pelagia noctiluca* en Méditerranée. C'est pourquoi les approches exploratoires "par modélisation", telles que celle présentée ici, peuvent être très utiles.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CUSHING D.H., DICKSON D.D., 1976.— The biological response in the sea to climatic changes. *Advances in Marine Biology*, **14** : 1-122.
- FRANQUEVILLE C., 1971.— Macroplankton profond (Invertébrés) de la Méditerranée Nord-occidentale. *Téthys*, **3** (1) : 11-56.
- GOY J., MORAND P., ETIENNE M., 1989.— Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphomedusa) in the western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables. *Deep-Sea Research*, **36** (2) : 269-279.
- KIRKPATRICK M., 1984.— Demographic models based on size, not age, for organisms with intermediate growth. *Ecology*, **65** (6) : 1874-1884.
- MALEJ A., 1982.— Some notes on the biology of *Pelagia noctiluca* in the Gulf of Trieste. *Acta Adriatica*, **23** : 97-102.
- MASO M., CASTELLON A., 1985.— The vertical distribution of fish eggs and larvae of *Pelagia noctiluca* obtained in the cycle of 24 hours. *Rapports et Procès-verbaux de la Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée*, **29** (9) : 185-188.
- MORAND P., 1989.— La méduse *Pelagia noctiluca* en Méditerranée occidentale : de la dynamique de population aux variations à long-terme. Doctorat de l'Université Paris VII, Biomathématiques, 191 p.
- MORAND P., CARRÉ C., BIGGS D.C., 1987.— Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphomedusae, Semaestomae). *Journal of Plankton Research*, **9** (4) : 651-665.
- ROTTINI-SANDRINI L., AVIAN M., 1983.— Biological cycle of *Pelagia noctiluca* : morphological aspects of the development from planula to ephyra. *Marine Biology*, **74** : 169-174.
- SOUTHWARD A.J., BUTLER E.I., PENNYCUICK L., 1975.— Recent changes in climate and in abundance of marine life. *Nature*, London, **253** : 714-717.
- USHER M.B., 1966.— A matrix approach to the management of renewable resources with special references to selection forest. *Journal of Applied Ecology*, **3** : 355-367.
- WEST A.B., JEAL F., 1971.— On the occurrence of *Pelagia noctiluca* a luminescent jellyfish, in Irish waters. *Irish Naturalist Journal*, **17** (3) : 99-102.