
Demo-Génétique Ours 2025



LDgenX

Analyse et Expertise Génomique

20 JANVIER 2026

LDgenX

Créé par : Maeva Leitwein & Emilie Delpuech

**Dans le cadre du projet Démo-génétique de
l'ours des Pyrénées**

Mandaté par l'association Pays de l'Ours - Adet

SOMMAIRE

1	Introduction générale	4
1.1	Contexte et enjeux de conservation de l'ours brun dans les Pyrénées	4
1.2	Mandat et objectifs de la mission confiée à LDgenX	5
1.3	Partenaires impliqués	5
1.4	Cadre international : objectifs de Kunming à Montréal (COP15, indicateurs de diversité génétique) ...	7
2	Biologie et écologie de l'ours brun des Pyrénées.....	8
2.1	Historique de la population d'ours dans les Pyrénées.....	8
2.2	Description des deux sous-populations actuelles (répartition géographique, effectifs)	9
2.3	Facteurs de menace : isolement, consanguinité, pressions anthropiques, changements environnementaux	10
2.4	Quantifier le taux d'érosion de la diversité génétique.....	12
2.5	Informations issues de précédentes études	13
3	Méthodologie	13
3.1	Collecte et compilation des données moléculaires existantes	14
3.2	Simulations numériques pour évaluer l'effet de flux de gène assisté	16
3.3	Analyses statistiques	19
4	Résultats.....	19
4.1	Paramètres démographiques.....	19
4.2	Démographie simulée de 2024 à 2050 selon le modèle démo-génétique	21
4.3	Effet des flux de gènes assistés sur les paramètres démographiques et génétiques de la population	22
5	Discussion.....	25
5.1	Interprétation des résultats dans le contexte pyrénéen.....	25
5.2	Comparaison avec d'autres études sur les populations d'ours bruns en Europe	25
5.3	Les mesures de gestion	26
5.4	Validité et robustesse des projections démo-génétiques.....	27
6	Comment viabiliser la population d'ours des Pyrénées ?	27
6.1	Mesures prioritaires de gestion génétique	27

6.2	Recommandations stratégiques pour la gouvernance	29
7	Conclusion générale.....	30
8	Références bibliographiques.....	32

Rapport d'analyses - Ours des Pyrénées

1 Introduction générale

1.1 Contexte et enjeux de conservation de l'ours brun dans les Pyrénées

L'ours brun (*Ursus arctos*) est une espèce emblématique des montagnes européennes, et sa présence dans les Pyrénées revêt une dimension écologique, culturelle et symbolique particulière. Longtemps chassé et persécuté, l'animal a vu sa population décliner drastiquement au cours des XIXe et XXe siècles, jusqu'à frôler l'extinction dans les Pyrénées. En 1995, seuls 5 ours subsistaient dans la partie occidentale, principalement en Béarn. Pour éviter la disparition définitive de l'espèce, un programme de lâchers a été lancé en 1996, avec l'introduction d'ours en provenance de Slovaquie. Ces opérations ont permis de constituer une population estimée aujourd'hui à environ 100 individus répartis de part et d'autre de la frontière franco-espagnole, dans les Pyrénées centrales et orientales, tandis que quelques ours (dont un seul autochtone) subsistent encore dans les Pyrénées occidentales.

Malgré une apparente croissance en nombre, l'érosion génétique reste sévère et constitue une alerte pour la viabilité future de l'espèce. Issue d'un nombre restreint de fondateurs, la population présente une diversité génétique réduite et cette caractéristique augmente le risque de consanguinité. La diversité génétique est une composante essentielle car sa diminution impacte la viabilité des populations et la résilience des écosystèmes (Hughes et al., 2008 ; Reusch et al., 2005). Elle constitue un réservoir de diversité d'expression de caractères et de fonctions qui, par le mécanisme de la sélection naturelle, permet l'adaptation des populations aux changements environnementaux. Sa perte compromet la capacité évolutive des populations et des espèces (Frankham., 2005 ; Pauls et al., 2013).

Au-delà des considérations biologiques, la gestion de l'ours dans les Pyrénées implique donc une approche globale, conciliant protection de la biodiversité et acceptabilité sociale, en s'appuyant sur le dialogue avec les parties prenantes locales. À l'échelle institutionnelle, l'ours brun est protégé par la Directive Habitats-Faune-Flore (92/43/CEE) et fait partie des espèces d'intérêt communautaire dont l'état de conservation doit être maintenu ou rétabli à un niveau favorable. Dans ce rapport, nous nous sommes uniquement intéressées à l'aspect conservation génétique de cette population.

Enfin, la situation de l'ours brun des Pyrénées s'inscrit dans le cadre des politiques internationales de biodiversité, notamment les objectifs définis par la COP16 de Kunming-Montréal, qui mettent en avant la nécessité de préserver la diversité génétique intraspécifique. Cette population constitue un cas d'étude emblématique pour développer et appliquer des indicateurs de suivi génétique et évaluer la pertinence des stratégies de gestion. Dans un contexte global de conservation de la biodiversité, l'étude de Mastretta-Yanes et al. a montré que plus de la moitié des espèces analysées (58 %) ont des populations trop petites pour maintenir une diversité génétique durable, même lorsque ces espèces ne sont pas nécessairement classées comme menacées (Mastretta-Yanes et al. 2024). Ceci illustre l'intérêt crucial d'intégrer des indicateurs génétiques (tel que la taille effective " $N_e > 500$ ") dans l'évaluation du statut de conservation des populations. Appliqué à l'Ours brun des Pyrénées, ce cadre souligne l'importance de surveiller les effectifs et la diversité génétique des sous-populations de manière conjointe. Une telle approche permettrait d'identifier des populations fragiles à risque d'appauvrissement génétique, même en l'absence de déclin démographique évident, ce qui semble particulièrement pertinent pour une espèce à faible effectif.

1.2 Mandat et objectifs de la mission confiée à LDgenX

La présente mission, mandatée par l'association Pays de l'Ours - Adet, vise à évaluer l'état génétique de la population d'ours bruns des Pyrénées (composée de deux sous populations) et à élaborer des recommandations pour assurer sa pérennité. Face aux enjeux de conservation de cette espèce sauvage, une étude approfondie de sa diversité génétique et de son évolution est indispensable. LDgenX, en collaboration avec l'UMR BIOGECO (Biodiversité Gènes et Communautés) INRAE/Université de Bordeaux et l'association Pays de l'Ours - Adet, mettra en œuvre ce projet ambitieux. Le travail repose sur une analyse de synthèse des données moléculaires existante et le développement d'une approche de modélisation démo-génétique prédictive pour évaluer la pertinence des pratiques de gestion de la ressource génétique de cette espèce dans le cadre mondial de la biodiversité de Kunming à Montréal (indicateurs de diversité établis lors de la COP16). Le projet a comporté le recrutement d'une stagiaire de Master 2 de l'école EPHE parcours Biodiversité - Environnement du master Sciences du Vivant.

1.3 Partenaires impliqués

- **LDgenX – Maeva LEITWEIN et Emilie DELPUECH : Bureau d'études en analyse et expertise génomique pour la conservation ; SAS société par actions simplifiée ; SIREN 952 193 83 ; 6 place du 8 mai 1945, 34690 Fabrègues.**

→ **Maëva LEITWEIN** Titulaire d'un doctorat en génétique et génomique évolutive pour la conservation et de 7 années d'expérience en recherche académique, acquise notamment à l'Université

Laval au Québec, à l'Université de Montpellier, au CNRS et à l'IFREMER. Autrice de 17 publications scientifiques dans des revues internationales à fort impact, témoignant de sa rigueur scientifique et de sa reconnaissance dans le domaine. Dans le cadre de ce projet Maeva assure la coordination scientifique, s'assure de la robustesse des analyses, de l'interprétation des résultats et contribue à la relecture des livrables scientifiques et techniques du projet.

→ **Emilie DELPUECH** Titulaire d'un doctorat en bioinformatique, biostatistique et génétique des caractères, son expertise s'est consolidée au cours de ces années de recherche à l'INRAE, au SYSAAF et à l'IFREMER. Autrice et co-autrice de 8 publications scientifiques ces 5 dernières années dans des revues internationales à fort impact, ses travaux ont été évalués par les pairs. Dans le présent projet, Emilie a participé au développement d'outils de modélisation permettant de simuler la dynamique des populations et d'évaluer l'impact des pratiques de gestion sur la diversité génétique et la résilience des espèces. L'exploitation des données simulées a nécessité une expertise en statistiques et la production des rapports et graphiques pour faciliter la compréhension des résultats.

- **Association Pays de l'Ours - Adet – Alain Reynes, Directeur et Alyssia Dubois, Chargée d'étude et de plaidoyer. Association déclarée ; SIREN 413 164 708 ; Mairie 31 160 Arbas.**
- **UMR BIOGECO INRAE/Université de Bordeaux – L'Unité Mixte de Recherches BIOGECO (Biodiversité Gènes et Communautés) regroupe 120 personnes et son programme de recherche est orienté vers l'analyse de la structure, de la fonction et de l'évolution de la biodiversité à différentes échelles du vivant (des gènes aux communautés d'organismes) dans une perspective de gestion durable des ressources et des milieux.**

→ **Virgil FIEVET**, chercheur spécialiste en écologie évolutive et en dynamique éco-évolutive des communautés, il développe ses travaux de recherche à l'interface entre écologie des communautés, génétique évolutive et interactions écologiques. Ses recherches portent principalement sur les espèces fondatrices forestières et les communautés microbiennes, en s'intéressant aux rétroactions entre évolution des traits phénotypiques et dynamiques écologiques. Il mobilise des approches en écologie des communautés, métabarcoding et génétique quantitative, notamment pour l'analyse et la reconstruction de réseaux écologiques, avec un intérêt particulier pour l'impact des choix méthodologiques en métabarcoding sur les métriques de réseaux. Fort d'une expérience internationale et interdisciplinaire, il est impliqué dans plusieurs collaborations de recherche, notamment en Inde sur l'écologie d'une espèce arborée patrimoniale du désert du Rajasthan, avec Sciences Po Bordeaux sur l'écologie des réseaux sociaux, ainsi qu'avec l'UNICEF et diverses ONG internationales pour la coordination d'actions de recherche en contexte humanitaire au Liban et au Népal. Il est également responsable du diplôme d'un an préparatoire aux études post-universitaires en écologie et évolution à l'Université de Bordeaux, et assure l'enseignement de plusieurs cours en statistiques, analyse de données, écologie et évolution auprès d'étudiants de licence et de premier cycle universitaire.

1.4 Cadre international : objectifs de Kunming à Montréal (COP15, indicateurs de diversité génétique)

Les objectifs de Kunming à Montréal, formalisés lors de la COP15 sur la biodiversité, visaient à établir un cadre mondial ambitieux pour enrayer l'érosion de la biodiversité d'ici 2030. Adopté par près de 200 pays dont la France (<https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-15/cop-15-dec-04-en.pdf>), l'Accord de Kunming-Montréal s'articule autour de 23 cibles précises (<https://www.cbd.int/gbf/targets>), dont la protection d'au moins 30 % des terres et des mers de la planète, une mesure phare pour préserver les écosystèmes essentiels. Ce cadre cherche aussi à restaurer 30 % des écosystèmes dégradés.

Parmi les engagements pris, une avancée majeure concerne la reconnaissance explicite de l'importance de la diversité génétique comme pilier de la conservation. Contrairement aux objectifs d'Aichi, centrés principalement sur les habitats et les espèces, l'Accord de Kunming-Montréal et notamment le *Target 4* (<https://www.cbd.int/gbf/targets>), stipule que la diversité génétique des espèces sauvages et domestiques doit être maintenue et restaurée. Cette orientation répond à un constat largement documenté par la communauté scientifique : la perte de diversité génétique réduit la capacité d'adaptation des populations aux changements environnementaux, accroît les risques d'extinction et compromet la résilience des écosystèmes (Keller et Waller 2002). Le rapport sur les grands carnivores met également en avant l'idée qu'il ne suffit plus d'éviter l'extinction mais l'objectif est aujourd'hui de tendre vers une viabilité génétique à long terme (Linnell, J. D. C. et Boitani, L. 2025).

Les indicateurs de diversité génétique proposés dans le cadre de la COP15 s'appuient sur les travaux d'experts internationaux et comprennent plusieurs axes de suivi complémentaires. Parmi eux figurent, (i) la proportion d'espèces disposant d'une diversité génétique suffisante pour assurer leur viabilité à long terme, (ii) la mesure de la variation intraspécifique par des marqueurs moléculaires, (iii) le suivi des tendances de la diversité dans les populations sauvages et domestiquées, et (iv) l'évaluation de la connectivité entre populations isolées. Les objectifs génétiques représentent toutefois un défi considérable, qui implique de renforcer les connaissances en matière de génétique de la conservation et de financer des programmes de surveillance génomique à grande échelle. Elle nécessite également une coopération accrue entre institutions de recherche, gestionnaires de la biodiversité et acteurs publics. Dans ce contexte, des projets comme celui mené par LDgenX en collaboration avec l'UMR BIOGECO et l'association Pays de l'Ours – Adet s'inscrivent directement dans l'esprit de l'Accord de Kunming-Montréal. Ainsi, le cadre international fixé par la COP15 ne constitue pas seulement une feuille de route politique, il devient un levier scientifique et technique pour replacer la conservation et la diversité génétique au cœur des stratégies, et ainsi garantir la résilience de la biodiversité face aux pressions du XXI^e siècle.

2 Biologie et écologie de l'ours brun des Pyrénées

2.1 Historique de la population d'ours dans les Pyrénées

L'ours brun est l'un des six membres du genre *Ursus* (Schwartz et al. 2003) et son apparition en Europe remonte à plus de 500 000 ans. Son aire de distribution couvrait une grande partie de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique du Nord avant d'entamer un déclin régulier de sa démographie depuis un millier d'années. Il occupe une vaste gamme d'habitats depuis la toundra arctique dépourvue d'arbres jusqu'aux forêts boréales, en passant par les prairies, les zones côtières, montagneuses et même désertiques (Swenson et al. 2011). Durant le dernier maximum glaciaire (DMG ; il y a environ 20 000 ans), les conditions climatiques extrêmes ont contraint les populations européennes d'ours bruns à se réfugier dans des refuges glaciaires situés dans la péninsule ibérique, les Balkans, l'Italie et les Carpathes (Sommer et Benecke 2005; Taberlet et Bouvet 1992). En Europe, deux lignées principales, une occidentale et l'autre orientale, auraient divergé il y a 85 000 ans lors des premières glaciations du Quaternaire. La lignée occidentale est elle-même divisée en deux branches : l'une correspond à des populations d'ours isolées dans les Balkans lors des derniers épisodes glaciaires (lignée occidentale balkanique), l'autre est composée des ours de la péninsule Ibérique et du Sud de la Scandinavie (lignée occidentale ibérique) (Taberlet et Bouvet 1992).

Autrefois largement réparti sur l'ensemble de la chaîne pyrénéenne de l'Atlantique à la Méditerranée, l'ours brun (*Ursus arctos*) a vu ses effectifs décliner fortement à partir du XIX^e siècle. La chasse encouragée par un système de primes à l'abattage, la déforestation et la concurrence avec les activités pastorales ont progressivement réduit son aire de répartition à quelques noyaux isolés, principalement en Béarn et en Ariège. Dans les années 1950, la population était déjà fragmentée et fragile, dans les années 1980 elle ne comptait plus qu'une vingtaine d'individus. Les études génétiques sur l'ours des Pyrénées ont débuté en 1992 avec l'analyse ADN de poils d'ours brun dans le but de construire un arbre phylogénétique par rapport à deux références, l'ours brun d'Alaska (*Ursus arctos*) et l'ours blanc (*Ursus maritimus*) (Taberlet et Bouvet 1992).

Face à ce risque imminent d'extinction, un programme de conservation a été lancé en 1992, concrétisé en 1996 avec 3 lâchers d'ours slovènes (1 mâle et 2 femelles) dans les Pyrénées centrales, 5 ours en 2006 (1 mâle et 4 femelles, dont trois sont décédées avant reproduction) et un mâle en 2016. Séparées par seulement quelques centaines de kilomètres, les deux populations (Pyrénéenne et Slovène) partagent un habitat propice. Depuis, malgré la perte de 3 femelles lâchées, ces renforcements ont permis de relancer la dynamique démographique (Arquillière 1998; Quenette et al. 2001; Sentilles et al. 2024). A l'inverse, la population locale endémique a continué à décliner et a perdu sa dernière femelle en novembre 2004 lors d'un accident de chasse. Aujourd'hui, la population compte plus de 100

individus, concentrés dans les Pyrénées centrales et majoritairement issue des lâchers, du fait de la perte de la dernière femelle d'origine Pyrénéenne en 2004. Cette population demeure fragile, étroitement surveillée (Vanpé et al. 2022; Chapron et al. 2003; 2009) et au cœur d'enjeux de conservation et de cohabitation avec les activités humaines.

2.2 Description des deux sous-populations actuelles (répartition géographique, effectifs)

La population d'ours brun des Pyrénées est une population de petite taille avec deux noyaux principaux (Figure 1), un noyau occidental et un central. Des échanges entre les noyaux sont recensés chaque année avec notamment des mâles qui font le lien. Les neuf premières réintroductions d'ours slovènes ont eu lieu dans le noyau central des Pyrénées entre 1996 et 2016. Le noyau central est le plus densément peuplé et le plus dynamique, concentrant la majorité des reproductions annuelles. Il est situé à cheval sur les départements français de la Haute-Garonne et de l'Ariège ainsi que sur les provinces espagnoles de Lleida (Catalogne) et Huesca (Aragon).

Le noyau Est-occidental, était le dernier lieu de vie des ours d'origine Pyrénéenne. Ne comportant que des ours mâles, ce noyau a été renforcé en 2018 avec deux femelles slovènes. Ce noyau présente un petit nombre d'individus avec une prédominance de mâles et une démographie plus faible, avec peu de reproductions ces dernières années. Il est situé principalement en Navarre, en Aragon occidental (Espagne) et dans les Pyrénées-Atlantiques (France).

En 2024, la population continue son expansion vers le sud et l'est, avec une aire de répartition totale estimée à 7200 km² (« Ours infos 2024 - Rapport annuel | Office français de la biodiversité » 2025). La population est estimée à 104 par méthode capture-marquage-recapture (CMR), avec un intervalle de crédibilité compris entre 97 et 123 individus (« Ours infos 2024 - Rapport annuel | Office français de la biodiversité » 2025).

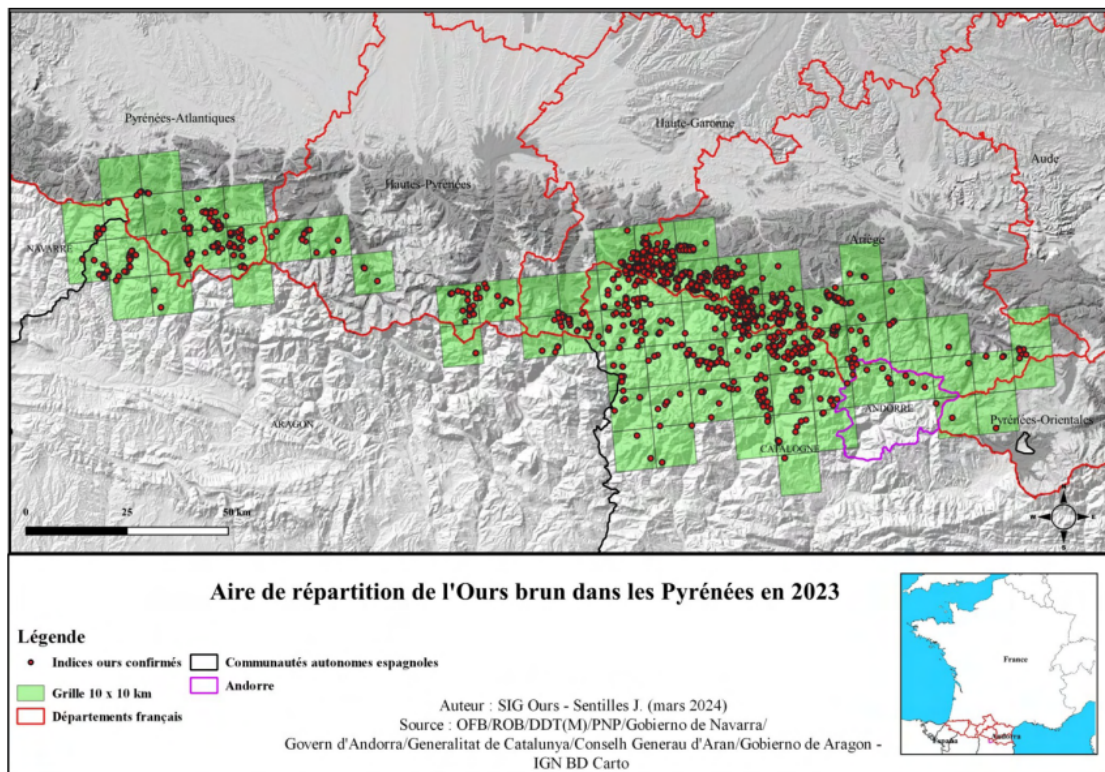


Figure 1 : Aire de répartition spatiale de l'ours issu du bilan sur la population des ours dans les Pyrénées en 2023

2.3 Facteurs de menace : isolement, consanguinité, pressions anthropiques, changements environnementaux

Les populations de petite taille sont fortement sujettes à la fixation aléatoire d'allèle, i.e. la dérive génétique. Celle-ci tend à réduire la diversité génétique (Whitlock 2000; Vilas et al. 2006). Cela conduit à une diminution du nombre de variants génétiques et donc de l'hétérozygotie, ce qui amoindrit la possibilité de construire des combinaisons diverses. Or, la viabilité à long terme des populations d'ours repose sur leur diversité génétique, garante de leur capacité d'adaptation et de résilience face aux aléas environnementaux.

Plusieurs facteurs menacent directement l'intégrité de ce patrimoine génétique.

- i. **Isolement** : L'isolement géographique des populations d'ours entraîne une réduction drastique des flux de gènes, notamment en Europe où sa distribution est très fragmentée avec plusieurs populations de très petites tailles. Cet isolement limite les échanges entre noyaux reproducteurs et provoque un appauvrissement génétique progressif. Plus une population est isolée et de

petite taille, moins le brassage génétique est possible, ce qui conduit à une perte de diversité allélique et un déclin de la valeur sélective (Wright 1984).

- ii. **Consanguinité** : La probabilité de reproduction entre individus apparentés est d'autant plus forte dans des populations de petite taille, ce qui peut alors conduire à la dépression de consanguinité. La consanguinité diminue la diversité génétique et entraîne une augmentation du taux d'homozygotie dans le génome, ce qui favorise l'expression d'allèles délétères récessifs dont l'expression était masquée à l'état hétérozygote. Cette expression accrue d'allèles défavorables peut provoquer une baisse de la valeur sélective des individus et des populations. La dépression de consanguinité affecte la fitness des individus, notamment leur fécondité et survie (Crnokrak et Roff 1999). Chez l'ours, la taille des portées, et une mortalité accrue dans la première année ont été observées (« Ours Infos 2021 | Office français de la biodiversité » 2020), et l'augmentation de cas d'albinisme (Swenson et al. 2011). Lorsque les accouplements entre individus apparentés deviennent fréquents dans une population, ces effets délétères s'accumulent et peuvent compromettre la viabilité de l'ensemble du groupe (Charlesworth et Willis 2009). De nombreuses espèces et populations ont connu des baisses de valeur sélective dues à la dépression de consanguinité (Keller et Waller 2002). Par exemple, le guépard Sud-Africain a vu son succès reproducteur diminuer avec une augmentation de la fréquence de spermatozoïdes anormaux et une augmentation de la mortalité des juvéniles (O'Brien et al. 1985). Ainsi, il est essentiel de comprendre les effets de la dépression de consanguinité pour préserver la biodiversité, en particulier pour les populations de petites tailles et isolées. Pour cela plusieurs caractères phénotypiques sont intéressants à étudier sur une échelle pluriannuelle afin d'avoir une vision d'évolution du phénomène. C'est notamment le travail qui a été mené par Auclair et al. à partir de données récoltées sur la population des ours des Pyrénées (Auclair et al. 2025). L'effet le plus robuste identifié dans ces travaux concerne la **réduction de la taille des portées**, de ce fait la consanguinité compromet la survie au stade précoce de développement. Ce résultat pourrait expliquer la taille moyenne des portées particulièrement faible observée dans cette population par rapport à d'autres populations européennes. Il est donc important d'intégrer la dépression de consanguinité dans les stratégies de conservation notamment dans un contexte de fragmentation des habitats et de connectivité limitée, car ce phénomène pourrait renforcer un cercle vicieux entre déclin démographique et érosion génétique.
- iii. **Pressions anthropiques** : L'impact direct des activités humaines sur la génétique des ours des Pyrénées est double. D'une part, la création de voies routières a réduit les possibilités d'échange entre les deux sous-populations qui composent cette région, ce qui tend à augmenter l'isolement et favoriser la perte de diversité génétique par les mécanismes génétiques précédemment décrits. D'autre part, les lâchers d'individus issus de sous-populations génétiquement distinctes

peuvent entraîner des croisements non maîtrisés (soit une hybridation non contrôlée), brouillant les adaptations génétiques locale. Enfin, les pressions anthropiques influencent également les comportements reproducteurs, par exemple en réduisant les zones de rencontre des individus.

- iv. **Changements environnementaux** : Enfin, le changement climatique et les modifications des écosystèmes peuvent affecter la disponibilité alimentaire et le cycle de vie des ours. Ces changements fortement stressants pour les populations sauvages, réduisent la probabilité que les populations maintiennent un équilibre génétique stable.

L'isolement, la consanguinité, les pressions anthropiques et les changements environnementaux agissent en synergie sur la réduction de la diversité génétique, laquelle réduit à son tour la capacité d'adaptation. Cette dynamique accroît le risque d'extinction, même lorsque la population augmente. Dans ce contexte, la surveillance génétique, la mise en place de corridors écologiques, la limitation des pressions humaines et le suivi des flux de gènes s'imposent comme des stratégies clés pour préserver la viabilité des populations d'ours sur le long terme.

2.4 Quantifier le taux d'érosion de la diversité génétique

Quantifier le taux d'érosion de la diversité génétique dans les populations est ainsi devenu un enjeu pour la conservation des espèces. Le concept de taille efficace (N_e) d'une population a été développé pour mieux rendre compte des capacités de maintien de la diversité génétique face à un ensemble de contraintes diverses. On définit la taille efficace comme l'effectif d'une population virtuelle évoluant en conditions dites "idéales" (Wright 1931) qui connaîtrait une fluctuation du polymorphisme équivalente à celle de la population naturelle. C'est donc le nombre d'individus d'une population idéale pour lequel on aurait un degré de dérive génétique équivalent à celui de la population réelle. Dans le cas d'une population strictement panmictique, sa valeur est égale au nombre individus, c'est-à-dire à la taille sensu stricto (N_c) de la population. Dans ce contexte, l'estimation de la taille efficace des populations s'est imposée comme un indicateur précieux de l'état de la biodiversité et pour définir un plan de pilotage dans le but d'orienter les stratégies de conservation face au paramètre de la taille totale d'une population (e.g. les points focaux nationaux de la CBD, 2022) (Hoban et al. 2020).

La taille efficace des populations est plus ou moins fortement impactée par de nombreux paramètres démographiques tels que le déséquilibre de sex-ratio, les variations de succès reproducteur entre individus ou encore les fluctuations démographiques entre générations (Nunney et Elam 1994). L'effet de ces paramètres peut entraîner une réduction de la taille efficace des populations d'un facteur 10 par rapport à la valeur de N_c . Dans le contexte de conservation des petites populations, la gestion de cette variable devient un levier central pour assurer à la fois la viabilité démographique à court terme et la résilience à long terme. Les petites populations ou celles ayant subi un goulot d'étranglement, sont

particulièrement exposées à une perte de diversité génétique en raison de la dérive génétique. Ce phénomène lié aux fluctuations aléatoires des fréquences alléliques d'une génération à l'autre, est d'autant plus marqué que la taille de la population est faible. Lorsque la dérive génétique devient plus influente que la sélection naturelle, le risque de fixation d'allèles délétères augmente sensiblement. Ce qui tend à une augmentation de la dépression de consanguinité et une réduction de la diversité génétique. Cette érosion du patrimoine génétique limite alors la capacité d'adaptation des populations, les rendant plus vulnérables face aux changements environnementaux. Pour limiter ces risques, la mise en place de seuils critiques de N_e a été proposée. Une N_e de 50 permettrait de prévenir la dépression de consanguinité à court terme (Linnell, J. D. C. et Boitani, L. 2025) et une N_e de 100 de maintenir le potentiel évolutif de la population (500) (Frankham et al. 2014). D'autres recommandent des N_e plus fortes pour atteindre ces objectifs avec des seuils à 500 et 1000 (Bürkner 2021)

2.5 Informations issues de précédentes études

D'un point de vue biologique, l'ours brun est une espèce avec un système reproducteur polygame. La maturité sexuelle est atteinte entre 3 et 5 ans pour les mâles et entre 2,5 et 4 ans pour les femelles (Etienne et Lauzet 2009). Une femelle s'accouple en moyenne avec 3 à 4 mâles par saison mais un seul d'entre eux sera le père de la portée, sauf quelques rares exceptions (Colangelo et al. 2018; « Ours Infos 2021 | Office français de la biodiversité » 2020). Les femelles sont fertiles jusqu'à 28-29 ans, avec un point d'inflexion maximum entre 9 et 20 ans (Schwartz et al. 2003). Les femelles se reproduisent généralement tous les 2 ans, donnant naissance à des portées d'un à trois oursons qu'elle accompagnera 1,4 à 2,4 ans (Swenson et al., 2000). Un mâle peut s'accoupler avec une à huit femelles, mais un grand nombre de mâles ne participent pas à la reproduction. Certains mâles captent davantage la ressource sexuelle que d'autres, amenant une forte variance du succès reproducteur entre les mâles (Steyaert et al. 2012). Le succès reproducteur d'un mâle semble être lié à sa taille et à son âge (Zedrosser et al. 2007). L'ours brun est solitaire et ne défend pas de territoire strict (Hawkins et Racey 2009). Les mâles ont des territoires variant de 115 à 8 171 km² et les femelles de 24 à 2 434 km² (Mcloughlin et al. 2000). Les mâles sillonnent de grandes surfaces qui recouvrent celles de plusieurs femelles (Dahle et Swenson 2003). Les mâles ont tendance à se disperser sur de plus longues distances que les femelles. Les distances de dispersion les plus importantes répertoriées chez l'ours brun en 2006 étaient 467 km pour les mâles et 90 km pour les femelles (Støen et al. 2006). Les densités de populations sont très variables allant de 1.2 individus/1000 km² dans une population Russe (Chestin et al. 1992) à 551 individus/1000 km² dans une population de l'Alaska (Mcloughlin et al. 2000).

3 Méthodologie

Ce travail a été réalisé par Anouk Glaszmann D'Hont, dans le cadre d'un stage de Master Sciences du Vivant niveau M2 avec parcours « Biodiversité et Environnement » de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE). L'objectif de l'étude menée a été de tester l'effet de l'intensité et du sex-ratio des introductions d'individus dans la population d'ours des Pyrénées sur divers indicateurs démogénétiques comme l'estimation de la taille efficace, le taux de consanguinité et des mesures de diversité génétique. Une première hypothèse est que la taille efficace et la diversité génétique augmentent avec l'intensité du flux de gènes, tout autant que diminue la consanguinité. Une seconde hypothèse est que le biais de sex-ratio des introduits peut diminuer la taille efficace et jouer sur les paramètres de diversité génétique. Ces hypothèses seront abordées à partir de l'analyse de résultats de simulations numériques calibrées à partir de la population d'ours des Pyrénées permettant de réaliser des projections à 20 ans de la structure démographique et de la composition génétique de la population.

3.1 Collecte et compilation des données moléculaires existantes

Ce travail utilise un jeu de données provenant du suivi de la population d'ours des Pyrénées piloté par l'Office Français de la Biodiversité, en collaboration avec les services andorrans et espagnols, dans le cadre du réseau Ours Brun (« Ours infos 2024 - Rapport annuel | Office français de la biodiversité » 2025). Ce suivi repose sur la collecte annuelle d'indices de présence (pièges photographiques, collecte d'échantillons non invasifs, observations directes, etc), obtenus soit de manière opportuniste, soit selon des protocoles systématiques (« Ours infos 2024 - Rapport annuel | Office français de la biodiversité » 2025). L'ADN des échantillons biologiques tels que les fèces et les poils est extrait et amplifié sur un jeu de treize marqueurs microsatellites de référence (De Barba et al. 2017) permettant d'identifier individuellement les individus et de construire le pedigree des ours de la population. Ainsi, chaque individu est identifié par un nom (ou un code), son sexe, son année de naissance et lorsqu'elle est connue son année de décès. Le typage moléculaire permet de déterminer avec confiance le père et la mère de chaque individu, à l'exception des parents des individus fondateurs (initialement présents ou introduits). L'ensemble des données est compilé et mis à jour chaque année puis les données sont partagées entre les partenaires du réseau Ours Brun.

Les données de suivi de la population de 1975 à 2024 ont été traitées afin d'extraire un ensemble de descripteurs de la démographie de la population d'ours. La démographie de cette population a régulièrement été décrite depuis le début de la récolte d'informations du réseau ours. La taille de la population étant petite, l'incertitude statistique est élevée et chaque nouveau relevé présente une occasion de gain d'information important. Nous avons donc mis à jour l'estimation des paramètres démographiques préalablement calculés par les partenaires et avons profité d'une couverture annuelle plus large que précédemment pour en estimer de nouveaux. Le choix des valeurs des paramètres d'intérêt était double. Il s'agissait d'une part d'estimer les paramètres permettant de réaliser le calcul de la taille efficace démographique selon Nunney & Elam (Nunney 1993) et d'autre part de calibrer les

simulations numériques de généalogie. Certains des paramètres comme par exemple les succès reproducteurs ont été utilisés dans les deux cas, d'autres comme le temps de génération, n'ont été utilisés et calculés que pour l'estimation des tailles efficaces. La formule de l'équation de Nunney et Elam (Nunney 1993) est indiquée ci-dessous et la description de ses paramètres est détaillée dans la table 1.

Table 1 : Acronyme, description et mode de calcul des paramètres démographiques entrant dans la formule de la taille efficace proposée par Nunney & Elam (1994).

Acronyme	Description	Calcul
<i>Nt</i>	Nombre d'individus mâtures dans la population	Nombre de mâles de plus de 4 ans et nombre de femelles de plus de 3 ans
<i>r</i>	Sex-ratio des matures	Nombre de femelles matures sur le nombre de mâles et femelles matures
<i>Tg</i>	Temps de génération	Moyenne de la somme des âges auxquels les individus se reproduisent sur le nombre moyen de descendants qu'ils produisent
<i>Am/f</i>	Longévité des mâles (m) et femelles (f)	Moyenne du temps de vie des matures pour chaque sexe
<i>lAm/f</i>	Variance standardisée de la longévité des mâles (m) et femelles (f)	Variance standardisée du temps de vie des matures pour chaque sexe
<i>lbm/f</i>	Variance standardisée du succès reproducteur des mâles (m) et femelles (f)	Variance standardisée du succès reproducteur (nombre de descendants) pour chaque sexe

Le calcul de l'estimation de N_e démographique (N_{ed}) a été effectué annuellement, certains paramètres comme le temps de génération, la longévité (moyenne et variance standardisée) ont été estimés à l'aide de la littérature ou calculés sur la totalité de la période des mesures. Cependant, ces paramètres ont été considérés comme fixes sur la fenêtre de temps d'environ 10 ans, principalement car le peu d'individus disponibles jusqu'en 2020 n'autorise pas leur estimation annuelle. Nous avons donc profité d'une densité de données plus importante ainsi qu'une approche statistique différente pour évaluer annuellement, les paramètres démographiques suivant : le sex-ratio, l'intervalle de temps inter-portée des femelles, la longévité des mâles et femelles matures, le succès reproducteur pour les mâles et les femelles, le temps de génération et le nombre d'individus matures pour chaque année. La longévité des mâles et des femelles (ainsi que leur variance standardisée) a été calculée, année par année, en utilisant une modélisation par ajustement d'une loi de Weibull par une approche bayésienne dont le modèle a été codé en Stan à l'aide du package brms (Bürkner 2021) et dont les estimations ont été extraites à partir de l'analyse des chaînes de Monte Carlo à l'aide du package posterior (Bürkner 2017).

Le taux de croissance de la population, la distribution stable en âge et les valeurs reproductives ont été estimés à partir de la construction d'une matrice de Leslie à deux sexes selon la méthodologie décrite dans Trask et al (Trask et al. 2017). Les probabilités de survie entre chaque classe d'âge et pour chaque

sexe ont été déduites des probabilités de transition calculée dans la matrice démographique (Caswell 2006). Les valeurs de probabilités de survie ont ainsi pu permettre de calibrer le simulateur de généalogie.

3.2 Simulations numériques pour évaluer l’effet de flux de gène assisté

Principe général

Les conséquences de l’intensité du flux de gènes et du sex-ratio sur les paramètres de taille efficace et de consanguinité de la population ursine ont été évaluées sur le long terme à l’aide d’une approche de simulation numérique. Le principe de cette simulation repose sur la construction du pedigree des individus dans une généalogie dont les étapes de reproduction sont simulées annuellement Figure 2.

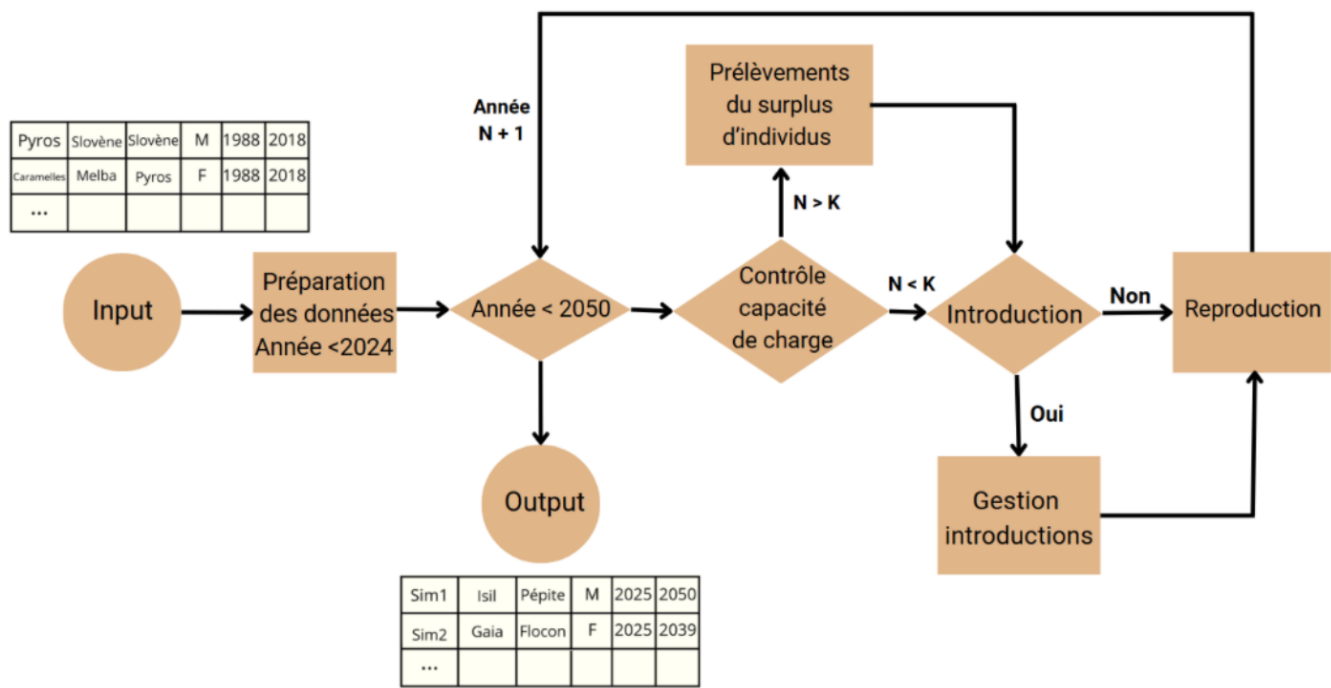


Figure 2 : Description du fonctionnement du modèle démo-génétique utilisé pour simuler, année par année, l’évolution de la population de 2024 à 2050.

L’étape de préparation des données a été réalisée à partir des études réalisées par l’OFB sur la population d’ours des Pyrénées ayant permis la construction du pedigree de 2024. Des ajustements du modèle ont été nécessaires pour bien définir les paramètres de reproduction de chaque individu, le taux de survie des oursons et le sex ratio des de la population. De plus, nous avons calculé l’évolution de la consanguinité chaque année à partir des premières données récoltées sur la population et jusqu’en 2023 afin de valider les estimations faites dans les études précédentes (annexe figure S1).

L'étape de reproduction consiste à évaluer le statut reproducteur de chaque femelle selon son âge puis, par une suite de tirages aléatoires, de déterminer si elle est à l'origine d'une portée dont la taille est elle-même issue d'un tirage aléatoire selon une loi négative binomiale tronquée dont les paramètres ont été ajustés à partir des données empiriques. Le mâle de cette portée est issu d'un tirage aléatoire parmi les mâles reproducteurs de l'année. Un mâle peut être sélectionné comme père jusqu'à cinq fois sur la saison de reproduction en cours et la probabilité d'être sélectionné parmi le pool des reproducteurs est trois fois plus forte si celui-ci est considéré comme dominant. En effet, pour refléter le comportement plutôt dominant de certains mâles, comme Pyros par exemple, qui ont tendance à monopoliser la ressource reproductive au détriment des subordonnés, les mâles du modèle ont été affublés d'un statut de dominant qu'ils conservent tout au long de leur vie. Ce statut est issu d'un tirage aléatoire avec une probabilité de 0,2 d'être dominant. Les probabilités de ce tirage lors de l'entrée d'un mâle dans le système ne sont pas influencées par le statut des géniteurs, autrement dit, il n'y a pas d'héritabilité du statut. Le père sélectionné est le même pour toute la portée, les événements de paternité multiple ayant été négligés ici. Approche de modélisation démo-génétique prédictive.

Chaque nouvel ourson arrivé dans le système lors de la reproduction se voit attribuer un sexe (tirage aléatoire avec probabilité d'être mâle = 0,5) et une durée de vie issue d'une succession de réalisations aléatoires dont la probabilité de succès d'être vivant au passage de l'année n à $n+1$ est égale à la probabilité de survie de sa classe d'âge. Au-delà de 25 ans, la probabilité de survie d'une année à l'autre a été fixée à 0,5 afin de simuler une sénescence et limiter une durée de vie maximum dépassant rarement 30 ans. Un ourson présente donc une date de naissance, une date de mort, l'identité de ses deux parents, son sexe et son statut de dominance (s'il s'agit d'un mâle) déterminé à sa naissance. Lorsque toutes les femelles ont été évaluées quant à leur reproduction, la généalogie est mise à jour et une nouvelle saison de reproduction est simulée.

L'étape centrale de la reproduction dans la simulation est précédée de deux étapes conditionnelles. La première consiste en un contrôle de la capacité de charge (K) de la population et à un effet lorsque le nombre total d'individus (NC) dépasse 500. Cette étape consiste à supprimer aléatoirement le surplus d'individus définis comme la différence entre le nombre total d'individus et la capacité de charge : $\Delta = NC - K$. Les individus supprimés sont choisis aléatoirement parmi le pool des vivants. Si une femelle est sélectionnée, alors ses descendants immatures sont retirés de la généalogie également. La deuxième étape est une étape contrôlant le flux de gènes assisté. Elle consiste à ajouter un nombre donné d'individus dans la population, individus qui vont participer à la généalogie. Le calendrier d'introduction est étalé sur 10 années entre 2030 et 2040. Le rythme d'introduction est contrôlé par un tirage aléatoire selon une loi multinomiale. Par exemple, l'introduction de 30 individus pourra être étalée selon une séquence de 3, 5, 2, 4, 1, 6, 2, 3, 2 et 2 individus. Le contrôle du sex-ratio se fait par tirage aléatoire également. Ainsi, pour un sex-ratio défini à 0,5, les individus introduits ont une chance sur deux d'être

mâles. S'il est défini à 0,2, alors la probabilité d'être mâle est de 0,2 et la proportion finale sur toutes les répétitions des simulations numériques est de 20%. Les individus introduits sont des adultes reproducteurs, c'est-à-dire des mâles d'âge supérieur à 5 ans et des femelles âgées de plus de 4 ans. L'âge est contrôlé par un tirage aléatoire selon une loi de poisson tronquée de moyenne égale à 7 et dont le maximum de valeur est égal à 10 et le minimum est de fait égal à l'âge de maturité sexuelle du sexe en question. Finalement, les simulations numériques permettent de simuler une croissance démographique de la population ursine avec un contrôle de l'effet de l'intensité du flux de gènes, calibré entre 0 et 200, et du sex-ratio des individus introduits, calibré entre 0% et 100% de mâles, ainsi que l'interaction entre les deux facteurs. Les individus introduits à cette étape sont considérés comme des fondateurs dans la généalogie, c'est-à-dire qu'ils ne sont apparentés à aucun des ours de la population pyrénéenne. Pour chaque combinaison de facteurs, 50 simulations indépendantes ont été réalisées. Les résultats présentés correspondent à la valeur médiane des paramètres étudiés (F, Ne, He, etc.), calculée sur l'ensemble des simulations.

Les simulations numériques ont été réalisées sur un gradient d'intensité du flux de gène compris entre 0 et 200 individus selon un incrément de 25. Le gradient de sex-ratio a été étalé entre 0 et 1 selon un incrément de 0,1. Au total, 2475 répliquions de généalogies ont été produites pour le reste des analyses.

Extraction des paramètres démographiques et génétiques issus des simulations numériques

La structure des données de généalogies simulées étant la même que les données empiriques de suivi de la population d'ours, l'ensemble des analyses démographiques décrites précédemment ont pu être reprises pour la prospection en 2050. Ainsi, tous les paramètres démographiques menant au calcul de la taille efficace selon la formule de Nunney ont été extraits. Le calcul du coefficient de consanguinité moyen a été extrait à partir du pedigree des individus vivants en 2050 à l'aide du package R kinship2.

A partir d'une généalogie simulée il est possible d'élaborer la structure génétique de la population en 2050. Le principe repose sur la percolation des allèles le long du pedigree selon le principe de ségrégation mendélienne. Un individu donné est connu pour ses géniteurs jusqu'aux fondateurs. Ainsi, pour une généalogie donnée, les individus peuvent se voir attribuer un génotype bi-allélique sur treize marqueurs microsatellites selon le génotype de leurs géniteurs. Les génotypes des fondateurs Pyrénéens et Slovènes (initiaux et simulés pour les introductions de flux de gènes assistés) ne sont pas disponibles pour cette étude. Nous avons donc simulé deux pools d'individus à l'équilibre mutation-dérive reflétant la diversité génétique à 13 marqueurs microsatellites d'une petite population ($n = 500$) de richesse allélique moyenne égale à 2 allèles par locus pour la population Pyrénéenne initiale (Swenson et al. 2011) et une plus grande population ($n = 2000$) dont la richesse allélique moyenne est égale à 6 allèles par locus pour la population Slovène) (Skrbinšek et al. 2012). Les génotypes des

fondeurs des généalogies simulées sont prélevés dans ses deux réservoirs d'haplotypes. Les génotypes de Papillon, Chocolat, Cannelle, Camille et Pyren ont été prélevés par sélection aléatoire dans la petite population de richesse allélique faible et les autres fondeurs dans la grande population de richesse allélique plus importante. Chaque réplcation de généalogie simulée démarre avec des génotypes de fondeurs issus de ses prélèvements aléatoires. Ainsi il est possible de simuler la composition génétique de la population en 2050 et d'estimer l'effet de l'intensité du flux de gènes assisté et du sex-ratio des introduits sur les paramètres de richesse allélique, d'hétérozygotie attendue H_e , de taille efficace estimée avec une méthode moléculaire de déséquilibre de liaison avec le logiciel NeEstimator v2 (Waples et al. 2014).

3.3 Analyses statistiques

Dans le modèle de régression linéaire, la taille efficace (N_e calculé ; (Nunney et Elam 1994)), le coefficient de consanguinité moyen de la population (F) et les paramètres génétiques (Richesse allélique A , hétérozygotie attendue H_e et taille efficace estimée selon l'intensité le déséquilibre de liaison des allèles Neg) sont considérés comme des variables dépendantes. Le sex-ratio des introduits de 2030 à 2050 et le nombre d'introduit (i.e. l'intensité du flux de gène) sont considérés comme des variables indépendantes.

Le sex-ratio, l'intensité du flux de gènes et leur interaction ont été testés dans un modèle polynomial d'ordre 2 après avoir vérifié la meilleure performance explicative de ce modèle contre le modèle d'ordre 1 à l'aide du critère AIC (Akaike 1974). L'équation du modèle retenu est la suivante :

$$z_i = \alpha + \beta_1 x + \beta_2 x^2 + \beta_3 y + \beta_4 y^2 + \beta_5 xy + \varepsilon_i \quad \varepsilon_i \sim Normal(0, \sigma)$$

Avec x correspond aux valeurs de sex-ratio, y au nombre d'individus introduit et z correspondant à la variable démographique ou génétique considérée. L'ensemble des simulations numériques et analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R version 4.4.3 (R core Team., 2024).

4 Résultats

4.1 Paramètres démographiques

Les probabilités de survie des classes d'âges calculées sont similaires entre les sexes (Table 2, $t = -0.82$; $ddl = 4$; $p = 0.476$). La probabilité de survie à un âge supérieur à 25 ans a été fixée à 0.5 pour le modèle démo-génétique. En effet, peu d'ours adultes avaient atteint leur âge maximum en 2024. Les estimations de survie au grand âge ne reposent donc que sur très peu d'individus.

Table 2 : Probabilités de survie par classe d'âge pour les mâles et les femelles des ours bruns des Pyrénées. L'âge de prématurité sexuelle est de 4 ans pour les mâles et 3 ans pour les femelles. L'âge adulte est de 5 ans pour les mâles et de 4 ans pour les femelles.

Limites des classes d'âges	Mâles	Femelles
Age $\leq$ 1 an	0.880	0.791
1 < âge $\leq$ prématurité	0.888	0.882
Prématurité < âge $\leq$ adulte	0.750	0.866
Adulte < âge $\leq$ 25 ans	0.899	0.881
Age > 25 ans	0.500	0.500

Les femelles se sont reproduites en moyenne 1,86 ans (IC95 : 1.61-2.11) après leur dernière reproduction (Figure 3). Les femelles notées comme s'étant reproduites la même année (0) sont des femelles ayant eu des portées à multipartenaire, ici reconnues comme deux reproductions. 11,3% des femelles de la population se sont reproduites une année seulement après leur dernière mise-bas. 64.2% d'entre elles se sont reproduites 2 ans après leur dernière mise bas et 5.7 %, 4 ans après leur dernière mise bas (Cannelle, Caramelles et Caramellita).

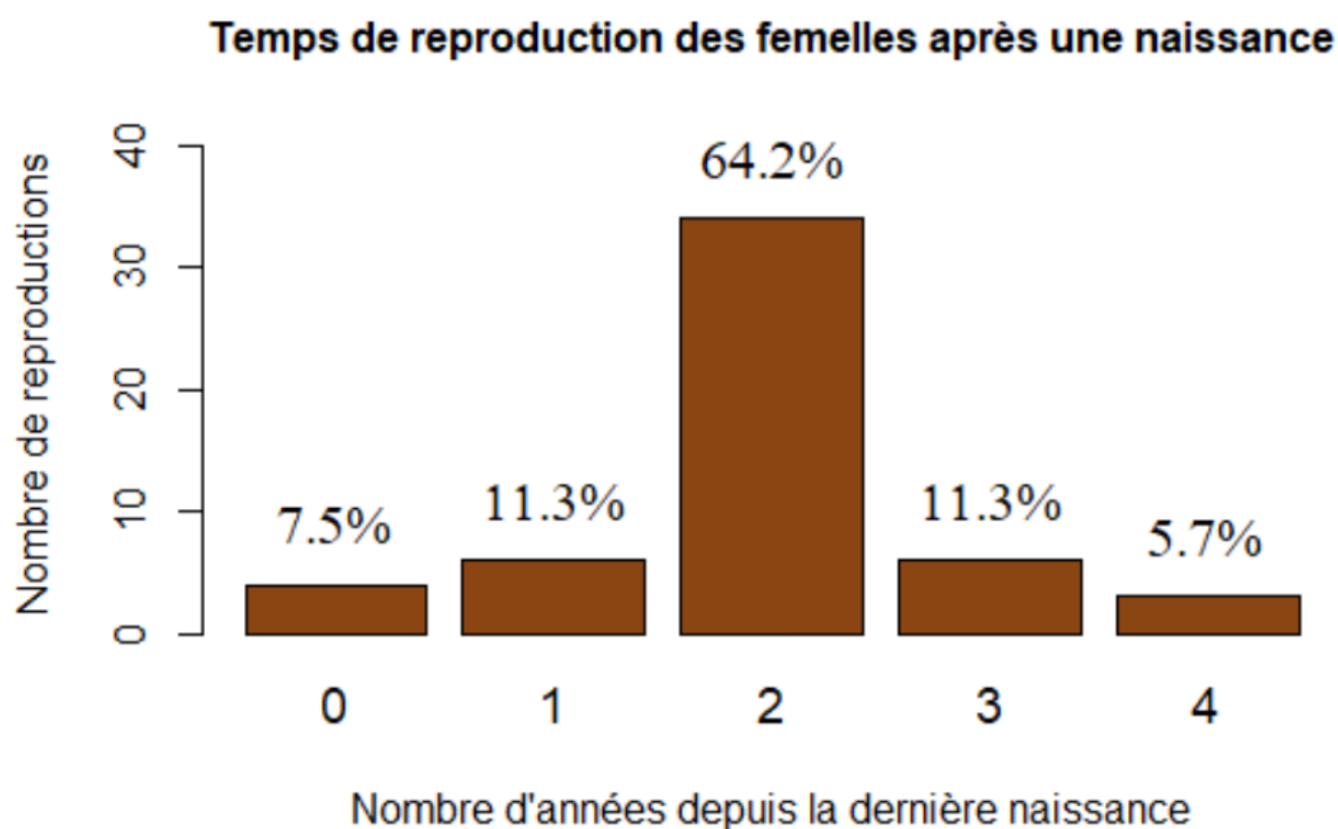


Figure 3 : Probabilité de reproduction des femelles en fonction du nombre d'années écoulées depuis leur dernière

reproduction. Les probabilités sont issues des calculs de proportions obtenues à partir des données de suivi jusqu'en 2024.

4.2 Démographie simulée de 2025 à 2050 selon le modèle démogénétique

Selon les simulations, la démographie présente des tendances similaires aux projections réalisées à l'aide d'une approche individu centrée réalisée précédemment par l'Office Français de la Biodiversité (<https://www.guillaumechapron.info/files/rapport-expertise-ours-2021.pdf>). Les effectifs sont en croissance et plafonnent à leur capacité de charge autour de 2035 (Figure 4) avec plus de 400 individus sur le territoire. Ces résultats sont cohérents avec les projections précédentes car le calibrage des simulations a été généré à partir des mêmes données empiriques. Les simulations de généalogie servent ainsi de base aux projections d'indicateurs démographiques et génétiques. A partir de ce constat et au vu des résultats de simulation, en tenant compte des conditions actuelles de stress, de disponibilité en nourriture, une reproduction moyenne stable et sans développement de disfonctionnement génétique, la capacité de charge sera atteinte dans les prochaines années.

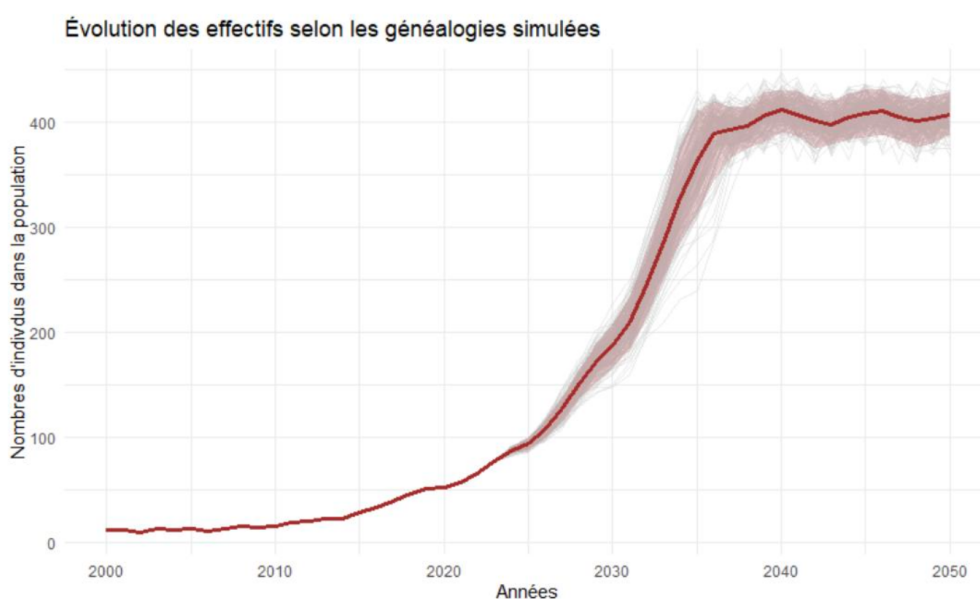


Figure 4 : Croissance démographique de la population d'ours brun des Pyrénées de 2000 à 2050 selon les données empiriques (2000-2024) et simulées (2024-2050). La courbe rouge épaisse représente le nombre d'individus réel dans la population de 2000 à 2024 puis la moyenne des trajectoires issues des simulations de 2024 à 2050. Les lignes plus claires en arrière-plan illustrent les trajectoires individuelles de chaque généalogie simulée. Le contrôle de la capacité de charge se fait au début de l'année, avant la boucle de reproduction. Ainsi, la valeur enregistrée tient compte de la réduction d'effectif et la valeur affichée sur le graphique n'atteint pas les 500 alors que cet effectif maximum a été atteint à la fin de la boucle de reproduction de l'année $n-1$.

4.3 Effet des flux de gènes assistés sur les paramètres démographiques et génétiques de la population

On observe dans la Figure 5, qu'hormis pour le terme quadratique des introductions sur Ned, tous les coefficients des modèles sont significativement positifs ou négatifs. Le modèle présente une bonne qualité d'ajustement pour les variables de taille efficace Neg, de la richesse allélique A, et pour le coefficient de consanguinité F (Neg : $R^2 = 0.8579$ ($F = 1358$; $ddl1 = 5$; $ddl2 = 2471$; $p\text{-value} = 2.2e-16$) - A : $R^2 = 0.8529$ ($F = 1305$; $ddl1 = 5$; $ddl2 = 2471$; $p\text{-value} = 2.2e-16$) - F : $R^2 = 0.8922$ ($F = 1862$; $ddl1 = 5$; $ddl2 = 2471$; $p\text{-value} = 2.2e-16$). Au contraire, la qualité d'ajustement, tout en étant significative, est moins forte pour la taille efficace Ned et l'hétérozygotie attendue He (Ned : $R^2 = 0.1378$ ($F = 36.93$; $ddl1 = 5$; $ddl2 = 2471$; $p\text{-value} = 2.2e-16$) - He : $R^2 = 0.3271$ ($F = 110.3$; $ddl1 = 5$; $ddl2 = 2471$; $p\text{-value} = 2.2e-16$)). Le nombre d'introduits et le sex-ratio des introduits impactent significativement la taille efficace estimée avec la méthode LD (Neg), l'hétérozygotie attendue (HE), la richesse allélique moyenne (A) et le coefficient de consanguinité (F). Pour la taille efficace estimée à partir de la méthode de Nunney (Ned) les effets sont contrastés. Plus le nombre d'introduits augmente, plus la taille efficace génétique (Neg) augmente. Le sex-ratio des individus introduits semble devenir réellement impactant au-delà de 100 individus introduits. Avec 100 individus introduits, la Neg varie d'environ 11 (pour un sex-ratio proche de 0) à 7 (pour un sex-ratio proche de 1). À 200 individus introduits, la Neg atteint 18 avec un sex-ratio proche de 0 contre 10, avec un sex-ratio à 1. À intensité d'introduction égale, un sex-ratio biaisé vers les femelles peut faire augmenter Neg, pouvant aller jusqu'à la faire doubler lors d'introductions massives. La taille efficace démographique (Ned) augmente globalement aussi avec le nombre d'individus introduits. Cependant, cet effet est modulé par celui du sex-ratio. Jusqu'à 50 individus, ce dernier a peu d'impact. En revanche, lorsque l'on dépasse les 100 introductions son effet devient très marqué et augmente les effets conjointement avec l'intensité d'introduction. Pour 100 introduits, le sex-ratio fait varier la Ned d'environ 280 (sex-ratio proche de 0) à 220 (sex-ratio proche de 1). Ainsi, on observe qu'un sex-ratio biaisé vers les mâles donne un Ned bien plus faible. Concernant l'hétérozygotie moyenne attendue (HE) de la population, celle-ci varie selon la même dynamique que la taille efficace Neg. Elle augmente avec le nombre d'introduits, et l'influence du sex-ratio des introduits devient d'autant plus visible quand ce nombre d'introduits augmente. La HE passe ainsi de 0,60 pour des introductions faibles voir nulles, dominées par des mâles, à 0,68 pour 200 introduits avec une majorité de femelles. La richesse allélique moyenne (A) de la population varie principalement en fonction du nombre d'introduits. Plus celui-ci est élevé, plus la richesse allélique augmente. La richesse allélique réagit fortement à l'intensité d'introduction, pouvant passer de 5.6 allèles par locus à plus de 7 allèles. L'influence du sex-ratio est plus limitée, comme le montre l'orientation des lignes de niveaux orientées parallèlement à l'axe des ordonnées. L'effet devient plus visible lorsque le nombre d'introduits augmente, avec une plus forte augmentation de la richesse allélique lorsque le sex-ratio est biaisé vers

les femelles. Pour finir, le coefficient de consanguinité (F) est fortement influencé par les deux variables. On observe un gradient très marqué de F , reflétant les effets combinés du nombre d'individus introduits et du sex-ratio sur ce paramètre. Contrairement aux autres paramètres, l'effet du sex-ratio sur le coefficient de consanguinité (F) est perceptible même avec un faible nombre d'introductions. Les valeurs de consanguinité de la population F varient de 0,40 dans le cas d'introductions limitées et fortement biaisées vers les mâles à 0,14 lorsque les introductions sont importantes et dominées par des femelles, illustrant une réduction nette de la consanguinité avec des introductions plus nombreuses et féminisées.

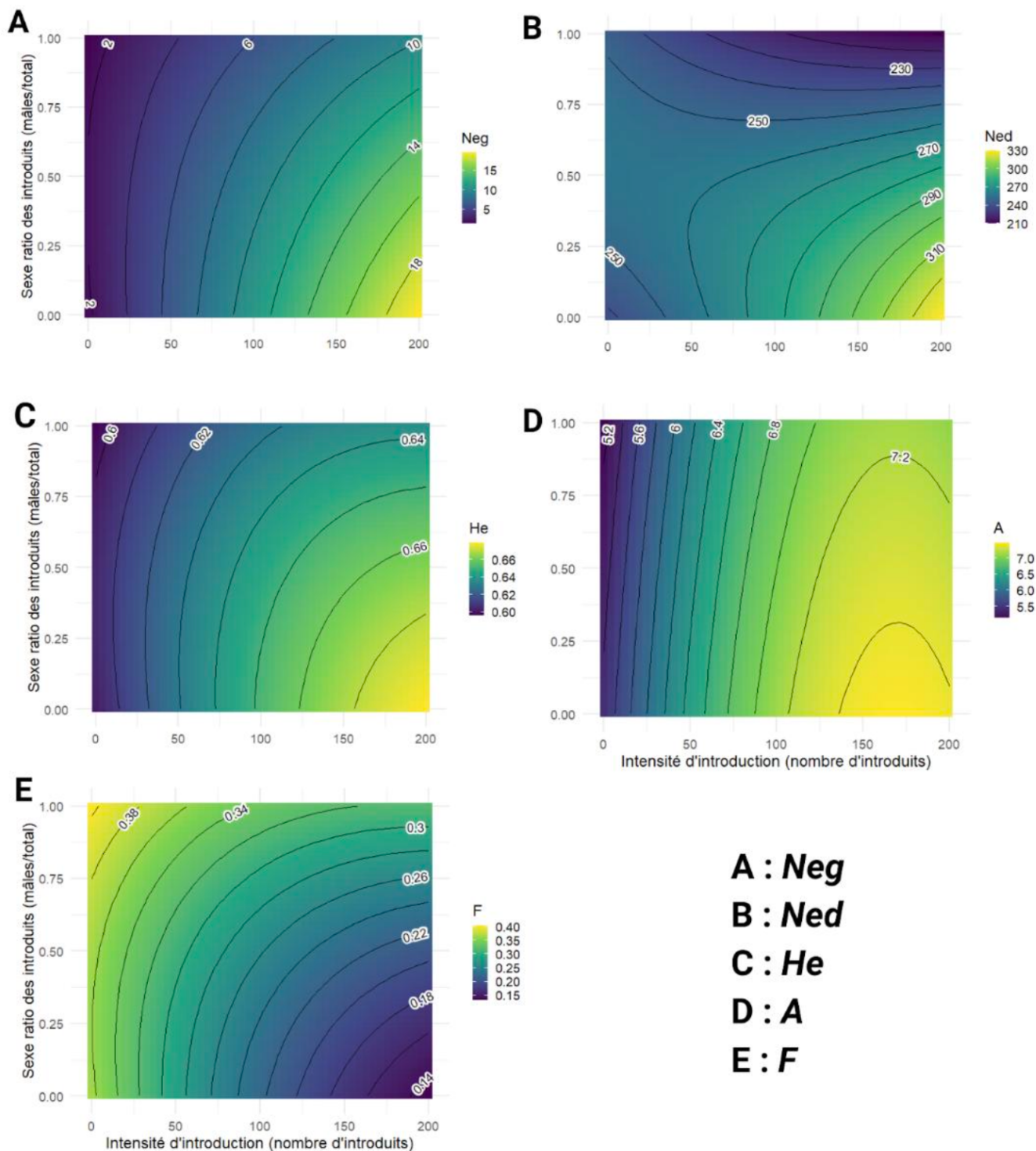


Figure 5 : Effets de l'intensité et du sex-ratio des introductions sur différents indicateurs génétiques et démographiques. Les cinq heatmaps (A à E) représentent l'évolutions des valeurs des indicateurs selon les combinaisons de nombre d'individus introduits (axe des abscisses) et leur sex-ratio, qui est la proportion de mâles (axe des ordonnées). A :

Estimation de la taille efficace génétique (méthode LD) (Neg), B : Estimation de la taille efficace démographique (méthode de Nunney et Elam (1994).

5 Discussion

5.1 Interprétation des résultats dans le contexte pyrénéen

Les résultats obtenus mettent en évidence la forte sensibilité de la population d'ours des Pyrénées aux phénomènes de dérive génétique, de consanguinité et de variabilité démographique. Malgré une croissance numérique encourageante ces dernières décennies, la population demeure génétiquement vulnérable en raison de son origine issue d'un nombre très restreint de fondateurs slovènes et de la disparition récente des derniers individus d'origine pyrénéenne. Les simulations montrent que, sans intervention, l'érosion génétique se poursuit lentement mais inexorablement, renforçant la probabilité de dépression de consanguinité et de réduction du potentiel évolutif de la population.

Les scénarios simulant un flux de gènes assisté suggèrent qu'un apport modéré mais continu d'individus génétiquement diversifiés permettrait de réduire efficacement la consanguinité et d'augmenter la taille efficace. L'ampleur de ces effets dépend toutefois du sexe, de l'âge des individus introduits et de leur répartition temporelle. Ces résultats confirment que la viabilité génétique d'une petite population isolée, comme celle des Pyrénées, dépend fortement de la fréquence et de la structure des flux de gènes.

5.2 Comparaison avec d'autres études sur les populations d'ours bruns en Europe

Les tendances observées sont cohérentes avec celles documentées dans d'autres populations fragmentées d'ours bruns en Europe, notamment dans les Balkans, les Carpates ou les Alpes italiennes. Les études réalisées dans le cadre du projet LIFE Ursus ont montré qu'un programme de renforcement introduisant une dizaine d'ours slovènes entre 1999 et 2002 a permis d'augmenter significativement la diversité génétique et la dynamique démographique de la population alpine. De même, les populations scandinaves ont bénéficié d'un brassage génétique naturel plus important, ce qui explique leur plus grande résilience écologique malgré des pressions anthropiques comparables.

Les comparaisons soulignent aussi que le maintien de corridors fonctionnels ou la mise en place de passages sécurisés favorisent la connectivité et limitent les disparités génétiques observées entre noyaux. Les populations restant isolées, comme celle des Pyrénées occidentales, présentent des profils démographiques instables, des déséquilibres sex-ratio importants et des signes de consanguinité, ce qui confirme la pertinence des projections obtenues dans notre étude.

5.3 Les mesures de gestion

Les analyses approfondies réalisées dans ce projet via de la modélisation prédictive, confirment que la gestion des populations doit être pensée conjointement sur les axes démographiques et génétiques. Les mesures fondées sur la seule protection des individus ne suffisent pas lorsque la diversité génétique est déjà réduite. Les introductions contrôlées peuvent constituer un outil puissant de restauration génétique, mais elles doivent être planifiées selon des critères scientifiques précis : choix des individus, fréquence d'introduction et compatibilité écologique.

La mise en place de mesures de gestion des populations est de plus en plus courante dans un contexte de déclin massif de la biodiversité mondiale. Ces mesures visent à maintenir, voire à restaurer la viabilité des populations naturelles en préservant leur diversité génétique et en assurant une dynamique démographique compatible avec leur survie à long terme (Frankham et al., 2010). La gestion des populations peut inclure une variété d'approches, telles que la protection des habitats, la régulation des pressions anthropiques (braconnage, fragmentation, pollution), le prélèvement d'individus, la réintroduction ou encore la mise en place de plans de conservation spécifiques adaptés à l'écologie de chaque espèce. La réintroduction est le déplacement délibéré d'individus d'un site à un autre pour préserver des populations ayant une viabilité menacée (McLellan et al. 2017). De nombreux programmes de translocation d'espèces menacées d'extinction ont été menés à des fins de conservation, tels que ceux concernant les loups (*Canis Lupus*) des Îles Royales, les populations de papillons (*Maculinea arion*) au Royaume-Uni et les populations australiennes de Woylie (*Bettongia penicillata*) (Andersen et al., 2014 ; Hedrick et al., 2014 ; Pacioni et al., 2013). Par exemple, d'importants efforts de réintroduction et de conservation ont permis un remarquable rétablissement des populations de lynx ibérique (*Lynx pardinus*), autrefois au bord de l'extinction. En l'espace de 22 ans, les effectifs sont passés de moins de 100 individus à plus de 2 000 individus, répartis aujourd'hui en une métapopulation fonctionnelle occupant plusieurs zones du sud de l'Espagne et du Portugal (ISSC, 2024). Les projets de réintroduction doivent être soutenus par des études en amont afin de prédire, anticiper et encadrer les effets que ces interventions auront sur la population cible.

Cela inclut les paramètres démographiques et génétiques associés. L'objectif est de maximiser les effets de ces réintroductions et ainsi le potentiel évolutif des populations a posteriori (Godoy et al., 2025 ; Lewis et al., 2012 ; Li et al., 2022 ; Van Houtan et al., 2009). Les études portant sur les projets de réintroduction doivent considérer plusieurs paramètres clés pour maximiser les chances de succès et évaluer les impacts à long terme. Il a été montré que différents paramètres de réintroduction tel que le nombre d'individus lâchés, leur sexe, leur âge, leur origine génétique, ainsi que les conditions de lâcher peuvent avoir des effets importants sur le succès de ces réintroductions. Ces variables peuvent fortement influencer la dynamique démographique et génétique des populations restaurées (Armstrong et Seddon., 2008 ; Lewis et al., 2012). Les petites populations isolées du brassage génétique

sont particulièrement sensibles à l'érosion de diversité génétique. Dans ce contexte, le flux de gènes assisté via l'introduction d'individus exogènes à la population est une stratégie intéressante pour prévenir l'érosion génétique et l'augmentation de la consanguinité dans ces populations (Johnson et al., 2010). Ces actions de lâchers d'individus ou d'intégration de génétique nouvelle au sein de la population des ours des Pyrénées doit intervenir dans un délai le plus court pour retarder l'apparition des effets négatifs liée à des populations avec un N_e faible et une forte consanguinité.

5.4 Validité et robustesse des projections démo-génétiques

Les projections démogénétiques présentées dans ce rapport s'appuient sur un calibrage rigoureux de la démographie passée de la population et sur un jeu de simulations massives explorant un large gradient de flux de gènes et de sex-ratio. Bien que tout modèle comporte des incertitudes, la convergence des résultats entre réplicats et la cohérence avec la littérature internationale suggèrent une forte robustesse des tendances dégagées.

Ces projections doivent toutefois être actualisées régulièrement en tenant compte des nouveaux suivis génétiques, de la dynamique naturelle de la population et d'éventuels changements environnementaux. Elles constituent un outil d'aide à la décision précieux, mais ne sauraient remplacer un suivi adaptatif et continu de la gestion de la population réalisé par l'Organisme Français de la Biodiversité (OFB) chaque année.

Ce travail peut donc être poursuivi avec une mise à jour régulière dans notre modèle des évolutions de la population présente sur le terrain dans le but d'affiner les simulations et de projeter plus précisément les évolutions génétiques de la population.

6 Comment viabiliser la population d'ours des Pyrénées ?

6.1 Mesures prioritaires de gestion génétique

La fragmentation spatiale de la population, avec la coexistence de deux noyaux principaux, accentue les risques de dérive génétique et de perte de variabilité. Maintenir la connectivité entre ces sous-populations apparaît comme un enjeu essentiel pour garantir la pérennité génétique à long terme de l'espèce dans la région. Pour suivre l'évolution de ces individus, il est désormais intéressant de mettre en place des approches génétiques non invasives comme outil central pour la conservation des populations d'ours bruns en Europe (Sastre et al. 2025). L'utilisation de panels de SNP caractéristiques des populations à étudier permet non seulement d'identifier individuellement les animaux avec un haut niveau de fiabilité, mais aussi d'accéder à des informations critiques sur la structure génétique, le sex-

ratio, et la connectivité entre noyaux de population. Ces données sont essentielles pour orienter les décisions de gestion, en particulier dans des contextes où les populations sont fragmentées, en expansion ou issues de programmes de réintroduction. Dans le cas des ours des Cantabriques, la mise en évidence de deux sous-populations différenciées et la détection de déplacements entre elles rappellent que la connectivité écologique demeure un enjeu majeur pour garantir la viabilité génétique et limiter les effets de dérive. Enfin, le sex-ratio fortement biaisé dans la population Cantabrique, probablement influencé par la dispersion mâle ou la détectabilité différenciée des individus, constitue un signal d'alerte qu'il est nécessaire d'examiner sur le plan démographique (Sastre et al. 2025). Pris ensemble, ces résultats démontrent qu'un suivi génétique commun de ces deux populations d'ours constitue une base de travail intéressante pour anticiper les trajectoires évolutives de ces populations menacées et adapter les mesures de conservation de part et d'autre.

Les projections montrent qu'un renforcement génétique modéré mais structuré constitue la mesure la plus efficace pour stabiliser la diversité génétique et réduire la consanguinité à long terme. L'introduction de 30 individus sur une période de 10 ans, avec un biais en faveur des femelles (~70 %), optimise les effets sur la taille efficace (Figure 6).

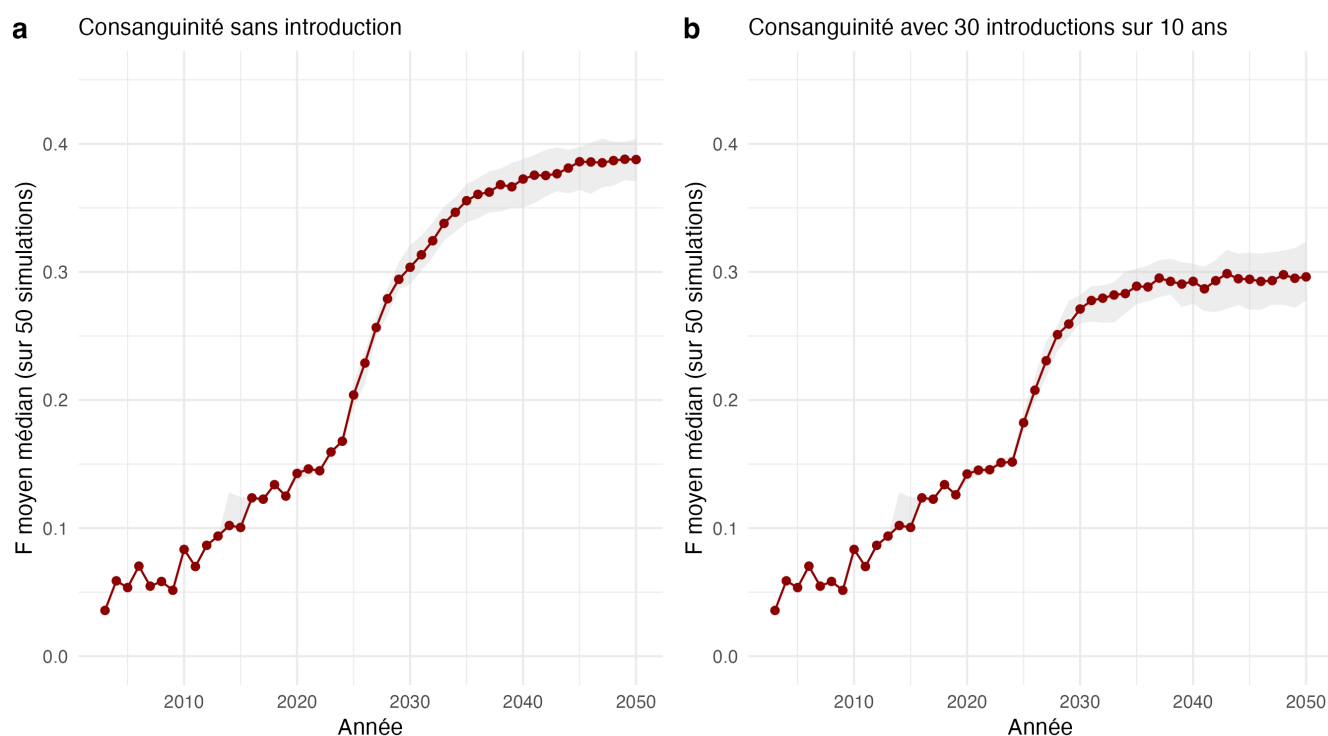


Figure 6 : Évolution temporelle de la consanguinité moyenne (F) simulée sous deux scénarios de gestion. La consanguinité médiane (F) des 50 simulations est calculée annuellement sur les individus vivants, **(a)** sans introduction d'individus dans la population et **(b)** avec introduction de 30 individus non-apparentés sur 10 ans. Les zones ombrées représentent l'intervalle interquartile (25–75 %), reflétant la variabilité inter-simulations.

Ces lâchers d'individus non apparentés et déséquilibrés en termes de sex-ratio réduisent les risques de compétition exacerbée entre mâles et les potentiels infanticides qui peuvent être avérés dans le cadre d'une augmentation croissante de la population sur un territoire restreint. En effet, le déclin de la population originelle d'ours des Pyrénées pourrait avoir pour cause le déséquilibre entre les sexes en faveur des mâles dans une population aussi petite. Ce phénomène peut entraîner une augmentation des infanticides sexuels et une ségrégation sexuelle. McLellan et al. a également suggéré que le déséquilibre entre les sexes en faveur des mâles pourrait entraîner des infanticides sexuels chez les grizzlis d'Amérique du Nord (McLellan et al. 1999). Enfin, la population occidentale pourrait également souffrir d'isolement et de consanguinité accru entraînant à terme une faible reproduction (Auclair et al. 2025). Il est donc primordial de répartir les lâchers sur l'ensemble du territoire où l'ours est aujourd'hui recensé pour ne pas déstabiliser la population d'ours Occidentale et Orientale.

Les introductions envisagées doivent cibler des individus génétiquement compatibles avec la population actuellement en place, en âge de se reproduire et issus de populations présentant une diversité génétique importante. Une attention particulière doit être portée à la dispersion naturelle des individus renforcés, afin d'éviter leur concentration excessive dans un seul noyau.

Enfin, en termes de comparaison avec d'autres régions d'Europe où l'ours a été réintroduits ces dernières décennies montrent que les lâchers ayant eu lieu en Italie ont montré un résultat bénéfique : par exemple, dans les Alpes italiennes 10 ours ont été lâchés entre 1999 et 2002 dans le cadre d'un programme de renforcement d'une population relique, ce qui a favorisé la production d'oursons (Waples et al. 2014).

6.2 Recommandations stratégiques pour la gouvernance

Une coordination transfrontalière entre la France, l'Espagne et l'Andorre pourrait être envisagée pour harmoniser la gestion et le maintien de la viabilité de la population des ours des Pyrénées.

Les individus introduits doivent être sélectionnés en fonction de critères strictement génétiques afin d'optimiser leur contribution à la réduction de la consanguinité et à l'augmentation de la diversité. Les critères à intégrer sont donc :

- une richesse allélique élevée,
- une distance génétique suffisante avec la population pyrénéenne actuelle ou une distance génétique proche de la population pyrénéenne originelle,
- une absence d'ascendance excessive avec des lignées déjà présentes,
- une répartition déséquilibrée du sex-ratio des introduits vers les femelles pour maximiser leur probabilité de reproduction.

Après leur introduction, un suivi précis par l’OFB de leur intégration génétique (reproduction, diffusion de leurs allèles, survie des descendants) est nécessaire afin d’évaluer objectivement l’impact réel du renforcement génétique. Ces données pourront par la suite alimenter directement les modèles démogénétiques présentés précédemment et ainsi optimiser les introductions futures. Nous nous tenons à disposition pour partager et codévelopper avec l’OFB les modèles de simulation produits dans cette étude. Ces outils pourront renforcer les capacités de suivi génétique et aider à affiner les stratégies de gestion de la population d’ours dans les années à venir.

Enfin, il est recommandé de maintenir la population d’ours des Pyrénées dans le dispositif de suivi génétique international prévu dans le cadre de la COP16, et plus spécifiquement dans la démarche de rapportage des indicateurs génétiques à la Convention sur la diversité biologique (CBD). En France, la première preuve de concept du calcul des indicateurs génétiques (Mastretta-Yanes et al. 2024) repose sur une liste de 72 espèces couvrant une large diversité taxonomique et les différentes catégories de menace de l’UICN. Cette liste comprend l’ours brun des Pyrénées, ce qui confirme sa pertinence en tant qu’espèce prioritaire pour le suivi génétique national. Le ministère de la Transition écologique, responsable du livrable officiel à la CBD, appuie actuellement ses travaux sur l’étude pilote, en collaboration avec l’OFB. L’objectif est que cette liste serve de base opérationnelle pour le rapport de 2026. Aujourd’hui, il convient de rappeler que la CBD exige pour le moment la production de l’indicateur Ne500 sous forme agrégée, calculée comme une moyenne sur l’ensemble des espèces suivies.

7 Conclusion générale

L’analyse démogénétique présentée dans ce rapport met en évidence une population d’ours brun Pyrénéenne en croissance démographique, mais toujours menacée sur le plan génétique. Issue d’un nombre limité de fondateurs et soumise à un isolement structurel important, cette population présente une diversité génétique réduite qui limite fortement son potentiel adaptatif et accroît le risque de consanguinité.

Les simulations réalisées offrent un éclairage clair sur les leviers de gestion les plus efficaces. Le renforcement génétique, lorsqu’il est réalisé de manière contrôlée, apparaît comme l’outil le plus puissant pour restaurer un niveau de diversité compatible avec la viabilité à long terme de l’espèce. La mise en place de corridors fonctionnels et une gouvernance transfrontalière cohérente représentent des compléments indispensables pour renforcer la résilience, notamment génétique, de la population d’ours des Pyrénées.

Ce rapport souligne enfin l'importance de maintenir une approche adaptative, fondée sur un suivi génétique et démographique continu. La conservation de l'ours brun des Pyrénées requiert l'engagement de l'ensemble des acteurs du territoire et une coopération internationale solide. La dynamique de conservation actuelle des espèces sauvages en dangers montre que la conservation de cette population est possible. Les choix faits aujourd'hui détermineront l'avenir de cette espèce pour les décennies à venir.

8 Références bibliographiques

- Akaike, H. 1974. « A new look at the statistical model identification ». *IEEE Transactions on Automatic Control* 19 (6): 716-23. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>.
- Arquillière, Alain. 1998. « Experimental reintroduction of brown bears in the French Pyrénées. » *Oryx* 32 (1): 8.
- Auclair, Léa, Cécile Vanpé, Guillaume Chapron, Pierre-Yves Quenette, et Alexandre Robert. 2025. « Inbreeding Depression Across Multiple Life-History Traits in a Long-Lived Mammal ». *Molecular Ecology* 34 (21): e70123. <https://doi.org/10.1111/mec.70123>.
- Bürkner, Paul-Christian. 2017. « Brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan ». *Journal of Statistical Software* 80 (août): 1-28. <https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01>.
- Bürkner, Paul-Christian. 2021. « Bayesian Item Response Modeling in R with Brms and Stan ». *Journal of Statistical Software* 100 (novembre): 1-54. <https://doi.org/10.18637/jss.v100.i05>.
- Caswell, Hal. 2006. « Matrix Population Models ». In *Encyclopedia of Environmetrics*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470057339.vam006m>.
- Cetto, E. 2005. *Damage Prevention, Compensation for Losses, Emergency Teams and Communications Efforts for Managing Conflicts with Bears in Trentino: Costs, Trends and Results*. 16th International Conference on Bear Research and Management. Trentino, Italy.
- Chapron, Guillaume, Pierre-Yves Quenette, Stéphane Legendre, et Jean Clobert. 2003. « Which future for the French Pyrenean brown bear (*Ursus arctos*) population? An approach using stage-structured deterministic and stochastic models ». *Comptes Rendus Biologies* 326 (août): 174-82. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00055-6](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00055-6).
- Chapron, Guillaume, Robert Wielgus, Pierre-Yves Quenette, et Jean-Jacques Camarra. 2009. « Diagnosing Mechanisms of Decline and Planning for Recovery of an Endangered Brown Bear (*Ursus Arctos*) Population ». *PLOS ONE* 4 (10): e7568. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007568>.
- Charlesworth, Deborah, et John H. Willis. 2009. « The Genetics of Inbreeding Depression ». *Nature Reviews Genetics* 10 (11): 783-96. <https://doi.org/10.1038/nrg2664>.
- Chestin, Igor E., Yuliy P. Gubar, Vladimir E. Sokolov, et Vladimir S. Lobachev. 1992. « The brown bear (*Ursus arctos* L.) in the USSR: numbers, hunting and systematics ». *Annales Zoologici Fennici* 29 (2): 57-68.
- Colangelo, P., P. Ciucci, G. Guidarelli, E. Roccotelli, et A. Loy. 2018. *Increasing Fluctuating Asymmetry in the Isolated and Highly Endangered Marsican Brown Bear (*Ursus Arctos Marsicanus*)*. <https://iris.cnr.it/handle/20.500.14243/409125>.
- Crnokrak, Peter, et Derek A. Roff. 1999. « Inbreeding Depression in the Wild ». *Heredity* 83 (3): 260-70. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885530>.
- Dahle, Bjørn, et Jon E. Swenson. 2003. « Seasonal Range Size in Relation to Reproductive Strategies in Brown Bears *Ursus Arctos* ». *Journal of Animal Ecology* 72 (4): 660-67. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00737.x>.
- De Barba, M., C. Miquel, S. Lobreaux, P. Y. Quenette, J. E. Swenson, et P. Taberlet. 2017. « High-Throughput Microsatellite Genotyping in Ecology: Improved Accuracy, Efficiency, Standardization and Success with Low-Quantity and Degraded DNA ». *Molecular Ecology Resources* 17 (3): 492-507. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12594>.

- Etienne, Pascal, et Jean Lauzet. 2009. *L'Ours brun: Biologie et histoire, des Pyrénées à l'Oural*. BIOTOPE.
- Frankham, Richard, Corey J. A. Bradshaw, et Barry W. Brook. 2014. « Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses ». *Biological Conservation* 170 (février): 56-63. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.036>.
- Hawkins, C. E., et P. A. Racey. 2009. « A Novel Mating System in a Solitary Carnivore: The Fossa ». *Journal of Zoology* 277 (3): 196-204. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00517.x>.
- Hoban, Sean, Michael Bruford, Josephine D'Urban Jackson, et al. 2020. « Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved ». *Biological Conservation* 248 (août): 108654. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108654>.
- Keller, Lukas F., et Donald M. Waller. 2002. « Inbreeding effects in wild populations ». *Trends in Ecology & Evolution* 17 (5): 230-41. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02489-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02489-8).
- Linnell, J. D. C., et Boitani, L. 2025. *Developing methodology for setting Favourable Reference Values for large carnivores in Europe*. Report to the European Commission under contract N° 09.0201/2023/907799/SER/ENV.D.3 "Support for Coexistence with Large Carnivores. Task B.3 – Assessment of large carnivores' conservation status". IUCN/SSC Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE) and Istituto di Ecologia Applicata (IEA).
- Mastretta-Yanes, Alicia, Jessica M. da Silva, Catherine E. Grueber, et al. 2024. « Multinational Evaluation of Genetic Diversity Indicators for the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework ». *Ecology Letters* 27 (7): e14461. <https://doi.org/10.1111/ele.14461>.
- McLellan, BN, MF Proctor, D Huber, et S Michel. 2017. « The IUCN Red List of Threatened Species : *Ursus arctos*, Brown Bear ». <https://doi.org/10.2307/3802805>.
- McLellan, Bruce N., Fred W. Hovey, Richard D. Mace, et al. 1999. « Rates and Causes of Grizzly Bear Mortality in the Interior Mountains of British Columbia, Alberta, Montana, Washington, and Idaho ». *The Journal of Wildlife Management* 63 (3): 911-20. <https://doi.org/10.2307/3802805>.
- McCloughlin, Philip D., Steven H. Ferguson, et François Messier. 2000. « Intraspecific Variation in Home Range Overlap with Habitat Quality: A Comparison among Brown Bear Populations ». *Evolutionary Ecology* 14 (1): 39-60. <https://doi.org/10.1023/A:1011019031766>.
- Nunney, Leonard. 1993. « THE INFLUENCE OF MATING SYSTEM AND OVERLAPPING GENERATIONS ON EFFECTIVE POPULATION SIZE ». *Evolution* 47 (5): 1329-41. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02158.x>.
- Nunney, Leonard, et Diane R. Elam. 1994. « Estimating the Effective Population Size of Conserved Populations ». *Conservation Biology* 8 (1): 175-84. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08010175.x>.
- O'Brien, S. J., M. E. Roelke, L. Marker, et al. 1985. « Genetic Basis for Species Vulnerability in the Cheetah ». *Science* 227 (4693): 1428-34. <https://doi.org/10.1126/science.2983425>.
- « Ours Infos 2021 | Office français de la biodiversité ». 2020. août 18. <https://ofb.gouv.fr/doc/ours-infos-2021>.
- « Ours infos 2024 - Rapport annuel | Office français de la biodiversité ». 2025. <https://ofb.gouv.fr/doc/ours-infos-2024-rapport-annuel>.

- Quenette, P. Y., M. Alonso, L. Chayron, et al. 2001. « Preliminary Results of the First Transplantation of Brown Bears in the French Pyrenees ». *Ursus* 12: 115-20.
- Sastre, Natalia, Olga Francino, Anna Mercadé, et al. 2025. « Unveiling Population Dynamics and Diversity in Two European Brown Bear (*Ursus Arctos*) Populations through Non-Invasive SNP Genotyping ». *Conservation Genetics* 26 (3): 499-511. <https://doi.org/10.1007/s10592-025-01681-7>.
- Schwartz, Charles, Sterling D. Miller, et Mark A. Haroldson. 2003. « Grizzly Bear (*Ursus Arctos*) ». ResearchGate. https://www.researchgate.net/publication/313220567_Grizzly_bear_Ursus_arctos.
- Sentilles, Jérôme, Cécile Vanpé, et Pierre-Yves Quenette. 2024. *Rapport annuel du Réseau Ours Brun Ours 2023*. Office Français de la Biodiversité. <https://ofb.hal.science/hal-05111279>.
- Skrbinšek, T., M. Jelenčič, L. P. Waits, H. Potočnik, I. Kos, et P. Trontelj. 2012. « Using a Reference Population Yardstick to Calibrate and Compare Genetic Diversity Reported in Different Studies: An Example from the Brown Bear ». *Heredity* 109 (5): 299-305. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.42>.
- Sommer, R. S., et N. Benecke. 2005. « The Recolonization of Europe by Brown Bears *Ursus Arctos* Linnaeus, 1758 after the Last Glacial Maximum ». *Mammal Review* 35 (2): 156-64. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00063.x>.
- Steyaert, Sam M. J. G., Anders Endrestøl, Klaus Hackländer, Jon E Swenson, et Andreas Zedrosser. 2012. « The Mating System of the Brown Bear *Ursus Arctos* ». *Mammal Review* 42 (1): 12-34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00184.x>.
- Støen, Ole-Gunnar, Andreas Zedrosser, Solve Sæbø, et Jon E. Swenson. 2006. « Inversely Density-Dependent Natal Dispersal in Brown Bears *Ursus Arctos* ». *Oecologia* 148 (2): 356-64. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0384-5>.
- Swenson, Jon E., Pierre Taberlet, et Eva Bellemain. 2011. « Genetics and Conservation of European Brown Bears *Ursus Arctos* ». *Mammal Review* 41 (2): 87-98. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00179.x>.
- Taberlet, P., et J. Bouvet. 1992. « Génétique de l'ours brun des Pyrénées (*Ursus arctos*) : premiers résultats ». *Génétique de l'ours brun des Pyrénées (*Ursus arctos*) : premiers résultats* (Paris) 314 (1): 15-21.
- Trask, Amanda E., Eric M. Signal, Davy I. McCracken, Stuart B. Piertney, et Jane M. Reid. 2017. « Estimating Demographic Contributions to Effective Population Size in an Age-Structured Wild Population Experiencing Environmental and Demographic Stochasticity ». *Journal of Animal Ecology* 86 (5): 1082-93. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12703>.
- Vanpé, Cécile, Blaise Piédallu, Pierre-Yves Quenette, et al. 2022. « Estimating abundance of a recovering transboundary brown bear population with capture-recapture models ». *Peer Community Journal* 2. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.199>.
- Vilas, Carlos, Eduardo San Miguel, Rafaela Amaro, et Carlos Garcia. 2006. « Relative Contribution of Inbreeding Depression and Eroded Adaptive Diversity to Extinction Risk in Small Populations of Shore Campion ». *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology* 20 (1): 229-38. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00275.x>.

-
- Waples, Robin S, Tiago Antao, et Gordon Luikart. 2014. « Effects of Overlapping Generations on Linkage Disequilibrium Estimates of Effective Population Size ». *Genetics* 197 (2): 769-80. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.164822>.
- Whitlock, M. C. 2000. « Fixation of New Alleles and the Extinction of Small Populations: Drift Load, Beneficial Alleles, and Sexual Selection ». *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 54 (6): 1855-61. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb01232.x>.
- Wright, Sewall. 1931. « EVOLUTION IN MENDELIAN POPULATIONS ». *Genetics* 16 (2): 97-159. <https://doi.org/10.1093/genetics/16.2.97>.
- Wright, Sewall. 1984. *Evolution and the Genetics of Populations*. Avec Internet Archive. Chicago : University of Chicago Press. http://archive.org/details/evolutiongenetic0003wrig_b9l5.
- Zedrosser, Andreas, Eva Bellemain, Pierre Taberlet, et Jon E. Swenson. 2007. « Genetic Estimates of Annual Reproductive Success in Male Brown Bears: The Effects of Body Size, Age, Internal Relatedness and Population Density ». *Journal of Animal Ecology* 76 (2): 368-75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01203.x>.

9 Annexe

Consanguinité moyenne annuelle avec lissage LOESS

Avec nombre d'individus vivants (barres grises)

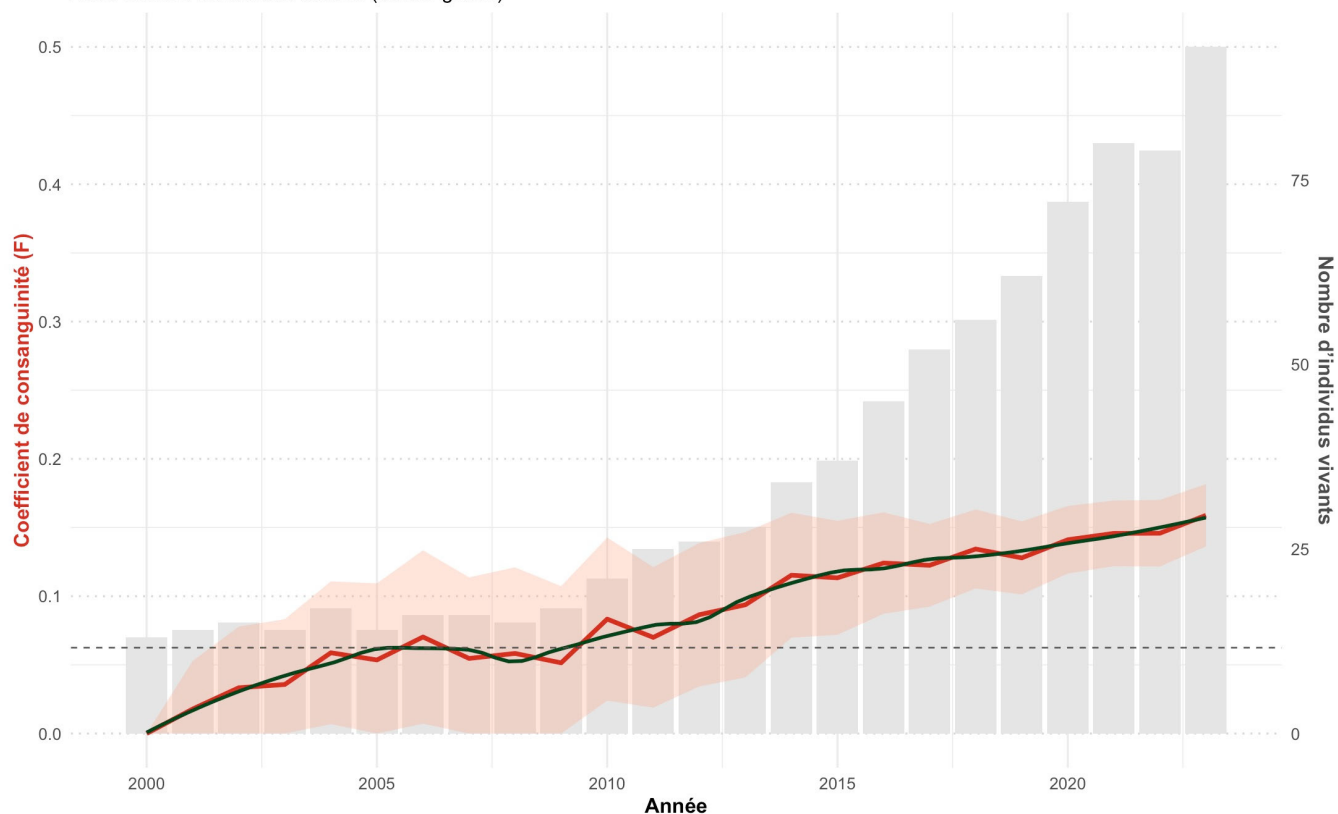


Figure S1 : Évolution annuelle de la consanguinité moyenne (F) dans la population étudiée entre 2000 et 2023.

La courbe rouge représente la valeur moyenne annuelle du coefficient de consanguinité, tandis que la courbe verte correspond au lissage LOESS illustrant la tendance générale. La zone ombrée rouge indique l'incertitude associée aux estimations annuelles. Les barres grises (axe de droite) montrent le nombre d'individus vivants recensés chaque année.