

Progrès dans la connaissance de la métagénèse chez *Craspedacusta sowerbii* (= *sowerbyi*) (Limnoméduse, Olindiidae)

Marie-José TURQUIN*

Résumé

Si la diversité globale des méduses d'eau douce n'a pas beaucoup changé depuis la fin du XIX^e siècle, leur distribution a beaucoup évolué : de deux stations (Kew et Lyon), *Craspedacusta sowerbii* (Limnomedusae, Olindiidae) se rencontre maintenant sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique. Elle est toujours très étudiée 130 ans après sa découverte : morphologie des deux phases, cycle biologique en fonction de la température, biologie de la méduse, régime alimentaire, et phylogénie. Son impact écologique est presque négligeable. Des questions restent en suspens, à commencer par son origine géographique et sa nomenclature qui ne devraient plus être sujettes à discussion. L'apparition soudaine des méduses, en été, dans les plans d'eau créés s'explique par le fonctionnement hydrologique des milieux aquatiques artificiels, en particulier les zones d'infiltration et révèle l'abaissement de la nappe phréatique. Les premiers résultats phylogéographiques situent en Chine l'ancêtre de *Craspedacusta* tandis que le monophylétisme des européennes indique une colonisation récente.

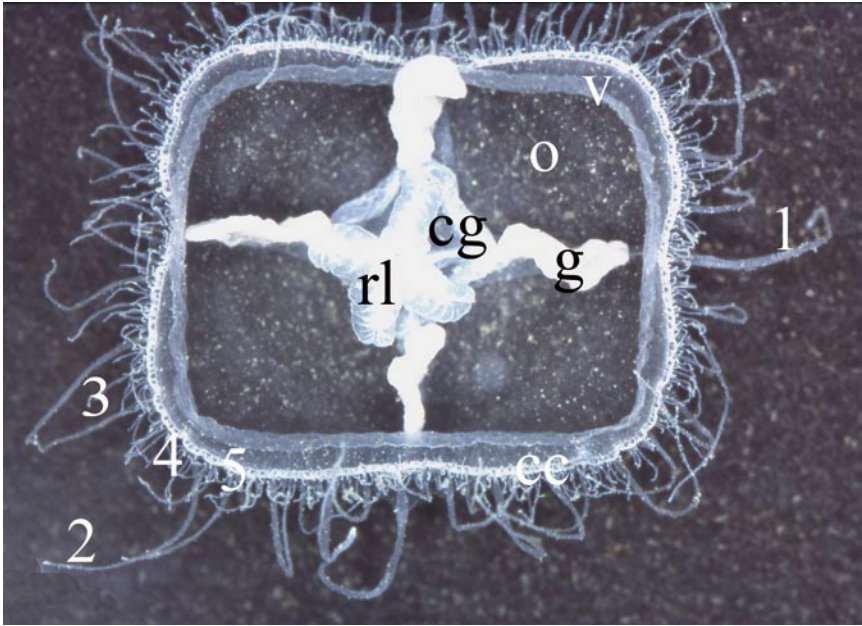
Mots-clés : milieux aquatiques artificiels, température, nappe phréatique, infiltration/exfiltration, phylogénie.
Key words : artificial aquatic environments, temperature, water table, upwelling/downwelling, phylogeny.

* Société linnéenne de Lyon – 33 rue Bossuet – 69006 LYON – mariejose.turquin@free.fr

Introduction

Connues sous forme fossile (GAND *et al.*, 1996) les méduses d'eau douce du Permien vivaient dans des environnements fluviolacustres à courant faible à modéré, susceptibles d'être exondés à la période sèche, ce qui a permis la fossilisation de *Medusina atava* (POHLIG, 1892). Il fallut ensuite attendre la fin du XIX^e siècle pour que l'Europe retrouve une méduse d'eau douce, avant l'Amérique du Nord et plus tard les autres continents.

Découverte à Londres le 9 juin 1880 dans le bassin à *Victoria regia* du jardin botanique par son directeur William SOWERBY, la méduse *Craspedacusta sowerbii* (Lankester, 1880) a fait couler beaucoup d'encre. FOWLER (1888) cite déjà 15 articles : le sien établit la relation entre les innombrables polypes, de deux ou trois individus dépourvus de tentacules, mais pas de nématocystes (deux formes), accrochés aux tiges, aux feuilles, au bois mort du bassin original et le « *Limnocoelidium Sowerbyi* » ; le 10 mai 1888 il prélève plusieurs centaines de polypes qu'il observera jusque fin juin, et deux bourgeonnent des méduses le lendemain. Ce sera tout ! Au XX^e siècle d'innombrables études ont été publiées et leur nombre s'accélère : étonnant pour un genre ne présentant, semble-t-il, pas d'intérêt biologique, zoologique ou écologique majeur. La première partie du XX^e siècle voit publier des recensements (GERMAIN, 1934), l'anatomie et le cycle biologique de l'animal (de LAREMBERGUE, 1945 ; MILNE, 1938 ; VANEY & CONTE, 1901), découverte des formes de dissémination (frustule et planula ciliées), de la forme de résistance (podocyste) ; la seconde partie, des nouvelles stations (COLIN *et al.*, 1995 ; DENIS, 1950 ; GOY, 1971), des articles sur l'action de la température, de la qualité de l'eau, de la composition de la ration alimentaire des méduses et des polypes (BUSHNELL, 1967 ; DODSON, 1983 ; McCLARY, 1959, 1961, 1964 ; THOMAS, 1951). Au début du XXI^e siècle, des stations nordiques s'ajoutent (Finlande et Lituanie en 2002, ARBA CIAUSKAS, 2005) et les premiers résultats de systématique moléculaire paraissent (LUDOSKI *et al.*, 2004 ; HERRERA *et al.*, 2007 ; FRITZ *et al.*, 2009 ; ZHANG *et al.*, 2009). Les synthèses de GOY (1971), REISINGER (1972), ACKER *et al.*, (1976), PARENT (1982), DUMONT (1994), BOUILLON (2000, 2004), JANKOSKI (2001) et les fiches disponibles sur Internet : DIDZIULIS (2006), VISER *et al.*, le site DORIS (2008), WoRMS (2009) fournissent toute la documentation adéquate ainsi qu'une iconographie magnifique. En dépit de son impact écologique presque négligeable, *Craspedacusta* est toujours très étudiée, 130 ans après sa découverte, dans tous les pays du monde. Si beaucoup de connaissances ont été accumulées sur le cycle biologique, le rôle de la température, le régime alimentaire des deux générations, la biologie de la méduse, des questions restent en suspens à commencer par la nomenclature¹, la prévalence des stations artificielles sur les lacs ou les bras morts, et l'origine géographique de cette espèce invasive (Asie ou Amérique du Sud ?).



Guy MAGNIEZ

Figure 1. *Craspedacusta sowerbii*, vue orale. cc : cercle de cnidocystes, cg : cavité gastrique, g : gonades (4), o : cavité sous-ombrelleire, rl : replis labiaux (4), v : velum et otocystes (statocystes) disséminés, 1 : tentacule peroral (4), 2, 3, 4, 5 : tentacules d'ordre 2, 3, 4 & 5.

Dans cette étude, nous nous intéresserons aux apparitions sporadiques des méduses, à la prolifération des stations, à l'hypothèse de « l'indigénat de *Craspedacusta* dans le fleuve Yang-Tsé » (PARENT, 1982) et à son impact sur le peuplement aquatique et à l'existence d'une autre espèce potentielle ou mal discriminée.

Connaissances avérées

LANKESTER (1880 a, b) a nommé cette méduse *Craspedacusta* « in allusion to the relation of its otocysts to its velum », du grec *craspedo-* « frange », le velum et du latin *custos* « garde » (figure 1). En fait, dans ce genre seulement (KRAMP, 1961 ; BOUILLON *et al.*, 2004), les statocystes (otocystes, vésicules marginales), possibles organes d'orientation, d'origine endodermique chez les limnoméduses sont enchassés dans le velum ; les **cnidocystes** (nématocystes) de *Crapedacusta* et *Limnocythida*, à la différence des autres limnoméduses où ils sont disposés sur l'ombrelle, forment un cercle marginal (au niveau du canal circulaire). Il n'y a pas d'ocelle (organe récepteur de lumière) chez les limnoméduses. Le terme *custos* conviendrait bien aux nématocystes qui « gardent » le velum.

Cycle biologique

PARENT (1982) écrit « la première observation faite dans la nature fut celle du polype² par POTTS (1885) » ; de LARAMBERGUE (1945) établit le cycle biologique en aquarium après FOWLER (1888) et PÉLOSSE (1918) : ce dernier avait obtenu des méduses mâles en décembre, au laboratoire, après y avoir ramené des polypes des serres du parc de la Tête d'Or à Lyon (deuxième station mondiale découverte par M. Chiffot en 1891) (figure 2). Les polypes produisent trois sortes de bourgeons : les bourgeons à hydranthes qui restent attachés au polype parent et forment ainsi une petite colonie avec une cavité gastrique commune ; les bourgeons planuloïdes (frustules) qui se détachent et se dispersent en nageant et rampant pour édifier une nouvelle colonie ; et les bourgeons médusaires qui donnent des petites (1 mm) méduses³ à huit minuscules tentacules : elles se séparent du polype par des contractions vigoureuses de l'ombrelle.

¹ Sur le moteur de recherche Google, 55 000 références pour *C. sowerbii* et 35 300 pour *C. sowerbyi* en octobre 2009, 5 250 et 7 250 réciproquement en avril 2008.

² décrit sous le nom de *Microhydra ryderi*.

³ séparation d'une jeune méduse : <http://yurl.fr/ladeBK>.

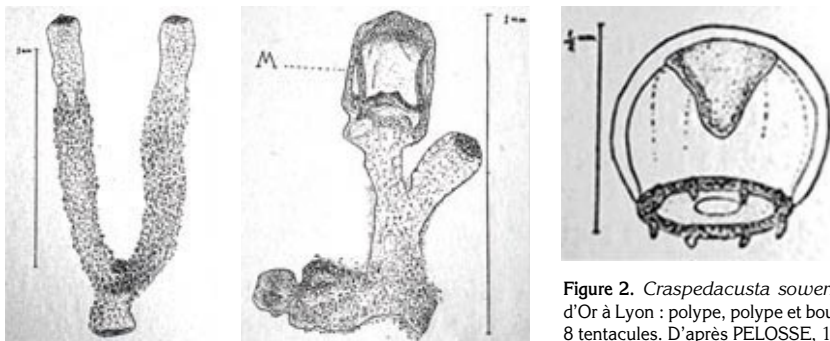
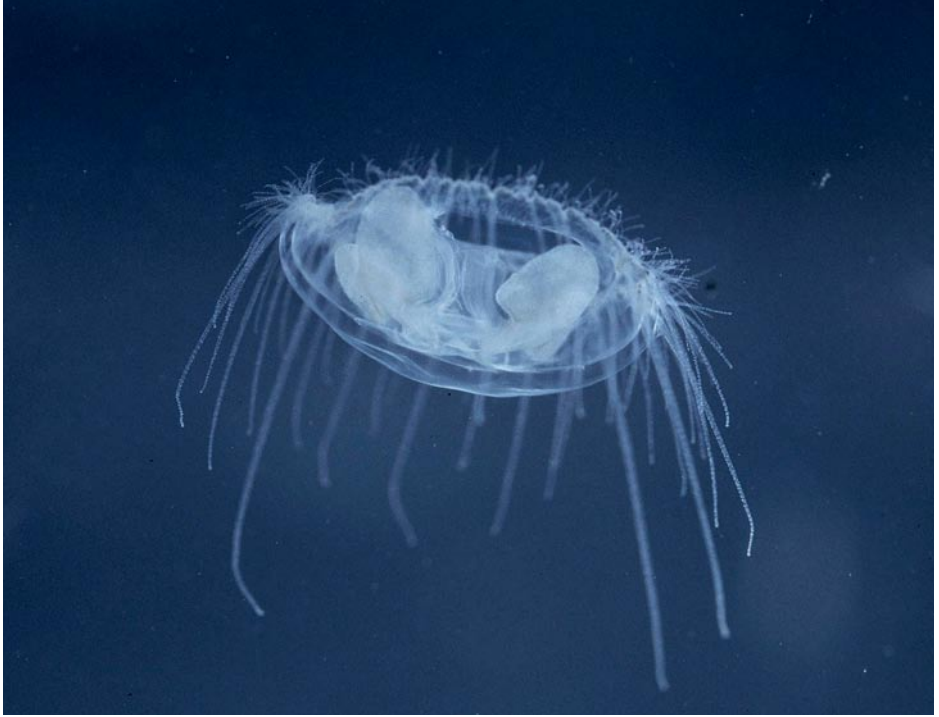


Figure 2. *Craspedacusta sowerbii* provenant du parc de la Tête d'Or à Lyon : polype, polype et bourgeon médusaire, jeune méduse à 8 tentacules. D'après PELOSSE, 1918, *Ann.Soc. linn. Lyon*.

La jeune méduse à huit tentacules acquiert de nouveaux tentacules pleins radiaux par vague : les 8 tentacules ont d'abord la même taille, mais ensuite on distinguera toujours 4 tentacules longs perradiaux qui ont un rôle de stabilisateur pour la nage, et des séries de tentacules de taille variée selon leur âge, jusqu'à 614 pour une méduse de 22 mm (COLIN, 1995). Dans 1 % des cas les méduses ont entre 2 à 6 canaux radiaires : cette modification de la symétrie est-elle liée à un facteur environnemental ? Les méduses sont sexuées mais les deux sexes coexistent de façon rarissime dans une région. En Europe la majorité des stations hébergent des mâles. La reproduction de *Craspedacusta* est donc asexuée de fait.

McCLARY (1961, 1964) décrit le polype et expérimente sur ses facultés de régénération ainsi que sur la détermination plus ou moins avancée des tissus des bourgeons ; il obtient des méduses ou des formes médusoïdes avec des bourgeons isolés âgés. Les bourgeons jeunes donnent d'abord des « resting bodies », puis des frustules, puis des polypes en 10 jours. Les sections transversales de polype ne montrent pas de dominance du capitulum (apex du polype) dans ses expériences. REISINGER (1957, 1972) donne une somme de renseignements énorme sur le développement de la phase asexuée, de la phase sexuée, sur des expériences de régénération, sur la polarité du polype, sur les potentialités morphogénétiques de l'espèce. Cet auteur est actuellement cité, malheureusement, pour son dessin du cycle biologique dans lequel il indique que, sous l'action d'un choc thermique froid, les frustules rondes (Kugelfrusteln) donnent des polypes tentaculés : le stade *Halammohydra* (du nom d'une minuscule narcoméduse de forme aberrante qui vit dans les sables marins : avec son manubrium allongé et son ombrelle étirée, elle ressemble en effet à un polype tentaculé). Actuellement on parle de stade *Calpasoma* et de stade *Microhydra* (COLIN *et al.*, 1995 ; MILDNER, 1984, sur les sites allemand, tchèque, hollandais, DORIS...). *Calpasoma dactyloptera* a une taille de 200 μ m de longueur, avec des tentacules de 150 μ m en extension : ces « tentacules » sont constitués d'une seule cellule ectodermique ; les nématocystes migrent (comme pour *Hydra*) par des mouvements amœboïdes et s'enchassent dans des replis de la membrane du tentaculocyte, ils envoient chacun un pied à sa base ; à l'intérieur des tubes membranaires il faut ajouter des fibres et des microtubules issus du cnidocil (CAMPBELL *et al.*, 1975). MATTHEWS (1966), et RAHAT *et al.* (1974) ont montré, par des élevages soignés qu'il s'agit de deux genres différents qui vivent aux mêmes endroits : « In short, cultures were cooled and warmed, starved and surfeited, isolated and crowded, coddled and coerced, without one medusa or tentacular hydranth resulting ». COLIN *et al.* (1995) donnent une belle illustration du cycle biologique de *Craspedacusta*, mais la partie droite ressort à *Calpasoma dactyloptera*. Ce dernier genre a été découvert en Suisse, dans un aquarium, par FUHRMANN, en 1939 (RAHAT, 1974).

Les polypes des deux genres doivent être beaucoup plus répandus qu'on l'imagine : souvent dans les études de benthos ou de faune interstitielle on mentionne « Cnidaire » voire « *Hydra* » pour des polypes dits « rétractés » alors que les polypes de *Craspedacusta* sont atentaculés. *Microhydra ryderi* n'a été définitivement rapporté à *Craspedacusta* qu'en 1928 (BOULENGER, 1928 ; SMITH, 2001), ce qui signifie que beaucoup de littérature est passée sous silence si on fait une recherche sur *Craspedacusta* seulement au lieu de *Limnocoelium* et *Microhydra*.



Daniel SIRUQUE

Photographie 1.

Facteurs déclenchant la métagenèse

Quels sont les facteurs qui déclenchent la métagenèse, alternance de générations entre les polypes sessiles asexués et les méduses vagiles sexuées, facteurs inhabituels puisque l'apparition de la méduse est rare, sporadique, imprévisible.

Si on suspectait l'influence de la température pour amorcer le bourgeonnement médusaire depuis 1880 (les méduses avaient été découvertes dans des bassins à 80 °F⁴), PELOSSE (1918), HERKLOTS (1943), LAREMBERGUE (1945), ce sont les travaux de McCLARY (1959) qui établissent les exigences écologiques précises de cette espèce :

Il place, durant 120 jours des polypes à 12 °C, 20 °C, 25 °C, 28 °C et 33 °C et en examine le bourgeonnement.

« • les bourgeons à frustule sont les plus nombreux quelque soit la température, les bourgeons à polype les moins nombreux. Les bourgeons médusaires ne se forment qu'entre un étroit intervalle de température : 26 °C à 33 °C.

• mesurée en terme de bourgeons par polype mature, la production de frustules est optimum à 25 °C ; celle des polypes, à 12 °C et à 20 °C

• À 28 °C le bourgeonnement des frustules atteint un pic à 54 jours puis décline en revanche aux autres températures, à 102 jours, il augmente encore. Cette tendance n'est retrouvée ni pour les méduses, ni pour les polypes.

• La taille des frustules et la croissance des nouveaux hydroïdes sont maximales à 25 °C. Lorsque les bourgeons médusaires apparaissent, au dessus de 25 °C, la production de frustules s'écarte de son optimum. »

GOY (1971) qualifie la méduse d'espèce sténotherme thermophile. ACKER (1976) fait jouer la raréfaction de la nourriture comme déclencheur de la métagenèse : avec beaucoup de nourriture le bourgeonnement des frustules est accéléré, en condition de jeûne, peu de bourgeons de quelque type que ce soit sont émis.

WOODHEAD (1943) a mis au point une technique pour capturer et conserver des polypes tout au long de l'année : il immerge des batteries de lames microscopiques serrées dans un cadre entre 30 et 150 cm pendant tout l'été ; ces lames peuvent être fixées, colorées et observées une fois colonisées ou conservées durant l'hiver contre une fenêtre (au frais) comme matériel d'étude des cnidaires (il est enseignant). Une lame montrait 31 polypes à tous les stades de croissance, certains avec une larve d'insecte dans la cavité gastrique soit une densité de 15 000 par m².

⁴ 80 °F = 26,6 °C.

Les polypes subissent les conditions locales de température, voire d'assèchement. Il peut sembler étonnant de voir apparaître des méduses tôt en saison le 3 juin 1996, à 15 °C en Allemagne (JANKOWSKI, 2000), ou tard du 7 mars 1950 jusqu'à début juin (eau à moins de 15°C) en Australie (THOMAS, 1951). Les polypes ont trouvé des conditions locales de température élevées, bonne orientation, très faible profondeur, pour induire la métagenèse. Les méduses peuvent ensuite se déplacer en pleine eau tant que la température dépasse 14,5 °C ; en dessous elles tombent au fond et se rétractent en boule. Si la température remonte, elles peuvent reprendre une nage active (expériences de THOMAS, 1951) mais dans les zones bien stratifiées la probabilité est réduite : c'est pourquoi elles disparaissent aussi soudainement.

Impact sur le milieu

Quel est l'impact de ce néozoaire sur le peuplement aquatique ? Les méduses peuvent atteindre des densités élevées : si MORENO-LEON *et al.* (2009) ne comptent en surface de leurs transects que 0,95 individus par m² au Mexique, ARBACIAUSKAS *et al.* (2005), en Lituanie, en voient 20 à 30. Il est difficile d'estimer cette densité car en été la transparence est réduite, les méduses se répartissent en agrégats, et les animaux ne sont pas actifs tous ensemble : un certain nombre est posé au fond de l'eau. MILNE (1938) en compte jusqu'à 70 par m³ d'eau de surface, mais il remarque « certains jours on ne voit quelques méduses que dans le sillage du bateau ou là où l'eau a été brassée en profondeur avec une rame ». JANKOWSKI (2000) évoque des densités de 1 000 individus par m². Dans des bassins, le chiffre peut atteindre 30 individus au m³. De nombreux auteurs face à cette biomasse⁵ soudaine et imprévisible s'inquiètent pour la chaîne alimentaire.

DODSON *et al.* (1983), JANKOWSKI *et al.* (2005) et SMITH *et al.* (2008) travaillent avec des microcosmes, BOOTHROYD *et al.* (2002) et SPADINGER (1999) étudient les contenus stomacaux des méduses ; *Craspedacusta* choisit des proies entre 0,2 et 2 mm, elle sélectionne les crustacés herbivores (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*), des copépodes, des larves nauplii, des rotifères prédateurs (*Asplanchna*). Les cladocères les plus gros sont tués mais pas ingérés ; THOMAS (1951) observe que les méduses tuent plus de crustacés qu'elles n'en mangent. SPADINGER calcule qu'un individu peut ingérer 190 proies par jour (densité du zooplancton : 100 par litre). JANKOWSKI (2000) estime que les méduses mangent ou tuent 13 % de la ressource en copépodes, 39 % en bosmines ; cela correspond à la prédation des poissons. DODSON (1983) établit par des expériences très complètes le taux de prédation vis à vis des différentes proies : pour une densité de trois hydrozoaires par mètre cube seulement, il calcule que les méduses prélèveraient 10 % de la production journalière de cladocères. JANKOWSKI (2005) mesure une augmentation de la chlorophylle, conséquence de la disparition des cladocères. La plupart des auteurs s'accordent à juger faible l'impact des méduses sur le peuplement et la chaîne alimentaire ; mais SMITH estime que la présence de *C. sowerbii* a « la possibilité de modifier de manière significative les communautés zooplanctoniques et, par conséquent, les réseaux trophiques aquatiques, via la prédation directe (rotifères, petits cladocères, copépodes) et la mortalité indirecte (necton, alevins) ». JANKOWSKI (2005) va plus loin : « Une comparaison des pertes journalières de zooplancton dans l'étang causées par les méduses et les poissons (gardon, *Rutilus rutilus*), et de leur sélectivité alimentaire, montre une discrimination des prises de ces deux prédateurs et révèle un fort impact négatif des méduses sur la communauté des copépodes de l'étang. Dans le cas d'une invasion de méduses, nos résultats montrent que deux chaînes alimentaires peuvent coexister dans les lacs en raison d'une faible interaction entre ces superprédateurs, les poissons et les méduses, avec des effets simultanés sur la structure du zooplancton ».

L'incidence d'une éclosion de méduses sur la consommation d'oxygène n'est mentionnée nulle part mais elle ne doit pas être négligeable dans les petits réservoirs, en été.

Les prédateurs

DODSON (1983) met en présence de *C. sowerbii* quatre espèces de poissons qui n'ont jamais été en contact avec les méduses : ceux-ci apprennent en deux ou trois essais à éviter le cnidaire. SCHMITT (1939, *in* DODSON, 1983) a constaté des nécroses de nageoires chez le poisson rouge. DENDY (1978, *in* DODSON, 1983) note la prédation par la méduse et par le polype d'alevins jusqu'à 15 mm de long. Seule l'écrevisse américaine mange les méduses posées sur le fond, les autres espèces n'y touchent pas. *C. sowerbii* est donc un superprédateur intermittent, fragile qui n'a que peu d'impact dans le milieu naturel.

⁵ Dans de très nombreux articles la masse d'une méduse adulte est donnée pour 2-3 g : or JANKOWSKI (2000) établit que les masses fraîche et sèche sont de « 0.06 to 331.86mg FW ind.0-1 and 0.01 to 2.50 mg DW ind.-1, respectively ». Problème d'essorage ?

Questions en suspens

La nomenclature

Un bref historique de sa découverte montrera pourquoi cette espèce occasionnelle est écrite tantôt *C. sowerbii* tantôt *C. sowerbyi*.

Le 9 juin 1880 William Sowerby, directeur des Royal Botanic Gardens à Regent's Park à Londres la découvre dans les bassins à *Victoria regia* (venant d'Amérique du Sud) ; il distribue des exemplaires à de nombreuses personnes qui écrivent aussitôt des articles dans les journaux du *Time* à *Nature*.

Le 17 juin, Lankester, zoologiste auteur de la scission diplo./triploblastique, décrit un nouveau genre, nouvelle espèce *Craspedacusta sowerbii* (LANKESTER, 1880a), et le 24 juin, ALLMAN nomme le même animal *Limnocodium victoria* au cours d'une présentation précèdent les publications de 1880 ! Tous deux s'accordent ensuite sur le taxon *Limnocodium sowerbii* (LANKESTER, 1880c). FRITZ *et al.* (2007) indiquent que la commission internationale sur la nomenclature zoologique (ICZN) rétablit, en 1910, l'antériorité de Lankester « car une présentation n'est pas équivalente à une publication ». Mais beaucoup d'auteurs, y compris ceux de livres sur les cnidaires utilisent *sowerbyi* (KRAMP, 1961) ; d'autres taxons *Branchiura sowerbyi*, *Cryptospora sowerbyi*, *Fimbria sowerbyi*, *Aplysia sowerbyi*... accordent correctement le nom d'espèce ; c'est pourquoi SILVA (2007) suggère d'utiliser les deux mots en synonymie comme « le permet l'article 33.3.1 du code international de nomenclature zoologique ».

La progression de l'invasion

En milieu naturel, la première méduse d'eau douce sera découverte en 1907 dans le fleuve chinois Yang-Tsé-Kiang, et décrite sous le nom de *Limnocodium kawaii* par OKA (1908) ; mais selon PARENT (1982), elle y est connue par des noms vernaculaires depuis le XIII^e siècle ! Ensuite les trouvailles conduiront STEPANJANTS *et al.* (2006) à lui attribuer une distribution bimodale dans le monde entier ; l'autre genre *Limnocnida* occupant la zone tropicale (de GUERNE, 1893). Cependant, depuis vingt ans les signalements sont de plus en plus nombreux en Europe, Amérique du Nord, Australie et des stations septentrionales sont découvertes : Finlande, Suède et Lituanie (2002), Pologne (1999), Russie (1949, 1994) où elle n'est plus qu'à 100 km du lac Baïkal (AROV, 2004). De plus, il n'est que de consulter les quotidiens régionaux en juillet pour observer que *Craspedacusta* en est devenu l'un des marronniers de l'été ! En effet les pêcheurs, baigneurs, plongeurs, naturalistes l'observent par hasard surtout dans des milieux aquatiques artificiels : ballastières, gravières, bassins, réservoirs, station d'épuration (AUGUSTIN *et al.*, in FRITZ *et al.*, 2007), bassin de refroidissement à Tchernobyl (PROTASOV *et al.*, 1981) ; en milieu naturel au bord des lacs, dans les bras morts des fleuves, dans les canaux. En l'absence de reproduction sexuée, c'est la frustule qui assure la dissémination active (50 mm à l'heure). La voie passive a pour vecteur les pattes des oiseaux, les introductions de poissons ou de plantes, les engins de travaux publics, et les canaux (BRANCOTTE *et al.*, 2002). Les formes enkystées du polype ont survécu à quarante ans de dessiccation BOUILLON (2000), BRANCOTTE (2000).

Gravières et anthropisation

GOY (1971), énumère 36 stations en France 80 ans après son arrivée à Lyon. Quarante ans plus tard, on compte les endroits où elle n'existe pas ! Outre les voies classiques de dissémination par les plantes aquatiques, les poissons, les oiseaux, il faut prendre en compte l'industrie du granulat. L'usage industriel des granulats dans la construction est apparu dans l'histoire pour remplacer les pierres taillées au milieu du XIX^e siècle avec l'invention du ciment puis du béton constitué à 85 % de granulats. Chaque Français consomme 7 tonnes de granulats par an et est donc responsable d'une cavité d'environ 5 m³ par an. Tous les fleuves français ont été exploités pour les granulats alluvionnaires : les gravières abaissant le niveau de la nappe phréatique et modifiant le sens d'écoulement des eaux. Toutes roches confondues, la production en France de granulat est passée de 342 millions de tonnes en 1987 à 420 Mt en 2000, 447 Mt en 2007 : la distance moyenne de transport entre la carrière et le lieu d'utilisation est passée de 20 km à 35 km en 2000 induisant la présence quotidienne de 11 500 camions sur les routes (18 000 en pointe). Il n'y a plus que 2 500 à 3 000 carrières en activité en 2007 contre 5 000 en 1990. Ce type d'exploitation mondiale et propre au XX^e siècle a été propice à l'installation de *Craspedacusta* et d'autres biotes invasifs sur tous les continents.

Tableau I. Températures estivales moyennes à Lyon-Bron, Rhône (69), 200 m, 45°43' N - 4°57' E, entre 1961 et 1990.						
	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
Températures minimum (°C)						
Moyenne	9,3	12,6	15,0	14,4	11,7	8,2
Record absolu 1949-2002	-0,3	2,3	6,1	5,2	1,9	-4,5
Date	04/05/67	01/06/59	07/07/62	30/08/86	22/09/77	31/10/50
	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
Températures maximales (°C)						
Moyenne	19,4	23,2	26,6	25,6	22,4	16,8
Record absolu 1949-2002	32,0	36,2	39,8	37,7	35,8	28,4
Date	25/05/53	30/06/50	22/07/83	11/08/98	05/09/49	05/10/66
	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
Températures moyennes (°C)						
Moyenne	14,3	17,9	20,8	20,0	17,1	12,5
	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
Nombre moyen de jours avec :						
TX >= 25 °C	3,3	10,5	19,3	16,9	8,7	0,8
TX >= 30 °C	-	1,9	7,3	5,5	1,2	-

Le réchauffement global peut favoriser l'espèce ou du moins la métagenèse, la rendant plus perceptible : ainsi au cours des trois dernières décennies, le régime thermique du Rhône a été affecté par le changement climatique. Il s'est traduit par un échauffement moyen d'environ 1,5 °C sur le haut Rhône et de 3,0 °C sur le bas Rhône (KHALANSKI *et al.* (2008).

Pourquoi les gravières sont-elles préférentiellement colonisées ?

Les conditions thermiques. L'alternance bourgeonnement de frustules et de polypes en bourgeonnement de méduses est donc déclenchée par les températures élevées ; les biotopes doivent atteindre une température de 25 °C pendant une quinzaine de jours. Sous les latitudes tempérées, cela dépend de la température de l'air, du vent et des précipitations. On note (tableau I) que les mois de juillet et août sont les plus favorables au bourgeonnement médusaire puisqu'en moyenne il y a 19,3 et 16,9 jours de températures supérieures à 25 °C. Encore faut-il que les jours chauds se succèdent pour compenser la fraîcheur nocturne, sans vent qui brasserait l'eau froide du large dans le cas d'un plan d'eau important, ni de précipitations abondantes qui modifieraient les écoulements. Dans le plan d'eau de Miribel-Jonage (TURQUIN, 1987) ces conditions sont loin d'être atteintes chaque année. En conditions contrôlées comme dans les serres à *Victoria regia*, la métagenèse est plus régulière : 9 juin 1880, 12 juin 1881, 28 avril 1883 ; ce rythme annuel est ici induit par la remise en eau des bassins (8 mars 1883) et se prolonge pendant dix ans jusqu'au nettoyage des bacs. L'espèce a semblé perdue jusqu'en 1891 où elle est apparue à Lyon, puis 1903 à Sheffield, 1905 à Munich ; en 1907 le capitaine KAWAI la capture dans le Yang Tsé et la donne à OKA (1908) qui la décrit sous le nom de *Limnocodium kawai*. PÉLOSSE (1918) obtient des méduses (figure 2) en décembre en portant l'eau des aquariums à 30 °C.

Le fonctionnement hydrologique des plans d'eau va améliorer ou pas les conditions estivales du biotope. Si tous les auteurs consignent la prédominance des plans d'eau artificiels, aucun, à ma connaissance, ne la relie à l'hydrologie souterraine, aux mouvements de l'eau à l'interface avec la nappe phréatique.

Pour les sites en eau clos comme les lacs, les retenues, les étangs, les réservoirs, les carrières et les gravières anciennes et colmatées, les lasses de crue, les bassins, les aquariums dont l'alimentation provient du ruissellement en majorité, seule la température compte pour le déclenchement. La profondeur est néanmoins un facteur limitant : le polype plus ou moins fixe doit être

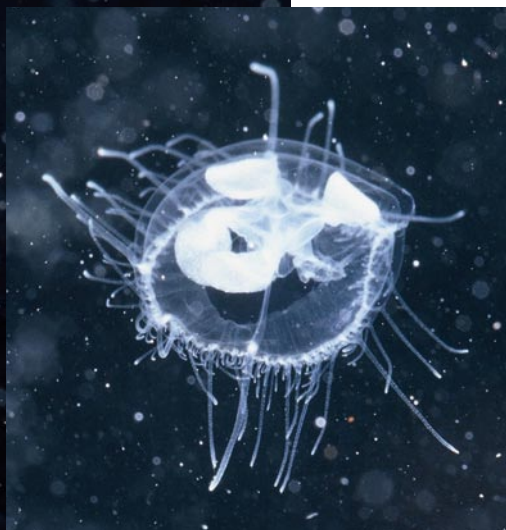
atteint par le réchauffement ; c'est ainsi que la méduse apparaît de façon rarissime dans le Léman (DRUART et BALVAY, 2007), dans le lac d'Annecy (BALVAY, 1991). Il est possible que lorsque les polypes en auront colonisé le pourtour, les apparitions se feront plus fréquentes dans des zones peu profondes et abritées du vent. JANKOWSKI (2000) signale un « bloom » en 1996 (du 3 juin au 22 juillet) dans une pièce d'eau de 3 ha bien exposée, profonde de 2 m en moyenne, bien stratifiée, avec un hypolimnion anoxique et une température moyenne de 15 °C. Des conditions locales plus clémentes ont été nécessaires au bourgeonnement médusaire.

Les milieux connectés sont caractérisés par leur alimentation : outre le ruissellement, l'eau arrive par infiltration d'une rivière proche, écoulement naturel d'une nappe libre ou remontée d'une nappe captive par drainance ascendante. En même temps ces milieux sont drainés vers un ou des avals : par exfiltration dans la rivière, infiltration dans la nappe libre ou par un émissaire, véritable débordement de surface de la nappe. La topographie de ces zones est très hétérogène ; de plus elle varie en fonction de la saison, c'est-à-dire du niveau de la nappe : un secteur pouvant être drainant ou absorbant au cours du temps. Dans les deux cas, des portions du biotope peuvent même s'assécher sans dommage pour le coelentéré dont la population subsistera en diapause : les formes de résistance sont les podocystes (polypes enkystés) et les frustules rondes. DOLE-OLIVIER *et al.* (1994) en étudiant la zone interstitielle (du Rhône immédiatement à l'amont de Lyon) depuis l'eau libre jusqu'à 2 m de profondeur dans les sédiments ont montré que les conditions environnementales de températures et de conductivité par exemple sont identiques du fond de l'eau à moins 2 m dans les alluvions en période de « downwelling » (infiltration) mais, à l'inverse, dans les zones, ou les phases d'« upwelling » (exfiltration) l'amplitude annuelle de 16 °C au niveau du fond de l'eau se réduit à 3,6 °C à moins 2 m de profondeur dans la zone interstitielle. Au niveau de remontées locales de la nappe captive, l'amplitude sera encore réduite et fonction du débit de l'eau souterraine.

En hautes eaux (figure 3a) localement, les polypes peuvent croître ou subsister dans de l'eau plus chaude que celle du lac artificiel (9 °C à Lyon et jusqu'à 13 °C dans le sud de la France) tout en profitant de l'arrivée de faune stygobie dont les petits individus peuvent être des proies.

À l'étiage estival (figure 3b), la surface piézométrique s'abaisse puisque l'alimentation fait défaut alors que les prélèvements augmentent⁶ : le fond de la gravière, à l'aval, et dans les zones benthiques non colmatées devient drainant vers la nappe. L'eau chaude de surface descend en continu au niveau du benthos où se trouvent les polypes. Ils sont alors plongés dans de l'eau plus chaude, en dehors des zones stratifiées.

Les étiages estivaux de plus en plus marqués, le réchauffement, une réalité, les sports aquatiques en progression, la population bien avertie font que les signalements deviendront toujours plus nombreux.



Daniel SIRUGUE

Photographie 2.

Photographie 3.

L'origine géographique des espèces de *Craspedacusta* divise les zoologistes

La plupart, comme DIDZIGLIS, 2006, ou PARENT, 1982, la situent en Asie de l'Est (Chine, Japon), les autres, moins nombreux (PROTASOV *et al.*, 1981, LUDOSKI *et al.*, 2004) en Amérique du Sud. Les plantes support des bassins de Kew's garden et de Lyon, *Victoria regia* et *Eichhornia crassipes*, incitent à penser que l'origine de la méduse est américaine (the Amazonian Freshwater Jellyfish) ; HERKLOTS (1940) ne choisit pas.

Arthur de CARLE SOWERBY (1928, 1941) avec les découvertes de méduses dans des laisses du fleuve Yang Tsé (1907), puis dans deux bassins artificiels dont l'un hébergeait des jacinthes d'eau se persuade de l'origine asiatique du Cnidaire : « These facts, of course, at once suggested the possibility, not to say probability, that the original home of *Craspedacusta sowerbii* was somewhere in Eastern or South-eastern Asia rather than in South America, as had previously been assumed... The writer, from all available data, is now convinced that the fresh-water medusa *Craspedacusta kawaii* (Oka) is none other than *Craspedacusta sowerbii* Lankester, and that the original habitat of this species is located in the Middle and Upper Yangtze River Valley, whence it has from time to time been transported with some aquatic plant, possibly the water-hyacinth (*Eichhornia*), to various parts of the world where it has developed in artificial tanks, pools or other bodies of water of the right temperature for such development. » Cette phrase va faire florès.

Tout d'abord, il convient de rappeler la découverte de ces plantes, la jacinthe d'eau et le lotus géant :

– **Victoria regia** : c'est le médecin français devenu botaniste Aimé BONPLAND qui en parcourant l'Amérique du Sud en compagnie de A. von HUMBOLDT vit les plantes près de Corrientes en Argentine en 1819. Il adressa en France des semences et la description du végétal en 1825. Alcide d'ORBIGNY envoya des plants de Corrientes en 1827. J. LINDLEY (1837), R. SCHOMBURGK (1836), T. BRIDGES (1846, 1849) expédient en Grande Bretagne des graines dans de l'argile humide, des plants qui germent, végètent et meurent. Ce sont deux médecins anglais qui finalement envoient des graines dans des bouteilles d'eau douce à Kew en février 1849 : première fleur en novembre. On conçoit que ces divers échantillons aient pu importer en même temps des polypes ou des podocystes de *Craspedacusta*. À Lyon les *Victoria regia* arrivent entre 1888 et 1891 (date de la première fleur 1894). Mais PELOSSE (1918) remarque que le bassin, en 1891, lorsque *C. sowerbii* est apparue, abritait aussi d'autres plantes aquatiques qu'il recense soigneusement en provenance du Mexique, de la Guyane, d'Amérique du Sud tropicale (*Pontoderia = Eichhornia*), d'Égypte, etc.

– D'autres auteurs ont cité la **jacinthe d'eau *Eichhornia crassipes*** comme vecteur de *Craspedacusta*. En effet cette plante du Brésil, découverte en 1823 par le naturaliste allemand C. von MARTIUS, (sept autres espèces en Amérique de Sud) a été importée à La Nouvelle Orléans en 1884 et a atteint la Floride 70 ans plus tard. Arrivée en Chine en 1901, comme plante fourragère, elle est devenue un sérieux problème (DING *et al.*, 2001). La phrase colportée partout « *Craspedacusta* a sans doute été transportée accrochée à la Jacinthe d'eau *Eichhornia crassipes* » est fautive pour la station de Londres : apparition de la méduse en 1880, alors que la jacinthe arrive en Chine en 1901 (et *Craspedacusta* y est découverte en 1907) et fautive aussi pour la station lyonnaise en 1891 : PELOSSE (1918) décrit avec précision l'origine des plantes de la serre à *Victoria regia* sans évoquer la Chine. Le fait que les trois premières trouvailles européennes s'effectuent dans des serres porte à croire à un vecteur du même type : aucun auteur n'évoque les poissons rouge *Carassius auratus* (et l'eau « chinoise ») dont le commerce allait bon train à la fin du XIX^e siècle, alors qu'ils étaient apparus en 1728 à Amsterdam, 1745 auprès de Mme Pompadour, 1794 en Grande Bretagne comme curiosités, 1852 en Amérique du Nord exportés par le négociant chinois Fang Tang. On ne saura probablement jamais le vecteur de cette transmission en 1880, en revanche grâce à la biologie moléculaire on peut retracer le cours de l'invasion.

⁶ La consommation d'eau double tous les 20 ans deux fois plus vite que la croissance démographique ; depuis le début du XX^e siècle la consommation d'eau douce a été multipliée par 7 sur la planète.

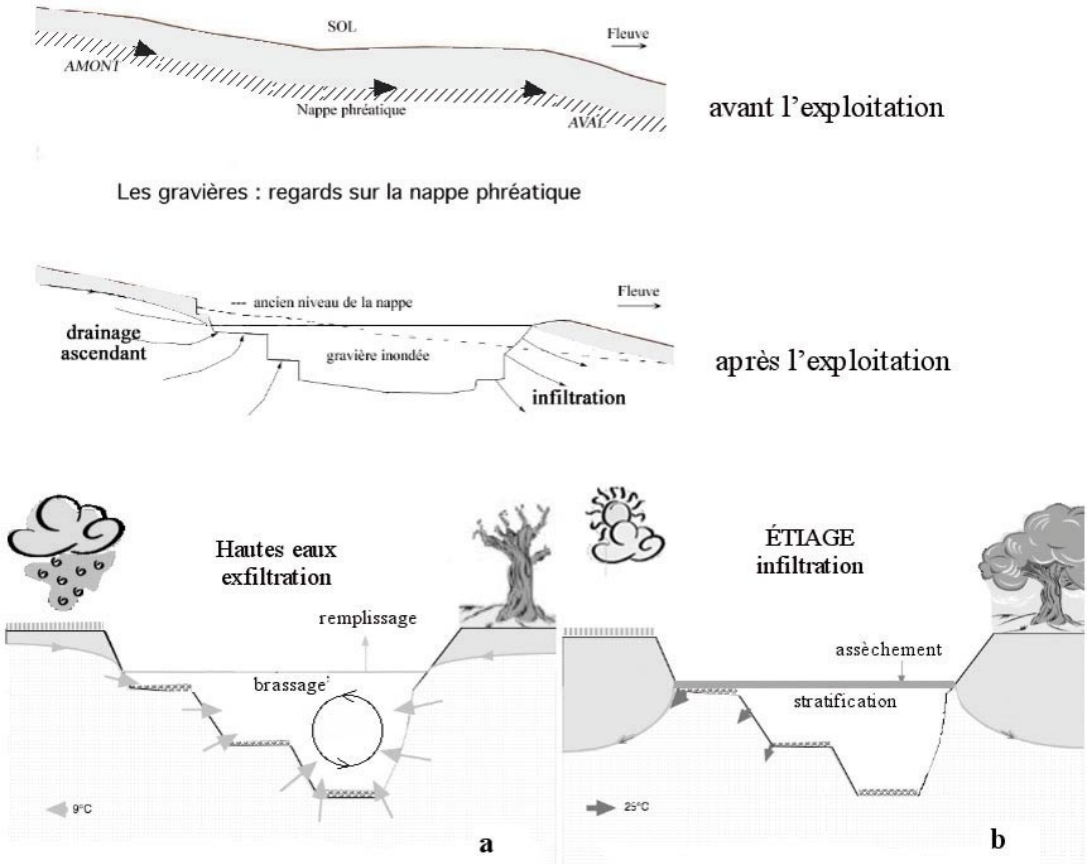


Figure 3. Fonctionnement hydrologique d'une gravière connectée.

Phylogéographie

Dans son traité sur les Cnidaires Hydrozoaires, HOLSTEIN (1995) ne reconnaît que trois espèces de *Craspedacusta* : *C. sowerbii* (Lankester, 1880) cosmopolite, *C. sinensis* (Oka et Hara, 1922) en Chine, et *C. iseana* (Gaw et Kung, 1939) au Japon, BOUILLON *et al.* (2000) six. JANKOWSKI (2001) publie une synthèse majeure sur les méduses d'eau douce : trois à cinq espèces de *Craspedacusta* existent en zone tempérée, six *Limnocnida* occupent la zone tropicale : 3 en Afrique, 3 en Inde.

LUDOSKI *et al.* (2004) sont les premiers, semble-t-il, à rechercher la variabilité génétique d'une population de *C. s.* d'un lac artificiel (Serbie et Monténégro) (neuf loci testés par électrophorèse : Gpi, Hk, Idh-1, Idh-2, Me, Mdh-1, Mdh-2, Pgm and Sod) ; « le zymogramme indique que la population est monomorphe pour tous les loci analysés ». Puis HERRERA (2007), dans un travail de fin d'études, analyse l'ADN mitochondrial 16S d'échantillons provenant de musées et de dons (aucun en France) : la diversité obtenue lui permet de faire l'hypothèse de « deux espèces différentes cryptiques sous le même nom *C. sowerbii*. Un de ces clades groupe les spécimens européens, et le second ceux du reste du monde. À l'intérieur du groupe cosmopolite, il y a au moins cinq haplotypes différents, qui rendent compte de la diversité globale qui pourrait être cachée sous les mêmes traits morphologiques ». Il découvre aussi, en Arizona, un unique exemplaire de *Limnocnida sp.* qui remplace *Craspedacusta* dans les zones tropicales (de GUERNE, 1893 ; STEPANJANTS, 2006), nouveau genre invasif pour le XXI^e siècle?

ZHANG *et al.* (2009) cherchent à établir les relations phylogénétiques des sept espèces chinoises collectées sur 28 sites, ils ramènent alors le nombre d'espèces à quatre :

- C. xinyangensis* = *C. sowerbii*
- C. sichuanensis* = *C. kiatingi*
- C. brevinema* = *C. sinensis*
- C. ziguiensis*, statut incertain

La phylogénie moléculaire indique que *C. kiatingi* est plus proche de *C. sowerbii* que de *C. sinensis* ; cette dernière espèce pourrait être la forme ancestrale du genre *Craspedacusta*.

FRITZ *et al.*, (2009) s'intéressent à 12 stations⁷ (Allemagne – Autriche) : l'analyse du gène COI montre que toutes les séquences sont identiques pour les 12 populations. En utilisant une autre marqueur (ITS), les auteurs peuvent construire une phylogénie positionnant les *Craspedacusta* allemandes, chinoises et les autres espèces (les séquences des espèces chinoises sont obtenues dans la banque de gènes NCBI). Trois groupes se distinguent :

- 1 – gr. kiatingi : *C. sowerbii* allemandes, *C. kiatingi* ;
- 2 – gr. sowerbii : *C. sowerbii* chinoises, *C. xinyangensis* ;
- 3 – gr. sinensis : *C. sinensis*, *C. brevinema*.

Ces trois groupes coexistent dans le bassin du YangTsé (5 500 km entre le Tibet et Shanghai). La détermination morphologique des deux espèces du groupe 1 est aisée alors que la détermination moléculaire indique une similarité ! Le groupe 2 est à rapprocher du groupe 1, mais de légères différences des séquences ITS discriminent des populations génétiquement isolées : « les données moléculaires indiquent que *C. brevinema* est une variation de *C. inensis*, mais aussi que *C. sinensis* est bien une espèce séparée.

En Chine, au fur et à mesure que les zoologistes décrivent de nouvelles espèces morphologiques bien documentées (forme de l'ombrelle -aplatie ou hémisphérique-, taille des gonades, insertion des cnidocyste, forme des nématocystes), les biologistes moléculaires les mettent en synonymie. FRITZ suggère que les descriptions devraient être faites selon le même protocole : fixation, observation des nématocystes à un stade donné de la métagénèse,... Les *C. sowerbii* allemandes sont donc « une population avec très peu d'échanges génétiques et trop récente pour s'être diversifiée ». Son origine est chinoise (gr. kiatingi). Les futures analyses montreront probablement que les *C. sowerbii* anglaises et françaises appartiennent au même groupe séparé il y a environ 130 ans. PARENT (1982) remarque qu'« en Amérique du Sud et en Amérique Centrale les stations sont toutes artificielles... L'hypothèse de l'indigénat de *Craspedacusta sowerbii* dans le fleuve Yang seu Kiang, en Chine, est, elle, étayée par de nombreux arguments : les stations seraient nombreuses et échelonnées sur environ 2 000 km le long du fleuve et de ses affluents principaux ; l'espèce y est extrêmement abondante ; les deux sexes sont représentés ; l'espèce y est connue depuis 1250 ; il existe des noms vernaculaires pour la désigner ; le régime du fleuve est conforme aux exigences écologiques de l'espèce. » La biologie moléculaire conforte son opinion 30 ans après.

Conclusion

L'apparition soudaine des méduses s'explique par le fonctionnement hydrologique des milieux aquatiques artificiels en particulier les zones d'infiltration. Son origine géographique ne devrait plus être sujette à discussion. Ce néozoaire doit être le seul à ne pas avoir d'impact négatif : *C. sowerbii* vit si peu de temps, coule dès que l'eau atteint 14,5 °C, n'apparaît que sporadiquement si bien qu'en dépit de sa voracité elle ne représente pas une menace sur les biocoenoses autochtones. Elle conquiert en fait des territoires que d'autres méduses d'eau douce occupaient au Permien. KINSELBACH (1995) est très pessimiste lorsqu'il décrit l'homogénéisation des faunes aquatiques et la réduction de la diversité génétique des espèces : la monomorphie de *C. s.* en Europe en est une belle illustration.

D'autres Cnidaires arrivent en France dont le singulier parasite *Polypodium hydriforme* en Gironde, et l'Hydraire *Cordylophora caspia* dont la progression depuis l'Est de la France sera à suivre dans les prochaines années. *Limnocoñida* pourra faire son apparition en Europe après les Etats-Unis d'Amérique.

⁷ avec l'aide des associations sportives de plongée.



Photographie 4.

Bibliographie

- ACKER, T. S. & A. M. MUSCAT. 1976. The Ecology of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, a Freshwater Hydrozoan. *The American Midland Naturalist* **95**(2): 323-336.
- ALLMAN, G. J. 1880. On *Limnocoedium victoria*, a new Hydroid-Medusa of Fresh Water. *Journ. Linn. Soc. London Zool.* **15**: 131-137.
- ALLMAN, G. J. 1880. The freshwater medusa. *Nature* **558**: 218
- ARBACIAUSKAS, K. & J. LASUTIENE. 2005. The freshwater jellyfish (*Craspedacusta sowerbyi*) in Lithuanian waters. *Acta zoologica Lituonica* **15** (1): 54-57
- AROV, I. 2004. On finding jellyfish genus *Craspedacusta* in Eastern Siberia. <http://zooex.baikal.ru/bidermat/craspedacusta.htm> (consulté le 17/10/2009).
- BAILLY, J.P., GIRARDI, H., & P. MOULET. 1987. *Craspedacusta sowerbyi* Lank., 1880 (Hydrozoaire), une station nouvelle dans le sud-est de la France et données écologiques complémentaires sur cette méduse. *Bul. mens. Soc. Linn.* **56**(6): 191-198.
- BALVAY, G. 1991. Présence de la méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbyi* Lankester 1880 dans le lac d'Annecy. *Archs sci. Genève* **43**(2): 335-338.
- BOOTHROYD, I.K.G., ETHEREDGE, M.K. & J.D. GREEN. 2002. Spatial distribution, size structure, and prey of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester in a shallow New Zealand lake. *Hydrobiologia* **468**(1-3): 23-32 .
- BOUILLON, J. & F. BOERO. 2000. The hydrozoa: a new classification in the light of old knowledge. *Thalassia Salentina* **24**: 3-45.
- BOUILLON, J., MEDEL, M.D., PAGÈS, F., GILI, J.P., BOERO, F. & C. GRAVILI. 2004. Fauna of the Mediterranean Hydrozoa. *Sci. Mar.* **68**(suppl. 2): 5-438
- BOULENGER, C. L., & W. U. FLOWER. 1928. The Regent's Park Medusa, *Craspedacusta sowerbyi*, and its identity with *C. (Microhydra) ryderi*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **66**: 1005-1015.
- BRANCOTTE, V. & T. VINCENT. 2002. L'invasion du réseau hydrographique français par les mollusques *Corbicula* spp. modalité de colonisation et rôle prépondérant des canaux de navigation. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **365-366**: 325-337.
- BUSHNELL, J.H. Jr. & T. W. PORTER. 1967. The Occurrence, Habitat, Prey of *Craspedacusta sowerbyi* in Michigan. *Trans. American Microsc. Soc.* **86**(1): 22-27.
- CAMPBELL, R.D. & M. RAHAT. 1975. Ultrastructure of nematocytes and one-celled tentacles of the freshwater coelenterate, *Calpasoma dactyloptera*. *Cell Tissue Res.* **159**(4): 445-57.
- COLIN, F. & P. DELAHAYE. 1995. Observation de la Méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbyi* Lank. en Eure-et-Loir. *Soc. Amis Mus. Chartres Nat. Eure-et-Loir* **15**: 2-6.
- DENIS, J.R. 1950. *Craspedacusta sowerbyi* Lankester (Cœlentéré). *Bull. sci. Bourgogne, Suppl.*, **8**, 2 p.
- DODSON, S.I. & S.D. COOPER. 1983. Trophic relationships of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester 1880. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 345-351.
- DOLE-OLIVIER, M.J., MARMONNIER, P., CREUZÉ DES CHÂTELLIERS, M. & D. MARTIN. 1994. Interstitial Fauna Associated with the Alluvial Floodplains of the Rhône River (France). In : GIBERT, J., DANIELOPOL D.L. & J. A STANFORD (éd.). *Groundwater Ecology*. Academic press, San Diego : 313-346.
- DORIS. 2008. *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880. http://doris.ffessm.fr/fiche2.asp?fiche_numero=442 (consulté le 05/10/2009).
- DIDZIULIS, V. 2006. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Craspedacusta sowerbyi*. – From : Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org, 7 p.
- DRUART, J.C. & G. BALVAY. 2007. Le Léman et sa vie microscopique. (éd.) Quae, 220 p.
- DUMONT, H. J. 1994. The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. *Hydrobiologia* **272**(1-3): 1-12.
- FOWLER, G. H. 1890. Memoirs : Notes on the Hydroid Phase of *Limnocoedium Sowerbyi*. *Quarterly J. Microsc. Sc.* **2-30**: 507-514.
- FRITZ, G.B., SCHILL, R.O., PFANNKUCHEN M. & F. BRÜMMER. 2007. The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880 (Limnomedusa : Olindidae) in Germany, with a brief note on its nomenclature. *J. Limnol.* **66**(1): 54-59.

- FRITZ, G.B., PFANNKÜCHEN, M., REJNER, A., SCHILL, R. O. & F. BRÜMMER. 2000. *Craspedacusta sowerbii*, Lankester 1880 – population dispersal analysis using COI and ITS sequences. *J. Limnol.* **68**(1): 46-52.
- GAND, G., GARRIC, J., SCHNEIDER, J., SCIAU J., & H. WALTER. 1996. Biocoenoses à méduses du Permien français (bassin de Saint-Affrique, Massif central). *Geobios* **29**(4): 379-400.
- GOY, J. 1971. La méduse *Craspedacusta sowerbii* Lankester 1880 en France. *Bull. Soc. zool. de France* **96**: 17-22
- GUERNE, J. de. 1893. La méduse du lac Tanganyika. *La Nature* **21**(1044): 51-52.
- HERKLOTS, G.A..C. 1940. The freshwater medusae. Notes and Comments. *The Hong Kong Naturalist* **10**: 70.
- HERRERA, S., COLLINS, A.G., CAIRNS, S.T. & T.L. PEARD. 2007. Investigating Diversity of the Freshwater Medusa *Craspedacusta sowerbii*. http://www.nmnh.si.edu/rtp/students/2007/virtualposters/poster_2007_herrera.html (consulté le 05/10/2009).
- HOLSTEIN, T., BRAUER, A., & P. EMSCHERMANN. 1995. *Cnidaria, Hydrozoa*, Vol. 1, Part. 2-3, 141 p. (éd.) G. Fischer.
- JANKOWSKI, T. 2000. Chemical composition and biomass parameters of a population of *Craspedacusta sowerbii* Lank 1880 (Cnidaria: Limnomedusa). *J.Plankton Res.* **22**(7): 1329-1340.
- JANKOWSKI, T. 2001. The freshwater medusae of the world – a taxonomic and systematic literature study with some remarks on other inland water jellyfish. *Hydrobiologia* **462**: 91-113.
- JANKOWSKI, T. 2004. Predation of freshwater jellyfish on *Bosmina*: the consequences for population dynamics, body size, and morphology. *Hydrobiologia* **530-531**: 521-528.
- JANKOWSKI, T., STRAUSS T. & H.T. RATTE. 2005. Trophic interactions of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii*. *J. of Plankton Research* **27**(8): 811-823.
- JANKOWSKI, T., COLLINS, A. G. & R. CAMPBELL. 2008. Global diversity of inland water cnidarians. *Hydrobiologia* **595**(1): 35-40.
- JULIEN, M.H., HILL, M.P., CENTER, T.D. & DING JIANQING. 2001. Biological and integrated control of Water Hyacinth, *Eichhornia crassipes*. Proceedings of the integrated control of Water Hyacinth, Second Meeting of the Global Working Group for the Biological and Integrated Control of Water Hyacinth, Beijing, China, 9-12 October 2000. *ACIAR Proceedings* **102**, 152 p
- KHALANSKI, M., CARREL, G., DESAINT, B., FRUGET, J.-F., OLIVIER, J.-M., POIREL, A. & Y. SOUCHON. 2008. Étude thermique globale du Rhône – Impacts hydrobiologiques des échauffements cumulés. *Hydroécol. Appl.* **16**: 53-108.
- KINZELBACH, R. 1995. Neozoans in European waters – Exemplifying the worldwide process of invasion and species mixing. *Experientia* **51**: 521-526.
- KRAMP, P.L., 1961. Synopsis of the Medusae of the world. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **40**, 469 p.
- LANKESTER, E.R. 1880a. On a new Jelly-Fish of the order *Trachomedusae* living in fresh water. *Nature, London* **22**: 147-148.
- LANKESTER, E.R. 1880b. On a new Jellyfish of the Order *Trachomedusae*, living in fresh water. *Science* **1**: 34.
- LANKESTER, E.R. 1880c. On *Limnocodium* (*Craspedacusta*) *Sowerbii*, a new trachomedusa inhabiting fresh Water. *Q. J. Microsc. Sc.* **20**: 351-371.
- LARAMBERGUE (de) M., 1945. Remarques sur la biologie de *Craspedacusta sowerbyi* Lank. à propos de l'apparition de méduses dans un aquarium à Lyon. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon.* **14**(2): 13-18.
- LUNDBERG, S., SVENSSON, J.-E. & PETRUSEK, A. 2007. Sötvattensmaneten *Craspedacusta* – enkönade populationer bevis för upprepad invasion. *Fauna och Flora* **102**(2): 18-22.
- LUNDBERG, S., SVENSSON, J.-E & PETRUSEK, A. 2005. *Craspedacusta* invasions in Sweden. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **29**: 899-902.
- LUDOSKI, Lj. J., MILANKOV, V. R. & P. K RADISIC. 2004. Allozyme pattern for new record of *Craspedacusta sowerbii* in Serbia. *Proc. Nat. Sci. Matica Srpska Novo Sad* **106**: 15-19
- McCLARY, A. 1959. The effects of Temperature on Growth and Reproduction in *Craspedacusta sowerbii*. *Ecology* **40**(1): 158-162.
- McCLARY, A. 1961. Experimental studies of bud development in *Craspedacusta sowerbii*. *Transactions of the American Microscopical Society* **80**(3): 343-353.
- McCLARY, A. 1964. Histological changes during regeneration of *Craspedacusta sowerbii*. *Trans. Am. Microscope Soc.* **83**(3): 349-357.
- MATTHEWS, D.C. 1966. A comparative study of *Craspedacusta sowerbyi* and *Calpasoma dactyloptera* life cycles. *Pacific Science* **20**: 246-259.
- MILDNER, P. 1984. Die Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbii* Lankester (Limnomedusae, Olindiidae, Coelenterata) im Leonharder See bei Villach, Kärnten. *Carinthia II*, Klagenfurt **174**(94): 47-50.
- MILNE, L.J. 1938. Some aspects of the behavior of the fresh-water jellyfish *Craspedacusta* sp. *The American naturalist* **72**(742): 464-472.
- MORENO-LEON M. & A. ORTEGA-RUBIO. 2009. First record of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880 (Cnidaria : Limnomedusae : Olindiidae) in Mexico (Adolfo Lopez Mateos reservoir), with notes on their feeding habits and limnological dates. *Biol. Invasions* Springer **11**: 1827-1834.
- OKA, A. 1908. *Limnocodium* im Jangtsekiang ; eine neue Süßwassermeduse aus China. *Zool. Anzeig.* **32**: 669-671.
- PARENT G. H. 1982. Une page d'Histoire des Sciences contemporaines : un siècle d'observations sur la Méduse d'eau douce, *Craspedacusta sowerbyi* Lank. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* **51**(2): 47-63.
- PÉLOSSE J. 1918. Étude biologique sur la méduse d'eau douce *Limnocodium sowerbyi* Ray Lankester du Parc de la Tête-d'Or de Lyon. *Ann. Soc. Linn. Lyon*, n. s., **65**: 53-62.
- PROTASOV, A.A., STARODUB, K.D. & S.A. AFANAS'EV. 1981. A polyp of *Craspedacusta sowerbii* in the cooling reservoir of Chernobyl' Nuclear power station Ukrainian-SSR. *Vestnik Zoologii* **15**: 67-68.
- RAHAT, M. & R.D. CAMPBELL. 1974. Three forms of the tentacled and non-tentacled freshwater coelenterate polyp genera *Craspedacusta* and *Calpasoma*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **93**(2): 235-241.
- RAYNER, N. 1988. First record of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester (Cnidaria: Limnomedusae) from Africa. *Hydrobiologia* **162**: 73-77.
- REISINGER, E. 1972. Süßwassermedusen. In : BICK, H. (éd.) I: Das Zooplankton der Binnengewässer. *Die Binnengewässer* **26**: 84-98.
- SILVA, W. M. & K.F. ROCHE. 2007. Occurrence of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* (Lankester, 1880) (Hydrozoa, Limnomedusae) in a calcareous lake in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Biota Neotrop.* [online] **7**(1), 4 p.
- SMITH, D.G. 2001. Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to Crustacea. Éd. John Wiley & Sons, 638 p.
- SMITH, A. S. & J. E. ALEXANDER, Jr. 2008. Potential effects of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on zooplankton community abundance. *J. Plankton Res.* **30**: 1323-1327.
- SONINA, E. E. & Yu. A. MALININA. 2009. New Cnidaria Species in Saratov Oblast Waterbodies (Povolzhje). *Inland Water Biology* **2**(2): 110-112. © Pleiades Publishing, Ltd.
- SOWERBY, W. 1880. The New fresh-water Jellyfish, or Medusa *Limnocodium sowerbii* (Allmann & Lankester). *Quarterly Record of the Royal Botanic Society of London* **3**: 11-13.
- SOWERBY, W. 1883. The Freshwater Medusa. *Nature* **28**: 7-7.
- SOWERBY, A. de C. 1928. The fresh-water medusa, *Limnocodium sowerbii*. *China J.* **9**: 253-255.
- SOWERBY, A. C. 1941. The romance of the Chinese Fresh-water Jellyfish. *The Hong Kong Naturalist* **10**(3&4): 186-189.
- SPADINGER, R.E & G. MAIER. 1999. Prey selection and diel feeding of the freshwater jellyfish, *Craspedacusta sowerbyi*. *Freshwater Biology* **41**: 567-573.
- STEPANJANTS, S.D., CORTESE, G., KRUGLIKOVA, S.B. & K.R.BJÖRKLUND. 2006. A review of bipolarity concepts : History and examples from Radiolaria and Medusozoa (Cnidaria). *Marine Biology Research* **2**: 200-241.
- THOMAS, I.M. 1951. *Craspedacusta sowerbyi* in South Australia, with some notes on its habits. *Trans. Roy. Soc.* **74**: 59-65.
- TURQUIN, M. J. 1987. À propos de Méduses d'eau douce. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* **56**(7): 216.
- VANEY, C. & A. CONTE. 1901. Sur le *Limnocodium Sowerbyi* Ray Lankester. *Zool. Anzeiger* **24**: 533-534.
- VISSER H. & H.H. VELDHIJZEN VAN ZANTEN. European Limnofauna : Family Olindiidae (Freswater Jellyfish). <http://nlbif.eti.uva.nl/bis/limno.php?menuentry=soorten&id=250> (consulté le 05/10/2009).
- WHITE, W. E. 1930. Notes on a freshwater medusa found in Stallworth Lake, Tusc a- lo osa, Alabama. *Biol. Bull.* **59**: 222 -232.
- WOODHEAD, A.E. 1943. Around the calendar with *Craspedacusta sowerbyi*. *Transactions of the American microscopical Society* **62**(4): 379-381.
- WoRMS .2009. *Microhydra ryderi* Potts, 1885. In : Schuchert, P. World Hydrozoa database. The World Register of Marine Species : <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=151710> (consulté le 05/10/2009).
- ZHANG, L. Q., WANG, G. T., YAO, W. J., LI, W. X. & Q. GAO. 2009. Molecular systematics of medusae in the genus *Craspedacusta* (Cnidaria: Hydrozoa: Limnomedusae) in China with the reference to the identity of species. *J. Plankton Res.* **31**(5): 563-570.