



Les limaces de mer des estrans de Bretagne et de Loire-Atlantique

Christian HILY

Les observations réalisées par les naturalistes bénévoles sur les limaces de mer des estrans bretons apportent de nouvelles connaissances sur ces espèces discrètes, très photogéniques, à l'écologie mal connue. Elles ouvrent de nombreuses perspectives pour une meilleure compréhension des conséquences des changements induits par les activités humaines sur la biodiversité des estrans, un patrimoine naturel régional exceptionnel.

Pour les naturalistes, les limaces de mer sont des espèces charismatiques, équivalentes pour les invertébrés marins aux orchidées pour les fleurs ou aux papillons pour les insectes. Sous ce terme sont en effet regroupées des espèces aussi fascinantes par leur mode de vie que par la beauté exceptionnelle de leurs formes et de leurs colorations. Groupe préféré des plongeurs biologistes photographes,

il est également devenu le groupe privilégié des observateurs de la biodiversité des estrans de Bretagne et de Loire-Atlantique, ces « estranologues » réunis dans le cadre de l'Observatoire breton du changement sur les estrans (OBCE) mis en place en 2017 par Bretagne Vivante en partenariat avec VivArmor Nature (voir l'encart ci-dessous).

La biodiversité des estrans

L'Observatoire breton des changements sur l'estran (OBCE) a un double objectif : former des bénévoles à l'identification *in situ* des espèces animales et végétales vivant dans la zone intertidale, et apporter des connaissances nouvelles sur leur biodiversité dans un contexte de pressions anthropiques locales (pêche à pied, eutrophisation, aquaculture...) et globales (changement climatique, acidification...). Les démarches de sensibilisation et de découverte des estrans, nombreuses ces dernières années, se bornent souvent à l'identification de quelques dizaines d'espèces communes. Dans le projet de l'OBCE, l'objectif est de former progressivement des naturalistes experts qui seront à même d'identifier les centaines d'espèces présentes sur les estrans et deviendront des référents régionaux de la biodiversité animale et végétale de ces espaces marins. Ces connaissances sont mises à disposition des acteurs de la conservation pour

aider à la protection du milieu côtier. Répartis depuis les côtes d'Ille-et-Vilaine jusqu'en Loire-Atlantique, les observateurs, auto-déclarés « estranologues » et majoritairement regroupés autour des antennes locales de Bretagne Vivante, organisent des sorties aux basses mers de vives eaux, tout au long de l'année, dans un maximum de sites. D'autres observateurs, individuels ou groupes, se sont joints au réseau de l'OBCE, comme par exemple les étudiants du Cercle des étudiants naturalistes brestois. La liste des espèces observées à chaque sortie est transmise à la coordination régionale pour être intégrée après validation dans la base de données « BDD Bretagne Vivante ». Plus de 40 000 données ont été obtenues de 2017 à 2024, et plus de 800 espèces animales des substrats rocheux ont été identifiées. Ces données permettent de constituer une carte de répartition régionale pour chaque espèce, mais aussi de

Bernard Trébern



Aeolidia filomenae.

Edouard Paillard



Elysia viridis.

sous observation

mener des analyses plus élaborées, en collaboration avec des chercheurs universitaires, pour mieux comprendre la biogéographie et l'écologie de cette faune intertidale. Cette approche est menée en collaboration avec Florence Gully et Marc Cochu, initiateurs du site « estran22 » dans le cadre de VivArmor Nature, qui depuis 2010 alimentent ce site web d'inventaire de la faune et la flore des estrans des Côtes-d'Armor et enregistrent leurs observations dans une base de données spécifique « BDD estran22 ». Les données sur les limaces de mer présentes sur les estrans ont été obtenues grâce à ce réseau d'observation. Une des particularités de la démarche est de mener un échantillonnage qualitatif dans tous les habitats et microhabitats d'un site au cours d'une même marée, ce qui, grâce aussi au nombre d'observateurs (5 à 20 en général par site), permet de déceler des espèces très peu abondantes, dispersées, et donc échappant

aisément aux échantillonnages quantitatifs classiques utilisés par les instituts de recherche. C'est typiquement le cas des limaces de mer, qui sont la plupart du temps très discrètes, mimétiques avec leur substrat, de petite (voire très petite) taille, et très peu abondantes. On comprend alors tout l'intérêt et l'originalité des résultats obtenus, présentés ici pour la première fois. Les points forts sont en particulier : l'apport de connaissances nouvelles sur la présence de certaines espèces sur l'estran alors qu'elles n'étaient signalées qu'en zone subtidale (jamais émergée) ; les premières cartes de répartition régionale intertidale ; et la mise en évidence de la présence de certaines espèces dans des sites nouveaux, indicateurs de l'impact du changement sur ce groupe d'espèces.

Voir aussi le site dédié : <https://www.estrans-bretagne-vivante.org/>.

En synthétisant les connaissances apportées par les observations réalisées à basse mer sur les estrans bretons (Bretagne et Loire-Atlantique), où leur répartition régionale restait très mal connue, cet article se propose de faire découvrir quelques-uns des traits caractéristiques de ces espèces, l'intérêt scientifique que leur confèrent leurs particularités biologiques et écologiques, et leur répartition biogéographique régionale dans le contexte du changement climatique. Des clichés réalisés par des bénévoles estranologues passionnés illustrent la diversité et la beauté exceptionnelles de ces espèces.

Qu'est ce qu'une limace de mer ?

Une taxonomie complexe

La dénomination « limace de mer » est un terme vernaculaire commode pour regrouper un ensemble hétérogène d'espèces invertébrées de mollusques gastéropodes.

Anciennement regroupées dans les opisthobranches (Thompson & Brown, 1984), les limaces de mer sont désormais incluses dans le clade des hétérobranchés qui comprend également les limaces et escargots terrestres (Bouchet *et al.*, 2017 ; Wägele *et al.*, 2014). Au sein des hétérobranchés, l'essentiel des limaces de mer que l'on peut rencontrer sur nos côtes se situe dans l'ordre des nudibranches (« qui ont les branchies à nu »), eux-mêmes séparés en deux sous-ordres, les cladobranches et les doridiens. Les nudibranches ont totalement perdu leur coquille externe ou interne et leur opercule, mais quelques familles d'hétérobranchés, anciennement regroupées dans les tectibranches, possèdent encore une coquille interne, comme les lièvres de mer ou aplysies. Ces dernières, bien qu'appartenant à des ordres différents, sont généralement traitées avec les nudibranches : nous suivrons donc cette habitude dans la présente revue des limaces de mer des estrans de Bretagne, même si le focus restera centré sur les nudibranches au sens strict. Enfin, une dernière espèce de gastéropode pulmoné, *Onchidella celtica*, est aussi regroupée sous la dénomination « limace de mer ».

Des types morphologiques diversifiés

La taille adulte des espèces varie de quelques millimètres de longueur à plus de 10 cm. Elles ont en commun de pouvoir contracter leur corps pour se protéger, réduisant leur taille et modifiant leur aspect extérieur au point de se rendre quasi invisibles pour un observateur, d'autant qu'elles possèdent souvent des capacités de mimétisme colorimétrique avec leur substrat.

Il est possible d'en regrouper la plupart sous deux grands types morphologiques correspondant peu ou prou à la phylogénie.

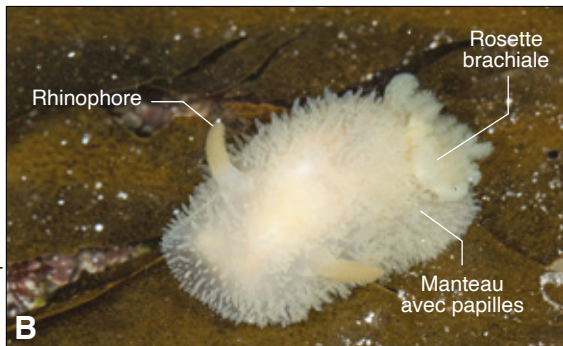
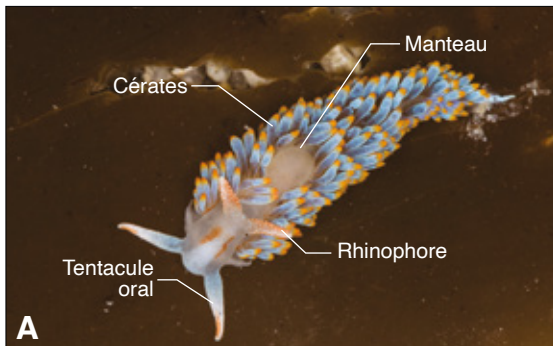
Les cladobranches ont un corps effilé doté d'un fin tégument et portant de nombreuses extensions sur la partie dorsale, appelées cérates. À la partie antérieure, des tentacules oraux sont surmontés de deux rhinophores entre lesquels peuvent se situer deux yeux et en arrière desquels se situent des tentacules dits « propodiaux ». Sur le dos, les cérates jouent le rôle de branchies mais aussi d'organe de défense.

Les doridiens ont une morphologie massive, de forme globalement ovale, donnée par un manteau relativement épais souvent couvert de tubercules. Sous ce manteau protecteur se situent la bouche, dotée d'une radula permettant l'alimentation, et le pied (ou sole pédieuse) permettant la locomotion et l'adhésion au substrat. Sur le manteau, deux expansions tentaculaires appelées rhinophores sont des organes sensibles de détection, souvent rétractiles, tandis qu'à la partie postérieure se situe un bouquet de branchies également rétractiles entourant l'anus [figure 1].

Des traits écologiques et biologiques particulièrement originaux

Des lieux de vie particuliers et une alimentation très spécialisée

Si les limaces de mer se sont adaptées à tous les milieux marins, chaque espèce ne se rencontre que dans les habitats qui abritent les proies dont elle dépend pour son alimentation, pouvant y demeurer toute sa vie et parfois y pondre (Todd *et al.*, 2001).



[Figure 1] A : morphologie des cladobranches (*Berghia coerulescens*) ; B : morphologie des doridiens (*Acanthodoris pilosa*).

Les limaces de mer sont en effet des espèces hautement spécialisées. Hormis quelques familles, en particulier celle des lièvres de mer (Aplysiidae) qui consomment des algues vertes (ulves, *Codium* sp., etc.), la plupart des espèces sont prédatrices. Ce sont des prédateurs d'espèces animales fixées sur un substrat dur : hydraires, actinies, ascidies, bryozoaires, éponges, œufs de poisson, entoproctes. Avec leur taille réduite et leur mode de vie rampant, il est difficile d'imaginer qu'elles se trouvent bien en « sommet de chaîne alimentaire ». Chaque espèce s'est spécialisée sur une ou quelques espèces de proies seulement, ce qui la rend complètement dépendante de la présence et du maintien de ces proies dans le milieu. Exemple d'hyper-spécialisation, l'espèce *Favorinus branchialis* n'est observée que dans les sites où existe une grande quantité et diversité de nudibranches car elle se nourrit exclusivement de leurs pontes.

Comme nombre de leurs proies sont des espèces fragiles supportant mal la baisse de la qualité des eaux côtières, la présence de limaces dans un site peut être considérée comme une indication de la bonne qualité locale du milieu marin et de sa biodiversité, d'autant qu'elles-mêmes sont connues pour être très sensibles aux pollutions chimiques.

Un mode de reproduction optimisé

Les limaces de mer ont une durée de vie courte, de un à deux ans. Ce sont des animaux hermaphrodites simultanés, c'est-à-dire qu'ils sont mâles et femelles au même moment, et l'accouplement est réciproque (Thompson, 1976). Fréquemment, les individus d'un secteur

se regroupent pour se reproduire. Il n'est pas rare d'observer des dizaines d'individus d'une espèce avec de nombreuses pontes à proximité au cours d'une même marée. Tous les individus pouvant produire des pontes, cela maximise le potentiel de développement et de survie des noyaux de populations. Chaque ponte contient des milliers d'œufs réunis dans une gangue gélatineuse sous forme de rubans, chapelets ou anneaux fixés sur un substrat, de couleur et de forme souvent caractéristiques de l'espèce. Le développement de la plupart des espèces



Favorinus branchialis.



Ponte de *Doris pseudoargus*.

est indirect, ce qui signifie que l'animal passe par une phase larvaire pélagique (larve véligère) pouvant durer plusieurs semaines, facilitant ainsi la dispersion de l'espèce sur le littoral.

Des systèmes de défense élaborés

Face aux prédateurs, plusieurs stratégies de défense se rencontrent. Tout d'abord le camouflage, par un mimétisme très élaboré avec leur substrat, qui est aussi souvent leur proie [figure 2].

À l'opposé, les couleurs vives de certaines espèces, très visibles sur le substrat, est un signal (l'aposématisme) qui, dans le monde animal, dissuade souvent les prédateurs en leur indiquant que ces individus possèdent des systèmes de défense chimique et sont donc toxiques (van den Berg *et al.*, 2024 ; Winters *et al.*, 2021). Les limaces prédatrices d'éponges agglomèrent dans leur manteau les spicules (pointus et indigestes) des éponges qu'elles ont consommées (chez les Dorididae). De façon analogue, de nombreux cladobranches accumulent dans des cnidosacs, situés à l'extrémité des cérates, les cellules urticantes des hydraires ou cnidaires consommées et les utilisent à leur tour contre leurs prédateurs.

Enfin, lorsqu'elles sont dérangées, certaines espèces émettent un abondant mucus parfois très coloré. Cet ensemble de systèmes de défense explique que le nombre de prédateurs naturels des limaces de mer est très peu élevé. Toutefois, il faut noter que l'on ne connaît que très peu de choses sur cette prédation.

Des aires de répartition soumises au changement global et local

Les caractéristiques biologiques des limaces – durée de vie courte, potentiel important de colonisation de nouveaux sites lié à l'hermaphroditisme simultané, abondante production larvaire planctonique – sont autant d'atouts faisant de ces organismes de bons indicateurs des changements de l'environnement marin. Plusieurs espèces recensées sur les estrans ont la limite septentrionale de leur aire de répartition aux abords ou au sein de notre zone d'inventaire. Le changement global, avec des eaux plus chaudes, peut favoriser leur extension vers le nord. Pour ces espèces il s'agit d'une évolution qui, au fil des saisons de reproduction, permet à des individus de se développer et de produire des œufs et larves dans de nouveaux secteurs plus au nord, entraînant l'installation de petites populations pionnières. Inversement, pour quelques espèces, c'est leur limite méridionale qui se situe en Bretagne ou en Pays de la Loire, le réchauffement des eaux est donc susceptible de provoquer leur retrait vers le nord.

Des modifications de la biodiversité peuvent aussi intervenir localement, en particulier du fait de la conchyliculture qui, par l'intermédiaire des transferts de cheptel d'huîtres ou autres, introduit dans le milieu des espèces non indigènes transportées involontairement (appelées « espèces auto-stoppeuses »), fixées sur les coquillages ou sur les poches ostréicoles : les nouveaux sites d'apparition des limaces sont alors des sites aquacoles. Il en va de même concernant les limaces non-indigènes associées aux espèces fixées sur les coques des



André Fouquet



Christian Hily

[Figure 2] Exemples de défense : *Rostanga rubra* sur l'éponge *Ophitasporgia pusilla* sur laquelle elle se nourrit ; couleurs vives d'*Okenia elegans* dans une mare à corallines.

navires (le *fouling*) pour lesquelles les nouveaux sites d'apparition seront les zones portuaires.

Ces deux cas de figure peuvent aussi se combiner, l'acclimatation d'espèces introduites accidentellement dans les ports ou les sites ostréicoles étant favorisée par des températures plus favorables, en particulier dans les eaux plus chaudes des fonds de baies, de rias ou de ports, qui servent de sources à partir desquelles les espèces introduites peuvent se disséminer.

Les limaces de mer sur les estrans de Bretagne et Loire-Atlantique dans le contexte du changement climatique et des activités humaines

La vie des limaces de mer sur l'estran

La connaissance des caractéristiques écologiques est, pour la plupart des espèces, fondée avant tout sur des observations réalisées en plongée autonome dans la partie subtidale de leur zone de vie, où il est plus facile de les observer en activité. Les espèces recensées sur les estrans ont pour la plupart un espace de vie potentiel qui s'étend bien

au-delà de la zone de balancement des marées, jusqu'à quelques dizaines, voire quelques centaines, de mètres de profondeur. Parmi l'ensemble des espèces rencontrées en Bretagne, seules quelques-unes sont inféodées à la zone intertidale, et présentent dans ce cas des adaptations morphologiques et physiologiques leur permettant de vivre à l'air libre, comme la limace celtique *Onchidella celtica*, un gastéropode pulmoné qui vit et se nourrit à marée basse de microalgues benthiques.

Pour toutes les autres espèces, le moment de la basse mer est une phase d'attente pendant laquelle elles minimisent les stress liés à l'émergence (chocs thermiques et osmotiques, dessiccation) en se positionnant sous les surplombs de roche, dans les algues humides, et en se contractant autant que possible en une masse informe réduisant au maximum le rapport surface/volume, ce qui les protège de la déshydratation. Ainsi, sur un substrat souvent mimétique, elles passent facilement inaperçues aux yeux de la plupart des observateurs non avertis. Elles trouvent également refuge dans les cuvettes d'eau résiduelle où elles peuvent rester en activité.

Les observations de ces espèces à marée basse sont ainsi restées relativement anecdotiques en zone intertidale jusqu'à présent, d'autant que, comme nombre



André Fouquet

Onchidella celtica.

d'autres espèces littorales, plusieurs d'entre elles ne fréquentent l'estran que sous forme de juvéniles de quelques millimètres de longueur ou ne sont observées sous forme adulte que pendant la courte phase de reproduction. Cette stratégie est connue pour minimiser les risques de prédation, car les petits fonds découverts aux basses mers sont moins fréquentés par les prédateurs que les zones subtidales plus profondes. Les températures de l'eau plus élevées favorisent également une croissance plus rapide. Il y a donc certains avantages pour ces espèces de trouver un compromis en assurant une partie de leur cycle en zone intertidale malgré les inconvénients mentionnés plus haut.

Les apports de connaissance fournis par l'OBCE sur la présence des limaces en zone intertidale sont donc particulièrement intéressants et novateurs pour ce milieu. Si ces observations sont principalement des indices d'occurrence, de nouvelles perspectives se présentent pour en étoffer l'intérêt en y associant divers descripteurs (type de substrat, habitat, taille relative des individus, abondance relative, etc.) qui pourront enrichir notablement la compréhension de leur écologie en zone intertidale.

Grands types de répartition régionale

Une première production de cartes de répartition régionale des limaces en milieu intertidal a été réalisée en fusionnant les observations issues des bases de données de l'OBCE, de Bretagne Vivante et de VivArmor Nature (estran22) sur la période 2017-2022 (Loïs, 2023) pour les espèces les plus fréquemment observées. Ce travail a révélé l'existence de trois groupes d'espèces présentant des similitudes dans leur distribution à l'échelle de la zone prospectée (Bretagne et Loire-Atlantique)¹ :

- un groupe (A) constitué par les espèces présentes du nord au sud de la zone prospectée ;
- un groupe (B) constitué d'espèces présentes du nord au sud de la zone prospectée mais plus fréquemment

observées sur les côtes du sud de la Bretagne et, surtout, quasiment absentes des estrans des côtes du Finistère Nord ;

- un groupe (C) constitué d'espèces présentes uniquement sur les côtes du sud de la Bretagne et jamais observées en estran sur le littoral de la Manche (et non signalées par estran22 depuis le début des observations en 2010). Au sein de ce groupe, figurent plusieurs espèces dont le signalement récent par les équipes des estranologues repousse vers le nord la limite précédemment connue de leur répartition, signe probable de l'influence du réchauffement climatique [figure 3].

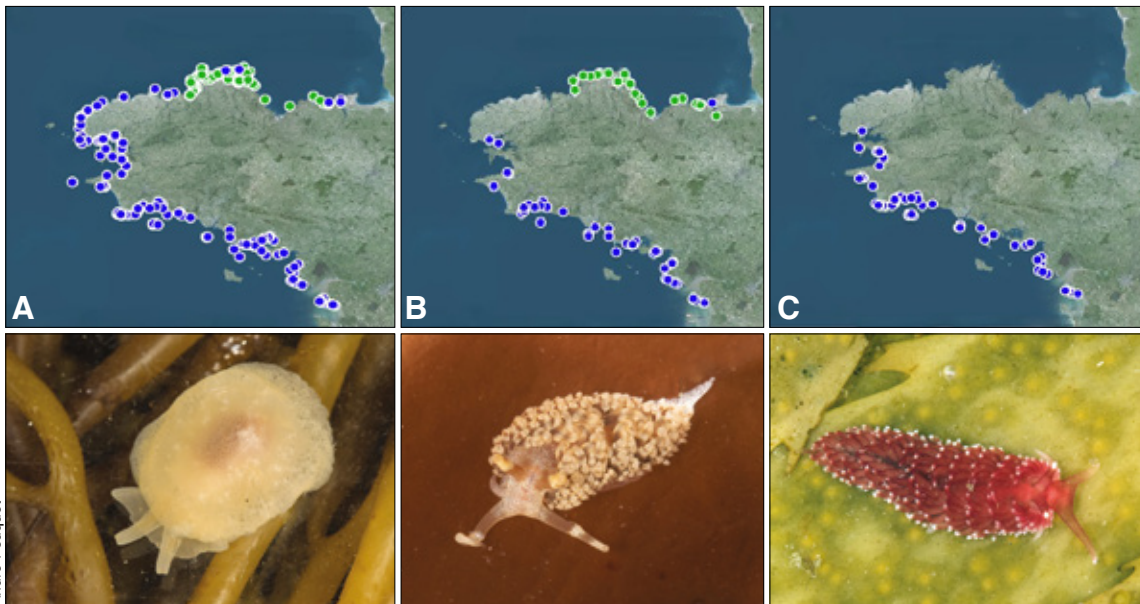
L'actualisation de ces répartitions régionales avec les nouvelles données de 2023 et 2024, cette fois pour toutes les espèces rencontrées y compris les espèces rares (voir annexe), permet de moduler ou de conforter la réalité de ces groupes, et d'étayer certaines hypothèses sur les dynamiques en cours. La très récente publication d'un ouvrage sur les nudibranches de Grande-Bretagne, Irlande et Europe du Nord-Ouest (Picton & Morrow, 2023) et les informations disponibles sur les sites internet pour la situation au sud de la Bretagne (voir liste en bibliographie) nous ont permis de positionner ces données de distribution régionale dans un cadre biogéographique plus large, dans le contexte du changement climatique.

L'inventaire des espèces

À l'heure actuelle, 72 espèces de limaces peuvent être observées sur les estrans à l'échelle de la Bretagne et de la Loire-Atlantique. Bien que déjà importante et novatrice pour la région, il importe de souligner que cette liste est amenée à s'étoffer : elle augmente peu à peu sous l'effet conjugué du cumul de l'effort d'observation au fil du temps, de l'expertise croissante des observateurs, de l'extension progressive des biotopes explorés (des sites rocheux des milieux ouverts vers les milieux meubles, dessalés) et des arrivées de nouvelles espèces étendant leur aire de répartition vers le nord.

Parmi ces 72 espèces, 56 ont été observées et identifiées sur les estrans

1 - L'absence d'observation d'une espèce donnée en un lieu et à une date donnés ne peut pas être interprétée scientifiquement comme l'absence absolue de l'espèce en ce lieu à cette date. Cependant, la probabilité que l'absence d'observation soit révélatrice d'une absence réelle de l'espèce sur une portion du littoral augmente avec le nombre et la diversité de sites et de dates pour lesquels l'espèce n'a pas été observée. Ainsi, par exemple, une espèce observée régulièrement sur les côtes du sud de la Bretagne mais n'ayant jamais été observée sur les côtes de la Manche, malgré un grand nombre de dates et de sites de prospection, peut raisonnablement être considérée comme « très probablement absente » du littoral de la Manche.



[Figure 3] Les trois types de distribution régionale : A, espèces présentes du nord au sud, exemple *Berthella plumata* ; B : espèces absentes des estrans des côtes du Finistère Nord, exemple *Pruvotfolia pselliotes* ; C : espèces absentes des estrans de la Manche, exemple *Aeolidiella sanguinea*. Données d'observations cumulées : points bleus (données Bretagne Vivante) + points verts (données estran22) sur la période 2017-2022 (Adapté de Lois, 2023).

des quatre départements bretons et de Loire-Atlantique par les équipes de Bretagne Vivante. Seize autres n'ont jusqu'à présent été observées que dans les Côtes-d'Armor par Florence Gully et Marc Cochu dans le cadre d'estran22, en particulier dans les milieux meubles ou soumis à dessalure qui ne sont pas encore inventoriés par les groupes d'observateurs de Bretagne Vivante. Enfin, il faut noter que ne sont pas intégrées dans notre liste les espèces qui vivent constamment immergées (c'est-à-dire en zone subtidale), signalées en Bretagne en particulier par les observateurs des clubs de plongée sous-marine.

La dynamique actuelle de la répartition régionale de certaines espèces

Deux grands types de facteurs, plus ou moins en synergie, ont été et sont toujours les moteurs expliquant les distributions géographiques constatées et leur évolution : d'une part les facteurs hydro-climatiques agissant au niveau global et d'autre part les activités anthropiques locales, notamment la conchyliculture et le transport maritime. La compilation bibliographique de l'historique des signalements des espèces et les observations

réalisées sur les estrans de 2017 à 2024 montrent qu'il existe, depuis les années 2000, une dynamique d'expansion et d'installation de plusieurs espèces de limaces en Bretagne sous l'influence conjuguée du changement global, réchauffement des eaux en particulier, et du changement local, conchyliculture en particulier, mais aussi, dans une moindre mesure, que quelques espèces pourraient être amenées à régresser du sud vers le nord.

Des espèces qui s'étendent vers le nord favorisées par le réchauffement climatique ?

Les observations ont permis de préciser la limite nord de plusieurs espèces du sud-Bretagne – montrant pour certaines d'entre elles une récente progression – avec un point commun : elles atteignent toutes, sans la dépasser, la limite sud de l'Iroise (pays Bigouden, baie de Douarnenez ou goulet de la rade de Brest). La mer d'Iroise, avec le front thermique d'Ouessant, apparaît comme une barrière pour leur extension plus au nord vers les côtes bretonnes de la Manche. Ce sont *Berghia verrucicornis* (Droual & Bridier, 2020), *Spurilla neapolitana* (Grall et al., 2015), *Berthella stellata*, *Felimare*

André Fouquet

*Berghia verrucicornis**Spurilla neapolitana*

André Fouquet

André Fouquet

*Berthella stellata**Felimare cantabrica*

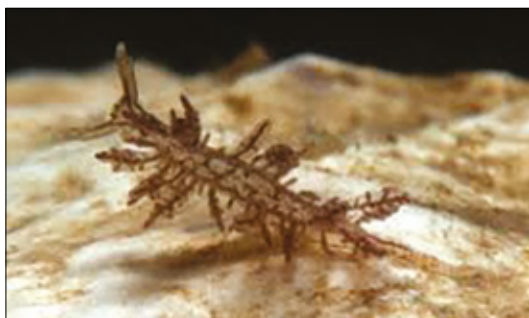
Christian Hily

Les espèces dont la limite nord française et européenne se situe au niveau de la baie de Douarnenez ou de la région brestoise.

cantabrica, *Discodoris stellifera* (à confirmer car cette espèce est souvent confondue avec *Geitodoris planata*, voir annexe – 3A). D'autres espèces, avec cette même limite en Bretagne (voir annexe – 3B), ont cependant été signalées récemment dans les Cornouailles anglaises, suggérant une voie de dispersion larvaire privilégiée vers cette région : *Felimida krohni*, *Babakina anadoni*, *Discodoris rosi*, *Facelina annulicornis*, *Corambe testudinaria*, *Aeolidiella sanguinea*.

Deux cas intéressants sont ceux de *Doris ocelligera* et d'*Hermaea cantabra*, montrant peut-être une nouvelle étape dans le processus d'extension « Sud Gascogne → Pointe du Finistère → Cornouailles ». Jusqu'en 2022 en effet, *Doris ocelligera* avait sa limite nord française à la sortie du goulet de Brest, alors qu'elle avait été signalée en Cornouailles anglaises et en Irlande depuis 2003. Mais deux observations très récentes réalisées par estran22 en 2024 dans les Côtes-d'Armor suggèrent qu'un processus d'installation/

Bernard Trébern

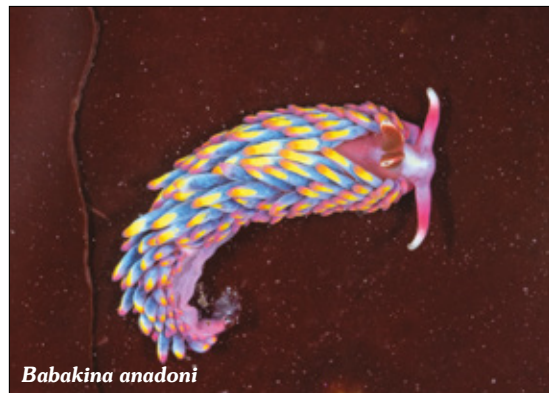
*Doris ocelligera*.*Hermaea cantabra*.

Manuel Caballer



Christian Hilly

Felimida krohni



André Fouquet

Babakina anadoni



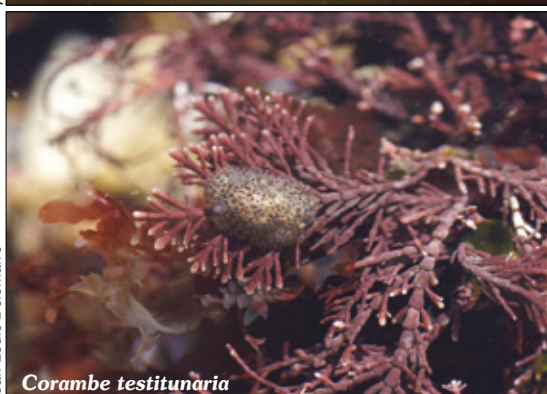
André Fouquet

Discodoris rosi



André Fouquet

Facelina annulicornis



Jean-Louis Deleamarre

Corambe testitunaria



André Fouquet

Aeolidiella sanguinea

Les espèces absentes des côtes françaises de la Manche mais signalées récemment en Cornouailles anglaises.

expansion sur le littoral français de la Manche est actuellement en cours. Concernant *Hermaea cantabra*, espèce de Méditerranée et des côtes atlantiques espagnoles (Caballer & Ortea, 2015), un individu a été observé pour la première fois en Bretagne en 2024 sur un estran du Finistère Nord (B. Bouttier, comm. pers.). Cette espèce rare avait été signalée pour la première fois en 2015 en Cornouailles anglaises, où cinq observations ont été faites depuis.

Enfin, parmi les espèces citées plus haut, *Felimare cantabrica*, une belle espèce bien voyante sur l'estran, montre une dynamique très récente d'extension de sa répartition vers le nord : encore totalement inconnue en Bretagne jusqu'en 2022 quand quelques individus ont été signalés au Croisic, elle a présenté en 2024 une forte abondance en Loire-Atlantique et sur les estrans du secteur de Quiberon (Morbihan), et avec des signalements jusqu'à Morgat (Finistère) au nord.

Des espèces qui se retirent vers le nord défavorisées par le réchauffement climatique ?

Les espèces dont la limite sud se situe actuellement en Bretagne sont susceptibles de connaître un retrait de leur aire de répartition vers le nord. Ainsi, *Onchidoris bilamellata* est connue pour avoir sa limite sud au niveau du Croisic : les données les plus méridionales de l'OBCE sont effectivement en Loire-Atlantique sur la commune de Batz-sur-Mer (J.-L. Deleamarre, comm. pers). C'est une espèce à surveiller car elle pourrait régresser vers le nord prochainement. Sont à surveiller également : *Okenia aspersa*, dont la limite sud est considérée être le bassin d'Arcachon, et a été observée aux Glénan en 2022 ; *Polycera faeroensis*, espèce de milieu froid, n'a été observée qu'une seule fois dans le cadre de l'OCBE, également aux Glénan ; enfin, *Aeolidiella glauca* est une espèce du nord de l'Europe dont la limite sud se situerait dans le golfe de Gascogne et qui aurait tendance à s'y raréfier.

Des espèces nouvellement introduites par les activités humaines locales ?

À une échelle plus locale, le rôle des activités aquacoles évoqué plus haut, et en particulier celui des activités ostréicoles, est bien connu dans la dynamique d'installation de certaines espèces d'invertébrés marins non indigènes en de nouveaux sites. Ce processus est sans doute favorisé par le réchauffement des eaux, car de nombreuses espèces introduites sont originaires de régions plus chaudes que la Bretagne. Chez les limaces de mer, l'exemple de *Dendrodoris limbata*

illustre ce phénomène. Cette grande espèce, pouvant atteindre 7 cm, qui n'était connue qu'en Méditerranée, a été observée pour la première fois en 2020 en Atlantique, sur plusieurs sites de la baie de Quiberon et du golfe du Morbihan lors de prospections de l'OBCE. Un signalement dans le secteur de Ploubazlanec (également en 2020 : estran22), première observation pour la Manche, laisse entendre que cette espèce a été introduite via les transferts d'huîtres entre bassins ostréicoles. Depuis, cette espèce s'étend rapidement dans le sud de la Bretagne comme en Côtes-d'Armor. Mais il reste parfois difficile d'attribuer les soudaines apparitions d'espèces à un facteur particulier : ainsi *Doris verrucosa*, signalée sporadiquement jusqu'en Écosse, n'avait pas été décrite sur les côtes de la Manche avant 2022 mais, après un premier signalement cette année-là en Côtes-d'Armor par estran22, elle s'est répandue très rapidement dans de nombreux sites en seulement deux ans.

Toutes ces espèces présentant leur limite de répartition nord ou sud en Bretagne peuvent donc être considérées comme de bons bioindicateurs du changement sur les estrans de Bretagne et seront à surveiller particulièrement les prochaines années.

Les courants marins, facteurs clés du changement global dans l'ouest de l'Europe

Dans le golfe de Gascogne, en Manche et en Cornouailles anglaises, l'accumulation de nouveaux signalements de certaines espèces de limaces de mer plus au nord



Dendrodoris limbata.

Christian Hily

que précédemment met en évidence une dynamique d'expansion à grande échelle spatiale. Il s'avère qu'un ensemble de facteurs hydro-climatiques à l'entrée de la Manche favorise la remontée des larves pélagiques vers le nord.

La résultante des courants et des vents induit une dérive des masses d'eau caractérisée par des courants résiduels qui, le long du littoral de Bretagne, portent globalement vers le nord, favorisant par conséquent le transport larvaire dans cette direction. Une tendance au transport sud-nord est également connue de la sortie de la Méditerranée vers les côtes portugaises puis vers la côte basque et le bassin d'Arcachon. Il existe également un fort gradient de température du sud au nord du golfe de Gascogne. Les secteurs chauds du sud Gascogne sont longtemps restés la limite nord de certaines espèces méridionales. Avec le réchauffement des eaux côtières, les larves issues de ces secteurs peuvent survivre et s'implanter peu à peu dans des sites au nord de l'embouchure de la Loire et sur le littoral du sud de la Bretagne. Mais la mer d'Iroise, avec ses eaux très froides tout au long de l'année, son front thermique, et l'intense brassage vertical des eaux par les courants de marée, joue un rôle de barrage hydro-climatique qui bloque, ou du moins ralentit, ce processus d'expansion vers le nord, malgré les courants

résiduels favorables qui longent les côtes du nord du Finistère jusque vers la baie de Lannion (Salomon & Breton, 1991 ; Gallon *et al.*, 2014).

Comme signalé plus haut, la compilation des données réalisée pour cet article a révélé une concomitance des premiers signalements de nouvelles espèces de limaces de mer sur les côtes des Cornouailles anglaises et sur celles du sud et sud-ouest du Finistère. Ici encore ce sont les processus hydrodynamiques qui peuvent expliquer ce phénomène.

L'hypothèse de la connexion des Cornouailles

Des études récentes ont effectivement montré qu'en automne les courants résiduels venant du golfe de Gascogne transportent une partie des eaux de surface chaudes directement vers le nord pour atteindre les côtes du sud-ouest de l'Angleterre, en contournant par l'ouest le barrage que forme le front thermique d'Ouessant (Laurent *et al.*, 2023). Ce processus est donc particulièrement favorable aux espèces se reproduisant en été dans le golfe de Gascogne, notamment sur le littoral de la Cornouaille bretonne, en permettant à leurs larves d'atteindre rapidement les côtes anglaises au niveau de la pointe et du sud des Cornouailles,



Christian Hilly

Doris verrucosa.

où elles trouvent des biotopes similaires à ceux de Bretagne, favorables à leur fixation puis à leur maintien pendant le reste du cycle annuel, grâce à l'influence de la dérive nord-atlantique. Le climat des Cornouailles anglaises se distingue en effet du reste des eaux britanniques par des températures douces apportées par le Gulf Stream, ce qui justifie leur nom de Riviera anglaise. Ce processus, qui évite le verrou de la mer d'Iroise, expliquerait également le décalage dans le temps entre les premières observations de ces espèces en Cornouailles vers le nord et celles, plus tardives, sur les côtes françaises de la Manche vers l'est.

Perspectives

Une liste des espèces de limaces de mer présentes sur les estrans a été présentée ici pour la première fois à l'échelle de la Bretagne. Cette liste est amenée à évoluer et à s'étoffer, grâce à l'accroissement de l'effort d'observation et à la montée en compétence progressive des estranologues dans la détection et l'identification de ces animaux. La très faible pression d'observation avant la mise en place de l'OBCE doit être prise en compte dans l'interprétation des données recueillies, concernant les évolutions et changements. En effet, il est tentant d'attribuer une nouvelle observation d'une espèce dans un secteur à son arrivée récente, alors qu'elle était peut-être déjà présente et qu'il ne manquait que des observateurs pour la détecter. S'il existe sans conteste une dynamique active de la répartition régionale de plusieurs espèces, seul le cumul des observations dans le temps permettra de confirmer les hypothèses posées. L'observation d'individus pionniers dans des secteurs où une espèce n'avait jamais été signalée auparavant est souvent le précurseur d'une installation plus durable de noyaux de population. C'est tout l'intérêt de l'OBCE, dont la pérennité est entrevue par son évolution vers un observatoire régional de la biodiversité des estrans, dans le cadre de la politique des observatoires régionaux mise en place par l'Observatoire de l'environnement de Bretagne. Le petit monde des limaces de mer, leur beauté et leur mode de vie fascinant ont encore beaucoup de choses passionnantes à nous révéler. ■

Bibliographie

- BOUCHER P., ROCROI J.-P., HAUSDORF B., KAIMA, KANO Y., NÜTZELA., PARKHAEV P., SCHRÖDL M. & STRONG E.E. 2017 – Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families, *Malacologia*, n° 61, pp. 1-526.
- CABALLER M. & ORTEA J. 2015 – New data on the genus *Hermaea* (Mollusca: Sacoglossa) in Europe, with the description of a new species from Spain, *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, vol. XXVII, pp. 125-136.
- DROUAL G. & BRIDIER J. 2020 – One-step beyond: northernmost record of *Berghia verucicornis* (Costa, 1867), *An aod – les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin*, vol. VIII, pp. 39-46.
- GALLON R., ROBUCHON M., LEROY B., LE GALL L., VALÉRO M. & FEUNTEUN É. 2024 – Twenty years of observed and predicted changes in subtidal red seaweed assemblages along a biogeographical transition zone: inferring potential causes from environmental data, *Journal of Biogeography*, n° 41, pp. 2293-2306.
- GRALL J., SERRE-ARNOLDY D., SERRE S. & QUILLIÉN N. 2015 – Première signalisation du nudibranche aeolidien *Spurilla neapolitana* en mer d'Iroise (Bretagne ouest), *An aod – les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin*, vol. IV (2), pp. 29-33.
- LAURENT M., BIGNON J., MÉRINDOL M., MOUTOUSSAMY L., LEBORGNE É., LE FAOU Y., GARLAN T., AVISSE L., PHILIPPE T., NOËL R., DESMARE S., DELAHAYE T., FRABOUL C. & LEBALLEUR L. 2023 – *Description sommaire de l'état de la connaissance et des caractéristiques physiques de la façade maritime Sud Atlantique, Référence – Lot 7*, Convention Shom/MTES [DGEC], SHOM n° 79/2019, relative à la réalisation des études de reconnaissance environnementale de site en vue des appels d'offres pour l'implantation d'éoliennes en mer au large des côtes françaises.
- LOÏS T. 2023 – *Outil de support et valorisation des données pour l'OBCE, observatoire participatif sur la macrofaune de l'estran*, Rapport de stage M1 Expertise et gestion de l'environnement littoral, Université de Bretagne occidentale, Brest.
- PICTON B. & MORROW C. 2023 – *Nudibranchs of Britain, Ireland, and Northwest Europe*, Princeton University Press, Princeton, 360 p.
- SALOMON J.-C. & BRETON M. 1991 – Courants résiduels de marée dans la Manche. Actes du colloque sur l'environnement des mers épicontinentales, Lille. 20-22 mars 1990. *Oceanologica Acta*, vol. sp. n° 11, pp. 47-53.
- THOMSON T.E. 1976 – *Biology of opisthobranch molluscs*, vol. I, The Ray Society, London, 207 p.
- THOMSON T.E. & BROWN G.H., 1984 – *Biology of opisthobranch molluscs*, Vol. II, The Ray Society, London, 229 p.

TODD C., WALTER J. & DAVIES J. 2001 – Some perspectives on the biology and ecology of nudibranch molluscs: generalisations and variations on the theme that prove the rule, *Bollettino Malacologico*, n° 37, pp. 105-120.

VAN DEN BERG C., SANTON M., ENDLER J. & CHEYNEY K. 2024 – Highly defended nudibranchs “escape” to visually distinct background habitats, *Behavioural Ecology*, vol. 35, n° 5, pp. 1-12, DOI : 10.1093/beheco/arae053

WÄGELE H., KLUSSMANN-KOLB A., VERBEEK E. & SCHRÖDL M. 2013 – Flashback and foreshadowing – a review of the taxon Opisthobranchia, *Organism Diversity and Evolution*, vol. 14, pp. 133-149.

WINTERS A., WEILI C., WHITE A., VAN DEN BERG C., GARSON M. & CHEYNEY K. 2021 – Weapons or deterrents? Nudibranch molluscs use distinct ecological modes of chemical defence against predators, *Journal of Animal Ecology*, vol. 91, n° 4, pp. 831-844.

Quelques sites internet contenant des descriptions de limaces de mer :

<https://nature22.com/estran22/estran.html> : le site de référence (VivArmor Nature) pour toutes les espèces présentes animales et végétales sur les estrans des Côtes-d'Armor et plus largement de Bretagne.

<https://doris.ffessm.fr> : le site de référence pour les espèces animales et végétales visibles en plongée autonome en France.

<https://opisthobranquis.info/en> : un site spécifique aux limaces de mer de Méditerranée et des côtes ibériques.

Remerciements

Cette synthèse n'a été possible que grâce à toutes les observations transmises par les dizaines de bénévoles « estranologues » ayant, par tous les temps, depuis 2017 pour certains, prospecté les estrans de Bretagne et de Loire-Atlantique : merci à toutes et tous, et tout particulièrement à Bernard Trébern, Édouard Paillard, Blandine Bouttier, Laurent Mary pour leurs observations de « limaces rares », et bien sûr aux photographes, en particulier André Fouquet. Merci à Gabin Droual et Jacques Grall pour la collaboration scientifique et leur soutien actif et amical depuis le lancement de l'OBCE, pour la lecture attentive et leurs propositions constructives pour l'amélioration du manuscrit. Merci à Jean-Louis Delemarre pour ses conseils et son expérience irremplaçable à l'OBCE pour l'identification des mollusques. Et bien sûr un grand merci à Florence Gully et Marc Cochu pour leur collaboration et le partage de leurs données ; leur extraordinaire passion et pertinence sur la biodiversité des estrans a fait de leur site estran22 LA référence pour l'inventaire et l'identification des espèces intertidales des estrans des Côtes-d'Armor et bien au-delà.

Christian Hily, chercheur en écologie marine au CNRS, spécialisé sur la biodiversité des milieux côtiers benthiques, retraité, est l'initiateur et le coordinateur bénévole de l'OBCE à Bretagne Vivante. christian.hily29@gmail.com

– Annexe –

Liste des espèces de limaces de mer observées sur les estrans en Bretagne et Loire-Atlantique, regroupées selon leur type de distribution régionale et leur fréquence d'occurrence

Fréquence d'occurrence : nombre d'observations dans la base de données Bretagne Vivante, sur la période 2017-224 : très fréquente : >100 données ; fréquente : 20-99 ; peu fréquente : 10-19 ; rare : 2-9 ; très rare : 1 seule mention.

1. Espèces présentes sur toute la région d'étude : ces espèces ont une aire de répartition européenne plus large que la Bretagne, au sud comme au nord.

Très fréquentes : *Aeolidia filomenae* (Kienberger, Carmona, Pola, Padula, Gosliner & Cervera, 2016), *Doris pseudoargus* Rapp, 1827, *Aplysia punctata* (Cuvier, 1803), *Berthella plumula* (Montagu, 1803), *Lamellaria latens / perspicua* (O.F. Müller, 1776). **Fréquentes** : *Aeolidiella alderi* (Cocks, 1852), *Geitodoris planata* (Alder & Hancock, 1846), *Jorunna tomentosa* (Cuvier, 1804), *Okenia nodosa* (Montagu, 1808), *Limacia clavigera* (O.F. Müller, 1776), *Elysia viridis* (Montagu, 1804). **Peu fréquentes** : *Favorinus branchialis* (Rathke, 1806), *Edmundsella pedata* (Montagu, 1816). **Rares** : *Berghia coerulescens* (Laurillard, 1832), *Calma gobioophaga* Calado & Urgorri, 2002, *Calma glaucoides* (Alder & Hancock, 1854), *Amphorina farrani* (Alder & Hancock, 1844), *Janolus hyalinus* (Alder & Hancock, 1854), *Cadlina pellucida* (Risso, 1826), *Ancula gibbosa* (Risso, 1818), *Pelagella castanea* Alder & Hancock, 1845, *Palio nothus* (G. Johnston, 1838), *Aplysia depilans* Gmelin, 1791, *Hermaea variopicta* (A. Costa, 1869), *Pleurobranchus membranaceus* (Montagu, 1816), *Atalodoris pusilla* (Alder & Hancock, 1845). **Très rares** : *Doto millbayana* Lemche, 1976, *Embletonia pulchra* (Alder & Hancock, 1844),

Antiopella cristata (Chiaje, 1841), *Catriona aurantia* (Alder & Hancock, 1842), *Trinchesia genovae* (O'Donoghue, 1926), *Idaliodoris depressa* (Alder & Hancock, 1845), *Polycera faeroensis* Lemche, 1929, *Polycera norvegica* Sørensen, Rauch, Pola & Malaquias, 2020, *Haminoea navicula* (da Costa, 1778), *Haminoea hydatis* (Linnaeus, 1758), *Runcina coronata* (Quatrefages, 1844).

Nota – Espèces uniquement observées dans les Côtes-d'Armor par estran22 : absentes de la base de données Bretagne Vivante, ces espèces, à répartition européenne large, sont potentiellement présentes sur toutes les côtes de Bretagne mais sont rares ou vivent dans des milieux meubles ou soumis à dessalure, non prospectés par les groupes d'observateurs de Bretagne Vivante. Pour ces espèces nous n'avons pas calculé la fréquence d'occurrence : *Tergipes tergipes* (Forsskal, 1775), *Trapania maculata* Hafelfinger, 1960, *Hancockia uncinata* (Hesse, 1872), *Capellina doriae* Trinchesi, 1874, *Atagema gibba*, Pruvot-Fol, 1951, *Aegires punctilucens* (A. d'Orbigny, 1837), *Thecacera pennigera* (Montagu, 1813), *Amphorina andra* Korshunova, Malmberg, Prkić, Petani, Fletcher, Lundin & Martynov, 2020, *Cadlina laevis* (Linnaeus, 1767), *Crimora papillata* Alder & Hancock, 1862, *Trapania lineata* Hafelfinger, 1960, *Akera bullata* O. F. Müller, 1776, *Philine punctata* (J.Adams, 1800), *Philine quadripartita* Ascanius, 1772, *Philine catena* (Montagu, 1803).

2. Espèces présentes sur toute la région d'étude, excepté les côtes nord du Finistère : ces espèces à répartition européenne plus large que la Bretagne pourraient être défavorisées par les eaux froides de l'Iroise.

Fréquentes : *Pruvotfolia pselliotes* (Labbé, 1923), *Polycera quadrilineata* (O.F. Müller, 1776), *Onchidella celtica* (Cuvier, 1817). **Peu fréquente :** *Acanthodoris pilosa* (Abildgaard in Müller, 1789).

3. Espèces présentes uniquement en Loire-Atlantique et sur les côtes sud de Bretagne (jusqu'à la latitude de Brest).

A – La limite nord de la répartition européenne de ces espèces se situe à la pointe du Finistère : ce sont des espèces absentes des côtes françaises de la Manche et qui sont potentiellement en phase d'extension vers le nord. **Fréquentes :** *Berthella stellata* (Risso, 1826). **Peu fréquentes :** *Berghia verrucicornis* (A. Costa, 1867), *Spurilla neapolitana* (Delle Chiaje, 1841). **Rares :** *Felimare cantabrica* (Bouchet & Ortea, 1980), *Discodoris stellifera* (Vayssière, 1903).

B – La limite nord européenne de ces espèces, encore absentes des côtes bretonnes et françaises de la Manche, s'est très récemment étendue aux côtes sud-ouest de l'Angleterre : ce sont des espèces absentes des côtes françaises de la Manche qui seraient en extension vers le nord. **Très fréquente :** *Aeolidiella sanguinea* (Norman, 1877). **Peu fréquentes :** *Discodoris rosi* Ortea, 1979, *Babakina anadoni* (Ortea, 1979), *Facelina annulicornis* (Chamisso & Eysenhardt, 1821). **Rare :** *Felimida krohni* (Vérany, 1846). **Très rare :** *Corambe testidunaria*, Fisher, 1889,

4 - Espèces très récemment signalées sur les côtes bretonnes de la Manche. En Finistère : très rare, observée en 2023 : *Hermaea cantabra* (Cabaler et Ortea, 2015) ; **en Côtes d'Armor :** fréquente sur la côte sud de Bretagne, *Doris ocelligera* (Bergh, 1881) a été signalée récemment en Côtes-d'Armor. *Doris verrucosa* Linnaeus, 1758 et *Okenia elegans* (Leuckart, 1828) sont des espèces connues uniquement des estrans de Bretagne sud et de Loire-Atlantique jusqu'en 2022, mais très récemment observés en quelques points des estrans des Côtes-d'Armor (2022 et 2023 respectivement).

5 - Espèces dont la limite sud européenne se situe en Bretagne sud ou en Vendée: ce sont des espèces dont l'aire de répartition est susceptible de régresser vers le nord, les données bretonnes correspondraient alors à leur limite méridionale. **Rare :** *Onchidoris bilamellata* (Linnaeus, 1767). **Très rares :** *Dendronotus frondosus* (Ascanius, 1774), *Okenia aspersa* (Alder & Hancock, 1845).