



Rapport d'expertise analyse démo-génétique de la population d'ours brun du massif des Pyrénées

Note technique/2021/DRAS/UPADE/EO05/02/2021



Mots-clefs

Analyse démo-génétique, viabilité, ours brun, Pyrénées

Saisine

MTE-DGALN-Direction de l'Eau et de la Biodiversité - 07/12/2020

Résumé exécutif

L'état de conservation de la population pyrénéenne d'ours s'améliore : l'aire de présence et l'effectif augmentent depuis plusieurs années. Les projections sur 30 ans, montrent que la population est démographiquement viable. La perte de diversité génétique suggère que l'enjeu de conservation de la population pyrénéenne d'ours brun est aujourd'hui génétique pour une viabilité à long terme. Une mortalité additionnelle à la mortalité estimée de plus de 6 individus/an entraîne une disparition rapide de la population. L'ajout d'individus issus d'une population source avec une forte variabilité génétique, devrait permettre de réduire à la fois la perte de diversité génétique et compenser un excès de mortalité d'origine humaine.

Auteurs

Pierre-Yves Quenette, Office Français de la Biodiversité, DRAS-UPADE, Chef équipe ours

Guillaume Chapron, Swedish University of Agricultural Sciences (SLU) Department of Ecology, Grimsö, Wildlife Research Station. Professeur associé

Olivier Gimenez, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, Montpellier – Directeur de Recherche CNRS

Contact

pierre-yves.quenette@ofb.gouv.fr

1. Rappel de la saisine

Une actualisation des travaux sur la dynamique de la population d'ours brun dans le massif pyrénéen a été demandée par la Direction générale de l'aménagement, du logement et de la nature et par la Direction générale de la performance économique et environnementale des entreprises (voir annexe). Cette demande s'articule autour des 4 points suivants :

- *effectuer une modélisation de la dynamique de la population ursine sur la base des données connues les plus récentes quant à la population et des probabilités de croît naturel à court, moyen et long terme en tenant compte de la diversité génétique ;*
- *prendre en compte la population pyrénéenne dans son ensemble, en intégrant les individus dont l'habitat est principalement en Espagne ;*
- *décrire l'évolution de la structure de la population en classe d'âge et de sexe, et l'aire de présence de l'espèce sur l'ensemble du massif ;*
- *tracer différents scénarii d'évolution, en fonction notamment des perturbations éventuelles, qui permettront d'anticiper et d'adapter la gestion de la population ursine.*

2. Travaux effectués

Dans cette perspective, nous réalisons dans un premier temps (section 3.1) une analyse démographique de la population (estimations des probabilités de survie et de la fécondité) en tenant compte des paramètres génétiques (diversité génétique, consanguinité, pédigrée de la population). Sur la base de ces paramètres démo-génétiques, nous réalisons ensuite des projections sur la base d'un modèle concernant le devenir de la population et des paramètres génétiques (section 3.2).

Nous évaluons en particulier l'effet de mortalités additionnelles d'origine anthropique sur la dynamique de la population et l'effet de différents scénarios de réintroduction d'individus sur le taux de consanguinité (section 4).

Enfin, nous présentons l'évolution récente de la structure de la population et de son aire de présence (section 5). Sur la base de nos résultats, nous tirons plusieurs conclusions en réponse à la saisine (section 6).

Ce travail s'appuie sur des travaux déjà publiés (Chapron et al. 2003, 2009) ou des rapports d'expertises réalisés à la demande des ministères de tutelle de l'OFB (Quenette et al 2010, Boitani et al 2013). Les analyses reposent sur l'ensemble des données collectées sur les versants français (Réseau Ours brun, OFB-Equipe ours avec J. Sentilles, C. Vanpé), espagnols et andorrans des Pyrénées (com. pers. S. Palazon, I. Alfonso, R. Jato, M. Alcantara, J. Sola, M.E. Irurtia et K. Areta Cebrian). Nous utilisons les analyses génétiques d'identification individuelle obtenues sur la période 1996-2019 et les données du suivi de la population sur la période 2008-2019 pour l'estimation des paramètres démographiques. Les analyses génétiques ont été réalisées par les laboratoires du LECA à Grenoble, ANTAGENE, et l'Université Autonome de Barcelone.

3. Analyse démo-génétique et viabilité de la population.

3.1 Reproduction consanguine, taille des portées et survie des oursons de 1^{ère} année.

Méthodes

La dépression de consanguinité par la perte d'hétérozygotie qu'elle entraîne est considérée comme un facteur affectant la valeur adaptative des individus et avec des répercussions sur les paramètres démographiques (Frankham et al 2013 ; Liberg et al 2005 ; Madsen et al 2004 ; Ralls & Ballou 1983). Dans le présent travail nous testons 2 hypothèses :

1. la taille des portées entre individus fortement apparentés (reproductions père-fille, mère-fils, frère-sœur, 1/2frère-1/2 sœur) est moindre que celles entre individus non-consanguins (individus non apparentés) ;
2. la survie des oursons de première année issus de reproductions entre individus fortement apparentés est moindre que celle d'oursons issus de reproductions non consanguines.

Pour tester ces 2 hypothèses nous avons mobilisé les données issues des populations d'ours des Pyrénées, du Trentin et des Alpes autrichiennes qui sont toutes les trois issues de réintroductions d'ours de Slovénie et pour lesquelles le suivi génétique permettait d'avoir les pédigrées des individus (com. pers. G Rauer et C Groff).

Chaque variable à expliquer, taille de portée et survie des oursons la 1^{ère} année, est modélisée en fonction de l'âge de la mère, de la date de 1^{ère} détection de la portée (des oursons peuvent disparaître avant d'être détectés), des régions des pays (Autriche, Pyrénées, Trentino) et du statut consanguin ou non consanguin des reproducteurs à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes avec l'identité des individus en effet aléatoire.

Pour la taille de portée, nous avons utilisé des régressions à lien cumulatif qui permettent de tenir compte de son caractère ordonné. Pour la survie nous avons utilisé des régressions logistiques pour tenir compte de son caractère binaire (Agresti 2002). L'ensemble des modèles à partir des différentes combinaisons des variables explicatives sont ajustés. Seuls les modèles dont l'écart de l'AICc (Akaike Information Criteria corrigé pour les petites tailles de population) avec le meilleur modèle est inférieur à 4 sont retenus pour l'analyse des résultats (Burnham et Anderson 2002). Les estimations des effets sont obtenues via la technique du « model-averaging » pour tenir compte de l'incertitude dans la sélection d'un seul meilleur modèle (Burnham et Anderson 2002)

Résultats

Parmi les 7 meilleurs modèles retenus, concernant la taille des portées, 4 modèles montrent un effet négatif de la consanguinité sur la taille des portées. Pour la survie des oursons la première année, l'effet de la consanguinité n'est observé que sur 4 des 8 meilleurs modèles.

Variable	Estimation	Écart-type estimé
Taille de portée avec consanguinité	1.661	0.122
Taille de portée sans consanguinité	1.811	0.161

Pr. de survie 1 ^{ère} année avec consanguinité	0.797	0.064
Pr. de survie 1 ^{ère} année sans consanguinité	0.882	0.053

3.2 Paramètres démographiques, modèle démo-génétique et viabilité de la population

Méthodes

L'estimation des paramètres démographiques s'appuie sur les modèles de capture-recapture ajustés sur les données de suivi pour la période 2008-2019. Les paramètres du modèle sont estimés via des modèles pour populations ouvertes et une approche de robust-design (Piédallu 2016, Gimenez 2020).

Pour le modèle démo-génétique et les projections de la population sur 30 ans, nous construisons un modèle individus centrés de la population d'ours structuré en classe d'âge pour les 2 sexes : les oursons de moins d'un an, les subadultes (2-3 ans pour les femelles, 2-4 ans pour les mâles) et les adultes reproducteurs (>3 ans pour les femelles et > 5 ans pour les mâles).

La composition initiale de la population est celle déterminée en 2019. Les paramètres génétiques sont introduits dans le modèle à partir de la connaissance des génotypes des individus (composition allélique sur 13 locus) et du pédigrée de la population (Sentilles et al 2020).

Nous faisons les hypothèses simplificatrices suivantes pour effectuer les simulations:

- la capacité d'accueil du milieu est fixée à 500 individus¹.
- la population se trouve dans les conditions de panmixie
- chaque locus est transmis indépendamment les uns des autres

Les simulations pour estimer les paramètres de la population au cours du temps (taille de population, taux de consanguinité, diversité allélique) sont faites à partir de 1000 répétitions.

Résultats

Le taux de survie pour les adultes est de 0.96 (écart-type estimé = 0.016), 0.94 (écart-type estimé = 0.036) pour les subadultes et 0.78 (écart-type estimé = 0.046) pour les oursons.

Bien qu'évalué de façon différente, on retrouve des valeurs similaires de ces paramètres pour d'autres populations d'ours brun du sud de l'Europe (Espagne-Cantabriques, Italie-Trentin, Groff et al 2020).

Les simulations montrent que la taille de la population augmente sur la période de 30 ans et qu'elle atteint la capacité de charge (arbitrairement fixée à 500 ours) en une vingtaine d'année (Figure 1). On peut donc considérer que la population est démographiquement viable sur cette période (probabilité d'extinction nulle). Simultanément le taux de consanguinité dans la population augmente (Figure 2).

¹ Pour des raisons informatiques, il était nécessaire de fixer un nombre maximal d'ours dans la population. Il ne s'agit aucunement d'un quelconque objectif de gestion de la population mais uniquement d'un aspect de modélisation visant à ce que les simulations soient effectuées dans un temps de calcul raisonnable sans conséquences sur les conclusions. Le nombre choisi de 500 individus n'affecte pas la viabilité, car les populations ayant cette taille ne sont plus vulnérables à l'extinction.

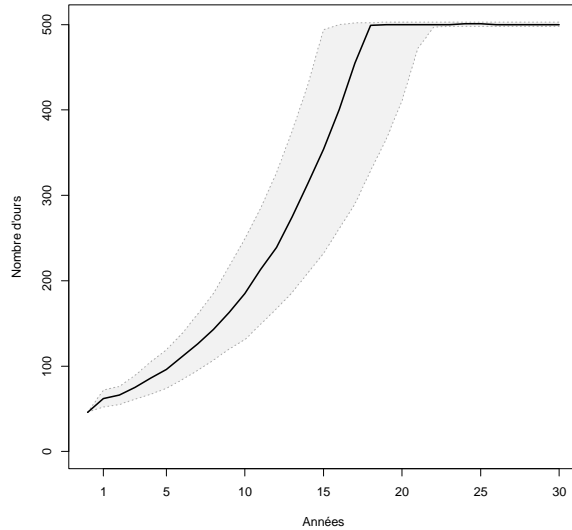


Figure 1 : Dynamique simulée de la taille de population d'ours pour les 30 prochaines années. La courbe noire représente la moyenne des simulations, la zone grisée représente l'intervalle de confiance à 95%

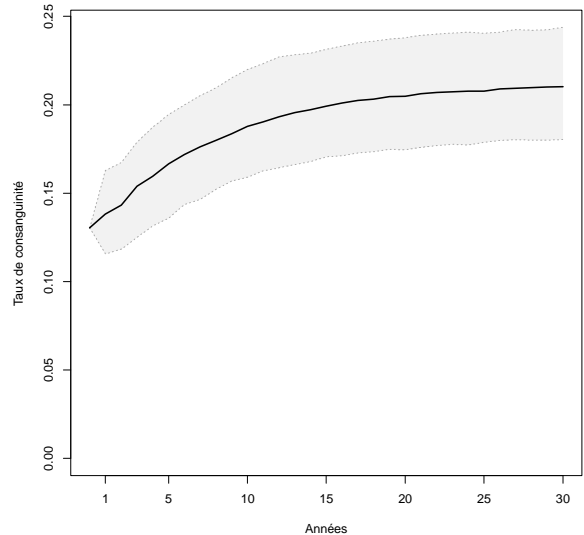


Figure 2 : Dynamique simulée du taux de consanguinité dans la population d'ours pour les 30 prochaines années. La courbe noire représente la moyenne des simulations, la zone grisée représente l'intervalle de confiance à 95 %.

On observe une perte de diversité génétique pour l'ensemble de la population pour les 30 prochaines années (Figure 3). Une valeur de 95 indique que 5% des allèles dans la population, tous loci confondus, ont été perdus (Figure 3). On constate que l'intervalle de confiance est large à la fin de la période de simulation car certains loci peuvent perdre une forte proportion de leurs allèles durant les simulations. La dynamique de la perte de diversité allélique pour chacun des loci varie (Figure 4). Pour près de 50% des locus (6 sur 13), on observe au terme de la période de 30 ans, une perte d'allèles comprise entre 5 à 10% sur la moyenne des simulations, alors que les allèles de 5 locus présents au début de la simulation sont maintenus.

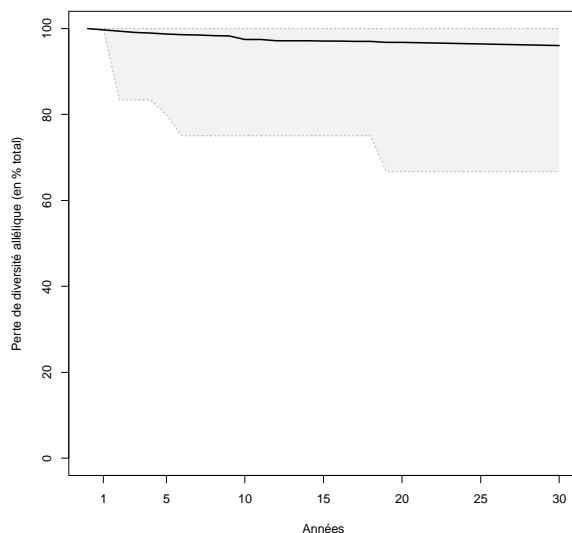


Figure 3 : Dynamique simulée de la perte de diversité allélique dans la population d'ours pour les 30 prochaines années. La courbe noire représente la moyenne des simulations, la zone grisée représente l'intervalle de confiance à 95 %.

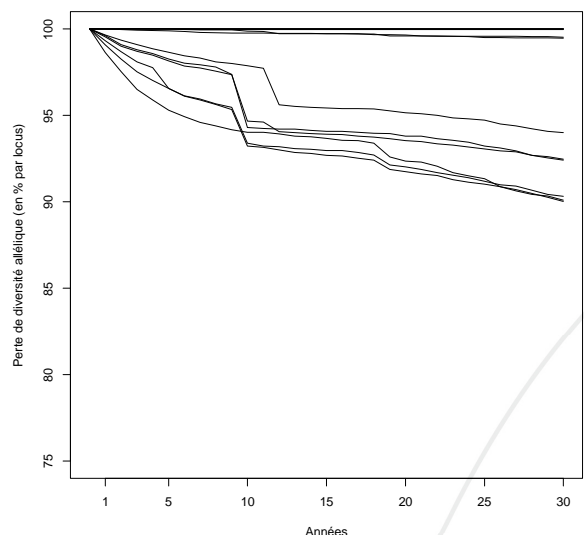


Figure 4 : Dynamique simulée de la perte de diversité allélique pour chacun des loci dans la population d'ours pour les 30 prochaines années.

Encart concernant les hypothèses du modèle démo-génétique : L'hypothèse de panmixie pour le modèle démo-génétique est classique en génétique des populations. Elle signifie que tous les individus mâles et femelles qui participent à la reproduction sont répartis de manière homogène au sein de la population et se reproduisent aléatoirement. Cette hypothèse est une simplification de la situation réelle de la population d'ours des Pyrénées dont les individus sont répartis dans l'espace en différents noyaux. De plus, très probablement les reproductions ne se font pas de façon aléatoire du fait de relations de dominance entre individus et donc seule une partie limitée des individus adultes participe à la reproduction chaque année. Ces écarts à la panmixie pourraient avoir un impact sur la projection simulée sur 30 ans de la dynamique de la population d'ours en surestimant la taille de la population d'ours. Ils participent également à sous-estimer la perte de diversité génétique au fil du temps, d'autant plus que l'écart à la panmixie est important.

4. Scénarii de mortalité additionnelle

Méthodes

Différents scénarii de mortalité additionnelle sont évalués à partir du modèle démo-génétique développé et calibré dans la section précédente. Ces scénarii consistent en plus de la mortalité naturelle estimée, à retirer de façon aléatoire un certain nombre d'individus parmi les individus de plus de 1 an (subadultes et adultes) par an dans la population, et d'évaluer l'impact de ces retraits sur la dynamique de la population. Nous considérons que la survie des oursons est directement dépendante de celle de leur mère, et que les adultes et les subadultes du fait de leur grande mobilité ont la même probabilité de mourir.

Résultats

Prélever 1 à 5 individus /an en plus de la mortalité naturelle, réduit plus ou moins fortement la croissance de la population pour les 30 années à venir (Figure 5). A partir de 6 individus prélevés par an, la population est fortement impactée, et au-delà la population disparaît rapidement.

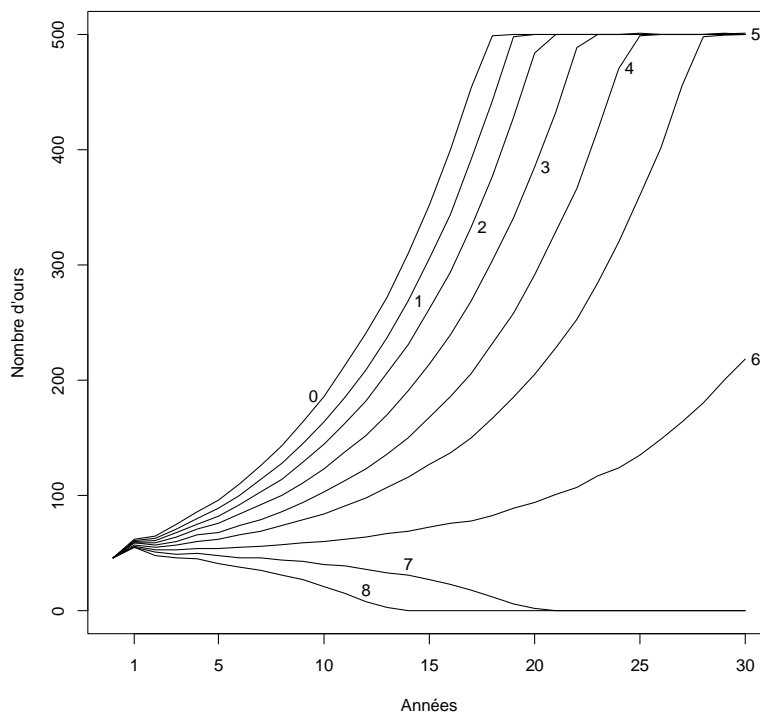


Figure 5 : Dynamique simulée de la taille de population d'ours pour les 30 prochaines années pour différents niveaux supplémentaires de mortalité d'origine humaine

En vue d'améliorer le statut de conservation de l'ours brun dans les Pyrénées, l'adaptation de la gestion de la population d'ours face à la fois à une surmortalité ou à la perte de la diversité génétique observée peut consister à réintroduire au cours du temps quelques individus (Figures 6 et 7). Par exemple, sur l'ensemble des allèles disponibles pour nos simulations, un scénario de lâcher 2 femelles et 1 mâle tous les 5 ans pendant 30 ans permet de réduire le taux de consanguinité entre 0.17 et 0.16 alors qu'en absence de réintroduction il dépasse 0.2 (Figure 6).

Pour une même stratégie de réintroduction, mais par intervalle de 10 ans (Figure 7), le taux de consanguinité estimé est 0.18 au terme des 30 années.

Il est important de souligner que les simulations sont réalisées sur la base de l'ensemble des allèles connus dans la population pyrénéenne grâce aux analyses génétiques réalisées chaque année dans le cadre du suivi de la population par le Réseau Ours Brun. Si nous utilisions une population source avec une plus forte diversité génétique, le nombre d'individus à réintroduire par intervalle de temps pour atteindre un même niveau de diversité génétique serait inférieur aux simulations présentées.

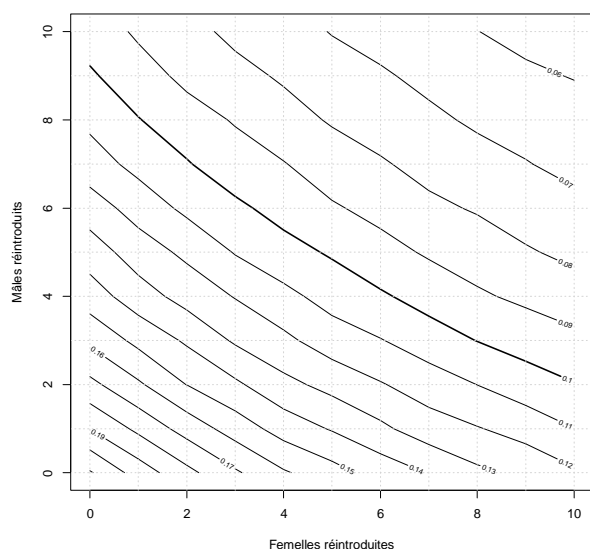


Figure 6 : Courbes de niveau indiquant le taux de consanguinité dans la population d'ours dans 30 ans en réintroduisant *tous les 5 ans* un certain nombre de femelles (axe des abscisses) et de mâles (axe des ordonnées).

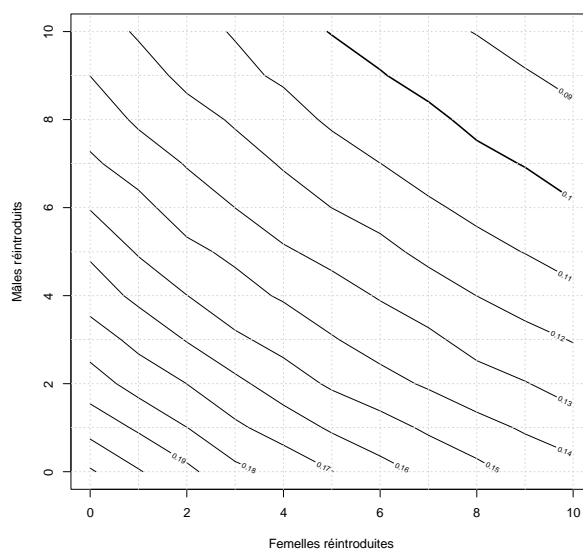


Figure 7 : Courbes de niveau indiquant le taux de consanguinité dans la population d'ours dans 30 ans en réintroduisant *tous les 10 ans* un certain nombre de femelles (axe des abscisses) et de mâles (axe des ordonnées).

Encart concernant les scénarii de mortalité supplémentaire d'origine humaine: *Les simulations obtenues sur la figure 5 sont réalisées en supposant que n'importe quel individu de la population peut être supprimé quel que soit son âge et son sexe (hypothèse d'un échantillonnage aléatoire). Néanmoins, la perte de certains individus pourrait avoir un effet beaucoup plus marqué sur la population. Si on ne retirait, par exemple, que des femelles adultes chaque année (3 cas de mortalité connus d'origine humaine observés entre 1996-2020 dans les Pyrénées), l'impact sur la dynamique de la population serait beaucoup plus important pour un même nombre d'individus prélevés. En effet, il a été montré que le taux d'accroissement d'une population d'ours brun peut être très sensible à la mortalité de femelles adultes reproductrices, notamment pour les petites populations.*

5. Structure de la population en classe d'âge et sexe et aire de présence

Exceptés certains individus (ours morts sans être génotypés), les individus détectés par les suivis systématique et opportuniste, ont tous été génotypés et sexés. Sur les 5 dernière années (2015-2019) on observe entre 2 et 6 portées par an. En 2019, l'Effectif Minimum Retenu (EMR) est de 58 individus (Figure 8). La population est composée de 28 adultes (48.3% de la population, 9 mâles et 19 femelles), 20 subadultes (34.5% de la population, 12 mâles et 8 femelles) et 10 oursons (17.2 % de la population, 4 mâles, 1 femelles, 5 indéterminés). Sans tenir compte des oursons, l'âge moyen des ours identifiés en 2019 est 6.1 ans avec un âge moyen identique entre mâles (6.09 ans) et femelles (6.14 ans).

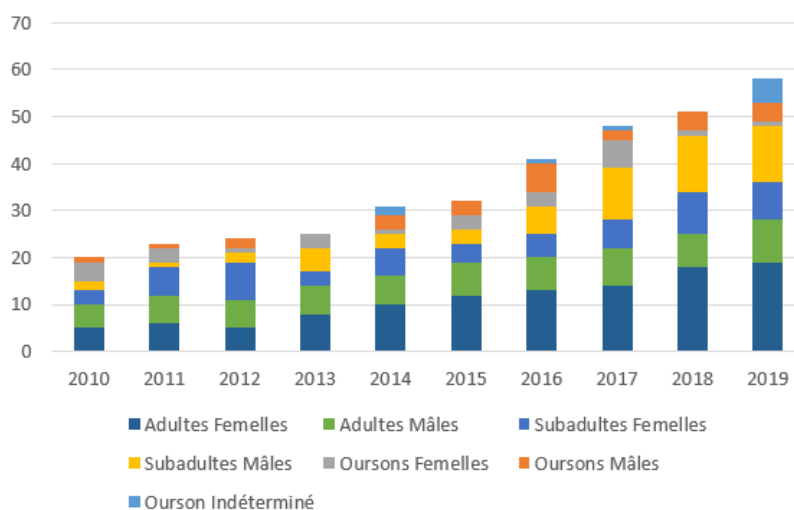


Figure 8 : Structure de la population en classe d'âge et de sexe déterminé à partir de l'Effectif Minimum Retenu (EMR), 2010-2019

L'aire de présence de l'espèce dans l'ensemble des Pyrénées augmente de façon régulière depuis quelques années. Elle passe de 3800 km² en 2015 à 10400 km² en 2019 (Figure 9).

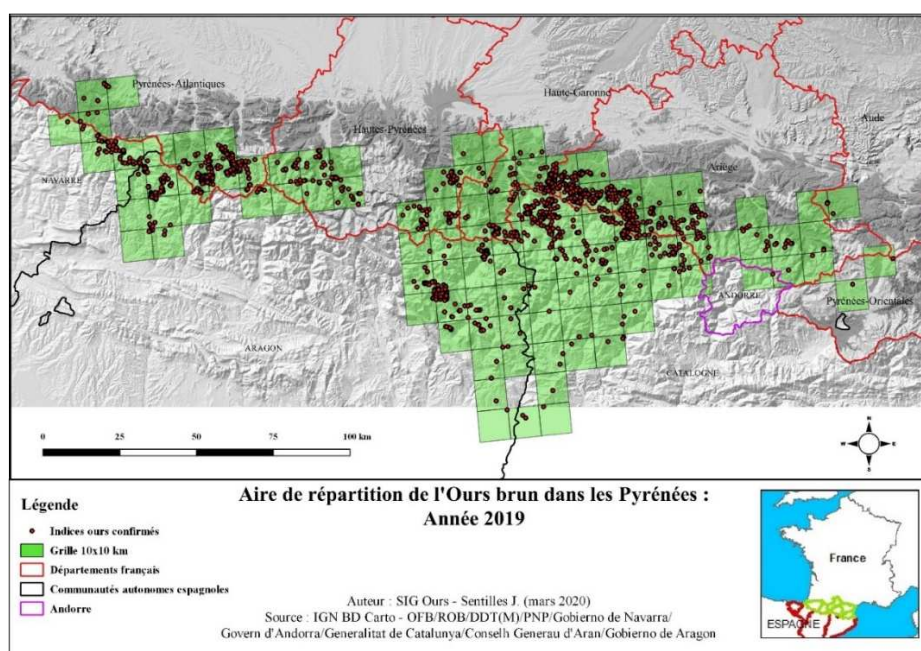


Figure 9 : Aire de présence de l'ours brun dans les Pyrénées en 2019.

Cette augmentation de l'aire de présence provient à la fois des individus femelles réintroduites en 2018 dans les Pyrénées occidentales, des grands déplacements d'un mâle adulte vers le sud des Pyrénées lors du rut, et de la dispersion d'un jeune mâle vers l'est des Pyrénées.

6. Conclusions

État actuel de la population d'ours dans les Pyrénées.

Les résultats récents témoignent d'une amélioration de l'état de conservation de la population : à la fois l'aire de présence de la population augmente depuis 2015, ainsi que la taille de la population (minimum de 58 individus retenus en 2019). Le sexe ratio est équilibré avec 28 femelles et 25 mâles (5 individus indéterminés). A noter le dernier rapportage réalisé sur la période 2013-2018 dans le cadre de la Directive Habitats-Faune-Flore (92/43/EEC) (Bensettiti F et Gazay C 2019) considère que la population reste dans un état de conservation « défavorable mauvais ».

Viabilité démo-génétique.

On constate que la population est démographiquement viable pour les 30 prochaines années dans la mesure où la probabilité d'extinction est quasi nulle sur cette période. Rappelons néanmoins que le modèle développé dans cette étude ne fait aucune hypothèse sur l'utilisation de l'espace par les individus et que tous les individus adultes peuvent participer à la reproduction (panmixie). Or on a déjà constaté dans cette population que selon leur comportement spatial, certains individus peuvent ne pas participer à la reproduction sur de longue période (cas de la femelle Sarousse ou des jeunes mâles qui se dispersent dans des zones dépourvues de femelles adultes). Ces simplifications dans le modèle pourraient nous avoir conduits à surestimer les effectifs d'ours simulés, et ainsi sous-estimer la probabilité d'extinction pour les 30 prochaines années.

Comme c'est le cas en général pour les petites populations issues d'un nombre limité d'individus fondateurs (Frankham et al 2013), on constate de façon générale une baisse de la diversité génétique au sein de la population. Le taux de consanguinité de la population augmente sur la période de 30 années (la diversité génétique diminue au cours du temps). On observe une perte d'allèles dans la population, tous loci confondus, et pour certains locus une perte d'allèle de 5 à 10% sur la moyenne des simulations.

Considérant qu'une forte consanguinité et une perte de diversité génétique ne sont pas compatibles avec une viabilité à long terme, ces résultats suggèrent que l'enjeu de conservation de la population pyrénéenne d'ours brun est aujourd'hui génétique.

Effet d'une mortalité additionnelle et scénarii possibles de gestion

Une mortalité additionnelle à la mortalité estimée chaque année ralentit plus ou moins fortement la croissance de la population. Au-delà de 6 individus/an, la population s'éteint rapidement et de manière certaine. L'ajout d'individus issus d'une population source avec une forte variabilité génétique, devrait permettre de réduire à la fois la perte de diversité génétique au sein de la population et compenser un excès de mortalité d'origine humaine (braconnage, collisions avec véhicule ou accidents de chasse).

Remerciements

Nous tenons à remercier l'ensemble des collègues Espagnols et Andorrans qui ont mis à disposition les données issues du suivi de la population d'ours (J. Sola pour l'Andorre, S. Palazon et I. Afonso pour la Catalogne et Val d'Aran, R. Jato et M. Alcantara pour l'Aragon, M.E. Irurtia et K. Areta Cebrian pour la Navarre).

Nous remercions également G. Rauer & F. Knauer pour l'Autriche, et C. Groff pour l'Italie, Trentin, qui ont mis à disposition les données concernant les reproductions entre individus apparentés-non apparenté dans ces 2 populations.

Enfin, nous remercions, côtés français, tous les membres du Réseau Ours Brun, bénévoles et professionnels, et les agents de l'équipe ours de l'OFB, notamment ceux qui ont contribué à ce travail (J. Sentilles, C. Vanpé, et F. de Pablos pour la relecture du document).

Références

Agresti A 2002. *Categorical Data Analysis*. 3rd edition.

Bensettiti F et Gazay C 2019. Biodiversité d'intérêt communautaire en France : un bilan qui reste préoccupant. UMS PatriNat.

https://inpn.mnhn.fr/docs/N2000_EC/Note_synthese_2019_DHFF.pdf

Boitani L, Clobert J, LE Maho Y, Quenette PY, Sarrazin F, Savouré-Soubelet A 2013. Expertise collective scientifique, l'ours brun dans les Pyrénées. MNHN-CNRS-ONCFS, 26 p.

Burnham, KP et Anderson DR 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. New York: Springer.

Chapron G, Quenette PY, Legendre S & Clobert J 2003. Which future for the French Pyrenean brown bear (*Ursus arctos*) population? An approach using stage-structured deterministic and stochastic models. *C. R. A. Sciences*, 326: 174-182.

Chapron G, Wielgus R, Quenette PY et Camarra JJ 2009. Diagnosing mechanisms of decline and planning for recovery of an endangered brown bear (*Ursus arctos*) population. *Plos One*. vol 4, 10, e7568.

Frankham R, Ballou JD & Briscoe DA 2013. *Introduction to conservation genetics*. 2nd edition, Cambridge University Press.

Gimenez O et Vanpé C 2020. Annexe, rapport annuel 2019 OFB, Annexes p. 29-30. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/documentation/OursInfos_Rapport-annuel-2019.pdf

Groff C, Angeli F, Asson D, Bragalanti N, Pedrotti L, Zanghellini P 2020. 2019 Large Carnivores Report, Autonomous Province of Trento's Forestry and Wildlife Department".

Liberg O, Andrén H, Pedersen HC et al 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biol. Lett.* 1 : 17-20.

Madsen T, Stille B & Shine R. 1996. Inbreeding depression in an isolated population of aders *Vipera berus*. *Biol. Cons.* 120 : 145-147.

Piédallu B, Quenette PY, Afonso I, Bombillon N, Gastineau A, Jato R, Miquel C, Muñoz P, Palazón S, Solà de la Torre J, Gimenez O 2016.

<https://www.biorxiv.org/content/10.1101/075663v1>

Quenette PY, Chapron G & Gimenez O 2010. Paramètres démographiques et viabilité de la population d'ours brun des Pyrénées. Rapport interne ONCFS, 3 p.

Ralls K et Ballou J 1983. Extinction : lessons from zoos. In : *Genetics and Conservation : a reference for managing wild animal and plant populations* (eds. Schonewald-Cox CM, Chambers SM, MacBryde B, Thomas L), pp 164-184. Menlo Park, CA : Benjamin Cummings.

Sentilles J, Lemaitre PL, Vanpé C et Quenette PY. 2019. Suivi de l'ours brun dans les Pyrénées françaises. Rapport annuel 2019. OFB, 56 p.