

LA CONNAISSANCE S'AMÉLIORE

mais le bilan reste toujours contrasté

LA BIODIVERSITÉ DES MILIEUX SOUS PRESSION

INTRODUCTION p. 123

DES DYNAMIQUES D'ESPÈCES POSITIVES p. 127

DES SITUATIONS CONTRASTÉES p. 136

DE NOMBREUX HABITATS
ET ESPÈCES TOUJOURS EN DÉCLIN p. 141

De nombreux habitats et espèces toujours en déclin

La biodiversité : des milieux sous pression - De nombreux habitats et espèces toujours en déclin

De multiples pressions s'exercent sur la biodiversité et menacent la survie de nombreuses espèces. **Les principales d'entre elles sont la fragmentation, la destruction ou la modification des habitats** dues notamment à l'artificialisation du territoire. D'autres causes sont bien identifiées : les activités agricole et sylvicole intensives, le drainage des zones humides, le comblement des mares, l'arrachage des haies et la destruction des structures bocagères, la surpêche (voir chap. « La ressource halieutique », p. 178), les pollutions, la prolifération d'espèces envahissantes, ou encore le changement climatique.

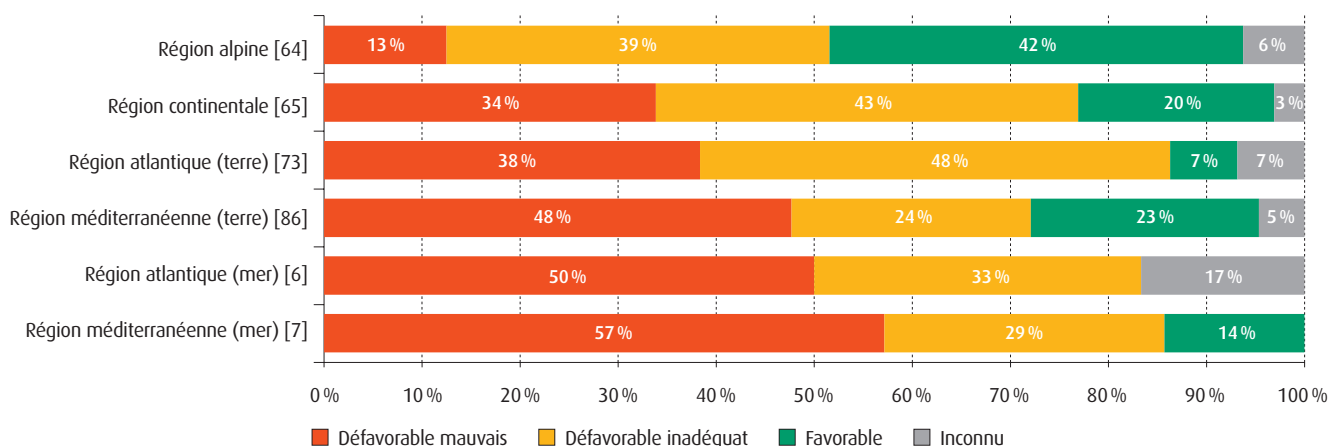
Face à la dégradation et à la destruction des espèces et des habitats naturels observées ces dernières décennies, l'Union européenne s'est dotée d'un réseau d'espaces naturels baptisé **Natura 2000** visant à assurer la survie à long terme d'**espèces et d'habitats remarquables dits « d'intérêt communautaire »**. Il s'agit d'habitats en danger, rares ou caractéristiques d'une zone biogéographique pour lesquels doivent être créés des sites Natura 2000. La directive « habitat, faune, flore » demande aux États membres de réaliser leur surveillance et d'évaluer tous les six ans leur état de conservation.

Seulement 22 % des habitats d'intérêt communautaire sont dans un état de conservation favorable

Une première évaluation a eu lieu en 2007 pour la période 2001-2006. La dernière évaluation disponible, qui concerne donc la période suivante (2007-2012), a porté sur les 132 habitats présents en France. Ces derniers ont été évalués séparément dans chacune des régions biogéographiques présentes sur le territoire français (quatre terrestres et deux marines), à partir de l'appréciation de 4 paramètres : l'aire de répartition de l'habitat, la surface qu'il couvre au sein de cette aire, sa structure et son fonctionnement, ainsi que les perspectives futures de sa viabilité. Ainsi, ce sont au total 301 évaluations qui ont été réalisées. Trois quarts d'entre elles ont conclu à un état de conservation défavorable des habitats, contre seulement 22 % dans un état « favorable ». Dans 5 % des cas, l'état de conservation est inconnu en raison de l'insuffisance des connaissances actuelles.

Comme pour la période 2000-2006, l'analyse par région biogéographique pour la période 2007-2012 (Figure 24) montre que la région alpine (Alpes et Pyrénées), qui concentre peu d'activités humaines, est celle où les habitats d'intérêt communautaire sont les mieux conservés : on y observe à la fois la plus grande part d'évaluations « favorables » (42 %) et la plus faible part d'état de conservation « mauvais » (13 %). À l'inverse, avec plus d'un tiers des habitats classés en mauvais état et seulement 7 % d'habitats dans un bon état de conservation, la région atlantique est la région terrestre où la situation demeure la plus préoccupante. Les pressions agricoles et l'aménagement des vallées alluviales figurent parmi les principaux facteurs expliquant les résultats obtenus pour cette région biogéographique. Quant aux habitats marins, la plupart des évaluations concluent également à un état défavorable.

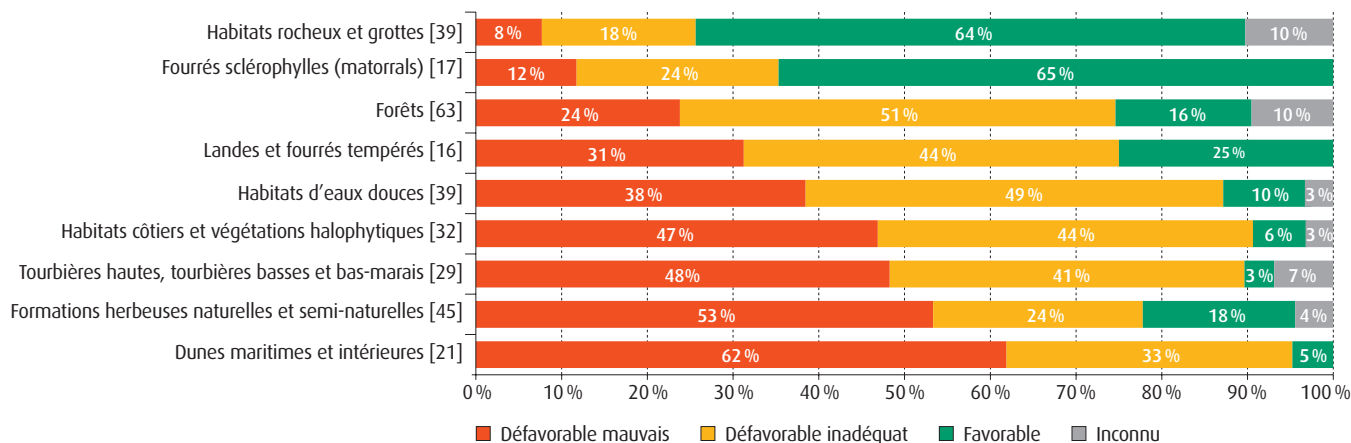
Figure 24 : état de conservation des habitats d'intérêt communautaire par région biogéographique (période 2007-2012)



Note : les nombres entre crochets indiquent le nombre d'évaluations réalisées.

Source : MNHN (SPN), 2013.

Figure 25 : état de conservation des habitats d'intérêt communautaire par grand type de milieu (période 2007-2012)



Note : les nombres entre crochets indiquent le nombre d'évaluations réalisées.

Source : MNHN (SPN), 2013.

L'analyse par type de milieu (Figure 25) révèle que **les habitats les mieux conservés sont ceux soumis aux plus faibles pressions** : les systèmes rocheux (éboulis, falaises) et les fourrés sclérophylles (landes à Genêt purgatif, buxaias, etc.). Près des deux tiers des évaluations concluent en effet à un état favorable de ces habitats.

A contrario, les plus dégradés sont les dunes, les tourbières et bas-marais calcaires, ainsi que les habitats marins et côtiers. Les milieux dunaires sont particulièrement touchés avec deux tiers d'entre eux en mauvais état de conservation. Les tourbières et bas-marais des régions atlantique et méditerranéenne apparaissent très affectés, avec respectivement 75 % et 80 % de ces habitats en mauvais état, comme les habitats côtiers du littoral méditerranéen (88 %).

La situation des formations herbeuses n'est pas non plus satisfaisante, même si elle est plus contrastée selon les régions biogéographiques. Elle demeure très préoccupante dans les régions atlantique et continentale (où respectivement 80 % et 64 % d'entre elles se trouvent dans un mauvais état de conservation et aucune dans un état favorable). Elle n'est également pas bonne dans la région méditerranéenne (où 46 % des évaluations concluent à un mauvais état). C'est dans la région alpine que ces formations sont globalement les mieux conservées : la moitié d'entre elles (55 %) sont dans un bon état de conservation (il s'agit principalement de pelouses d'altitude), même si un quart (27 %) se trouvent dans un mauvais état (notamment les prairies de fauche). La diminution importante de la superficie couverte par les formations herbeuses et leur enrichissement en nutriments constituent les principaux facteurs de leur mauvais état de conservation.

La comparaison des résultats obtenus pour la période 2007-2012 par rapport à ceux de la période précédente laisse apparaître un changement d'état de conservation dans un tiers des évaluations. Toutefois, aux dires des experts-évaluateurs eux-mêmes, ces modifications sont pour la plupart davantage liées à une amélioration des connaissances qu'à un réel changement d'état des habitats.

En outre, la mesure de l'évolution d'un état à un autre s'avère particulièrement délicate. Cela est dû à la méthode d'agrégation des quatre paramètres évalués pour chaque habitat, où la valeur du plus mauvais paramètre détermine l'état de conservation global.

Les évaluateurs se sont aussi prononcés à dires d'experts sur les

tendances d'évolution de l'état de conservation de ces habitats entre 2006 et 2012. Par exemple, dans le cas où un habitat a été évalué dans un mauvais état de conservation en 2006 et en 2012, l'examen réalisé par les experts permet de préciser si malgré tout, la dynamique récente s'améliore pour cet habitat ou continue à se détériorer. **Il apparaît ainsi qu'une stabilité est observée dans plus de la moitié des cas, une dégradation pour un tiers des habitats et une amélioration pour seulement 2 % d'entre eux.** Aucune tendance ne peut être estimée pour un habitat sur dix par insuffisance de connaissances. Près de la moitié des habitats évalués dans la région biogéographique continentale montrent une tendance à la dégradation. Les tourbières et bas-marais, les formations herbeuses ainsi que les habitats d'eau douce sont les milieux pour lesquels les experts ont le plus signalé une tendance à la dégradation (respectivement 59 %, 58 % et 51 % des évaluations).

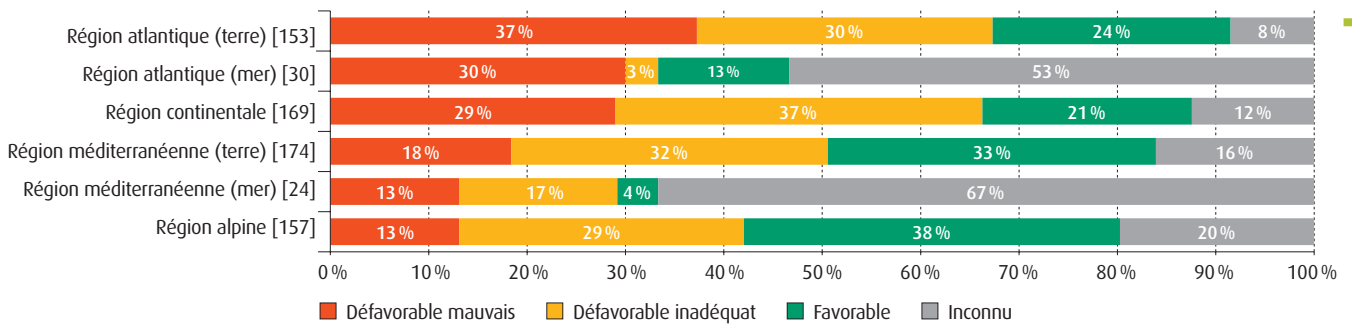
54 % des espèces d'intérêt communautaire sont dans un mauvais état de conservation

Pour la période 2007-2012, l'évaluation a porté en France sur 312 espèces (annexes II, IV et V de la Directive habitats) – (Figure 26). Comme pour les habitats, elles ont été évaluées séparément dans chacune des régions biogéographiques présentes en France (quatre terrestres et deux marines). Ce sont donc au total 707 évaluations qui ont été réalisées. Les espèces de la directive « oiseaux » ne sont pas prises en compte car elles font l'objet d'une évaluation spécifique.

Plus de la moitié des évaluations ont conclu à un état de conservation défavorable contre 28 % dans un état « favorable ». Dans 18 % des cas, l'état de conservation est inconnu faute d'informations suffisantes (principalement pour les lichens, les espèces marines, les chauves-souris et certains invertébrés).

Les régions atlantique (terre et mer) et continentale sont celles où les espèces d'intérêt communautaire sont les moins bien conservées. La flore est très affectée dans la région atlantique (43 % des évaluations concluent à un mauvais état). Les

Figure 26 : état de conservation des espèces d'intérêt communautaire par région biogéographique (période 2007-2012)



Note : Les nombres entre crochets indiquent le nombre d'évaluations réalisées.

Source : MNHN (SPN), 2013.

invertébrés sont davantage touchés dans les régions atlantique et continentale (respectivement 39 % et 38 % évalués dans un mauvais état) que dans les deux autres régions (où 19 % d'entre eux seulement se trouvent en mauvais état de conservation). Les principales causes de la dégradation de l'état de conservation des espèces sont les pressions liées au développement de l'urbanisation, particulièrement fortes sur le littoral, certains changements des conditions hydrauliques (comblements, assèchements), les pratiques agricoles et sylvicoles (produits chimiques, modifications des pratiques culturales). La situation est davantage contrastée dans les régions alpine et méditerranéenne (terrestre) où la part d'espèces en bon état de conservation est la plus importante.

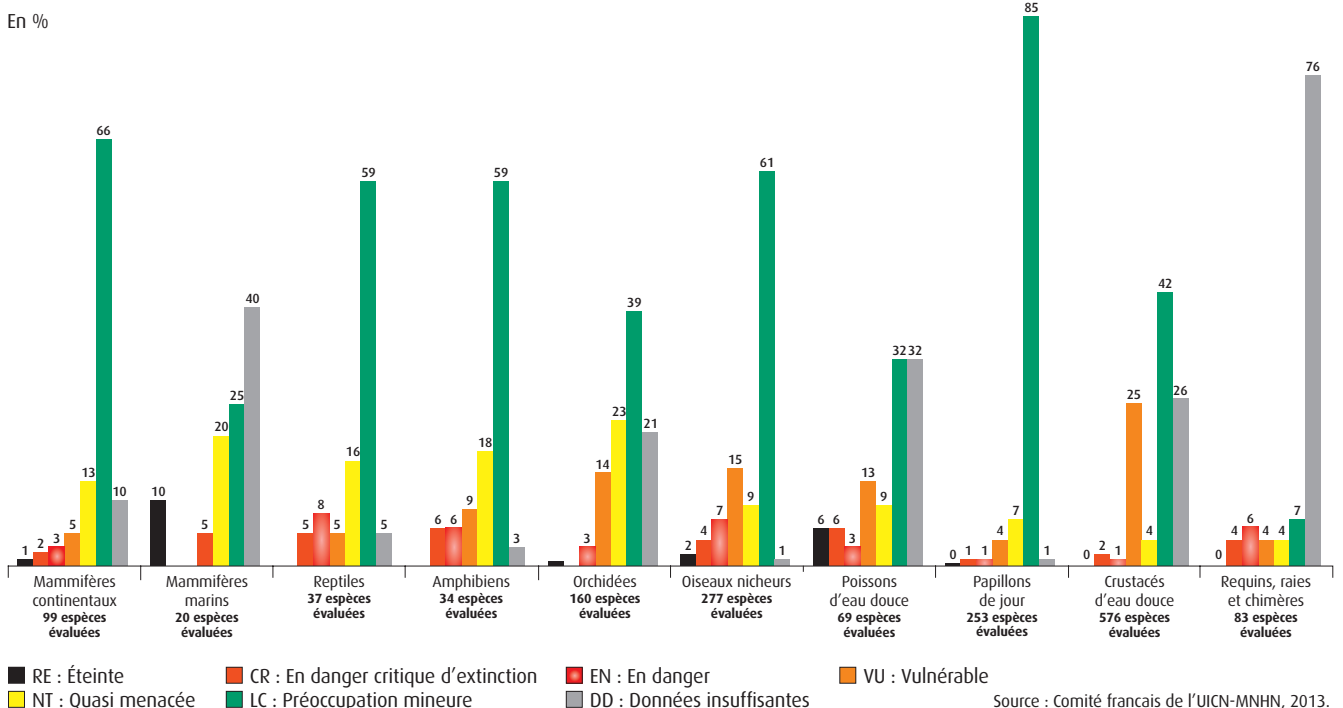
Si l'évaluation de l'état de conservation effectuée dans le cadre de la directive « habitats, faune, flore » concerne uniquement des espèces considérées comme patrimoniales, les **Listes rouges de l'UICN** s'intéressent, en revanche, à l'ensemble des espèces d'un groupe taxonomique à l'échelle d'un territoire, y compris les plus communes.

Les espèces menacées en France métropolitaine recensées dans la Liste rouge nationale

Le Comité français de l'UICN et le MNHN se sont associés pour dresser le bilan de l'état des espèces présentes en France métropolitaine et en outre-mer. La liste rouge de l'UICN est un outil de référence pour estimer le risque de disparition de la flore et de la faune et en suivre l'évolution. Elle permet notamment d'identifier les priorités d'action, de renforcer la sensibilisation et de suivre l'évolution de l'état d'une partie de la biodiversité en France.

Fin 2013, 1 608 espèces animales appartenant à 11 groupes taxonomiques et 160 orchidées ont été évaluées pour la France métropolitaine (Figure 27). **Au total, 20 % de l'ensemble de ces espèces sont considérées comme menacées.** 2 espèces de poissons sont éteintes au niveau mondial (le Corégone fera et le Corégone gravenche) et 12 autres ont disparu du territoire métropolitain, dont le Phoque moine, la Sarcelle marbrée ou encore l'Orchis des collines.

Figure 27 : Liste rouge des espèces en métropole (évaluation française)



Source : Comité français de l'UICN-MNHN, 2013.

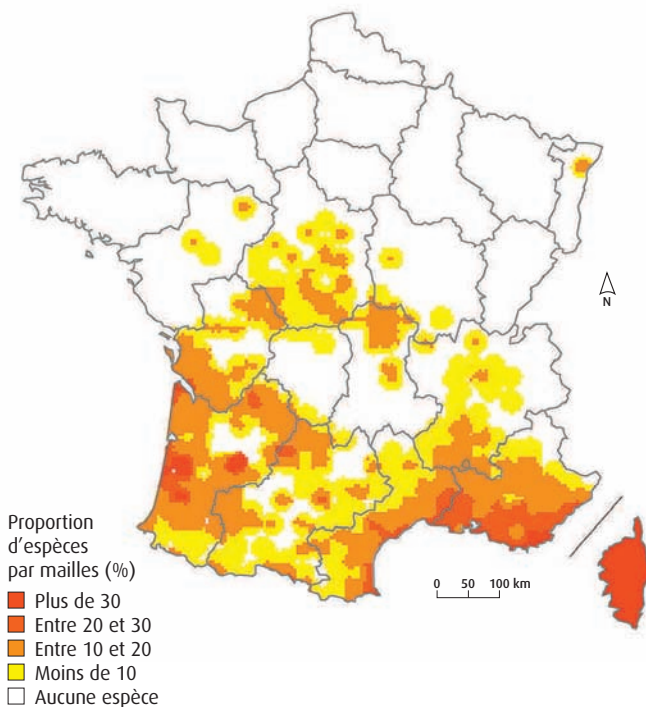
La biodiversité : des milieux sous pression - De nombreux habitats et espèces toujours en déclin

28 % des 576 espèces de crustacés d'eau douce sont menacées de disparition, comme l'Écrevisse des torrents et l'Écrevisse à pattes rouges. Près d'un quart des espèces de crustacés d'eau douce sont endémiques du territoire métropolitain et la majorité d'entre elles sont de taille microscopique (copépodes, ostracodes, amphipodes, branchiopodes, etc.). Or, elles sont à la base de l'alimentation de nombreuses autres espèces, comme



Tortue d'Hermann.
© Barbara Livoreil.

Figure 28 : proportion d'espèces de reptiles menacées et quasi menacées



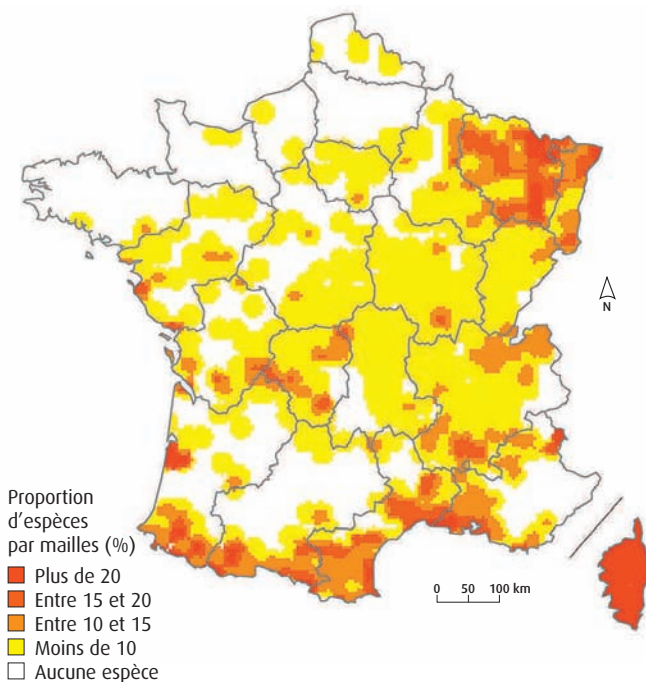
Source : Lescure J. et de Massary J.-C., Amphibiens et reptiles de France métropolitaine, 2013 — MNHN-UICN.

les poissons d'eau douce dont 22 % sont menacés d'extinction (Esturgeon européen, Anguille européenne).

Plus du quart des 277 oiseaux nicheurs étudiés sont également menacés. Certaines espèces peuvent être présentes en France mais ne plus y nicher et sont donc considérées comme menacées. 5 espèces nicheuses ont ainsi disparu du territoire et 11 sont en danger critique d'extinction, dont le Vautour moine, la Grue cendrée et le Pingouin torda.

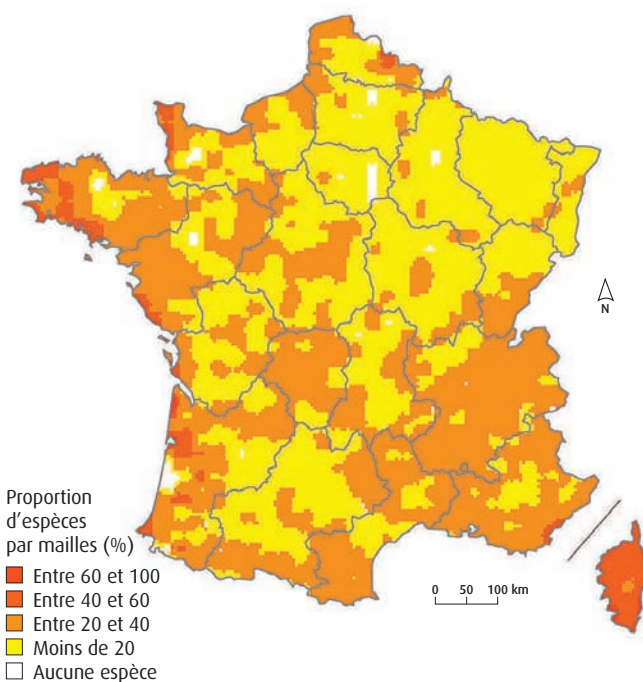
Environ 20 % des 37 reptiles et des 34 amphibiens sont menacés d'extinction en France métropolitaine. De plus, 6 espèces de reptiles (Figure 28) et 6 d'amphibiens (Figure 29) se classent dans la catégorie « quasi menacée ». Le nombre d'espèces menacées en France métropolitaine pourrait donc doubler dans les années à venir. La proportion d'amphibiens menacés et quasi menacés est élevée en Alsace et en Lorraine avec la présence de la Grenouille des champs et du Pélobate brun. C'est aussi le cas pour certains secteurs du sud de la France, et surtout en Corse, avec le Crapaud vert et le Discoglosse corse. Pour les reptiles, les plus fortes proportions sont dans le Sud-Est, mais aussi dans le Sud-ouest où la Cistude d'Europe et le Lézard ocellé sont présents. Comme pour les amphibiens, la Corse se distingue par une très forte proportion de reptiles menacés et quasi menacés (Tortue d'Hermann, Lézard Bedriaga).

Figure 29 : proportion d'espèces d'amphibiens menacées et quasi menacées



Source : Lescure J. et de Massary J.-C., Amphibiens et reptiles de France métropolitaine, 2013 — MNHN-UICN.

Figure 30 : proportion d'espèces d'orchidées menacées et quasi menacées

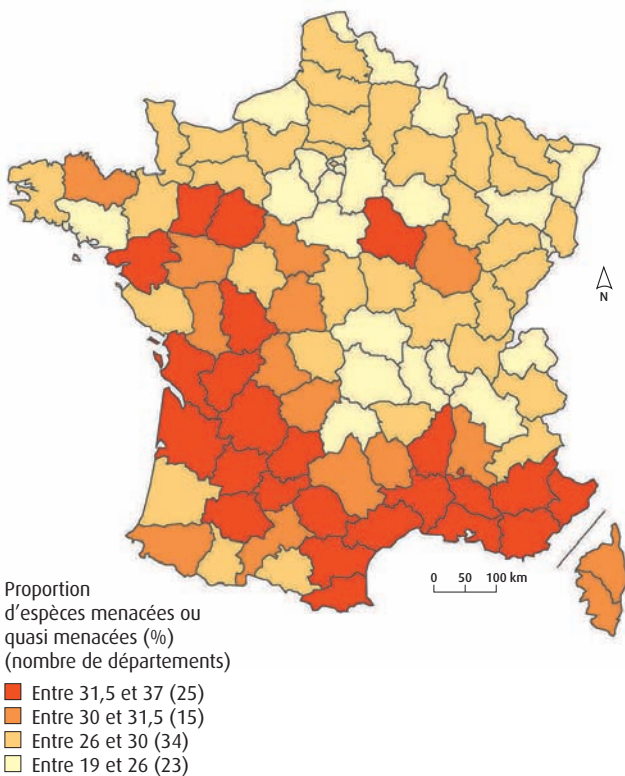


Source : Dusak F. et Prat D., Orchidées de France métropolitaine, 2010 — MNHN-UICN.

17 % des 160 espèces d'orchidées présentes en France métropolitaine sont menacées d'extinction (Figure 30). 4 sont classées en danger, comme l'Ophrys de l'Aveyron ou l'Ophrys d'Éléonore. L'Orchis des collines a déjà disparu et 36 espèces se classent dans la catégorie « quasi menacée », soit plus d'une espèce sur cinq. Les espèces présentes sur les façades maritimes sont nombreuses à être considérées comme menacées ou quasi menacées, à tel point que dans certaines zones du Finistère, de Gironde et de Corse, les espèces présentes (souvent peu nombreuses) sont toutes dans ces catégories.

10 % des 99 mammifères continentaux étudiés sont menacés d'extinction. Ce faible pourcentage cache des situations très différentes selon les groupes considérés car près du tiers d'entre eux sont des chauves-souris (chiroptères) – (Figure 31). Le Rhinolophe de Méhely est considéré comme en danger critique d'extinction et n'est plus observé que très rarement dans l'Hérault. Le Minioptère de Schreibers, le Murin de Capaccini et le Murin du Maghreb sont classés comme vulnérables. La France métropolitaine héberge 34 des 36 espèces de chauves-souris présentes en Europe et a donc une forte responsabilité pour la conservation de ces espèces.

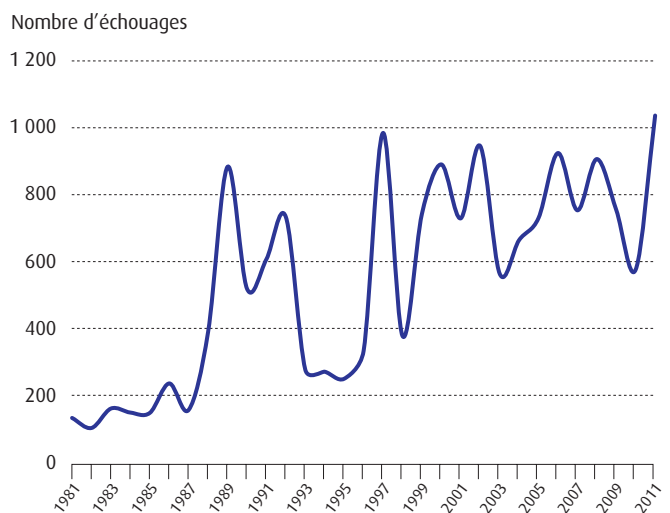
Figure 31 : proportion de chiroptères menacés et quasi menacés par département



L'avenir de l'Ours brun dans le massif pyrénéen semble fragile. Les effectifs sont actuellement estimés à 24 individus : 2 dans les Pyrénées occidentales et 22 dans les Pyrénées centro-orientales. La population est l'une des plus menacées d'Europe par son isolement et sa viabilité à long terme est incertaine.

L'état de près de la moitié des 20 espèces de mammifères marins étudiés reste inconnu. Seul le Cachalot est pour l'instant considéré comme menacé dans les eaux métropolitaines. 4 autres, soit 20 % des espèces évaluées, sont quasi menacées, comme le Marsouin commun. La quasi-totalité des échouages des mammifères marins concerne des animaux morts en pleine mer de causes naturelles ou accidentelles. Les échouages ont significativement augmenté depuis le début des années 1990 (Figure 32). La proportion d'individus tués par capture est variable. Elle peut parfois atteindre des proportions très importantes. Par exemple, 50 % des Marsouins échoués sur les côtes normandes en 2006 présentaient des traces de capture accidentelle d'un engin de pêche. Les animaux morts sont rejetés sur le littoral par le biais des courants et des vents marins. Seul un faible pourcentage d'entre eux parvient à terre .

Figure 32 : évolution des échouages de mammifères marins sur les côtes métropolitaines



Plus des trois quarts des 83 espèces de requins, de raies et de chimères étudiées ne bénéficient pas de connaissances suffisantes pour évaluer leur état de menace. 11 espèces sont menacées (13 %), principalement par leur surpêche, comme l'Ange de mer commun et le Requin-chagrin.

Enfin, 6 % des 253 papillons de jour sont menacés d'extinction. Le Sylvain des Spirées a déjà disparu et 18 autres sont considérés comme quasi menacés. Les papillons constituent un maillon essentiel de la chaîne alimentaire et participent à la pollinisation des plantes à fleurs.

Les espèces menacées dans les territoires français selon l'évaluation internationale de l'UICN

Parallèlement à l'évaluation française, il existe une évaluation mondiale réalisée par les instances internationales de l'UICN qui liste les espèces menacées au niveau mondial et leur présence dans les différents pays. Les résultats développés ici pour les territoires d'outre-mer et la métropole montrent donc la responsabilité de la France au niveau international. Pour le territoire métropolitain, les résultats ne sont pas comparables avec ceux obtenus au niveau national, mais ces deux évaluations distinctes reposent néanmoins sur la même méthodologie.

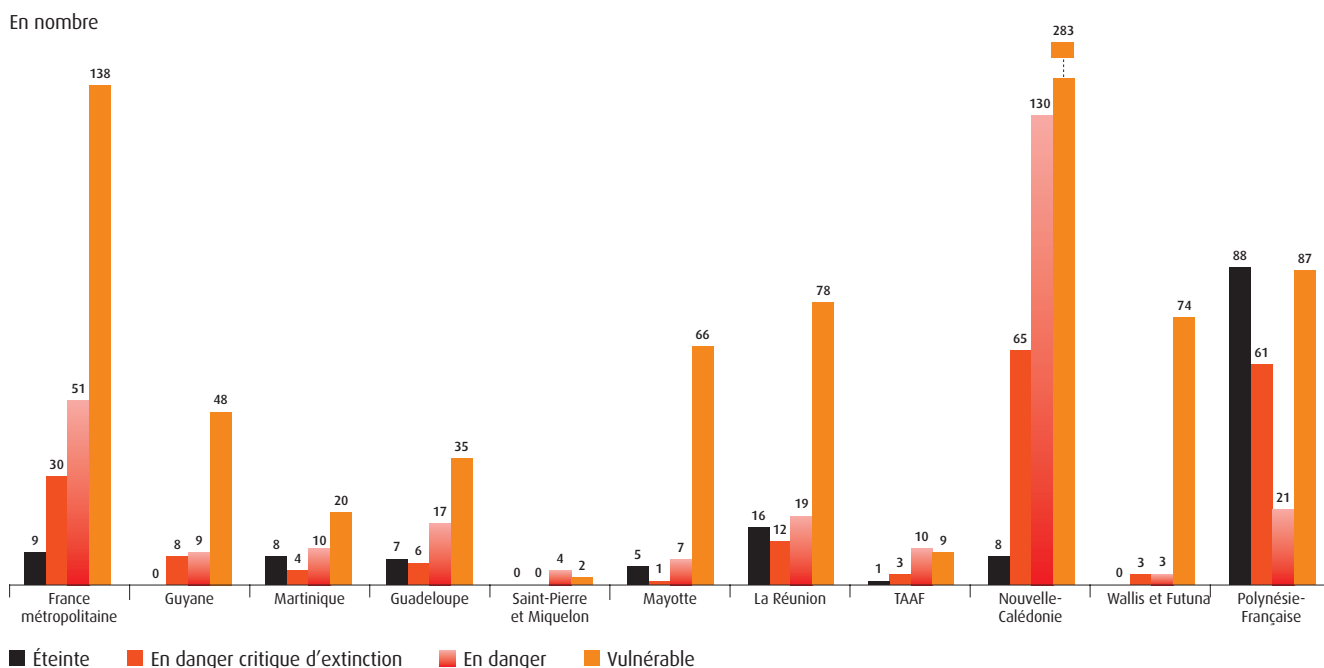
Les résultats de l'évaluation de la liste rouge UICN des espèces menacées dans le monde montrent que les **DOM et les COM sont particulièrement vulnérables** car quasiment tous possèdent un nombre important d'espèces menacées (Figure 33). Ces résultats ne représentent que des estimations au niveau mondial et peuvent donc varier en fonction des connaissances disponibles. Si le nombre d'espèces éteintes ou en danger critique d'extinction reste relativement limité dans la majorité des territoires, ce n'est pas le cas de la Polynésie française où 88 espèces sont considérées comme déjà éteintes, et 61 comme en danger

critique d'extinction. La Nouvelle-Calédonie présente quant à elle 478 espèces menacées. 201 autres espèces aujourd'hui quasi menacées pourraient rejoindre ces dernières si la situation venait à se dégrader, soit une augmentation potentielle de plus de 40 %. Dans ces îles du Pacifique, où le taux d'endémisme est très élevé, les enjeux de conservation sont d'autant plus essentiels.



Tortue Luth - © Valérie Laperche.

Figure 33 : espèces menacées de la liste rouge UICN mondiale présente en France métropolitaine et dans les DOM-COM



Note : La Réunion a bénéficié d'une évaluation en 2010 par le Comité français de l'UICN dont les résultats ne sont pas comparables à ceux de l'évaluation mondiale. Afin de pouvoir comparer les territoires entre eux, il a été choisi de présenter ici les données de l'évaluation mondiale.

Source : the IUCN Red List of Threatened Species, 2013.

ZOOM SUR...

Les espèces menacées de la Réunion (évaluation du comité français de l'UICN)

L'UICN et le MNHN ont publié en 2010 une évaluation de l'état de menace de 165 espèces animales de l'île de la Réunion, appartenant à 10 groupes taxonomiques, et de 905 espèces végétales. Cette île isolée de l'archipel des Mascareignes possède un fort taux d'endémisme et subit de profondes pressions (urbanisme, espèces envahissantes, etc.). Les résultats indiquent qu'une espèce sur cinq de vertébrés et d'insectes est menacée de disparition. Près du tiers de la flore et 40 % des Mollusques sont dans une situation analogue. 72 espèces sont considérées comme éteintes à la Réunion, voire même dans le monde pour certaines espèces endémiques de l'île, ce qui représente près de 7 % du nombre total d'espèces évaluées. Près du quart des espèces d'oiseaux de l'île sont désormais éteintes à l'échelle mondiale, dont 11 étaient endémiques de l'île (Figure 34).

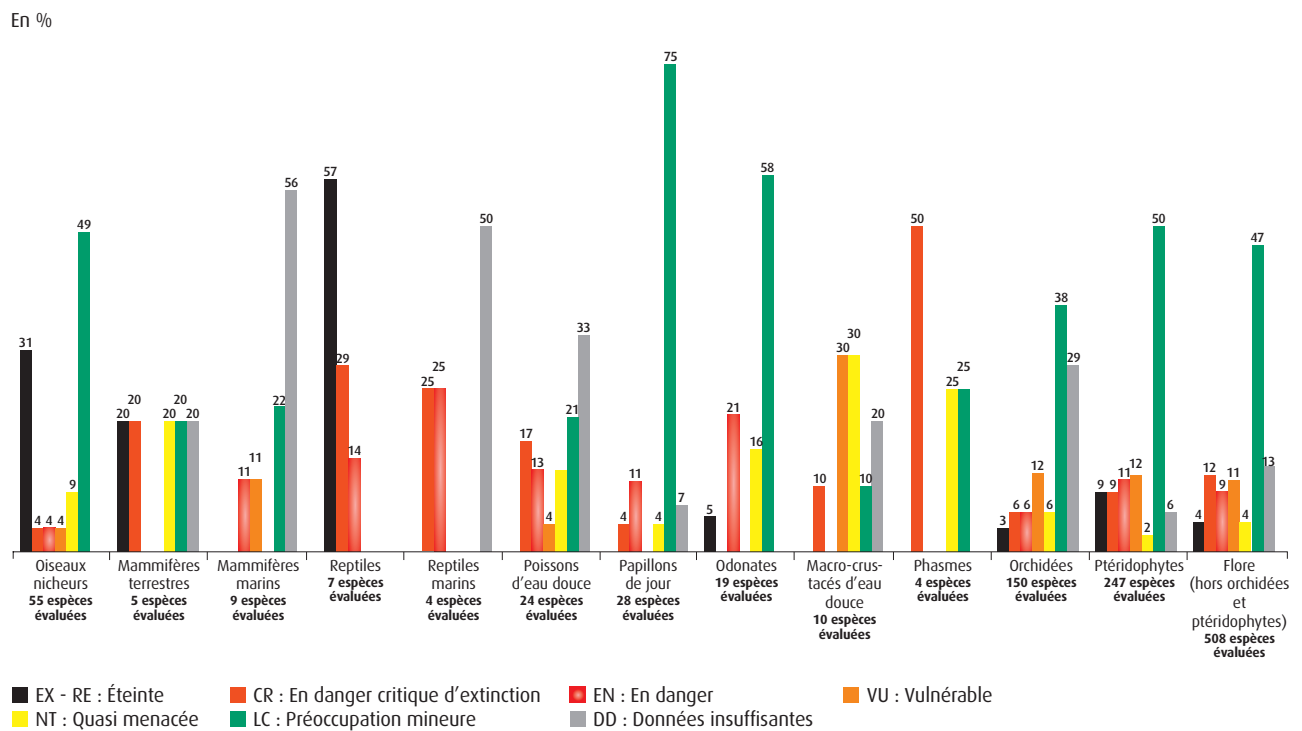
La moitié des espèces de reptiles marins et de phasmes sont menacées de disparition, comme la Tortue verte et le Phasme du Palmiste rouge. Il en est de même pour 43 % des reptiles terrestres (Gecko vert de Manapany) et 40 % des crustacés d'eau douce (Chevrette des Mascarins), près du

tiers des poissons d'eau douce (l'Anguille du Mozambique) et des espèces végétales. Un mammifère sur cinq est menacé (terrestre ou marin, dont la Baleine à bosse), comme les odonates (libellules et demoiselles). 14 % des papillons de jour et 11 % des oiseaux nicheurs sont aussi menacés de disparition, comme le Pétrel noir de Bourbon.

La flore de l'île est particulièrement fragilisée par l'introduction d'espèces exotiques envahissantes. Ainsi, plus de 100 espèces introduites constituent désormais une menace, comme le Goyavier.

Pour faire face à cette situation, d'importants efforts de conservation sont déployés à la Réunion par les associations, les scientifiques, les gestionnaires d'espaces naturels et les autorités administratives. Un programme de lutte contre les rats a par exemple été mis en place. Des plages ont été réhabilitées pour permettre aux Tortues vertes de bénéficier de nouveaux sites de pontes. Plusieurs plans nationaux d'actions sont en cours pour les espèces les plus menacées et une stratégie de lutte contre les espèces envahissantes a été développée.

Figure 34 : liste rouge des espèces de la Réunion



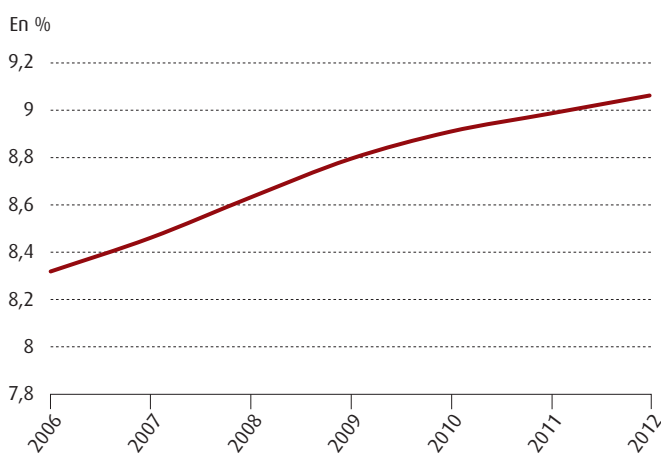
Source : comité français de l'UICN-MNHN, 2010.

De fortes pressions toujours exercées sur la biodiversité et les espaces naturels

• L'artificialisation du territoire continue

Selon l'enquête Teruti du ministère en charge de l'Agriculture, les terres artificialisées comprennent les sols bâtis, revêtus ou stabilisés (chemins forestiers et agricoles, routes, parkings, etc.), ainsi que d'autres surfaces comme les carrières, les espaces verts urbains, les équipements sportifs, etc. **L'artificialisation du territoire a augmenté de 68 000 ha/an en moyenne de 2006 à 2012 pour atteindre 9,1 % du territoire métropolitain en 2012 (Figure 35).** La progression de l'artificialisation a lieu principalement aux alentours des grandes villes, le long des réseaux de transport, dans les vallées, ainsi que dans les espaces proches du littoral. Le tissu urbain discontinu, les zones industrielles et commerciales et les grandes infrastructures de transport représentent 90 % des surfaces artificialisées. Ces formes d'artificialisation sont non seulement consommatrices d'espaces agricoles et naturels, mais contribuent également à cloisonner les milieux, réduisant les surfaces non fragmentées. Cette diminution et la présence d'obstacles gênent les populations de certaines espèces pour l'accomplissement de leur cycle de vie, leurs migrations, etc. Les espaces qui s'artificialisent ne sont plus disponibles pour d'autres usages, notamment agricoles, ou comme habitats naturels. Par ailleurs, les sols artificialisés sont souvent imperméabilisés, ce qui amplifie les phénomènes de ruissellement, perturbe le régime des eaux et impacte les milieux naturels associés. Certains milieux artificialisés, comme les jardins familiaux ou les parcs urbains peuvent néanmoins accueillir une biodiversité intéressante dans des espaces où la nature peine à être présente.

Figure 35 : évolution de la part du territoire métropolitain artificialisé



Note : absence d'enquête en 2011, valeur calculée par interpolation entre 2010 et 2012.

Source : MAAF (SSP), Teruti-Lucas, série révisée, octobre 2013.

Le phénomène d'artificialisation diffère d'un territoire à l'autre. Ainsi, avec près de 8 millions de résidents en 2010, **les espaces du littoral sont davantage sollicités que certains secteurs métropolitains.** Cela se traduit par un maillage de plus en plus dense du tissu urbain sur les façades littorales. À moins

de 500 m des côtes, les territoires artificialisés occupent 28,2 % des terres (source CORINE Land Cover). La pression anthropique liée à l'urbanisation représente une menace forte pour ces écosystèmes côtiers particulièrement fragiles : les milieux semi-naturels comme les écosystèmes dunaires, les pelouses arénophiles et les formations arbustives (lande, maquis et garrigue), ainsi que les zones humides et les surfaces en eaux.

Les surfaces artificialisées augmentent également en outre-mer (365 ha/an en moyenne entre 2000 et 2006 – source CORINE Land Cover). La pression est particulièrement forte dans les îles (Tableau 6).

Tableau 6 : artificialisation des terres dans les DOM sur la période 2000-2006

	Surface nette artificialisée par an en moyenne (en ha)	Part du territoire couvert par des surfaces artificialisées en 2006 (en %)
Guadeloupe	65	11,6
Martinique	16	12,2
Guyane *	107	1
La Réunion	177	11,5

Note : * données partielles pour la Guyane (restriction à la bande côtière et aux abords des deux fleuves frontaliers) ; hors Mayotte (données non disponibles).

Source : UE-SOeS, CORINE Land Cover.

• Les espèces exotiques envahissantes menacent la biodiversité

Une espèce est considérée comme envahissante dès lors que sa population est en très forte augmentation et que sa présence perturbe la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes. Des problèmes économiques (limitation des productions agricoles et conchyliques) et/ou sanitaires peuvent aussi survenir.

La plupart des espèces envahissantes sont des espèces animales ou végétales d'origine exotique qui concurrencent les espèces indigènes. Selon l'UICN, elles constituent l'une des premières causes d'érosion de la diversité biologique au niveau mondial, après la disparition et la fragmentation des habitats. Ces espèces ont été introduites par l'Homme en dehors de leurs milieux d'origine, volontairement ou accidentellement. Ce phénomène s'est amplifié avec le développement des échanges commerciaux et des transports. Cependant, toutes les espèces introduites ne posent pas problème. En 2013, l'Inventaire national du patrimoine naturel (INPN) a identifié au moins **2 201 espèces introduites en métropole : 91 % continentales (terrestres et aquatiques) et 9 % marines. 111 d'entre elles sont considérées comme envahissantes (5 %), dont 72 espèces végétales continentales.** Les écosystèmes insulaires d'outre-mer sont particulièrement sensibles à ces introductions. 32 espèces de vertébrés exotiques et près de 300 espèces végétales y représentent une menace potentielle ou déjà manifeste selon l'UICN. Sans être la raison première, le changement climatique faciliterait l'extension des espèces envahissantes et augmenterait ainsi la vulnérabilité des milieux.

Les dynamiques de colonisation peuvent être très rapides, comme celle du **Frelon asiatique**. Introduit accidentellement dans le Lot-et-Garonne avec des poteries importées de Chine en 2004, il était répertorié dans 13 départements deux ans plus tard, puis dans 32 en 2009, pour en atteindre 57 en 2012 (Figures 36 et 37). Le Frelon asiatique s'attaque aux insectes, notamment aux abeilles. Il peut aussi provoquer des dégâts dans les vergers en se nourrissant de fruits. Il a colonisé en moins d'une décennie la quasi-totalité de la surface des départements du quart sud-ouest de la France. Son observation reste plus sporadique

dans les départements du front de colonisation, là où il est arrivé le plus récemment.

La **Grenouille taureau**, originaire de l'est des États-Unis, aurait été introduite en 1968 en Gironde par un particulier sur un bassin d'agrément. Elle s'est ensuite propagée à d'autres types de zones humides dont les mares et les étangs. Elle est répertoriée désormais dans au moins 5 départements du sud-ouest de la France, et un nouveau foyer a été détecté en Sologne dès 2002. Ayant une très grande taille par rapport aux amphibiens indigènes, elle représente une forte menace car elle peut se nourrir d'insectes, de reptiles, d'autres amphibiens, de crustacés et même de jeunes oiseaux. Elle nuit aux espèces autochtones, comme la Grenouille verte, en occupant sa niche écologique. Des programmes d'éradication sont mis en place avec destruction des pontes et des individus adultes.

Depuis qu'elles ont été introduites à des fins ornementales à la fin du XIX^e siècle, la **Jussie rampante** et la **Jussie à grandes fleurs** colonisent les milieux stagnants ou à faible débit (étangs, lacs, canaux), ainsi que certains cours d'eau. En asphyxiant les milieux, elles empêchent la faune aquatique de survivre.



Jussies dans le canal d'Orléans. © Carole Genty.

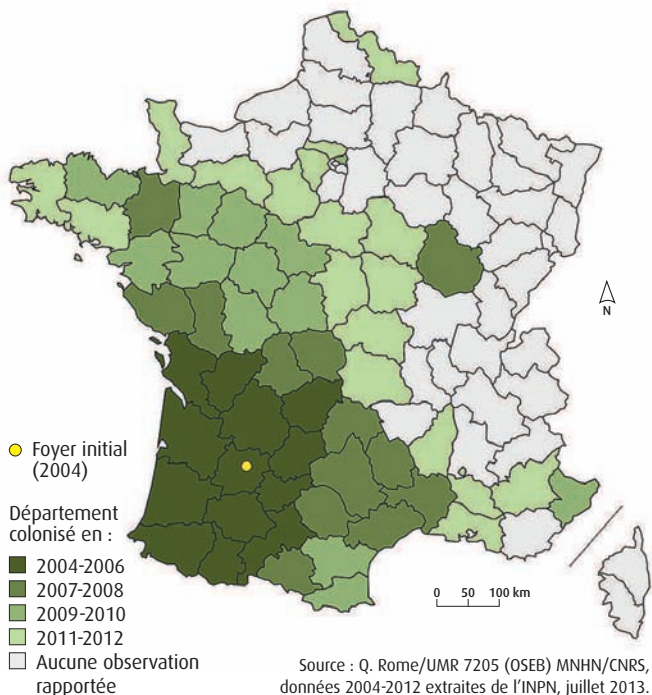
La **Jacinthe d'eau** en outre-mer entraîne l'eutrophisation des milieux aquatiques car elle forme un épais tapis végétal flottant qui empêche la lumière et l'oxygène de pénétrer en profondeur. Elle bloque aussi les voies d'eau, limitant la navigation et la pêche. Originaire d'Amérique du Sud, cette espèce figure sur la liste de l'UICN des 100 espèces les plus envahissantes au monde. Elle est particulièrement problématique à la Réunion, en Nouvelle-Calédonie et en Polynésie française, mais également aux Antilles et à Mayotte.

Le milieu marin connaît également des phénomènes d'invasion biologique. Ainsi, suite à son introduction accidentelle dans les Caraïbes, les **Poissons lions** ont connu une expansion très rapide depuis quelques années. Ils ont été détectés à partir de 2010 aux Antilles (Guadeloupe, Martinique, Saint-Martin et Saint-Barthélemy). Ils constituent une menace majeure pour les écosystèmes marins, notamment coralliens, en se nourrissant de grandes quantités de larves, d'œufs, de juvéniles, etc. N'ayant pas de prédateurs identifiés à ce jour, la forte augmentation des effectifs représente une grande source d'inquiétude dans les territoires d'outre-mer.



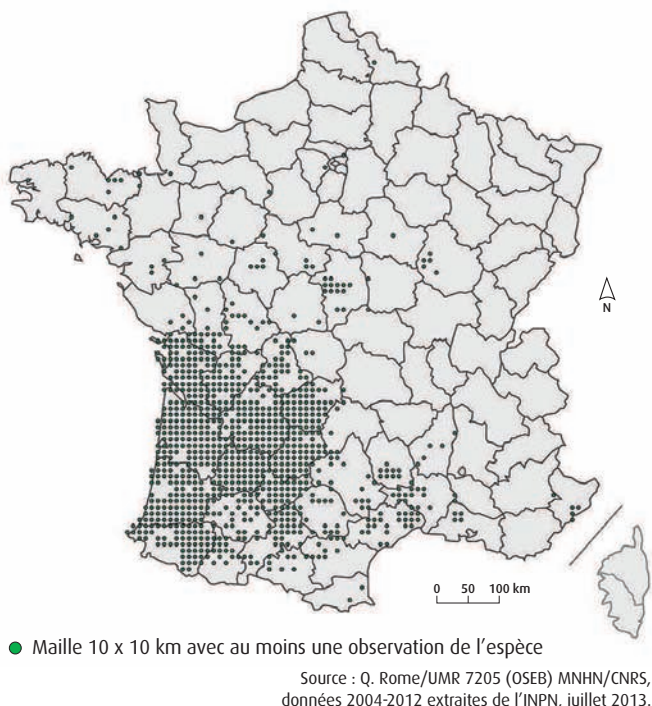
Poisson lion. © Guillaume Malfait.

Figure 36 : progression de la distribution du Frelon asiatique depuis 2004



Source : Q. Rome/UMR 7205 (OSEB) MNHN/CNRS, données 2004-2012 extraites de l'INPN, juillet 2013.

Figure 37 : distribution du Frelon asiatique sur la période 2004-2012



Source : Q. Rome/UMR 7205 (OSEB) MNHN/CNRS, données 2004-2012 extraites de l'INPN, juillet 2013.

Sur le terrain, la régulation des espèces animales passe par des tirs de destruction (Ibis sacré, Érisma rousse, etc.), des mesures de piégeage (Ragondin, Rat musqué, Écrevisse de Louisiane, etc.) et pour les espèces végétales, par des arrachages manuels et mécaniques (Renouées, Balsamines, Baccharis, etc.), voire des traitements herbicides. Si ces actions peuvent être efficaces localement, l'éradication complète d'une espèce reste bien souvent impossible, sauf lorsque leur détection est précoce.

• Des pratiques agricoles intensives défavorables à la richesse et au fonctionnement des écosystèmes

L'intensification des pratiques agricoles est une source importante de pression pour la biodiversité : monocultures et assolements peu diversifiés homogénéisant les paysages et les espèces, utilisation de pesticides, emploi massif d'engrais chimiques provoquant une eutrophisation des eaux de surface, etc.

Les remembrements et l'arrachage des haies ont fortement limité les habitats potentiels des espèces agricoles qui s'étaient développées aux côtés de l'Homme depuis des centaines d'années. Par exemple, le cycle de développement de beaucoup de papillons de jour dépend de quelques plantes-hôtes spécifiques, voire d'une seule. Ainsi, très sensibles aux modifications des milieux naturels dans lesquels ils vivent, ces insectes sont particulièrement affectés par l'artificialisation croissante du territoire et l'agriculture intensive. L'Azuré de la Sanguisorbe, dépendant à la fois d'une fourmi-hôte et des prairies humides de fauche où pousse la Sanguisorbe officinale, son unique plante-hôte, pâtit de l'apport d'engrais dans ses habitats, ou de leur remplacement par des peupleraies ou des cultures intensives comme le maïs. De même, dans un contexte de déprise agricole, la fermeture des espaces ouverts suite à l'abandon de pratiques extensives, comme le pâturage ovin des pelouses sèches, représente aussi une menace importante pour les papillons caractéristiques de ces habitats. C'est le cas de l'Herminette, dont l'aire de répartition en France a très fortement décliné au cours des trente dernières années (de l'ordre de -70 %).

Les produits phytosanitaires

Selon l'indicateur NODU qui prend en compte l'intensité des usages, **l'utilisation de produits phytopharmaceutiques pour l'agriculture est restée stable entre 2009 et 2011**, avec toutefois des variations annuelles. Les conditions économiques ont plutôt incité au recours à ces produits : coûts plus stables que les autres intrants (engrais notamment) et prix des produits agricoles se maintenant à un niveau assez élevé. Par ailleurs, les conditions climatiques ont été particulièrement contrastées avec une pression parasitaire stable, mais une pression de certains ravageurs importante en grandes cultures. Enfin, le profil des substances vendues révèle que si le recours aux fongicides diminue, celui des insecticides et des herbicides augmente.

Globalement la pression phytosanitaire ne diminue pas et affecte l'ensemble de la chaîne trophique, en détruisant notamment les insectes qui sont la source de nourriture de nombreuses espèces d'oiseaux ou de chauves-souris. Cette pression est cependant variable entre des territoires très consommateurs de phytosanitaires, comme les vignobles du Sud-ouest, ou dans la Beauce pour la culture du blé et les régions d'élevage extensif comme le Massif central qui en consomment peu.

Les impacts de la monoculture intensive : l'exemple du Grand Hamster

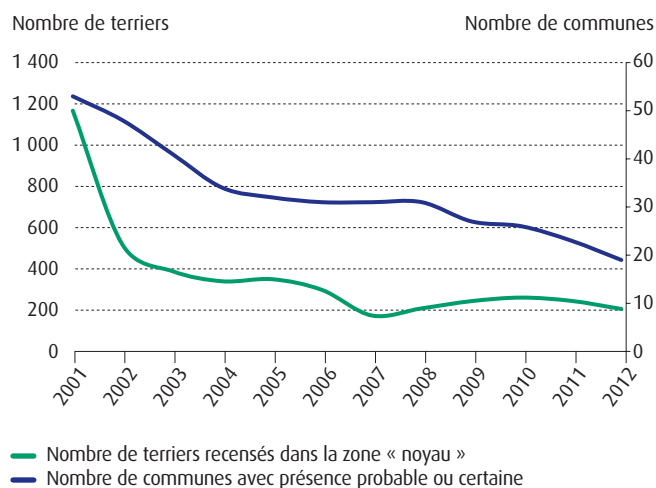
À la fin du XIX^e siècle, le Grand Hamster était présent sur presque la totalité des communes de la plaine alsacienne. Il disposait à l'époque de sols favorables, dans un contexte agricole de polyculture-élevage sur des parcelles de taille réduite, où la luzerne et les céréales occupaient une place importante. Il était alors considéré comme nuisible, car il occasionnait des dégâts aux cultures. Son aire de présence régressa à partir de la fin des années 1970 dans toute l'Europe de l'ouest à la suite de l'intensification des pratiques agricoles. Les effectifs ont alors fortement diminué et les populations ont été fragmentées. Il n'existe ainsi plus d'échanges naturels entre les individus vivant dans les trois zones de présence actuellement identifiées en Alsace.



Grand Hamster d'Alsace.
© ONCFS.

Depuis 11 ans, le nombre de terriers recensés et de communes où la présence du Grand Hamster est probable ou attestée a diminué respectivement de 82 % et 64 %. Après une baisse constante du nombre de terriers depuis 2001, leur nombre s'est stabilisé à partir de 2008 à un niveau compris entre 200 et 260. Le Grand Hamster ne serait plus présent que dans 19 communes en 2012 contre 53 en 2001, alors que l'aire historique concernait plus de 300 communes (Figure 38). Les populations semblent donc s'être concentrées dans un nombre restreint de sites avec des concentrations plus élevées dans les communes formant les « zones noyaux » (7 communes). Les plus fortes densités sont constatées sur les communes de Geispolsheim et d'Obernai, avec des densités variant de 1,5 à 5 terriers/ha de cultures favorables.

Figure 38 : évolution de la présence du Grand Hamster en Alsace



Source: ONCFS, 2012.

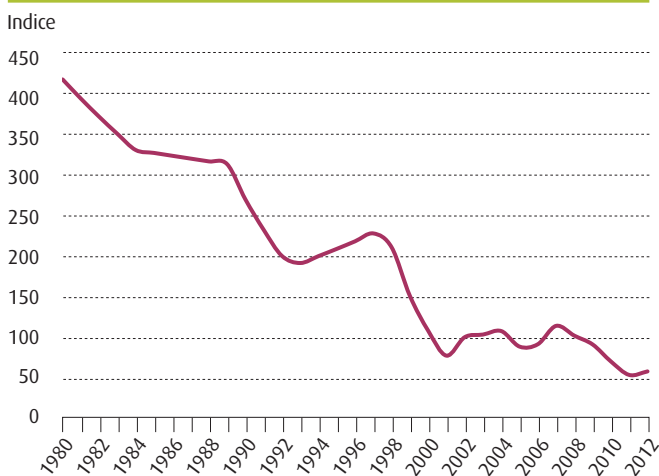
Le nombre d'individus n'est pas réellement connu mais peut être estimé en doublant le nombre de terriers. Les arrêtés du 6 août 2012 et du 31 octobre 2012 instaurent un périmètre de protection stricte de l'espèce, composé d'une enveloppe fixe de 9 000 ha et d'une enveloppe mobile couvrant les territoires situés à moins de 600 m autour des terriers identifiés les deux dernières années. Au sein de ce périmètre, tout aménagement est interdit, ce qui crée des tensions dans les communes concernées. Le PNA Hamster 2012-2016 vise ainsi la densification des populations présentes dans l'ensemble de la zone de protection stricte.

L'impact négatif de certaines pratiques agricoles : l'exemple de la fauche précoce

Les fauches précoces réalisées dans les prairies peuvent avoir des impacts néfastes sur de nombreuses espèces, vertébrés comme invertébrés, mais aussi sur les plantes en limitant leur reproduction. Par exemple, le Râle des genêts est un oiseau qui occupe essentiellement les prairies de fauche des plaines alluviales, où il se tapit dans les herbes hautes. La femelle pond et couve entre 8 et 12 œufs dans un nid à peine ébauché, à même le sol de mai à juillet. Elle est en conséquence souvent prise au piège et tuée avec sa nichée lors des actions rapides de fauche mécanique si celles-ci ont lieu durant la période de nidification. Des préconisations visent à favoriser des fauches partant du centre de la parcelle vers l'extérieur pour permettre la fuite des oiseaux.

En France, les effectifs du Râle des genêts sont en constante diminution (Figure 39). Ils ont été divisés par 7 en trente ans, à tel point que l'espèce est désormais considérée en danger d'extinction alors qu'elle était abondante il y a encore quelques décennies. Afin de stopper ce déclin, un PNA a été mis en place entre 2005-2009, ainsi qu'un programme Life+ qui bénéficie de financements européens. Mais si la protection de quelques sites est possible, notamment par le report de la fauche à une date plus tardive, le changement des pratiques à l'échelle du pays semble difficile à atteindre.

Figure 39 : évolution des effectifs de Râles des genêts en France métropolitaine



Note: indice base 100 en 2008

Source: LPO, 2013.

• La pollution lumineuse, un facteur de perturbation des écosystèmes

Lorsque les éclairages artificiels (éclairage public, enseignes publicitaires, vitrines, etc.) sont nombreux, ils perturbent l'obscurité de manière prolongée et créent un phénomène de pollution lumineuse. Cette pollution a des impacts importants sur certaines espèces, perturbant leur fonctionnement biologique. 9 millions de points lumineux extérieurs sont répertoriés en France.

Les insectes sont parmi les espèces qui sont le plus affectées par le sur-éclairage. Si certains les fuient, d'autres peuvent être attirés par les sources lumineuses et tourner autour, devenant ainsi des proies faciles pour leurs prédateurs comme les chauves-souris. Les papillons de nuit sont particulièrement sensibles à la pollution lumineuse. Les sources lumineuses linéaires créent un effet barrière pour les insectes mais également pour les oiseaux. Elles fragmentent le territoire et les habitats naturels. Pour les oiseaux, les risques de collision augmentent, et les migrateurs, gênés et désorientés, modifient leurs trajectoires. Les jeunes Pétrels de Barau, espèce endémique de l'île de la Réunion, sont attirés par les points lumineux qu'ils prendraient pour leurs proies bioluminescentes habituelles. Beaucoup ne survivent pas car, en se posant au sol dans les sites éclairés, ils sont victimes de prédation, de braconnage ou sont écrasés sur les routes.

Le changement des comportements et des rythmes biologiques affecte plusieurs espèces. Chez les mammifères, la sécrétion de mélatonine est altérée, perturbant les cycles d'alimentation, de reproduction ou encore d'hibernation. Les tortues marines peuvent aussi être désorientées par les éclairages proches des plages. Cela touche aussi bien les individus adultes en quête d'un site de ponte que les jeunes tortues au moment de leur éclosion et qui sont attirées par ces lumières au lieu de se diriger vers la mer. Les effets du sur-éclairage sont moins connus pour la flore. Il perturbe aussi les cycles biologiques des végétaux avec des conséquences, comme sur la perte des feuilles (plus tardive pour les arbres situés près des lampadaires) ou les dates de floraison.

• Les effets aggravants du changement climatique sur la biodiversité

L'évolution des conditions climatiques est susceptible d'exacerber l'impact des pressions précédemment développées. Plusieurs conséquences peuvent d'ores et déjà être observées en France.

Au niveau continental, la première d'entre elles concerne le **déplacement des espèces et des habitats plus au nord ou vers des altitudes plus élevées**. L'augmentation des températures peut ainsi entraîner la modification d'écosystèmes, notamment en milieu montagnard et aquatique. Toutefois, l'idée que les peuplements végétaux vont migrer progressivement à l'identique vers le nord en réponse au changement climatique est peu réaliste, la vitesse du changement étant supérieure à la capacité de migration de nombre d'espèces. De plus, les espaces plus septentrionaux ne sont pas forcément propices (pédologie, relief, anthropisation). Les milieux pourront en partie se reconstituer mais seront qualitativement différents des milieux actuels, les espèces peu plastiques ou en limite d'aire de répartition ne pouvant migrer. On

estime ainsi qu'au-delà d'un réchauffement de 2 °C, la plupart des hêtraies ne seront plus exploitables commercialement en France.

La hausse des températures réduit la rigueur climatique, allonge les durées de végétation et modifie le comportement de migrants. D'ores et déjà, on constate une avancée des dates de floraison et de récoltes pour les arbres fruitiers et les vignes. Ces phénomènes peuvent aussi rompre la synchronisation temporelle proies/prédateurs.

La baisse de la rigueur climatique est également favorable au développement des ravageurs des peuplements forestiers. Par ailleurs, la hausse des températures et de l'évapotranspiration va provoquer progressivement une modification des équilibres et des peuplements végétaux qu'il est encore difficile de prévoir. Ainsi, les épisodes de dépérissement connus lors des vagues de chaleur récentes (stress hydrique, feux de forêt) risquent de s'étendre en superficie et en altitude.

L'évolution à la hausse des températures des eaux pourrait également modifier la répartition des populations de poissons. Ce phénomène est déjà discernable pour certains poissons d'eau douce qui remontent vers l'amont. Ainsi, si les tendances actuelles de réchauffement des eaux des cours d'eau étaient amenées à se poursuivre, le Saumon pourrait ne plus être présent dans l'Adour, la Garonne, les bassins bretons et normands dans quelques dizaines d'années. La plupart des cours d'eau français pourraient connaître de fortes réductions de leurs écoulements à l'horizon 2055. Par exemple, la diminution de débits d'étiages sur la Garonne pourrait atteindre 50 %. La croissance de l'évaporation, couplée à cette baisse des débits, menace l'existence à moyen terme de certaines zones humides déjà fragilisées par leur drainage.

Le réchauffement et l'eutrophisation des eaux de surface vont très probablement augmenter la fréquence et le nombre d'aires propices à la multiplication massive de micro-organismes. Ces efflorescences soudaines, appelées blooms, peuvent entraîner des épisodes de forte mortalité des espèces marines des milieux semi-confinés. Cette mortalité est liée soit à la production massive de toxines, soit à la consommation rapide de l'oxygène entraînant une asphyxie de certains organismes. Ces phénomènes sont par exemple dommageables aux installations aquacoles (poissons morts par anoxie). Ils peuvent également se manifester de façon plus diffuse en contaminant les productions conchylicoles.

L'acidification des eaux, suite à l'absorption de grandes quantités de carbone atmosphérique, affectera les chaînes trophiques marines. Elle modifie en effet les comportements de certains poissons vis-à-vis de leurs prédateurs ainsi que la

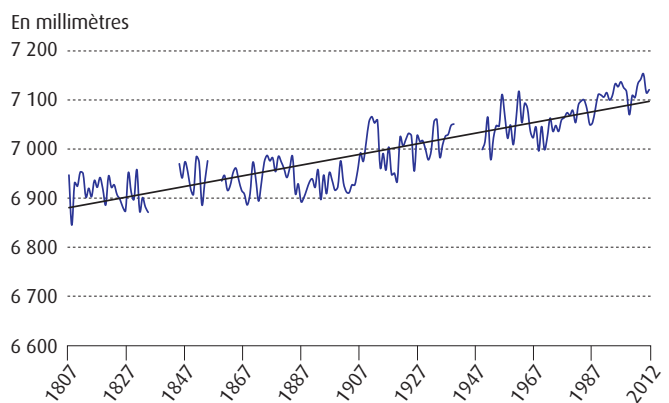
productivité du plancton. La hausse des températures des mers entraîne un déplacement des espèces vivantes vers les pôles. Ce phénomène est déjà constaté par les pêcheurs. Il pourrait aussi menacer la chaîne trophique des grands mammifères marins. L'impact sur les rendements de la pêche en sera à terme affecté. Plus largement, c'est une reconfiguration plus ou moins profonde des écosystèmes marins qui se dessine.

L'acidification des océans est également dommageable à la construction et à la survie des récifs coralliens, ainsi qu'à l'ensemble des organismes marins à coquille calcaire. Outre la disparition des espèces marines qu'il induit, le dépérissement des coraux peut altérer la chaîne alimentaire. Ainsi, le blanchissement des récifs coralliens facilite la prolifération de micro-algues sur le corail mort, comme *Gambierdiscus toxicus* qui produit des toxines. Le broutage de ces algues en début de chaîne alimentaire entraîne la concentration croissante de ces toxines vers le sommet de la chaîne alimentaire : la consommation des poissons peut ainsi provoquer une intoxication du consommateur.

Enfin, **l'élévation du niveau de la mer** va probablement accroître les phénomènes d'érosion côtière (Figure 40).

À ce phénomène dynamique s'ajouteront la submersion de zones émergées et la remontée du biseau salé. De nombreuses plages, systèmes lagunaires et zones basses s'en retrouveront donc affectés. L'anthropisation de ces zones risque d'empêcher la migration progressive de certaines espèces littorales faute d'espaces de repli à coloniser. Par exemple, si les mangroves peuvent s'accommoder de la remontée progressive du niveau marin, elles pourraient néanmoins disparaître faute d'implantation possible là où les espaces côtiers sont artificialisés.

Figure 40 : variation du niveau annuel moyen de la mer à Brest de 1807 à 2012



Source : Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, 2013.

ZOOM SUR...

Les multiples causes du déclin des abeilles

Les abeilles jouent un rôle prépondérant dans le maintien de la diversité des plantes sauvages et la production agricole, car elles pollinisent 70 à 80 % des plantes à fleurs. Près de 1 000 espèces d'abeilles sauvages autochtones (Bourdons inclus) sont présentes en France. Seules deux d'entre elles ont été domestiquées, dont *Apis mellifera*, largement répandue, grande pollinisatrice, capable de butiner un très large spectre de plantes à fleurs (depuis les herbacées jusqu'aux ligneux). D'après FranceAgriMer, en 2012 la France comptait 1 560 000 ruches et 75 000 apiculteurs, dont 3 % de professionnels. La production de miel est de 20 000 t par an et la consommation nationale nécessite une importation de plus en plus importante. Depuis une quinzaine d'années, les apiculteurs font état d'un affaiblissement inhabituel des populations et de pertes de colonies d'abeilles domestiques. Le taux de pertes hivernales considéré comme normal est de l'ordre de 10 %, mais entre 2007 et 2011, d'après une enquête coordonnée par l'ITSAP, le taux de mortalité des abeilles a été estimé à 25 % en moyenne ; en 2012 et 2013, il était respectivement de 17 % et 18,6 %. Les causes de ce déclin seraient multiples ; plusieurs facteurs d'origine nutritionnelle, chimique et parasitaire agiraient de façon indépendante ou combinée. Plusieurs programmes de recherche visent à mieux connaître l'étendue du déclin des abeilles et leurs causes.

La diminution de la biodiversité agricole et forestière due au développement de l'agriculture intensive, l'appauvrissement de la diversité et de la qualité des ressources alimentaires engendrerait famine et malnutrition des insectes. L'exposition massive aux produits phytosanitaires serait également un facteur d'affaiblissement, voire mortelle quand elle serait combinée avec la présence d'un champignon dans les ruches. Par ailleurs, les critères de sélection insuffisants et l'importation non contrôlée de reines tendraient à fragiliser les colonies.

Plusieurs pathogènes affectent les ruches : le *Varroa* est un acarien qui affaiblit les défenses des abeilles et les rend plus sensibles aux virus et bactéries ; *Nosema apis* et *Nosema ceranae* sont des champignons à l'origine de la nosérose ;

le couvain des abeilles peut être infecté par *Ascosphaera apis*, un champignon, et par *Paenibacillus larvae*, une bactérie responsable de la loque américaine.

Les abeilles subissent d'autre part les attaques d'un certain nombre de prédateurs : oiseaux, fourmis, rongeurs, etc. et plus récemment celle du Frelon asiatique à pattes jaunes. Ce dernier, arrivé accidentellement en France il y a une décennie, s'est révélé un redoutable prédateur de l'Abeille domestique, qui n'a pas encore trouvé la parade pour se défendre, contrairement aux abeilles vivant en Asie. Non seulement le Frelon asiatique se nourrit des ouvrières mais, en restant en vol stationnaire devant l'entrée des ruches, il limite aussi leurs sorties, les empêchant ainsi d'aller butiner. Son classement fin 2012 comme espèce exotique envahissante et comme « danger sanitaire » pour l'apiculture par les ministères en charge de l'écologie et de l'agriculture devrait permettre la coordination et la mise en œuvre de programmes de lutte au niveau national et départemental. Toutefois, son expansion géographique, qui se poursuit, est aujourd'hui d'ores et déjà trop importante pour espérer pouvoir l'éradiquer.

D'autres mesures ont été adoptées pour soutenir la filière apicole. Depuis plusieurs années, certains insecticides sont interdits en France. En 2013, la Commission européenne a suspendu pour 2 ans l'utilisation de 3 molécules de la famille des néonicotinoïdes utilisés dans le traitement d'enrobage des semences de certaines cultures (l'imidaclopride, la clothianidine et le thiaméthoxame). Ces molécules sont suspectées de perturber l'orientation des abeilles et leur capacité à retrouver leur ruche. Elle a également suspendu l'utilisation à l'air libre du fipronil, un autre insecticide affectant les abeilles.

Le Plan de développement durable de l'apiculture, adopté pour la période 2013-2015, vise à conforter le dispositif de surveillance, à encourager l'élevage de reines, à mieux contrôler les importations, ou encore à renforcer la formation des apiculteurs.

DONNÉES OU MÉTHODOLOGIE

Glossaire des termes techniques non définis dans le chapitre

- **Effectif Minimum Retenu (EMR) :** il traduit le nombre d'individus détectés dans les ZPP par pistage hivernal. Cette valeur est sous-estimée par rapport à la population totale notamment car tous les animaux non sédentarisés ne sont pas considérés.
- **Endémisme :** une espèce est dite endémique lorsque sa répartition se limite à un territoire unique (pays, île, etc.).
- **Fourrés sclérophylles (matorrals) :** habitats occupés par des buissons et des broussailles composés de plantes à feuilles et cuticule épaisses et coriaces.
- **Liste rouge de l'UICN :** elle constitue l'inventaire mondial le plus complet de l'état de conservation global des espèces végétales et animales. Elle s'appuie sur une série de critères précis pour évaluer le risque d'extinction des espèces.
- **Pelouse arénophile :** pelouse qui se développe sur le sable.
- **Point chaud de biodiversité :** zone géographique contenant

au moins 1 500 espèces végétales endémiques mais qui a déjà perdu au moins 70 % des espèces présentes dans leur état originel. La surface totale des 34 points chauds actuels ne représente que 2,3 % de la surface de la Terre.

- **Région biogéographique :** zone géographique présentant une unité écologique à grande échelle, caractérisée par des facteurs abiotiques (non vivants) et biotiques (vivants) particuliers.
- **Zone de Présence Permanente (ZPP) :** zone fréquentée au moins pendant deux hivers consécutifs par un ou plusieurs individus, ou meutes, sédentarisés. En dehors des ZPP, des Zones de Présence Temporaire (ZPT) sont aussi répertoriées quand des indices collectés plus ou moins régulièrement dans l'espace et le temps témoignent d'avancées de la colonisation de sub-adultes en dispersion.

