

Facteurs environnementaux associés à la prolifération de la méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbii* dans les lacs du Québec

Nadia El Moussaoui and Beatrix E. Beisner

Volume 141, Number 1, Winter 2017

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/1037938ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/1037938ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

La Société Provancher d'histoire naturelle du Canada

ISSN

0028-0798 (print)

1929-3208 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

El Moussaoui, N. & Beisner, B. E. (2017). Facteurs environnementaux associés à la prolifération de la méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbii* dans les lacs du Québec. *Le Naturaliste canadien*, 141(1), 47–57.
<https://doi.org/10.7202/1037938ar>

Article abstract

Reports of population blooms of the freshwater jellyfish (*Craspedacusta sowerbii*) in lakes across North America are becoming increasingly frequent. However, because they appear sporadically in space and time, their distribution ecology, and the environmental factors that trigger their proliferations are poorly understood. The objectives of the present study were to determine the spatial distribution of, and the environmental factors associated with, *C. sowerbii* blooms in Québec (Canada), with the goal of better predicting future blooms of this exotic species. The lakes in the province that had been invaded by *C. sowerbii* up until 2014 were mapped, and data concerning their maximum depth, area, perimeter, altitude, water transparency, and the concentrations of chlorophyll a, dissolved organic carbon (DOC) and total phosphorus in the water, were compiled and analyzed. Over the study period, *C. sowerbii* was detected in 88 lakes across Québec; these were mainly located in the Laurentides, Outaouais and Estrie regions, where lakes are particularly abundant. The statistical analyses used showed that blooms of the freshwater jellyfish in Québec were most frequently observed in lakes with a surface area greater than 2.8 km² and a concentration of total phosphorus in the water of less than 14.77 µg/l.

Facteurs environnementaux associés à la prolifération de la méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbii* dans les lacs du Québec

Nadia El Moussaoui et Beatrix E. Beisner

Résumé

Les proliférations (aussi appelées pullulations ou « blooms ») de la méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbii* semblent de plus en plus fréquentes dans les lacs d'Amérique du Nord. Cependant, puisqu'elles apparaissent sporadiquement, de façon discontinue dans le temps et l'espace, on connaît mal leur répartition, leur écologie et les facteurs environnementaux qui les influencent. Les objectifs du présent projet étaient de déterminer la répartition spatiale et les facteurs environnementaux responsables de la prolifération de *C. sowerbii* au Québec en vue de prévoir de nouvelles proliférations. À l'aide des données recueillies, nous avons cartographié la répartition des lacs québécois envahis par *C. sowerbii* jusqu'en 2014 et colligé des données sur les variables environnementales de ceux-ci : leur profondeur maximale, leur superficie, leur périmètre et leur altitude, ainsi que la transparence de l'eau et sa concentration en chlorophylle *a*, en carbone organique dissous (COD) et en phosphore total. En tout, l'espèce a été répertoriée dans 88 lacs au Québec, principalement dans les régions des Laurentides, de l'Outaouais et de l'Estrie, où les lacs sont particulièrement abondants. Selon nos analyses statistiques, les proliférations de cette méduse exotique au Québec ont été observées plus fréquemment dans les lacs dont la superficie est supérieure à 2,8 km² et dont l'eau a une concentration en phosphore total inférieure à 14,77 µg/l.

MOTS CLÉS : lacs, méduse d'eau douce, phosphore total, prolifération, superficie

Abstract

Reports of population blooms of the freshwater jellyfish (*Craspedacusta sowerbii*) in lakes across North American are becoming increasingly frequent. However, because they appear sporadically in space and time, their distribution ecology, and the environmental factors that trigger their proliferations are poorly understood. The objectives of the present study were to determine the spatial distribution of, and the environmental factors associated with, *C. sowerbii* blooms in Québec (Canada), with the goal of better predicting future blooms of this exotic species. The lakes in the province that had been invaded by *C. sowerbii* up until 2014 were mapped, and data concerning their maximum depth, area, perimeter, altitude, water transparency, and the concentrations of chlorophyll *a*, dissolved organic carbon (DOC) and total phosphorus in the water, were compiled and analyzed. Over the study period, *C. sowerbii* was detected in 88 lakes across Québec; these were mainly located in the Laurentides, Outaouais and Estrie regions, where lakes are particularly abundant. The statistical analyses used showed that blooms of the freshwater jellyfish in Québec were most frequently observed in lakes with a surface area greater than 2.8 km² and a concentration of total phosphorus in the water of less than 14.77 µg/l.

KEYWORDS: area, blooms, freshwater jellyfish, lakes, total phosphorus

Introduction

En 2004, le Conseil canadien des ministres des pêches et de l'aquaculture a adopté un plan d'action de lutte contre les espèces aquatiques envahissantes qui minent considérablement la biodiversité des écosystèmes lacustres (Ricciardi et MacIsaac, 2011). Cependant, certaines espèces exotiques envahissantes du bassin des Grands Lacs et Saint-Laurent sont encore méconnues (Environnement Canada, 2013). C'est le cas de la méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbii* (Lankester, 1880), originaire d'Asie, décrite par la communauté scientifique comme la plus intrigante espèce d'invertébré d'eau douce, en raison de sa biologie complexe et de l'irrégularité des proliférations (aussi appelées pullulations ou « blooms ») de son stade méduse (Acker et Muscat, 1976; Dethier et Kalbermatter, 1989; Matthews, 1966; Pennak, 1956). El Moussaoui et Beisner (2016) passent en revue le cycle de vie, l'habitat, le régime alimentaire et la répartition de cette espèce au Québec.

Les deux facteurs environnementaux les plus couramment cités pour expliquer ces proliférations sont les hautes températures (26-33 °C) et l'abondance de proies (Acker et Muscat, 1976; Boothroyd et collab., 2002; McClary, 1959, 1961; Rayner, 1988; Slobodkin et Bossert, 1991; Xu et Wang, 2009). De plus, avec les changements climatiques, certains chercheurs avancent que l'aire de répartition de *C. sowerbii*, tout comme celle d'autres méduses marines, pourrait encore s'étendre significativement (Lundberg et Svensson, 2003; Purcell, 2005; Gibbons et Richardson, 2013). Cependant, les éléments scientifiques sont insuffisants pour permettre d'accepter ou de

Nadia El Moussaoui et Beatrix E. Beisner, Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Succ. Centre-Ville Montréal, QC, H3C 3P8 et Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL)

beisner.beatrix@uqam.ca

rejeter cette hypothèse, ou même pour expliquer l'extraordinaire expansion de cette espèce exotique.

L'important réseau hydrique du Québec (environ 22 % du territoire est recouvert d'eau; MDDELCC, 2015) pourrait constituer un environnement idéal pour l'établissement de *C. sowerbii*, d'autant plus que plusieurs lacs et rivières sont touchés par des activités anthropiques (résidences urbaines, infrastructures portuaires, complexes touristiques, pêche sportive, etc.) qui peuvent faciliter l'expansion des espèces exotiques. Cependant, lorsque l'espèce est introduite dans un nouvel écosystème, les conditions biotiques et abiotiques doivent être adéquates pour qu'elle s'y établisse (Hytec, 2010). À l'heure actuelle, les interactions trophiques de *C. sowerbii* et les causes environnementales responsables de ses proliférations, surtout sous la forme de méduse, sont méconnues. Il est donc difficile de prévoir dans quel type de lac ou autre plan d'eau l'espèce est susceptible de se développer, et même, de déterminer quels facteurs biotiques ou abiotiques sont associés à ses proliférations sporadiques et imprévisibles.

Plusieurs variables environnementales peuvent influencer sur la présence et la prolifération de *C. sowerbii* dans les lacs du Québec. Les facteurs morphométriques comprennent la profondeur, la superficie, l'altitude et le périmètre des lacs, et les facteurs physicochimiques comprennent le pH et la transparence de l'eau ainsi que sa concentration en chlorophylle *a*, en carbone organique dissous (COD) et en phosphore total. Les facteurs morphométriques sont des variables intégratrices qui déterminent aussi la physicochimie des lacs (Wetzel, 2001) et donc susceptibles d'influencer l'écologie de *C. sowerbii*. Par exemple, dans les grands lacs profonds, les eaux de surface ont tendance à être plus fraîches, ce qui nuit à la formation du stade méduse de *C. sowerbii* (El Moussaoui et Beisner, 2016, Kettle et collab., 2004; Snucins et Gunn, 2000). En revanche, dans les lacs moins profonds, l'anoxie hivernale, plus fréquente, peut diminuer la survie des polypes. L'altitude détermine aussi les conditions climatiques d'un lac (température des eaux, lumière, vent et précipitations, Morris et collab., 1995) et par conséquent, la productivité du milieu. Les facteurs morphométriques ont donc un effet important sur plusieurs variables biologiques et physiques qui peuvent être associées à l'occurrence des proliférations de méduses.

Parmi les variables physicochimiques, les éléments nutritifs sont des indicateurs de la productivité de la chaîne trophique dont fait partie *C. sowerbii*. Le phosphore total (PT) dissous dans l'eau est le principal élément limitant la biomasse dans les lacs au Québec (Dillon et Rigler, 1973). Par ailleurs, la biomasse phytoplanctonique se reflète dans la concentration de chlorophylle *a* (Chl *a*) dans l'eau. Dans la chaîne trophique aquatique, cette biomasse phytoplanctonique nourrit le zooplancton, c'est-à-dire les proies des méduses. Par conséquent, la disponibilité des ressources pour les méduses se reflète dans les concentrations de PT et de Chl *a* dans l'eau d'un lac.

La turbidité d'un lac peut aussi avoir plusieurs effets sur *C. sowerbii*. Premièrement, la présence de particules dans la colonne d'eau peut étouffer les polypes (Acker et Muscat, 1976).

Ensuite, la transparence de l'eau est affectée par la concentration de carbone organique dissous (COD) résultant de la production primaire générée dans la colonne d'eau (photosynthèse des cyanobactéries et des algues) et du lessivage du carbone terrestre dans le lac (Wetzel, 2001). Lorsque l'eau des lacs est peu transparente, la fission des polypes, l'activité natatoire des méduses de *C. sowerbii* et par conséquent, leur migration verticale peuvent être affectées (El Moussaoui et Beisner, 2016).

L'analyse des liens entre les caractéristiques de l'habitat et la répartition de *C. sowerbii* n'a pas encore été faite d'une façon intégrée. Le but général de cette étude est d'améliorer les connaissances sur la répartition de *C. sowerbii* dans les lacs du Québec et de déterminer, sur la base de similitudes environnementales, quels types de lacs favorisent les proliférations des méduses de l'espèce. Nous avons opté pour une approche de recherche synthétique interprétative, car les connaissances sur les mécanismes qui agissent sur ce phénomène sont très limitées.

Méthodes

Les lacs du Québec ciblés dans le présent projet ont été choisis en fonction de la présence de *C. sowerbii* et de la disponibilité des données, plus importante pour les lacs du sud de la province. Malgré le déséquilibre, on sait que les lacs du sud sont les plus susceptibles d'être envahis par des espèces exotiques, notamment à cause de l'importance du réseau routier qui contribue à les relier entre eux et qui les rend accessibles à la population humaine.

Collecte de données

Les études antérieures ont montré que le stade de méduse apparaît soudainement, une fois par année, et est très court, ce qui rend impossible un échantillonnage direct des proliférations de *C. sowerbii*. Pour répertorier les lacs, nous avons donc utilisé deux sites Internet consacrés aux méduses d'eau douce: Freshwater Jellyfish (<http://www.freshwaterjellyfish.org>) et Québec Méduses (<http://www.tonylesauteur.com>), que nous avons visités en mai 2014. Les informations contenues dans ces deux sites proviennent majoritairement de la participation volontaire des citoyens qui remplissent un formulaire contenant leurs informations personnelles, la date et le lieu de l'observation. Nous avons complété ces informations en contactant directement des associations de lacs et des municipalités. Une carte de répartition a ensuite été réalisée à partir des signalements de *C. sowerbii* dans les lacs du Québec, de 1938 à 2014 (figure 1, tableau 1).

Pour étudier l'influence des différents facteurs environnementaux sur la présence de *C. sowerbii*, nous avons sélectionné 63 lacs infestés pour lesquels des données environnementales étaient disponibles. Dans le but de les comparer à des lacs non envahis dans les mêmes zones, nous avons choisi 64 lacs où aucune prolifération de *C. sowerbii* n'avait été signalée dans les mêmes régions (figure 2, tableau 1). Comme variables environnementales, nous avons utilisé l'altitude et la superficie du lac, son périmètre, sa profondeur maximale, la

transparence (profondeur du disque de Secchi) de l'eau ainsi que la concentration de celle-ci en chlorophylle *a* (Chl *a*), en phosphore total (PT) et en carbone organique dissous (COD). Pour compléter la base de données morphométrique et la bathymétrie des lacs, nous nous sommes servis de l'Atlas Web des lacs des Laurentides (CRE Laurentides, 2013) et de la Banque Lacs

et Cours d'eau du Centre d'expertise hydrique du Québec (CEHQ, 2013). Ensuite, nous avons calculé la surface et le périmètre des lacs à partir des cartes des bassins versants numérisées dans un système d'information géographique (SIG) (ArcGIS 10.0). Les contours des lacs de la base de données topographique nationale du Canada (BNDT; www.geogratis.ca) ont été superposés sur les données DEM (« Digital Elevation Map »), la carte numérique de l'élévation du Canada avec des données au niveau 1 à l'échelle de 1: 50 000 (DNEC1; www.geobase.ca). L'altitude des lacs a été obtenue grâce à Google Earth.

Les données physicochimiques utilisées pour cette étude correspondent à la moyenne des concentrations ponctuelles mesurées en été sur plusieurs années (sans plan fixe) dans chaque lac, tel que décrit ci-dessous. La majorité de ces données a été collectée par plusieurs chercheurs du Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL) pour différents projets de recherche répartis sur plusieurs années. Nous avons complété les données physicochimiques avec la base de données du Réseau de surveillance volontaire des lacs (RSVL; MDDELCC, 2013) que le ministère du Développement durable, Environnement et Lutte contre les Changements climatiques nous a fournie, et en consultant des Conseils régionaux en environnement (CRE), surtout le CRE Laurentides et CREDDO (Conseil régional de l'environnement et du développement durable de l'Outaouais) (Carignan, 2008; Chouinard, 2009; Gallerand, 2010a et 2010b; Genivar, 2012; Raymond, 2007; Simoneau et collab., 2004). Il est important de signaler que ces données proviennent de plusieurs études et donc, que les années d'observations sont différentes. De plus, les mois d'échantillonnage ne sont pas toujours les mêmes, mais coïncident toujours avec la période des proliférations, c'est-à-dire de juin à septembre. Les méthodes d'échantillonnage et les analyses sont décrites dans les documents du MDDELCC et du Conseil régional de l'environnement des Laurentides (2016a, b), et dans les principales publications des chercheurs du GRIL utilisés (Brothers et collab., 2012; Carignan, 2008; Longhi et Beisner, 2009; Prairie et collab., 1989). Le traitement de données provenant de plusieurs bases de données implique toujours une incertitude supplémentaire, du fait que les mesures ont été réalisées par des équipes différentes et à des périodes différentes.

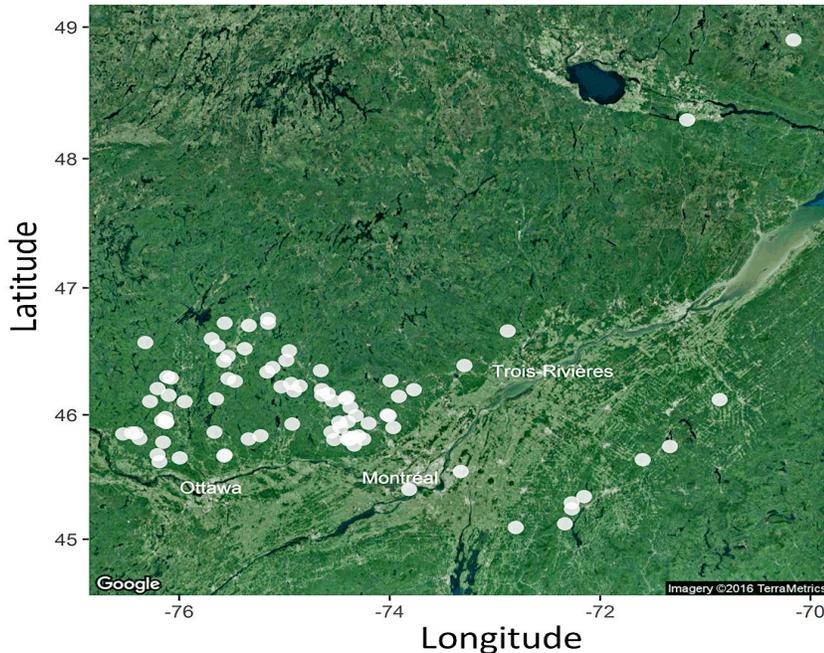


Figure 1. Carte du sud du Québec montrant la répartition des lacs où *C. sowerbii* a été signalée. Les coordonnées géographiques des lacs sont inscrites dans le tableau 1 (il s'agit de ceux ayant une valeur de 1 dans la colonne « Présence de méduses »).

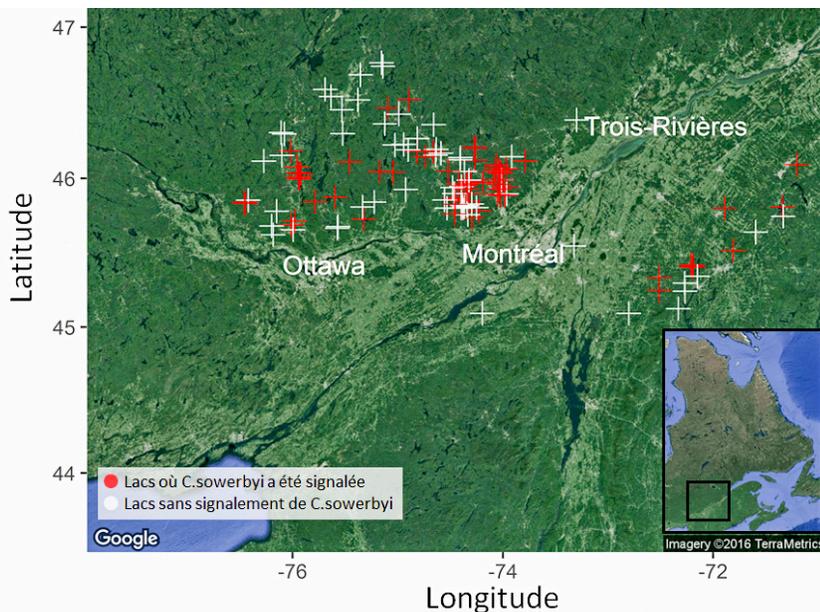


Figure 2. Emplacement des lacs comparés dans les analyses statistiques, avec et sans *C. sowerbii*. Les coordonnées géographiques (en degrés de latitude et de longitude) des lacs se trouvent dans le tableau 1 (il s'agit de ceux ayant une valeur de « oui » dans la colonne « Utilisé pour analyses »).

Tableau 1. Liste et coordonnées (latitude et longitude, en degrés décimaux) des lacs étudiés, par région administrative. La colonne «Présence de méduses», indique la présence par 1 (figure 1), ou l'absence par 0, de *C. sowerbii* au stade méduse. La colonne «Utilisé pour analyses» indique les lacs représentés dans les figures 2 et 3.

Nom du lac	Région	Présence de méduses	Latitude	Longitude	Utilisé pour analyses
à la Truite	Estrie	1	46,19093	-74,90178	oui
Argent	Estrie	1	45,64198	-71,59635	oui
Aylmer	Estrie	0	45,808647	-71,34412	oui
Bowker	Estrie	0	45,420622	-72,21526	oui
des Sittelles	Estrie	1	45,2429444	-72,270389	oui
Elgin	Estrie	1	45,747619	-71,33683	oui
Fortin	Estrie	1	46,119722	-70,86472	non
Huit	Estrie	0	46,09205	-71,20332	oui
Leclerc	Estrie	0	45,405144	-72,19693	oui
Orford	Estrie	1	45,294722	-72,271389	oui
Simoneau	Estrie	0	45,411978	-72,189897	oui
Stoke	Estrie	0	45,518536	-71,81101	oui
Sugarloaf	Estrie	1	45,124444	-72,333889	oui
Trois lacs	Estrie	0	45,80189	-71,89358	oui
Blanc	Lanaudière	1	46,270833	-73,991667	non
Brule	Lanaudière	0	46,11633	-73,7889	oui
Crépeau	Lanaudière	1	46,1994444	-73,77	non
Deligny	Lanaudière	1	46,3897222	-73,288889	non
Grenier	Lanaudière	1	46,14583	-73,91583	oui
à la Truite	Laurentides	1	45,345	-72,15111	oui
à la Truite	Laurentides	0	45,92823	-74,34268	oui
Achigan	Laurentides	0	45,94138	-73,96944	oui
Allard	Laurentides	0	46,46861	-75,09417	oui
Argente	Laurentides	0	45,86149	-74,46494	oui
Ashton	Laurentides	0	46,065	-73,96861	oui
Barron	Laurentides	0	45,78278	-74,22639	oui
Besette	Laurentides	0	46,17815	-74,6646	oui
Bleu	Laurentides	0	45,88625	-73,98265	oui
Boeuf	Laurentides	0	46,20628	-74,25997	oui
Boileau	Laurentides	1	46,138611	-74,40444	oui
Bois Franc	Laurentides	0	45,96243	-74,3434	oui
Boisseau	Laurentides	0	46,18111	-74,81805	oui
Brunet	Laurentides	0	46,07343	-74,06258	oui
Caché	Laurentides	1	46,349444	-74,655556	oui
Campion	Laurentides	1	46,12555556	-75,648333	non
Chapleau	Laurentides	1	46,24833333	-74,937222	oui
Chevreuils	Laurentides	0	45,89667	-74,32667	oui
Clair	Laurentides	0	46,09225	-74,06099	oui
Connelly	Laurentides	1	45,89782	-73,9646	oui
Croche	Laurentides	1	45,99174	-74,01405	oui
Cromwell	Laurentides	0	45,99063	-74,00533	oui

Tableau 1. Liste et coordonnées (latitude et longitude, en degrés décimaux) des lacs étudiés, par région administrative. La colonne «Présence de méduses», indique la présence par 1 (figure 1), ou l'absence par 0, de *C. sowerbii* au stade méduse. La colonne «Utilisé pour analyses» indique les lacs représentés dans les figures 2 et 3. (SUITE)

Nom du lac	Région	Présence de méduses	Latitude	Longitude	Utilisé pour analyses
Curran	Laurentides	1	45,75839	-74,33471	oui
de l'École	Laurentides	1	46,425	-75,575556	non
de la Cabane	Laurentides	0	45,97806	-74,30338	oui
de la Montagne	Laurentides	1	45,992778	-74,322222	oui
des Cornes	Laurentides	1	46,743	-75,14211	oui
des Îles	Laurentides	1	46,45708	-75,53378	oui
des Îles	Laurentides	1	46,7241667	-75,5675	non
des Seize Îles	Laurentides	1	45,9	-74,466667	oui
du Cœur	Laurentides	1	45,94691	-74,39468	oui
du Neuf	Laurentides	1	46,54489	-75,63429	oui
du Nord	Laurentides	0	46,05612	-74,03403	oui
du Pin Rouge	Laurentides	0	45,96095	-74,04043	oui
Dupuis	Laurentides	0	46,03472	-74,01917	oui
Echo	Laurentides	0	45,88639	-74,02444	oui
Francis	Laurentides	0	46,52417	-74,89584	oui
Gauvin	Laurentides	1	46,52285	-75,37859	oui
Grand Noir	Laurentides	0	45,87056	-74,4525	oui
Grandes Baies	Laurentides	1	46,37305556	-75,115	non
Gustave	Laurentides	0	45,84765	-74,33435	oui
Harrington	Laurentides	1	45,85738	-74,55545	oui
Hughes	Laurentides	1	45,80555	-74,25166	oui
Jolicoeur	Laurentides	1	46,111389	-74,540833	non
Kenny	Laurentides	0	45,73694	-74,295	oui
l'Aigle	Laurentides	0	46,11005	-75,45827	oui
la Minerve	Laurentides	1	46,221667	-75,029444	oui
Labelle	Laurentides	1	46,26517	-74,81437	oui
Lamoureux	Laurentides	1	46,15515	-74,64101	oui
Ludger	Laurentides	0	46,12139	-74,26556	oui
Mahon	Laurentides	0	45,68724	-76,01252	oui
Manitou	Laurentides	1	46,04791	-74,36471	oui
Mary	Laurentides	1	45,83008	-74,29672	oui
Masson	Laurentides	0	46,04055	-74,0384	oui
McPhee	Laurentides	1	46,266111	-75,470278	non
Mercier	Laurentides	1	46,19489	-74,63586	oui
Milette	Laurentides	0	45,97258	-74,19059	oui
Montagne Noir	Laurentides	0	46,20243	-74,27472	oui
Morency	Laurentides	0	45,92849	-74,03611	oui
Nantel	Laurentides	1	46,12508	-74,40884	oui
No Man	Laurentides	1	45,81963	-74,38802	oui
Noir	Laurentides	1	46,5075	-74,955833	non
Nomingue	Laurentides	1	46,431944	-74,980556	non

Tableau 1. Liste et coordonnées (latitude et longitude, en degrés décimaux) des lacs étudiés, par région administrative. La colonne «Présence de méduses», indique la présence par 1 (figure 1), ou l'absence par 0, de *C. sowerbii* au stade méduse. La colonne «Utilisé pour analyses» indique les lacs représentés dans les figures 2 et 3. (SUITE)

Nom du lac	Région	Présence de méduses	Latitude	Longitude	Utilisé pour analyses
Ouimet	Laurentides	1	46,16905	-74,59118	oui
Pérodeau	Laurentides	1	46,76715	-75,15495	oui
Petit Cerf	Laurentides	1	46,29895	-75,5242	oui
Petit Rainbow	Laurentides	1	45,80314	-74,37954	oui
Pierre Aubin	Laurentides	0	45,96389	-74,42083	oui
Pilon	Laurentides	1	45,996944	-74,022222	non
Pope	Laurentides	1	46,59203	-75,69133	oui
Proctor	Laurentides	1	45,94008	-74,48037	oui
Purvis	Laurentides	0	45,99198	-74,08776	oui
Rainbow	Laurentides	1	45,8105	-74,36637	oui
Rainbow d'en Haut	Laurentides	1	45,8219444	-74,338889	non
Renaud	Laurentides	1	45,9316667	-74,2	oui
Renaud	Laurentides	0	45,89433	-74,05122	oui
Rond	Laurentides	1	45,80158	-74,39663	oui
Saint-Paul	Laurentides	1	46,68638	-75,35437	oui
Sauvage	Laurentides	0	46,04973	-74,52275	oui
Sept Frères	Laurentides	1	46,339722	-75,163056	non
Spectacles	Laurentides	1	45,80151	-74,5323	oui
Vingt Sous	Laurentides	0	45,95136	-74,37196	oui
Walfred	Laurentides	0	46,05472	-74,07083	oui
Wentworth	Laurentides	0	45,82821	-74,45174	oui
Windish	Laurentides	0	45,76299	-74,45729	oui
Xavier	Laurentides	0	46,14744	-74,73677	oui
Minogami	Mauricie	1	46,662778	-72,876944	non
Brome	Montérégie	0	45,24861	-72,51472	oui
Saint-Louis	Montérégie	1	45,4013889	-73,814444	non
Seigneurial	Montérégie	1	45,54799	-73,32448	oui
Selby	Montérégie	1	45,09351	-72,8033	oui
Waterloo	Montérégie	0	45,33452	-72,51527	oui
Bataille	Outaouais	1	45,66793	-75,57569	oui
Bitobi	Outaouais	1	46,103611	-75,946667	non
Cayamant	Outaouais	1	46,11569	-76,27321	oui
d'Ours	Outaouais	1	45,847222	-76,533611	non
Danford	Outaouais	1	45,939444	-76,121389	non
de l'Orignal	Outaouais	0	45,87507	-75,59871	oui
de la Ferme	Outaouais	1	45,85482	-76,42234	oui
des Cèdres, grand	Outaouais	1	46,30599	-76,11016	oui
des Cèdres, petit	Outaouais	1	46,29653	-76,07803	oui
des Loups	Outaouais	1	45,68212	-76,19944	oui
Désert	Outaouais	1	46,572778	-76,321667	non
Désormeaux	Outaouais	0	46,03618	-75,94455	oui

Tableau 1. Liste et coordonnées (latitude et longitude, en degrés décimaux) des lacs étudiés, par région administrative. La colonne «Présence de méduses», indique la présence par 1 (figure 1), ou l'absence par 0, de *C. sowerbii* au stade méduse. La colonne «Utilisé pour analyses» indique les lacs représentés dans les figures 2 et 3. (SUITE)

Nom du lac	Région	Présence de méduses	Latitude	Longitude	Utilisé pour analyses
du Cardinal	Outaouais	0	45,84495	-75,7891	oui
Edja	Outaouais	0	46,18297	-76,02042	oui
Escalier	Outaouais	1	45,8622222	-75,664722	non
Gauvreau	Outaouais	1	45,65649	-75,99401	oui
Hacquard	Outaouais	1	45,92745	-74,92418	oui
Hawk	Outaouais	1	45,80961	-75,33538	oui
Heney	Outaouais	0	46,03056	-75,92416	oui
Hughes	Outaouais	1	45,805556	-74,251667	non
Iroquois	Outaouais	0	46,04653	-75,17153	oui
Johnston	Outaouais	0	45,71618	-75,98137	oui
la Blanche	Outaouais	0	45,72827	-75,32462	oui
la Pêche	Outaouais	1	45,62401	-76,18399	oui
Lacroix	Outaouais	1	46,2075	-76,205278	non
McAuley	Outaouais	1	45,976667	-76,133056	non
McConnell	Outaouais	1	45,938333	-76,129722	non
McCuaig	Outaouais	0	45,83389	-76,44861	oui
Neil	Outaouais	1	45,953611	-76,165556	non
Noir	Outaouais	0	46,0079	-75,9451	oui
Petit Hughes	Outaouais	0	45,84061	-76,45914	oui
Petit Preston	Outaouais	0	46,042	-75,04305	oui
Profond	Outaouais	1	46,15462	-76,1018	oui
Rhéaume	Outaouais	1	45,67836	-75,56817	oui
Sinclair	Outaouais	1	45,78223	-76,15321	oui
Toote	Outaouais	1	45,8108333	-76,378611	non
Vert	Outaouais	0	45,99583	-75,936219	oui
Vert	Outaouais	1	45,84206	-75,22497	oui
Victoria	Outaouais	0	46,07758	-75,9584	oui
Clairval	Saguenay–Lac-Saint-Jean	1	48,296111	-71,173056	non
du Mulet	Saguenay–Lac-Saint-Jean	1	48,902222	-70,162778	non

Néanmoins, d'après Prairie et collab. (1989) et Lewis et collab. (2012), les résultats physicochimiques des lacs provenant de ce type de base de données sont très fiables.

Analyses de données

Pour comparer les caractéristiques des lacs envahis par *C. sowerbii* à ceux qui ne le sont pas, nous nous sommes appuyés sur une matrice composée de deux types de variables: la présence-absence de méduses de *C. sowerbii* et les 8 variables environnementales. Les données ont été préalablement transformées en \log_{10} (lorsque nécessaire) pour satisfaire la condition de multinormalité (Legendre et Legendre, 1998).

Un arbre de classification et de régression (*Classification and Regression Tree* ou CART en anglais) a été utilisé pour représenter la relation entre les différents facteurs environnementaux et la présence des méduses. Cette analyse permet d'obtenir un modèle de prédiction incluant plusieurs variables, souvent corrélées, et permet d'inclure des variables non linéaires (Borcard et collab., 2011). Les valeurs discriminantes sont sélectionnées pour diviser progressivement les observations définies par une variable réponse (ici, la présence de méduses). Sur notre matrice, une division algorithmique a été réalisée par la librairie (*rpart*) du logiciel R. L'élagage de l'arbre (réduction du nombre de feuilles pour une bonne prévision) a été effectué grâce au paramètre de complexité (*Cp*: *complexity*

parameter), appelé aussi coefficient de pénalisation, qui permet de « pénaliser » la complexité de l'arbre : plus C_p est petit, plus l'arbre peut être grand et complexe (beaucoup de nœuds); et lorsque ce paramètre est grand, la complexité est réduite en élaguant l'arbre. Pour déterminer si la performance est améliorée avec l'élagage, nous avons utilisé une procédure de validation croisée (*k-fold*) pour comparer le modèle final (avec élagage) avec un nombre optimal (k) de modèles possibles, créés à partir des sous-groupes de données.

Résultats

Répartition des lacs envahis par *C. sowerbii* au Québec

Nous avons répertorié 88 lacs où l'espèce a été observée (figure 1). En examinant les dates d'apparitions des proliférations de cette méduse d'eau douce dans tous les lacs recensés, nous constatons la même irrégularité d'apparition qu'ailleurs dans le monde. Par exemple, dans le cas du lac La Pêche (municipalité de Pontiac, en Outaouais), le premier signalement de *C. sowerbii* date de 1995. L'espèce réapparaît ensuite en 1999, puis de 2004 à 2009, et enfin, en 2011 et en 2012. D'autres lacs n'ont eu des proliférations que très récemment : par exemple, le lac Litchfield (Pontiac, de 2009 à 2013); le lac Hawk (Mulgrave-Derry, en 2010 et en 2012); le lac Noir (Rivière rouge, en 2012) et lac Pilon (Sainte-Adèle, en 2012).

À l'échelle de la province, c'est surtout au sud (mais toujours au nord de Montréal) qu'on retrouve *C. sowerbii* (figure 1). Sa présence n'a été confirmée que dans 7 régions administratives : les Laurentides, l'Outaouais, l'Estrie, Lanaudière, la Montérégie, Saguenay–Lac-Saint-Jean et la Mauricie. Parmi les 88 lacs où *C. sowerbii* a été observée, le plus grand nombre de signalements provient de la région des Laurentides (tableau 2), suivie par l'Outaouais et l'Estrie; toutes ces régions se situent au sud du Québec et comptent une forte densité de lacs. Nous n'avons aucune indication sur les mois d'apparition des proliférations (seulement qu'elles ont eu lieu durant l'été) ni sur la durée de celles-ci dans chacun des lacs.

L'analyse par arbre de classification et de régression de la présence/absence des méduses de *C. sowerbii* dans

les 127 lacs (figure 3) indique que la principale variable discriminante était la teneur en PT. Des teneurs en PT élevées semblent défavorables à la présence de *C. sowerbii*. Dans les 22 lacs ayant des teneurs dépassant 15 µg/l, la probabilité d'absence de méduse est 90 %.

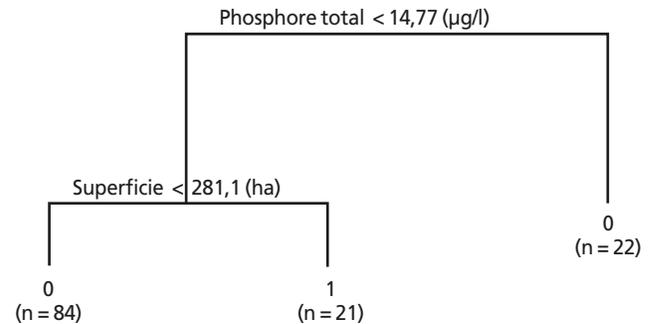


Figure 3. Arbre de classification et de régression de l'occurrence de la méduse d'eau douce *C. sowerbii* expliquée par les variables environnementales après l'élagage. Le chiffre 1 indique la branche qui satisfait les conditions pour la présence de méduses. Le nombre de lacs dans chaque branche est indiqué par n .

La seconde variable discriminante permettant de classer les autres lacs ($n = 105$) est la superficie (ha). Les 21 lacs ayant une superficie supérieure ou égale à 281 ha ont une plus forte probabilité de présence de méduse. Les autres variables environnementales ne semblaient pas être directement corrélées avec l'occurrence des proliférations.

Discussion

Le but de cette étude est de mieux comprendre quels facteurs environnementaux sont associés à la présence des méduses d'eau douce de *C. sowerbii* dans les lacs du Québec. Une recherche exhaustive des données sur les variables environnementales disponibles a été faite dans le but de corréliser ces dernières avec les proliférations de méduses. Dans le cadre de cette étude, nous avons aussi représenté la répartition spatiale dans la province du Québec telle que connue en 2014.

Au Québec, la méduse d'eau douce *C. sowerbii* est principalement confinée au sud de la province. Cela dit, les Laurentides, une des régions les plus riches en lacs, serait celle où le plus de proliférations ont été signalées. En réalité, le nombre élevé de signalements dans les lacs laurentiens pourrait aussi découler du fort taux de fréquentation de ces milieux aquatiques par les citoyens, en raison de la proximité avec la région métropolitaine de Montréal. Les Laurentides occupent la 3^e place au Québec pour l'achalandage touristique, juste après les villes de Montréal et de Québec (Québec Tourisme, 2012). La région des Laurentides est donc la plus importante région touristique avec des lacs sur son territoire. Le fort achalandage des lacs laurentiens en été, que ce soit pour la pêche sportive ou la baignade, entraîne une augmentation des signalements de méduses par une population avisée ou intriguée par la présence de cette mystérieuse espèce.

Tableau 2. Nombre de lacs infestés par *C. sowerbii* par région administrative et le % des 88 lacs infestés détectés que cela représente.

Région administrative	Nombre de lacs infestés	Proportion relative (%)
Laurentides	46	52,3
Outaouais	25	28,4
Estrie	7	8,0
Lanaudière	4	4,5
Montérégie	3	3,4
Saguenay–Lac-Saint-Jean	2	2,3
Mauricie	1	1,1
Total	88	100,0

La présence de méduses dans les régions de l'Outaouais et de Lanaudière, voisines des Laurentides, pourrait aussi découler de déplacements de plaisanciers entre ces régions. Cette hypothèse est soutenue par le fait que les espèces envahissantes sont souvent transportées lors des activités anthropiques (Jokela, et collab., 2011). Le fait que la région de l'Outaouais soit au 2^e rang pour de *C. sowerbii* peut être lié à sa position frontalière avec la province de l'Ontario, où le nombre de lacs infestés rapportés serait le plus grand du Canada (environ 150 lacs, d'après les données du site Web www.freshwaterjellyfish.org en 2014).

Toutefois, les conclusions sur la répartition des espèces exotiques basées sur des observations de présence et d'absence, comme celles de la présente étude, doivent être traitées avec prudence, car elles peuvent intégrer certains biais. Tout d'abord, les proliférations de méduses de *C. sowerbii* sont irrégulières, imprévisibles et de courte durée (Dexter, 1949; Jakovcev-Todorovic et collab., 2010), et les mentions de cette espèce cryptique sont principalement basées sur des témoignages de citoyens. Il est donc très probable que des proliférations de méduses aient lieu sans être remarquées ou dans des zones inhabitées. En effet, le nombre élevé de signalements dans certaines régions peut être attribué à la grande fréquentation des lacs par la population. De plus, comme les proliférations apparaissent à la fin de l'été et au début de l'automne, il n'y a qu'une courte période où le phénomène peut être remarqué. Comme les plaisanciers (y compris les enfants qui sont susceptibles de remarquer des nouveautés) sont moins présents autour des plans d'eau à partir du mois de septembre, le phénomène a plus de chance de passer inaperçu en fin de saison. Finalement, les proliférations peuvent être observées sans être signalées par les plaisanciers. Une sensibilisation de la population et dans les écoles au sujet de la présence et de l'importance de signaler cette espèce exotique sur les plans d'eau serait donc utile.

Face à ces facteurs limitant notre capacité à recenser la présence de l'espèce, nous pensons que des études visant le stade de polype seraient nécessaires (Duggan et Eastwood, 2012). Aucune étude sur ce sujet n'a été encore faite, notamment car les polypes sont des formes microscopiques, discrètes et fixées sur une grande diversité de supports : débris végétaux, roches, parfois en symbiose avec d'autres espèces comme les mollusques (Fritz et collab., 2007; Green, 1998). De plus, les méduses peuvent prendre une forme enkystée (le podocyste) et rester en dormance pendant des années, ce qui rend l'observation encore plus difficile et augmente la probabilité de recenser des faux négatifs. Chez les espèces marines de méduses, les podocystes peuvent se dissimuler parmi le benthos avant de produire une grande population de polypes lorsque les conditions environnementales le permettent (Ohtsu et Uye, 2013); ce devrait être aussi le cas pour *C. sowerbii*.

Le modèle de prédiction que nous avons développé à partir de l'analyse par arbre de classification et de régression montre que le phosphore total et la superficie du lac sont les variables les mieux corrélées avec la présence de *C. sowerbii*

parmi celles que nous avons testées. Le principal facteur discriminant est le phosphore total; les proliférations semblent moins fréquentes dans les lacs dont l'eau a une concentration en phosphore total dépassant les 15 µg/l. Une étude menée par Jankowski (2000) sur la dépendance de *C. sowerbii* au phosphore (P) a démontré que l'activité métabolique de cette espèce avait plus besoin de phosphore que d'azote et de carbone (rapport C:N:P de 39:9:1). Cependant, notre étude semble montrer que l'espèce est plus souvent présente dans des milieux oligotrophes, moins pollués en nutriments. Une explication possible serait que l'enrichissement des lacs en phosphore peut entraîner une dégradation de la qualité de l'eau et un accroissement de la production d'algues. Les eaux moins transparentes qui en découlent peuvent étouffer des polypes ou bloquer la lumière du soleil, ce qui a aussi un effet sur l'activité des méduses. De plus, les cyanobactéries favorisées dans les lacs enrichis en phosphore sont souvent une moins bonne source de nourriture pour le zooplancton, ce qui diminue la biomasse des proies disponibles pour les méduses. Finalement, si les plaisanciers (p. ex. pêcheurs des salmonidés) sont plus enclins à fréquenter les lacs plus oligotrophes, l'espèce pourrait se répandre davantage vers ceux-ci grâce aux vecteurs humains. Il serait intéressant de tester cette hypothèse dans le futur, en tentant de relier la fréquentation des lacs du Québec avec leur état physicochimique.

Notre étude montre aussi que la superficie des lacs est la seconde variable explicative de la présence des méduses de *C. sowerbii* au Québec. En effet, les lacs ayant une superficie supérieure à 281 ha semblaient avoir reçu plus de signalements que les lacs plus petits. La présence de *C. sowerbii* dans les lacs plus grands est probablement corrélée à la fréquentation de ces grands lacs par les plaisanciers. Cette pression anthropique pourrait accélérer ou faciliter la dissémination des formes de résistance (podocystes). D'ailleurs, il a été avancé que ces organismes microscopiques, et même les polypes, peuvent se fixer sur les plantes aquatiques (Acker et Muscat, 1976). Comme pour plusieurs espèces aquatiques envahissantes (Environnement Canada, 2013), ils pourraient donc être déplacés accidentellement d'un lac à un autre (par exemple, sur des morceaux de plantes retenus sur les moteurs des bateaux de plaisance).

Selon notre modèle de prédiction, les habitats oligotrophes à oligomésotrophes sont préférés par les méduses d'eau douce au Québec, en accord avec les observations de plusieurs chercheurs qui ont noté la présence de *C. sowerbii* dans des milieux oligotrophes et peu profonds (Acker et Muscat, 1976; Dethier et Kalbermatter, 1989; Didžiulis, 2006; Duggan et Eastwood, 2012; Galarce et collab., 2013; Green, 1998; Hubschman et Kishler, 1972; Stankovi et Ternjej, 2010; Stefani et collab., 2010;). Cependant, ces résultats semblent contredire d'autres mentions de l'espèce dans les petits lacs (< 25 ha) eutrophes (PT >100 µg/L) (Boothroyd et collab., 2002; Jankowski et collab., 2005). Pris ensemble, cela donne du poids à l'hypothèse selon laquelle la présence des méduses au Québec est liée à l'activité des plaisanciers : soit parce que

ceux-ci déplacent l'espèce d'un plan d'eau à un autre, soit parce que la probabilité d'observation des communautés aquatiques augmente en fonction de la fréquentation dans les grands lacs. Plus d'études sur la répartition de l'espèce, surtout sur le stade polype, en conjonction avec les préférences et habitudes humaines, seront nécessaires pour comprendre les préférences d'habitat de *C. sowerbii*.

Ce projet a permis de constater une lacune commune aux études ciblant les espèces exotiques envahissantes (qui s'étend aussi aux espèces menacées, vulnérables et rares), soit la confiance qu'on peut avoir dans les données d'absence de l'espèce (Duggan et Eastwood, 2012). En effet, l'absence de signalement dans un plan d'eau ne veut pas nécessairement dire que l'espèce y est véritablement absente. Ainsi, certains lacs considérés dans le présent projet comme non envahis par les méduses pourraient être de faux négatifs. Pour *C. sowerbii*, l'identification des lacs hébergeant le stade polype serait probablement plus fiable, mais un tel travail demanderait un très grand effort d'échantillonnage.

Nous avons démontré que la taille du lac et une faible teneur en phosphore dans l'eau sont des facteurs associés à la prolifération des méduses de *C. sowerbii* au Québec. Afin de mieux comprendre l'écologie de cette espèce exotique fascinante, il serait intéressant de vérifier les liens avec les activités humaines, surtout l'utilisation des types de lacs par les plaisanciers et leurs déplacements. Nos résultats indiquent que les déplacements humains ont probablement un effet sur la répartition de l'espèce au Québec. Une meilleure sensibilisation de la population au sujet de cette espèce dans nos lacs serait aussi un atout pour augmenter les signalements de proliférations. De même, une meilleure connaissance scientifique au sujet de l'écologie de *C. sowerbii* permettra de trouver des moyens efficaces pour lutter contre l'envahissement de nouveaux lacs par cette espèce.

Remerciements

Nous remercions le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) pour le financement du projet à travers une subvention à la Découverte à BEB. Nous remercions Vincent Ouellet-Jobin pour l'aide avec les statistiques, Mario Bérubé du ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte aux Changements climatiques (MDDELCC), Myriam Rondeau d'Environnement Canada, Francis Lajoie de la Corporation d'Aménagement de la Rivière L'Assomption (CARA), Mélissa Laniel du Conseil régional en environnement (CRE) Laurentides et Pierre-Olivier Benoit, pour leur aide dans l'acquisition de données manquantes. Nous remercions aussi Nicolas Fortin St-Gelais pour la révision du français et pour son aide avec les cartes. ◀

Bibliographie

- ACKER, T.S. et A.M. MUSCAT, 1976. The ecology of *Craspedacusta sowerbii* Lankester, a freshwater hydrozoan. *American Midland Naturalist*, 95: 323-336.
- BOOTHROYD, I.K.G., M.K. ETHEREDGE et J.D. GREEN, 2002. Spatial distribution, size structure, and prey of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester in a shallow New Zealand lake. *Hydrobiologia*, 468: 23-32.
- BORCARD, D., F. GILLET et P. LEGENDRE, 2011. *Numerical ecology* with R. Springer-Verlag, New York, 306 p.
- BROTHERS, S.M., Y.T. PRAIRIE et P.A. DEL GIORGIO, 2012. Benthic and pelagic sources of carbon dioxide in boreal lakes and a young reservoir (Eastmain-1) in eastern Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, GB1002, doi:10.1029/2011GB004074.
- CARIGNAN, R., 2008. Évolution de l'état des lacs de la municipalité de Saint-Hippolyte entre 1998 et 2007. Rapport soumis à la municipalité de Saint-Hippolyte, Québec, 60 p.
- CEHQ – Centre d'expertise hydrique du Québec, 2013. Banque Lacs et Cours d'eau du Québec. Disponible en ligne à : https://www.cehq.gouv.qc.ca/hydrometrie/historique_donnees/default.asp.
- CHOUINARD, M.N., 2009. Suivi environnemental du lac Chapleau. Rapport présenté à l'Association de protection du lac Chapleau, municipalité de La Minerve. Biofilia, Labelle, Québec, 11 p.
- CRE – Conseil régional en environnement Laurentides, 2013. Atlas Web des lacs des Laurentides. Disponible en ligne à : <http://www.crelaurentides.org/dossiers/eau-lacs/atlasdeslacs?view=adl>.
- DETHIER, M. et R.P. KALBERMATTER, 1989. Sur la présence de méduses en Valais. *Bulletin de la Murithienne*, 107: 203-211.
- DEXTER, R.W., T.C. SURRERRER et C.W. DAVIS, 1949. Some recent records of the fresh-water jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* from Ohio and Pennsylvania. *Ohio Journal of science*, 49: 235-241.
- DIDŽIULIS, V., 2006. Invasive Alien Species. Fact Sheet – *Craspedacusta sowerbyi*. Online database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS, p. 1-7. Disponible en ligne à : <http://www.nobanis.org>.
- DILLON, P.J. et F.H. RIGLER, 1973. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnology and Oceanography* 19: 767-773.
- DUGGAN, I.C. et K.R. EASTWOOD, 2012. Detection and distribution of *Craspedacusta sowerbii*: observations of medusa are not enough. *Aquatic Invasions*, 7: 271-275.
- EL MOUSSAOUI, N. et B. BEISNER, 2016. La méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbii*: espèce exotique répandue dans les lacs du Québec. *Le Naturaliste canadien*, 141(1): 40-46.
- ENVIRONNEMENT CANADA, 2013. Espèces envahissantes: les espèces non indigènes dans le bassin Grands Lacs-Saint-Laurent. Disponible en ligne à : <http://www.ec.gc.ca/>
- FRESHWATER JELLYFISH. Disponible en ligne à : <http://www.freshwaterjellyfish.org>.
- FRITZ, G.B., R.O. SCHILL, M. PFANNKUCHEN et F. BRÜMMER, 2007. The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Limnomedusa: Olindiidae) in Germany, with a brief note on its nomenclature. *Journal of Limnology*, 66: 54-59.
- GALARCE, L.C., K.V. RIQUELME, D.Y. OSMAN et R.A. FUENTES, 2013. A new record of the non indigenous freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Cnidaria) in Northern Patagonia (40° S, Chile). *BiolInvasions Records*, 2: 263-270.
- GALLERAND, G., 2010a. Plan directeur de l'eau du lac Bataille. Comité du bassin versant de la rivière du Lièvre, Cobali, Mont Laurier, Québec, 97 p.
- GALLERAND, G., 2010b. Plan directeur de l'eau du lac Rhéaume. Comité du bassin versant de la rivière du Lièvre, Cobali, Mont Laurier, Québec, 123 p.
- GENIVAR, 2012. Suivi des lacs de Mont-Tremblant – Programme quinquennal 2012, Mont-Tremblant, QC. Genivar, Montréal, Québec, 22 p. et Annexes.

- GIBBONS, M.J. et A.J. RICHARDSON, 2013. Beyond the jellyfish joyride and global oscillations: advancing jellyfish research. *Journal of plankton research*, 35: 929-938.
- GREEN, J., 1998. Plankton associated with medusae of the freshwater jellyfish *Craspedacusa sowerbyi* (Lankester) in a Thames backwater. *Freshwater Forum*, 11: 69-76.
- HUBSCHMAN, J.H. et W.J. KISHLER, 1972. *Craspedacusta sowerbyi* Lankester 1880 and *Cordylophora lacustris* Allman 1871 in western Lake Erie (Coelenterata). *The Ohio Journal of science*, 72: 318-321.
- HYTEC, M.N., 2010. Étude du caractère invasif de quelques espèces animales et végétales introduites dans les milieux dulçaquicoles en Nouvelle-Calédonie. Rapport n° 2007/IB 02—Province Nord et Province Sud, Direction de l'Environnement, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 391 p.
- JAKOVCEV-TODOROVIC, D., V. DIKANOVIC, S. SKORIC et P. CAKIC, 2010. Freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880 (Hydrozoa, Olindiidae)—50 years' observations in Serbia. *Archive of Biological Science, Belgrade*, 62: 123-127.
- JANKOWSKI, T., 2000. Chemical composition and biomass parameters of a population of *Craspedacusta sowerbyi*. *Journal of plankton research*, 22: 1329-1340.
- JANKOWSKI, T., T. STRAUSS et T.H. RATTE, 2005. Trophic interactions of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi*. *Journal of plankton research*, 27: 811-823.
- JOKELA, A., S.E. ARNOTT et B.E. BEISNER, 2011. Patterns of *Bythotrephes longimanus* distribution relative to native macroinvertebrates and zooplankton prey. *Biological Invasions*, 13: 2573-2594.
- KETTLE H., R. THOMPSON, N.J. ANDERSON et D.M. LIVINGSTONE, 2004. Empirical modelling of summer lake surface temperatures in southwest Greenland. *Limnology and oceanography*, 49: 271-282.
- LANKESTER, E.R., 1880. On a new jellyfish of the order Trachomedusae, living in fresh water. *Science*, 1: 34 p.
- LEGENDRE, L. et P. LEGENDRE, 1998. *Numerical ecology*, 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam, 853 p.
- LEWIS, C., M. MIGITA, H. HASHIMOTO et A.G. COLLINS, 2012. On the occurrence of freshwater jellyfish in Japan 1928-2011: eighty-three years of records of *Mamizu kurage* (Limnomedusae, Olindiidae). *Proceedings of biological society of Washington*, 125: 165-179.
- LONGHI, M.L. et B.E. BEISNER, 2009. Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes. *Journal of plankton research*, 31: 1195-1207.
- LUNDBERG, S. et J.E. SVENSSON, 2003. Medusae invasions in Swedish lakes. *Fauna & Flora*, 98: 18-28.
- MATTHEWS, D.C., 1966. A comparative study of *Craspedacusta sowerbyi* and *Calpasoma dactyloptera* life cycles. *Pacific Science*, 20: 246-259.
- MCCCLARY A., 1959. The effect of temperature on growth and reproduction in *Craspedacusta sowerbyi*. *Ecology*, 40: 158-162.
- MCCCLARY A., 1961. Experimental studies of bud development in *Craspedacusta sowerbyi*. *Transactions of the American microscopical society*, 80: 343-353.
- MDDELCC – Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements climatiques, 2013. Réseau de surveillance volontaire des lacs (RSVL). Disponible en ligne à : http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/eau/rsvl/rsvl_liste.asp.
- MDDELCC – Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements climatiques, 2015. Rapport sur l'état de l'eau et des écosystèmes aquatiques au Québec – [en ligne] <http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/rapportsurleau/portrait-Qc-aquatique.htm>
- MDDELCC – Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements climatiques et Conseil régional de l'environnement des Laurentides (CRE Laurentides), 2016a. Protocole d'échantillonnage de la qualité de l'eau, 3^e édition, Québec, Direction du suivi de l'état de l'environnement – [en ligne] <http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/eau/rsvl/protocole-echantill-qualite.pdf>
- MDDELCC – Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements climatiques et Conseil régional de l'environnement des Laurentides (CRE Laurentides), 2016b. Protocole de mesure de la transparence de l'eau, 3^e édition, Direction général du suivi de l'état de l'environnement – [en ligne] <http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/eau/rsvl/transparence.pdf>
- MORRIS, D.P., H. ZAGARESE, C.E. WILLIAMSON, E.G. BALSEIRO, B.R. HARGREAVES, B. MODENUTTI, R. MOELLER, et C. QUEIMALINOS, 1995. The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 40: 1381-1391.
- OHTSU, K. et S.-I. UYE, 2013. Bloom or non-bloom in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae): roles of dormant podocysts. *Journal of plankton research*, 35: 213-217.
- PENNAK, R.W., 1956. The fresh-water jellyfish *Craspedacusta* in Colorado with some remarks on its ecology and morphological degeneration. *Transactions of the American microscopical society*, 75: 324-331.
- PRAIRIE, Y.T., C.M. DUARTE et J. KALFF, 1989. Unifying nutrient-chlorophyll relationships in lakes. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences*, 46: 1176-1182.
- PURCELL, J.E., 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom*, 85: 461-476.
- QUÉBEC MÉDUSES. 2014. Disponible en ligne à : <http://www.tonylesauteur.com>.
- QUÉBEC TOURISME, 2012. Le tourisme au Québec en bref. Disponible en ligne à : <http://www.tourisme.gouv.qc.ca/publications/media/document/etudes-statistiques/TQ-bref-2012.pdf>.
- R CORE TEAM, 2015. R: A language and environment for statistical computing, version 3.2.2 Vienne, Autriche.
- RAYMOND, A., 2007. Diagnose primaire du lac du Neuf. Rapport préparé pour la municipalité de Mont-Laurier. Services-Conseils Envir'Eau, Mont Laurier, Québec, 19 p.
- RAYNER, N. 1988. First record of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester (Cnidaria: Limnomedusae) from Africa. *Hydrobiologia*, 162: 73-77.
- RICCIARDI, A. et H.J. MACISAAC, 2011. Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems. Dans: Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton (D.M. Richardson, éd.). Wiley-Blackwell, Oxford, R-U, p. 211-224.
- SIMONEAU, M., L. ROY et M. OUELLET, 2004. Info-lacs – Résultats de l'année 2003. Québec, ministère de l'Environnement, Direction du suivi de l'état de l'environnement, Envirodoq n° ENV/2004/0374, rapport n° QE/152, 14 p.
- SLOBODKIN, L.E. et P.E. BOSSERT, 1991. The Freshwater Cnidaria – or Coelenterates. Dans: THORP J.H. et A.P. COVICH (éd.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, San Diego, p. 125-142.
- SNUCINS, E. et J. GUNN, 2000. Interannual variation in the thermal structure of clear and colored lakes. *Limnology and Oceanography*, 45: 1639-1646.
- STANKOVIĆ, I. et I. TERNEJ, 2010. New ecological insight on two invasive species: *Craspedacusta sowerbyi* (Coelenterata: Limnomedusae) and *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae). *Journal of Natural History*, 44: 2707-2713.
- STEFANI, F., B. LEONI, A. MARIENI et L. GARIBALDI, 2010. A new record of *Craspedacusta sowerbyi*, Lankester 1880 (Cnidaria, Limnomedusae) in Northern Italy. *Journal of Limnology*, 69: 189-192.
- WETZEL, R.G., 2001. *Limnology Lake and River Ecosystems*. 3rd edition. Academic Press, California, 1006 p.
- XU, S. et D. WANG, 2009. Life cycle of *Craspedacusta sowerbyi xinyangensis*. *Current Zoology*, 55: 227-234.