



HAL
open science

Atlas de la faune marine invertébrée du golfe Normano-Breton - Volume 6/7 - Espèces d'intérêt particulier

Patrick Le Mao, Laurent Godet, Jerome Fournier, Nicolas Desroy, Franck Gentil, Thiébaud Eric, Laurent Pourinet, Louis Cabioch, Christian Retière,
Paul P. Chambers

► **To cite this version:**

Patrick Le Mao, Laurent Godet, Jerome Fournier, Nicolas Desroy, Franck Gentil, et al.. Atlas de la faune marine invertébrée du golfe Normano-Breton - Volume 6/7 - Espèces d'intérêt particulier. Éditions de la Station biologique de Roscoff, 2020, 9782951802988. hal-02490480

HAL Id: hal-02490480

<https://hal.science/hal-02490480v1>

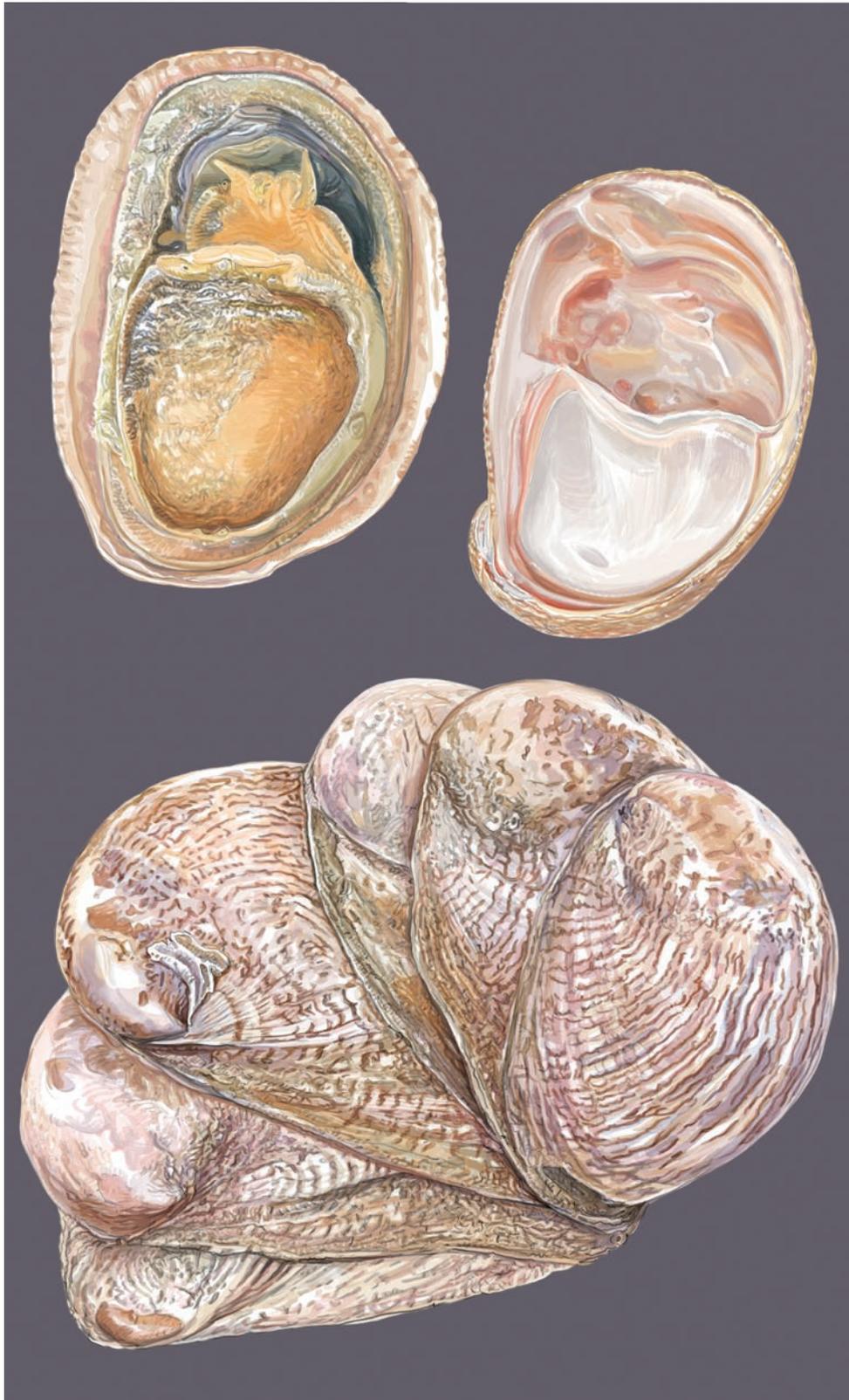
Submitted on 25 Feb 2020

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

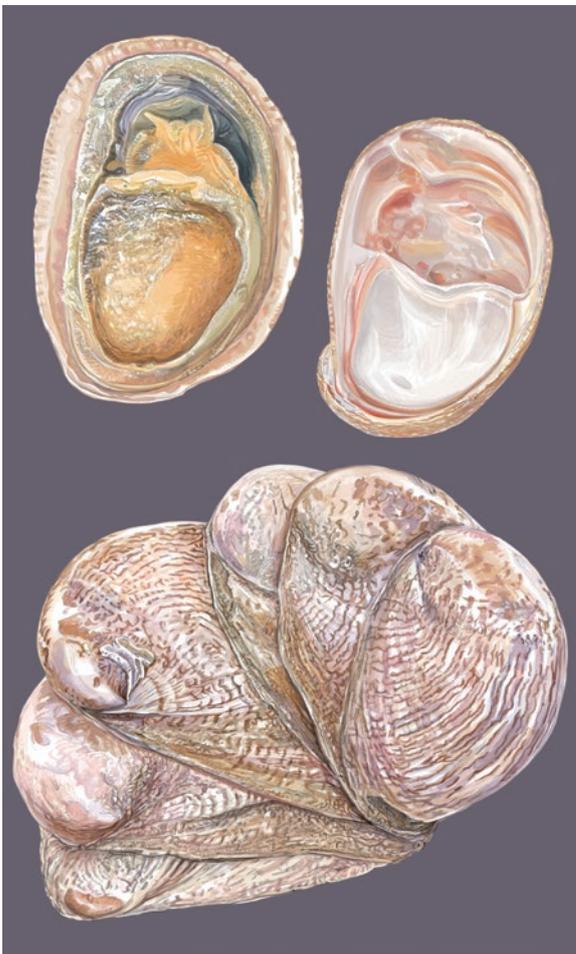
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Atlas de la faune marine invertébrée du golfe Normano-Breton

Volume 6



Espèces d'intérêt particulier



Alban
L'AROUSSE

Crepidula fornicata

La crépidule *Crepidula fornicata* (Linnæus, 1758) est un gastéropode qui s'agrège sous forme de chaînes pouvant comporter une dizaine d'individus. C'est une espèce originaire d'Amérique du Nord, introduite par transfert d'Huîtres creuses en Grande-Bretagne au XIX^e siècle. Elle est apparue dans le golfe Normano-Breton à la fin de la deuxième guerre mondiale à la suite d'une introduction à Cherbourg. Les transferts d'huîtres ont favorisé sa colonisation d'une grande partie du Golfe où elle est devenue une espèce proliférante, notamment dans les baies de Saint-Brieuc et du Mont-Saint-Michel où elle modifie fortement les habitats benthiques subtidiaux.





*Atlas de la faune
marine invertébrée
du golfe Normano-Breton*

Volume 6

Espèces d'intérêt particulier

Patrick Le Mao, Laurent Godet,
Jérôme Fournier, Nicolas Desroy,
Franck Gentil, Éric Thiébaud
Cartographie : Laurent Pourinet

Avec la contribution de :
Louis Cabioch,
Christian Retière,
Paul Chambers

© *Éditions de la Station biologique de Roscoff*

ISBN : 9782951802988

Crédits photo : M. Cochu, R. Derrien, N. Desroy, Y. Fontana, J. Fournier,
F. Gully, C. Houbin, P. Le Mao, M. Rougerie & N. Spilmont

Mise en page : Nicole Guyard

Dépôt légal : 4ème trimestre 2019

Achevé d'imprimé sur les presses de l'Imprimerie de Bretagne
29600 Morlaix



*L'édition de cet ouvrage a bénéficié
du soutien financier
des DREAL Bretagne et Normandie*



Les auteurs

Patrick LE MAO

Chercheur à l'Ifremer

LER Bretagne Nord (LERBN), Cresco
38, rue du Port-Blanc - 35800 Dinard

Laurent GODET

Chercheur au CNRS

CNRS, Université de Nantes, UMR 6554 LETG
BP 81227 - 44312 Nantes Cedex 3

Jérôme FOURNIER

Chercheur au CNRS

CNRS, MNHN, UMR 7204 CESCO – Station marine
Place de la Croix – BP 225 - 29182 Concarneau Cedex

Nicolas DESROY

Chercheur à l'Ifremer

LER Bretagne Nord (LERBN), Cresco
38, rue du Port-Blanc - 35800 Dinard

Franck GENTIL

Maître de conférences retraité de Sorbonne Université

Éric THIÉBAUT

Professeur à Sorbonne Université

Sorbonne Université, CNRS, Station biologique de Roscoff,
UMR 7144 Adaptation et diversité en milieu marin
Place Georges-Teissier – 29680 Roscoff

Laurent POURINET

Ingénieur au CNRS

CNRS, Université de Nantes, UMR 6554 LETG
BP 81227 - 44312 Nantes Cedex 3

Louis CABIOCH

Chercheur retraité du CNRS

Christian RETIÈRE

Professeur retraité du Muséum national d'Histoire naturelle

Paul CHAMBERS

Marine and coastal manager

Department of the Environment - Howard Davis Farm
La Route de la Trinité - Trinity - Jersey - JE3 5JP

*Espèces d'intérêt
particulier*



Volume 6

Espèces d'intérêt particulier

Nous avons choisi de sélectionner 43 espèces ou groupes d'espèces présents dans le Golfe pour rédiger un texte plus conséquent pour expliquer certains aspects de leur biologie ou leur intérêt économique, écologique et/ou biogéographique. Nous avons ainsi produit des textes détaillés pour plusieurs espèces introduites (Huître creuse du Pacifique et Palourde japonaise...), pour les principaux invertébrés benthiques des pêcheries du Golfe (Coquille Saint-Jacques, praire...), pour des espèces montrant des répartitions particulières ou en évolution (*Calyptræa chinensis*, *Lagis koreni*...) et, enfin, pour quelques espèces ingénieuses capables de modeler leur environnement (hermelle, lanice...) ou considérées comme d'intérêt patrimonial (gorgone, Grande Modiole...).

Annélides polychètes

Ficopomatus enigmaticus (Fauvel, 1923)

Lagis koreni (Malmgren, 1866)

Lanice conchilega (Pallas, 1766)

Sabellaria alveolata (Linnæus, 1767)

Sabellaria spinulosa (Leuckart, 1849)

Spirobranchus triqueter (Linnæus, 1758)/ *S. lamarcki* (de Quatrefages, 1866)

Mollusques

Æquipecten opercularis (Linnæus, 1758)

Buccinum undatum Linnæus, 1758

Calyptræa chinensis (Linnæus, 1758)

Cerastoderma edule (Linnæus, 1758)

Crassostrea gigas (Thurnberg, 1793)

Crepidula fornicata (Linnæus, 1758)

Dendrodoris limbata (Cuvier, 1804)

Glycymeris glycymeris (Linnæus, 1758)

Gouldia minima (Montagu, 1803)

Haliotis tuberculata Linnæus, 1758

Littorina littorea (Linnæus, 1758)

Macra glauca Born, 1778
Modiolus modiolus (Linnæus, 1758)
Mytilus edulis Linnæus 1758/*M. galloprovincialis* Lamarck 1819
Nucella lapillus (Linnæus, 1758)
Ocenebra inornata (Récluz, 1851)
Onchidella celtica (Cuvier, 1817)
Ostrea edulis Linnæus, 1758
Pecten maximus (Linnæus, 1758)
Polititapes rhomboides (Pennant, 1777)
Ruditapes philippinarum (Adams & Reeve, 1850)
Spisula elliptica (Brown, 1827)
Spisula solida (Linnæus, 1758)/*S. ovalis* (J. Sowerby, 1817)
Venus verrucosa (Linnæus, 1758)

Crustacés

Austrominus modestus (Darwin, 1854)
Crangon crangon (Linnæus, 1758)
Homarus gammarus (Linnæus, 1758)
Maja brachydactyla Balss, 1922
Periclimenes sagittifer (Norman, 1861)

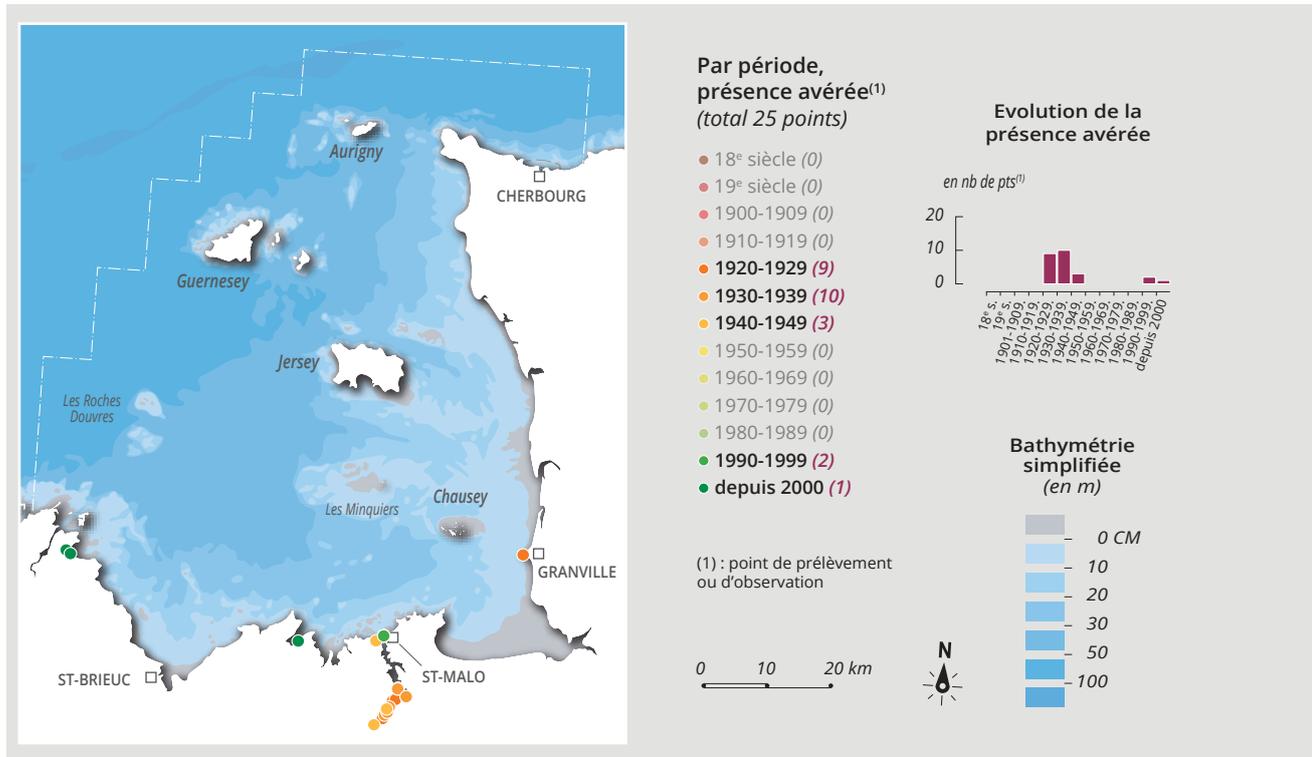
Échinodermes

Antedon bifida (Pennant, 1777)
Asterina gibbosa (Pennant, 1777)
Ophiothrix fragilis (Abildgaard, in O.F. Müller, 1789)
Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816)
Psammechinus miliaris (P.L.S. Müller, 1771)

Espèces diverses

Eunicella verrucosa (Pallas, 1766)
Watersipora subatra (Ortmann, 1890)

Annélides polychètes

Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) NI*Annelida, Polychæta, Serpulidæ**

Ficopomatus enigmaticus est un annélide tubicole sédentaire de la famille des serpulidés qui a été décrit à partir de spécimens collectés en 1921 dans le canal de Caen à la mer. D'une longueur moyenne de 20 mm, ce ver marin élabore un tube calcaire tortueux de couleur blanchâtre long d'une dizaine de centimètres. En se soudant les uns aux autres, l'ensemble forme des agrégats dont l'épaisseur peut dépasser plusieurs décimètres. Localement, la densité peut dépasser plusieurs dizaines de milliers d'individus par mètre carré.

Cette espèce gonochorique a une durée de vie de l'ordre de 4 à 8 années. La fécondation externe donne naissance à des larves qui vont dériver dans la colonne d'eau pendant un mois environ (Dixon, 1981). La période de ponte s'effectue pendant les mois où les eaux dépassent 18° C, soit entre juillet et septembre dans la Manche. Le recrutement s'effectue préférentiellement sur les petites colonies décimétriques installées sur des supports variés : coques de navires, pontons, portes d'écluses, piliers, plantes halophiles. L'espèce est suspensivore et capture à l'aide d'un panache branchial les particules en suspension, essentiellement du phytoplancton, des flagellés et des débris organiques (Davies *et al.*, 1989). A ce titre, les eaux très turbides lui conviennent très bien. Cette espèce a une nette préférence pour les eaux très calmes à faible salinité entre 10 et 30, bien qu'elle supporte des variations entre 8 et 40. Elle semble également très tolérante à de hauts niveaux de contamination par des polluants et à l'eutrophisation. Sans prédateur connu, cette espèce ne compte que peu de compétiteurs dans les milieux semi-fermés où elle est installée ce qui explique localement son caractère « proliférant ».

Probablement originaire des eaux australiennes, cette espèce a colonisé de nombreuses eaux côtières un peu partout dans le monde (Heiman & Micheli, 2010 ; Obenat *et al.*, 2006). Une étude très récente vient de montrer que, dans son aire d'origine, le nom de *F. enigmaticus* masque en réalité trois espèces différentes (Probert, 1993 ; Styan *et al.*, 2017). Son mode de dispersion provient principalement du transport des adultes et des larves via les coques et les eaux de ballast des navires. Elle est ainsi présente en Amérique du

Sud, en Argentine plus particulièrement, où elle élabore de véritables récifs de près de 1,5 m de hauteur et de 4 à 10 m de diamètre. La baie de Mar del Plata vue du ciel offre un paysage surprenant, organisé en « taches de léopard ». À cet endroit, la croissance spatiale des récifs est telle que des mesures de destruction ont été mises en place pour permettre la navigation dans les chenaux d'accès au port presque entièrement colonisés (Bruschetti *et al.*, 2009 ; Obenat & Pezzani, 1994 ; Schwindt *et al.*, 2004a, b). En Europe, elle s'installe préférentiellement dans les lagunes, les bassins à flot des ports, les canaux et les chenaux qui mènent à la mer, du Portugal au Pays-Bas, en mer Méditerranée, en mer Noire et en mer Caspienne (Bianchi & Morri, 1996).

Comme toute espèce édifiant des bioconstructions, l'habitat récifal créé par *F. enigmaticus* abrite de nombreux organismes benthiques fixés et vagiles. La présence de cette espèce augmente ainsi localement la richesse spécifique de milieux traditionnellement oligospécifiques. Plusieurs crabes allochtones ont été identifiés au sein de ces récifs (Heiman *et al.*, 2008 ; McQuaid & Griffiths, 2014). Les capacités de filtration de l'eau de ce serpulidé permettent de réduire, parfois significativement, la turbidité des eaux et d'augmenter leur qualité générale (Bazterrica *et al.*, 2012 ; Bruschetti *et al.*, 2008 ; Davies *et al.*, 1989).

Le caractère encroûtant de cette espèce sur les constructions humaines a été à l'origine de recherches appliquées permettant de limiter son installation. Des peintures « antisalissures » à forte teneur en cuivre ont été testées avec succès mais peuvent avoir des effets secondaires sur les écosystèmes côtiers. Les mesures non toxiques (mise à sec régulière et le curage des bassins des ports et carénage systématique des coques) sont difficiles à mettre en œuvre.

Dans le Golfe, selon les données historiques, *F. enigmaticus* serait apparue dans un premier temps dans la Rance canalisée (1921) avant de s'installer progressivement en Rance maritime (1927), d'où elle a disparu pendant les travaux de construction du barrage marémoteur. Anciennement signalée à Granville (Fischer, 1929), elle a été observée récemment dans les bassins des ports de Paimpol et de Saint-Malo et dans un étang saumâtre en baie de la Fresnaye. Ses exigences écologiques très particulières font qu'elle reste très confinée en quelques localités disjointes du Golfe. Cette espèce pourrait faire l'objet d'une surveillance pour détecter d'éventuelles installations et d'inventaires faunistiques réguliers pour mieux documenter le rôle qu'elle joue dans l'augmentation locale de la diversité spécifique.

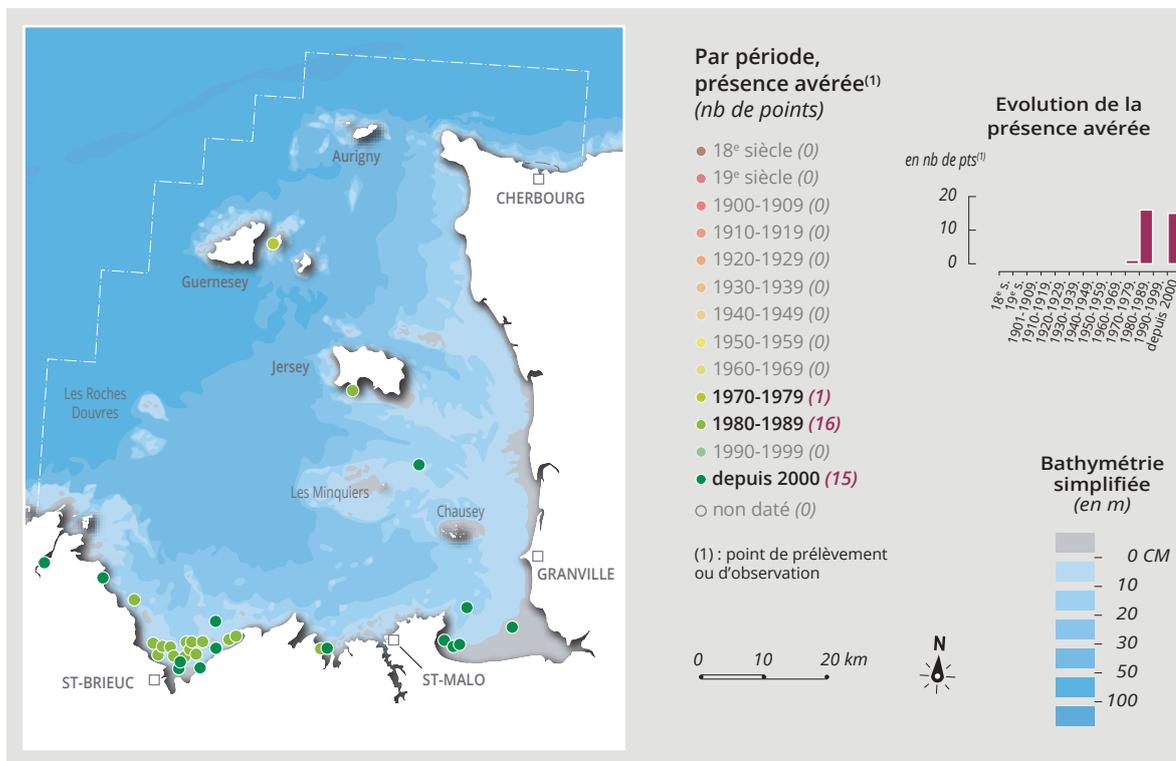


Ficopomatus enigmaticus

Photo Florence Gully

Lagis koreni (Malmgren, 1866)

Annelida, Polychaeta, Pectinariidae



Lagis koreni vit dans un tube arénacé conique long de quelques centimètres, la région céphalique dirigée vers le bas (Watson, 1928). Ce déposivore de subsurface, pourvu de tentacules péribucaux, ingère de grandes quantités de sédiment, dont il extrait des particules alimentaires et sélectionne des éléments minéraux pour l'élaboration de son tube. L'expulsion du sédiment par la partie distale est à l'origine de la formation d'un cône de déjection (tumulus). La longévité de cette espèce monotélique varie entre 12 et 17 mois (Elkaïm & Irlinger, 1987). Les individus, très rapidement matures, se reproduisent, en Manche, aux alentours des mois d'avril et de juin, la première ponte étant plus importante que la seconde (Irlinger *et al.*, 1991). Au cours du développement larvaire, la larve trochophore se transforme en métatrochophore puis en aulophore. Selon Lagadeuc (1990), la longueur de la phase strictement pélagique (trochophore et métatrochophore) serait de 13 jours, la durée au stade aulophore restant très imprécise. Si le substrat n'est pas favorable lors de la première sédentarisation, les aulophores peuvent se remettre en suspension en produisant un voile muqueux pour se laisser entraîner par le courant (Lambert, 1991 ; Desroy *et al.*, 1997).

La distribution de *L. koreni* est limitée aux sédiments fins présents le long des côtes de l'océan Atlantique Nord-Est, dans les mers boréales européennes (mer de Barents, mer du Nord, mer Baltique et Manche) et dans les milieux lagunaires de la mer Méditerranée et de la mer Noire. En Manche, elle constitue des isolats le long des côtes anglaises et françaises (Thiébaud, 1994), dont en baie de Seine orientale où les sédiments fins sablo-vaseux abritent un vaste isolat (environ 400 km²) de la communauté à *Abra alba*-*Lagis koreni* (Cabioch & Gentil, 1975).

Une étude génétique des populations de *L. koreni* localisées le long des côtes de la Manche a montré que les différentes populations sont connectées selon un modèle de métapopulation. Les populations des côtes sud de l'Angleterre et des côtes françaises semblent interconnectées, de même que les populations situées de part et d'autre du

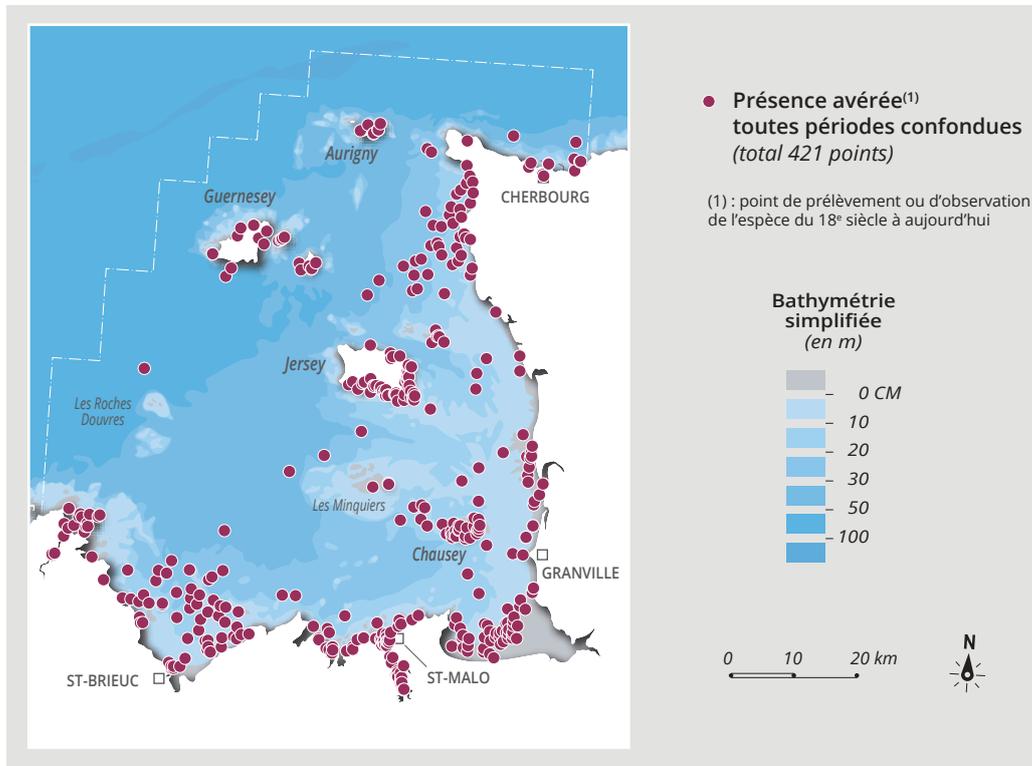
Pas-de-Calais, ainsi que les populations de Gravelines et de baie de Seine orientale (Jolly, 2005). L'intensité des flux entre populations est fonction de la durée de la vie larvaire et des potentialités de dispersion, de la variabilité des conditions hydrodynamiques et de la taille et du degré de fragmentation de l'habitat (Ellien, 2001). En baie de Seine orientale, compte tenu de la circulation estuarienne en double couche (l'eau douce s'écoulant en surface vers le large et l'eau salée, au fond vers l'estuaire), le comportement de migration verticale des larves, non encore pris en compte dans les modèles hydrodynamiques, est un paramètre non négligeable dans l'analyse des schémas de dispersion larvaire et la compréhension de la variabilité inter-annuelle de la distribution des populations d'adultes (Ellien, 2001).

Dans le Golfe, *L. koreni* est principalement présente dans les baies de Saint-Brieuc, de l'Arguenon et du Mont-Saint-Michel et signalée ponctuellement dans l'estuaire du Trieux et les îles Anglo-Normandes. La présence de *L. koreni* dans le Golfe est assez récente : cette espèce fut signalée pour la première fois en 1971 à Herm, sur la plage située aux alentours de Vermerette Rock (Bréhaut, 1972) puis en 1981 à Jersey (Culley *et al.*, 1983). Elle fut ensuite récoltée en 1982 dans la baie de l'Arguenon par Retière *et al.* (données inédites). Signalée en 1985 en baie de Saint-Brieuc (Thouzeau, 1989), elle y était fréquente dès 1987 (Gros & Hamon, 1988). Sa présence en baie du Mont-Saint-Michel n'a enfin été rapportée qu'à partir de 2002, suite aux campagnes Benthomont 2 et 3 (Trigui, 2009). Son aire de répartition ne devrait plus guère s'étendre dans le Golfe, seul l'estuaire de la Rance abritant des habitats encore favorables à coloniser.



Lagis koreni

Photo Marc Cochu

Lanice conchilega* (Pallas, 1766) ; lanice (ZB, ZN)*Annelida, Polychæta, Terebellidæ**

Lanice conchilega est un annélide polychète tubicole fouisseur de grande taille (mesurant jusqu'à 25 voire 30 cm de longueur) appartenant à la famille des *Terebellidæ*. Son corps est composé de 150 à 300 segments répartis entre un large thorax cylindrique (17 segments) et un abdomen plus fin. Sa tête est couronnée de trois paires de branchies ramifiées et portées par les segments 2 à 4.

L. conchilega élabore un tube en agglomérant des grains de sable et des fragments coquilliers autour d'une membrane muqueuse souple mais néanmoins résistante, qu'il secrète (Ziegelmeier, 1952). Le tube, cylindrique et droit, présente un diamètre de 5 mm et une longueur maximale de 65 cm (Ziegelmeier, 1952). Le sommet du tube est coiffé d'un panache similaire à un palmier composé de filaments muco-sableux d'une longueur de 1 à 4 cm. *L. conchilega* ayant un régime alimentaire mixte (filtreur ou déposivore de surface selon les conditions hydrodynamiques), les filaments ramifiés du tube servent soit à capter les particules en suspension dans la colonne d'eau, soit à ramasser des éléments organiques de façon non ou peu sélective à la surface du sédiment. Le régime suspensivore est privilégié dans les colonies denses alors que le régime déposivore est rendu possible si les densités sont faibles (Callaway, 2006). Des travaux récents ont montré que la base du régime alimentaire de cette espèce est constituée de microphytobenthos et de fragments de macroalgues (Lefebvre *et al.*, 2009) et, dans une moindre mesure, de bactéries (Bræckman *et al.*, 2012)

L. conchilega, essentiellement amphiboréale, est présente du cercle polaire arctique à la mer Méditerranée. Bien qu'observées jusqu'à -1900 m, les populations les plus abondantes sont présentes en domaine intertidal et subtidal peu profond (Hartmann-Schröder, 1996). Cette espèce a un spectre édaphique large, bien que montrant une nette préférence pour les sables fins à moyens (de granulométrie comprise entre 100 et 500 µm) présentant une teneur importante de pélites (de 10 à 40 %, Degrær *et al.*, 2006). Elle peut être localement très abondante, jusqu'à plusieurs milliers d'individus/m²



Banquette à lanices en baie du Mont-Saint-Michel

Photo Jérôme Fournier

(Carey, 1987) et former des banquettes. Une banquette ressemble à un champ bosselé où chaque bosse est entièrement colonisée par de fortes densités de lanices et les dépressions remplies d'eau à marée basse.

Dans le Golfe, les tubes arénacés de ces polychètes sont visibles un peu partout : en baie du Mont-Saint-Michel, dans l'archipel de Chausey et sur la plupart des bas de plages sableuses, parfois en association avec *Zostera marina* comme à Dinard. Régulièrement, des colonies plus denses forment des ensembles de quelques mètres carrés ou de plusieurs dizaines de mètres carrés qui apparaissent çà et là : autour des bouchots de la baie du Mont-Saint-Michel, à proximité des récifs de *Sabellaria alveolata*, ou, plus simplement, en bas de plage. Localement, ces colonies atteignent des surfaces assez considérables. À Chausey, dans la plaine du Rétin, les banquettes situées sur les sables grossiers ont atteint 100 ha en 2008 (Toupoint *et al.*, 2008). Mais c'est en baie du Mont-Saint-Michel, au nord-est du récif d'hermelles de Sainte-Anne, que les banquettes sont les plus vastes, avec une surface de près de 250 ha en 2005. Les densités observées ont atteint un record à l'échelle européenne, avec plus de 5 000 individus/m² (Godet *et al.*, 2011). En Europe, les surfaces couvertes par *L. conchilega* peuvent être nettement plus importantes, en mer de Wadden par exemple, mais les densités ne dépassent que très rarement 1000 individus/m² et oscillent généralement entre 50 et 100 individus/m².

Les surfaces atteintes par les banquettes de *L. conchilega* sont toutefois sujettes à de fortes et rapides variations en raison de facteurs (dont les hivers rudes) qui restent encore à élucider. Localement, les facteurs d'origine anthropiques semblent, en apparence, être privilégiés, mais ne peuvent éclipser les facteurs biologiques qui restent étonnamment peu connus (Fournier, 2013). A titre d'exemple, dans l'archipel de Chausey, la plus vaste banquette est localisée autour et au sein d'une zone de culture de la Palourde japonaise *Venerupis philippinarum*. Toupoint *et al.* (2008) ont montré que, lors de la récolte (mécanisée) des bivalves, la richesse spécifique et les abondances des invertébrés benthiques associées à la présence de la banquette à *L. conchilega* chutent respectivement de 50 % et 75 %. L'effet de cette perturbation sur la macrofaune benthique est immédiat et perdure pendant plusieurs années, la richesse spécifique et l'abondance ne revenant à leurs niveaux d'avant perturbation qu'après huit années.

À de fortes densités, *L. conchilega* structure fortement son environnement et devient une espèce ingénieure. Elle modifie indirectement le régime hydrodynamique au-dessus du fond en ralentissant les courants et en favorisant la sédimentation silteuse. *L. conchilega* injecte également de l'oxygène dans le sédiment à chacun des mouvements réalisés dans son tube, qui peuvent être comparés à ceux d'un piston. Il module aussi directement et indirectement les ressources, fournit un habitat à de nombreux organismes, un refuge contre la prédation pour d'autres, un lieu de compétition, de nourricerie... En raison de ses caractéristiques fonctionnelles, l'influence qu'exerce *L. conchilega* sur les propriétés de l'écosystème est bien supérieure à celle de la seule abondance de l'espèce. Cet organisme

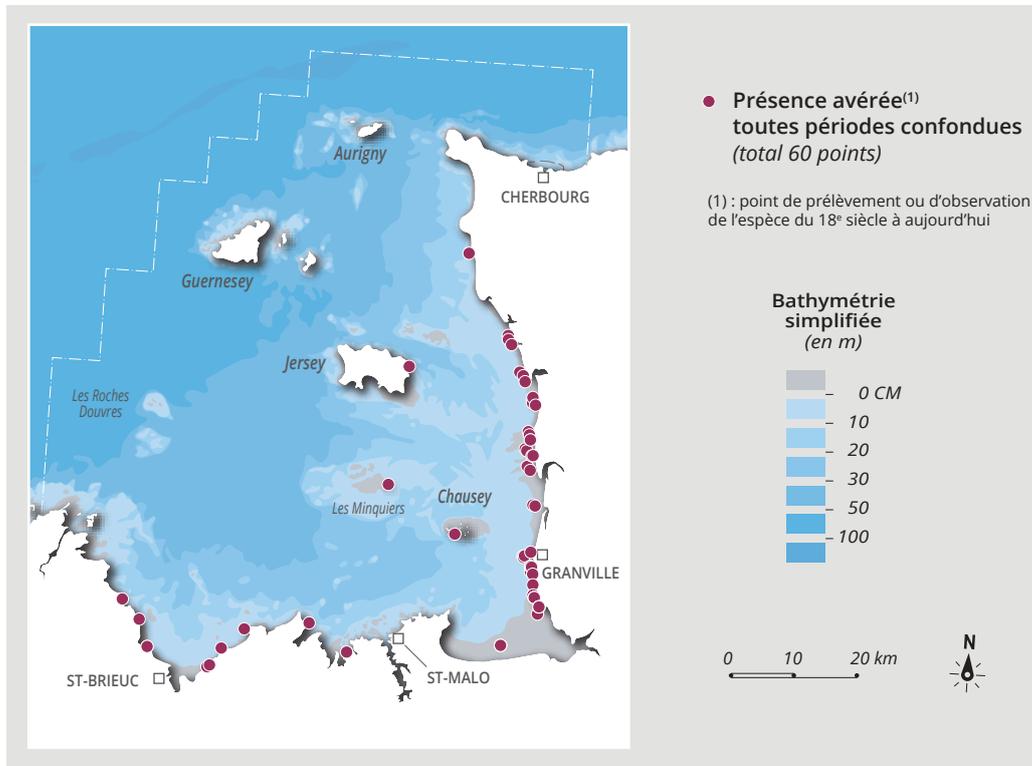
tend à augmenter localement la richesse spécifique, les abondances, la biomasse et l'hétérogénéité du substrat par rapport aux écosystèmes limitrophes. Il a ainsi un rôle majeur dans la structuration des communautés macrobenthiques et méiobenthiques associées.

Les banquettes denses servent de site d'alimentation pour de nombreux consommateurs secondaires, dont les oiseaux limicoles et certains ardéidés et laridés. Les études conduites par De Smet *et al.* (2013) en baie du Mont-Saint-Michel montrent toutefois que les banquettes intertidales sont, selon la formule proposée par Godet et reprise par Fournier (2013), un « bon restaurant, mais ouvert peu souvent » en raison des faibles temps d'émersion. Les proies sont très abondantes comme l'attestent les chiffres acquis en 2009 sur deux espèces de bivalves : *Macoma balthica* (densité moyenne de 1 450 individus/m² avec des maxima dépassant 4 000 individus/m²) et *Cerastoderma edule* (densité moyenne de 1 150 individus/m² avec des maxima dépassant 8 000 individus par m²). Ces deux espèces sont principalement consommées par l'Huître-pie *Hæmatopus ostralegus*, mais également (dans une moindre mesure) par les autres limicoles. En considérant la durée d'émersion, la banquette contribuait, lors de son extension maximale, pour environ 6 % à l'alimentation de l'ensemble des limicoles de la baie du Mont-Saint-Michel dont certaines espèces (en particulier Barge rousse et Bécasseau maubèche) ne fréquentaient que cet espace lorsqu'il était accessible. Cette attractivité s'explique par l'abondance des proies disponibles, puisque la biomasse de la macrofaune benthique a été estimée 17 fois supérieure à celle du reste de la baie. Depuis, la banquette à *L. conchilega* de la baie du Mont-Saint-Michel s'est considérablement réduite en un laps de temps très court. Les causes réelles de sa quasi-disparition restent encore énigmatiques, car elles sont à la fois directes et indirectes : destruction mécanique, impacts des installations mytilicoles, rupture du flux sédimentaire, transfert latéral des sédiments fins, modification de l'hydrodynamisme, dynamique des populations, compétition avec les filtreurs cultivés ? Dans un anthroposystème comme celui du golfe Normano-Breton, la liste des causes potentielles de perturbation des écosystèmes marins peut être longue. L'un des enjeux du futur est de savoir comment pourront être protégées les structures biogéniques telles que les récifs d'hermelles ou les banquettes à *L. conchilega*, qui n'abritent pas d'espèces protégées, mais sont de véritables oasis de biodiversité au sein d'environnements souvent oligospécifiques.

Tube de *Lanice conchilega*

Photo Florence Gully



Sabellaria alveolata* (Linnæus, 1767) ; hermelle (ZB, ZN)*Annelida, Polychæta, Sabellariidæ**

L'hermelle, ou *Sabellaria alveolata*, est un annélide tubicole colonial qui se caractérise par sa capacité à élaborer des bioconstructions aux dimensions remarquables pouvant dépasser 2 m de hauteur et couvrir plusieurs km² (Fournier, 2013 ; Noernberg *et al.*, 2010). On peut qualifier cette espèce d'« hermatypique » comme certaines espèces de coraux et cyanobactéries responsables de l'élaboration des stromatolithes. Ce ver marin construit un tube individuel composé de grains de sable coquillier assemblés à l'aide d'une colle qu'il synthétise (Flammang & Lambert, 2008 ; Fournier *et al.*, 2010 ; Gruet *et al.*, 1987). Les qualités de cette colle sont telles qu'elles intéressent des sociétés privées tant dans le domaine médical qu'industriel (Buffet *et al.*, 2018). À la fois rigide et plastique, cette colle explique l'étonnante résistance des tubes face aux contraintes physiques qui leur sont imposées (Le Cam *et al.*, 2011). L'aspect général des tubes fait penser aux alvéoles de cire des abeilles ce qui explique le nom de « honeycomb » worm utilisé par les Anglo-Saxons. À l'échelle du tube lui-même, l'organisation des grains ne laisse rien au hasard. L'hermelle a une préférence pour les petits éclats de coquilles qu'elle agence à la même façon des tuiles d'un toit pour assurer la solidité de l'ensemble. Collés les uns aux autres, les tubes de la colonie constituent des bioconstructions, dont la forme et la structure changent selon la position qu'elles occupent sur l'estran. Les placages épais de plusieurs dizaines de centimètres d'épaisseur qui recouvrent les platiers rocheux intertidaux laissent la place à des structures en boules isolées qui s'agglomèrent progressivement en bas de l'estran. Le stade ultime d'évolution est un récif tabulaire haut de plus de 2 m qui se régénère en permanence suite aux tempêtes hivernales qui constituent la principale cause naturelle de dégradation (Gruet, 1972).

Suspensivore, l'hermelle capture les particules alimentaires qui sont en suspension dans la colonne d'eau. Pour cette raison, les récifs se situent préférentiellement dans des zones à fort hydrodynamisme où l'agitation de l'eau est importante. Elle capture de la même façon les grains de sable nécessaires à la construction ou reconstruction du tube dans lequel elle vit. Son anatomie est entièrement adaptée à la vie tubicole. Coiffée

d'une couronne de tentacules, l'hermelle peut retenir des particules très fines jusqu'à 5 µm environ (Dubois *et al.*, 2003 et 2005). La colonie agit ainsi comme un très grand filtre. A titre de comparaison, la colonie de Sainte-Anne en baie du Mont-Saint-Michel a les mêmes capacités de filtration que les huîtres cultivées ou un quart de celles des moules de bouchot (Cugier *et al.*, 2010 ; Dubois, 2003). Signalons que la densité peut atteindre 30 000 individus/m². La durée de vie de l'hermelle est estimée à trois ou quatre ans et la reproduction sexuée s'effectue deux fois par an en avril-mai principalement puis en septembre-octobre. Les larves se déplacent dans la colonne d'eau pendant plus d'un mois et demi avant de se fixer préférentiellement sur les colonies existantes (Ayata *et al.*, 2009 ; Dubois *et al.*, 2007). La colle des tubes contient en effet une molécule détectée par les larves et qui leur indique le chemin de la colonie. Ce système de recrutement a son importance en matière de conservation puisque l'espèce voit ainsi réduites ses chances de coloniser des espaces vierges.

Cette espèce est strictement intertidale dans le golfe Normano-Breton, mais elle colonise également certains fonds subtidiaux rocheux de l'étage du haut infralittoral, en Méditerranée notamment. Sa répartition s'étend des côtes du Maroc jusqu'au nord de la mer d'Irlande. Le changement climatique actuel a sans doute des conséquences sur la modification de l'aire de répartition de cette espèce (Muir *et al.*, 2016).

Même si sa présence est régulièrement notée tout au long des côtes rocheuses de l'ouest de l'Europe, elle n'atteint le stade récifal qu'en deux endroits, la baie du Mont-Saint-Michel et la baie de Bourgneuf. Les récifs de ces deux sites atteignent plusieurs dizaines d'hectares, mais c'est bien en baie du Mont-Saint-Michel que les bioconstructions d'hermelles sont les plus étendues d'Europe. Ces bioconstructions sont remarquables à plus d'un titre puisqu'elles sont installées en grande partie sur substrat meuble, cas rare sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce. Les hermelles ont colonisés trois secteurs de la baie du Mont-Saint-Michel, le récif de Sainte-Anne situé au centre de la baie, le récif de Champeaux situé près des falaises du même nom près de Saint-Jean-le-Thomas et le récif de la Frégate, 2 km plus au sud de celui de Champeaux. Ce dernier est un complexe de bioconstructions puisqu'elles colonisent des platiers rocheux, une ancienne pêcherie et se sont progressivement installées en bas de plage sur le sédiment meuble. L'espèce est actuellement également présente en de nombreux points du littoral du Cotentin, de Granville à Saint-Germain-sur-Ay, sous la forme de placages sur les platiers rocheux. L'hermelle a été signalée encore récemment en d'autres points du golfe Normano-Breton dont les îles Anglo-Normandes telles Jersey, l'île maîtresse de l'archipel des Minquiers et dans l'archipel de Chausey mais ces données mériteraient confirmation, car une confusion avec *S. spinulosa* n'est pas exclue. De part et d'autre de la baie de Saint-Brieuc, à Saint-Quay-Portrieux et à Planguenoual, l'hermelle a été signalée sous la forme de placages peu épais il y a une quinzaine d'années, mais elle n'y semble plus présente que sous forme de tubes isolés. Elle semble avoir disparu de la Côte d'Émeraude car les derniers signalements entre Erquy et Saint-Malo datent de 1964 en baie de Lancieux (Retière, 1968). Les récifs et placages de la baie du Mont-Saint-Michel et de la côte ouest du Cotentin sont maintenant géographiquement très isolés des autres placages les plus proches, situés en baie de Lannion.

Les phénomènes d'apparition et de disparition subite de certains récifs restent encore mal documentés. On peut signaler la disparition du récif de la Frégate dans les années 1940 pour une raison inconnue et sa réapparition dans un lieu proche de celui d'origine en 2005. En l'espace d'une dizaine d'années, les quelques boules visibles sur l'estran ont donné lieu à un récif pristine de plus de 2,5 m de hauteur en certains points et de plus de 2 km de longueur. L'aspect très original de ce récif se base sur le fait qu'il s'est construit presque uniquement sur un substrat meuble.

Cette espèce qualifiée d'« ingénieure » par les écologues, non pas pour ses capacités de construire des récifs, mais pour structurer les communautés benthiques qui lui sont associées, est capable de modifier les caractéristiques physiques de son environnement sédimentaire. Cette capacité à construire des récifs permet à de très nombreux organismes benthiques de cohabiter au sein de ces bioconstructions originales. Les microhabitats tels

les fissures, trous, galeries, parois sont colonisés par une multitude d'espèces benthiques. Les récifs d'hermelles voient leur richesse spécifique augmentée d'un facteur cinq fois supérieur par rapport à celles des sédiments meubles environnants (Dubois *et al.*, 2006 ; Jones, 2017 ; Jones *et al.*, 2018). L'assemblage des espèces qui vivent dans les récifs est très original puisqu'on observe des organismes originaires de l'intertidal et du subtidal, de la côte et du large et inféodées soit aux substrats meubles, soit aux substrats durs (Dubois *et al.*, 2002). Les assemblages sont eux-mêmes différents selon la structure du récif : placage, boule isolée, boules coalescentes, table récifale, récif envasé... Enfin, la faune vagile est présente en quantité et trouve des représentants chez les crustacés, les gastéropodes et les poissons.

Les récifs d'hermelles ont longtemps été considérés comme une nuisance avant de devenir une espèce dite patrimoniale (Le Mao *et al.*, 2017). Il existe actuellement deux types de pressions qui s'exercent sur les récifs. Une pression directe peut être reliée aux activités de pêche à pied et embarquée. En cassant des blocs de récifs à la recherche de crustacés, d'huîtres ou de moules, les pêcheurs endommagent ainsi physiquement le récif en contribuant à le fragmenter. Il existe également des pressions indirectes telles la compétition trophique et l'augmentation de la sédimentation de sédiments fins liés à la présence des moules cultivées sur bouchots (Desroy *et al.*, 2011). Citons également la présence d'algues vertes favorisées par les apports terrigènes qui limitent le recrutement des larves sur les récifs (Dubois *et al.*, 2006). Bien qu'aucun texte réglementaire n'existe pour la protection de cet habitat récifal remarquable (classé en annexe I de la Directive Habitat 92/43/CEE), des initiatives locales existent tant du côté breton que normand de la baie du Mont-Saint-Michel. Les récifs d'hermelles de la baie du Mont-Saint-Michel, uniques en Europe, sont fragiles et particulièrement vulnérables aux pressions anthropiques et mériteraient des mesures conservatoires plus strictes.

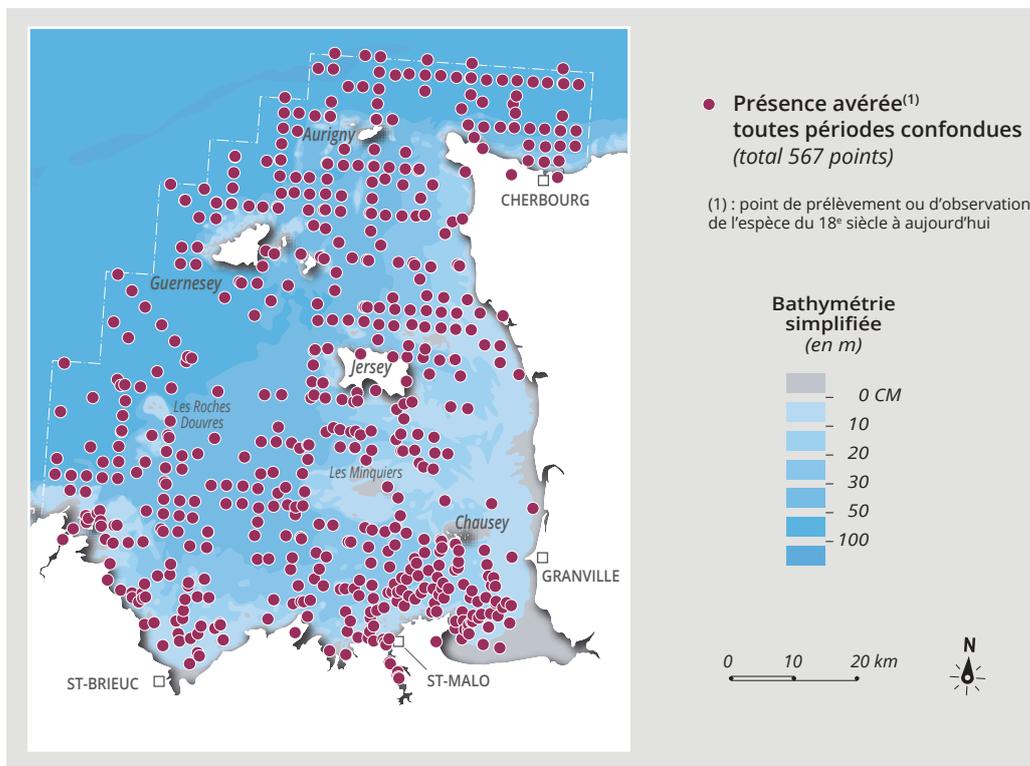
Récif d'hermelles de Champeaux

Photo Patrick Le Mao



Sabellaria spinulosa (Leuckart, 1849) ; Hermelle épineuse (ZN, Ospar)

Annelida, Polychæta, Sabellariidæ



Sabellaria spinulosa est un annélide tubicole très proche de l'hermelle avec qui elle vit en sympatrie à la différence près qu'elle est presque exclusivement subtidale. À de rares endroits, les deux espèces peuvent coexister en un même lieu comme cela a été signalé à Arcachon et à Boulogne-sur-Mer dans le passé. La distinction entre ces deux espèces, mis à part la taille plus petite de *S. spinulosa*, s'effectue grâce à la forme des soies « palées » externes. Celles-ci portent une longue dent médiane bordée de spicules. En Manche et dans le golfe Normano-Breton, cette espèce est présente sur la plupart des fonds de cailloutis ou de galets. Les tubes qu'elle construit sont fixés à même les roches ou les coquilles de bivalves. Il n'est pas rare de trouver plusieurs tubes fixés les uns sur les autres formant ainsi des agglomérats de tubes sans réelle organisation et de dimension extrêmement variable (Lisco *et al.*, 2017). Cette espèce est toutefois capable, à l'instar de l'hermelle, d'édifier des bioconstructions aux dimensions plus imposantes (Fravina *et al.*, 2018). Ces bioconstructions, que l'on peut qualifier de « récifs », sont toutefois extrêmement localisées (Hendrick & Foster-Smith, 2006). Les densités de tubes peuvent alors atteindre 4 500 individus/m². Elles peuvent atteindre environ 60 cm de hauteur et couvrir plusieurs hectares. Plusieurs ont été détectées à une centaine de mètres de profondeur en mer d'Irlande, au large de l'embouchure de la Tamise et de la côte orientale du sud de l'Écosse. L'espèce semble également présente sous cette forme le long des côtes des Pays-Bas. Son aire de répartition est toutefois nettement plus vaste puisqu'elle est présente dans une grande partie de l'Atlantique Nord-Est, de la péninsule Ibérique à l'Islande et aux côtes norvégiennes, ainsi qu'en mer Méditerranée, des côtes françaises et espagnoles jusqu'aux îles grecques.

S. spinulosa est une espèce suspensivore qui utilise ses tentacules céphaliques pour capturer les particules en suspension dans l'eau et le plancton dont elle se nourrit. C'est ainsi qu'elle s'installe préférentiellement dans des lieux où l'hydrodynamisme est marqué. Les individus mâles et femelles émettent leurs gamètes entre janvier et mars dans les eaux de la Manche. Les larves vont ensuite dériver sous la forme de zooplancton

pendant plusieurs semaines jusqu'à deux mois environ avant de se métamorphoser et de recruter sur le fond, généralement en présence de tubes adultes. Toutefois, même en l'absence de tube adulte, la larve peut s'établir n'importe où contrairement à l'hermelle qui effectue son recrutement presque exclusivement sur des fonds déjà colonisés (Wilson, 1970). *S. spinulosa* est ainsi nettement plus largement distribuée. La durée de vie de l'hermelle épineuse est de deux à cinq ans, sans doute un peu plus (Wilson, 1970). Tout comme l'hermelle, l'habitat récifal créé par l'hermelle épineuse abrite une riche diversité de macrofaune benthique (Fravina *et al.*, 2018).

Les activités de dragages et de chalutages en Manche et mer du Nord semblent avoir eu un impact fort sur la conservation des récifs édifiés par cette espèce comme l'indique l'abondante littérature dans ce domaine (Cooper *et al.*, 2007a et b ; Seiderer & Newell, 1999 ; Vorberg, 2000). Ils semblent avoir quasiment disparu de la mer des Wadden. Pour cette raison, les récifs à *S. spinulosa* sont désormais protégés par la Convention Oslo-Paris (Ospar) pour la protection du milieu marin de l'Atlantique Nord-Est. Les grands projets d'établissements d'éoliennes en mer doivent désormais tenir compte de cette législation (Pearce *et al.*, 2014).

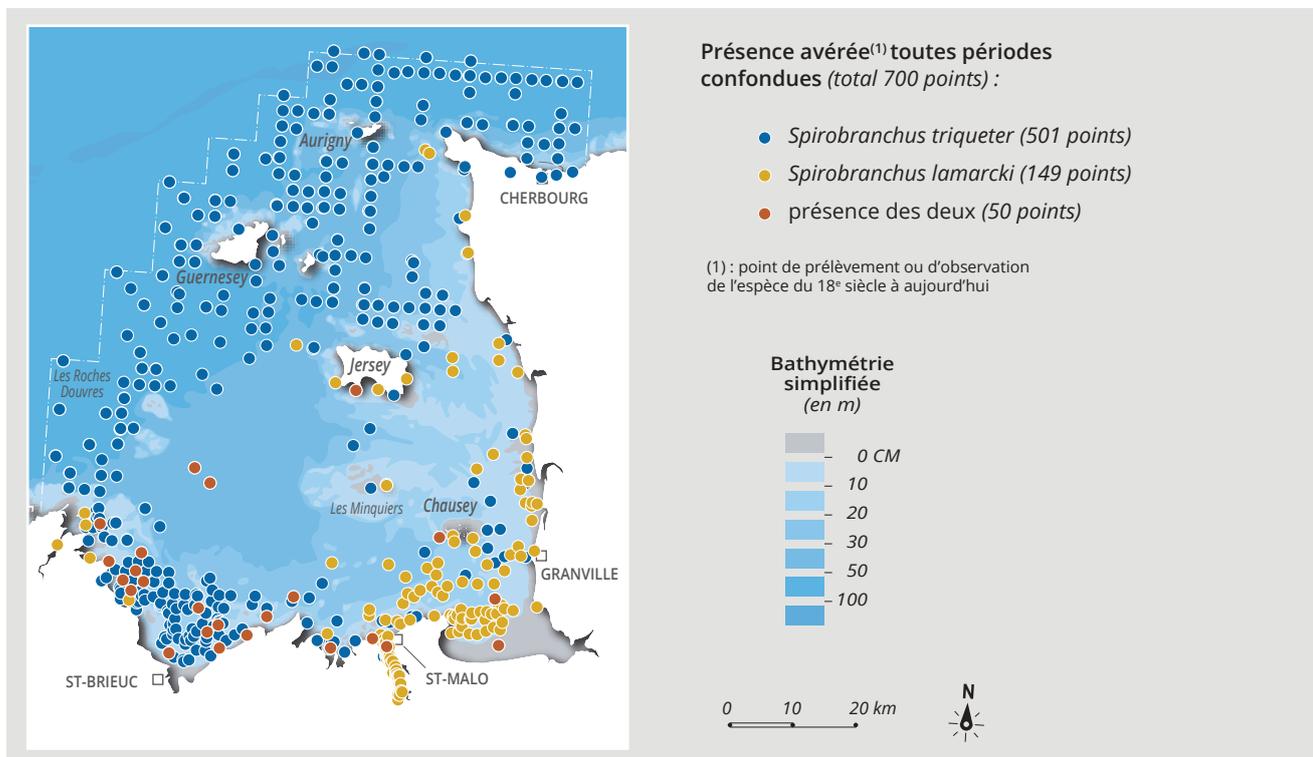
Contrairement à l'hermelle, *S. spinulosa* est très largement distribuée dans le Golfe. Elle occupe la plupart des fonds de sédiments grossiers et n'est absente qu'en de rares endroits sans doute en raison d'un manque de prospection ou d'un manque de substrat favorable pour se fixer. Il ne semble pas exister actuellement de bioconstructions dans le Golfe, mais ce n'était peut-être pas le cas au XIX^e siècle où quelques auteurs signalent le recouvrement et la destruction de bancs subtidiaux d'Huîtres plates dans les baies de Saint-Malo et de Cancale par le développement « extrême » de tubes de cet annélide (Audouin & Milne-Edwards, 1832 ; de Saint-Joseph, 1894). Cette espèce, toujours très largement distribuée dans le golfe Normano-Breton, ne nécessite pas pour l'instant de surveillance particulière eu égard à son abondance.



Sabellaria spinulosa

Photo Jérôme Fournier

Spirobranchus triqueter (Linnæus, 1758)/*S. lamarcki* (de Quatrefages, 1866) Annelida, Polychæta, Serpulidæ



Ces deux espèces d'annélides ont été séparées il y a une trentaine d'années seulement (Zibrowius, 1968 ; Ekatarane *et al.*, 1982). Leur taxonomie a été précisée encore récemment par des travaux utilisant les derniers outils moléculaires (Dixon *et al.*, 1998 ; Ten Hove & Kupriyanova, 2009) et le nom de genre *Pomatoceros* a été abandonné au profit de *Spirobranchus*. Comme tous les serpulidés, ces annélides sont strictement tubicoles et sécrètent du carbonate de calcium pour construire un tube calcaire blanc plus ou moins sinueux bien fixé aux rochers. Elles ne quittent jamais leur tube et sont incapables d'en construire un nouveau si on les extrait. Chez les deux espèces, la section du tube est triangulaire ce qui permet de les séparer d'autres espèces proches comme *Ficopomatus enigmaticus* et *Serpula vermicularis* qui ont des tubes cylindriques et qui généralement sont décollés du substrat rocheux. Les tubes des *Spirobranchus* sont généralement plus courts et d'un diamètre inférieur à ces deux autres espèces. Les tubes des deux espèces se différencient par leurs ornements. *S. triqueter* possède un tube triangulaire d'environ 3 mm de côté et qui présente 2 crêtes dorsales latérales et une crête axiale. *S. lamarcki* présente en plus 2 courtes arêtes latérales situées de part et d'autre de la crête axiale. Alors que le tube de *S. triqueter* mesure de 15 à 25 mm de longueur, celui de *S. lamarcki* peut atteindre 40 mm. À l'entrée du tube, on peut observer sous l'eau un opercule de forme variable et deux panaches branchiaux ; ceux de *S. lamarcki* comportent moins de radioles (de 12 à 16) alors que *S. triqueter* en compte de 18 à 20 (Zibrowius, 1968).

Ces espèces sont des hermaphrodites protandres et peuvent se reproduire tout au long de l'année dès l'âge de 4 mois (Castric-Fey, 1984). Comme pour de très nombreuses autres espèces, la fécondation est externe, en pleine eau (Cotter *et al.*, 2003). Les larves sont d'abord pélagiques avant de se métamorphoser et entamer le processus de recrutement sur le fond marin. Le stade planctonique dure de 2 à 3 semaines pendant la saison chaude alors qu'il peut durer jusqu'à 2 mois pendant le reste de l'année (Hamer *et al.*, 2001). Le jeune ver construit un tube transparent qui s'opacifiera par la suite. Ces espèces ont une durée de vie qui a été estimée à 3 ou 4 années au maximum selon les auteurs

(Kupriyanova *et al.*, 2001). Elles sont des suspensivores stricts, c'est-à-dire qu'elles filtrent l'eau de mer à l'aide de leurs panaches branchiaux munis de cils vibratiles pour capturer les particules planctoniques (Klöckner, 1976 et 1978). Les deux espèces s'installent sur tous les substrats rocheux et surfaces dures artificielles qu'elles trouvent et colonisent, rapidement les espaces laissés vierges.

Les deux espèces de *Spirobranchus* occupent des aires de répartition méditerranéo-atlantique assez proches. Toutefois, *S. lamarcki* a une aire plus réduite que *S. triqueter* et atteint sa limite nord de répartition dans les îles Britanniques alors que *S. triqueter* atteint l'océan Arctique. Bien que les deux espèces soient largement sympatriques, elles n'occupent pas exactement les mêmes milieux. *S. lamarcki* occupe l'espace infralittoral et le bas du médiolittoral. Il est donc aisé de l'observer à pied lors des marées basses sur les platiers rocheux et sous les roches puisqu'elle est plutôt sciaphile. *S. triqueter* est une espèce presque uniquement subtidale, jusqu'à -70 m.

Initialement confondues sous le nom de *S. triqueter*, il faut attendre les années 1970 et les campagnes océanographiques systématiques organisées par le Pr Christian Retière de la Station marine du Muséum à Dinard pour que les deux espèces soient distinguées dans le Golfe. Les deux espèces y présentent une distribution spatiale bien différenciée. Contrairement à *S. lamarcki*, la turbidité est un facteur limitant pour la répartition de *S. triqueter* qui est moins abondant dans les zones très côtières et peut atteindre des profondeurs beaucoup plus conséquentes (Retière, 1979). *S. lamarcki* est très fréquent en zone littorale, sur des fonds d'au maximum -20 m. Les plus fortes concentrations sont notées en baie du Mont-Saint-Michel où les enchevêtrements de tubes peuvent former de véritables micro-récifs élaborés sur de vieilles coquilles (Retière, 1979). *S. triqueter* est, quant à lui, largement réparti sur les cailloutis du large jusqu'à -130 m mais aussi en zone côtière peu turbide. Les deux espèces sont ainsi mélangées en baie de Saint-Brieuc où les conditions environnementales se situent à l'interface de leurs tolérances écologiques.

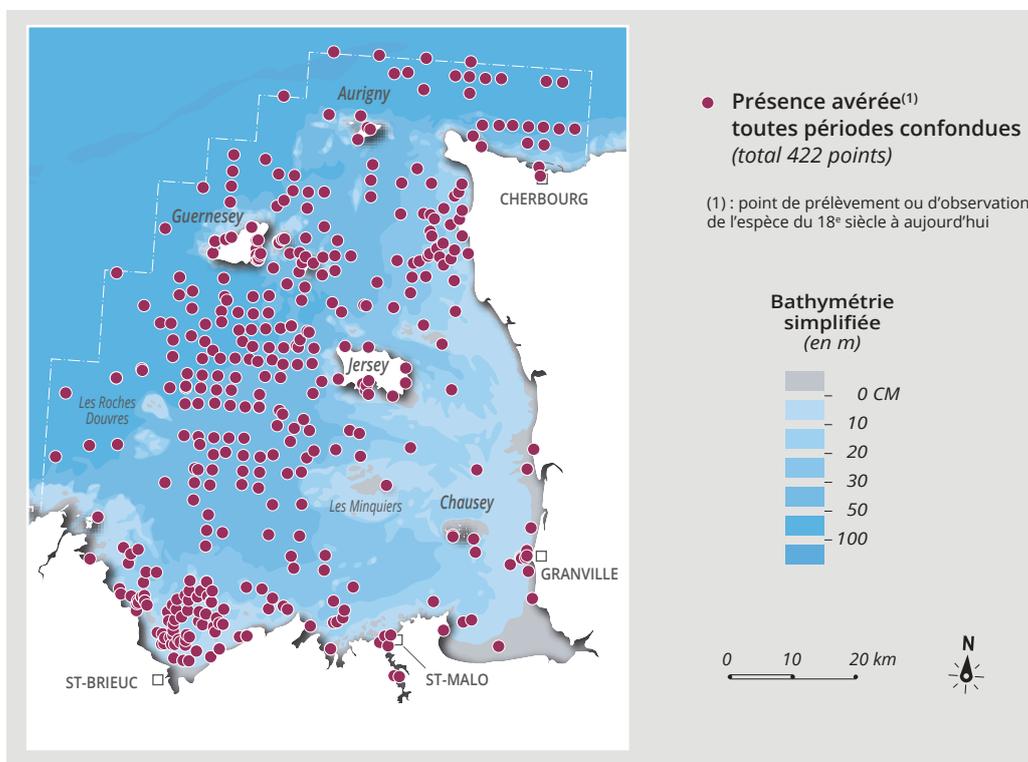


Spirobranchus lamarcki

Photo Florence Gully

Mollusques

Æquipecten opercularis (Linnæus, 1758) ; Pétoncle blanc, vanneau Mollusca, Bivalvia, Pectinidæ



Ressemblant à une jeune Coquille Saint-Jacques avec laquelle il peut être confondu, le Pétoncle blanc ou vanneau, *Æquipecten opercularis*, possède deux valves convexes et quasiment circulaires dont la taille peut atteindre 9 cm. Ces valves sont de couleur variable, allant du blanc crème au rose, jaune ou violet selon les individus, et sont souvent marbrées de taches plus sombres rouge brun. Elles possèdent une vingtaine de côtes arrondies et deux oreilles très légèrement asymétriques. Les coquilles sont souvent colonisées par différentes espèces de l'épifaune sessile telles que des éponges, des hydraires ou des bryozoaires qui assurent un camouflage et une relative protection contre les prédateurs.

L'espèce se rencontre dans l'Atlantique, de la Norvège jusqu'aux îles Canaries, et en Méditerranée. Si elle est observée jusqu'à -180 m, son habitat de prédilection se situe entre -20 et -80 m (Brand *et al.*, 2006). Les jeunes sont fixés par l'intermédiaire d'un byssus sur des galets, débris coquilliers ou graviers jusqu'à la taille de 1,5 à 2 cm avant de mener une vie libre. Les bancs de maërl en bon état constituent un habitat privilégié pour les recrues du Pétoncle blanc qui y trouvent un refuge contre les prédateurs (Kamenos *et al.*, 2004a, b). Les adultes occupent une large gamme de sédiments sableux et graveleux. Posés sur le substrat, ils possèdent quant à eux d'importantes capacités natatoires grâce au claquement de leurs valves et peuvent ainsi aisément échapper à leurs prédateurs au premier des rangs desquels figurent les étoiles de mer et les crustacés décapodes. Comme les autres espèces de pectinidés, le Pétoncle blanc a une distribution spatiale très agrégative et forme localement des « bancs » dont la localisation peut changer au cours du temps.

Æquipecten opercularis est une espèce suspensivore qui se nourrit de phytoplancton et de particules organiques en suspension dans l'eau de mer. Hermaphrodite, c'est-à-dire qui est à la fois mâle et femelle, le pétoncle atteint sa maturité sexuelle à l'âge de 1 à 2 ans pour une taille de 2 à 3 cm. Le nombre d'événements de ponte au cours d'une saison varie en fonction des populations, d'une ponte estivale dans les îles Féroé, à deux pontes

en mai-juin et septembre en mer d'Irlande (Jenkins *et al.*, 2003), voire 3 pontes en mai, septembre et décembre en Galice (Ramon *et al.*, 1996). La fécondation est externe et donne naissance à une larve véligère dont la durée de vie planctonique est de 10 à 30 jours. L'espérance de vie des individus varie communément entre 5 et 6 ans et peut atteindre exceptionnellement 8 ans.

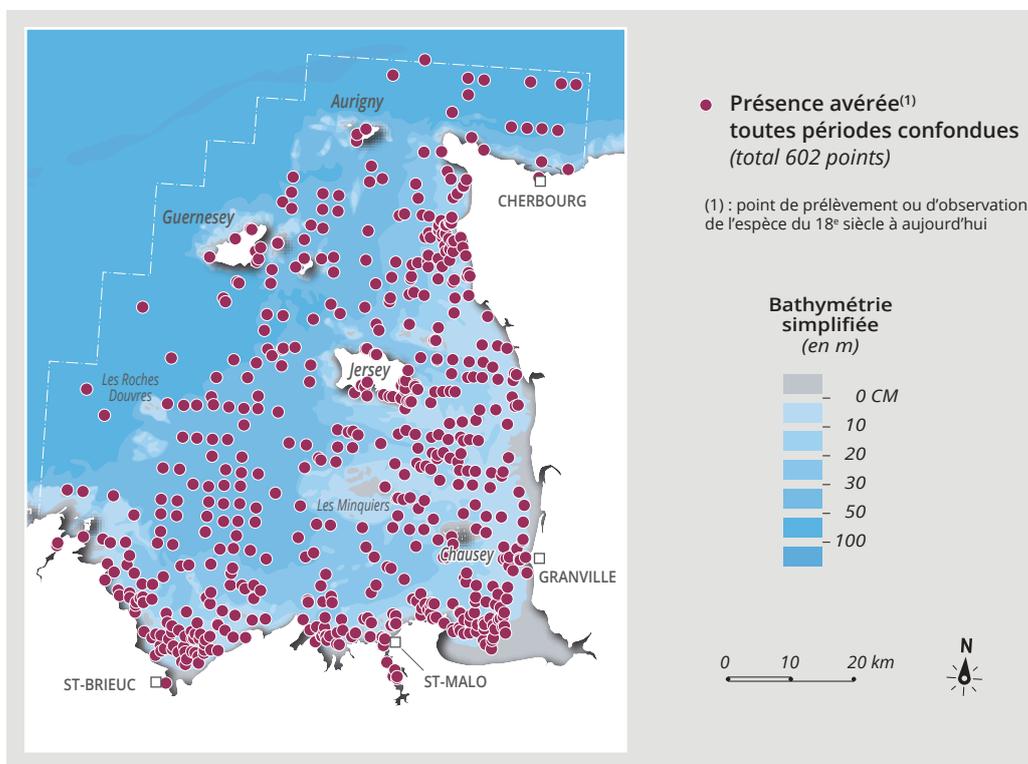
Dans le Golfe, l'espèce est très largement répandue avec une forte concentration des signalements en baie de Saint-Brieuc, au large de Flamanville, à l'ouest du plateau des Minquiers et de Jersey, et à l'est de Guernesey, avec toutefois une certaine rareté au sud-est de Jersey jusqu'en baie du Mont-Saint-Michel. Recherché pour sa valeur gustative, proche de celle de la Coquille Saint-Jacques, le Pétoncle blanc fait l'objet d'une exploitation au chalut à panneau ou à la drague, de juin à décembre, avec une concentration de l'activité entre les mois de juillet à septembre. La taille légale des captures est fixée à 40 mm. Le Pétoncle blanc est cependant un coquillage fragile qui ne se conserve pas plus de 12 ou 18 heures après sa sortie de l'eau de sorte que l'essentiel de la production est destiné à la surgélation une fois décortiquée. Le Golfe représente le premier secteur de pêche de l'espèce en France avec un tonnage qui oscille autour du millier de tonnes. Si les captures françaises ont eu tendance à augmenter depuis le début des années 1980, le Pétoncle blanc montre de fortes fluctuations spatiales et temporelles des gisements comme cela a été documenté au large de l'île de Man (Vause *et al.*, 2007). Ses difficultés de conservation, sa petite taille et les fluctuations de ses abondances se traduisent par une valeur commerciale bien inférieure à celle de la Coquille Saint-Jacques.



Equipecten opercularis

Photo Marc Cochu

Buccinum undatum (Linnæus, 1758) ; bulot, buccin (ZN) Mollusca, Gastropoda, Buccinidæ



Le buccin, plus couramment appelé « bulot », est un gastéropode très commun dans l'océan Atlantique Nord, capable de vivre jusqu'à une profondeur de -200 m. Il est présent sur des fonds de nature très variée, mais préfère les substrats meubles souvent riches en débris coquilliers. Cette espèce possède une coquille spiralée dextre blanchâtre pouvant mesurer jusqu'à 10 cm de long et pourvue d'un canal siphonal. Elle appartient à la sous-classe des prosobranches du fait de la position des branchies à l'avant du corps. Le buccin a un pied blanc, tacheté de noir, qui est la partie comestible de l'animal. Le buccin est une espèce gonochorique (à sexes séparés), le mâle étant particulièrement reconnaissable par son pénis dont la longueur peut atteindre la moitié de celle de sa coquille. Plutôt affine des eaux froides, le buccin se reproduit en hiver (autour du mois de décembre en Manche). Les buccins déposent leurs œufs dans de petites capsules soudées les unes aux autres et formant des grappes. Dans chaque capsule se développent plusieurs embryons. Les embryons avortés serviront de nourriture aux embryons survivants (comportement d'adelphophagie) et seul un individu survivra. Suite à l'éclosion, on peut voir s'échouer sur les plages les grappes ovigères, sous forme de pelotes blanches, que l'on appelait autrefois « marée de Saint-André » en référence à la date des premiers dépôts survenant à la fin du mois de novembre. Le buccin est une espèce longévive, capable d'atteindre l'âge de 10 ans.

Ce mollusque est un bon indicateur des effets du changement climatique. En réponse à l'élévation de la température de l'eau de mer, la période de ponte se décale progressivement vers les mois de janvier et février. Concomitamment, des températures hivernales de l'eau trop élevées ont tendance à altérer la qualité de la ponte et le taux d'éclosion (conclusions du programme Bestclim, <http://www.smel.fr>). Durant l'été, en cas de températures trop élevées de l'eau, le buccin s'enfouit dans le sédiment et réduit son alimentation. Les scientifiques appellent cette phase l'« estivation » et les professionnels, « la coupure biologique » (<http://www.smel.fr>). L'une des conséquences directes du réchauffement climatique est l'augmentation de la phase d'estivation, avec une incidence non négligeable

sur l'activité économique liée à la pêche cette espèce. Le buccin pourrait, à terme, être l'une des espèces menacées de disparition dans le Golfe par l'élévation de la température de l'eau de mer.

Contrairement à d'autres gastéropodes, le buccin ne perce pas les coquilles pour se nourrir. S'il est capable de se nourrir d'animaux vivants (bivalves ou polychètes), il est principalement nécrophage. Il se nourrit de cadavres de poissons et autres organismes en décomposition, dont il perçoit les odeurs grâce à un organe sensoriel : l'osphradie. Une radula puissante, sorte d'excavatrice, lui permet de racler méthodiquement les morceaux de chair en décomposition. C'est ce trait de vie que les bulotiers exploitent pour le capturer en appâtant des casiers avec des poissons et des crustacés faisandés.

Cette espèce est très sensible à la pollution, notamment aux substances organo-métalliques, dont le tributylétain (ou TBT), massivement utilisé entre les années 1960 à 2000 pour produire des peintures antisalissures destinées à empêcher la fixation de fouling sur les coques de bateaux. Ce composé est responsable, chez le buccin comme chez de nombreux autres gastéropodes marins, de la masculinisation des femelles, phénomène encore appelé imposex (Mensink *et al.*, 1996). La croissance du pénis chez les femelles contaminées, en bloquant les oviductes, génère des troubles de la reproduction. Les gastéropodes marins, dont la pourpre *Nucella lapillus* retenue comme indicateur dans le cadre de la Convention Oskar, pour la protection du milieu marin de l'Atlantique Nord-Est, sont très sensibles à ces composés : des concentrations de seulement un et de deux nanogramme(s) par litre peuvent induire respectivement l'imposex et la stérilité totale des femelles. La conséquence est, à terme, l'extinction de la population touchée.

Le buccin est également très sensible à la contamination par le cadmium, qu'il concentre dans son hépatopancréas. Les risques étant réels pour la santé humaine, des interdictions ont été mises en place dans différents secteurs, dont la baie de Seine où les teneurs mesurées dans les bulots prélevés sont problématiques (Miramand *et al.*, 2004). Des arrêtés d'interdiction ont ainsi été pris pour interdire la consommation des individus de plus de 7 centimètres. Nonobstant ces risques sanitaires, le bulot reste un fruit de mer très recherché par une partie de la population française. Les fins gourmets ne s'y trompent pas : le buccin est délicieux avec une mayonnaise ou un aioli, la matière grasse révélant toutes les saveurs de ce mollusque.

La Manche est de loin la principale région productrice française, avec une production estimée aux alentours de 12 000 t. Le golfe Normano-Breton, où le buccin est présent partout, est le principal secteur de production (8 800 t en baie de Granville [Hégron-Macé *et al.*, 2017]), mais d'autres lieux sont ponctuellement exploités le long des côtes anglaises et de la Manche orientale française (<http://www.envlit.ifremer.fr>). Dans le Golfe, certains secteurs sont particulièrement productifs, dont les eaux jersiaises, où les captures expérimentales varient entre 2 et 3 kg par casier (Shrives *et al.*, 2015). Tel n'a toutefois pas toujours été le cas. Historiquement, le buccin était en effet très rare dans les îles Anglo-Normandes, à l'exception d'une localité située à Jersey, face aux côtes françaises (Marshall, 1911 *in* Chambers, 2008). Marshall soulignait d'ailleurs qu'il n'avait jamais vu de spécimen ailleurs qu'à Jersey. Si les buccins sont pêchés de longue date au Royaume-Uni, ils ont toujours été négligés dans les îles Anglo-Normandes, certainement du fait de leur rareté. Ce n'est qu'en 1996 qu'une pêche commerciale envers cette espèce s'est développée dans ce secteur. Les stocks font l'objet de suivis afin de gérer au mieux l'effort de pêche. Toutefois, les mesures de gestion mises en place dans les îles Anglo-Normandes et dans les eaux françaises présentent des disparités. Ainsi, la flottille granvillaise cesse de pêcher le buccin en janvier, lors de sa période de reproduction alors que les flottilles de Jersey et de Saint-Malo maintiennent leur activité de pêche durant cette période. Il en résulte une augmentation de l'effort de pêche des navires à cette période pour subvenir à la demande toujours forte. Il est donc possible de trouver des bulots provenant de Saint-Malo dans les poissonneries granvillaises. Les recommandations actuelles émises par Shrives *et al.*, (2015) vont dans le sens d'une fermeture complète dans les eaux françaises et des îles Anglo-Normandes durant la saison de ponte identifiée par Heude-Berthelin *et al.* (2011). La taille minimale des captures est fixée à 4,5 centimètres sur l'ensemble de la

zone, mais la flottille jersiaise a récemment adopté une taille de capture de 5 centimètres pour mieux préserver la biomasse d'individus reproducteurs (Shrives *et al.*, 2014).

Entre 2009 et 2015, la tendance des débarquements annuels dans le Golfe a sensiblement progressé jusqu'en 2015, mais depuis 2016, elle tend à la baisse. La distribution de taille des captures évolue cependant vers des individus de plus petites tailles au détriment des individus les plus grands. Le stock est plus ou moins bien exploité en fonction des zones de pêche. Les zones sud (Granville) et nord (Carteret) semblent les plus fragiles, avec des individus globalement de plus petite taille que dans la zone centrale où la distribution en taille des individus paraît plus équilibrée (Hégron-Macé, 2017). Les modélisations les plus récentes attestent un état du stock peu éloigné du rendement maximum durable. En d'autres termes, les prélèvements par pêche sont un peu trop importants en regard de la biomasse reproductrice insuffisante (Hégron-Macé, 2017).

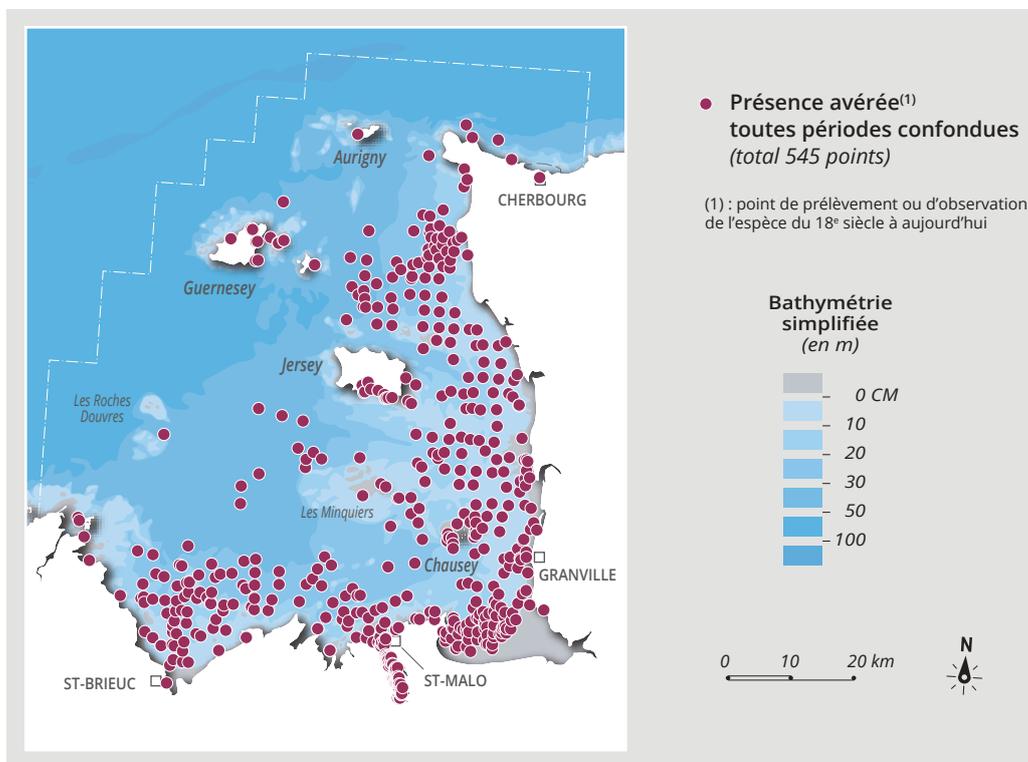
Buccinum undatum

Photo Florence Gully



Calyptræa chinensis (Linnæus, 1758) ; Chapeau chinois

Mollusca, Gastropoda, Calyptræidæ

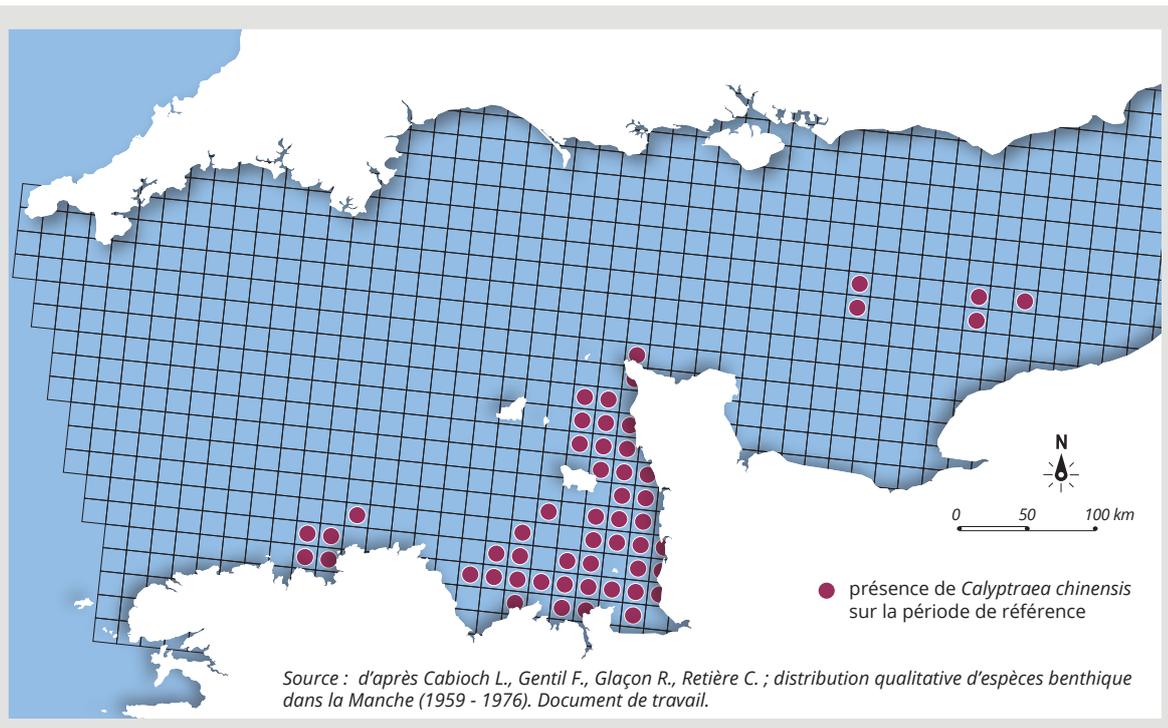


Ce petit gastéropode possède une coquille fine et blanche, rappelant fortement la forme du chapeau conique porté dans certaines régions d'Asie du sud-est. De la même famille que la crépidule, la coquille présente, sur sa face inférieure, une cloison calcaire abritant sa masse viscérale.

Cette espèce est surtout une espèce d'eaux tropicales ou tempérées chaudes, dont la distribution principale va des côtes africaines jusqu'au sud-ouest des îles Britanniques et en Méditerranée. Elle est absente ou rarissime en Manche orientale et en mer du Nord. Sa présence sur la côte occidentale de l'Irlande pourrait résulter d'une introduction accidentelle par des transferts d'huîtres d'origine française (Minchin *et al.*, 1987) et l'espèce y est donc considérée comme une allochtone. Elle a également été introduite avec des huîtres bretonnes dans le Loch Ryan en Écosse depuis 1939 (Wyatt, 1961). Elle vit normalement sur les pierres et sur les sédiments grossiers depuis l'estran jusqu'à -20 m mais elle a aussi été capturée par -1 800 m sur les côtes africaines (Wyatt, 1961). Comme les autres *Calyptræidæ*, *C. chinensis* est un filtreur de particules vivantes ou détritiques en suspension dans la masse d'eau qui les recouvre.

Comme la crépidule, *C. chinensis* est un hermaphrodite protandre, ce qui signifie que les individus sont initialement mâles puis deviennent femelles. Tout d'abord mâle dans sa première année, elle passe ensuite par une période non reproductive pendant laquelle les organes mâles régressent et les organes femelles se mettent en place. A partir d'une taille de 12 mm, tous les individus sont femelles, selon une succession très bien décrite par Wyatt (1961). Les œufs (quelques centaines) sont pondus deux fois par an de mai à septembre dans des capsules fixées sur un support et protégées sous la coquille de la femelle où ils sont incubés jusqu'à l'éclosion des larves qui sont abritées jusqu'au stade véligère. Au moment de la libération des larves, le velum disparaît et il n'existe pas de phase larvaire planctonique chez cette espèce (Wyatt, 1960). Sa capacité de dispersion est donc extrêmement limitée.

Sa répartition en Manche est très particulière et correspond parfaitement à la notion biogéographique d'« espèce sarnienne » définie par Holme et reprise par Retière. Cette dénomination tient compte de l'abondance particulière de ces espèces autour des îles Anglo-Normandes, Sarnia étant le nom romain pour l'île de Guernesey. Il s'agit d'espèces d'eaux tempérées chaudes dont l'abondance dans le golfe Normano-Breton est beaucoup plus élevée que dans tout autre secteur de la Manche ainsi que le montre la carte de répartition de *Calyptraea chinensis* ci-dessous basée sur les données issues de l'exploration de la Manche par Cabioch, Gentil, Glaçon et Retière dans les années 1960 et 1970.



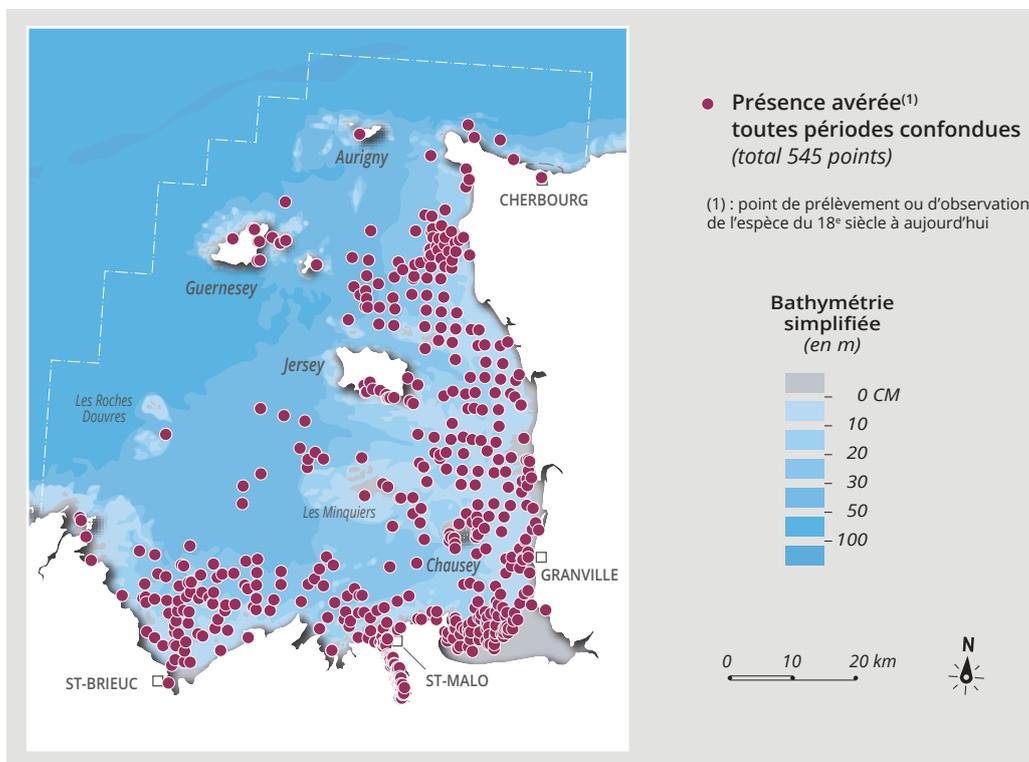
À partir d'exemples, Retière (1979) a décrit les voies de pénétration des espèces d'eaux chaudes en Manche et le rôle fondamental du golfe Normano-Breton dans leur développement régional. Une fois atteint à partir des zones de forts courants qui longent les côtes du Léon et du Trégor, le Golfe offre des conditions climatiques très favorables à leur développement. Il constitue ainsi un véritable réservoir, à partir duquel elles ont ensuite la possibilité d'essaimer en quelques points de la Manche centrale et des côtes sud de l'Angleterre où elles peuvent éventuellement continuer leur expansion si les conditions hydroclimatiques leur conviennent.

Calyptrea chinensis

Photo Florence Gully



Cerastoderma edule (Linnæus, 1758) ; coque (ZN) Mollusca, Bivalvia, Cardiidæ



La pêche aux coques est une activité prisée des populations littorales comme des estivants. En famille ou seuls, les amateurs de ce coquillage se retrouvent à marée basse pour sa récolte. Elle fait également l'objet d'un ramassage professionnel. Pourtant, peu nombreux sont ceux qui connaissent l'histoire, l'importance économique ou le rôle au sein de l'écosystème côtier de cet animal si banal de notre littoral métropolitain. L'ensemble des connaissances acquises sur la coque est synthétisé dans une monographie rédigée par Dabouineau *et al.* (2015), dont beaucoup d'éléments présentés ci-après sont tirés.

La coque *Cerastoderma edule* se reconnaît au premier coup d'œil par ses deux valves symétriques rondes et bombées reliées au niveau de la charnière par un ligament externe noir tendant en permanence à maintenir la coquille ouverte. Chaque valve possède de 22 à 28 stries radiales marquées, ainsi que des stries de croissance annuelle bien visibles, qui marquent les arrêts de croissance hivernaux. Une observation au microscope de la surface de la coquille montre qu'à chaque marée, la coque, comme tous les bivalves, fabrique un liseré de coquille, visible sous la forme d'une microstrie de croissance. Si la taille moyenne d'une coque est généralement comprise entre 2 et 3 cm, certains individus peuvent atteindre jusqu'à 5 cm.

Après une courte vie larvaire passée dans la colonne d'eau, la coque se sédentarise dans les sédiments fins plus ou moins envasés (d'une granulométrie comprise entre 50 et 300 μm) des baies et estuaires. La profondeur d'enfouissement varie très légèrement avec la taille de l'individu, sans variation saisonnière importante, contrairement à d'autres bivalves (Zwarts & Wanink, 1991). La coque est un filtreur s'alimentant préférentiellement de microphytobenthos à l'état juvénile puis selon un régime mixte composé de phytoplancton et de matière organique en suspension issue de la dégradation de la végétation des prés-salés (Rossi *et al.*, 2004), voire d'algues vertes (Sara, 2007). Le volume filtré par un individu varie, en moyenne, de 1,6 l par heure en hiver (Blanchard, 1992) à 8,7 l par heure au printemps (Deslous-Paoli, 1987). Les coques vivent entre deux et quatre

ans et sont sexuellement matures au cours de la seconde année (à une taille d'environ 16 à 18 mm, soit 15 à 18 mois). Sous nos latitudes, on peut distinguer plusieurs phases de ponte : précoce en février-mars (concernant les individus les plus âgés), printanière (avril-juin – généralement les plus massives), estivale et automnale (Dabouineau *et al.*, 2015). L'intensité d'une ponte est généralement inversement proportionnelle à celle de la ponte précédente. Les températures hivernales basses permettent une économie d'énergie aux adultes et stimulent la reproduction en permettant un meilleur développement des gonades.

La taille de *C. edule* augmente très rapidement les deux premières années, puis de manière plus lente les années suivantes. Comme le rappellent Dabouineau *et al.* (2015), de nombreux facteurs affectent la croissance des coques comme la saison, la localisation géographique, la position bathymétrique, la granulométrie du sédiment, la température de l'eau, la disponibilité en nourriture ou encore la densité d'individus conspécifiques (induisant des compétitions spatiale et trophique). Dans le golfe Normano-Breton, la présence de structures d'élevage conchylicole, à l'origine d'interactions trophiques avec les espèces sauvages a un effet négatif sur la croissance de *C. edule* (Trigui, 2009). Ainsi la taille moyenne d'individus âgés d'un an varie entre 4,8 et 8,9 millimètres en baie du Mont-Saint-Michel alors qu'en baie de Somme ou dans le bassin d'Arcachon, elle fluctue entre 7,4 et 17,1 millimètres (Ducrottoy *et al.*, 1991). Cette espèce, dont les densités peuvent varier de quelques individus à plusieurs milliers par m², joue un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes intertidaux. Dans le Golfe, si *C. edule* se rencontre sur l'ensemble des substrats de sables fins à moyens plus ou moins envasés, les principaux gisements se situent en baies de Saint-Brieuc et du Mont-Saint-Michel. En baie du Mont-Saint-Michel, Trigui (2009) a évalué la biomasse moyenne à 44,9 g de poids sec libre de cendres (PSLC) par mètre carré. En baie de Saint-Brieuc, *C. edule* représente 20 à 30% de la biomasse macrobenthique et de 60 à 80% de la biomasse de bivalves (Ponsero & Sturbois, 2014). La biomasse moyenne varie, selon les années entre 6,01 et 14,52 g de PSLC par mètre carré (valeur moyenne : 10,3 ± 2,7 g/m²). En certains secteurs de la baie, les valeurs peuvent dépasser 300 g de PSLC par mètre carré. Toutefois, cette ressource largement distribuée et abondante dans cette baie dépend de zones de recrutement assez restreintes (environ 1 000 ha sur 3 000 ha d'estran) qu'il convient de préserver (Dabouineau *et al.*, 2015).

Le taux de survie des coques est influencé par différents facteurs (prédation, maladie, pollution...). Le suivi de la dynamique de population mené sur plusieurs années en baie de Saint-Brieuc a montré que le taux de mortalité moyen (qui englobe les causes naturelles et anthropiques) est globalement de 50 à 70 % de l'effectif présent l'année précédente (Ponsero *et al.*, 2009). Parmi les causes naturelles, la pression de prédation sur les premiers stades de croissance de la coque est très forte. Ainsi, la prédation par le Crabe vert peut être très importante et entraîner une réduction allant jusqu'à 90 % de l'effectif (Flach, 2003). La prédation par les limicoles, en particulier l'Huïtrier-pie qui s'alimente sur les individus d'environ 2 cm (*i. e.* âgés de 18 mois ou plus), contribue de façon importante à la réduction des effectifs de coques. Plusieurs espèces d'oiseaux limicoles se partagent cette proie (Bécasseaux variables et maubèches, Barges rousses, Pluviers argentés, Courlis cendrés ou avocettes), chaque espèce se focalisant sur une gamme de taille de coquille qui lui est optimale. Les coques de plus de 3 cm ne sont en revanche pas consommées. Parmi les causes de mortalité figurent les conditions climatiques, et notamment les températures extrêmes (hautes et basses), ou encore l'impact du parasitisme, bien que très mal évalué. Un certain nombre de parasites sont connus chez la coque : protozoaires ciliés vivant dans l'eau inter-valvaire, crustacés vivant dans l'intestin ou trématodes se développant dans différents organes (Dabouineau *et al.*, 2015). Ces parasites représentent pour la coque une cause sérieuse de mortalité directe et *de facto* de régulation des populations. Ces parasites ne sont pas transmissibles à l'homme : même en absence de cuisson, ils sont détruits par l'acidité de l'estomac et les enzymes digestives.

Parmi les causes anthropiques susceptibles d'entraîner des mortalités de coques figurent les pollutions, qu'elles soient diffuses ou accidentelles. Les coques exposées à des pollutions connaissent des coûts énergétiques susceptibles de les affaiblir suffisamment pour entraîner leur mort. Par ses caractéristiques biologiques (espèces benthiques,

côtières, peu mobiles et filtrées), *C. edule* est une espèce sentinelle pour le suivi des contaminants chimiques. Les diagnostics peuvent s'appuyer, de façon classique, sur l'indice de condition des coques (rapport entre la masse sèche de la chair de l'animal et la masse de sa coquille), ou de façon plus spécifique, sur des biomarqueurs enzymatiques ou des biomarqueurs de dommage à l'acide désoxyribonucléique (ADN). La sensibilité plus marquée de cette espèce aux hydrocarbures aromatiques polycycliques (comparée à celle de la moule *Mytilus galloprovincialis*), incite à recommander son utilisation dans les programmes de surveillance (Pereira *et al.*, 2011).

Malgré sa faible valeur marchande, l'intérêt économique de la coque en Europe est loin d'être négligeable. L'élevage de la coque (cérastriculture) étant limité, la production provient principalement de l'exploitation des gisements naturels. Cette activité de pêche n'est pas sans conséquence : elle modifie la structure démographique des gisements exploités, qui présentent en cas d'exploitation intensive des populations tronquées au-delà de la taille marchande. En cas de forte pression de pêche, la structure démographique d'un gisement présente moins de 5 % d'individus de taille minimale de capture (Sauriau, 1992). En France, on compte environ 1 300 professionnels de la pêche à pied et près de 2 millions de pêcheurs à pied amateurs, toutes techniques et espèces récoltées confondues (Dabouineau *et al.*, 2015). La production nationale se situe aux alentours de 10 000 t par an (environ 8 000 t issues de la pêche et 2 000 t issues de l'aquaculture en 2011), ce qui hisse la France au troisième ou quatrième rang mondial des producteurs de coques. La consommation en France n'était, en 2011, que de 1 200 t et une grande partie de la production est exportée, notamment vers l'Espagne (Dabouineau *et al.*, 2015). Sur la période 2010–2013, le département de la Somme a été le premier producteur (moyenne de 1 284 t pêchées par an). Les départements des Côtes-d'Armor et d'Ille-et-Vilaine sont respectivement 6^{ème} et 10^{ème} producteurs, avec des productions de 103 et seulement 3 t. D'une manière générale, la production de coques a diminué en Europe depuis les années 2000, en réponse à une diminution des stocks qui a entraîné une limitation du nombre de licences et à un recadrage des techniques de récolte professionnelle afin de mieux préserver la ressource.

En France, la taille de capture est réglementée depuis le début du XX^e siècle. Elle est aujourd'hui fixée à 2,7 ou 3 cm selon les régions pour les pêcheurs professionnels et amateurs. En baie de Saint-Brieuc, la quantité de coques pêchées par an par l'ensemble des pêcheurs de loisir fluctue entre 10 et 13 t. Ces captures s'ajoutent à celles effectuées par les professionnels et doivent être prises en compte pour la gestion des stocks. Afin de trouver un équilibre entre la conservation et l'exploitation des ressources naturelles et permettre que les activités de prélèvement ne modifient pas le statut de conservation et

Cerastoderma edule

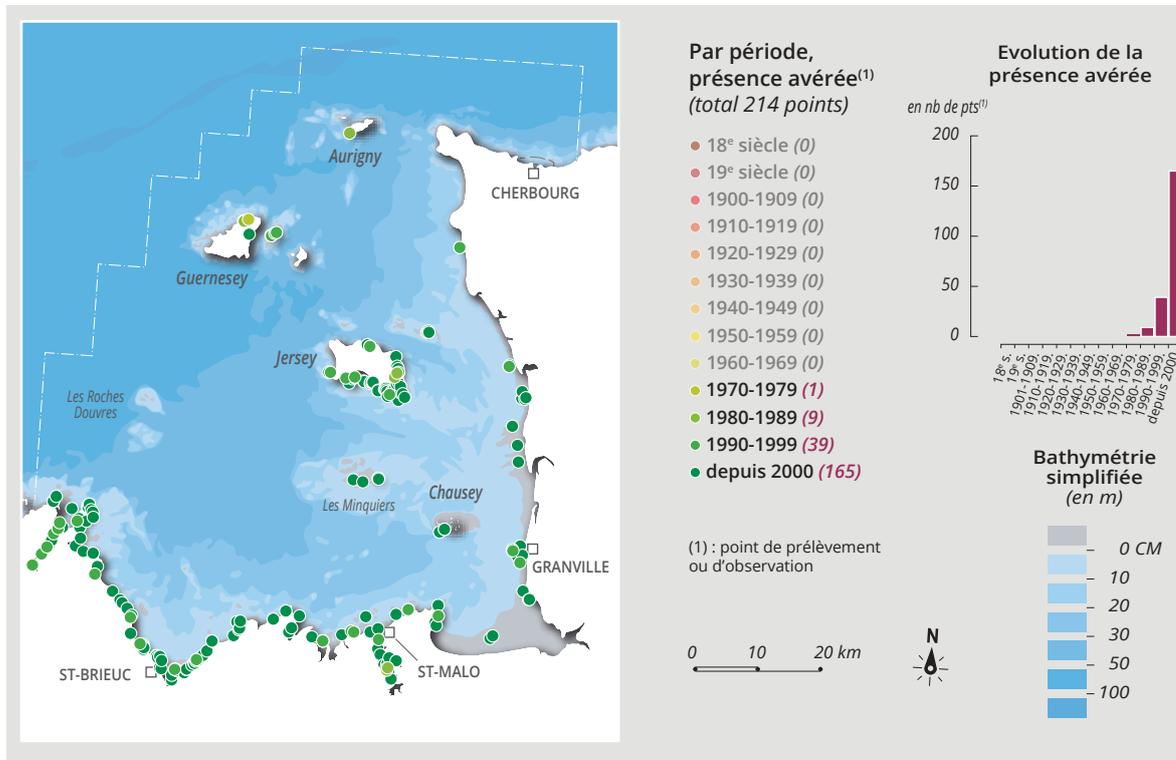
Photo Florence Gully



la biodiversité présente sur le site, la Réserve naturelle de la baie de Saint-Brieuc réalise chaque année depuis 2001 une évaluation du gisement de coques. Les résultats, exprimés sous forme d'un bilan cartographique et chiffré fiable de la ressource, sont fournis aux différentes instances qui gèrent la pêche (Comité départemental des Pêches, Direction départementale des Territoires et de la Mer). En baie du Mont-Saint-Michel, ce sont des mesures d'interdiction temporaire de la pêche (professionnelle et de loisir) ou de jachères tournantes sur certains gisements classés qui permettent d'assurer des périodes de repos biologique saisonnier. Toujours avec l'objectif de mieux préserver la ressource, de nombreuses initiatives ont été prises le long du littoral français pour améliorer la connaissance et le respect de la réglementation par les pêcheurs récréatifs avec pour objectif de mieux préserver la ressource.

Autrefois, elle formait dans notre zone d'étude d'immenses bancs intensivement exploités par les populations locales (baies de Saint-Brieuc, de la Fresnaye, de l'Arguenon et du Mont-Saint-Michel). Même si cette espèce est encore très commune dans tous les habitats favorables, elle est infiniment moins abondante qu'autrefois et la pêche professionnelle ne s'exerce plus significativement qu'en baie de Saint-Brieuc.

***Crassostrea gigas* (Thurnberg, 1793) ; Huître creuse du Pacifique (NI)**
Mollusca, Bivalvia, Ostreidæ



Interdite depuis 1923 au nord de l'estuaire de la Vilaine, la culture de l'Huître creuse portugaise *Crassostrea angulata*, espèce probablement introduite au XVII^e siècle au Portugal en provenance d'Asie, a été à nouveau autorisée en 1948 sur les côtes de Bretagne sud (Marteil, 1961). Ce n'est que plus tardivement que l'Huître creuse du Pacifique, *Crassostrea gigas*, apparaît sur les côtes nord de notre région : elle n'est autorisée à Cancale qu'en 1959 et n'apparaît vraiment à Paimpol qu'en 1976, après la disparition de l'Huître plate *Ostrea edulis* suite à une parasitose, la marteiliose. C'est alors que la culture de l'Huître creuse du Pacifique prend réellement son essor sur notre littoral. Elle a totalement remplacé l'Huître plate sur l'ensemble des parcs d'élevage et ceux-ci n'ont cessé de croître en surface pour se développer sur la majorité des estrans favorables, tant en Bretagne que sur la côte occidentale du Cotentin (1960-1970) et même à Chausey et dans les îles Anglo-Normandes. Il n'y a guère qu'en baie de Saint-Brieuc où cette culture est restée marginale, confinée à quelques concessions en eau profonde de la baie de Binic. Actuellement le golfe Normano-Breton produit chaque année plus de 25 000 t d'Huîtres creuses, se plaçant ainsi parmi les principales régions de production en France.

Après son introduction pour les besoins de la profession ostréicole à la fin des années 1960, de premiers recrutements en milieu naturel sont observés très rapidement, dès 1975 dans le bassin de Marennes-Oléron et dans le bassin d'Arcachon, puis de manière sporadique au nord de la Loire (Grizel & Héral, 1991). Les huîtres colonisent préférentiellement les estrans rocheux abrités, mais également les structures ostréicoles abandonnées ou les infrastructures portuaires. Dans le Golfe, *C. gigas* a été observée pour la première fois à l'état sauvage dans le Grand Havre au nord de Guernesey en 1975, puis dans la baie de Grouville et le port de Gouray à l'ouest de Jersey en 1982, en Rance maritime en 1987, et dans Telegraph Bay à l'ouest d'Aurigny en 1989. Au cours des années 1990, quelques signalements additionnels ont été faits, par exemple dans l'estuaire du Trieux, à Saint-Lunaire, à Granville, au cap du Rozel ou encore à Herm. La présence de l'espèce sur

l'ensemble du littoral du Golfe, de Barneville-Carteret à l'île de Bréhat, va réellement exploser à partir du début des années 2000 : sur les 214 signalements que comprend l'atlas, 165 soit plus de 77 % d'entre eux sont postérieurs à 1999. La baie de Saint-Brieuc fait aujourd'hui partie des secteurs les plus touchés par le développement de cette espèce le long du littoral breton avec des densités pouvant excéder plusieurs centaines d'individus par mètre carré (Lejart, 2009). Si la présence de zones de forte production ostréicole dans le Golfe a contribué au développement de populations sauvages de cette espèce non indigène en se comportant comme des sources initiales de recrues, le changement climatique récent, avec en corollaire la hausse de la température de l'eau, a permis que les conditions nécessaires à la reproduction de *C. gigas* soient remplies de plus en plus fréquemment : des températures printanières excédant 10,5 °C sur une période suffisamment longue pour permettre l'initiation de la gamétogenèse et le développement gonadique et une température estivale excédant 18–20 °C pour déclencher les pontes (Lejart, 2009).

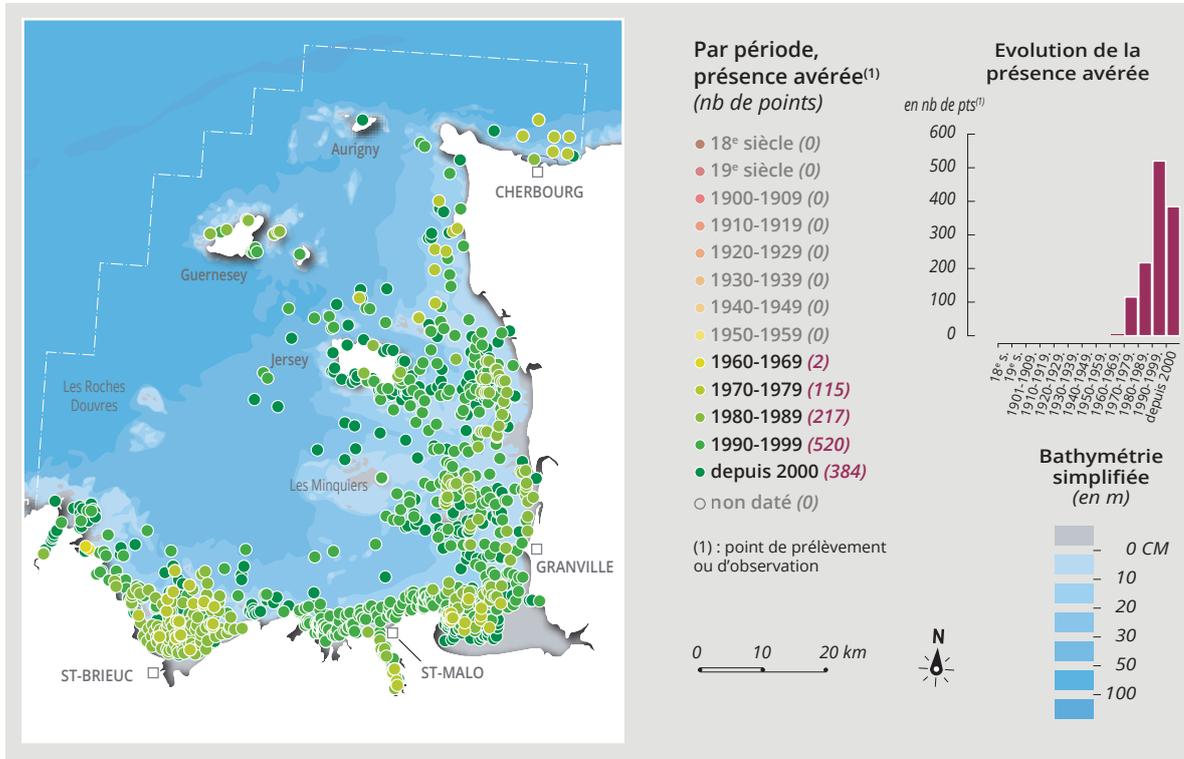
L'impact sur les communautés benthiques des estrans rocheux de la prolifération de l'Huître creuse demeure limité en dépit d'un risque d'homogénéisation de ces milieux. La perception par les différents usagers du littoral est plus ambiguë. Espèce comestible, elle peut faire le plaisir des pêcheurs à pied, mais représente dans le même temps un danger pour les activités touristiques en raison des risques de coupure occasionnées par les coquilles. Pour les ostréiculteurs, la reproduction locale des huîtres constitue une opportunité de promouvoir le développement du captage naturel de naissains. Dans le même temps, la colonisation des poches et tables ostréicoles est une source de nuisance majeure avec un surcoût pour l'entretien des parcs et une potentielle compétition trophique entre stocks cultivés et stocks sauvages (Le Roux & Boncœur, 2006).



*Huîtres creuses sauvages
fixées sur une table
d'élevage*

Photo M. Rougerie

***Crepidula fornicata* (Linnæus, 1758) ; crépidule (NI)**
Mollusca, Gastropoda, Calyptraeidae

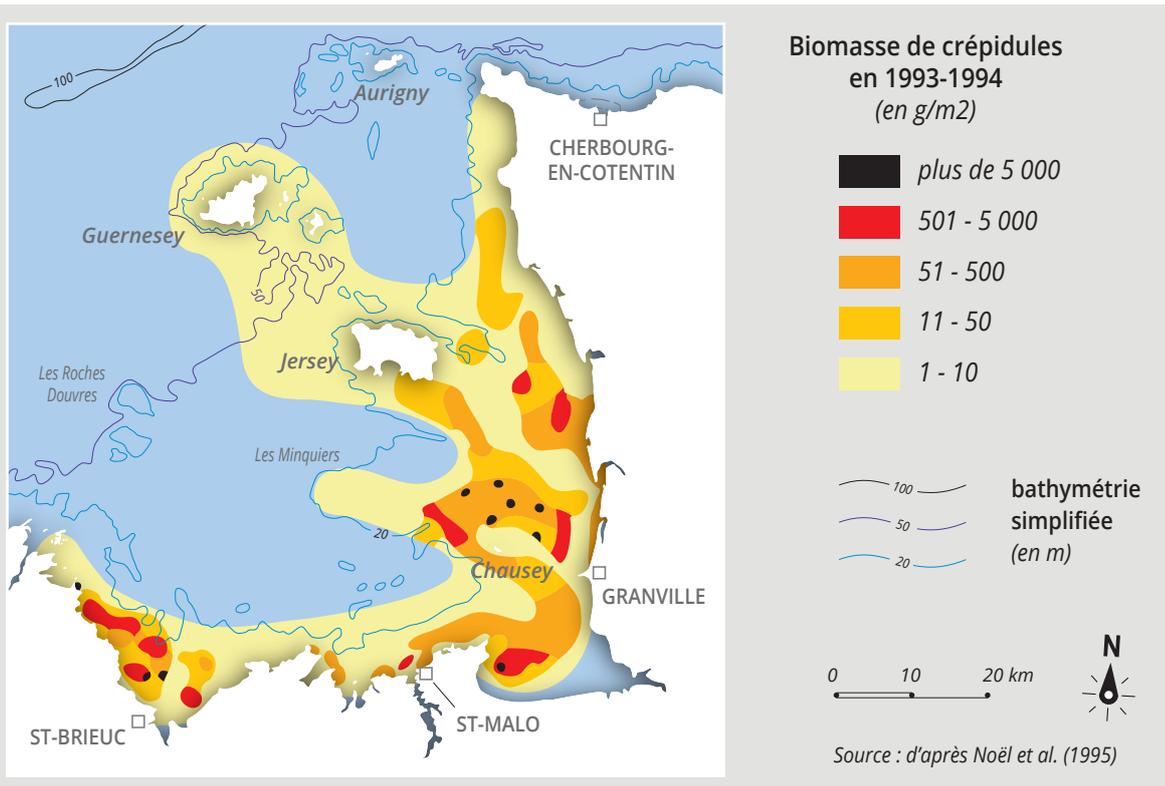


La crépidule est un gastéropode à la coquille épaisse et voûtée dont la face inférieure comporte une cloison calcaire protégeant la masse viscérale. Elle présente la particularité de souvent s'agréger sous forme de chaînes pouvant comporter une dizaine d'individus.

Originnaire de la côte orientale de l'Amérique du Nord, entre la frontière canadienne et le golfe du Mexique, *Crepidula fornicata* a été introduite au XIX^e siècle dans les îles Britanniques grâce à des transferts d'huîtres *Crassostrea virginica* et elle est maintenant largement répandue sur les côtes atlantiques européennes depuis la Galice jusqu'au sud de la Scandinavie, plus ponctuellement en Méditerranée. Elle a également été introduite sur la côte américaine du Pacifique Nord et au Japon (Blanchard, 1997).

Bien qu'elle puisse se rencontrer jusqu'à -60 m, l'habitat optimal de *C. fornicata* se situe entre le bas de l'estran et -20 m, principalement dans les baies sédimentaires abritées où elle atteint ses densités maximales. Pour autant, cette espèce eurytope supporte de fortes variations de salinité et d'importants écarts thermiques et peut aussi se rencontrer dans des endroits exposés, le plus souvent fixée par individus isolés sur la roche ou divers supports (coquilles de mollusques ou carapaces de crabes...).

Hermaphrodite successive, la crépidule est d'abord de sexe mâle à partir de l'âge de six mois. Les organes sexuels mâles régressent dès l'âge de 2 ans et laissent alors progressivement la place aux organes reproducteurs femelles jusqu'à la fin de sa vie, qui peut atteindre une dizaine d'années. Ainsi, au sein d'une chaîne établie coexistent des mâles (les plus jeunes individus), des spécimens hermaphrodites et des femelles (elles constituent les individus les plus vieux). Ceci rend l'autofécondation possible au sein d'une chaîne et accroît le succès de la reproduction. On dénombre deux à trois périodes de ponte chaque année, de février à octobre, et les femelles produisent plus de 200 000 œufs. Ces derniers sont abrités pendant une partie de leur développement dans la coquille maternelle. Les larves ont une vie pélagique assez longue, pouvant atteindre un mois, ce qui confère à cette espèce de bonnes capacités de dispersion (Gouletquer, 2016).



Capable de coloniser massivement les secteurs qui lui sont favorables, cette espèce entre en compétition spatiale avec les activités de pêche côtière à la drague (*i. e.* Coquilles Saint-Jacques), rendant très difficile l'accès à certains gisements ou nécessitant de longues période de nettoyage des coquillages pêchés dont la coquille peut être fortement colonisée par l'espèce. Bien qu'étant un gastéropode, la crépidule s'alimente de phytoplancton et de microphytobenthos et peut ainsi entrer en compétition alimentaire avec les autres filtreurs présents sur les sites colonisés dont les bivalves sauvages ou cultivés. En beaucoup d'endroits, elle est devenue un élément structurant des communautés benthiques côtières en hétérogénéisant les fonds meubles colonisés et en envasant fortement les sédiments sous-jacents, ce qui provoque une profonde modification des habitats colonisés accompagnée d'une forte augmentation de la biodiversité locale (De Montaudoin *et al.*, 1999 ; Fournier *et al.*, 2014).

Sporadiquement signalée sur les côtes françaises du golfe de Gascogne avant la Deuxième Guerre mondiale à cause de l'immersion (alors illégale) d'huîtres en provenance de Grande-Bretagne, la principale arrivée de l'espèce sur notre littoral est liée au transport maritime lors du débarquement de 1944 et lors des années suivantes, soit à partir de navires provenant de la côte sud de l'Angleterre ou directement de la côte orientale des États-Unis. Des introductions secondaires à partir des foyers de colonisation portuaires initiaux ont eu lieu à cause des transferts d'huîtres de baie en baie. La progression sur le littoral français a été étonnamment rapide puisqu'en 50 ans, les biomasses en place ont représenté plusieurs millions de tonnes (Blanchard, 1997).

Dans le Golfe, l'introduction initiale dans le port de Cherbourg à la fin de la Deuxième Guerre mondiale (Blanchard, 1995) est longtemps restée cantonnée à la grande rade de Cherbourg, mais explique sans doute les quelques individus récoltés en 1975 et 1976 par Cabioch et Retière sur la côte nord du Cotentin et par Belsher *et al.* (1976) devant Flamanville. Mais comme ailleurs en France, les causes principales de son extension locale sont dues aux transferts d'huîtres entre bassins de production. Ainsi, son introduction est avérée dès 1962 en baie de Paimpol lors de l'immersion sur les parcs ostréicoles de quelques tonnes d'huîtres provenant de la rade de Brest (Marteil, 1963). Des individus

jeunes et isolés sont ensuite notés sur le gisement de Coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc en 1974 et les densités moyennes y atteignaient déjà 0,07 individu/m² en 1978, pour atteindre des biomasses considérables, de l'ordre de 250 000 t au début des années 1990 (Blanchard & Hamon, 1994) !

L'historique de l'implantation et de la progression de l'espèce sur les autres sites du Golfe est plus difficile à retracer, car, pour beaucoup d'entre eux, les découvertes ont eu lieu bien après son implantation. On peut toutefois conclure, à partir des données disponibles, que la colonisation a partout commencé dans les années 1960, très probablement à partir d'éléments communs d'introduction : en baie du Mont-Saint-Michel il s'agirait de l'ensemencement des parcs ostréicoles en eau profonde, nouvellement créés, avec des Huîtres plates provenant de zones contaminées (rade de Brest et baie de Quiberon), en baie de Saint-Malo il peut s'agir du rejet à la mer de déchets de pêche par les coquilliers malouins pêchant en baie de Saint-Brieuc. Les sources de la colonisation des fonds entre Jersey et le Cotentin restent plus énigmatiques. Quoi qu'il en soit, dès 1994, la biomasse présente dans le Golfe était estimée à, déjà, près de deux millions de tonnes !

Crepidula fornicata

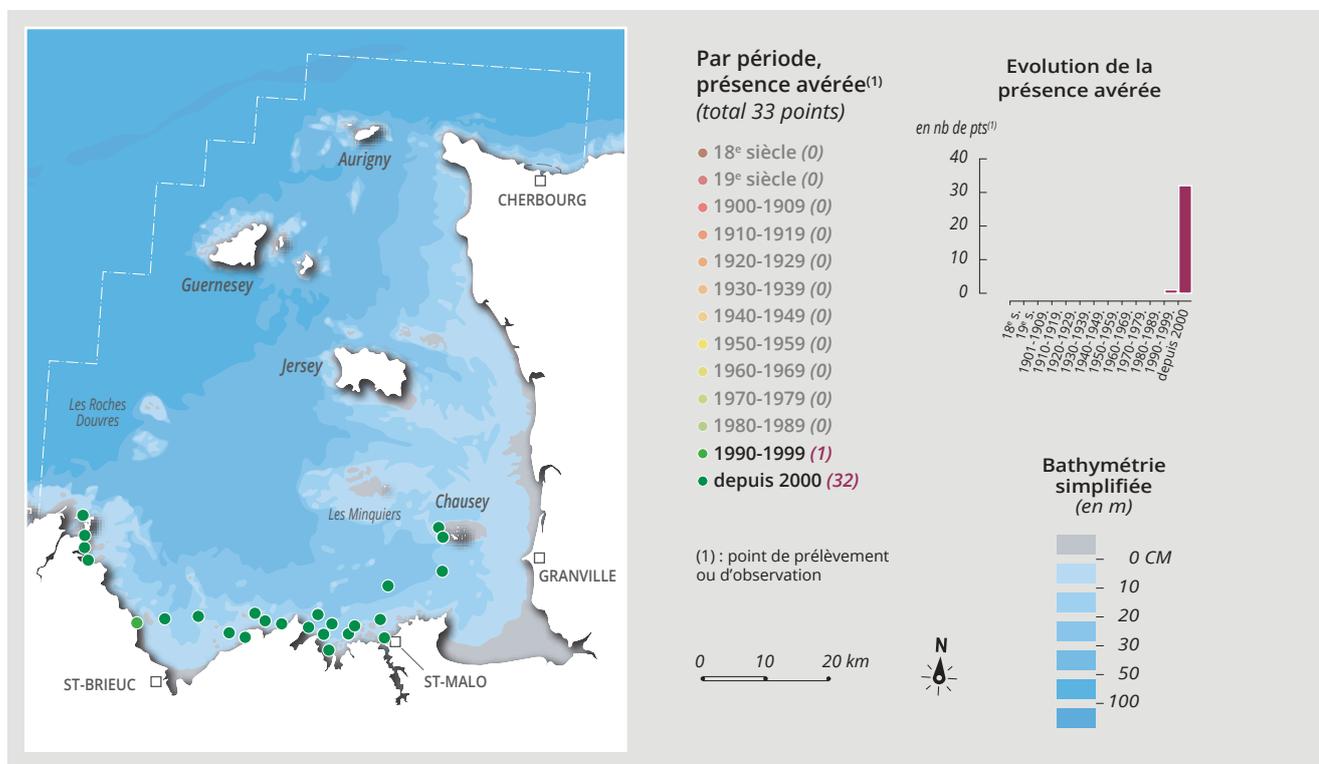
Saint-Jacut. 01/03/2008

Photo Patrick Le Mao



Dendrodoris limbata (Cuvier, 1804) NI

Mollusca, Nudibranchia, Dendrodorididae



Dendrodoris limbata est un grand doridien pouvant mesurer jusqu'à 10 cm. Bien que sa coloration puisse être variable, il est le plus souvent brun ou marbré de différents tons de brun, d'ocre et de vert et possède toujours un liseré jaune sur le bord du manteau.

Ne possédant pas de coquille, cette espèce peut sembler une proie facile pour les prédateurs marins et, en particulier, les poissons. Mais, comme pour la plupart des nudibranches, les témoignages de cas de prédation sont rarissimes. Ces espèces sont connues pour produire de l'acide sulfurique ou intégrer dans leur manteau les cellules urticantes ou les toxines issues de leurs proies (Proksch, 1994). Dans le cas de *Dendrodoris limbata* il s'agit d'une défense plus sophistiquée puisque cette espèce synthétise sa propre toxine, le polygodial, au goût irritant et répulsif pour les prédateurs. Cette toxine et ses dérivés se retrouvent dans le liseré jaune du manteau, les branchies, les glandes sexuelles et les rubans d'œufs (Avila *et al.*, 2011). Il est intéressant de noter que ce composé se retrouve aussi chez quelques plantes au goût poivré comme le Plantain poivre d'eau (Fukuyama *et al.*, 1980).

Cette espèce vit sur les fonds de coralligène ou de sables grossiers jusqu'à -60 m et se nourrit principalement d'éponges, plus particulièrement du genre *Suberites*. Jusqu'au début des années 1990, elle était considérée comme endémique de Méditerranée avec quelques données probables provenant du sud du Portugal et de la côte atlantique marocaine (Valdez *et al.*, 1996). Aussi, la présence de cette espèce dans notre zone d'étude est une surprise et résulte sans doute d'une introduction involontaire.

Un spécimen a été photographié en plongée par Pierre Cottin en 1991 dans le port de Saint-Quay-Portrieux : c'est la première observation hors de Méditerranée et du proche Atlantique (Valdes, 2001 in <http://www.seaslugforum.net>). L'extension des observations est ensuite rapide. Il est trouvé à Erquy en 2000 par Christian Piron qui y observe entre 5 et 6 individus ainsi que des pontes (Vanhælen, 2000 in <http://www.seaslugforum.net>).

En 2001 il est trouvé dans l'archipel de Pleubian (L'Hardy-Halos & Castric-Fey, 2001) et connaît dès lors une nette extension sur les fonds de sables grossiers de la baie de Saint-Brieuc. Il est photographié en baie de Saint-Malo en 2005 (Sohier *in* <http://doris.ffesm.fr>) où il est maintenant très fréquent. Il est trouvé par Ziemski et Gallon dans l'archipel de Chausey en 2010 (Anonyme, 2010) où il est revu en 2012 (Sichel, 20012). La progression a continué postérieurement à notre période d'étude puisqu'il a été trouvé en 2014 dans la partie polyhaline de l'estuaire de la Rance (Gerla donnée inédite) et à Bouley bay à Jersey (States of Jersey, 2017). Vers l'ouest, cette espèce est maintenant présente jusque dans l'estuaire du Jaudy (Gully & Cochu *in* <http://www.nature22.com/estran22/estran.html>) et pourrait bientôt arriver en baie de Lannion.

Il ne peut s'agir que d'une extension récente à partir d'un point d'introduction au début des années 1990 à Saint-Quay-Portrieux car des prospections systématiques au rabet épibenthique sur l'ensemble de la baie de Saint-Brieuc dans les années 1980 n'avaient pas permis d'y trouver l'espèce (Thouzeau, 1989). Les raisons de cette introduction restent à déterminer, mais il est très probable qu'il s'agisse du transfert de ponte(s) via la coque d'un bateau venant de Méditerranée et ayant séjourné dans le port de Saint-Quay-Portrieux. En effet, il n'y a pas d'échanges connus d'huîtres de la Méditerranée vers la Bretagne et, à plus forte raison, vers la baie de Saint-Brieuc où la culture de l'Huître creuse était cantonnée à quelques parcs en eau profonde de la baie de Binic au début des années 1990. Cette espèce méditerranéenne semble avoir trouvé dans le sud du golfe Normano-Breton, les conditions thermoédaphiques idéales à son développement.

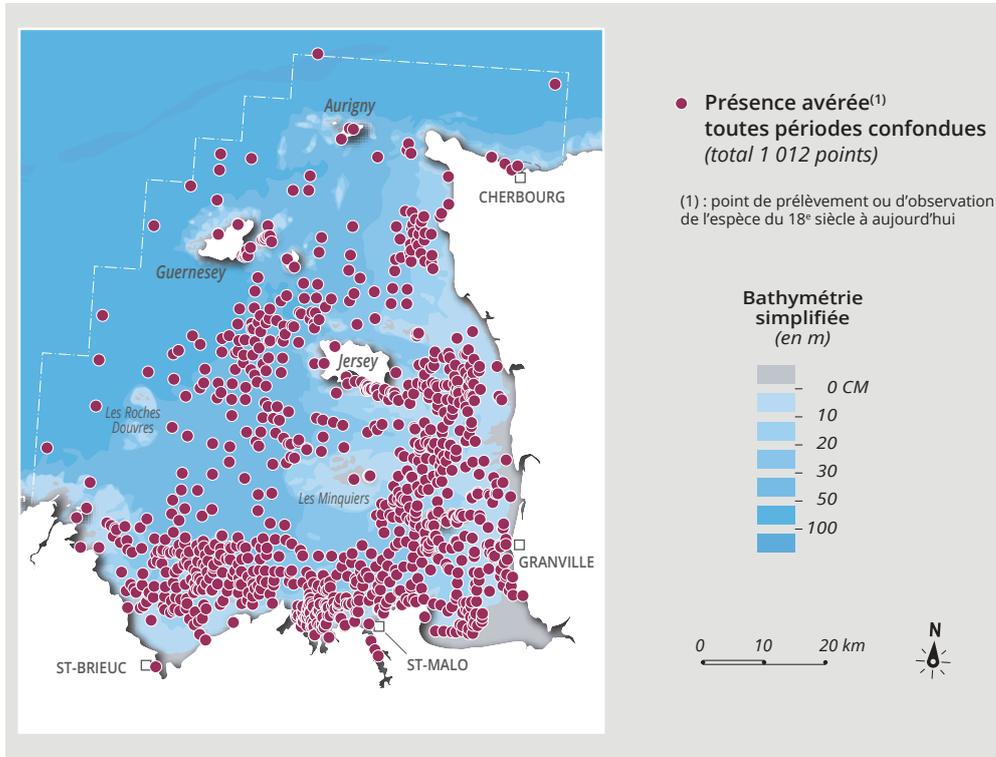


Dendrodoris limbata

Photo Florence Gully

Glycymeris glycymeris (Linnæus, 1758) ; Amande de mer

Mollusca, Bivalvia, Glycymerididæ



L'Amande de mer *Glycymeris glycymeris* se reconnaît à sa coquille quasi ronde et épaisse, de couleur blanchâtre à ocre, marbrée de motifs brun foncé à ocre rouge. Elle possède des stries de croissance concentriques bien visibles sur la face externe de la coquille et un périostacum brun velouté à la périphérie des valves. Inféodée à l'Atlantique Nord-Est, elle se rencontre de la Norvège aux îles du Cap-Vert sur des fonds grossiers de sables graveleux et de graviers ensablés, du bas de l'estran jusqu'à une profondeur d'environ 100 m. Légèrement enfouie dans le sédiment, l'amande est une espèce suspensivore qui se nourrit exclusivement matériel particulaire en suspension, en particulier de phytoplancton.

Pouvant atteindre une taille maximale de 80 mm, cet animal se caractérise par une croissance extrêmement lente et une durée de vie remarquable (Savina & Pouvreau, 2004). Des observations des stries annuelles de croissance à partir de coupes fines de la coquille suggèrent ainsi que les animaux les plus âgés excéderaient 100 ans (Ramsay *et al.*, 2000). Le cycle reproducteur de l'Amande de mer présente une faible saisonnalité avec une gamétogenèse qui semble avoir lieu toute l'année et de manière asynchrone entre les individus (Morvan, 1987 ; Galap *et al.*, 1997). Dans le Golfe, les pontes se déroulent ainsi toute l'année à l'exception de deux courtes périodes en hiver et en été. Après la libération des gamètes dans la masse d'eau, la fécondation donne naissance à une larve véligère dont la durée de vie planctonique serait de 3 à 4 semaines (Noël *et al.*, 1995). Si l'Amande de mer est une espèce dont les sexes sont séparés, des cas d'hermaphrodisme ont cependant été signalés (Lucas, 1965).

A l'image de ce qui est connu en Manche, l'Amande de mer est très largement distribuée dans le Golfe. Elle occupe en particulier les fonds de sables graveleux et de graviers en baie de Saint-Brieuc, dans le secteur de Saint-Malo, le long de la côte ouest du Cotentin ou entre Jersey et Guernesey, par des profondeurs préférentiellement comprises entre -25 et -60 m. L'espèce se fait en revanche plus rare dans les cailloutis présents au sud-

ouest de Barneville-Carteret, au nord du Cotentin, au sud du plateau des Minquiers ou à la périphérie occidentale du Golfe. Cette hétérogénéité de la distribution reflète une réalité biologique, mais aussi une hétérogénéité de l'effort d'échantillonnage lors des travaux d'évaluation des stocks de mollusques filtreurs dans le Golfe (Noël *et al.*, 1995). Des échantillonnages quantitatifs font état de densités très variables dans l'espace qui peuvent atteindre 100 à 300 ind/m² ; les plus fortes densités ont été observées à l'ouest du plateau des Minquiers, à l'ouest de Jersey et au nord de la baie de Saint-Brieuc (Noël *et al.*, 1995 ; Trigui, 2009).

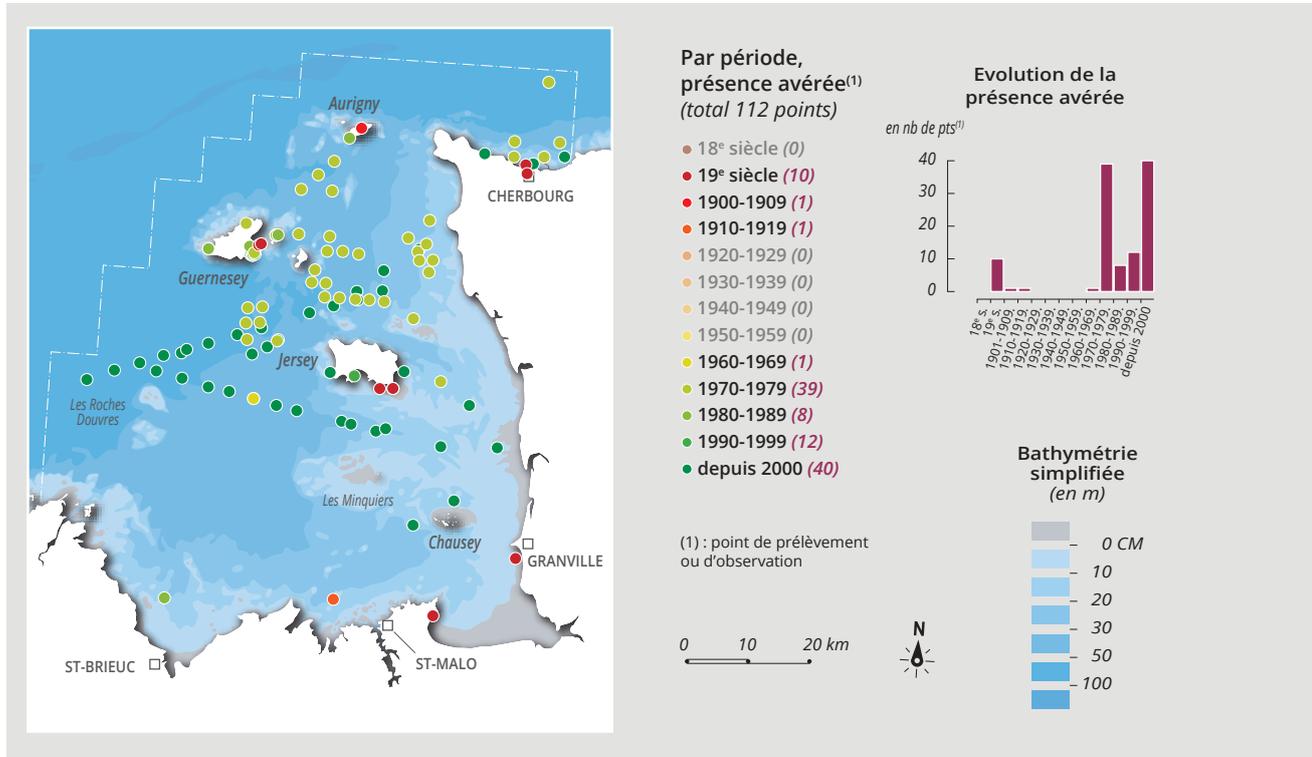
Bien que sa chair soit peu estimée, l'Amande de mer est une espèce comestible qui fait l'objet d'une exploitation à la drague dans le golfe Normano-Breton depuis le début des années 1990 suite à de premières évaluations des stocks réalisées au début des années 1980 par Ifremer (Berthou, 1985 et 1987). Estimé à 600 000 t en 1983 (Berthou, 1987), le stock d'amandes a atteint 1 600 000 t en 1994 (Noël *et al.*, 1995). Alors que l'amande faisait auparavant l'objet de prises accessoires, sa pêcherie s'est progressivement développée en réponse au déclin des pêcheries plus anciennes de praires et de Coquilles Saint-Jacques. Pour assurer la durabilité de la ressource, la taille limite de capture est fixée à 40 mm. Les principaux ports concernés par l'espèce sont Granville, Erquy et Saint-Quay-Portrieux avec plus de 50 bateaux travaillant occasionnellement l'amande et des volumes débarqués qui oscillent entre 3 000 et 5 000 t (Savina, 2004). En 2016, elle a été pour le port de Granville la première espèce en tonnage (2500 t) et la cinquième espèce en valeur (1 065 k€) (données CCI de Granville). Le Golfe est la zone de production la plus importante en France sans effet notable de l'exploitation, somme toute assez faible par rapport à la biomasse disponible, sur les rendements de pêche. La production est pour partie destinée au marché du frais et pour partie congelée en produit entier ou décortiqué dans plusieurs usines normandes ou bretonnes.



Glycymeris glycymeris

Photo Florence Gully

Gouldia minima (Montagu, 1803) Mollusca, Bivalvia, Veneridæ



Gouldia minima est un petit bivalve de la famille des *Veneridæ* atteignant au maximum 15 mm de diamètre. Sa coquille subtriangulaire, à la couleur variable, présente souvent des stries concentriques ou des taches sombres. Largement répartie de la Norvège à la Côte d'Ivoire ainsi qu'en Méditerranée, cette espèce est pourtant absente de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord. Elle fréquente une grande variété de fonds meubles, depuis les sables envasés jusqu'aux graviers, en zone subtidale jusqu'à -200 m. Peu de choses sont connues sur la biologie de cette espèce qui se reproduit en juin sur les côtes anglaises (Hansel, 1961a). Elle possède des siphons très courts l'amenant à vivre très peu enfouie et un manteau frangé de petites excroissances rappelant des tentacules comme chez beaucoup d'espèces de *Veneridæ* vivant dans les sédiments grossiers, ce qui permet de mieux capter les particules organiques circulant à la surface des sédiments (Hansel, 1961b).

Retière (1979) la classait parmi les espèces sténothermes affines des sédiments grossiers. Selon Gaudin (2017), sa répartition en Manche montre qu'il s'agit d'une espèce sténotherme d'eaux chaudes dont la répartition est essentiellement expliquée par les températures minimales hivernales, son abondance et sa fréquence étant maximales là où elles dépassent 8 °C, sans toutefois savoir sur quelle partie du cycle de vie cette température influe (reproduction, croissance, survie ?). Cet auteur a montré une nette progression vers l'est de sa répartition en Manche dans les 35 dernières années, accompagnée d'une forte augmentation de sa fréquence, probablement à cause d'une augmentation des températures de fond en lien avec les changements climatiques en cours.

Lors de l'exploration du Golfe par Retière et Cabioch, de 1969 à 1977, *Gouldia minima* avait une répartition très particulière, limitée au nord de Jersey et au nord du Cotentin selon une répartition similaire à un autre *Veneridæ*, *Clausinella fasciata*. Pourtant une analyse des données recueillies dans notre zone d'étude montre une présence ancienne atteignant le sud-est de Jersey (Duprey, 1877, 1880 et 1883) et même Cancale (Locard, 1886), Saint-Pair (Dautzenberg, 1893) et la baie de Saint-Malo où des individus vivants ont pu

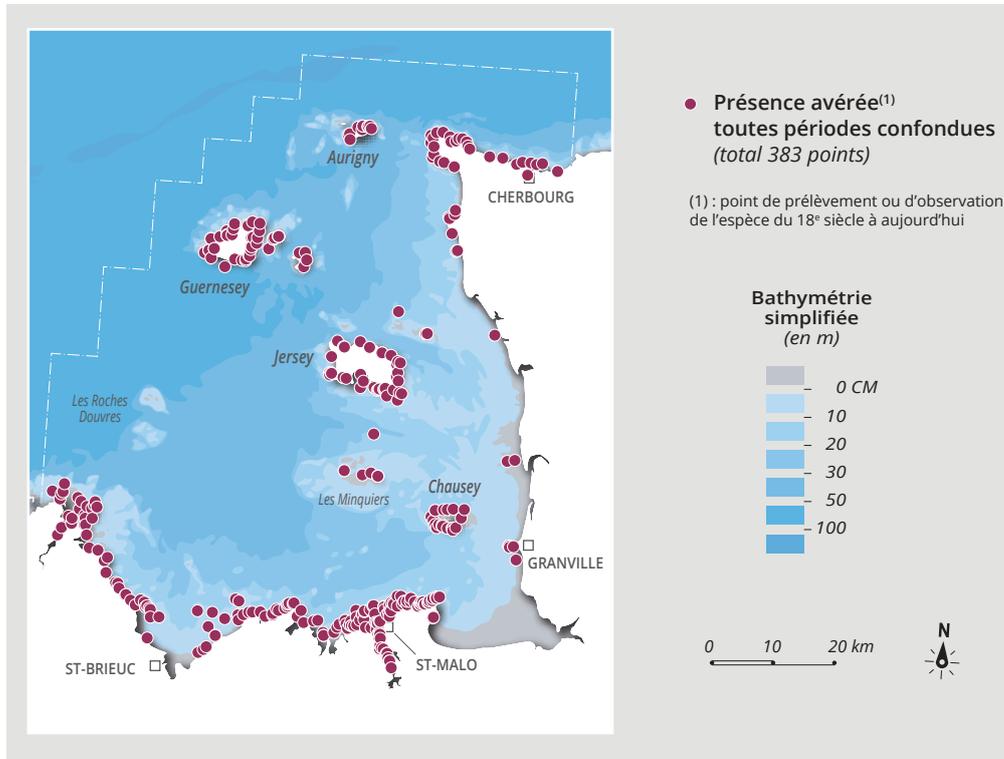
être collectés près du Vieux-Banc (Dautzenberg & Durouchoux, 1913), témoignant d'une aire de répartition ancienne beaucoup plus étendue. La répartition décrite par Retière (1979) était inchangée en 2002 (Trigui, 2009), mais depuis cette date l'espèce semble avoir beaucoup progressé vers le sud et le sud-ouest. En dehors d'une donnée isolée en baie de Saint-Brieuc dès 1985 (Thouzeau, 1989), elle a surtout été trouvée sur presque tous les points des radiales échantillonnées en 2012 lors de la campagne Benthoclim, y compris des Roches-Douvres jusqu'au sud de Jersey, et, plus ponctuellement, près de Chausey lors des suivis DCE en 2007 (Nebout & Olivier, 2008) et de la campagne Cartham en 2012. Il est donc probable que, sur notre période d'étude, cette espèce ait eu une nette contraction de son aire de distribution dans la première moitié du XX^e siècle, suivie d'un regain partiel depuis le début du XXI^e siècle. L'évolution de sa distribution dans les années à venir sera particulièrement intéressante à suivre pour savoir si elle atteindra à nouveau (et durablement) les eaux bretonnes de notre dition, comme semble l'indiquer la modélisation prédictive réalisée par Gaudin (2017).



Gouldia minima

Photo Nicolas Desroy

Haliotis tuberculata Linnæus, 1758 ; ormeau (ZN) Mollusca, Gastropoda, Haliotidæ



L'ormeau *Haliotis tuberculata* est un mollusque gastéropode appartenant à une famille qui ne compte qu'un genre et 56 espèces à travers le monde (Geiger, 1998). Longue d'une dizaine de centimètres environ et large de 6 cm, cette espèce s'identifie immédiatement grâce à la forme très caractéristique de sa coquille ovale, en forme d'oreille et légèrement spiralée. L'extérieur de la coquille à dominante rougeâtre est souvent colonisé par de nombreux organismes dont des bryozoaires, des annélides tubicoles... Plusieurs pores, disposés en ligne, caractérisent également ce coquillage ainsi que l'épaisse couche de nacre qui tapisse l'intérieur de la coquille (Pavat, 2012). En position de vie, l'ormeau se déplace grâce à son pied musculeux, comestible, sur la surface des rochers ou des macroalgues (Clavier & Richard, 1982).

On rencontre cette espèce sur toutes les côtes est de l'Atlantique, des îles Britanniques à l'Afrique de l'Ouest, jusqu'au Sénégal. Les densités les plus importantes de l'ormeau sont observées en Bretagne nord et dans le golfe Normano-Breton, en particulier autour des îles Anglo-Normandes. Il a été montré que la température et la salinité sont parmi les principaux facteurs qui vont contrôler la densité des ormeaux (Clavier, 1987), l'optimum thermique se situant entre 8 et 20 °C (Mgaya & Mercer, 1995). Ce mollusque apprécie les fonds rocheux des zones battues colonisés par les algues dont elle se nourrit. Les jeunes ormeaux se nourrissent de diatomées benthiques et d'algues encroûtantes alors qu'à l'âge adulte, l'ormeau a une préférence pour les macroalgues à thalles dressés. L'alimentation cesse en dessous de 9 °C (Peck, 1989). On peut découvrir l'ormeau dans les anfractuosités des rochers de l'intertidal jusqu'à des profondeurs de l'ordre de -15 m. Principalement nocturne, cette espèce sciaphile préfère les substrats colonisés par des algues calcaires encroûtantes (Clavier & Richard, 1986).

Les femelles libèrent en fin d'été près de 2 millions d'œufs qui sont fécondés en pleine eau (Cochard, 1980). On note un asynchronisme de la ponte sans doute dû à des facteurs environnementaux, telles la nourriture disponible, la température de l'eau et la

photopériode (Cochard, 1980 ; Girard, 1972). Les larves recrutent sur le substrat après 5 à 6 jours de vie pélagique seulement (Girard, 1972). Il s'agit d'une espèce très fragile sensible à des infections bactériennes (Carbinaud, 2015). Hémophile, la moindre blessure est létale. La croissance est lente et un ormeau se reproduit à partir de l'âge de trois ans alors qu'il atteint une taille d'environ 5 cm. Sa taille commerciale de 9 cm correspond à cinq à six années de vie (Cochard, 1982).

L'ormeau est un mollusque très recherché, car extrêmement prisé des gastronomes du monde entier, tant en France, qu'au Japon ou aux États-Unis. Sa relative rareté est à l'origine de son prix élevé ce qui explique qu'il ait été très recherché par le passé et a fait l'objet d'une pêche illégale. Son prix de vente est de l'ordre de 35 à 60 euros/kg en poissonnerie. L'espèce s'est raréfiée en certains points du littoral en raison de sa surexploitation, mais également suite à une pathologie. La bactérie *Vibrio harveyi* est mortelle pour l'ormeau dès que la température de l'eau dépasse 17 °C. Une mortalité massive a touché l'espèce dans la région de Saint-Malo en 1997 en particulier (Mazurié *et al.*, 1999), puis s'est étendue aux îles Anglo-Normandes. Toutefois, les populations d'ormeaux qui ont déjà subi des mortalités semblent mieux résister aux infections microbiennes que celles qui n'ont pas encore été touchées (Dubief *et al.*, 2017).

Des tentatives d'élevage en mer ont obtenu un succès tout relatif alors que des élevages en bassin, à Agon-Coutainville et Gouville-sur-Mer dans la Manche ou à Plouguerneau dans le Finistère nord fonctionnent bien grâce au développement d'une éclosérie adaptée et d'un savoir-faire qui s'est précisé. La pêche subaquatique professionnelle en milieu naturel est localement autorisée en s'acquittant d'une licence. Il s'agit d'une pêche extrêmement encadrée. À titre d'exemple, les débarquements d'ormeaux dans le quartier maritime de Saint-Malo étaient de 7 t en 2012. La pêche de loisir à pied est permise à certaines périodes de l'année et elle se pratique lors des grandes marées lorsque ces coquillages deviennent accessibles. Seuls les individus de plus de 9 cm sont autorisés à la pêche avec une limite de 20 ormeaux par personne. La plupart des ormeaux vendus sur les marchés français proviennent du Golfe, notamment des îles de Chausey et Anglo-Normandes. Le changement climatique actuel est suspecté d'être un facteur favorisant l'émergence de certaines zoonoses défavorables à l'ormeau.

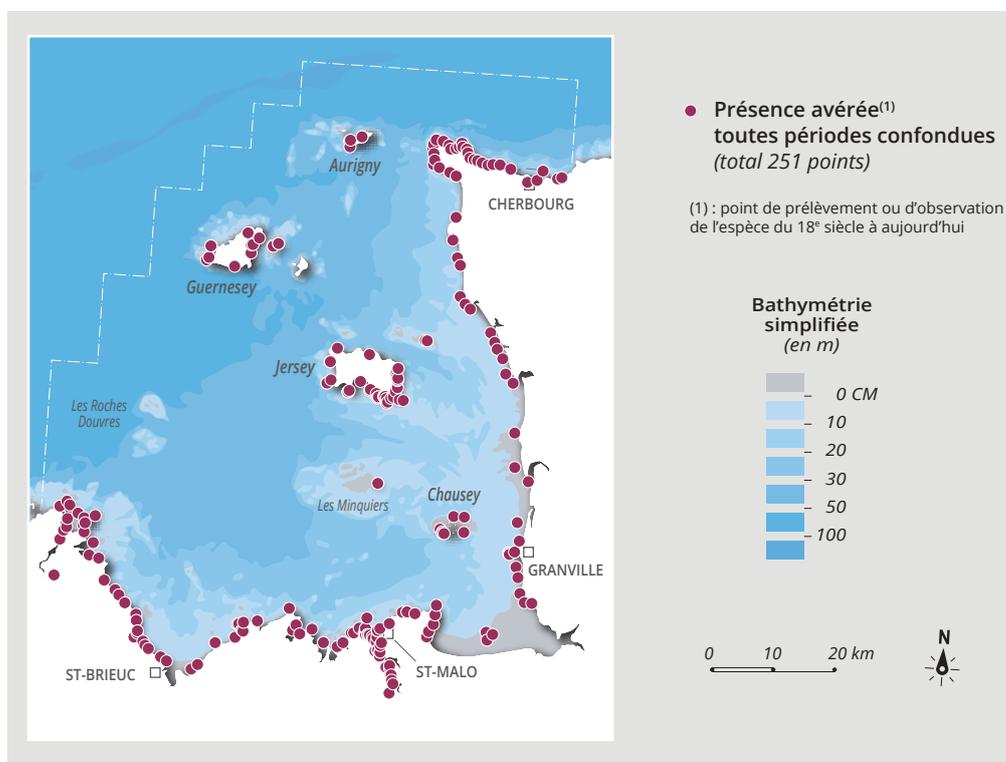


Haliotis tuberculata

Photo Florence Gully

Littorina littorea (Linnæus, 1758) ; Bigorneau comestible, vignot

Mollusca, Gastropoda, Littorinidae



Reconnaisable à sa coquille globuleuse le plus souvent noirâtre (parfois rouge !) avec une large columelle de couleur blanche, le Bigorneau comestible ou vigneau (vignot) est la littorine la moins difficile à identifier. Bien que très recherchée par les pêcheurs à pied amateurs, la pêche professionnelle de cette espèce est très faible sur le littoral français : officiellement moins de 30 t annuelles, pêchées sur les côtes armoricaines (Vérin *in* Quéro *et al.*, 1998). Les bigorneaux présents sur les étals de nos poissonniers sont majoritairement importés d'Irlande et d'Écosse.

L. littorea une espèce amphiatlantique à répartition plutôt boréale, se rencontrant depuis la mer Blanche et le Groenland jusqu'aux côtes ibériques et du New Jersey. Il vit sur les côtes rocheuses ou sur les estrans meubles où existent des supports solides, principalement en zone intertidale au-dessous du niveau de mi-marée, même si on peut le rencontrer jusqu'à -60 m dans la partie nord de son aire de répartition. Euryhalin, il peut se rencontrer dans les estuaires jusque dans la zone mésohaline. C'est un brouteur d'algues microscopiques, de débris et d'algues vertes (ulves et entéromorphes). *L. littorea* atteint sa maturité sexuelle à 2 ans et se regroupe au printemps en haut d'estran pour se reproduire. La femelle libère des capsules ovigères pélagiques d'où éclosent, après une semaine de dérive dans la masse d'eau, des larves menant une vie planctonique pendant environ un mois. Les capacités de dispersion de l'espèce sont donc importantes.

Cette espèce est actuellement largement répartie sur l'ensemble du littoral rocheux du Golfe, mais les abondances sont très variables dans le temps et dans l'espace. L'exemple le plus marquant concerne les îles Anglo-Normandes où *L. littorea* était même quasi absente au XIX^e siècle, excepté à Aurigny où elle était fréquente (Marquand, 1901). Elle était si rare à Guernesey que Tomlin (1928) déclarait n'en avoir trouvé que quelques spécimens en 40 ans de prospection de la malacofaune de l'île. D'ailleurs, selon Cooke & Gwatkin (1878), le Bigorneau comestible était remplacé à cette période sur les étals des

poissonniers de Guernesey par le monodonte *Osilinus lineatus*, connu en Bretagne sous l'appellation de « Bigorneau des chiens » et qui doit ce surnom au peu de valeur gustative accordée localement à cette espèce. La situation a lentement évolué puisque Bréhaut (1956) signalait en avoir trouvé 20 spécimens en quelques années, ce qui est quand même très loin de l'abondance alors connue sur les côtes bretonnes et normandes ! Lors d'une étude sur l'étagement des organismes intertidaux à Guernesey, Sercq et Aurigny, Bréhaut (1972) signale que, bien que rare, *L. littorea* peut être trouvé régulièrement à Guernesey, particulièrement sur la côte orientale, mais qu'il est devenu très rare à Aurigny et qu'il est absent de Sercq ! Toutefois, la progression a continué à la fin du XX^e siècle, puisque, actuellement, Chambers (2008) la signale en abondance « raisonnable » dans les îles Anglo-Normandes, et même « vraiment commune » dans l'archipel des Minquiers. Les raisons de cette rareté locale restent mystérieuses, d'autant que l'espèce est très abondante sur les côtes rocheuses du nord-ouest du Cotentin, si proches d'Aurigny... Il serait intéressant de le rechercher sur le plateau des Roches-Douvres où il n'a pas encore été signalé, mais qui est très pauvrement prospecté.

Le Bigorneau comestible, si connu des pêcheurs à pied et des amateurs de plateaux de fruits de mer, fait partie de notre patrimoine culinaire, mais aussi du patrimoine culturel des populations littorales. Ainsi, il serait difficile de conclure cette note sans rendre hommage à Alain Jourden, champion du monde de cracher de bigorneau, avec une distance record de 11,04 m obtenue aux championnats du monde de cette discipline à Sibiril en 2011. Pour le moment, les essais des auteurs de cet atlas paraissent bien pitoyables pour qu'ils osent se confronter à l'élite de ce sport sans un entraînement soutenu...



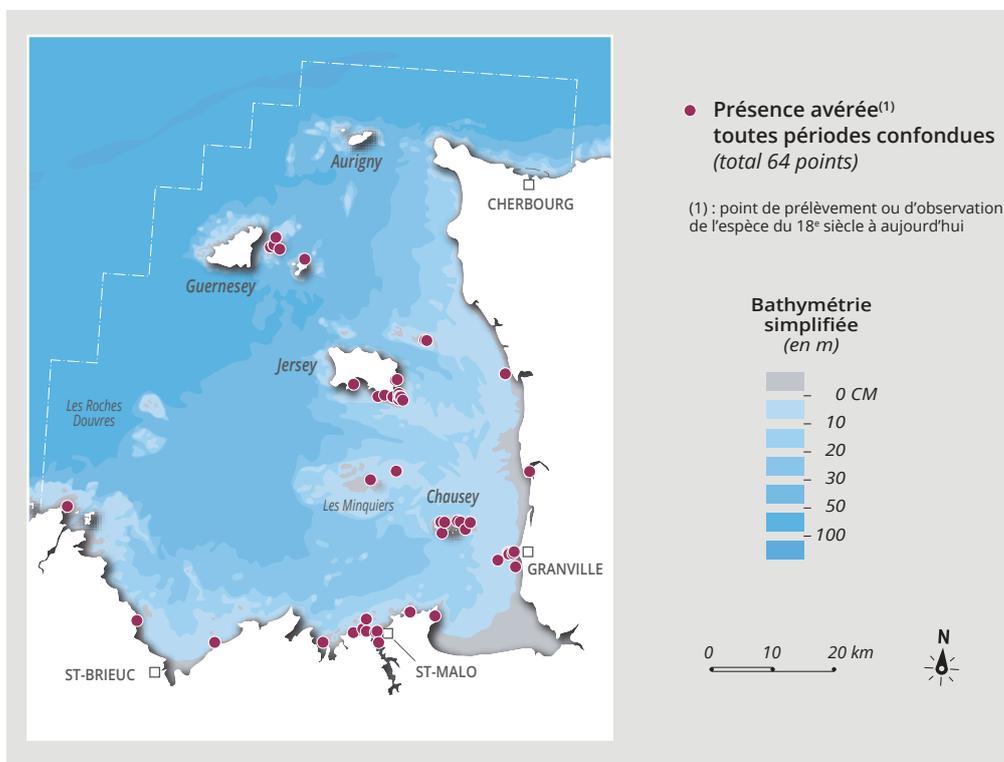
Littorina littorea

Lancieux. 09/03/2012

Photo Patrick Le Mao

Mactra glauca Born, 1778 ; Grande Mactre

Mollusca, Bivalvia, Mactridæ



Mactra glauca est un bivalve de grande taille (de 7 à 11 cm au stade adulte) caractérisé par deux valves légèrement triangulaires et symétriques, de couleur crème à beige avec des stries radiaires brun clair. L'intérieur de la coquille est blanc et présente un sinus palléal peu indenté. Le Granché & Damerval (*in* <http://doris.ffessm.fr>) signalent l'existence d'une variété albinos assez rare : *M. glauca* f. *albida* (Locard). La charnière présente un ligament bien développé ainsi que des dents cardinales soudées à leur base et formant un V. La charnière est bordée par des dents latérales. La taille de *M. glauca* dépasse de loin celle des autres représentants du genre. Ainsi, l'espèce voisine vivant sur les côtes du nord-ouest de l'Europe, *M. sultorum*, ne mesure au plus que 5 centimètres. Cette espèce est pourvue d'un pied puissant qui lui permet de s'enfouir très rapidement (en moins de trois minutes) dans le sédiment (Trueman, 1968). Selon Chambers (2008), à Jersey cette espèce est plutôt sélective sur le plan édaphique, évitant les zones de sédiments grossiers tels que les graviers pour s'installer dans les zones de sables fins propres, alors qu'en baie de Saint-Malo elle est inféodée aux sables à gros grains très meubles (Dautzenberg & Durouchoux, 1913).

Cette espèce lusitanienne (affine des eaux tempérées chaudes) est présente depuis la Manche jusqu'aux côtes sud du Maroc et en mer Méditerranée. Accessible sur l'estran lors des très grandes marées, elle peut vivre jusqu'à -200 m. Sa limite nord de distribution se situe au niveau des côtes sud-ouest de l'Angleterre (côtes de Cornouaille), où elle reste toutefois rare et n'a pas été revue depuis le début du XX^e siècle (<https://naturalhistory.museumwales.ac.uk>). L'intérêt des conchyliologistes britanniques pour ce coquillage rare dans les eaux du Royaume-Uni est à l'origine du nom de « five Shilling shell » conféré à cette espèce, en référence au prix où les coquilles étaient vendues autrefois aux collectionneurs. Dans le Cotentin, elle est dénommée « fiâ ».

Les zones d'abondance de cette espèce dans le Golfe sont très localisées, hormis quelques présences signalées çà et là le long du littoral. De fortes densités de *M. glauca*

ne se rencontrent qu'en baie de Saint-Malo, aux alentours de Granville, dans l'archipel de Chausey, et sur les côtes sud-est de Jersey. La présence de *M. glauca* sur les côtes de l'île principale de Guernesey, signalée par plusieurs auteurs anciens (Gosselin, 1810 ; Duncan, 1841 ; Jeffreys, 1862-1869) a été contestée par Marshall (1897) et n'a pas donné lieu à d'observations récentes. Selon Marshall (1897), *M. glauca* était rare à Herm mais très commune à Jersey où plusieurs douzaines d'individus pouvaient être pêchés en une seule marée. C'est toujours le cas actuellement et Chambers (2008) confirme que les sites jersiais de La Rocque et Seymour Tower sont toujours des zones très colonisées par *M. glauca*. On connaît peu la biologie de cette espèce (âge de maturité sexuelle, capacité de reproduction, vitesse de croissance) et les estimations des stocks sont inexistantes. Cette espèce fait pourtant l'objet d'une notable pression de capture par les pêcheurs à pied. Nombreux sont les amateurs qui capturent cette espèce lors des grandes marées, pour son goût qu'ils situent entre le homard et le pétoncle. La pêche de *Mactra glauca* est soumise en Bretagne aux mêmes règles que les espèces beaucoup plus petites et beaucoup plus communes *Spisula solida* et *Mactra corallina*, à 100 individus ou 3 kg par pêcheur et par jour, ce dernier poids correspondant d'ailleurs à seulement quelques individus de *Mactra glauca* de 10 cm (Gaspar *et al.*, 2001) ! Des règles de pêche propres à cette espèce, tenant compte de sa rareté et de ses paramètres biologiques, sont indispensables.

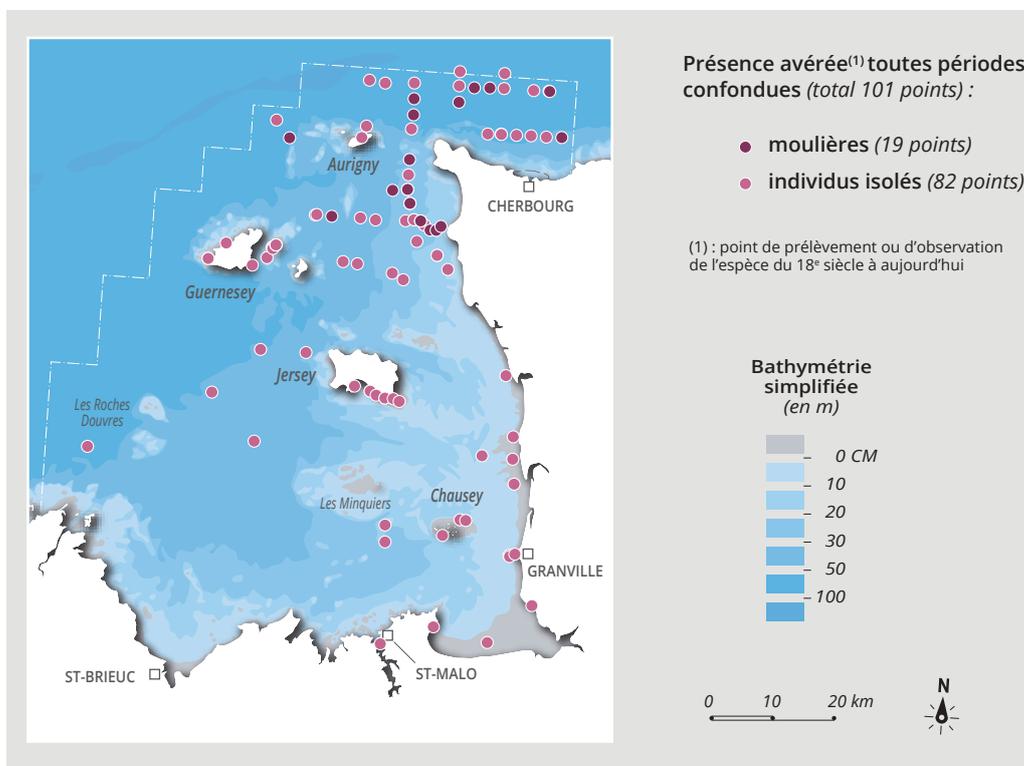


Mactra glauca

Photo Florence Gully

***Modiolus modiolus* (Linnæus, 1758) ; Grande Modiole (Ospar, ZN)**

Mollusca, Bivalvia, Mytilidæ



Modiolus modiolus est le plus grand *Mytilidæ* de l'Atlantique Nord puisque les plus grands spécimens peuvent atteindre une longueur de 23 cm et atteindre un âge supérieur à 45 ans (Anwar *et al.*, 1990) ! Cette espèce circumboréale se rencontre dans le Pacifique et l'Atlantique Nord. En Europe elle atteint sa limite sud de répartition en Manche occidentale, car les données du golfe de Gascogne (Hayward & Ryland, 2003) et de Tunisie (Aloui-Bejaoui & Afli, 2012) sont très douteuses. Présente dans le golfe Normano-Breton où elle atteint sa limite méridionale de répartition régulière, elle est très exceptionnelle dans la région de Roscoff (Cabioch *et al.*, 1976).

Des études menées en Irlande du Nord montrent que la maturité sexuelle de cette espèce n'est atteinte qu'au bout de plusieurs années. Les cycles de reproduction sont extrêmement variables sur l'aire de distribution. Elle est printanière et estivale, parfois en mars et avril puis principalement de juin à août, en Scandinavie méridionale, mais seulement estivale à Tromsø, au nord du cercle polaire (Brown, 1984). Par contre, dans le Strandford Lough, en Irlande du Nord, la reproduction est étalée sur l'ensemble de l'année, sans pic notable de ponte (Seed & Brown, 1977). Bien qu'elle puisse être trouvée par individus isolés, la Grande Modiole est surtout connue pour former, dans les eaux boréales, des moulières subtidales de tailles très variables de 10 m² à plusieurs kilomètres carrés, le plus souvent sur quelques dizaines d'hectares, depuis l'infra littoral jusqu'à -200 mètres de profondeur, riches en biodiversité associée. Les substrats fréquentés sont extrêmement variables depuis les fonds rocheux jusqu'aux fonds de vase cohésive, le plus souvent sur des sédiments grossiers ou des cailloutis en condition haline de pleine mer.

Les moulières de *Modiolus modiolus* font partie des habitats menacés et/ou en déclin identifiés par la Convention Oskar pour la protection du milieu marin de l'Atlantique Nord-Est et, à ce titre, les pays signataires de la convention doivent s'engager à les identifier et à mettre en place des protections effectives dans les eaux sous leur juridiction.

Les déclinés observés sont, la plupart du temps, dus à des impacts liés à la pêche aux arts traïnants, et il existe de multiples exemples de très fortes régressions, voire destructions, de cet habitat dues à la pêche de la Coquille Saint-Jacques à la drague en mer d'Irlande. La régression de l'espèce est très notable en mer du Nord (Callaway *et al.*, 2007). Compte tenu de la longue espérance de vie de cette espèce, il n'y a pas encore de correspondances évidentes entre le changement climatique et la régression des moulières les plus méridionales, comme cela avait été envisagé par Hiscock *et al.* (2004).

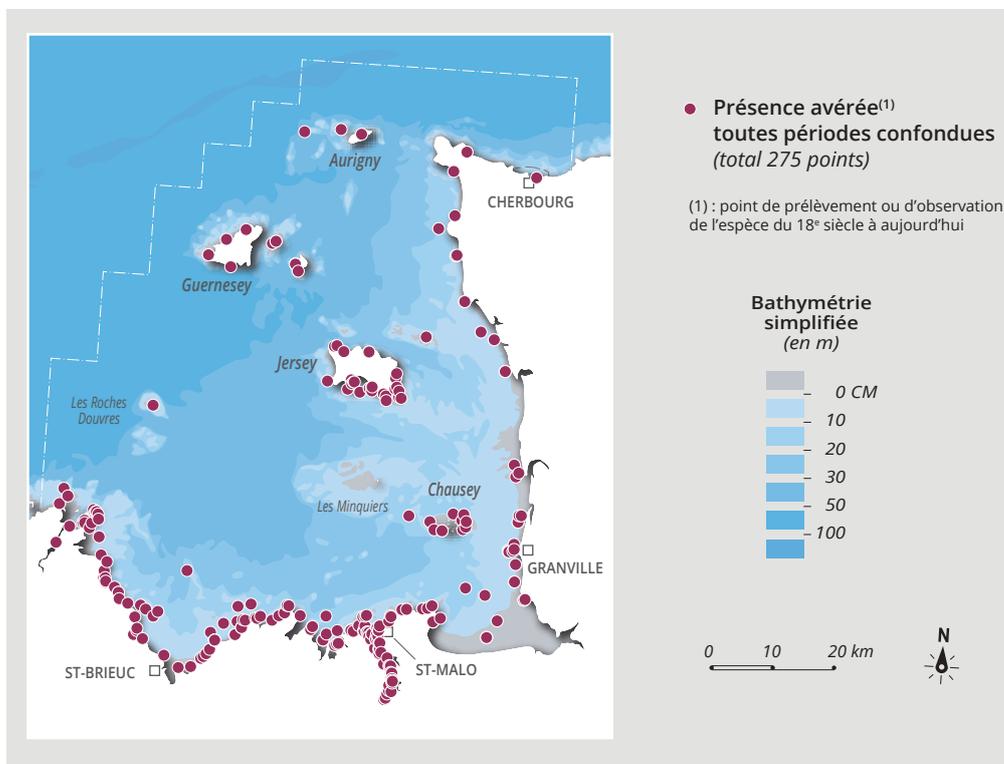
Dans notre zone d'étude *Modiolus modiolus* est surtout présente dans la moitié nord, mais des individus isolés ont été occasionnellement trouvés au sud jusqu'aux côtes bretonnes. Les explorations de Cabioch et Retière au début des années 1970 ont permis d'identifier au nord-ouest du Cotentin d'importantes moulières de *Modiolus modiolus*, intégrant quelques spécimens de l'espèce méridionale *Modiolus barbatus* (Cabioch *et al.*, 1976 ; Retière, 1979), cette dernière espèce formant des moulières pures près du plateau des Roches-Douvres. Les moulières de *Modiolus modiolus* sont particulièrement denses dans la région de La Hague et semblent bien être les derniers témoins vers le sud des moulières des mers nordiques. Il n'y a pas eu depuis, de recherches systématiques de ces moulières situées dans des zones difficiles à échantillonner (fonds durs dans des zones de courants violents). Trois spécimens isolés ont été collectés devant Omonville-la-Rogue par -70 m entre 2000 et 2005 pour le travail d'Halanych *et al.* (2012) mais des dragages menés dans le raz Blanchard par Foveau *et al.* (2017) n'ont pas permis d'y collecter un seul individu. Une exploration ciblée sur les stations identifiées par Retière et Cabioch serait donc souhaitable pour s'assurer de la pérennité de ces moulières, qui mériteraient une protection spécifique : les moulières présentes dans les eaux guernesaises pourraient bénéficier des mesures préconisées dans le United Kingdom Biodiversity Action Plan de 1994 et celles présentes dans les eaux françaises devraient être protégées en priorité conformément aux engagements internationaux de la France au sein de la Convention Ospar.



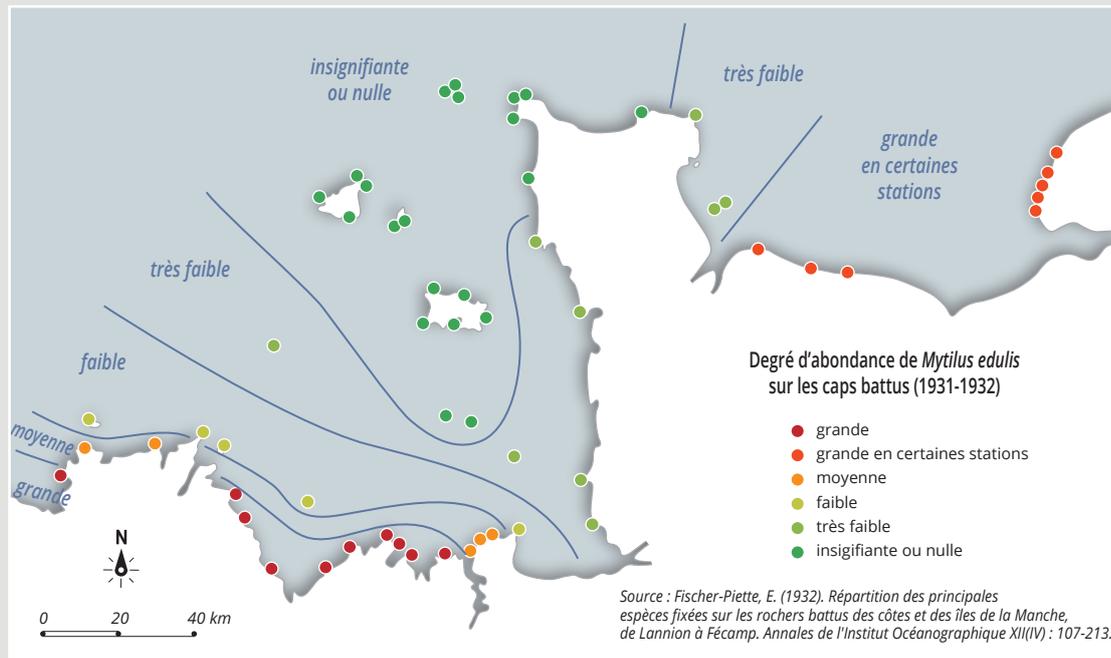
Modiolus modiolus

Photo Nicolas Desroy

***Mytilus edulis* Linnæus, 1758 et *Mytilus galloprovincialis* Lamarck 1819 ;
Moule bleue et Moule de Méditerranée**
Mollusca, Bivalvia, Mytilidæ

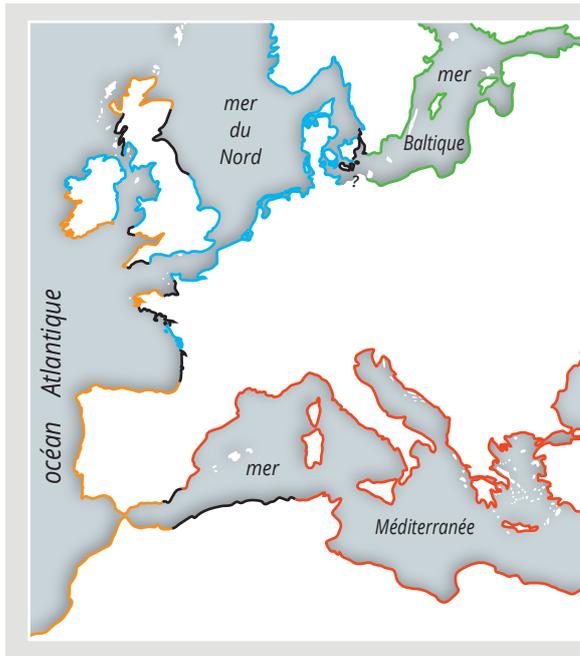


Les moules signalées par les anciens auteurs dans le golfe Normano-Breton sont généralement attribuées à *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* (Dautzenberg & Durouchoux, 1913 ; Fischer, 1929). Par ailleurs, Fischer (1928) signale que les *Mytilus edulis* « typiques » ne sont présentes ni à Roscoff, ni à Saint-Malo mais sont présentes dans les régions plus nordiques de la Manche orientale et de la mer du Nord. Il explique ainsi, par la succession de ce qui était alors considéré comme des variétés, la répartition singulière des moulières dans notre zone d'étude, qui se raréfie d'ouest en est (*M. cf. galloprovincialis*) pour ne réapparaître avec une certaine abondance qu'en baie de Seine (*Mytilus edulis*). Toutefois, Fischer-Piette reconnaît en 1932, qu'il est très difficile de rapporter l'ensemble des moules indigènes à *M. galloprovincialis* sur la simple morphologie, tant les variations locales sont importantes en fonction des caractéristiques hydrologiques. Quoi qu'il en soit, la moule sauvage du Golfe a été, jusqu'à une période récente, facilement séparable de la Moule bleue *Mytilus edulis* importée localement pour être élevée sur bouchots. Outre les critères morphologiques de la coquille, assez faciles à apprécier sur les individus les plus typiques, les périodes de pontes étaient décalées dans le temps avec des périodes de remplissage au printemps pour la moule sauvage et de l'été à l'hiver pour la moule de bouchot. Par ailleurs, la croissance était beaucoup plus rapide chez la moule sauvage qui pouvait atteindre plus de 5 cm en quelques mois et près de 8 cm en un an. La couleur de la chair était très différente, la coloration crème ou orange de la moule de bouchot étant due au carotène et celle, plus violacée (grise à la cuisson) de la moule sauvage étant due aux anthocyanes (Rougerie & Le Mao, 1998).



Au cours des dernières décennies, l'utilisation de marqueurs moléculaires a montré l'incroyable complexité de la distribution des moules *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis* le long des côtes d'Europe occidentale avec une distribution en mosaïque des deux espèces et la présence de trois zones hybrides successives le long du littoral français (Bierne *et al.*, 2003 ; Hilbish *et al.*, 2012). Ces résultats corroborent pour partie les premières observations naturalistes et les complètent. Ainsi, *M. galloprovincialis* est présente le long des côtes de la péninsule Ibérique ainsi qu'en Bretagne Nord jusqu'à la baie de Saint-Brieuc, tandis que *M. edulis* est présente en Manche orientale-mer du Nord, mais également le long des côtes de Charente et de Vendée. Le Golfe est ainsi une des 3 zones d'hybridation naturelle entre des *M. galloprovincialis* et des *M. edulis*. Par ailleurs, la mytiliculture est à même d'impacter la distribution des espèces en favorisant la colonisation des estrans par des recrues issues des zones de production. L'analyse d'une population naturelle de Granville montre un mélange d'individus de *M. galloprovincialis* et d'individus de *M. edulis* très proches génétiquement des individus récoltés en Charente dans l'un des principaux bassins de la mytiliculture (Bierne *et al.*, 2003). Récemment, Hilbish *et al.* (2012) ont néanmoins suggéré que *M. galloprovincialis* progresserait vers l'est dans le Golfe en réponse au changement climatique.

Les caractères spécifiques sont donc de plus en plus difficiles à apprécier sur les moules sauvages suite à des croisements avec *M. edulis* qui forment la base de nos élevages sur bouchots. Ceux-ci sont apparus sur notre littoral à la fin des années 1950 et dans le courant des années 1960 et se sont étendus dans les baies des Côtes-d'Armor, en baie du Mont-Saint-Michel et le long de la côte ouest du Cotentin. Le golfe Normano-Breton est actuellement devenu la principale zone de production de moules de bouchot en France avec une production de plus de 30 000 t (60 % de la production nationale). En parallèle, les moulières sauvages se sont étendues et le schéma de distribution proposé par Fischer-Piette (1929) n'est plus du tout apparent, les zones d'absence étant maintenant largement colonisées.



Distribution des espèces en Europe :

- *Mytilus edulis*⁽¹⁾
- a b *Mytilus galloprovincialis*
(a en Atlantique ; b en Méditerranée)
- *Mytilus trossulus*
- zones hybrides

(1) : le complexe d'espèce *Mytilus edulis* présente une structure particulière nommée mosaïque hybride.

0 500 1 000 km



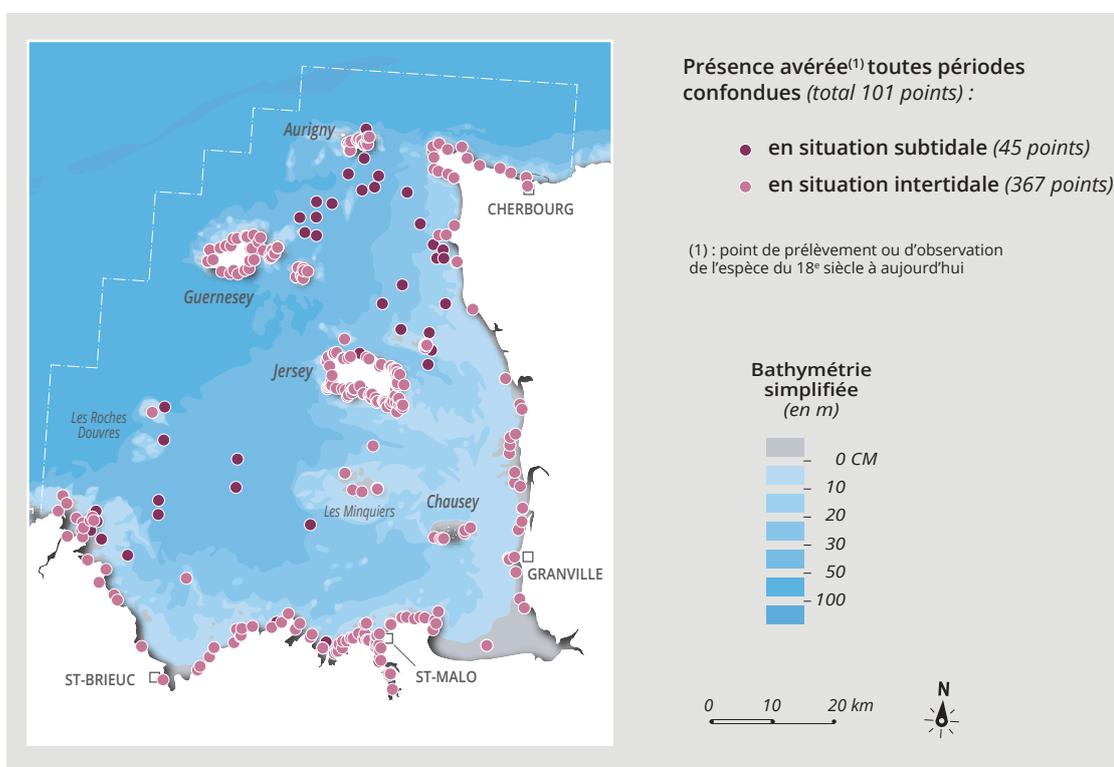
Sources : Skibinski *et al.*, 1983 ; Bierne *et al.*, 2003.

Mytiliculture sur bouchots en baie du Mont-Saint-Michel

Photo Patrick Le Mao



Nucella lapillus (Linnæus, 1758) ; pourpre, nucelle (OSPAR, ZN) Mollusca, Gastropoda, Muricidæ



La nucelle *Nucella lapillus* est un gastéropode à coquille épaisse et spiralée, tantôt lisse, tantôt côtelée, dont la taille peut atteindre jusqu'à 4 cm. Elle possède de nombreux noms vernaculaires qui reflètent différentes particularités de sa biologie. Elle est ainsi communément appelée « Pourpre petite pierre », en référence à la pourpre, teinture rouge violacée qui était jadis extraite de l'animal pour coloriser les parchemins et les enluminures, teindre les tissus ou produire des peintures. En Bretagne, cette exploitation est bien documentée en différents sites datant de la Protohistoire jusqu'au Moyen Âge (Cocaign, 1997). Dans le Golfe, un site important d'exploitation datant de l'époque gallo-romaine a été décrit en baie de Saint-Brieuc à Hillion. Espèce prédatrice, elle est également nommée « Bigorneau perceur » en raison de la manière dont elle ingère ses proies, principalement des moules et autres bivalves mais également des balanes et des patelles, en perforant leur coquille avant d'injecter des sucs digestifs pour prédigérer leurs tissus et les aspirer à l'aide de sa trompe. Enfin, elle est occasionnellement appelée « Bigorneau blanc », en raison de la couleur de sa coquille bien que celle-ci soit très variable en fonction de son régime alimentaire, plutôt blanche ou jaune si elle se nourrit principalement de balanes, plutôt crème ou brun si son régime est surtout à base de moules.

La nucelle est une espèce gonochorique à fécondation interne, qui s'accouple au printemps. La femelle dépose sous les rochers ou dans les crevasses une quinzaine de capsules ovigères cornées jaunes ou rosées de 7–8 mm de hauteur qui contiennent quelques centaines d'œufs. Les pontes de différentes femelles sont regroupées et forment des tapis de capsules caractéristiques. Seuls quelques œufs parviendront à maturité et donneront naissance à un jeune individu benthique. La nucelle atteint sa maturité sexuelle lors de sa troisième année et peut vivre cinq à six ans.

Elle est largement distribuée dans l'Atlantique Nord, de l'Arctique au détroit de Gibraltar à l'est et du Groenland à New York à l'ouest. Très commune en Manche, elle est présente

sur les substrats rocheux du niveau de mi-marée jusqu'à une profondeur d'environ -50 m. Dans le Golfe, elle est abondante sur l'ensemble des estrans rocheux et les quelques lacune de la carte sont dues à un manque de signalement pour une espèce très banale. Elle se retrouve également en zone subtidale jusqu'à -40 m, en particulier dans les secteurs de fort hydrodynamisme comme entre Aurigny et Guernesey (Retière, 1979).

L'espèce est particulièrement sensible à certains polluants tels que le tributylétain (TBT) autrefois très utilisé dans les peintures antifouling ; prohibé en France dès 1982 pour les navires de moins de 25 m, ce composé persistant dans le milieu est totalement interdit en France depuis le 1^{er} janvier 2004 à l'exception des navires de la Marine nationale (Huet, 2004 ; Huet *et al.*, 2008). Il provoque chez *N. lapillus* des dérèglements hormonaux qui se traduisent par une masculinisation des femelles (développement d'organes sexuels mâles) pouvant conduire à leur stérilité (Smith, 1971). Ce phénomène connu sous le nom d'« imposex » est proportionnel au degré de contamination par le TBT et fait de la nucelle un très bon indicateur de cette pollution (Gibbs *et al.*, 1987 ; Huet *et al.*, 1996). Il a conduit au déclin spectaculaire des populations dans certaines régions européennes et au classement de *N. lapillus* sur la liste des espèces menacées ou en déclin de la Convention Oskar pour la protection du milieu marin de l'Atlantique Nord-Est. Elle est ainsi l'un des rares invertébrés marins inscrits sur cette liste et le suivi de la contamination des eaux côtières par le TBT à partir de l'imposex fait l'objet d'un suivi obligatoire par les pays signataires de la Convention Oskar depuis 2003. Dans le Golfe, ce suivi qui porte sur plusieurs stations du Nord-Cotentin comprises entre le cap de La Hague et la pointe de la Loge montre une contamination maximale dans le port des Flamands (Cherbourg) et un déclin du degré de contamination au fur et à mesure de l'éloignement de la source de contamination. Par ailleurs, depuis 2003, le degré de contamination des nuelles a fortement chuté de sorte que le pourcentage de femelles peu ou pas impactées par l'imposex est désormais proche de 90 %.

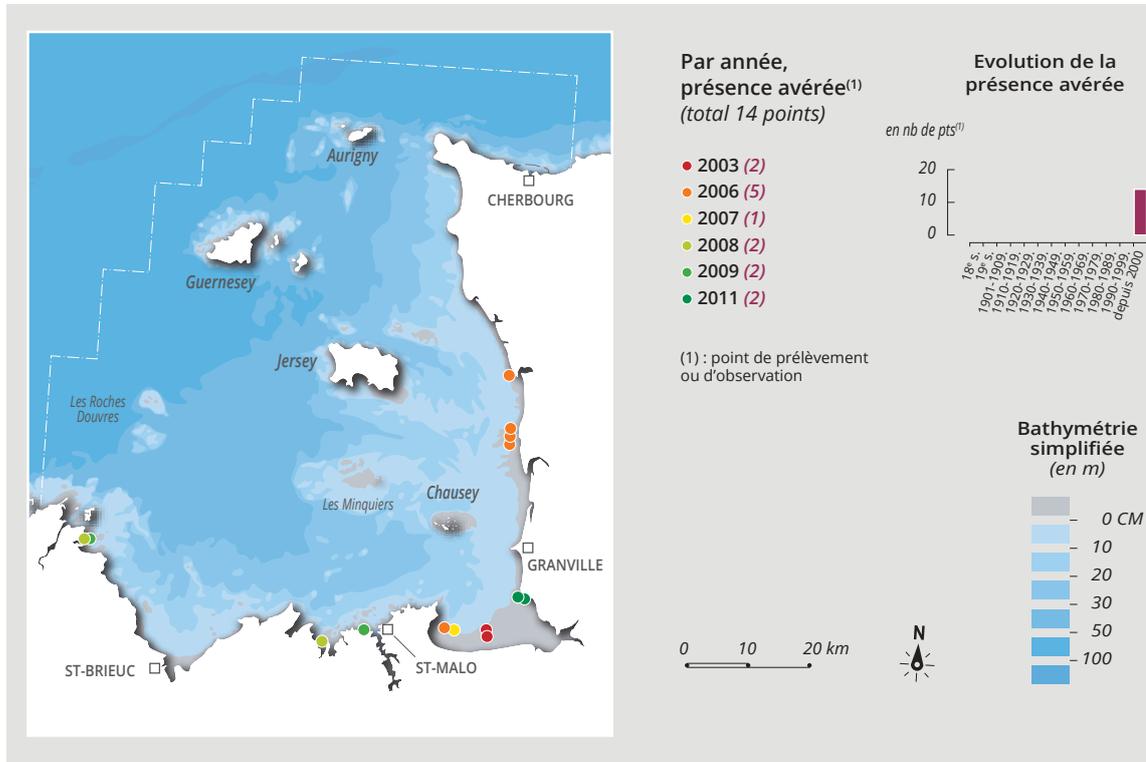
La pression de prédation qu'exerce la nucelle sur les moules peut avoir une incidence économique néfaste sur les élevages mytilicoles dans le Golfe. L'espèce est ainsi ramassée par les mytiliculteurs sur et autour des bouchots et des réflexions sont menées par le syndicat Synergie mer et littoral (Smel) pour valoriser cette ressource, que ce soit pour l'alimentation humaine ou pour la recherche de molécules d'intérêt.



Nucella lapillus

Photo Patrick Le Mao

Ocenebra inornata (Récluz, 1851) ; Bigorneau perceur japonais (NI) Mollusca, Neogastropoda, Muricidæ



Cette espèce est très proche morphologiquement du Bigorneau perceur indigène *Ocenebra erinacea* dont il se distingue, à l'âge adulte, par l'épaisseur et l'ornementation du labre. Le canal siphonal n'est pas clos chez les jeunes individus et peut n'être que partiellement clos chez certains adultes.

Originaire du Japon et de Corée, il a été introduit en 1924 sur la côte occidentale des États-Unis lors de transferts d'huîtres et de palourdes (Gouletquer, 2016). Des travaux récents ont montré une similitude de structure génétique entre les populations françaises et celles de la côte ouest américaine et ont conclu que son introduction dans les pertuis charentais était probablement due à des transferts massifs d'huîtres creuses du Puget-Sound (État de Washington) entre 1971 et 1975 (Martel *et al.*, 2004), bien que l'espèce n'ait été découverte dans les pertuis qu'en 1994 (Pigeot *et al.*, 2000). Il a ensuite été trouvé en baie de Quiberon en 2000 (Bouget *et al.*, 2001), puis en Hollande près de Yerseke (Faasse & Ligthart, 2009), dans le Kattegat (Lützen *et al.*, 2012) et au Portugal (Afonso, 2011). Partout, sa présence est liée à des transferts d'huîtres d'élevage et son extension en Europe n'est donc sans doute pas achevée.

O. inornata vit principalement sur l'estran et dans les petits fonds non découvrants, jusqu'à -15 à -25 m, de préférence sur des fonds envasés et sur les bancs d'huîtres. C'est un prédateur de bivalves pouvant s'attaquer aux Huîtres creuses *Crassostrea gigas* sur les parcs d'élevage. Comme *O. erinacea*, la femelle d'*O. inornata* pond des oothèques contenant une douzaine d'œufs qu'elle fixe sur divers supports (roche, coquilles, capteurs d'huîtres...). Mais, contrairement à *O. erinacea* dont les jeunes stades ont une courte période pélagique, les larves d'*O. inornata* sont benthiques depuis leur sortie de leur capsule ovigère jusqu'à leur métamorphose. Leur capacité de dispersion naturelle est donc très limitée.

Dans le Golfe, il a été rencontré pour la première fois sur le banc des hermelles de Sainte-Anne en baie du Mont-Saint-Michel en 2003 (Trigui, 2009). Dans cette baie, un examen des Bigorneaux perceurs dragués sur les parcs à Huîtres plates en eau profonde de Cancale a montré qu'*O. inornata* ne représentait que 4 % des *Ocenebra* identifiés en 2006 (n = 915) (Desroy & Le Mao, donnée inédite) mais il était fréquent en 2011 sur les massifs d'hermelles de Champeaux (Le Mao, donnée inédite). Sur la côte occidentale du Cotentin, il est déjà largement répandu de Pirou à Agon-Coutainville en 2006 (Basuyaux & Brunet, 2007), mais en 2017, il ne représentait que 1 % des Bigorneaux perceurs et ne semblait pas présenter localement un caractère invasif (<http://www.smel.fr/2017/07/15/les-populations-de-Bigorneaux-perceurs-predateurs-de-Bivalves-dans-la-manche/>) bien qu'il ait étendu son aire de répartition de Saint-Martin-de-Bréhal à Gouville. Ailleurs dans le Golfe, il a été signalé en 2009 sur des roches près des parcs à huîtres en baie de l'Arguenon (Le Mao, donnée inédite) et 2008 et 2009 près de dépôts à huîtres à Plouézec (Delisle *et al.*, 2010). Dans tous les cas, la présence de cette espèce est limitée à la proximité des parcs à huîtres et il est hautement probable qu'elle ait été introduite localement par le transfert de naissains d'Huîtres plates à partir de la baie de Quiberon ou d'Huîtres creuses à partir des pertuis charentais. Pour le moment, *O. inornata* ne présente pas de fortes densités sur les sites colonisés et elle ne peut pas encore y être considérée comme un prédateur important de bivalves comparée au Bigorneau perceur indigène *O. erinacea* et au pourpre *Nucella lapillus*.



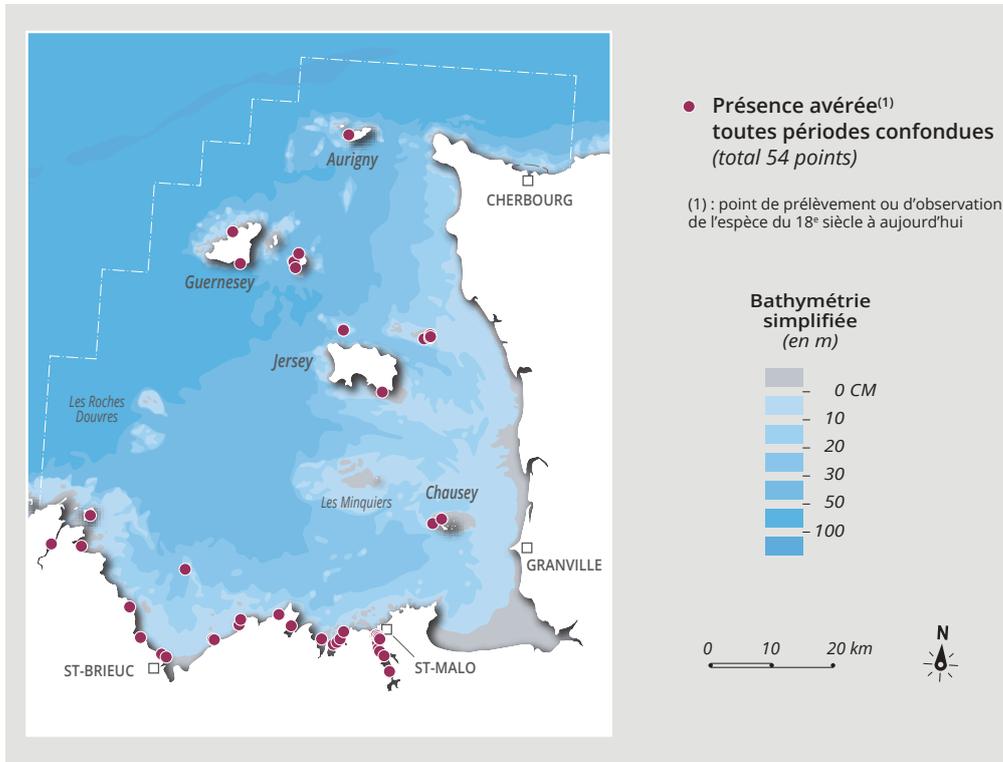
Ocenebra inornata et
Ocenebra erinacea

Saint-Jacut-de-la-Mer
01/03/2009

Photo Patrick Le Mao

Onchidella celtica (Cuvier, 1817)

Mollusca, Gastropoda, Onchidiidæ



Décrite sommairement par Cuvier à partir de spécimens provenant « des côtes de Bretagne », la première mention et description précise de l'espèce provient d'individus collectés sur des rochers de la tour Solidor à Saint-Servan (Audouin & Milne-Edwards, 1832). Ces auteurs auraient donc logiquement leur place aux côtés de Cuvier dans le déroulé du nom de l'espèce. Ce gastéropode pulmoné est une sorte de limace de mer longue de 20 mm au maximum. Sa forme générale ressemble à une limace terrestre, légèrement aplatie et dont le manteau à texture ferme présente des tubercules pointus régulièrement distribués à sa surface. La tête est munie d'une paire de tentacules capités et la couleur générale est uniformément noire ou gris foncé à l'exception du pied qui a une teinte jaune orangé. Cette espèce reste encore mystérieuse bien qu'une thèse lui ait été dédiée (Tween, 1987). Ce taxon intrigue, car il ne s'agit ni d'un vrai pulmoné, ni d'un vrai opisthobranche ; un organisme ni pleinement terrestre, ni pleinement marin, mais assurément un organisme intertidal.

Cette espèce grégaire vit préférentiellement sur les substrats rocheux médiolittoraux recouverts de phéophycées (Barillé *et al.*, 2000), mais aussi parfois dans les ceintures supralittorales de lichens noirs (Twenn, 1987). Craignant la lumière, *Onchidella celtica* affectionne les crevasses et n'en sort que dans des conditions bien particulières : pour l'observer, il est nécessaire de choisir un jour avec des températures peu élevées, un ciel plutôt couvert et de choisir le bon moment, comme le début de marée descendante. Cette espèce semble peu présente sur les roches d'origine magmatique qui n'offrent pas de crevasses et fissures (Tween, 1987). Elle semble suivre le niveau de l'eau en remontant les roches à marée haute et en descendant sur les rochers toujours humides à marée basse. Ses mouvements sont toutefois de faible ampleur puisqu'elle ne se déplace que dans un rayon de l'ordre du mètre et revient à marée haute dans le même abri (Kent & Hawkins, 2018). Elle se nourrit principalement de microalgues benthiques qu'elle consomme à l'aide de sa

radula. Les diatomées benthiques, les foraminifères et le microfilm bactérien composent l'essentiel de son spectre alimentaire.

Cette espèce hermaphrodite adopte la fécondation croisée. Elle pond des oeufs pendant l'été (de juillet à septembre) dans une crevasse rocheuse. Ils sont protégés par des capsules reliées entre elles et enroulées dans un cocon muqueux (Fretter, 1943). Tout le développement s'effectue au sein des capsules d'où il sortira des petites limaces, copies réduites des adultes. Il n'existe donc pas chez cette espèce de stades larvaires planctoniques, ce qui limite les connexions entre les différentes populations. Cette espèce est active entre avril et novembre. Elle hiberne le reste de l'année bien à l'abri d'une faille humide dans la roche (Gruet & Barillé, 2008). Lorsqu'*Onchidella celtica* est immergée, les échanges gazeux permettant la respiration se font directement à travers le tégument. Il s'agit là d'un mode respiratoire temporaire, car elle meurt rapidement lors d'une immersion prolongée. À l'air libre, elle respire par l'intermédiaire d'un étroit pneumostome qui communique avec la cavité palléale servant de poumon. Elle a la possibilité de sécréter grâce à des glandes spécialisées une substance répulsive permettant d'éloigner certains de ses prédateurs potentiels. Les populations d'*Onchidella celtica* sont sensibles aux tempêtes ainsi qu'aux basses températures qui jouent notamment un rôle dans l'inhibition de la reproduction.

Sa distribution semble discontinue le long du littoral, mais ceci tient aussi à ses moeurs discrètes qui la rendent difficilement décelable. Lorsqu'elle est présente, elle peut être très abondante localement. Cette espèce méditerranéo-lusitanienne est connue du sud ouest de la Grande-Bretagne aux Açores et en plusieurs endroits de la Méditerranée occidentale.

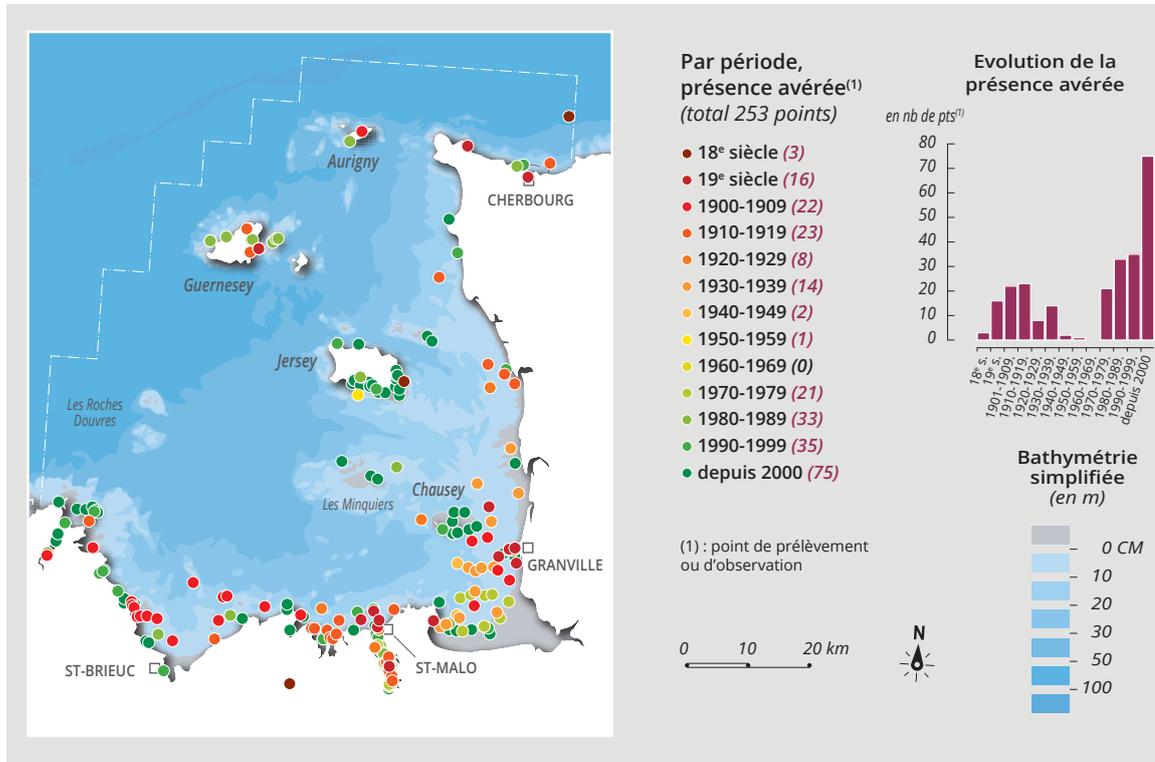
Depuis sa découverte à la tour Solidor en 1832, nos connaissances ont beaucoup évolué sur le statut de cette espèce dans le Golfe et elle est actuellement et localement abondante sur tous les rivages rocheux à l'exception de ceux du Cotentin. Malgré ses capacités de dispersion limitées, elle a même colonisé des récifs très isolés comme le Grand Léjon (Fischer-Piette, 1933) et l'ensemble des îles Anglo-Normandes. *Onchidella celtica* ne semble donc pas menacée au vu des données disponibles. Toutefois, sa faible capacité de dispersion peut rendre fragiles certaines populations de nos rivages. La grande discrétion de l'espèce doit encourager les naturalistes à trouver de nouvelles localités où cette espèce à l'écologie étonnante a choisi de s'installer.



Onchidella celtica

Photo Patrick Le Mao

***Ostrea edulis* Linnæus, 1758 ; Huître plate (Ospar, ZN)**
Mollusca, Bivalvia, Ostreida



L'Huître plate *Ostrea edulis* est la seule huître indigène du littoral européen où elle est pêchée et consommée depuis des temps immémoriaux. Même si sa forme générale peut être très variable suivant les conditions de croissance, elle se distingue généralement de l'Huître creuse *Crassostrea gigas* par sa valve gauche peu profonde et sa valve droite couverte d'écailles cornées qui tendent à déborder en périphérie de la coquille. La couleur générale du périostacum est de couleur ocre à brunâtre alors qu'il est généralement grisâtre chez l'Huître creuse. Elle est présente en Méditerranée, en mer Noire et sur les côtes européennes depuis le détroit de Gibraltar jusqu'en Norvège. Elle est cultivée de longue date sur les côtes orientales et occidentales de l'Amérique du Nord (Maine, Californie et État de Washington), ainsi qu'en Australie, en Afrique du Sud et au Japon.

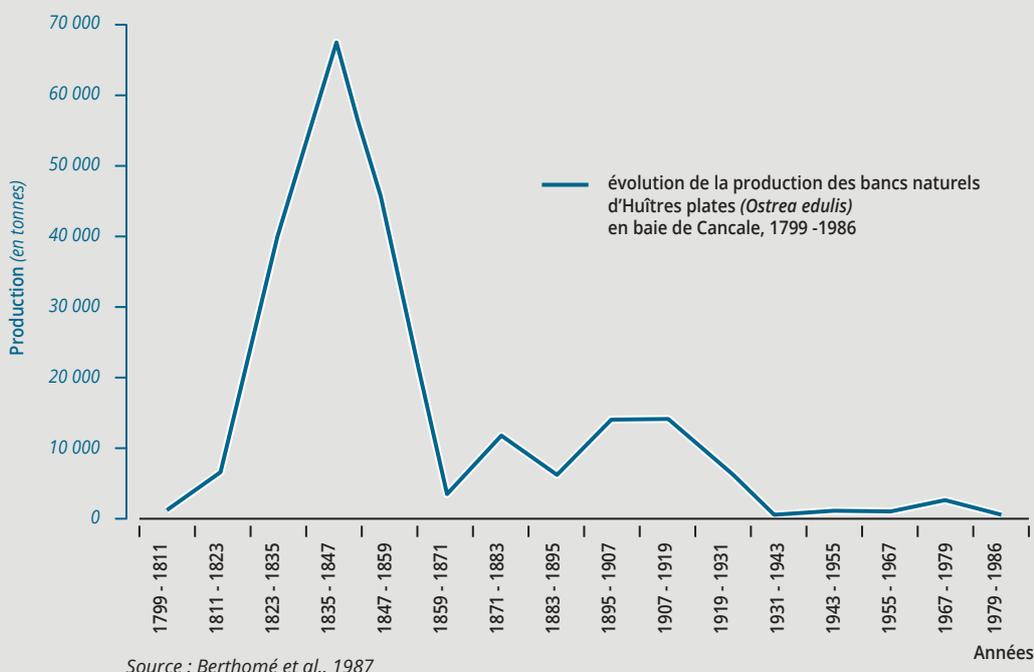
A l'état sauvage, cette espèce euryhaline vit entre le bas de l'estran et -90 m sur une grande variété de fonds, depuis la roche jusqu'aux vasières. Sur les fonds de -30 m, elle peut former des bancs très importants qui ont subi de très fortes fluctuations à cause de la surpêche ou de parasitoses successives et qui ne sont plus actuellement que le pâle reflet de leurs grandeurs passées. Au début du XX^e siècle, ils ont disparu d'Europe du Nord et ils ont très fortement régressé en Manche et sur la côte ouest des îles Britanniques. En raison de cette très forte raréfaction, mais aussi du rôle écologique important de ces bancs qui sont reconnus comme favorisant la biodiversité par l'hétérogénéisation des substrats qui les accueillent, ils figurent actuellement sur la liste des habitats menacés et/ou en déclin de la Convention Ospar pour la protection du milieu marin de l'Atlantique Nord-Est. Ils devraient, à ce titre, bénéficier d'une protection prioritaire, ce qui n'est pas encore le cas en France où ils continuent à être ponctuellement exploités. Au titre de cette convention, sont considérés comme bancs les zones accueillant plus de 5 Huîtres plates/m².

Comme beaucoup de bivalves, l'Huître plate est planctonophage et se nourrit par filtration des particules en suspension dans l'eau. Concernant sa reproduction, elle présente la particularité d'être hermaphrodite successive « à sexualité consécutive rythmique »

pour reprendre les termes de Marteil (1968) : initialement mâle lors de sa première année, elle est ensuite en phase femelle jusqu'au début de la saison de reproduction suivante. L'inversion sexuelle se poursuit selon des rythmes variables selon les caractéristiques environnementales. Les huîtres ne changent de sexe qu'une fois par an dans le nord de leur aire de répartition alors que, sur les côtes françaises, elles peuvent être successivement mâles ou femelles plusieurs fois au cours d'une saison de reproduction (Marteil, *op. cit.*). Lors de la ponte, les ovules sont stockés dans la cavité palléale de la femelle où ils seront fécondés par les spermatozoïdes des mâles. Les larves y seront incubées pendant 8 à 9 jours avant d'être émises dans la masse d'eau où leur vie planctonique dure entre 8 et 14 jours en fonction des caractéristiques du milieu. La métamorphose en organisme benthique s'achève à la fixation de la larve sur un support, la jeune huître devenant alors un « naissain », terme utilisé par les ostréiculteurs pour désigner ces très petits individus.

Le Golfe abritait de très nombreux bancs de cette huître au XIX^e siècle, le plus important étant celui situé entre Chausey et la baie du Mont-Saint-Michel où s'affrontaient les importantes flottilles de pêche de Cancale et de Granville, mais aussi les pêcheurs jersiais (Joubin, 1910 ; Lambert, 1931 ; Pichot-Louvet, 1982 ; Chambers, 2008). Ces gisements abritaient une forte proportion d'huîtres de très grandes dimensions à la coquille très épaisse et pesant plus d'un kg par pièce, baptisées « pieds de cheval », qui représentait non pas une variété particulière, comme cela a été cru anciennement, mais l'état de développement ultime des huîtres avant leur sénescence.

Une phase de mortalité massive de l'espèce, sans doute due à une parasitose, a eu lieu à partir de 1930 et n'a laissé subsister que quelques noyaux de peuplement de faible densité (Lambert, 1931). Une reconstitution partielle des bancs a eu lieu après la Deuxième Guerre mondiale, autorisant des pêches ciblées de 1966 à 1974, avec un pic de production de 1 600 t de 1968 à 1970.



Production de bancs naturels d'huîtres plates *Ostrea edulis* en baie de Cancale de 1799 à 1986.

Entre temps, à partir de la fin de la Deuxième Guerre mondiale, la culture de l'Huître plate s'est développée à partir de naissains captés dans le Morbihan et s'est étendue sur les parcs d'estran ou d'eaux peu profondes des baies de Paimpol, Binic et Cancale. L'apparition d'une parasitose, la marteliose, au début des années 1970 a anéanti l'ostréculture paimpolaise et, d'une manière générale, toutes les cultures d'estran et d'estuaires. Elle épargne toutefois les cultures en eau profonde de Cancale et de la baie de Binic, ainsi que les nouveaux parcs de la ria de la Rance qui seront par contre impactés au début des années 1980 par une deuxième parasitose, la bonamiose, qui éradiquera toute production du littoral français pendant quelques années. En Bretagne, un contrat de plan a été signé entre l'état et la Région en 1983 dans le but de permettre la relance de l'élevage de l'Huître plate dans un contexte de présence récurrente du parasite *Bonamia ostreae*, associant recherche, suivis et évolutions zootechniques. Les parcs en eau profonde de la baie de Cancale sont ainsi devenus le principal centre de production de l'Huître plate en France, initialement alimentés en naissain par les gisements naturels de la baie de Quiberon dont le renforcement périodique a eu lieu dans les années 1980 par transfert d'une partie de la production obtenue à Cancale, réservée à cet usage. La commercialisation a vite repris pour atteindre un millier de tonnes dans les années 1990 avec de fortes fluctuations liées à la disponibilité en naissain, ce qui a amené à autoriser l'immersion de jeunes huîtres en provenance de la rade de Brest. Cette solution n'a que partiellement résolu ce problème d'approvisionnement en naissains qui reste récurrent sur les parcs d'élevage.

Les bancs naturels sont actuellement en cours de reconstitution. Dans le Golfe, les Huîtres plates peuvent être ponctuellement retrouvées sur l'ensemble de leur aire originelle, mais elle n'atteint à nouveau de fortes densités qu'en Rance maritime, sur des fonds où seule est autorisée la pêche en plongée. En baie du Mont-Saint-Michel, l'existence de parcs en eau profonde apporte des géniteurs qui alimentent des gisements naturels localisés près de Cancale et de Granville. Quelques petits gisements existent aussi très ponctuellement en baie de Saint-Brieuc, en particulier au nord du port de Saint-Quay-Portrieux. Toutefois, en dehors de la Rance, la pêche à la drague périodique sur ces gisements empêche leur plein développement et les densités y restent peu élevées.

Le rôle des bancs d'Huîtres plates au sein des communautés benthiques a amené certains auteurs à considérer *Ostrea edulis* comme une espèce-clé de voûte (*keystone species*) (Coen *et al.*, 1998) mais qui serait plutôt une espèce-ingénieur au sens de Jones *et al.* (1994), c'est-à-dire capable de changer son environnement et de créer un nouveau milieu qui lui est spécifique. Ainsi, elle offre des surfaces solides pour la fixation de benthos sessile, offre

Ostrea edulis

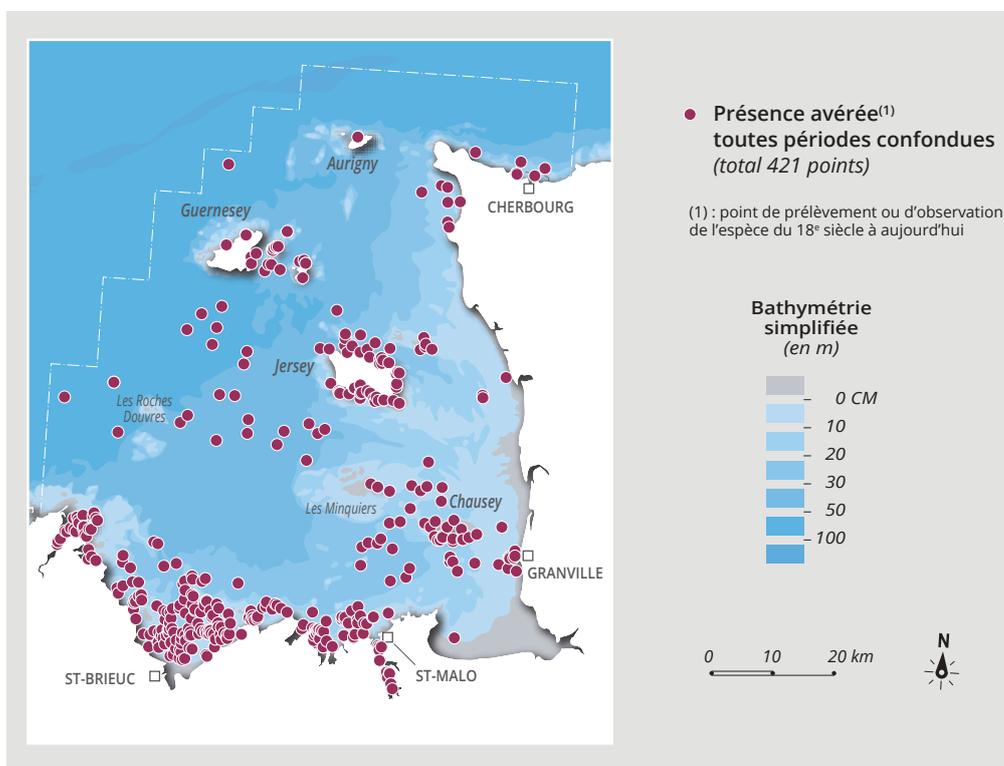
Grand-Bé/Saint-Malo
24/01/2011

Photo Patrick le Mao



une protection à de nombreux invertébrés qui vivent entre les lamelles de la coquille ou forent celle-ci, abrite de nombreux juvéniles d'espèces vagiles qui s'abritent dans les anfractuosités du banc et stabilise les sédiments sous-jacents en les enrichissant en fraction fine. On peut d'ailleurs remarquer qu'il s'agit des mêmes offres et des mêmes fonctions que les bancs de crépidules qui ont largement colonisé les habitats anciennement occupés par les bancs d'*Ostrea edulis* !

Pecten maximus (Linnæus, 1758) ; Coquille Saint-Jacques (ZN) Mollusca, Bivalvia, Pectinidæ



Symbole des pèlerins de Saint-Jacques de Compostelle d'où son nom vernaculaire, la Coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* se reconnaît aisément à la forme de sa coquille avec deux valves asymétriques, une valve bombée et une valve plate, et deux oreilles identiques. Les valves possèdent des côtes arrondies au nombre de 15 à 17. L'espèce est très largement distribuée dans l'Atlantique Nord-Est, du nord de la Norvège au Maroc, aux Canaries, aux Açores, à Madère et en Méditerranée (Brand, 2006). Elle est tout particulièrement abondante autour des îles Britanniques et en Manche où elle constitue l'une des toutes premières ressources halieutiques en volume comme en valeur (Guiton *et al.*, 2003 ; Beukers-Stewart & Beukers-Stewart, 2009). Elle est présente sur une grande diversité de fonds sableux et graveleux, du bas de l'estran jusqu'à une profondeur de -200 m, la valve droite convexe légèrement enfouie dans le sédiment. En dépit de cette large tolérance édaphique, les gisements naturels où elle est présente en densité suffisante pour faire l'objet d'une exploitation, sont plus localisés, généralement entre -20 et -50 m.

La Coquille Saint-Jacques a fait l'objet de nombreux travaux scientifiques, en particulier en Manche et dans le Golfe, lors du Programme national sur le déterminisme du recrutement dans les années 1980 (Boucher, 1987) ou lors du projet ANR Comanche à l'aube des années 2010 (Foucher *et al.*, 2015). L'objet de ces recherches visait à mieux comprendre la biologie de cette ressource halieutique de premier ordre et améliorer les pratiques de son exploitation. Espèce suspensivore, la coquille se nourrit d'organismes phytoplanctoniques et de matériel organique particulière en suspension dans la masse d'eau. Son âge peut excéder une dizaine d'années pour une taille maximale de 15-16 cm (Chauvaud *et al.*, 2012). Il s'agit d'une espèce hermaphrodite dont la gonade, communément appelé « corail », s'étend à côté du muscle adducteur, la « noix », et comprend deux parties : une partie mâle blanchâtre et une partie rouge orangé femelle. Elle atteint sa maturité sexuelle à l'âge de 2 ans dans le Golfe (Paulet & Fifas, 1989). Les caractéristiques de la reproduction de l'espèce varient fortement entre les populations

et présentent certaines spécificités dans le Golfe en raison du fort synchronisme entre individus dans l'acquisition de la maturité sexuelle (Paulet *et al.*, 1988). Ainsi, en baie de Saint-Brieuc, la gamétogenèse débute en février-mars et se termine par une ponte massive lorsque la température de l'eau atteint environ 15,5–16 °C en début d'été, fin juin ou début juillet. Cette première ponte est suivie d'une seconde ponte de moindre importance 2 à 3 semaines plus tard. Cette stratégie de reproduction est extrêmement risquée dans la mesure où les gamètes, exposés aux mêmes conditions environnementales lors de leur maturation, seront tous de qualité voisine, et que les larves rencontreront également les mêmes conditions lors de leur vie planctonique. Le succès reproducteur de l'espèce est ainsi fortement dépendant des conditions environnementales, en particulier de la température, lors de la gamétogenèse et de la vie larvaire. À titre d'exemple, lors des années froides, les ovocytes sont généralement de moins bonne qualité avec des taux plus élevés d'anomalies larvaires et des phénomènes d'atrésie ovocytaire sont observés avec une lyse des ovocytes avant leur émission (Paulet & Boucher, 1991). Par modélisation empirique, Fifas *et al.* (1990) avaient démontré que les anomalies de température par rapport à la température moyenne, au début de la maturation sexuelle ou lors de la ponte, se traduisaient par des recrutements plus faibles. Ce modèle validé à partir de données récoltées entre 1974 et 1986 se montre non valide lorsqu'il est étendu à la période 1972–2002 suggérant une réponse complexe de l'espèce au récent changement climatique. Par exemple, en mer d'Irlande, Shepard *et al.* (2010) suggèrent que la hausse des températures sur la période 1991–2007 a eu un effet positif sur l'effort de reproduction et le recrutement.

Dans le golfe Normano-Breton, les principaux gisements de Coquille Saint-Jacques se rencontrent en premier lieu en baie de Saint-Brieuc, mais également dans la région de Saint-Malo, autour de Chausey, au sud-est de Jersey, à l'ouest de Guernesey et au nord de Cherbourg (Nicolle *et al.*, 2017). Il convient ainsi de garder à l'esprit que la carte reportée dans cet ouvrage est imparfaite pour pleinement identifier les principaux gisements de coquilles, les engins de prélèvement utilisés lors de la plupart des campagnes scientifiques d'échantillonnage du macrobenthos étant mal adaptés à une espèce mobile telle que *Pecten maximus*.

La Coquille Saint-Jacques est une espèce emblématique du golfe Normano-Breton tant pour son poids dans les activités socio-économiques du territoire que par sa dimension patrimoniale et culturelle. Bien que l'espèce semble avoir été exploitée en baie de Saint-Brieuc avant la Seconde Guerre mondiale par une petite flottille artisanale à voile, l'exploitation réelle de la ressource n'a débuté dans cette baie qu'à partir de l'hiver 1962–1963 suite à la découverte du stock actuel en 1961. Depuis cette date, l'histoire de la pêche a été une succession de périodes fastes et de périodes critiques. À des débuts euphoriques



Evolution des captures de Coquilles Saint-Jacques en Côtes-d'Armor de 1962 à 2010.

avec un accroissement des captures de 750 t en 1962 à 12 500 t en 1972, parallèle à une augmentation du nombre de bateaux, a fait suite une phase de régression jusqu'à la fin des années 1980 où les débarquements chutent à 1 200 t en 1989. Ce déclin est à mettre en relation avec plusieurs années de mauvais recrutements et une surexploitation de la ressource en dépit de l'instauration de campagnes d'évaluation de la ressource dès la saison de pêche 1965–1966 et la mise en place progressive de mesures de gestion de plus en plus strictes (quotas, limitation du nombre de dragues) (Fifas, 1993). De 1990 au début des années 2000, les tonnages débarqués ont augmenté pour se stabiliser autour de 7 000 t au milieu des années 2000 et légèrement décliner depuis. Si la pêche à la coquille est restée cantonnée dans la baie de Saint-Brieuc pendant de longues années, des gisements situés autour de Jersey ont été exploités par des navires de Saint-Malo et de Granville à partir de la fin des années 1980. Ainsi aux débarquements de la baie de Saint-Brieuc, il convient d'ajouter pour les dernières années 1 000 à 1 500 t débarquées à Granville, environ 300–400 t à Jersey et une centaine de tonnes à Guernesey. Le Golfe représente ainsi le deuxième secteur le plus important pour les pêcheries de Coquille Saint-Jacques en France après le secteur de la baie de Seine. Au regard de l'importance de cette ressource, elle fait l'objet de mesures de gestion qui portent à la fois sur la taille minimale de capture, fixée à 10,2 cm en Manche occidentale, et sur la régulation de l'effort de pêche. Ces dernières sont multiples et concernent aussi bien la période d'ouverture de la pêche, la durée de la pêche (nombres de jours et/ou d'heures), les caractéristiques des navires ou des engins de pêche. Elles sont spécifiques aux 8 zones de pêche qui couvrent le Golfe et adaptées aux contextes écologiques et socio-économiques de chaque zone (Lesur-Irichabeau *et al.*, 2014). De récents travaux sur la dispersion des larves de la coquille dans le Golfe ont néanmoins démontré que l'ensemble des zones de pêche étaient connectés entre elles et que leur dynamique devait être appréhendée à l'échelle du Golfe, au niveau de ce que l'on appelle une métapopulation (Nicolle *et al.*, 2013, 2017). En particulier, les stocks de Saint-Malo et du sud-est de Jersey dépendent en grande partie, directement ou indirectement, du stock de la baie de Saint-Brieuc.

Au sud de l'archipel des îles Chausey, la Coquille Saint-Jacques fait l'objet, depuis 2009, de campagnes de semis de jeunes coquilles produites par l'écloserie du Tinduff (Finistère) dans une optique de renforcement du stock et de réduction des coûts d'exploitation des navires. L'objectif affiché est en particulier de réduire les distances entre le port de Granville et les zones traditionnelles de pêche garantissant des économies de carburant et de meilleures conditions de travail. Après une fermeture à la pêche du secteur durant quatre ans, l'exploitation du secteur est de nouveau autorisée à la pêche depuis 2013. Si cette approche a des retombées positives en matière de productivité évaluées à 140 t par an entre 2013 et 2016, elle repose sur un réensemencement annuel et aboutit *de facto* à une pratique qui s'apparente plutôt à une culture extensive d'une ressource en mer.

Pecten maximus

Photo Florence Gully

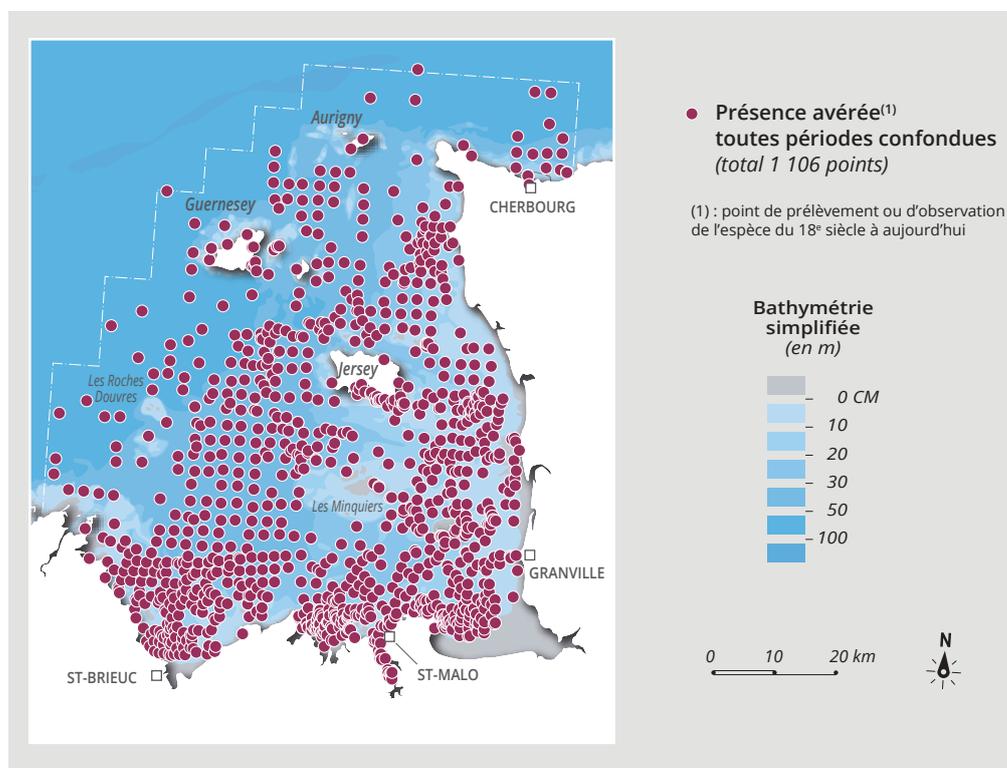


Elle pose également la question de l'impact à long terme de l'introduction d'individus différents du stock local de géniteurs alors que les coquilles du Golfe présentent des traits biologiques différents de celles du reste de la Manche, traits biologiques qui semblent d'origine génétique (Cochard & Devauchelle, 1993).

Au-delà de son intérêt économique direct, la coquille contribue à l'identité du territoire. Elle est ainsi l'objet de différentes festivités qui contribuent à faire découvrir auprès d'un large public les caractéristiques biologiques de l'espèce, les mille et une manières de la cuisiner, mais aussi son exploitation et le métier de marin pêcheur. Parmi ces festivités, nous pouvons tout particulièrement mentionner la fête de la Coquille Saint-Jacques qui se déroule en avril, à la clôture de la saison de pêche, dans l'un des trois ports emblématiques de la pêche à la coquille en baie de Saint-Brieuc : Paimpol, Erquy ou Saint-Quay Portrieux. A Granville, la coquille est également l'un des produits phares du Festival des coquillages et des crustacés.

Polititapes rhomboides (Pennant, 1777) ; Palourde rose ou Palourde des Glénan

Mollusca, Bivalvia, Veneridæ



La Palourde rose *Polititapes rhomboides* possède une coquille épaisse, de forme triangulaire à rhomboïde dont la coloration externe est blanc crème avec de nombreuses marques en zigzag variant du rose au rouge-brun. Elle présente des stries concentriques marquées, mais aucune sculpture radiale. L'intérieur de la coquille est blanc avec une grande tache de couleur rose orangé près de la charnière qui explique son nom vernaculaire. Cette espèce se rencontre de la Norvège jusqu'au Maroc et plus rarement en Méditerranée, depuis l'estran jusqu'à -180 m. Espèce fouisseuse, elle occupe un large spectre édaphique. Si elle est préférentiellement rencontrée dans les graviers et les sables graveleux ou les bancs de maërl, elle est également observée dans les sables coquilliers et les sables fins envasés.

Il s'agit d'une espèce suspensivore qui se nourrit des particules en suspension dans l'eau de mer qu'elle filtre ; elle possède deux courts siphons partiellement soudés qui affleurent à la surface du sédiment et par lesquels l'eau de mer entre (siphon inhalant) et sort (siphon exhalant). La croissance de l'espèce est assez rapide au cours des trois à quatre premières années de son existence. Elle peut atteindre une taille de 70 mm pour une longévité maximale de douze ans (Noël *et al.*, 1995 ; Savina, 2004). La Palourde rose possède des sexes séparés et atteint sa maturité sexuelle dès l'âge de deux ans. Dans le Golfe, la gamétogenèse se déroule de la fin du mois de février jusqu'au mois de mai (Morvan, 1987). Une première ponte partielle se déroule en mai-juin puis une seconde ponte plus importante a lieu de juillet à septembre. La fécondation est externe et donne naissance à une larve véligère dont la durée de vie est estimée à 3-4 semaines. La température semble jouer un rôle important dans la maturation des gamètes et le déclenchement des événements de ponte.

Le golfe Normano-Breton est l'un des secteurs de la Manche dans lequel l'espèce est la plus commune avec la baie de Seine. Au regard de son large spectre édaphique, elle est

ainsi très largement présente et ne devient plus rare que dans les secteurs de cailloutis et de galets au sud du plateau des Minquiers et à la périphérie du Golfe. Des densités maximales de 200 individus/m² ont été observées en 1994 dans l'ouest Cotentin (Noël *et al.*, 1995) alors qu'elles n'atteignaient plus que 50 individus/m² au début des années 2000 au nord de Jersey (Trigui, 2009).

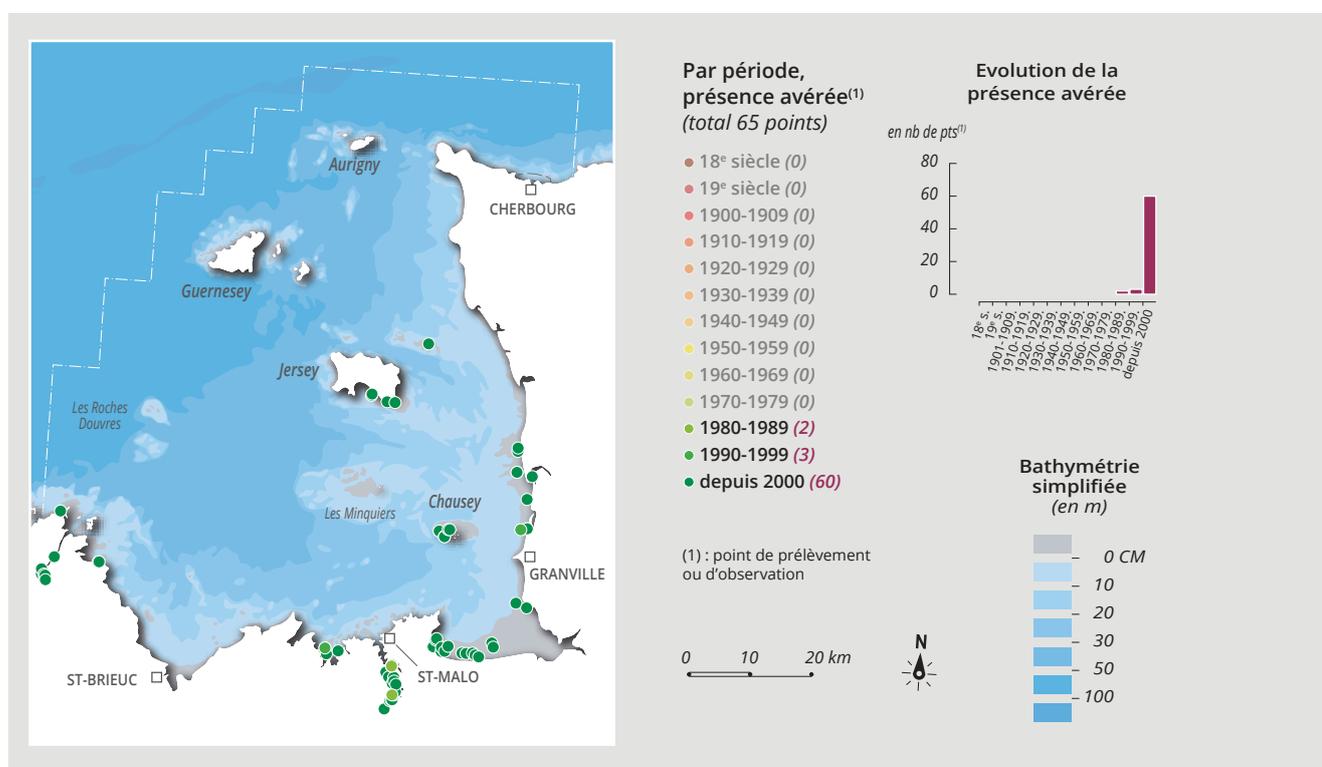
Le déclin de la pêcherie de praire et une première évaluation des gisements de petits bivalves dans le Golfe par l'Ifremer (Berthou, 1985 et 1987) conduisent la profession à exploiter de nouvelles ressources dont la Palourde rose en baie de Saint-Brieuc et dans l'ouest Cotentin. Ces pêcheries estivales ont néanmoins connues des dynamiques fort différentes. Dans l'ouest Cotentin, l'exploitation a débuté à la fin des années 80, et a atteint rapidement une production de 2 000 t par an avant de chuter et de ne représenter qu'une centaine de tonnes dès le début des années 2000. La baisse des stocks est à mettre en relation avec les effets d'une surexploitation qui se sont traduits par une baisse des densités et des biomasses, et une profonde modification des structures démographiques (Noël *et al.*, 1995 ; Savina, 2004). En baie de Saint-Brieuc, après de premières tentatives, la pêche n'a réellement démarré qu'au milieu des années 1990 avec un engin de pêche plus modeste. Les fluctuations des captures qui oscillent entre 1 000 et 3 000 t seraient principalement le fruit des variations interannuelles du recrutement (Savina, 2004). Dès l'initiation de la pêcherie, plusieurs mesures réglementaires ont été mises en place : licences d'exploitation, quota global et individuel, taille minimale fixée à 38 mm. Sa chair fragile ne se prêtant guère à un marché du frais développé, l'essentiel de la production qui concerne environ 25 bateaux en baie de Saint-Brieuc est destiné au marché du congelé, en produit entier ou décortiqué. La pêcherie se concentre sur les mois de juillet et août à la demande des usines de transformation.



Polititapes rhomboides

Photo Florence Gully

Ruditapes philippinarum (Adams & Reeve, 1850) ; Palourde japonaise (NI) Mollusca, Bivalvia, Veneridæ



Morphologiquement très proche de la Palourde grise européenne *Ruditapes decussatus*, la Palourde japonaise s'en distingue par une coquille moins anguleuse et des siphons non soudés. Initialement originaire de l'Indo-Pacifique, cette espèce a été largement introduite dans l'hémisphère nord pour l'aquaculture et elle est maintenant largement répartie dans le Pacifique et l'Atlantique entre les 25^e et 45^e parallèles nord. Elle est actuellement l'espèce de coquillage la plus produite dans le monde avec, selon la FAO, une production de 3,9 millions de tonnes en 2013 (Gouletquer, 2016).

Elle est plus eurytope que la Palourde européenne car elle fréquente une large gamme de fonds sédimentaires, de la vase aux graviers, et supporte une certaine dessalure. Elle est toutefois présente à des niveaux bathymétriques plus limités, car elle est typiquement médiolittorale, le centre de gravité de sa répartition étant un peu au-dessous du niveau de mi-marée.

Introduite en France dans les années 1970 à des fins d'aquaculture, l'essor de cette nouvelle production conchylicole a été brusquement interrompu par l'apparition d'une vibriose appelée « maladie de l'anneau brun » qui entraînait de très fortes mortalités sur les élevages. Cela n'a pas empêché cette espèce de se répandre dans le milieu naturel où elle a très rapidement formé des bancs naturels souvent gigantesques comme dans le golfe du Morbihan et le bassin d'Arcachon. À l'heure actuelle, l'essentiel de la production française de ce bivalve très recherché provient de la pêche sur les gisements naturels. Les parcs d'élevage sont devenus rares en France et ne subsistent sur de grandes surfaces que dans l'archipel de Chausey.

L'impact de la prolifération de ce bivalve allochtone sur l'environnement est assez peu documenté. Dans la ria de la Rance, l'apparition de l'espèce à de fortes densités dans l'estuaire n'a pas modifié la structure des peuplements benthiques préexistants sur un gisement non exploité (Goyot, 2016) mais a modifié les flux d'ammonium et de

carbone inorganique à partir des sédiments, entraînant un enrichissement notable du phytobenthos (Migné *et al.*, 2018). Il est probable que la pêche par ratissage soit très impactante pour l'écosystème sur les zones professionnellement exploitées, mais aucune étude n'a été menée pour l'évaluer. L'hybridation avec l'espèce indigène a été démontrée en Galice (Hurtado *et al.*, 2011) et il est possible qu'on assiste à une introgression des deux espèces dans certaines zones de leur aire de répartition commune.

Les premiers essais éphémères de vénériculture dans le Golfe ont eu lieu à Cancale en 1976. Cette activité n'a pris de l'ampleur qu'à partir du début des années 1980 avec l'extension de la culture à plat sous filet et la production massive de naissain en éclosérie. Dès lors, des concessions d'élevage sont apparues à Bréhat, en baie de l'Arguenon, en Rance maritime, en baie du Mont-Saint-Michel, près de Blainville et sur la côte sud-est de Jersey. Des cultures à grande échelle ont été envisagées en baie du Mont-Saint-Michel sur plus d'une centaine d'hectares (Berthomé *et al.*, 1986) mais la généralisation de la maladie de l'anneau brun a entraîné l'abandon de ce projet et de la quasi-totalité des concessions mises en culture.

Il aura fallu quelques années pour se rendre compte que la Palourde japonaise avait essaimé dans le milieu naturel à partir des essais d'élevage : Rance maritime (1988), Agon (1990), baie de l'Arguenon (1999), baie du Mont-Saint-Michel (2001), Chausey (2005), Trieux (2008), Jersey (2009)... Cette prolifération a entraîné la renaissance sur notre littoral du métier de pêcheur à pied professionnel et a donné un nouvel essor à la pêche à pied de loisir, générant de fortes retombées économiques. Cette espèce allochtone et localement proliférante a bénéficié de mesures de gestion pour préserver le stock en limitant la pêche par des quotas individuels et des périodes d'interdiction pendant la période de reproduction... On a même parlé de réensemencer les secteurs les plus touchés par la surpêche (baie du Mont-Saint-Michel), voire d'ensemencer de nouveaux secteurs où l'espèce est absente (certaines vasières de Rance Maritime) (Le Mao *et al.*, 2018) ! En 2013, la Palourde japonaise n'avait pas encore colonisé, dans le Golfe, des espaces éloignés de leurs lieux d'introduction initiaux, montrant ainsi une aptitude limitée à la dispersion intersite. Ce n'est plus le cas actuellement puisqu'elle a été signalée en 2016 sur l'estran de Plérin en baie de Saint-Brieuc (Sturbois, com. pers.).

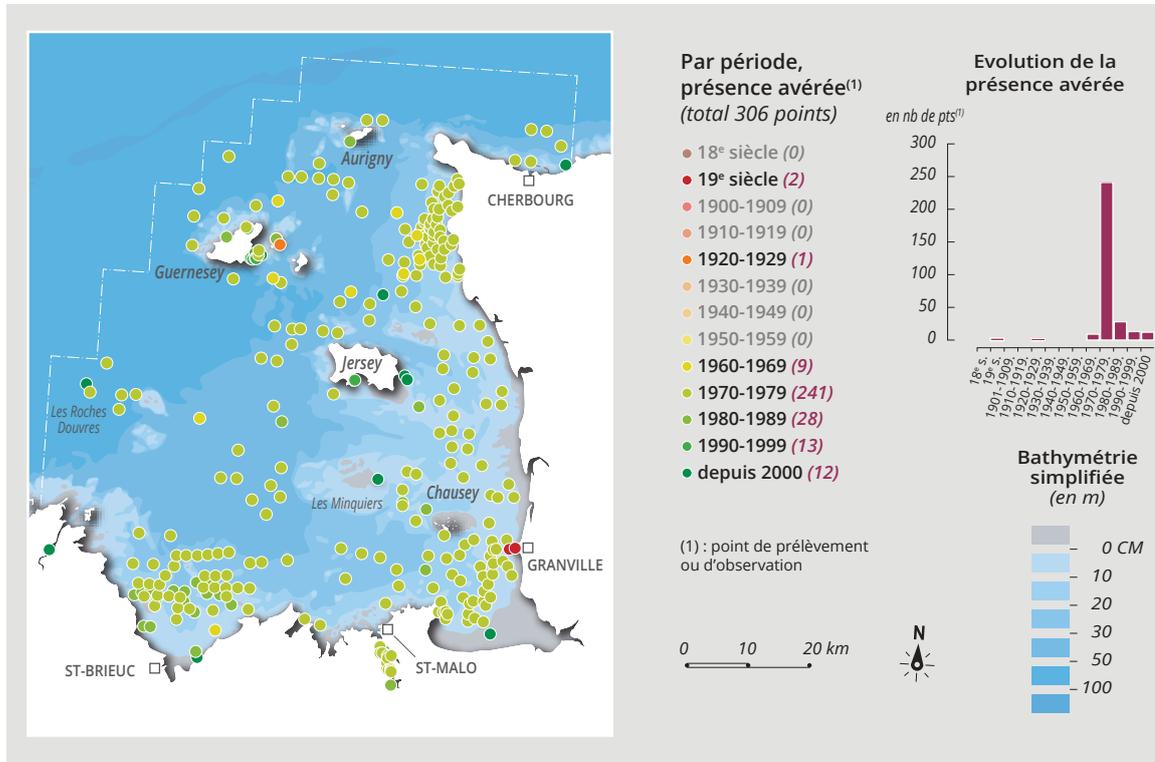


Ruditapes philippinarum

Saint-Jacut-de-la-Mer.
01/03/2019

Photo Patrick Le Mao

***Spisula elliptica* (Brown, 1827)**
Mollusca, Bivalvia, Mactridæ



La spicule *Spisula elliptica*, possède une coquille grossièrement ovale, épaisse, de couleur blanchâtre avec un periostracum gris à gris vert à la périphérie. Les valves présentent de fines stries concentriques et des marques d'arrêt de croissance hivernale plus prononcées. La taille maximale de la coquille est d'environ 30 mm. Elle se distribue du nord de la Norvège et de l'Islande jusqu'au sud de la péninsule Ibérique. Présente sur un large spectre édaphique, elle affectionne tout particulièrement les sédiments meubles grossiers, du bas de l'estran à une profondeur atteignant -100 m. Si elle fait partie du cortège des espèces communes de la communauté de sables fins à moyens à *Venus gallina* dans de nombreuses zones côtières européennes, en mer du Nord (ex. Govære *et al.*, 1980) ou autour des îles Britanniques (ex. Warwick & Davies, 1977) par exemple, sa biologie demeure assez mal connue en comparaison des autres espèces de spicules, *Spisula subtruncata* et *S. solida*.

S. elliptica est une espèce suspensivore qui se nourrit de particules en suspension dans la colonne d'eau. Elle possède un cycle de vie benthopélagique avec une larve véligère planctotrophe (Webb, 1987). Son âge maximum excède très légèrement 2 ans dans les sables fins plus ou moins envasés (Warwick, 1982).

En Manche, *S. elliptica* a été rattachée par Holme (1966) au groupe des « Eastern species », c'est-à-dire des espèces d'affinité d'eau froide plus communes dans le bassin oriental. Dans les années 1960, Holme (1961 et 1966) indique que la présence d'individus vivants est rare à l'ouest de Start Point alors que l'espèce avait été signalée comme abondante au large de Plymouth dans les années 1920 (Ford, 1923 et 1925). Les différentes campagnes menées à l'échelle du Golfe (Retière, 1979) ou à une échelle plus locale comme la baie de Saint-Brieuc (Thouzeau, 1989) mettent en lumière une large distribution de l'espèce dans les différents fonds grossiers avec des occurrences plus importantes le long des côtes du Cotentin et au nord de la baie de Saint-Brieuc. *A contrario*, lors de la dernière

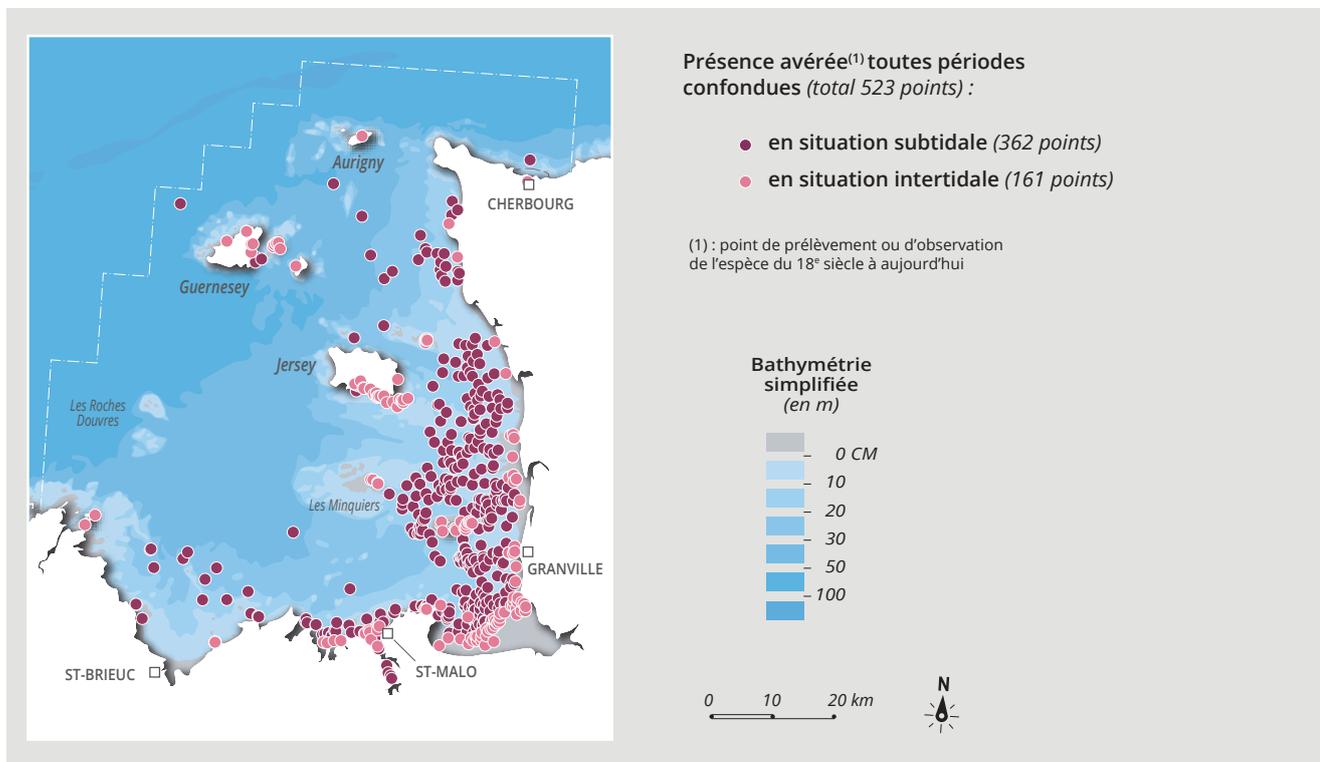
grande campagne d'échantillonnage de la macrofaune benthique du Golfe, la campagne Benthomont 1 aux printemps 2002 et 2004, *S. elliptica* n'a été recensée qu'en une seule station sur 72 stations échantillonnées, à l'ouest de Guernesey (Trigui, 2009). Cet important déclin récent des occurrences dans le Golfe n'est pas sans rappeler celui déjà rapporté par Holme (1966) dans la région de Plymouth entre les années 1920 et les années 1958-1959 après une période de réchauffement dans les années 1950. Pour cette espèce d'affinité boréale, caractéristique des eaux froides, le déclin récent pourrait ainsi être attribué au réchauffement des eaux observées dans le Golfe depuis le milieu des années 1980, et ce d'autant plus que le Golfe fait partie des secteurs de la Manche qui se sont le plus réchauffés lors des trois dernières décennies (Gaudin, 2017). D'autres facteurs tels que de fortes fluctuations interannuelles du recrutement ou une sensibilité aux arts traïnants ne sont cependant pas à exclure. En revisitant les stations échantillonnées par Holme le long des côtes sud-ouest de l'Angleterre en 2006, Hinz *et al.* (2011) ont mis en évidence une augmentation des signalements de *S. elliptica* indépendamment de la hausse de température. Les mécanismes à l'origine des fortes fluctuations spatio-temporelles de *S. elliptica* en Manche mériteraient ainsi un examen plus approfondi. Le cas échéant, cette espèce pourrait servir d'espèce sentinelle pour évaluer l'impact du changement climatique sur les communautés benthiques.



Spisula elliptica

Photo Céline Houbin

***Spisula solida* (Linnæus, 1758) et *Spisula ovalis* (J. Sowerby, 1817) ;
 spicule [ZN (*S. solida*)]
 Mollusca, Bivalvia, Mactridæ**



Il y a toujours eu une grande confusion dans la taxonomie du genre *Spisula*. Malgré les travaux convaincants de Glémarec (1968) qui séparait *S. ovalis* de *S. solida* sur des bases morphologiques, écologiques et biologiques, la position actuelle prise dans WoRMS (<http://www.marinespecies.org/>) est de confondre ces deux espèces sous le nom de *Spisula solida* en considérant, selon une hypothèse envisagée, mais finalement repoussée par Glémarec (op. cit.), qu'il s'agit de deux morphotypes, l'un essentiellement subtidal (*S. ovalis*) et l'autre majoritairement intertidal (*S. solida*). Nous regrouperons ici toutes nos données sous l'appellation de *Spisula solida* (Linnæus, 1758) bien que les deux morphotypes (espèces ?) existent dans notre zone d'étude.

Présente uniquement dans l'Atlantique Nord-Est, depuis le Maroc jusqu'à la Norvège et au sud de l'Islande, *Spisula solida* est une espèce présente dans les sables fins de bas de plage entre 0 et -5 m (forme *solida*) ou dans les sables moyens à grossiers subtidaux, le plus souvent sans pélites, entre -5 et -25 m, rarement plus profond (forme *ovalis*). Elle a une préférence pour les environnements soumis à un fort hydrodynamisme et une forte turbidité.

Vivant dans des sédiments souvent instables, car soumis à un fort hydrodynamisme, *Spisula solida* est une espèce mobile capable de se réenfouir rapidement. La période de reproduction est estivale, de mai à juillet, avec parfois une deuxième ponte automnale. La phase larvaire planctonique dure 3 à 4 semaines. La croissance est très rapide pendant les trois premières années de vie, jusqu'à 3 cm, puis se stabilise pour atteindre jusqu'à 4 cm, la coquille ne gagnant alors plus qu'en épaisseur. La durée de vie est de six à sept ans et l'âge de première maturité sexuelle est de 18 mois à deux ans (Blanchard, 1985). L'espèce est soumise à une forte prédation, en particulier par les gastéropodes du genre *Euspira*, mais aussi les oiseaux malacophages, en particulier la Macreuse noire *Melanitta*

nigra. Elle est donc un maillon trophique important dans un habitat où les autres espèces benthiques sont souvent peu abondantes.

Les bancs subtidiaux du golfe de Gascogne (forme *ovalis*) présentent une distribution différentielle des différentes classes d'âge, les cohortes d'adultes excluant le recrutement des jeunes individus là où ils sont implantés. Ce fait aurait un impact sur la variabilité génétique de l'espèce, les différentes cohortes étant séparées et la survie des gamètes très courte, réduisant ainsi le flux de gènes inter-cohortes (David *et al.*, 1997).

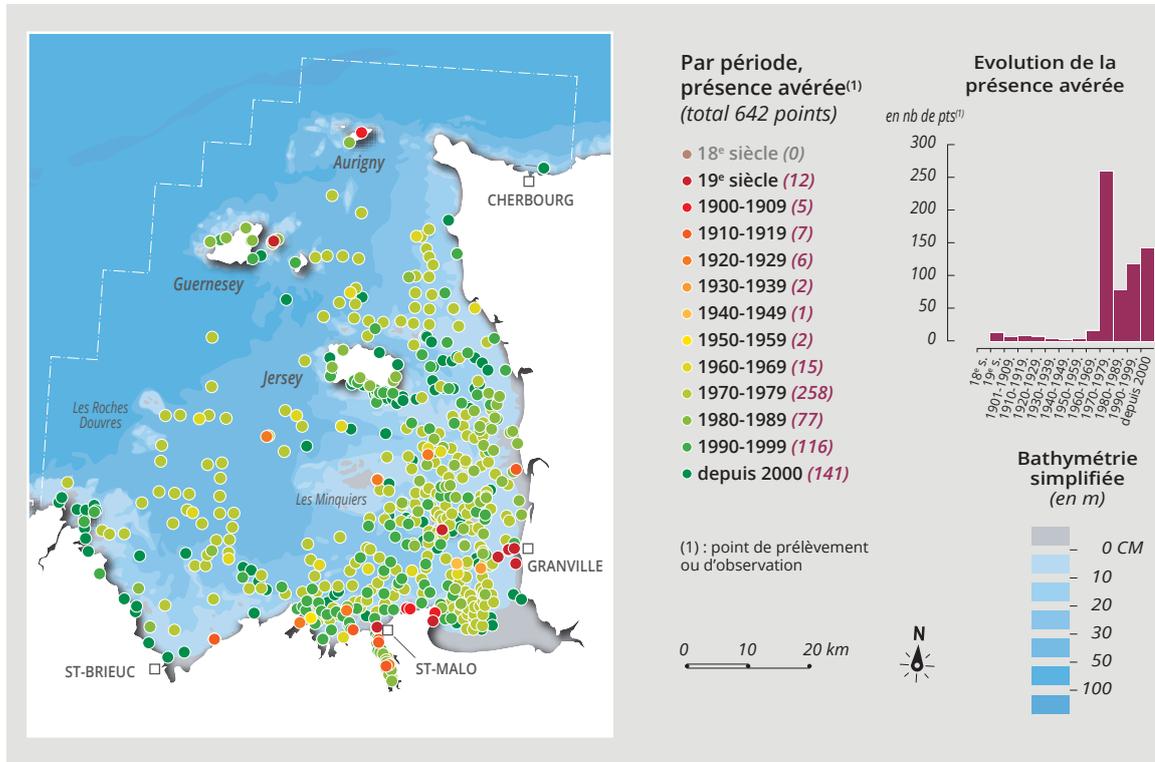
Compte tenu de ses exigences écologiques, *S. solida* est principalement présente dans la partie orientale du Golfe, depuis la baie de Saint-Malo jusqu'à Flamanville, tant dans les sables fins de bas de plage que dans les sables moyens coquilliers des vastes dunes hydrauliques de la côte ouest du Cotentin avec des biomasses totales estimées de 200 000 t en 1983 et 110 000 t en 1985 (Berthou, 1987). Elle est présente de manière très sporadique en baie de Saint-Brieuc. On retrouve localement les caractéristiques démographiques déjà mises en évidence dans le golfe de Gascogne : les populations subtidales inféodées aux systèmes dunaires, très denses, sont le plus souvent réparties en taches monocoortées alors que plusieurs générations se côtoient dans les populations intertidales, généralement plus clairsemées. Bien que très peu consommée localement, elle est très recherchée par les pêcheurs de Granville (presque exclusivement la forme *ovalis*) pour des marchés principalement dirigés vers l'Espagne. Compte tenu des caractéristiques démographiques de cette forme, les zones de pêche sont localisées et changeantes d'une année sur l'autre. Pêchée exclusivement à la drague, son exploitation a commencé dans les années 1980 et les tonnages débarqués montrent une très forte fluctuation interannuelle de quelques dizaines à plus de 3 000 t (Noël *et al.*, 1995) et n'était que de 166 t en 2016.



Spisula solida

Photo Florence Gully

Venus verrucosa (Linnæus, 1758) ; praire Mollusca, Bivalvia, Veneridæ



La praire est facilement reconnaissable à son épaisse coquille bombée et ornée de stries concentriques très marquées. Elle a une vaste distribution atlantique et méditerranéenne, et se rencontre de la Norvège à l'Afrique du Sud. Elle vit faiblement enfouie dans les sables grossiers et les graviers à des profondeurs modérées, depuis le bas de l'estran jusqu'à -100 m. Elle possède un mode d'alimentation de type suspensivore se nourrissant des particules en suspension dans la colonne d'eau. La praire est une espèce longévive qui peut atteindre un âge maximal de 18 ans, mais possède une croissance lente et atteint sa maturité sexuelle tardivement, à 2 ou 3 ans. Les sexes sont séparés et la reproduction a lieu principalement en été. La fécondation est externe et donne naissance à une larve véligère, caractéristique des mollusques bivalves, d'une durée de vie estimée à 3-4 semaines.

En Manche, elle présente une répartition de type sarnienne telle que définie par Holme (1966), c'est-à-dire qu'elle présente une abondance inégale dans le golfe Normano-Breton. Retière (1979) l'a décrit comme une espèce générale des sédiments grossiers se rencontrant dans tous les types sédimentaires hétérogènes de la zone côtière du Golfe, de Paimpol à Carteret, mais atteignant ses densités maximales dans les sables grossiers et graviers faiblement colonisés par une épibiose sessile. Ses occurrences diminuent avec la profondeur, le relais étant pris par *Venus casina* à partir de -40 mètres.

Espèce comestible consommée crue ou cuite, la praire est pêchée depuis longtemps sur l'estran de l'ensemble du Golfe lors des grandes marées (Joubin, 1911) et elle est encore une espèce très recherchée par les pêcheurs à pied amateurs qui la récoltent à l'aide d'une fourche, d'une griffe à dents ou d'une pelle triangulaire. Cette pêche récréative est strictement réglementée avec une taille de capture de 43 mm, une période de pêche autorisée comprise entre le 1^{er} septembre et le 30 avril et une quantité maximale par pêcheur et par jour fixée à 100 individus. Son exploitation commerciale à la drague s'est

développée en baie de Saint-Brieuc au début des années 1950 à partir du port d'Erquy au point de devenir le métier principal de cette flottille pendant les mois d'hiver (septembre-avril), à une période où la pêche à la Coquille Saint-Jacques ne s'était pas encore développée. Cette activité s'est progressivement étendue vers le large jusqu'à des fonds de -20 à -25 m puis a gagné la baie de Saint-Malo (1955-1956) et enfin la baie de Granville (1958). C'est à partir de là que cette pêche a pris un essor considérable conduisant au renouveau de ce port après une longue période d'éclipse. Après un pic de production d'environ 5 000 t par an pour le seul port de Granville au début des années 1980, cette pêcherie a connu une très forte régression au point que les captures granvillaises ne représentaient plus que 370 t en 2012, soit tout de même près de 60 % des captures françaises (source : Normandie fraîcheur mer). L'ensemble des captures du Golfe représente d'ailleurs toujours plus de 90 % de la production nationale. Tout comme la pêche récréative, la pêche professionnelle est très réglementée avec des jours et des heures de pêche, des quotas et une fermeture estivale qui va de fin avril à la mi-septembre. Le fort déclin des captures s'explique par la sensibilité de l'espèce à la surexploitation au regard de ses caractéristiques biologiques, en particulier sa lente croissance qui fait que la taille réglementaire de capture est atteinte à l'âge de 6-7 ans, et une reproduction irrégulière. À titre d'exemple, Berthou (1983) a montré dans le Golfe que, sur une longue période, seule une classe d'âge avait supporté le poids de la pêche.

De ressource majeure, la praire est devenue en moins de 40 ans d'exploitation une espèce secondaire dans les pêcheries côtières du Golfe. Si elle est encore largement répartie dans l'ensemble des habitats favorables, elle ne peut plus y être qualifiée d'abondante et elle est même devenue rare sur la majorité des fonds, rendant sa capture aléatoire lors des dernières campagnes de prélèvements benthiques (Trigui, 2009).



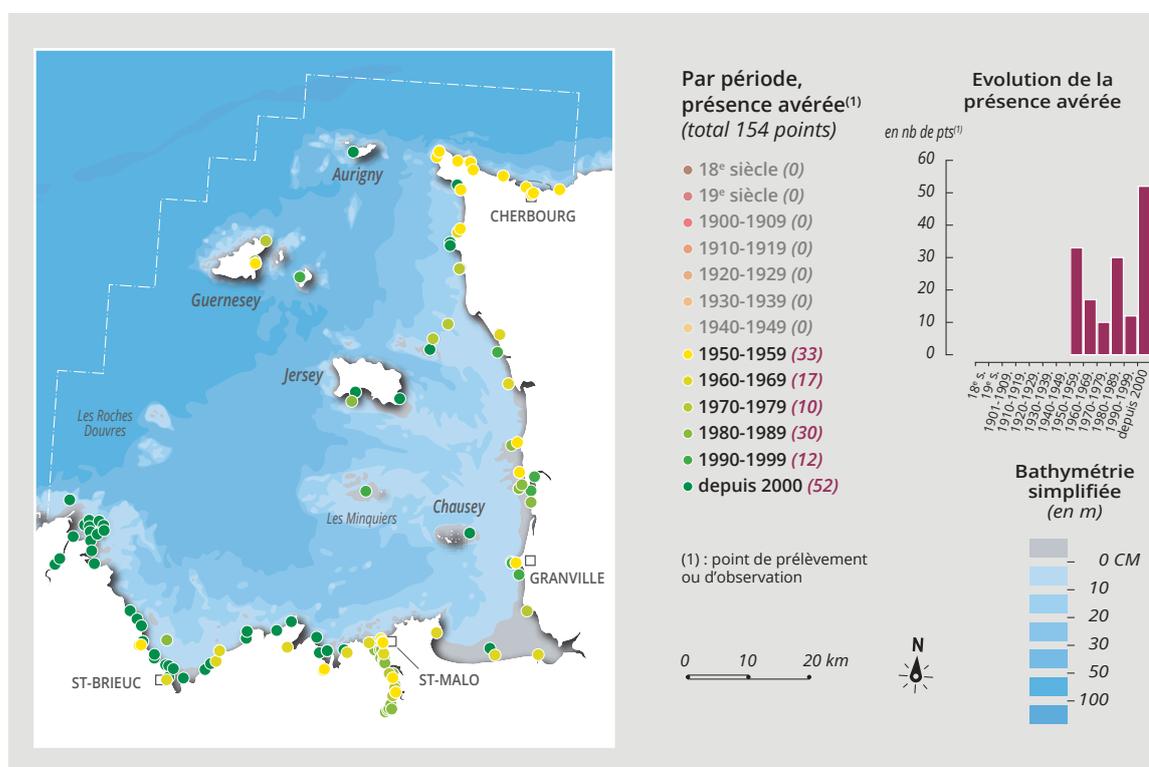
Venus verrucosa

Photo Florence Gully

Crustacés

Austrominus modestus (Darwin, 1854) (NI)

Arthropoda, Maxillopoda, Austrobalanidæ



Austrominus modestus, auparavant connu sous le nom d'*Elminius modestus*, est un crustacé cirripède devenu très commun sur les côtes européennes (Buckeridge & Newman, 2010). Cette petite balane mesure de 10 à 15 mm de longueur, de la base du rostre à celle de la carène. La muraille se structure en quatre plaques de taille équivalente (Gravel, 1905). Originnaire de Nouvelle-Zélande ou d'Australie, cette espèce a été observée pour la première fois en Europe en 1945 dans le port de Chichester (Bishop, 1947) sans doute transportée par les bateaux en provenance d'Océanie pendant la Seconde Guerre mondiale (Harms, 1986 et 1999). La date de son installation est sans doute plus ancienne, entre 1940 et 1943. La progression de cette espèce à travers l'Europe a été très largement documentée puisqu'elle a colonisé tous les estrans rocheux à partir des îles Britanniques jusqu'à Gibraltar au sud et le Danemark et l'Écosse au nord (Barnes & Barnes, 1969 ; Bishop, 1954 ; Bishop & Crisp, 1958 ; Connell, 1955 ; Fischer-Piette & Forest, 1961 ; Knight-Jones, 1948). La vitesse de progression a alors été estimée à 35 km/an (Crisp, 1958). Les facteurs qui permettent d'expliquer l'efficacité de sa colonisation résident dans la capacité des larves se disperser dans la colonne d'eau et à se fixer massivement sur tous types de substrat. Les individus fixés sur les coques des bateaux ont pu être aisément déplacés d'un port à l'autre (Streftaris *et al.*, 2005). Comme pour d'autres espèces, les larves peuvent aussi être transportées via les eaux de ballast.

A. modestus colonise les substrats rocheux intertidaux des modes abrités et semi-exposés. Cette espèce tolère bien une faible salinité et entre en compétition avec les autres espèces de balanes comme *Semibalanus balanoides* et les *Chthamalus* spp. ; son habitat s'étend du moyen intertidal à l'intertidal supérieur. Son succès réside dans sa croissance rapide (6 mm en 40 jours seulement), sa plus grande tolérance aux basses températures que *Chthamalus* spp. et une plus grande tolérance aux hautes températures que *S. balanoides* (Barnett *et al.*, 2009 ; Crisp & Patel, 1961 ; Gomes-Filho *et al.*, 2010). En outre, il est capable de se reproduire plus vite que les espèces locales, au bout de huit semaines seulement, et pond toute l'année.

Il s'agit d'une espèce hermaphrodite même si la fécondation croisée reste indispensable. Les œufs produisent une larve *nauplius* qui va se nourrir de phytoplancton (Rainbow & Wang, 2001) et qui se transformera après cinq autres stades *nauplius* en larve *cypris* capable de recruter en se soudant au substrat (Hui & Moyse, 1982 ; Knight-Jones & Waugh, 1949 ; Knight-Jones & Stevenson, 1950 ; Larman & Gabbott, 1975 ; Neal & Yule, 1994 ; Walkers, 1970 ; Watson *et al.*, 2005). La durée de vie larvaire est estimée à environ 1 mois. Les balanes sont des suspensivores qui filtrent l'eau de mer en capturant du plancton et des particules organiques. La vitesse de battement des cirrhes est environ trois fois plus rapide que celle des autres espèces locales ce qui explique également le succès de son implantation.

Cette espèce s'est ainsi très vite adaptée aux conditions environnementales offertes dans tous les habitats favorables des côtes européennes. Sa reproduction continue et donc sa grande fécondité, sa plasticité écologique, l'efficacité de son système de filtration explique pour une large part le rôle important que cette espèce joue désormais dans l'écosystème côtier y compris dans les flux de CO₂ *via* le stockage des carbonates. Ces flux sont comparables à ceux mesurés pour les récifs coralliens (Golléty *et al.*, 2008). Cette espèce peut se retrouver sur de très nombreux types de supports telles les coquilles de mollusques mais également les engins de pêche, pontons, coques, structures aquacoles... Du point de vue trophique, cette espèce entre en compétition avec toutes les espèces suspensivores locales et les espèces à intérêt commercial comme les huîtres et les moules.

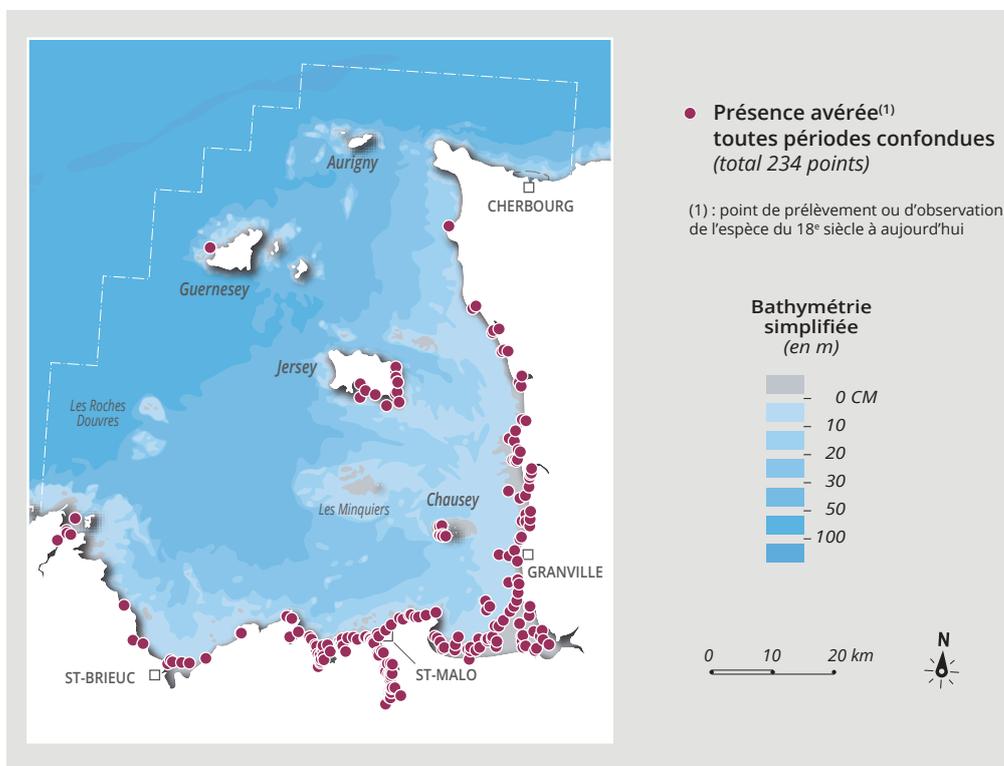
Cette espèce est l'une des 14 autres espèces de balanes qui ont été identifiées dans le Golfe. Les premières mentions datent de 1953 et de 1954, soit 8 ans après la première observation du port de Chichester près de Portsmouth (Bishop & Crisp, 1958). Initialement introduite *via* le port de Cherbourg, sans doute à la fin de la Deuxième Guerre mondiale, l'espèce est maintenant identifiée de Cherbourg au cap de La Hague, tout le long du littoral du Cotentin, jusqu'à la Rance, le port de Saint-Malo et celui de Binic dans les Côtes-d'Armor en passant par plusieurs lieux de la Côte d'Émeraude. Les premières observations dans les îles Anglo-Normandes datent de 1958, mais toutes ces données laissent à penser que l'espèce était sans doute déjà présente plusieurs années auparavant. Seule l'absence de naturalistes avertis avait caché la présence de cette espèce de la lointaine Océanie. Barnes et Barnes (1969) confirment la présence de l'espèce de Binic au littoral du Cotentin pour l'année 1968. Il faut toutefois attendre 1997 pour détecter sa présence aux Minquiers et les années 2000 dans l'archipel de Bréhat et la région paimpolaise. Depuis, *A. modestus* a été revu de l'estuaire du Trieux jusqu'au nord du Cotentin et dans les îles Anglo-Normandes. Cette espèce a sans doute déjà colonisé tous les sites favorables du golfe Normano-Breton. Peu abondante en milieu ouvert, elle est abondante dans les endroits abrités et dans les estuaires ; elle était ainsi la balane dominante dans la ria de la Rance en 1982 (Lang, 1984). Une veille scientifique des populations de balanes devrait pourtant être réalisée de manière à documenter la compétition qu'elle exerce sur les autres espèces.



Austrominius modestus

Photo Florence Gully

Crangon crangon (Linnæus, 1758) ; Crevette grise (ZN) Arthropoda, Malacostraca, Crangonidæ



Cette crevette sans rostre, aplatie dorso-ventralement, est bien connue des pêcheurs du littoral. Pouvant atteindre au maximum 9,5 cm, elle est inféodée aux eaux côtières sur les fonds de sables fins où elle s'enfouit à marée basse et d'où elle émerge pour nager lors des marées hautes. Elle est beaucoup plus active de nuit que de jour. Bien qu'elle gagne des secteurs plus profonds en hiver, elle reste une espèce très côtière atteignant au maximum des profondeurs de -20 m. Elle est très largement répartie sur les côtes européennes où elle est présente de la mer Blanche à la mer Noire, ainsi que dans la Baltique jusqu'aux côtes finlandaises grâce à son euryhalinité. En dépit de sa large distribution géographique, il y a peu de flux de gènes au-delà de certaines barrières naturelles, telles que le détroit du Bosphore ou le détroit de Gibraltar. Les populations les plus anciennes et génétiquement les plus variables sont présentes en Méditerranée occidentale (Luttikhuisen *et al.*, 2008).

C'est une espèce à durée de vie courte ne dépassant pas un an et demi dans le sud de la mer du Nord et qui se reproduit en deux périodes principales, l'une printanière et l'autre estivale. Il s'agirait, au moins pour une partie de la population, d'une espèce hermaphrodite protandre, c'est-à-dire qu'elle est d'abord mâle puis devient femelle (Schatte & Saborowski, 2005). Celle-ci porte de 3 000 à 8 000 œufs, incubés pendant un à deux mois. La larve mène une vie planctonique d'environ 5 semaines et devient benthique à partir d'une taille de 5 mm. Bien qu'omnivore, cette crevette a une préférence pour les proies animales (petits crustacés et polychètes), ce qui la met sur le même niveau trophique que les jeunes poissons plats (Kostecki *et al.*, 2012). Il s'agit d'une proie très recherchée par de nombreux prédateurs dont les bars et les lieux jaunes immatures sur leur zone de nourricerie littorale, comme en Rance et en baie du Mont-Saint-Michel (Le Mao, 1985 et données inédites).

La pêche professionnelle de la Crevette grise se pratique essentiellement en mer du Nord (Allemagne, Pays-Bas et Danemark) d'où proviennent 90 % de la production européenne, estimée à 25 000 t en 1995 (Tétard *in* Quéro & Vayne, 1998) et jusqu'à 40 000 t en 2010.

En France, la production atteignait environ 1 000 t dans les années 1980, mais seulement 500 t dans les années 1990, principalement en provenance de flottilles spécialisées de la Manche Orientale et du golfe de Gascogne.

Cette espèce est commune dans notre zone d'étude sur l'ensemble des petits fonds de sables fins, et il est probable que, pour ce type d'habitat, les quelques lacunes apparaissant sur la carte ne soient dues qu'à des défauts de prospection ou de signalisation de cette espèce très banale. Elle est l'objet d'une pêche dirigée très active, tant de loisirs que professionnelle, en baie du Mont-Saint-Michel où les engins de pêche utilisés sont très variés : dranets, bichettes, tésures, pêcheries fixes et chaluts à crevette (Gully, 1982 ; Legendre, 1984 ; Mauxion, 2016). La production professionnelle officielle y était de 56 t en 1983 dont 26 capturées au chalut et 30 par les diverses pêcheries d'estran, auxquelles il fallait rajouter un peu moins d'une dizaine de tonnes par les pêcheurs de loisirs au dranet et à la bichette (Legendre, 1985). Une campagne d'évaluation faite pour cette espèce en mars 1965 en fond de baie de Saint-Brieuc, à l'est et au nord-est de la pointe du Roselier, indiquait des rendements horaires chalutés de 2 à 6 kg avec une moyenne de 3,1 kg, considérés comme peu élevés, mais comparables à ceux obtenus dans d'autres régions françaises, aussi bien en Manche qu'en Atlantique (Faure, 1965).

Partout ailleurs dans notre zone d'étude, la pêche de cette crevette ne se fait que par les pêcheurs amateurs, mais cette crevette est localement beaucoup moins recherchée et appréciée que la grande Crevette rose *Palæmon serratus*.

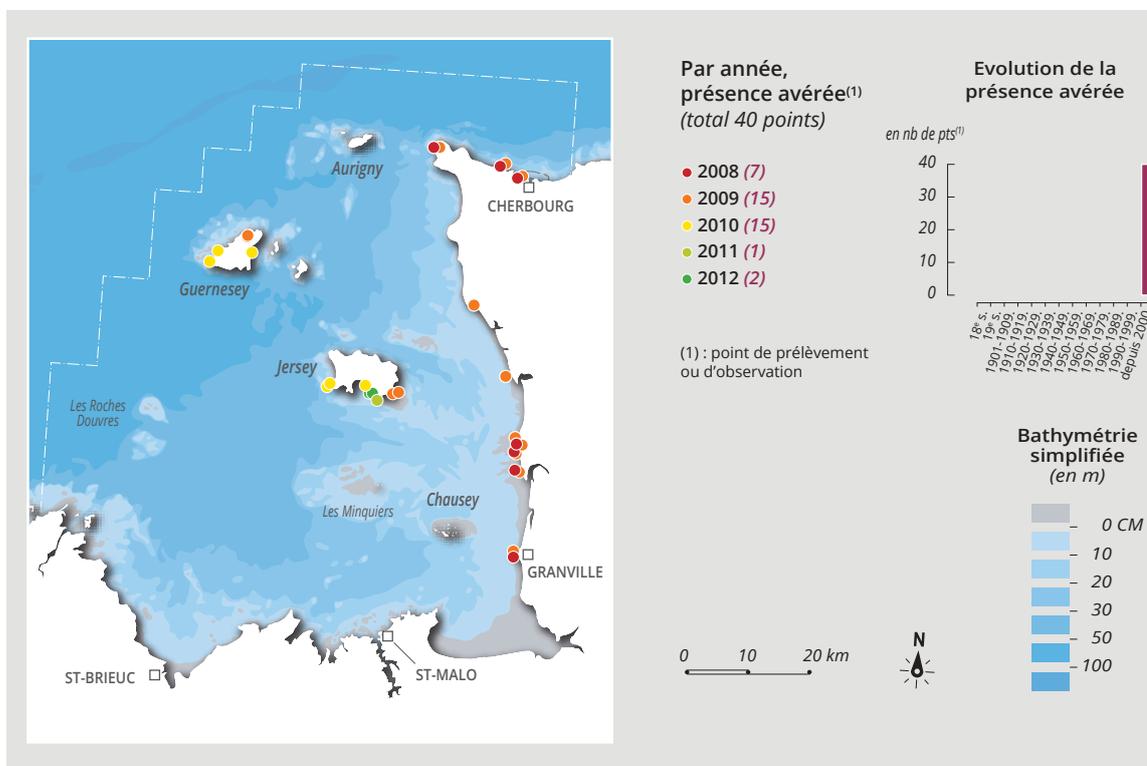


Crangon crangon

Photo Marc Cochu

Hemigrapsus sanguineus (De Haan, 1835) NI

Arthropoda, Malacostraca, Varunidæ



Ce crustacé décapode, d'une taille de 3 à 4 cm au stade adulte, se caractérise par une carapace subrectangulaire, de coloration noire avec des taches brunes à oranges, présentant trois dents latérales et un front lisse. Le corps entier est dépourvu de soies. Les pattes marcheuses, relativement aplaties, arborent une alternance de bandes transversales sombres et claires. Les chélicères, symétriques et munis d'une épine, sont pigmentés par des points rouges. Chez le mâle, les chélicères présentent une hypertrophie membraneuse à l'intersection du dactyle et du propode : le pulvinus.

Cette espèce euryhaline et eurytherme, mais plutôt affine des eaux tempérées à froides est capable de vivre en milieu marin et estuarien où elle colonise les substrats durs naturels (bancs d'huîtres et de moules, face inférieure de blocs sur sables grossiers...) et artificiels intertidaux et parfois subtidaux (Pezy & Dauvin, 2015 ; Dewarumez *et al.*, 2011 ; Jungblut *et al.*, 2017).

Comme beaucoup d'espèces de crabes, *H. sanguineus* est omnivore et se nourrit principalement de petits invertébrés (y compris des juvéniles conspécifiques), de juvéniles de poissons ou de micro- et macroalgues. Sa voracité affecte les populations indigènes ou non de diverses espèces, dont le Crabe vert *Carcinus mænas* avec lequel il entrerait en compétition. Dans le détroit de Long Island, où les densités d'*H. sanguineus* dépassent 300 individus/m², Kræmer *et al.* (2007) et O'Connor (2014) ont montré des régressions significatives des populations de *C. mænas* mais aussi d'autres brachyours de la famille des *Panopeidæ*. En Europe, Dauvin *et al.* (2009) estiment que la prédation exercée par *H. sanguineus* en fortes densités sur la Moule bleue *Mytilus edulis*, ou l'Huître creuse *Crassostrea gigas* pourrait rapidement devenir problématique.

Originnaire de l'océan Pacifique Nord-Ouest (côtes de Corée et de Chine), cette espèce est aujourd'hui présente le long des côtes est et ouest des États-Unis (où elle a été introduite en 1988 dans le New Jersey) et de l'Europe de l'Ouest (Dewarumez *et al.*, 2011).

Elle a été observée pour la première fois en Europe en 1999 dans le port du Havre et simultanément dans l'Escault oriental (Dewarumez *et al.*, 2011). Probablement introduite par des eaux de ballast de bateaux, sa dispersion a été facilitée par la durée de la phase larvaire planctonique (environ un mois) et son installation, par sa tolérance à de larges gammes de salinité et de température. Sur la côte est des États-Unis, la vitesse d'expansion a été estimée à 12 km par an (Leppäkoski & Olenin, 2000). En Europe, la dispersion d'*H. sanguineus* a également été très rapide puisque cette espèce a colonisé dès 2012 l'ensemble du linéaire côtier compris entre la baie du Mont-Saint-Michel et la frontière belge, avec des densités particulièrement élevées (> 10 individus pour 30 pierres soulevées) le long de la côte de Nacre (Gothland *et al.*, 2013).

Dans le Golfe, les premiers signalements de cette espèce ont été réalisés dès 2008 par Dauvin (2009) dans les secteurs de Cherbourg et du cap de La Hague à des densités élevées et dans les secteurs d'Agon-Coutainville et Granville à des densités plus faibles. Sa progression a ensuite été rapide puisqu'en quatre ans, elle s'est implantée sur toute la côte ouest du Cotentin ainsi qu'à Jersey et Guernesey (Dauvin & Dufossé, 2011). C'est en 2010 à Querqueville qu'ont été observées les densités les plus élevées : 117 individus pour 90 pierres. Il semble que depuis 2012, la progression d'*H. sanguineus* ait ralenti et qu'elle soit toujours absente des côtes nord de Bretagne. Toutefois, cette affirmation est à moduler compte tenu de l'allègement de la veille concernant cette espèce. Gothland *et al.* (2013) considèrent que cette espèce n'a atteint, le long des côtes de la Manche, ni son expansion ni ses densités maximales et soulignent l'importance de conduire de nouvelles études pour suivre l'impact sur les communautés benthiques.

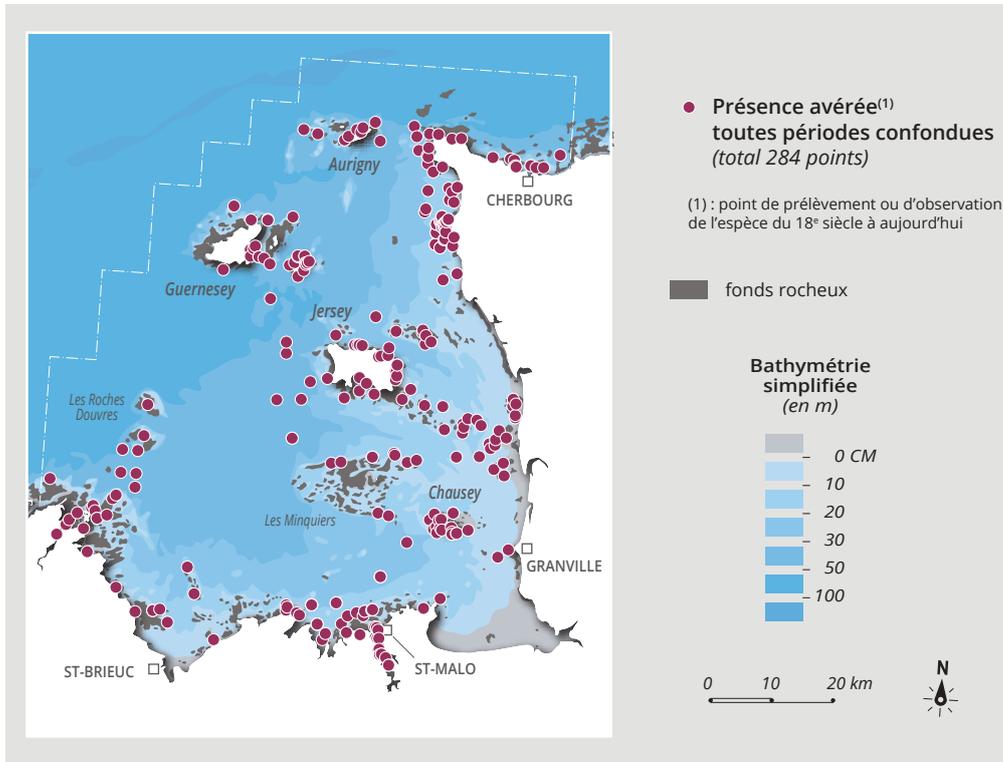


Hemigrapsus sanguineus

Photo Nicolas Spilmont

Homarus gammarus (Linnæus, 1758) ; Homard européen

Arthropoda, Malacostraca, Nephropidæ



Ce crustacé présente un corps long et robuste composé d'un céphalothorax portant deux pinces asymétriques (une dénommée « marteau » qui sert à broyer et l'autre « cisaille », qui sert à couper) et un abdomen bien développé replié sur lui-même au repos. La coloration bleue du Homard européen est due à la présence d'une hétéroprotéine, la crustacyanine, dont le pigment est une xanthophylle : l'astaxanthine (Ceccaldi & Allemand, 1964). La coagulation de la protéine de la crustacyanine par la chaleur libère l'astaxanthine ce qui confère sa couleur rouge à la carapace du homard lors de la cuisson.

Le Homard européen peut mesurer jusqu'à 75 cm de long et vivre plus de 50 ans, ce qui est remarquable pour un crustacé (Sohier *et al.*, 2017). Sa répartition est large, couvrant une zone allant de la Norvège au Maroc. Il peut vivre en domaines intertidal et subtidal, jusqu'à -70 m où il fréquente les fonds accidentés, les anfractuosités des roches ou les structures artificielles (Zariquiey Alvarez, 1968). A partir du stade juvénile, il s'alimente aussi bien d'invertébrés benthiques variés (mollusques, crustacés, échinodermes ou annélides) que d'organismes morts. Chaque été, le homard migre (selon un déterminisme et des modalités encore méconnus) à la recherche d'un partenaire sexuel. L'accouplement survient juste après la mue de la femelle. Le nombre d'œufs produit est important, compris entre quelques milliers et dizaines de milliers selon l'âge de la femelle (Tully *et al.*, 2001). Les œufs seront portés pendant 7 à 10 mois et seuls quelques individus parviendront au stade adulte. Les larves libérées ont une vie pélagique d'environ un mois avant de se métamorphoser en postlarves et mener une vie benthique (Webb, 1921). Une étude génétique menée à l'échelle de l'Europe de l'Ouest à partir d'un marqueur de l'ADN mitochondrial échantillonné sur plus de 4 000 individus, a montré, en dépit de faibles niveaux de différences génétiques, l'existence de quatre groupes constitués par les individus provenant (i) du nord de la Norvège, (ii) des Pays-Bas, (iii) des façades Atlantique-Manche et sud de la mer du Nord et (iv) de mer Méditerranée (Triantafyllidis *et al.*, 2005).

Cette espèce d'intérêt commercial subit une pression de pêche importante conduisant à une surexploitation et une raréfaction dans de nombreuses zones (Père & Noël, 2017). Un peu plus de 500 t sont débarquées en France, dont 2/3 proviennent de la Manche et 1/3 du golfe de Gascogne (source CDPMEM 22). La production nationale étant insuffisante, la France a recours à des importations de Homard européen provenant du Royaume-Uni, mais également de Homard américain *Homarus americanus* provenant d'Amérique du Nord. La pollution par les contaminants métalliques (cadmium, mercure ou cuivre), composés auxquels sont sensibles les larves, pourrait également contribuer au déclin du stock de homards (Mariño-Balsa *et al.*, 2000).

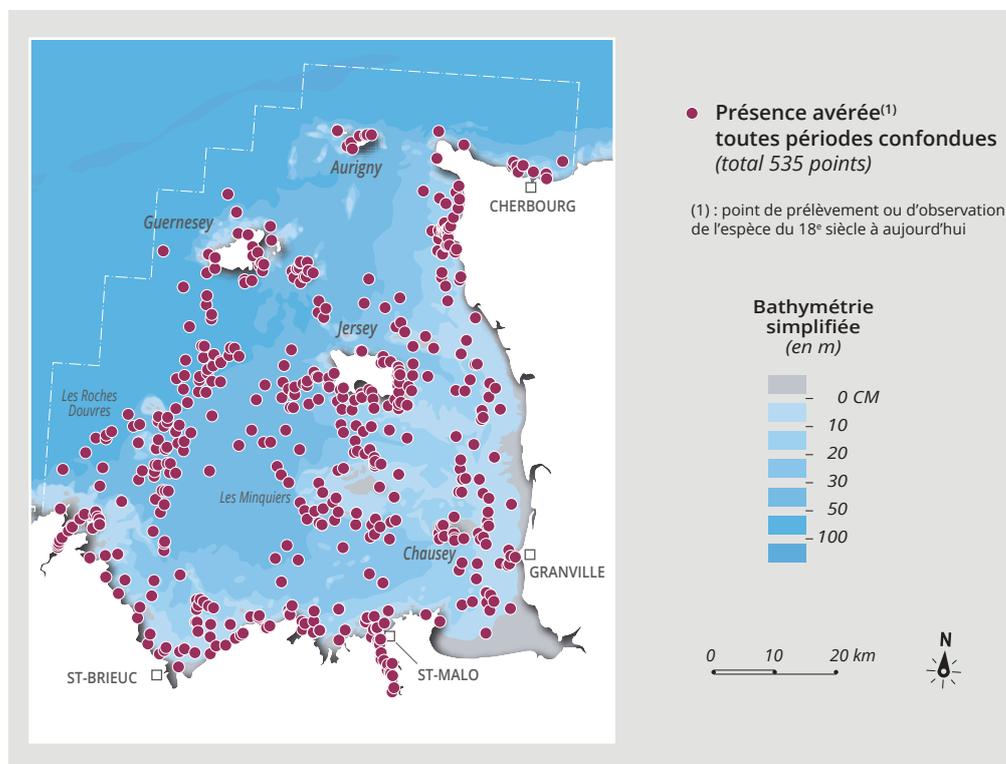
Le homard est largement représenté dans le golfe Normano-Breton : sa présence est associée à l'ensemble des substrats durs existant dans cette zone. Afin de préserver cette ressource et de contribuer à la reproduction de l'espèce et sa diffusion vers les zones adjacentes exploitées, des cantonnements de pêche (au sein desquels toute forme de pêche sauf la ligne de traîne est interdite) ont été mis en place dans le sud de Chausey en 1964 et devant le cap de Flamanville en 2000 (Schlaich, 2017). Les premiers résultats d'un suivi initié en 2012 mettent en évidence une forte colonisation de l'espace protégé par le homard, qui représente 85 % des captures de crustacés d'intérêt commercial dans la zone protégée contre 43 % en dehors. Le programme de marquage n'a pas montré de migration en dehors du cantonnement et soutient l'idée de ne pas augmenter l'effort de pêche dirigé vers cette espèce dont la population de Chausey semble de plus en plus tributaire du recrutement local (Schlaich, 2016).



Homarus gammarus

Photo Florence Gully

Maja brachydactyla Balss, 1922 ; Araignée de mer Arthropoda, Malacostraca, Majidæ



L'Araignée de mer est un grand crabe à la carapace ovoïde, hérissée d'épines présentant un double rostre à l'avant. Ce n'est que récemment que les Araignées de mer de Méditerranée et celle de l'Atlantique ont été reconnues comme deux espèces différentes, respectivement *Maja squinado* et *Maja brachydactyla*. Cette dernière espèce est essentiellement distribuée du sud de la mer du Nord aux Canaries où elle occupe une grande variété de fonds, de l'intertidal à plus de -90 m. Sa présence est irrégulière au sein de son aire de distribution, des zones de forte densité alternant avec des zones de grande rareté.

Elle a une durée de vie comprise entre cinq et huit ans. La phase de croissance comprend une période de vie planctonique de deux à trois semaines suivie, à partir d'une taille de 2 mm, par une phase juvénile benthique de deux à trois ans. Celle-ci s'achève par une mue terminale qui a lieu de juin à octobre quand la maturité sexuelle est atteinte. À ce moment les femelles pèsent entre 300 et 1 000 g et les mâles entre 300 et 2 500 g. La première reproduction a lieu dans l'année suivant la mue terminale. Les spermatozoïdes sont stockés par la femelle et peuvent servir à la fécondation de plusieurs pontes successives. Celles-ci ont lieu de mars à juin et comptent de 50 000 à 500 000 œufs (Le Foll & Latrouite *in* Quérou & Vaine, 1998).

C'est une espèce omnivore et opportuniste dont l'alimentation est constituée d'algues et d'organismes animaux fixés ou peu mobiles, prélevés parmi les proies les plus abondantes présentes sur les sites fréquentés (mollusques, échinodermes ou crustacés).

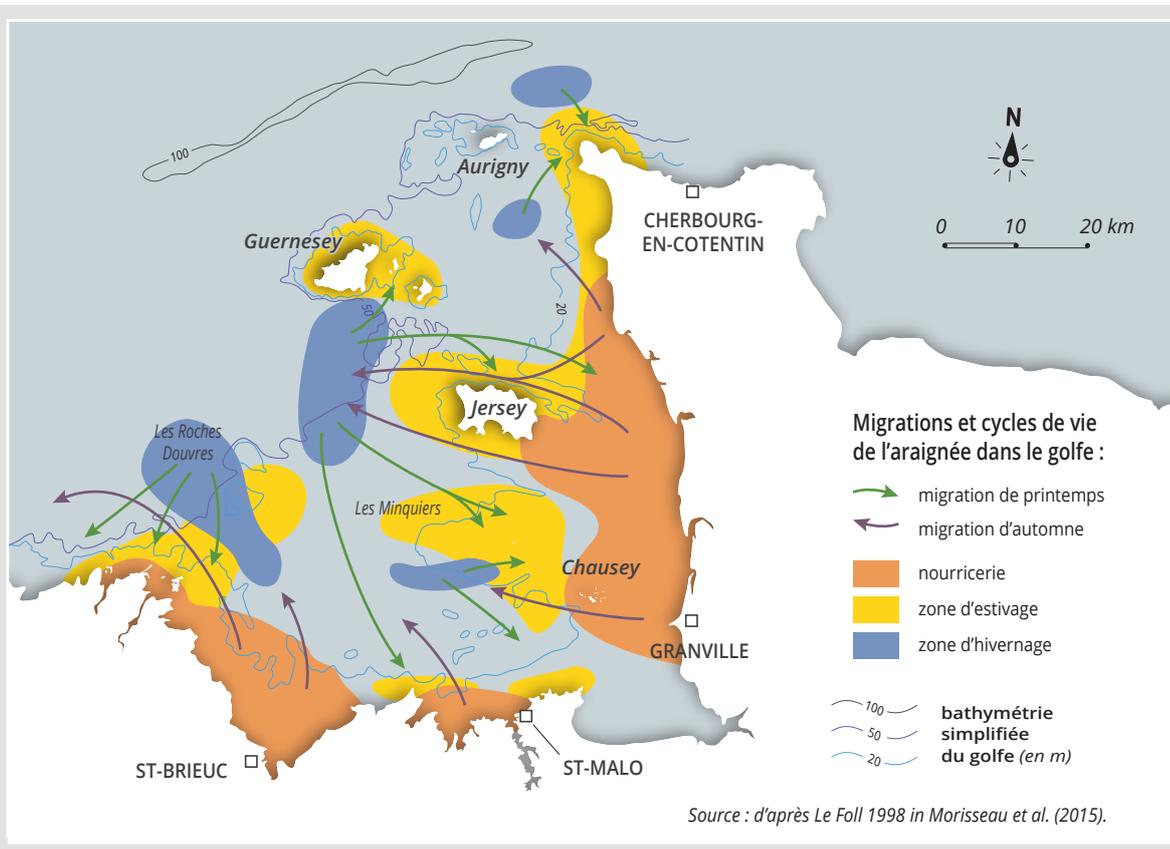
Cette espèce a une écologie et une éthologie complexes alternant plusieurs phases sur des habitats très variables :

- les juvéniles et immatures se concentrent sur des nurseries côtières bien délimitées, avec une nette prédilection pour les fonds meubles de moins de -20 m. Ils couvrent leur carapace d'algues rouges ou filamenteuses. La mue terminale a lieu sur les sites de nurseries et est suivie d'une migration vers des fonds plus conséquents jusqu'à des profondeurs supérieures à -50 m ;

- pendant sa vie adulte, l'Araignée de mer entreprend des migrations régulières et de grande ampleur entre les fonds d'hivernage situés au large sur des fonds de roche ou de cailloutis et les zones d'estivage et de ponte situées en zone plus côtière sur des types de fonds très variés. Pendant cette phase, la carapace est souvent nue ou colonisée par de la faune encroûtante (balanes, bryozoaires, éponges...).

Les Araignées de mer s'agrègent parfois en « tas » qui pourraient compter plusieurs milliers d'individus, mais concernent le plus souvent quelques dizaines de spécimens, groupés en amas conique d'un mètre à la base et pouvant mesurer jusqu'à 60 cm de hauteur (Baal, 1953 ; Carlisle, 1957). Ce comportement spectaculaire, qu'elle partage avec l'Araignée de mer méditerranéenne *Maja squinado*, a été rapporté par de nombreux auteurs (Herbst, 1799–1804 ; Baal, 1953 ; Le Sueur, 1954 ; Carlisle, 1957 ; Brosnan, 1981, etc.). Il ne se rencontre que sur les zones côtières de nourricerie et certains tas peuvent perdurer plusieurs semaines. Leur fonction n'est pas clairement établie, mais ils sembleraient être principalement une protection contre la prédation pour des individus venant de muer (Le Foll, 1993). Ainsi Brosnan (1981) a pu démontrer que la formation de ces amas ne se réalise pas au hasard et que la place des animaux est complètement liée aux rapports de dominance : l'intérieur des tas est composé de femelles et de petits mâles, les grands mâles dominants se tenant au-dessus ou à l'extérieur.

L'Araignée de mer est une espèce de grande valeur pour les pêcheries françaises de crustacés, mais il n'en a pas toujours été ainsi. Les araignées n'étaient initialement qu'une capture accessoire sans valeur commerciale de la pêche au homard et à la langouste, au casier. Au XIX^e siècle, l'araignée n'était, en France comme en Angleterre et en Irlande, consommée que par les pêcheurs et les pauvres gens de la côte (Milne-Edwards, 1834 ; Thomson, 1842 ; Bell, 1853). La chute des pêcheries de homards et de langoustes dans les années 1950–1960 amène un développement des captures d'araignées et la création de pêcheries ciblées, d'abord au casier, puis au filet de fond à larges mailles. La production



annuelle française est actuellement d'environ 5 000 t, avec de fortes fluctuations interannuelles, en provenance très majoritairement des pêcheries de Manche occidentale.

C'est une espèce très commune dans le Golfe, où elle est l'objet d'une pêche professionnelle très active. D'environ 4 000 t annuelle dans les années 1970-1980, la production du Golfe est actuellement stabilisée autour de 2 000 t, niveau de la production soutenable calculée pour cette espèce dans notre zone d'étude (Foucher *in* Morisseau *et al.*, 2015), ce qui représente plus de 70 % des captures françaises. La pêche récréative en apnée ou aux engins de pêche dormants (casiers et filets) est extrêmement active et populaire dans l'ensemble du Golfe et représente très probablement des tonnages importants qui restent à évaluer. La carte présentée ci-dessus ne donne qu'une idée incomplète de sa répartition dans le Golfe, car l'espèce est omniprésente sur tous types de fonds.

Cette espèce migratrice y est largement distribuée du large (zones d'hivernage principalement) à la côte (zones de reproduction) et occupe une grande gamme d'habitats. Plusieurs grandes zones de nourriceries où se concentrent les juvéniles ont été identifiées par Le Foll (1993) : la baie de Saint-Brieuc, la baie de Saint-Malo et le secteur compris entre la côte ouest du Cotentin et Jersey et Chausey. Elles sont surtout présentes sur les sables fins et grossiers infralittoraux de moins de -20 m. Les zones d'hivernage principales sont localisées sur des fonds de roches ou de sables circalittoraux au sud de l'archipel des Minquiers, entre les plateaux rocheux de Barnouic et de Roche-Douvres et à l'ouest de Jersey. Deux zones plus limitées existent de part et d'autre du cap de La Hague. Les araignées peuvent ainsi se déplacer sur des distances dépassant 100 milles marins (185 km) à la vitesse moyenne de 50 mètres par heure.

Du fait de sa présence en nombre sur les nourriceries littorales et de son comportement grégaire, l'Araignée de mer est une espèce très sensible à la pêche au chalut en zone côtière, principalement en été et en automne. En baie de Saint-Brieuc et de Saint-Malo, l'Araignée de mer représente une prise accessoire importante (jusqu'à plusieurs centaines de kilogrammes par trait !) qui est quasi intégralement rejetée à la mer car trop petite ou trop abimée pour être vendue (Morizur *et al.*, 1996). Les taux de survie ne sont pas connus mais ils sont sans doute très bas, car la plupart des individus sont en pré ou post-mue et sont donc très fragiles. Des échantillonnages pratiqués en baie de Saint-Brieuc en été

Maja brachydactyla

Photo Florence Gully

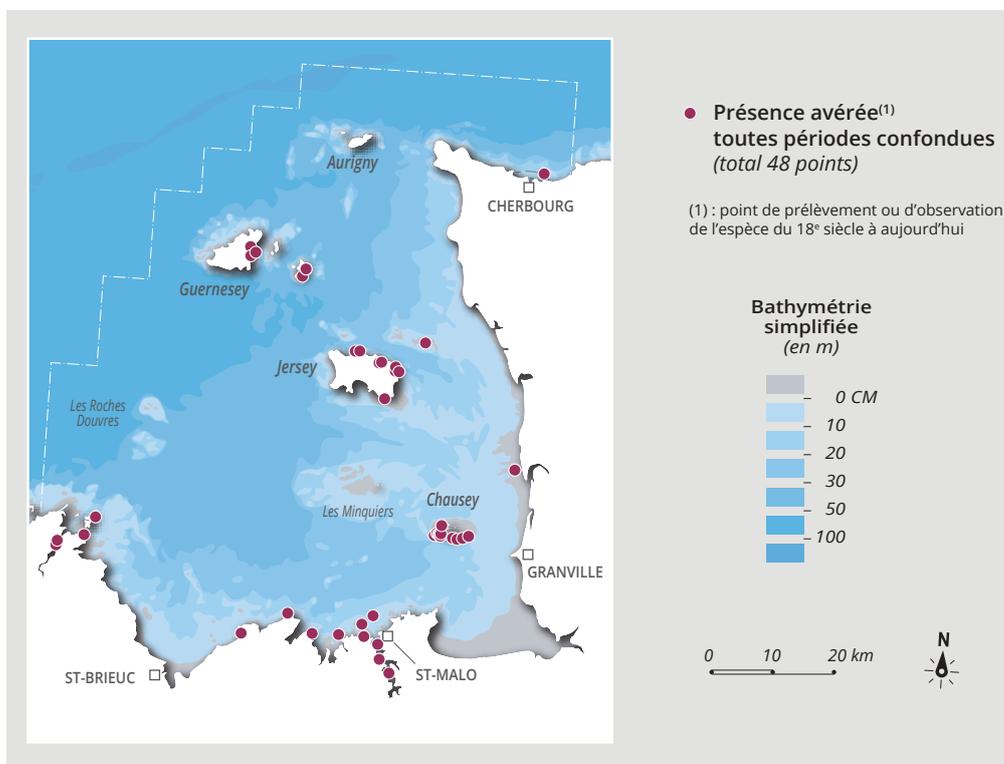


et automne 1985 et 1986 montrent que 30 à 80 % des animaux pêchés sont morts lors de l'arrivée sur le bateau (Le Foll, 1998). Cet auteur estime la mortalité induite à plusieurs centaines de tonnes annuellement !

Bien que l'abondance observée actuellement semble très éloignée de celle rapportée par les auteurs anciens (Carrington & Lovett, 1881 ; Nicolle, 1893, etc.) et par de nombreux témoignages oraux, l'avenir de l'Araignée de mer dans le Golfe n'est pas compromis, car les captures commerciales semblent maintenant en équilibre avec la ressource disponible (Foucher *in* Morisseau *et al.*, 2015). Toutefois, des actions de limitation de la mortalité estivale et automnale des jeunes individus sur les nourriceries littorales pourraient permettre d'augmenter sensiblement la rentabilité de cette pêcherie majeure pour les flottilles bretonnes, normandes et anglo-normandes de notre zone d'étude.

Enfin, les Araignées de mer sont le milieu de vie exclusif d'un amphipode commensal, *Isæa montagui*, qui vit principalement au niveau des pièces buccales où il prélève au passage une partie de l'alimentation de l'araignée. Ils étaient présents sur 100 % des araignées examinées à Dinard en 1939 (Bertrand, 1940) et en 1984 (Le Mao, 2006). Enfin, les juvéniles et immatures présents en zone côtière, grâce à leur habitude de couvrir leur carapace de débris d'algues, sont un support vivant et mobile pour une faune benthique abondante et diversifiée, en particulier des amphipodes et des annélides polychètes (principalement *Syllidæ* et juvéniles d'annélides tubicoles) ainsi que cela a pu être observé en 1984 dans l'anse du Prieuré à Dinard (Lechapt & Le Mao, données inédites). Ils participent ainsi à la dispersion de ces espèces par phorésie.

***Periclimenes sagittifer* (Norman, 1861) ; (ZB, ZN)**
Arthropoda, Malacostraca, Palæmonidæ



Le genre *Periclimenes* regroupe plus de 160 espèces vivant principalement dans les eaux tropicales ou tempérées chaudes, dont 11 se rencontrent dans les eaux européennes et macaronésiennes, principalement en mer Méditerranée. *Periclimenes sagittifer* est l'espèce la plus nordique dans sa répartition et la seule espèce présente en Manche.

Cette jolie petite crevette mesurant 3 cm est quasiment transparente, mais elle est reconnaissable aux taches roses marquant son abdomen et aux marques bleu violet portées par son céphalothorax et les appendices thoraciques. C'est une espèce d'eaux tempérées chaudes se rencontrant de manière sporadique sur les côtes atlantiques, depuis Gibraltar et les Açores jusqu'à la Manche occidentale. Il existe une mention isolée à Boulogne (Sollaud, 1958) et les difficultés d'identification propres au genre *Periclimenes* font que sa distribution est encore mal connue sur la frange sud de son aire où des confusions entre espèces du même genre sont possibles (D'Udekem d'Acoz, 1992 ; Grippa & D'Udekem d'Acoz, 1996). Elle est remplacée en Méditerranée par l'espèce très proche *Periclimenes ægylis* (Grippa & d'Udekem d'Acoz, 1996 ; Dos Santos *et al.*, 2004).

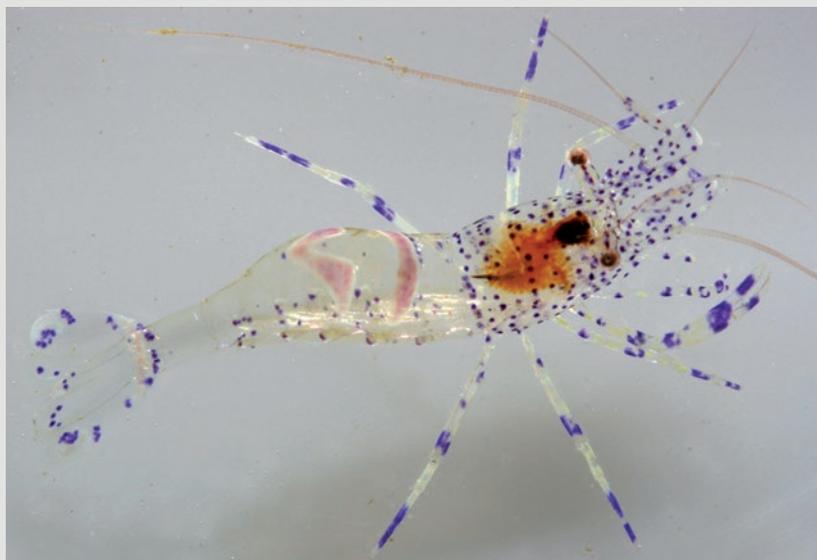
Elle vit en zone littorale depuis le bas de l'estran jusqu'à -10 m, en association fréquente, sinon presque exclusive, avec les anémones *Anemonia viridis* (Calado *et al.*, 2007). Elle est souvent décrite comme une espèce symbiotique de ces anémones, mais ce terme n'est pas adéquat car cette crevette se nourrit des débris de proies capturées par l'anémone mais consomme aussi l'extrémité des tentacules, ce qui en fait plutôt un parasite qu'un symbiote (Grippa & D'Udekem d'Acoz, 1996). On la trouve sur les fonds rocheux où se fixe son hôte, mais aussi très fréquemment dans les herbiers à *Zostera marina* où cette anémone abonde.

Les espèces du genre *Periclimenes*, du fait de la richesse de leur coloration et de leur aptitude à vivre facilement en captivité, sont prisées des aquariophiles (Calado *et al.*, 2003). Dans le souci de préserver les populations sauvages de prélèvements excessifs, la

reproduction en captivité de *P. sagittifer* a été étudiée et a mis en évidence la nécessité vitale pour les larves en mue finale d'être en contact avec des substances dissoutes issues de leur futur hôte pour pouvoir passer au stade benthique (Calado *et al.*, 2007).

Comme chez *P. amethysteus*, la coloration de cette espèce suit un rythme nyctéméral : les taches de couleurs brillantes observées en journée disparaissent la nuit, la crevette devenant alors entièrement transparente. Les chromatophores ne sont pas directement photosensibles, leur dilatation ou leur rétractation étant sous contrôle hormonal commandé par la vision (Noël, 1983).

C'est dans le Golfe que cette espèce a été décrite pour la première fois, sous le nom de *Dennisa sagittifera* (Norman, 1861), un spécimen ayant été dragué en 1859 sur un herbier à *Zostera marina* à Sainte-Catherine's bay à Jersey. Le même auteur rapporte ensuite, sous la dénomination d'*Anchistia scripta*, la capture d'un autre individu dans un herbier à *Zostera marina* de Saint-Clement's bay à Jersey en 1890 puis à St Peter Port à Guernesey en 1905 (Norman, 1907). Il faut ensuite attendre les prospections de Sollaud (1955, 1958 et 1960) pour que l'espèce soit signalée à Chausey, Saint-Énogat et Saint-Suliac. C'est à cette occasion que Sollaud (1958) attribue l'espèce au genre *Periclimenes* et la différencie de l'espèce méditerranéenne *Periclimenes amethysteus*, sous le nom de *P. sagittifer*, selon le nom spécifique initialement donné par Norman. Alors que cette espèce n'est que sporadiquement signalée en Bretagne et en Angleterre, elle atteint des fréquences élevées en baie de Saint-Malo (Castric-Fey *et al.*, 2001). À Sercq, elle est présente dans 13 % des *Anemonia viridis* examinées à Maseline Harbour (Kipling, 2010) et elle est très fréquemment signalée dans l'archipel de Chausey et à Jersey. Il pourrait s'agir d'une espèce sarnienne selon la définition de Holme, c'est-à-dire une espèce d'eaux chaudes, beaucoup plus présente dans notre zone d'étude que dans le reste de la Manche.



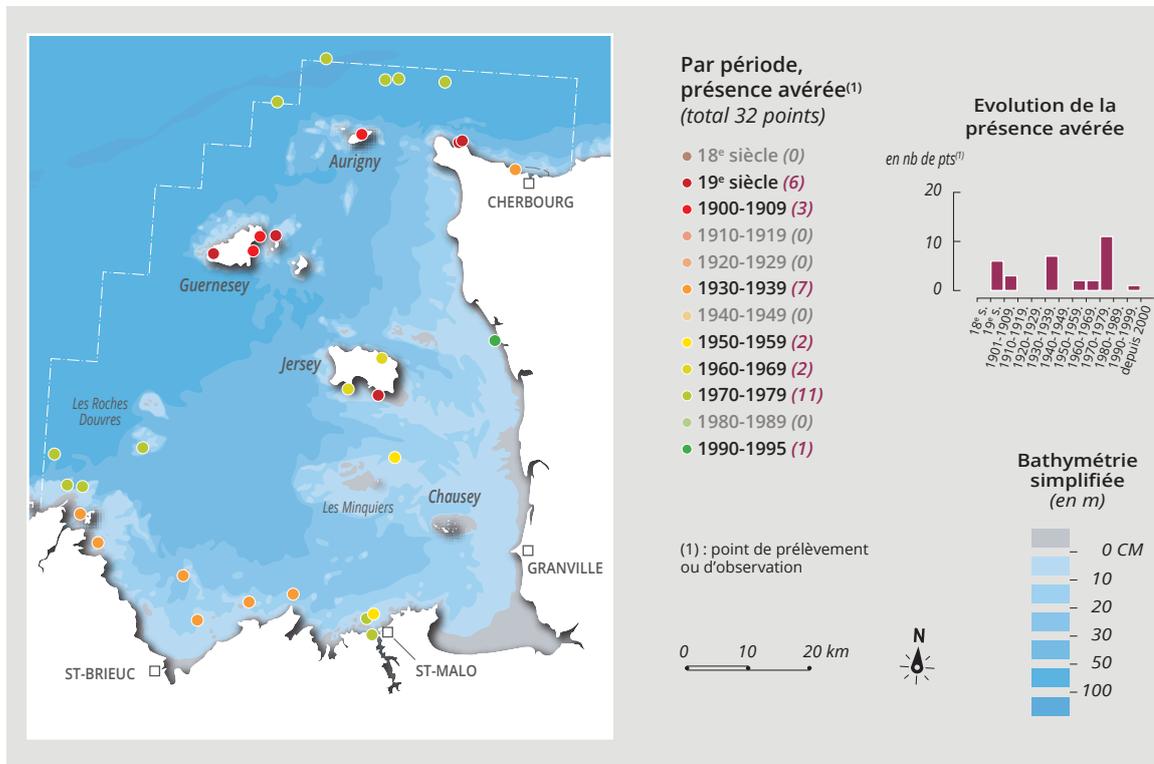
Periclimenes sagittifer

Photo Yann Fontana

Échinodermes

Antedon bifida (Pennant, 1777) ; comatule

Echinodermata, Crinoidea, Antedonidæ



Les mers de l'ère primaire, il y a 500 millions d'années, étaient peuplées de crinoïdes dont les comatules sont les descendantes. Longtemps, ces espèces n'ont été connues qu'à l'état de fossiles et il a fallu attendre le XVIII^e siècle pour découvrir que des spécimens vivants peuplaient certains fonds. La majorité des « lys de mer » (krinon, lis et eidos, forme) vivent à des profondeurs assez importantes, ce qui n'est pas le cas pour *A. bifida* qui peut s'observer à la côte. Ces comatules forment un groupe à part chez les crinoïdes. Elles possèdent 14 à 16 cirrhes de 9 à 12 mm de longueur à la base du calice (rarement entre 10 et 18) qui leur permettent de s'accrocher ou de se déplacer à leur guise même si ces espèces sont plutôt sédentaires. Les comatules nagent, surtout la nuit, généralement pour fuir un danger. Le corps de cet organisme se compose d'un calice ovoïde contenant tous les organes vitaux et formé par des plaques calcaires polygonales. Le tegmen constitue la partie supérieure du calice. Il supporte la bouche, située au centre de cinq sillons ambulacraires et l'anus placé au sommet d'un cône pédonculé. Les dix bras articulés longs de 5 à 6 cm environ rayonnent à partir des sillons ambulacraires. Les bras sont très ramifiés et ont l'aspect de plumes colorées roses et rouges. Ils portent des pinnules qui permettent de capturer les particules alimentaires et les emmener à la bouche (Clark & Clark, 1967 ; Macurda & Meyer, 1974). Suspensivore, sa nourriture se compose de débris organiques pour 45 %, de plancton (diatomées et dinoflagellés) pour 18% (entre 4 et 36 % selon la saison) et de particules inorganiques pour 17%. Ces proportions paraissent être très stables (La Touche, 2009 ; La Touche & West, 1980).

A. bifida est une espèce qui peut être observée des petits fonds côtiers, entre 0 et -40 m, parfois jusqu'à -457 m (Clark & Clark, 1967). Grégaire, cette espèce sciaphile peut former des peuplements denses sur les fonds de cailloutis. Il n'est pas rare de la rencontrer sur d'autres organismes animaux voire sur des algues en position épiphyte. *A. petasus*, nettement plus grande, se distingue par son plus grand nombre de cirrhes, environ 40. Elle est présente du golfe de Gascogne à l'Islande et aux côtes scandinaves, en sympatrie avec *A. bifida*.

La reproduction a lieu entre mai et juillet dans nos eaux. La fécondation est externe et les femelles conservent les œufs à la base des pinnules (Nichols, 1996). Les larves ont un stade pélagique très court, quelques jours au maximum, et se fixent à l'aide d'un pédoncule sur le substrat pendant plusieurs mois. Ce pédoncule disparaîtra à la fin de ce premier stade, nommé « pentacrine », avant d'entamer une vie libre (Nichols, 1994).

L'aire de répartition s'étend des Açores et du Portugal aux îles Britanniques et à la mer du Nord. *A. bifida* est également notée en Méditerranée occidentale.

Cette espèce a été identifiée pour la première fois dans le Golfe en 1884 dans les îles de Jersey, Herm et Guernesey puis en 1899 à Omonville-la-Rogue dans le Cotentin et en 1908 à Aurigny. Elle est localement notée comme abondante ou très répandue. Il faut ensuite attendre les travaux de Gruvel et Fisher-Piette (1936) pour que l'espèce soit identifiée en certaines localités de la baie de Saint-Brieuc et au nord du cap Fréhel sur des fonds de cailloutis. Là encore, l'espèce est notée comme abondante. L'espèce est également notée vers Cherbourg en 1935. Bertrand (1937) l'identifie en baie de Paimpol et dans l'archipel de Bréhat. Elle est revue çà et là dans les années 1950, en baie de Saint-Malo, aux Minquiers et revue à Jersey dans les années 1960. Lami l'identifie ensuite à Dinard et à Cézembre (Allain, 1973) et les campagnes océanographiques dirigées par Retière et Cabioch permettent de fournir plusieurs données, principalement au nord du Golfe. Depuis l'espèce n'a plus été revue qu'une seule fois en 1995 sur les platiers rocheux entre Carteret et Saint-Germain-sur-Ay par Lubet qui la note comme moyennement abondante. Les dernières campagnes océanographiques réalisées en 2012 et 2014 n'ont pas permis de la trouver sur les fonds grossiers circalittoraux.

Même si *A. bifida* a été identifiée dans des milieux largement distribués dans le Golfe, cette espèce n'a jamais semblé être très abondante alors que son habitat préférentiel domine largement. Cette espèce doit être activement recherchée de manière à documenter sa présence ou son éventuelle disparition.

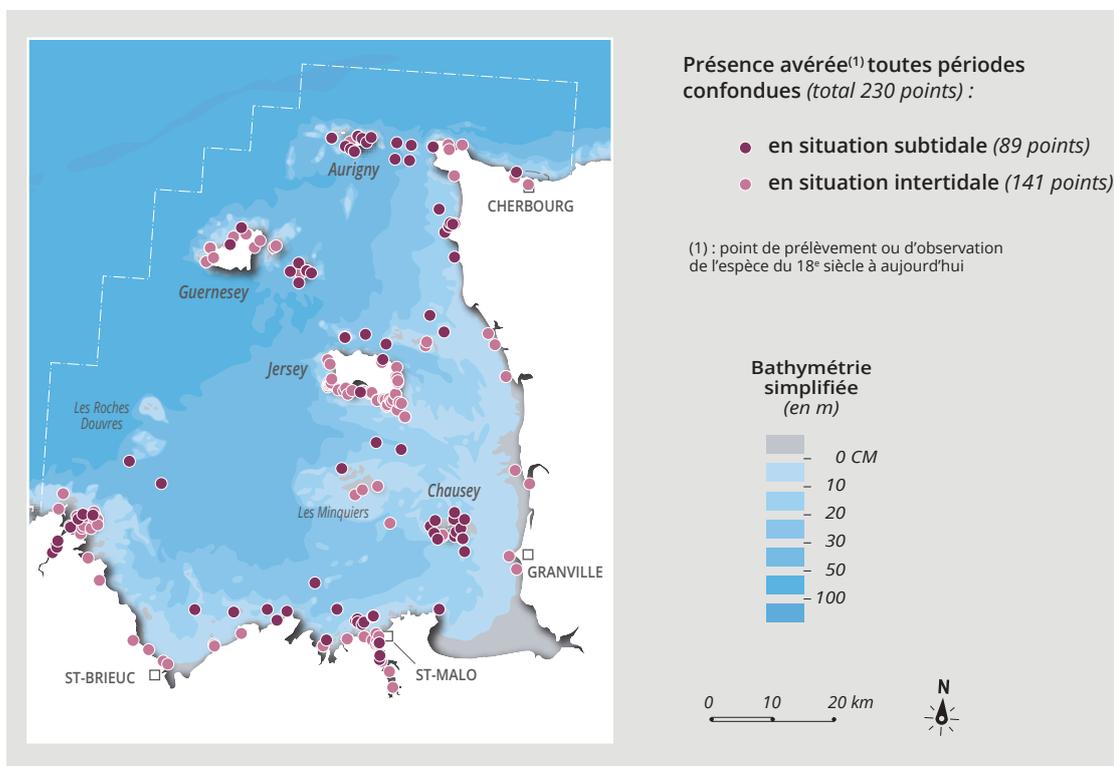


Antedon bifida

Photo René Derrien

Asterina gibbosa (Pennant, 1777) ; Astérie bossue

Echinodermata, Asterozoa, Asteroidea



Cette petite étoile de mer, commune tant dans l'Atlantique du Nord-Est qu'en Méditerranée occidentale, occupe surtout la zone intertidale et l'infralittoral peu profond (Baus *et al.*, 2005). Elle a toutefois été signalée jusqu'à -125 m. Elle est présente également aux Açores, dans les îles du Cap-Vert et à Madère. Elle est très présente sur la côte ouest des îles Britanniques où elle atteint sa limite nord de répartition. Elle est rare en mer du Nord et en Manche orientale. Cette espèce arbore des couleurs variées, du jaune au violet en passant par l'orange et le rouge, mais également du vert, du brun, de l'ocre ou du beige. Les individus vivant à plus grande profondeur sont généralement plus pâles. Elle présente une forme pentagonale et, comme tous les échinodermes, elle a généralement cinq bras. Ceux de l'Astérie bossue sont très courts. Elle a une apparence bossue ou bombée avec des piquants très courts qui ont l'aspect de taches. Son diamètre peut atteindre 6 à 7 cm.

Essentiellement nocturne, on ne la découvre en journée que sous les roches, les algues où elle s'abrite (Murphy & Jones, 1987). Son régime alimentaire est varié : carnivore, omnivore et détritivore (Emsen & Crump, 2009). Elle consomme aussi le film bactérien et les diatomées benthiques qu'elle broute sur les rochers. Cette étoile se déplace très lentement, de l'ordre de 2,5 cm par minute.

L'Astérie bossue est une espèce hermaphrodite protandre (Bruslé, 1969). Elle naît mâle et se transforme ensuite en femelle à l'âge de 4 ans lorsque les bras mesurent entre 9 et 16 mm. Lorsque les bras mesurent 25 mm, presque tous les individus sont femelles (Bacci, 1951). La durée de vie de cette étoile de mer est estimée à au moins 7 années.

Les œufs, au nombre de 1 000 environ, sont déposés d'avril à mai-juin sous forme d'une masse généralement collée sous une roche. Les larves qui naissent après 16 à 21 jours ne connaissent pas de phase pélagique planctonique à l'opposé des autres espèces d'étoiles de mer. Munie d'un disque adhésif et deux bras asymétriques qui s'allongent

progressivement, la larve va se fixer sur le substrat pour entamer la métamorphose (Hæsærts *et al.*, 2006). Les très jeunes individus présentent des bras très courts ce qui leur donnent l'aspect d'un pentagone presque parfait.

Il existe une très forte différenciation génétique entre les populations méditerranéennes et atlantiques de cette espèce. Les flux de gènes sont marqués au sein des populations atlantiques, mais semblent très limités au sein des populations méditerranéennes, ce qui indique des modalités de dispersion de l'espèce très différentes au sein des deux entités géographiques, en partie expliquées par l'existence ou non de forts courants liés à la marée qui peuvent faciliter la dispersion de cette espèce sans phase larvaire pélagique (Baus *et al.*, 2005).

L'Astérie bossue a été identifiée pour la première fois dans le Golfe en 1839 à Herm, puis à Sercq, près de Guernesey, en 1862, à Saint-Malo en 1868 et à Guernesey et Jersey en 1884. Elle est fréquente et même souvent abondante en zone intertidale sur les côtes rocheuses du Golfe et elle est absente de la vaste enclave sédimentaire formée par la baie du Mont-Saint-Michel. Elle semble toutefois rare sur la côte ouest du Cotentin. Elle est ponctuellement présente en zone circalittorale où elle est surtout présente dans zones à fort courant, principalement dans le secteur du Raz Blanchard jusqu'à -50 m, à l'instar de quelques autres espèces principalement intertidales comme la pourpre *Nucella lapillus*. Elle a également été draguée sur des fonds de roches subtidales par -30 m entre Jersey et Les Minquiers en 2012 lors de la campagne Benthoclim, ici aussi en compagnie de *Nucella lapillus*. C'est l'étoile de mer la plus commune dans le Golfe, où elle est très facile à trouver en zone intertidale et où les lacunes observées sur les côtes rocheuses bretonnes ne sont sans doute dues qu'à un défaut de prospection. Des individus tétramères ont été observés sur la cale de Dinard où, en août 1970, sur une surface de 300 m², tous les individus n'avaient que 4 bras alors que tous ceux alentour en avaient cinq. Le peuplement est redevenu normal en 1972 (Allain, 1972). Un individu hexamère a également été trouvé en 2012 à Agon-Coutainville (Tourenne *in* <http://doris.ffesm.fr>).

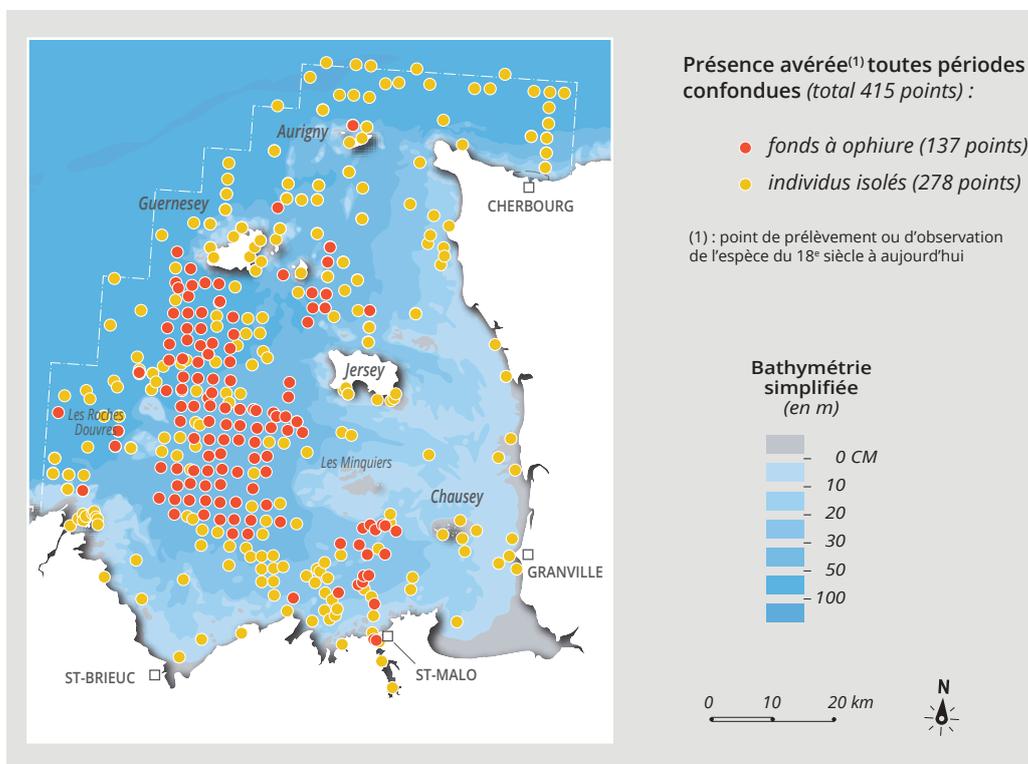


Asterina gibbosa

Photo Florence Gully

Ophiothrix fragilis (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)

Echinodermata, Ophiuroidea, Ophiotrichidæ



Le corps d'*Ophiothrix fragilis* est composé d'un disque central bien individualisé, pouvant atteindre 2 cm de largeur, et de cinq bras grêles, non ramifiés, environ cinq fois plus longs que le disque. Le disque, qui contient un sac stomacal et les glandes génitales, porte sur sa face inférieure la bouche qui fait également office d'anus. Il est couvert de plaques calcaires fines et érigées. Les bras, fonctionnellement presque indépendants du disque, présentent 14 épines transparentes par segment. Si la coloration de cette espèce est très variable (dépendante des lieux, de l'âge des individus, de la période de l'année et probablement de facteurs génétiques), *O. fragilis* est le plus souvent d'une couleur brun-jaunâtre à rouge ou orangé, mais peut également être bleue, voire violette. Les bras exhibent une alternance de segments de couleurs différentes.

O. fragilis est présente sur l'ensemble des côtes de l'océan Atlantique Nord-Est ainsi qu'en mer Méditerranée. Elle est présente sur les fonds caillouteux et hétérogènes grossiers intertidaux (généralement cachée sous les pierres) et subtidaux, jusqu'à -85 m (Cabioch, 1968). Elle est l'une des espèces dominantes de la communauté des cailloutis à épibiose sessile, au sein de laquelle elle peut représenter, comme dans le détroit du Pas-de-Calais, plus de 80 % des individus (Davoult, 1988). En Manche, Koehler (1921) a conclu à l'existence d'une seule espèce, représentée par quatre variétés décrites par Allain (1974), dont la variété dominante *pentaphyllum*.

Cette espèce peut constituer des bancs denses pouvant abriter plus de 7 500 individus/m² comme en baie de Seine orientale (Murat *et al.*, 2016). En Manche orientale, ces bancs sont monospécifiques alors qu'en Manche occidentale et dans le golfe de Gascogne, ils sont constitués d'*O. fragilis* et d'une autre espèce d'ophiure, généralement minoritaire : *Ophiocomina nigra* (Blanchet-Aurigny, 2012). L'agrégation des ophiures entre elles leur permettrait de résister au courant en formant un tapis dense fixé au substrat (Keegan *et al.*, 1985). L'impact des bancs sur la macrofaune benthique est, selon Davoult (1988),

faible ou nul, leur présence étant souvent associée aux zones où l'épifaune sessile est la plus diversifiée. Murat *et al.* (2016) ont montré, en baie de Seine orientale, que ces bancs denses d'*O. fragilis* sont responsables du développement de vases compactes anoxiques au sein des sédiments grossiers. Seule la dispersion des bancs d'ophiures, sous l'effet de tempêtes violentes, permet la mise à nu de ces vases et quelquefois leur érosion. Cette dynamique est responsable de la présence d'enclaves de vases anoxiques au sein de sédiments grossiers ou de cailloutis. *O. fragilis* peut donc être considérée comme une espèce « géo-ingénieure », c'est-à-dire agissant, par sa présence ou non, uniquement sur les processus de dépôt/érosion affectant le sédiment et non sur les phénomènes de bioturbation (Murat *et al.*, 2016). Par ailleurs, les travaux de Migné *et al.* (1998) menés dans le détroit du Pas-de-Calais suggèrent que ces bancs denses pourraient jouer un rôle de source de CO₂ atmosphérique, ce dernier étant libéré lors de la précipitation du carbonate de calcium.

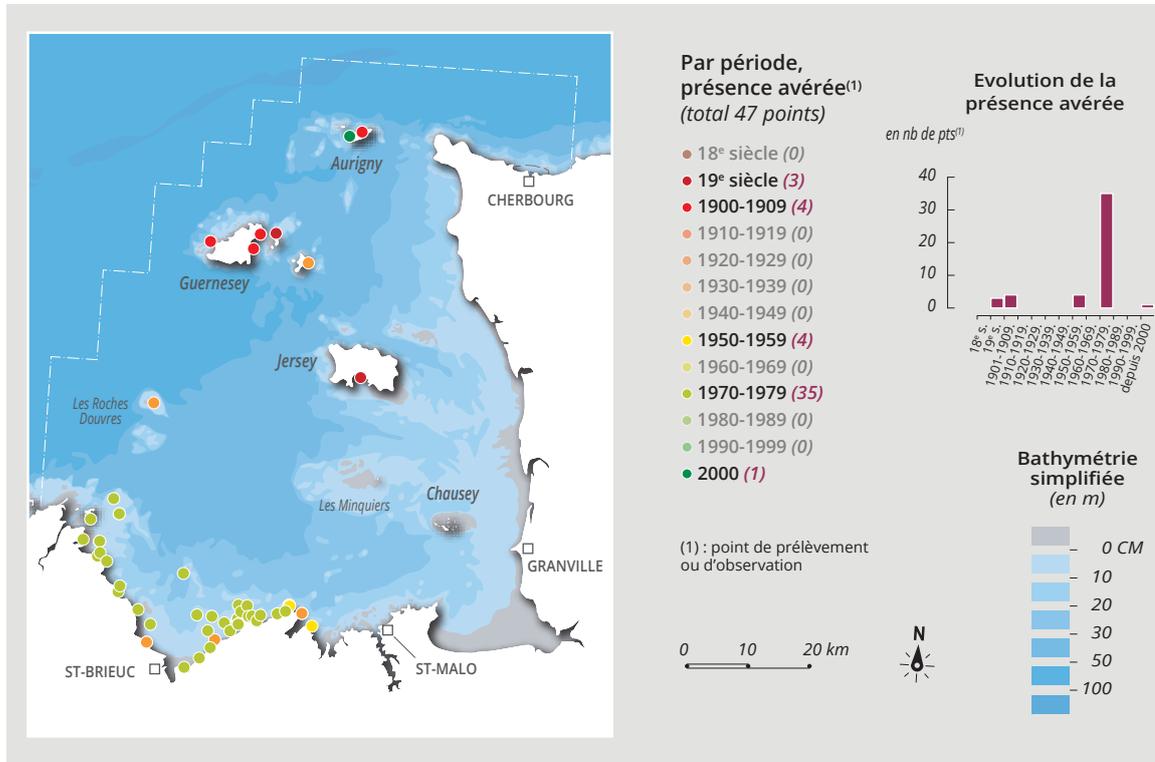
Dans le golfe Normano-Breton, *O. fragilis* est majoritairement présente au-delà de l'isobathe -30 m, sur les fonds de cailloutis où elle forme également des bancs compacts, dont les densités peuvent dépasser 2 000 individus/m². Il est fort probable que ces bancs soient plus stables que ceux établis en baie de Seine, en raison des profondeurs auxquelles ils se développent qui les préservent des effets des tempêtes. En deçà de l'isobathe -20 m, les bancs d'*O. fragilis* ne sont guère présents qu'entre Saint-Malo et l'archipel des Minquiers (Retière, 1979), plus à la côte ne se rencontrent que des spécimens isolés. La décomposition des squelettes d'*O. fragilis*, au sein des bancs, pourrait peut-être contribuer significativement à la richesse des sédiments en carbonates dans le Golfe.



Ophiothrix fragilis

Photo Florence Gully

***Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) ; Oursin violet**
 Echinodermata, Echinoidea, Parechinidæ

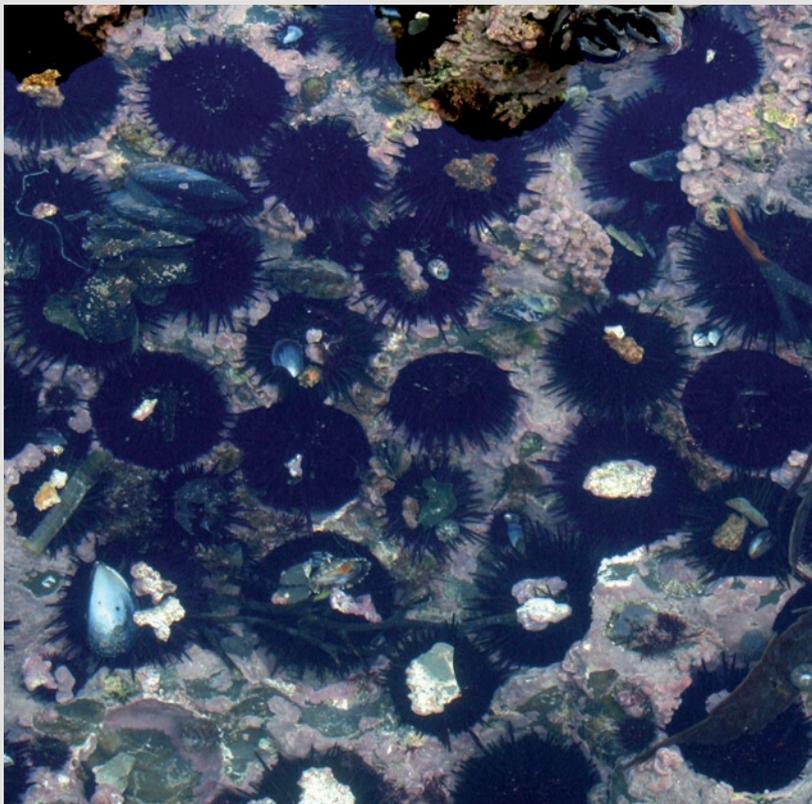


Paracentrotus lividus est un oursin dont le test peut atteindre 7,5 cm de diamètre. Contrairement à ce que pourrait laisser penser son nom vernaculaire d'Oursin violet, sa coloration peut-être très variable, depuis le pourpre-noir jusqu'au vert olive. C'est une espèce d'eaux tempérées chaudes, largement répartie en Méditerranée et sur la côte atlantique, depuis le sud du Maroc jusqu'à l'ouest des îles Britanniques. En Manche, elle est rare sur les côtes du Devon et de Cornouaille britannique et a été assez abondante dans les baies de Lannion et de Saint-Brieuc (Boudouresque & Verlaque, 2001 ; Hayward & Ryland 2003 ; Allain, 1972). C'est une espèce typique du médio- et de l'infra littoral, se rencontrant depuis le niveau de mi-marée dans les flaques intertidales jusqu'à -20 m. Elle vit sur les substrats rocheux, mais aussi dans les herbiers de posidonies ou de zostères, et elle est connue pour creuser des coupes dans les roches intertidales (même dans le granite et le basalte !) où elle s'abrite pour éviter la dessiccation à marée basse. Dans les lagunes méditerranéennes et dans le bassin d'Arcachon, elle se rencontre aussi sur les fonds sédimentaires, même vaseux. Elle se nourrit typiquement de macrophytes, l'algue introduite *Undaria pinnatifida* étant sa nourriture principale dans l'étang de Thau. Principalement nocturne en Méditerranée, l'espèce est diurne sur certaines parties des côtes irlandaises en réponse à l'activité principalement nocturne de ses prédateurs (Boudouresque & Verlaque, 2001). Par ses habitudes de creuser la roche jusqu'à lui donner un aspect de nid d'abeilles et par son régime alimentaire limitant fortement les biomasses algales là où elle est abondante, cette espèce peut fortement structurer son environnement.

Des analyses génétiques menées sur l'ensemble de l'aire de distribution montrent qu'il existe une légère, mais significative rupture de flux de gènes entre les populations méditerranéennes et atlantiques au niveau du détroit de Gibraltar. Par contre, au sein des deux populations méditerranéenne et atlantique, ces analyses ont montré de hauts niveaux de diversité génétique et un large degré de panmixie (Duran *et al.*, 2004).

En Méditerranée, où elle est très commune, cette espèce comestible est recherchée pour ses gonades qui sont consommées crues, principalement en France. La production méditerranéenne étant insuffisante, beaucoup d'oursins sont importés et des pêcheries embarquées se sont développées dès 1922 dans la région de Morlaix et plus tardivement sur la côte de granit rose, puis au début des années 1960 en baie de Saint-Brieuc. Ces zones de pêche produisaient alors jusqu'à 40 % de la production officielle d'oursins violets en France. Ces pêcheries se sont brutalement effondrées et ont totalement disparu dans les années 1970.

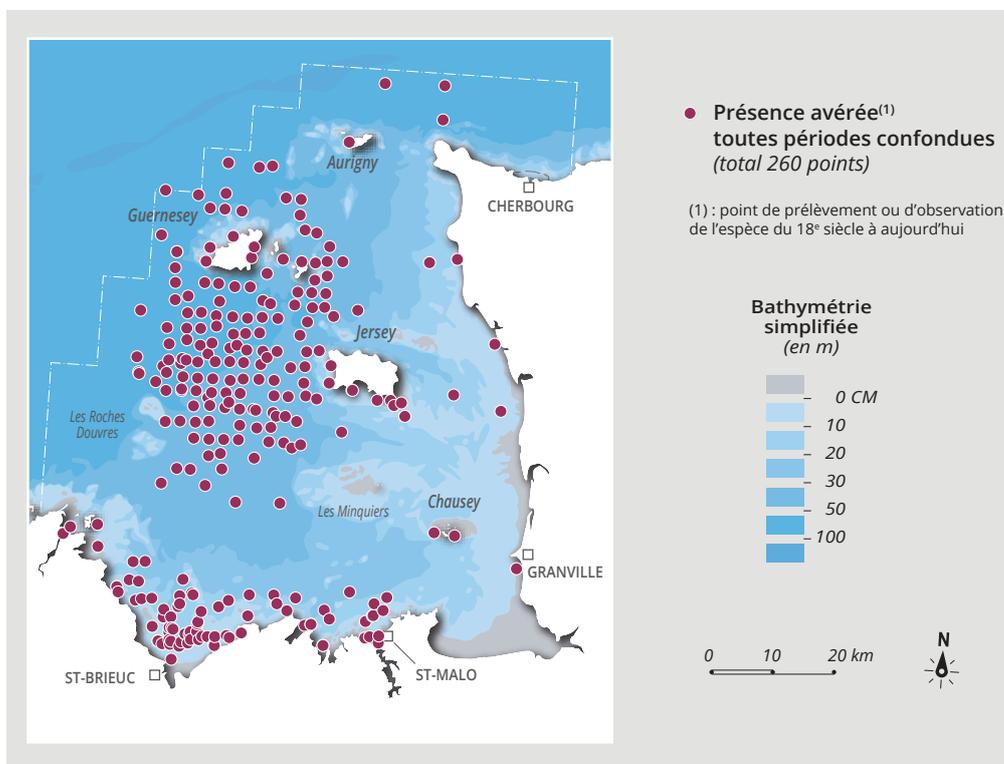
Dans le Golfe, cette espèce a initialement été signalée dans les îles Anglo-Normandes à Jersey (selon une donnée douteuse de deuxième main), Sercq et Guernesey (Koehler, 1885), l'espèce étant assez commune, voire très abondante en certaines localités de cette dernière île. Sharp (1907) la trouve commune à Guernesey et signale un individu à Aurigny. Un individu collecté à Sercq figure dans les collections du laboratoire maritime de Dinard (Fisher *in* Allain, 1973). C'est la dernière mention dans les îles Anglo-Normandes jusqu'à une signalisation récente sur la côte ouest de l'île d'Aurigny (Bonnard, 2010 *in* <http://www.flora.org.gg/>). Mais le fief de l'espèce était la baie de Saint-Brieuc où elle a été signalée pour la première fois par Fisher-Piette (1932) avec de fortes abondances à la pointe de Binic. Les explorations d'Allain (1972) montrent que cet oursin était présent sur toutes les zones rocheuses de la baie et de l'archipel de Bréhat tandis que Crisp & Southward (1958) le signalent sur le plateau des Roches-Douvres. Il fut l'objet d'une exploitation importante au faubert à partir des ports d'Erquy et de Pors-Even à Ploubazlanec. Non consommée localement, toute la production était destinée au marché national (Allain, 1972). De 140 t en 1965, la production de la baie de Saint-Brieuc n'atteignait plus que 64 t en 1969 (Allain, 1971), le stock étant totalement épuisé avant la moitié des années 1970. Victime de la surpêche, cet oursin semble avoir maintenant disparu de la baie de Saint-Brieuc ou, tout au moins, est suffisamment rare pour y passer inaperçu. Existe-t-il encore dans notre zone d'étude ?



Paracentrotus lividus

Photo Yann Fontana

***Psammechinus miliaris* (P.L.S. Müller, 1771) ; Oursin vert (ZN)**
Echinodermata, Echinoidea, Parechinidæ



L'Oursin vert se reconnaît à ses épines vertes avec une pointe violette. Il est parfois confondu avec les morphes vertes de *Paracentrotus lividus* dont les pointes n'ont généralement pas d'extrémité violette et qui peut atteindre une plus grande taille, 7 cm contre seulement 5 cm pour *Psammechinus miliaris*.

Psammechinus miliaris a une très large répartition sur les côtes orientales de l'Atlantique Nord, depuis les côtes marocaines jusqu'à l'Islande et le nord de la Norvège, y compris en mer Baltique (Hayward & Ryland, 2003). En Méditerranée, elle est remplacée par *Psammechinus microtuberculatus*, qui existe aussi au Portugal et dont la présence au nord jusqu'aux îles Britanniques ne serait pas exclue (Southward & Campbell, 2005). On le rencontre depuis le bas de l'estran jusqu'à -100 m sous les pierres et sur les roches, parmi les zostères ou sur les fonds de cailloutis et de sables grossiers.

Cette espèce omnivore (algues et divers invertébrés benthiques) a parfois été considérée comme une nuisance sur les bancs d'Huîtres plates dont il est capable de forer les coquilles pour atteindre la chair (Orton, 1924 ; Hancock, 1957). En Bretagne nord, la croissance de cette espèce, rapide dans les quatre premières années jusqu'à une taille de 4 à 5 cm, devient ensuite très lente et la taille maximale de 5 à 6 cm n'est atteinte qu'au bout d'une dizaine d'années (Allain, 1978). En Norvège, la capacité de se reproduire est atteinte dès la première année pour une majeure partie de la population (Jensen, 1969). Des travaux menés en Écosse (Kelly, 2000) montrent que cette espèce a une seule période de ponte annuelle, en juin et juillet ou en juillet et août, sans doute en fonction de l'environnement thermique. Les gamètes sont émis dans la masse d'eau où a lieu la fécondation. Les œufs donnent naissance à une larve *pluteus* caractérisée par un fin test calcaire et de longs bras ciliés. Elle a une vie planctonique d'environ deux semaines avant de se métamorphoser pour acquérir une vie benthique. Comme pour d'autres oursins, ces larves sont parfois utilisées dans des bio-essais pour caractériser la présence de différents polluants dans l'eau de mer

(Anselmo *et al.*, 2011). La survie larvaire de cette espèce pourrait être fortement affectée par l'acidification prévue des océans, la mortalité étant totale en laboratoire pour un pH de 6,16 au lieu des 7,95 actuellement mesurés en milieu naturel, une mortalité significative étant même observée dès un pH de 6,96 (Miles *et al.*, 2007).

P. miliaris est une espèce comestible, mais beaucoup moins recherchée que *P. lividus* à cause de sa taille plus réduite et de la courte période pendant laquelle sa gonade est considérée comme suffisamment développée et de bonne qualité organoleptique. En particulier, la consommation d'algues riches en caroténoïdes est indispensable à une coloration orange recherchée par les consommateurs (Kelly, 2000), ce qui n'est pas garanti en milieu ouvert pour cette espèce omnivore. Ces conditions optimales sont plus faciles à atteindre en milieu contrôlé aussi de nombreux travaux ont porté sur cette espèce en vue d'en faire l'élevage (Cook *et al.*, 1998 et 2000).

P. miliaris présente une distribution très particulière dans le Golfe. Il existe une population littorale centrée sur la baie de Saint-Brieuc où elle est fréquente sur les fonds meubles entre 0 et -20 m, y compris sur les sables fins. Elle est par contre rare et irrégulièrement présente dans la baie de Saint-Malo et exceptionnelle à Chausey et sur la côte ouest Cotentin. Il existe une autre population autour des îles Anglo-Normandes, présente aussi bien en estran rocheux que sur les fonds infra- et circalittoraux jusqu'à -50 à -60 m. Entre les deux, l'espèce est absente, même sur des fonds *a priori* favorables. Compte tenu de grandes capacités de dispersion de l'espèce à l'état larvaire, cette répartition très particulière est difficile à expliquer, car toutes les zones du Golfe pourraient être alimentées en jeunes recrues. Les conditions hydroclimatiques, en particulier les amplitudes thermiques annuelles, pourraient expliquer la quasi-absence de cet oursin dans la partie sud-est du Golfe mais la lacune de distribution entre la baie de Saint-Brieuc et les populations du large est beaucoup moins compréhensible.



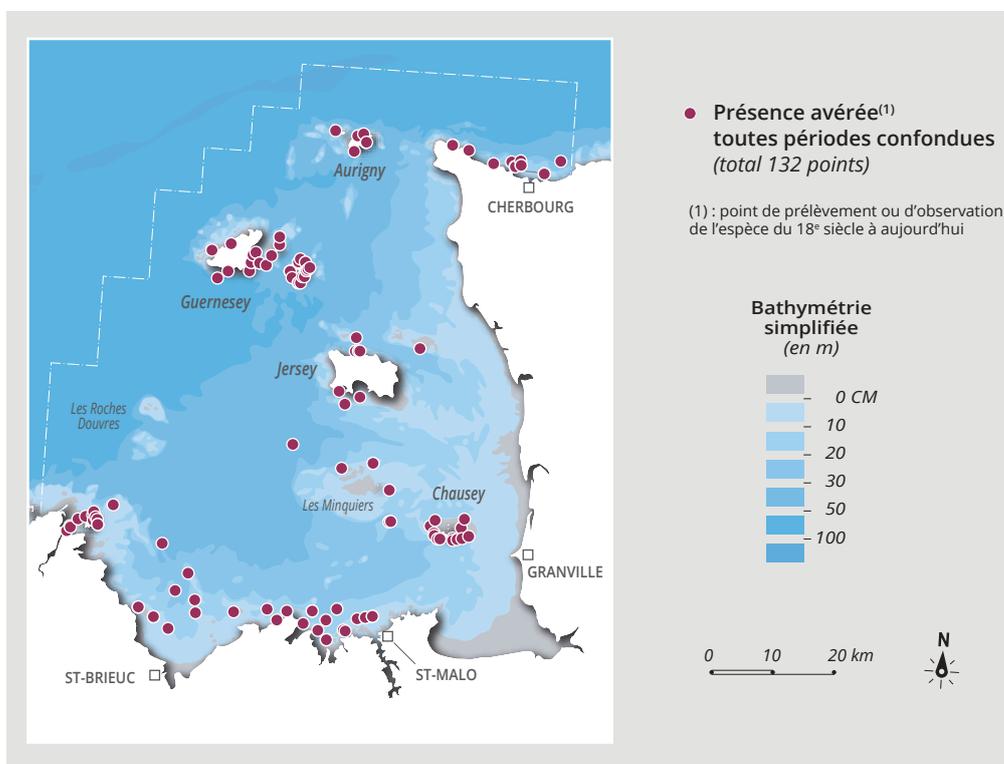
Psammechinus miliaris

Photo Florence Gully

Divers

Eunicella verrucosa (Pallas, 1766) ; Gorgone verruqueuse (protégée au Royaume-Uni)

Cnidaria, Anthozoa, Gorgoniidæ



Cette belle gorgone se présente sous la forme de colonies arborescentes très ramifiées pouvant atteindre 80 cm de hauteur et 1 m de largeur. Les polypes sont situés sur des « verrues », plus marquées chez cette espèce que chez les autres gorgones, d'où son nom spécifique *verrucosa*. Elle est majoritairement de couleur saumon dans le nord de son aire de répartition alors qu'elle est fréquemment blanche en Méditerranée.

Elle est commune en Méditerranée et se rencontre en Atlantique depuis l'Afrique de l'Ouest jusqu'à la Manche occidentale et la côte ouest de l'Irlande. Elle vit typiquement en circalittoral rocheux soumis à de forts courants, mais elle peut remonter dans la zone des laminaires à la faveur d'habitats à l'abri de la lumière. Ainsi, elle se rencontre principalement entre -4 et -50 m dans les îles Britanniques, mais peut exceptionnellement se rencontrer jusqu'à -200 m. En dehors de la roche, elle se fixe très fréquemment sur des supports artificiels et peut ainsi massivement coloniser des épaves. *Eunicella verrucosa* est généralement orientée à angle droit par rapport au flux d'eau traversant les colonies et apportant le zooplancton et les particules organiques dont se saisissent les polypes, les éléments nutritifs étant transférés aux autres parties de la colonie par des canaux internes à la structure.

La reproduction de cette espèce est peu étudiée. La larve pélagique (*planula*) est donnée comme lécithotrophie (c'est-à-dire qu'elle possède une vésicule contenant des réserves trophiques), mais elle n'a qu'une phase pélagique courte, lui donnant des capacités très limitées de dispersion. Des études récentes ont montré une forte divergence génétique entre les gorgones du sud de l'Europe et celles des îles Britanniques, une faible différenciation entre les populations d'Angleterre et de Bretagne et une forte divergence entre celles de la côte ouest de l'Irlande et l'ensemble des autres populations (Holland, 2013).

Les colonies de gorgones ont une croissance très lente : 1 à 4,5 cm par an sur les côtes britanniques (Munro & Munro, 2003), les plus grandes d'entre elles ayant donc entre 25 et 100 ans. Elles sont donc très sensibles aux destructions volontaires ou non. Alors qu'elle ne bénéficie d'aucun statut de protection sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique, elle est protégée au Royaume-Uni dans le cadre du Wildlife and Countryside Act de 1981 à cause de prélèvements excessifs par les plongeurs à des fins de souvenirs (Woods, 2003). Cette pratique a actuellement disparu et les principales menaces pesant sur cette espèce sont des destructions indirectes par les engins de pêche et les filins de casiers ou de mouillage. La fréquentation excessive et non précautionneuse des champs de gorgones par des plongeurs, qui peuvent les heurter et les briser en se déplaçant, est également un risque à prendre en compte. Les gorgones sont considérées comme des indicateurs de l'efficacité des aires marines protégées dans le sud-ouest de l'Angleterre, où les colonies florissantes sont en général éloignées des zones de pratique de la pêche aux arts traïnants (Pikesley *et al.*, 2016).

La Gorgone verruqueuse est également un support pour de nombreuses espèces à un moment de leur cycle de vie (Woods, 2003). Elle est ainsi souvent utilisée par les roussettes (*Scyliorhinus* spp.) pour fixer leurs œufs et elle est très fréquemment une proie pour le gastéropode *Simnia patula* qui se nourrit aussi sur les alcyonaires. Deux espèces sont strictement liées à *Eunicella verrucosa* : la rare anémone *Amphianthus dohrnii*, qui se fixe sur les rameaux mais qui n'a pas encore été observée dans le Golfe, et le nudibranche *Tritonia nilsodhneri* qui se nourrit uniquement des polypes de la colonie.

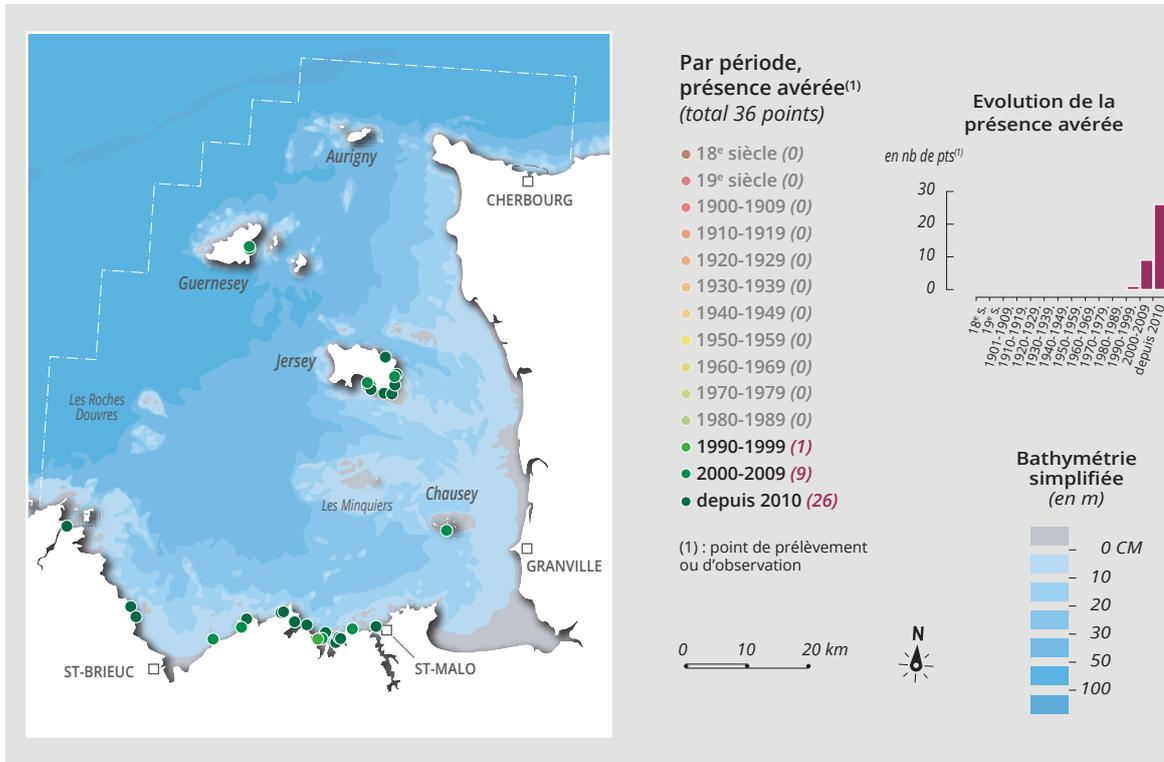
Jusqu'en 1959, l'espèce n'était que rarement signalée dans le Golfe et uniquement autour de Guernesey et Sercq (Ansted & Latham, 1862 ; Spencer, 1890 ; Sinel, 1906 ; Tanner, 1907 ; Bréhat, 1959 ; Le Sueur, 1961). Le développement de la plongée sous-marine a permis de la trouver, souvent en abondance, sur toutes les zones rocheuses favorables du Golfe ainsi que sur de nombreuses épaves, y compris sur la côte nord du Cotentin qui se situe en limite orientale de répartition de l'espèce en Manche. Bien qu'il n'existe pas de données objectives sur le sujet, beaucoup de plongeurs signalent une augmentation locale de cette espèce dans les endroits favorables à son installation.



Eunicella verrucosa

Photo René Derrien

***Watersipora subatra* (Ortmann, 1890) NI**
 Bryozoa, Gymnolæmata, Watersiporidae



Le genre *Watersipora* est de détermination délicate et ce n'est que très récemment qu'une mise au point taxonomique a été faite, redéfinissant les treize espèces de ce genre qui se différencient principalement par la forme des cupules (Vieja *et al.*, 2014).

Watersipora subatra se présente sous la forme de colonies encroûtantes ou modérément foliacées, le plus souvent de couleur orange vif à rouge. L'opercule des zoïdes est très visible, car de couleur noire. Les colonies les plus anciennes noircissent souvent. Il est difficile d'avoir une idée de l'aire de répartition originelle précise de ce bryozoaire, car les confusions taxonomiques et sa grande aptitude à la dispersion par la navigation ne permettent pas toujours de savoir si l'espèce est indigène ou allochtone dans certaines parties de l'Indo-Pacifique, zone biogéographique dont il serait issu. Décrit du Japon par Ortmann (1890) comme variété de *Watersipora subtorquata*, il a été élevé au rang d'espèce par Vieja *et al.* (2014) et l'examen d'échantillons présent en collection au Museum of Natural History de Londres a permis à ces auteurs d'attester sa présence en Australie (entré en collection en 1929) et Nouvelle-Zélande (collecté en 2004), en Californie (collecté en 2010) et, plus récemment dans l'Atlantique Nord-Est où il s'agit clairement d'une espèce introduite. Sa distribution dans le Pacifique mérite d'être précisée en raison de sa confusion avec *Watersipora subtorquata*.

Compte tenu de la taxonomie difficile de ce genre, cette espèce a été signalée sur le littoral français sous les dénominations successives de *W. aterrima* lors de sa découverte dans le bassin d'Arcachon (D'Hondt, 1984), *W. subovoidea* lors de ses premières mentions en Bretagne Nord (de Blauwe, 2000, 2003 et 2005) et enfin *W. subtorquata* après sa colonisation des îles Anglo-Normandes (Ryland *et al.*, 2009). L'ensemble de ces données se rapportent en fait à *W. subatra* mais il faut rester prudent, car *W. complanata* a été signalé en Irlande et *W. souleorum*, au nord-ouest de l'Espagne !

W. subatra est arrivé entre 1968 et 1972 dans le bassin d’Arcachon lors d’immersion d’Huîtres du Pacifique *Crassostrea gigas* (D’Hondt, 1984) ; il a depuis largement colonisé la Bretagne Nord et le sud-ouest des îles Britanniques, et il vient d’être signalé sur l’île d’Helgoland où il a été trouvé en 2012 sur des algues en épave (Kuhlenkamp & Kinda, 2013).

De Blauwe (2000) signale pour la première fois cette espèce dans le Golfe en avril 1999, à Saint-Jacut-de-la-Mer. Il s’agit aussi de la première mention européenne en dehors du bassin d’Arcachon. L’espèce était localement commune sur les coquilles d’huîtres près des parcs d’élevage et sur les roches de l’archipel des Hébihens. Une exploration menée en mars et avril 2002 n’a pas permis de la trouver sur la côte ouest du Cotentin, mais a permis de découvrir sa présence sur quelques casiers à crustacés dans le port de Chausey (De Blauwe, 2003). En avril 2005, c’était le bryozoaire dominant sur les roches intertidales de l’archipel des Hébihens tandis qu’une colonie était trouvée sur une coquille de *Crepidula fornicata* à Saint-Lunaire (De Blauwe, 2005). En 2007, l’espèce était découverte dans les ports de pêche et de plaisance de St Peter Port à Guernesey. En 2008 elle était absente du port de Dahouët, mais commune dans le port d’Erquy et sur les rochers du tombolo de l’îlot du Verdelet à Pléneuf-Val-André, endroits où elle était absente en 2002 (Ryland *et al.*, 2009). Elle a depuis continué sa colonisation du Golfe, en particulier en baie de Saint-Malo, sur les côtes occidentales de la baie de Saint-Brieuc et sur le sud-ouest de l’île de Jersey.

Si l’introduction initiale à Saint-Jacut-de-la-Mer est indubitablement liée à des transferts d’huîtres, très probablement à partir du bassin d’Arcachon, l’introduction à Jersey et Guernesey a commencé par des ports de plaisance et elle est donc liée à la navigation. À Jersey, l’espèce a rapidement essaimé à partir des ports de Saint-Hélier et de Gorey pour coloniser les roches du sud-ouest de l’île où elle est maintenant commune, quoiqu’une introduction secondaire via les parcs à huîtres ne soit pas impossible. Sa dispersion est également possible sur de longues distances par des objets flottants (Kuhlenkamp & Kinda, 2013).



Watersipora subatra

Saint-Lunaire 21/03/2011

Photo Patrick Le Mao

Volume 6

Espèces d'intérêt particulier

| Espèces | Page |
|----------------------------------|-------------|
| <i>Annelida</i> | 13 |
| <i>Ficopomatus enigmaticus</i> | 15 |
| <i>Lagis koreni</i> | 17 |
| <i>Lanice conchilega</i> | 19 |
| <i>Sabellaria alveolata</i> | 23 |
| <i>Sabellaria spinulosa</i> | 27 |
| <i>Spirobranchus lamarcki</i> | 19 |
| <i>Spirobranchus triqueter</i> | 19 |
| | |
| <i>Mollusca</i> | 31 |
| <i>Aequipecten opercularis</i> | 33 |
| <i>Buccinum undatum</i> | 35 |
| <i>Calyptrea chinensis</i> | 39 |
| <i>Cerastoderma edule</i> | 43 |
| <i>Crassostrea gigas</i> | 47 |
| <i>Crepidula fornicata</i> | 49 |
| <i>Dendrodoris limbata</i> | 53 |
| <i>Glycymeris glycymeris</i> | 55 |
| <i>Gouldia minima</i> | 57 |
| <i>Haliotis tuberculata</i> | 59 |
| <i>Littorina littorea</i> | 61 |
| <i>Mactra glauca</i> | 63 |
| <i>Modiolus modiolus</i> | 65 |
| <i>Mytilus edulis</i> | 67 |
| <i>Mytilus galloprovincialis</i> | 67 |
| <i>Nucella lapillus</i> | 71 |
| <i>Ocenebra inornata</i> | 73 |
| <i>Onchidella celtica</i> | 75 |
| <i>Ostrea edulis</i> | 77 |
| <i>Pecten maximus</i> | 81 |
| <i>Politapes rhomboides</i> | 85 |
| <i>Ruditapes philippinarum</i> | 87 |
| <i>Spisula elliptica</i> | 89 |
| <i>Spisula ovalis</i> | 91 |
| <i>Spisula solida</i> | 91 |

| | |
|--------------------------------|-----|
| <i>Venus verrucosa</i> | 93 |
| Crustacea | 95 |
| <i>Austrominus modestus</i> | 97 |
| <i>Crangon crangon</i> | 99 |
| <i>Hemigrapsus sanguineus</i> | 101 |
| <i>Homarus gammarus</i> | 103 |
| <i>Maja brachydactyla</i> | 105 |
| <i>Periclimenes sagittifer</i> | 109 |
| Echinodermata | 111 |
| <i>Antedon bifida</i> | 113 |
| <i>Asterina gibbosa</i> | 115 |
| <i>Ophiothrix fragilis</i> | 117 |
| <i>Paracentrotus lividus</i> | 119 |
| <i>Psammechinus miliaris</i> | 121 |
| Divers | 123 |
| <i>Eunicella verrucosa</i> | 125 |
| <i>Watersipora subatra</i> | 127 |

Atlas de la faune marine invertébrée du golfe Normano-Breton

Volume 6

Espèces d'intérêt particulier

Le golfe Normano-Breton est bordé au sud par les côtes rocheuses bretonnes indentées des deux grandes baies de Saint-Brieuc et du Mont-Saint-Michel et, à l'est, par les côtes normandes, essentiellement sableuses et ponctuées d'une succession de havres entre les falaises de Carolles et le cap de la Hague. Abritant les îles Anglo-Normandes, ce golfe se caractérise par des petits fonds généralement inférieurs à 50 mètres de profondeur, un régime de marée macro à mégatidal, de forts courants et la présence de structures tourbillonnaires qui l'isolent en partie du reste de la Manche occidentale. La mosaïque de ses fonds - composés pour l'essentiel de sédiments grossiers - et de ses habitats benthiques, combinée à une riche histoire naturaliste, en font un espace où plus de 2 000 espèces d'invertébrés marins benthiques ont pu être recensées du XVIII^e siècle à nos jours.

Après une présentation de cet espace (volume 1), cet atlas propose une cartographie de la distribution de ces espèces (volumes 2 à 5), en apportant des détails concernant une quarantaine d'espèces originales au titre de leur intérêt écologique, biogéographique ou économique (volume 6). Le lecteur pourra en outre se référer à un glossaire, une bibliographie complète des sources utilisées ainsi qu'un index des espèces présentées dans chacun des volumes (volume 7).

L'atlas est organisé en 7 volumes regroupés dans un coffret :

-  **volume 1** - Présentation
-  **volume 2** - Annélides (405 espèces)
-  **volume 3** - Mollusques (477 espèces)
-  **volume 4** - Arthropodes (618 espèces)
-  **volume 5** - Autres espèces (712 espèces)
-  **volume 6** - Espèces d'intérêt particulier (40 espèces sélectionnées parmi les 2 152 espèces répertoriées dans le Golfe, espèces introduites ou d'intérêt halieutique, patrimonial ou historique)
-  **volume 7** - Bibliographie, glossaire et index

