

Connectivité fonctionnelle des paysages pyrénéens pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758

Nathan DUMORTIER, Jonathan CARRUTHERS-JONES, Jérôme SENTILLES,
Pierre-Yves QUENETTE, Pierre-Luigi LEMAÎTRE & Cécile VANPÉ



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR* : Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF* : Jean-Philippe Siblet

ÉDITRICE TECHNIQUE (SUIVI ÉDITORIAL) / *DESK EDITOR (EDITORIAL PROCESS)* : Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

ÉDITRICE TECHNIQUE (PRODUCTION) / *DESK EDITOR (PRODUCTION)* : Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD* :

Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Damien Combrisson (Parc national des Écrins, Gap)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (MNHN, Paris)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER* :

Photo de l'ourse Caramelle accompagnée ses deux oursons de l'année. Crédits photos : OFB/ROB.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*

Adansonia, Zoosystema, Anthrozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections **Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol.**

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax : 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

Les articles publiés dans *Naturae* sont distribués sous [licence CC-BY 4.0](#) / Articles published in *Naturae* are distributed under a [CC-BY 4.0 license](#).
ISSN (électronique / electronic) : 2553-8756

Connectivité fonctionnelle des paysages pyrénéens pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758

Nathan DUMORTIER

Office français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et de l'Appui scientifique,
Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux,
impasse de la Chapelle, F-31800 Villeneuve-de-Rivière (France)
nathan.dumortier@gmail.com

Jonathan CARRUTHERS-JONES

Enabling Multispecies Transitions of Cities and Regions (MUST), Faculty of Agriculture and Forestry
and Helsinki Institute of Sustainability Science (HELSUS),
University of Helsinki, Helsinki (Finlande)
jonathan.carruthers-jones@helsinki.fi

Jérôme SENTILLES

Pierre-Yves QUENETTE

Pierre-Luigi LEMAÎTRE

Cécile VANPÉ

Office français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et de l'Appui scientifique,
Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux,
impasse de la Chapelle, F-31800 Villeneuve-de-Rivière (France)
jerome.sentilles@ofb.gouv.fr
pierre-yves.quenette@ofb.gouv.fr
pierre-luigi.lemaitre@ofb.gouv.fr
cecile.vanpe@ofb.gouv.fr

Soumis le 2 avril 2024 | Accepté le 9 juillet 2025 | Publié le 25 mars 2026

Dumortier N., Carruthers-Jones J., Sentilles J., Quenette P.-Y., Lemaître P.-L. & Vanpé C. 2026. — Connectivité fonctionnelle des paysages pyrénéens pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758. *Naturae* 2026 (4): 81-105. <https://doi.org/10.5852/naturae2026a4>

RÉSUMÉ

La perte et la fragmentation des habitats sont responsables en grande partie du déclin de la biodiversité dans le monde, à travers une perte de connectivité des paysages qui impacte négativement la dispersion efficace et les flux de gènes. La population d'Ours bruns *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 des Pyrénées est considérée en danger critique d'extinction, en raison de ses faibles effectifs, de sa forte consanguinité, de son isolement et de sa fragmentation en deux noyaux historiques. Renforcer la connectivité du paysage est essentiel pour favoriser un meilleur brassage génétique et la viabilité démo-génétique à long terme de cette population. Cette étude visait à générer des cartes transfrontalières de connectivité fonctionnelle des paysages et d'identifier les principales barrières et corridors potentiels aux mouvements pour l'Ours brun dans les Pyrénées. Pour cela, nous avons construit une carte de résistance des paysages aux mouvements en utilisant une approche basée sur l'adéquation de l'habitat qui nous a servi à modéliser ensuite la connectivité par deux approches (corridors de moindre coût et théorie des circuits). Les résultats montrent que les routes, les zones agricoles et les zones urbanisées présentent une résistance élevée aux mouvements. Les ours privilégient les altitudes intermédiaires et les corridors identifiés évitent les plus hauts massifs pyrénéens. Les cartes de corridors générées seront utiles pour identifier les zones prioritaires à aménager pour préserver ou améliorer les habitats favorables et la connectivité des paysages pour l'Ours brun, et plus généralement la biodiversité dans les Pyrénées, l'ours étant considéré comme une espèce parapluie et clé de voûte.

MOTS CLÉS
Connectivité du paysage,
Pyrénées,
fragmentation
des habitats,
corridors biologiques.

ABSTRACT

Functional connectivity of the Pyrenean landscapes for the Brown Bear Ursus arctos Linnaeus, 1758. Habitat loss, alteration and fragmentation are among the main drivers of biodiversity decline worldwide. Carnivore species are particularly vulnerable to the risk of local extinction in fragmented landscapes due to their relatively wide ranges, low numbers and direct persecution by humans. In such fragmented landscapes, the viability of populations depends in particular on the effective dispersal of individuals across the landscape within their remaining distribution range, which generates gene flow, and on the functional connectivity of the landscape. The Pyrenean Brown Bear *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 population is considered as one of the most threatened population of Brown Bear in Europe, due to its low abundance, high inbreeding and low population effective size, isolation from other European populations and fragmentation into two main historical nuclei. Landscape connectivity is thus a key issue for the long-term demo-genetic viability of this critically endangered population, by promoting genetic mixing. The aim of this study was to generate transboundary functional landscape connectivity maps characterising the ease of brown bear movement across Pyrenean landscapes and to identify natural and anthropogenic barriers and filters as well as corridors of movements. For that, we first created a resistance map following a habitat suitability approach (MaxEnt tool) and then used this resistance map to infer connectivity comparing two modelling approaches (the Least Cost Corridor implemented in the Linkage Pathways tool from the ArcGIS toolbox Linkage Mapper and the circuit theory implemented in the Omniscape.jl software). The results show that roads, agricultural areas and urban zones display a high resistance to movements. Bears prefer intermediate altitudes and the identified corridors thus avoid the highest Pyrenean massifs. Even though some differences occur between Linkage Pathways and Omniscape connectivity maps, some corridors are common to both modelling approaches. Those areas may be interesting targets for prioritizing areas for land-management plans (e.g., creating road overpasses and underpasses, designing protected reserves, planting trees), aiming at preserving or improving favourable habitats and landscape connectivity, as well as mitigating habitat fragmentation and collision risks with vehicles for brown bears in the Pyrenees. This should ultimately favour the long-term demo-genetic viability of the critically-endangered brown bear population in coexistence with human activities and help more broadly the conservation of Pyrenean biodiversity as brown bear is considered as an important umbrella, flagship and keystone species.

KEY WORDS
Landscape connectivity,
Pyrenees,
habitat fragmentation,
wildlife corridors.

INTRODUCTION

La perte, l'altération et la fragmentation des habitats naturels, qui concernent environ 75 % des surfaces terrestres mondiales selon la plate-forme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES) (Brondizio 2019), sont généralement considérées comme les principaux facteurs de déclin de la biodiversité

à travers le monde (Myers *et al.* 2000 ; Brooks *et al.* 2002), menaçant 85 % de toutes les espèces considérées comme « menacées » ou « en danger » dans les listes rouges de l'Union internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (Radić & Gavrilovic 2021).

Ces menaces peuvent affecter la biodiversité à diverses échelles biologiques (Keller & Waller 2002 ; Fahrig 2003 ; Banks *et al.* 2007 ; Keyghobadi 2007 ; Fletcher *et al.*

2016). Au niveau individuel, elles peuvent influencer les mouvements, l'utilisation de l'habitat et divers comportements individuels (e.g., écologie alimentaire, recherche de partenaires sexuels), et ainsi affecter la valeur adaptative (*fitness*) et la physiologie des individus. Aux niveaux populationnel et spécifique, elles peuvent impacter négativement les interactions sociales, la dispersion efficace (dispersion suivie d'une reproduction réussie) et la colonisation de nouveaux territoires, et par la suite la dynamique des populations, leur aire de répartition et les flux de gènes. La perte de diversité génétique au sein des petites populations fragmentées et isolées, liée à l'accélération de la dérive génétique et de la consanguinité, peut mener à un vortex d'extinction réduisant la valeur adaptative individuelle et par suite la taille des populations, leur potentiel évolutif et leur viabilité démo-génétique à long terme. Finalement, aux niveaux des communautés et des écosystèmes, la perte, l'altération et la fragmentation des habitats peuvent affecter les interactions interspécifiques, les chaînes trophiques, la diversité spécifique et le rôle écologique des espèces dans les écosystèmes, et par suite la structure et la dynamique des communautés, la biodiversité ainsi que le fonctionnement et la résilience des écosystèmes face aux changements environnementaux.

La connectivité du paysage peut être définie comme le degré avec lequel le paysage facilite ou entrave les mouvements des organismes entre les parcelles d'habitats (Taylor *et al.* 1993). On distingue en général la connectivité structurelle qui est exclusivement basée sur les caractéristiques physiques du paysage et leur agencement (e.g., la configuration spatiale de l'habitat restant, la distance inter-fragments, la présence de corridors), de la connectivité fonctionnelle qui tient compte des réponses comportementales des espèces à la fragmentation du paysage et évalue la relation entre la configuration spatiale du paysage et la capacité des espèces concernées à se déplacer dans le paysage (Moilanen & Nieminen 2002; Kindlmann & Burel 2008). Cette dernière est plus complexe à appréhender car elle est dynamique et peut varier non seulement en fonction de l'espèce, mais aussi de l'individu, du temps et de l'espace.

La probabilité de persistance des populations au sein d'un paysage augmente avec l'importance de la connectivité fonctionnelle au sein de ce paysage (Davis *et al.* 2018). Dans le cadre des changements environnementaux rapides induits par l'homme, une bonne connectivité peut permettre aux organismes peu plastiques et incapables de s'adapter rapidement de fuir le nouvel environnement délétère et de déplacer leur aire de répartition pour retrouver une niche écologique favorable (*niche tracking*) (La Sorte & Jetz 2012).

Les efforts déployés par l'homme pour lutter contre la fragmentation des habitats et améliorer la connectivité des paysages impliquent généralement le maintien, l'amélioration ou la restauration des habitats favorables aux espèces, ainsi que des réseaux et des corridors écologiques entre les zones protégées ou les principaux habitats favorables (Hilty *et al.* 2020; Carruthers-Jones *et al.* 2022).

Les infrastructures anthropiques (e.g., routes, voies ferrées, habitations permanentes, pipelines, canaux, barrages, clôtures) et les activités humaines (e.g., urbanisation, agri-

culture, exploitation minière, foresterie) sont considérées comme les principaux moteurs de la perte, de l'altération et de la fragmentation des habitats naturels affectant la connectivité du paysage (Haddad *et al.* 2015). Cependant, leurs impacts sur la biodiversité peuvent varier fortement en fonction du contexte environnemental (e.g., couvert forestier, échelle et niveau d'hétérogénéité du paysage), de la nature de la perturbation anthropogénique (e.g., son intensité, sa fréquence, sa prévisibilité, la nuisance sonore et la mortalité qui lui sont associées), de l'écologie et des traits d'histoire de vie de l'espèce (e.g., taille corporelle, mobilité, vitesse de déplacements, capacités de dispersion, capacités visuelles et auditives, comportements d'évitement de la prédation, types et plasticité du régime alimentaire, spécificité dans l'utilisation des habitats, structure sociale) ou encore des caractéristiques individuelles de l'animal (e.g., sexe, classe d'âge, stade de vie, statut reproducteur, personnalité, expériences antérieures avec les humains, habituation à l'homme) (Coffin 2007; Carricondo-Sanchez *et al.* 2020). En particulier, les éléments linéaires anthropogéniques du paysage telles que les routes peuvent, selon les cas et les espèces, faciliter (corridor), entraver (filtre), ou empêcher (barrière imperméable) les mouvements des animaux (Beyer *et al.* 2016).

Les espèces appartenant à l'ordre des Carnivores (notamment les canidés, ursidés et félidés) sont considérées comme particulièrement vulnérables au risque d'extinction locale dans les paysages fragmentés en raison de leur large domaine vital, de leur faible effectif et de leur persécution par l'homme (Crooks 2002). Cependant, au sein de cet ordre, la sensibilité des différentes espèces à la perte, l'altération et à la fragmentation du paysage est hétérogène : elle est notamment corrélée positivement à la taille des domaines vitaux et négativement à la densité des populations animales (Crooks 2002). Selon l'UICN (McLellan *et al.* 2017), les petites populations d'Ours brun (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758), qui vivent dans des zones fortement anthropisées et fragmentées comme en Europe centrale et méridionale, seraient ainsi particulièrement sensibles (Chapron *et al.* 2014; Gippoliti *et al.* 2018; Cretois *et al.* 2021).

En France, alors que l'Ours brun était historiquement présent presque partout, la perte, l'altération et la fragmentation des habitats ainsi que les persécutions humaines ont repoussé les ours au cours des derniers siècles dans les zones les plus sauvages du pays. Dès le milieu du xx^e siècle, ne subsiste en France que la population pyrénéenne, transfrontalière avec l'Espagne et l'Andorre (Couturier 1954). Malgré la mise en place de mesures conservatoires (interdiction totale de chasse, création du Parc national des Pyrénées), les effectifs continuent de diminuer durant la deuxième moitié du xx^e siècle et la population se fractionne en deux noyaux de part et d'autre du massif du Néouvielle et du Pic du Midi de Bigorre (Camarra *et al.* 2007). Quelques années plus tard, le noyau central s'éteint, ne laissant que le noyau occidental dans un état de quasi-extinction avec seulement cinq individus détectés en 1995 (Taberlet *et al.* 1997). La translocation sur le massif pyrénéen de 11 Ours bruns originaires de Slovénie entre 1996 et 2018 (Quenette *et al.* 2019) a depuis

permis de relancer démographiquement la population, qui ne compte cependant plus qu'un seul descendant issu des ours de souche pyrénéenne (Vanpé *et al.* 2022). Néanmoins, la population d'Ours brun des Pyrénées est toujours considérée en danger critique d'extinction à ce jour (UICN France *et al.* 2017). Sa faible abondance (estimée en 2023 à 83 individus minimum répartis sur une surface de 7 100 km²; Sentilles *et al.* 2024), ses faibles diversité génétique et taille efficace de population, sa forte consanguinité (Bassi 2021), les faibles échanges d'individus entre ses deux noyaux de population (trois mâles seulement ont réussi à passer d'un noyau à l'autre depuis 2016; Sentilles *et al.* 2021a) et son isolement des autres populations européennes (la population la plus proche étant celle de Cantabrie située à environ 250 km de celle des Pyrénées qui s'est séparée de cette dernière il y a environ deux siècles) la rendent en effet particulièrement vulnérable aux stochasticités démographiques, environnementales et génétiques (Gilpin & Soulé 1986). Cette situation précaire souligne l'importance d'évaluer, de conserver et d'améliorer les habitats favorables ainsi que la connectivité fonctionnelle des paysages pyrénéens pour l'Ours brun, notamment entre les deux noyaux de population encore partiellement isolés de nos jours (voir le Plan d'actions Ours brun 2018-2028; DREAL Occitanie / Direction de l'écologie 2018).

L'objectif de cette étude était donc d'évaluer la connectivité fonctionnelle des paysages, d'inventorier les infrastructures et autres caractéristiques du paysage délétères aux mouvements et de référencer les principaux corridors écologiques pour la population d'Ours brun des Pyrénées. Nous avons pour ce faire :

- établi une carte de résistance des paysages pyrénéens aux mouvements de l'ours basé sur un modèle d'adéquation des habitats implémenté sur l'outil MaxEnt;
- modélisé, à partir de cette carte de résistance, la connectivité fonctionnelle des paysages pyrénéens et généré des cartes de corridors pour l'ours, en utilisant et comparant les résultats de deux approches :
 - le corridor de moindre coût implémenté dans l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ArcGIS Linkage Mapper;
 - la théorie des circuits implémentée dans le logiciel Omniscape.jl.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

MODÈLE BIOLOGIQUE

L'Ours brun (Fig. 1) étant le plus grand mammifère sauvage pyrénéen, ses exigences en termes de ressources, d'espace et de quiétude sont importantes.

Son régime alimentaire omnivore lui fait consommer une grande diversité d'espèces végétales (plantes sous des formes variées telles que les baies, les graines, les feuilles, les racines, mais aussi champignons, etc.) et animales (insectes, mammifères, etc.) qu'il trouve dans différents types d'habitats (e.g., forêts mixtes ou de feuillus, landes à myrtilles) et dans différentes zones altitudinales au sein de son écosystème. L'Ours brun occupe ainsi dans les Pyrénées une large amplitude altitudinale (de 500 m à près de 3 000 m).

Il possède par ailleurs de vastes domaines vitaux allant dans les Pyrénées de 100-200 km² pour les femelles à 1 000-3 000 km² pour les mâles (<https://professionnels.ofb.fr/fr/doc-fiches-especes/ours-brun-ursus-arctos>, dernière consultation le 6 janvier 2026). Au sein de son domaine vital, il est très mobile. Son comportement habituel est d'explorer rapidement de vastes superficies jusqu'à ce qu'il rencontre le site précis où il peut satisfaire ses besoins vitaux du moment. Il s'y cantonne alors pendant quelques heures, quelques jours ou quelques semaines. Quand ses besoins propres ou les conditions du site ont changé, il part en quête d'un nouveau site plus favorable, qui peut être proche ou éloigné. Ses déplacements peuvent ainsi dépasser la dizaine de kilomètres par 24 h et les changements multiples de chaînons ou de versants en une seule nuit ne sont pas rares dans les Pyrénées (Lalleroni *et al.* 2017). En fonction du moment de la journée et de ses activités quotidiennes, l'Ours brun privilégie les habitats forestiers (e.g., repos diurne sous couvert forestier, alimentation en fruits secs ou fruits charnus et en insectes) ou les zones ouvertes (e.g., surtout durant les pics d'activité en début de nuit et début de matinée ou durant la nuit, pour ses déplacements et son alimentation en myrtilles ou ses déprédations sur les brebis).

Les mouvements intra-annuels sont également importants. La distance entre les détections annuelles du même individu les plus éloignées est ainsi de 109 km et 78 km pour deux des plus gros mâles des Pyrénées, ou en moyenne six kilomètres pour les femelles et 11 km pour les autres mâles (max = 40 km) (Kervellec 2024). Au cours de son cycle annuel, l'Ours brun doit en effet répondre à une succession de besoins précis et variés (hibernation, recherche de partenaires sexuels, élevage des oursons pour les femelles, hyperphagie automnale, etc.) qui nécessitent des types d'habitats particuliers (voir le Plan de restauration et de conservation de l'Ours brun dans les Pyrénées françaises 2006-2009 : https://www.nouvelle-aquitaine.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/PNA_Ours_2006-2009.pdf, dernière consultation le 6 janvier 2026). Il est inactif en tanière de novembre/décembre à mi-mars/début avril en moyenne. Les tanières se situent généralement dans des sites escarpés, peu accessibles et peu fréquentés par l'homme, d'altitude moyenne de 1 500 mètres dans les Pyrénées. Au sortir de la tanière, on assiste à une reprise d'activité progressive à une période où la disponibilité alimentaire est faible; l'ours puise dans les réserves accumulées à l'automne et se nourrit surtout de végétaux herbacés, de charognes d'ongulés sauvages et de quelques fruits secs encore disponibles. Ensuite, il montre une période de déplacement de grande amplitude pendant un mois, peut-être à la recherche d'aliments rares à cette saison. En mai-juin, les adultes (mâles et femelles; Penteriani *et al.* 2025) se déplacent à la recherche de partenaires sexuels, sauf les femelles suitées qui, au contraire, se cantonnent pour l'été dans un site retiré où elles vont pouvoir trouver de la tranquillité pour l'élevage de leurs jeunes. De hauts peuplements très fermés, conservés dans des ravins à exposition fraîche et d'assez vaste superficie (> 10 ha) sont nécessaires aux besoins thermiques des ours en été. La période automnale qui commence en montagne dès l'apparition des fruits secs, des gelées et des



FIG. 1. — Malgré ses bonnes capacités motrices, l'Ours brun est particulièrement sensible à la perte, l'altération et la fragmentation des paysages pyrénéens du fait de ses exigences importantes en termes de ressources, d'espace et de quiétude. Crédit photo : Cédric Cabal.

premiers flocons (octobre-novembre) est une saison clé pour la recherche des aliments d'engraissement pour la période d'hyperphagie (e.g., glands dans les chênaies situées sur des versants chauds jusqu'à 1 500 m d'altitude), ainsi que pour le choix et l'aménagement des tanières.

Finalement, les capacités de dispersion de l'Ours brun sont importantes. Ce sont essentiellement les mâles qui dispersent (Zedrosser *et al.* 2007) ; les femelles étant fortement philopatriques, elles établissent en général leur domaine vital sur ou à proximité immédiate du domaine vital de leur mère. Dans les Pyrénées, il a été estimé que 57 % des mâles dispersent contre 35 % des femelles, avec une distance moyenne de dispersion de 57 km et 23 km, respectivement (moyenne tous sexes confondus = 41 km ; min = 13,6 ; max = 99,1 ; Halotel 2022).

L'Ours brun possède de bonnes capacités motrices, il est très agile pour grimper aux arbres, dans les fortes pentes ou même sur de petites falaises ou barres rocheuses grâce à ses griffes puissantes et recourbées ; c'est un bon nageur, et peu d'obstacles naturels ou même anthropogéniques semblent lui résister (García *et al.* 2007). Cependant, certaines caractéristiques naturelles ou anthropogéniques du paysage semblent

pouvoir impacter négativement les mouvements et la connectivité fonctionnelle de l'Ours brun, dont la présence de routes et de zones urbaines, ou encore les zones de très hautes altitudes, à très fortes pentes, très accidentées et/ou très rugueuses (e.g., Clevenger *et al.* 1992 ; Nawaz *et al.* 2014 ; Beyer *et al.* 2016 ; Skuban *et al.* 2017 ; Suel 2019 ; García-Sánchez *et al.* 2022 ; Kervellec *et al.* 2023). Par ailleurs, comme l'homme et les activités humaines sont une cause majeure de mortalité chez les ours, ces derniers perçoivent les infrastructures et les activités humaines comme une menace et ils ont tendance à éviter les humains dans l'espace et dans le temps dans les paysages dominés par l'homme, préférant vivre en terrain accidenté, loin des fortes densités et des infrastructures humaines (Martin *et al.* 2012).

SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude se situe au sein du massif des Pyrénées, qui s'étend sur 430 km sur un axe est-ouest transfrontalier entre la France, l'Espagne et l'Andorre. La topographie consiste en une alternance de vallées et de hautes montagnes, avec une altitude comprise entre 500 et 3 404 m. En raison de

la position géographique, de l'orientation, de l'altitude, des influences climatiques et d'autres facteurs, il existe de forts contrastes de températures et de précipitations, notamment entre les versants nord et sud du massif pyrénéen.

Plus de 40 % du massif pyrénéen est boisé (Martin *et al.* 2012). En dessous de 900 m d'altitude, la végétation se compose de chênes (*Quercus robur* L. ; *Q. pubescens* Willd.) et de châtaigniers (*Castanea sativa* Mill.). Entre 900 et 1600 m, on retrouve des forêts de sapins (*Abies alba* Mill.) et de hêtres (*Fagus sylvatica* L.) sur les pentes exposées au nord et de chênes et de Pins sylvestres (*Pinus sylvestris* L.) sur les pentes exposées au sud. D'autres espèces communes d'arbres ou arbustes sont le Noisetier commun (*Corylus avellana* L.), l'érable (*Acer* sp. L.) et l'Orme champêtre (*Ulmus minor* Mill., 1768). Entre 1 600 et 2 200-2 300 m, les forêts sont dominées par les Pins à crochets (*Pinus uncinata*, Ramond ex DC.), accompagnés de bouleaux communs (*Betula pendula* Roth), de sorbiers (*Sorbus aucuparia* L.) et Alisiers blancs *Sorbus aria* (L.) Crantz. Entre 1 800 et 2 300 m, on trouve des landes à rhododendrons (*Rhododendron ferrugineum* L.) et à bruyères (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), et des pâturages, avec la présence de myrtilles (*Vaccinium myrtillus* L.). Au-dessus de 2 300 m d'altitude, les arbres ne subsistent plus et la lande, les pâturages et les rochers dominent le paysage.

Les écosystèmes de montagnes pyrénéens subissent de profondes mutations depuis plusieurs siècles, du fait des changements d'usages en cours et de leur vulnérabilité aux changements climatiques (UICN France 2014, 2015). Le massif pyrénéen est ainsi l'un des massifs européens ayant subi les plus grands changements dans le type de couverture des sols au cours des dernières décennies (European Environment Agency 2010). Dans les Pyrénées, ce sont surtout les évolutions socio-économiques (e.g., changement des usages forestiers et agricoles, développement des infrastructures de transport, implantation d'un réseau de voirie forestière et pastorale, implantation de nombreuses installations hydroélectriques, construction et développement des stations de sport d'hiver et explosion des sports de nature) qui ont affecté au cours des dernières décennies les habitats, la biodiversité et les écosystèmes (Ouvrage collectif 2013). L'activité pastorale traditionnelle, qui concerne principalement les brebis, occupe les pâturages en altitude de juin à octobre. D'autres activités humaines sont importantes, telles que la sylviculture et les activités récréatives (e.g., la randonnée, la chasse, le ski). Les principales villes (> 10 000 habitants) du massif pyrénéen versant français sont : Lourdes, Saint-Gaudens, Oloron-Sainte-Marie et Foix. La densité humaine était estimée en moyenne en 2012 à 5,2 habitants/km² et la densité du réseau routier principalement concentré dans les vallées à 1,2 km/km² (Martin *et al.* 2012). Le massif pyrénéen est encadré par des autoroutes, et quelques routes principales traversent perpendiculairement le massif pour relier la France et l'Espagne.

Malgré tout, des espaces sauvages subsistent dans les Pyrénées. Les espaces naturels protégés, avec des statuts de protection très variables, forment un chapelet discontinu tout le long de la chaîne pyrénéenne. On trouve à la fois des sites d'envergure (> 10 000 ha) tels que les Parcs nationaux

des Pyrénées ou d'Ordesa et du Mont Perdu ou les Parcs naturels régionaux des Pyrénées Ariégeoises ou des Pyrénées Catalanes, mais aussi des sites plus restreints (< 10 000 ha), tels que la Réserve naturelle nationale du Néouvielle ou la Réserve naturelle régionale d'Aulon, les Réserves de Chasse et de Faune sauvage d'Orlu ou du Mont Valier, ou encore diverses réserves biologiques domaniales, réserves forestières, sites du Réseau Natura 2000 ou Zones naturelles d'Intérêt écologique, faunistique et floristique.

Le site d'étude, qui couvre une surface totale de 23 853 km², a été défini comme une zone prenant en considération les limites du massif pyrénéen, l'aire de répartition cumulée de l'Ours brun dans les Pyrénées entre 1975 et 2021 (cumul des grilles standards droites 10 × 10 km annuelles d'aire de répartition basées sur la détection d'au moins un indice validé de présence d'ours dans le carré), ainsi que les connaissances des experts sur l'Ours brun et ses habitats favorables (Fig. 2).

SUIVI DE LA POPULATION

Un suivi de la population d'Ours brun des Pyrénées est assuré depuis 1984 par l'Office national de la Chasse (ONC), l'Office national de la Chasse et de la Faune sauvage (ONCFS), puis l'Office français de la Biodiversité (OFB), en collaboration étroite avec le Réseau Ours brun (ROB) et les partenaires espagnols et andorrans du Groupe de Suivi transfrontalier de l'Ours brun dans les Pyrénées (GSTOP), afin d'évaluer annuellement l'état de conservation de la population, à travers essentiellement l'évolution de son aire de répartition et de son effectif, ainsi que ses paramètres démographiques (reproduction, survie) et génétiques. Ce suivi indirect et non invasif repose sur la collecte de tout indice de présence de l'espèce dans les Pyrénées (e.g., empreintes, poils, fèces, photos/vidéos issues de pièges photographiques, dégâts sur troupeaux ou ruchers, observations visuelles ; Sentilles *et al.* 2024). En France, cette collecte se fait depuis 1996 :

- soit de manière opportuniste et elle repose alors sur la validation par les experts de l'ONCFS/OFB de témoignages d'observations visuelles, de dégâts sur troupeaux ou ruchers, ou de tout autre indice détecté par toute personne fréquentant les Pyrénées telles que les randonneurs, chasseurs, bergers, forestiers ;
- soit de manière systématique et elle est alors réalisée par les membres du ROB et consiste en trois types d'opérations : des itinéraires équipés de pièges à poils, des pièges photographiques ou toute autre opération de collecte systématique (e.g., recherche de tanière, recherche d'ours ou d'individus, etc.) avec ou sans chien de détection de fèces d'ours (voir Sentilles *et al.* 2021b, 2024 ; Vanpé *et al.* 2022 pour plus de détails).

Le suivi se fait de manière très similaire (suivi opportuniste + systématique) en Catalogne (Espagne) et en Andorre, alors que seul le suivi opportuniste est assuré en Aragon et en Navarre (Espagne) (Vanpé *et al.* 2022). Il est à noter que cela ne devrait pas affecter la détection des ours, car le choix des méthodes de suivi n'a pas été dicté par le pays ou l'unité administrative, mais plutôt par la régularité de la présence d'ours dans la zone (le suivi systématique n'a été mis en œuvre que dans les zones de présence régulière et connue d'ours en

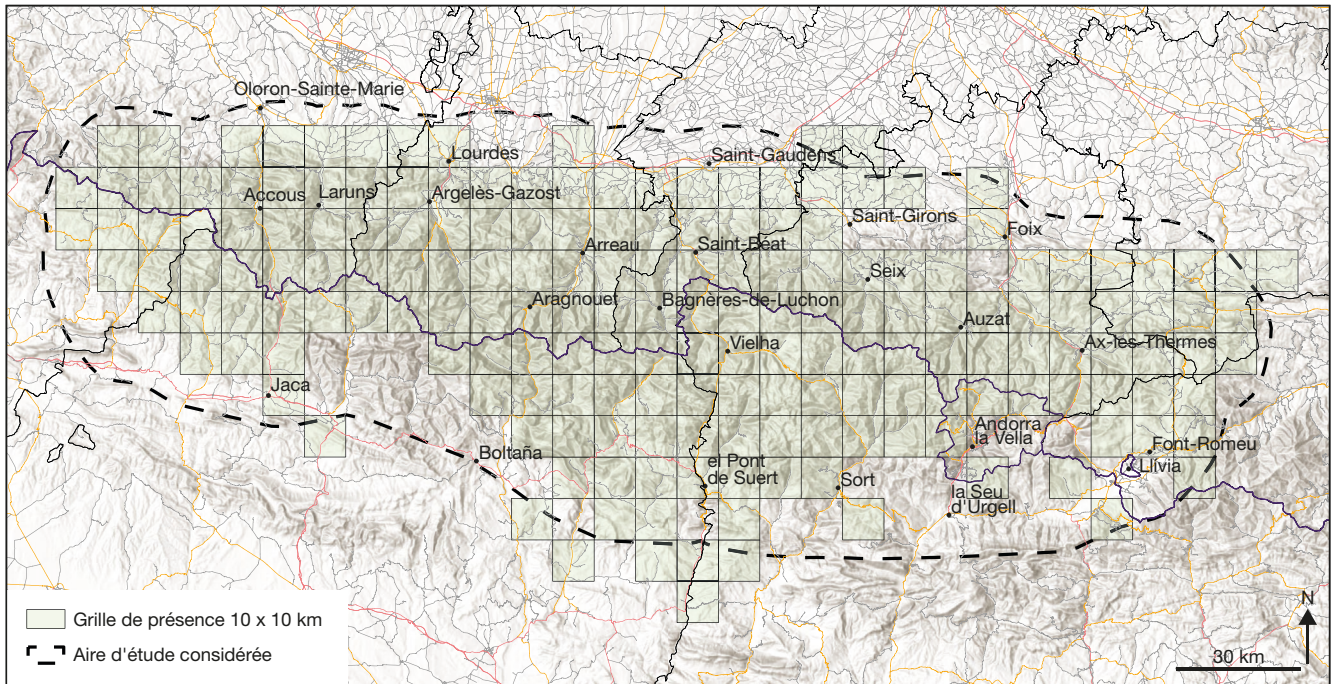


FIG. 2. — Carte de l'aire d'étude au sein du massif Pyrénéen, déterminée en considérant les limites du massif pyrénéen ainsi que l'aire de répartition cumulée de l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans les Pyrénées entre 1975 et 2021 en fonction de la détection d'indices d'ours validés, ajustée par la connaissance des experts. L'aire de répartition cumulée correspond au cumul des grilles standards droites 10 x 10 km annuelles d'aire de répartition basées sur la détection d'au moins un indice validé de présence d'ours dans le carré entre 1975 et 2021. Source : OFB/ROB/DDT(M)/PNP/Gobierno de Navarra/Govern de Andorra/ Generalitat de Catalunya/Conselh Generau d'Aran/Gobierno de Aragon. Template : J.Sentilles. Esri, NASA, NGA, USGS.

France, en Espagne et en Andorre, tandis que le suivi opportuniste a été mis en œuvre partout dans la zone de présence potentielle d'Ours bruns). Au total, ce sont 28 242 indices indirects validés d'Ours brun qui ont été collectés entre 1996 et 2021 dans les Pyrénées, dont 25 917 sont géoréférencés.

Entre 1996 et 2020, certains ours (principalement les ours relâchés après translocation et des ours problématiques ou des oursons orphelins) ont été équipés momentanément (pendant une durée allant d'un mois à plus de quatre ans ; moyenne $\pm$ SD = 539 $\pm$ 405 jours) de colliers VHF (quatre mâles et cinq femelles pour un total de 2027 localisations) et/ou GPS (deux mâles et six femelles pour un total de 43 771 localisations).

SÉLECTION ET OBTENTION

DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

La sélection des variables environnementales a été réalisée selon la méthode d'Almasieh *et al.* (2019), aboutissant à la sélection de 12 variables au total (Fig. 3), décrivant :

- la topographie : l'altitude et la rugosité du terrain (hétérogénéité des petits pics et creux de la surface du sol, estimée comme la moyenne des valeurs absolues des différences d'élévation entre la cellule focale et les huit cellules environnantes), issues du modèle numérique européen d'élévation (European Digital Elevation Model [EU-DEM v1.1 ou MNT] ; European Environment Agency 2016) ;

- les perturbations anthropogéniques : la distance aux zones urbanisées et la distance aux routes, obtenues à partir d'OpenStreetMap (OSM) (OpenStreetMap Contributors 2015) ;

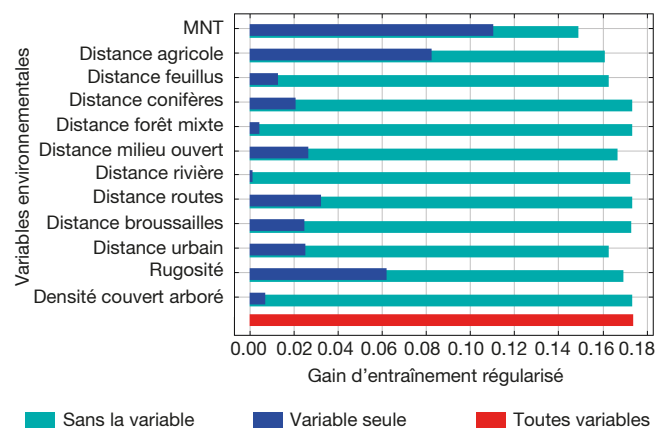


FIG. 3. — Test Jackknife du gain d'entraînement régularisé pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans le massif pyrénéen généré pour les 12 variables environnementales sélectionnées dans le cadre du modèle d'adéquation des habitats (MAH) implémenté sur le logiciel MaxEnt. Les barres bleues représentent le gain d'entraînement régularisé avec une seule variable, tandis que les barres turquoise montrent le gain d'entraînement régularisé sans cette variable mais avec toutes les autres. Un gain élevé pour une variable particulière signifie que cette variable a une plus grande valeur prédictive et contribue davantage dans le MAH développé par MaxEnt. Abréviation : MNT, modèle numérique de terrain.

- les ressources en eau : la distance aux rivières, obtenue également à partir d'OSM ;

- l'occupation du sol : la distance aux zones agricoles, la distance aux forêts de conifères, la distance aux forêts de feuillus, la distance aux forêts mixtes, la distance aux broussailles/herbacées et la distance aux zones ouvertes, obtenues selon la méthode détaillée ci-dessous ;

– le couvert forestier : la densité du couvert forestier, issue de la couche Tree Cover Density (*raster 100 m, Europe, 3-yearly*, avec une échelle de 0 à 100 %) de *Copernicus Land Monitoring Service* (CLMS) (European Environment Agency 2020).

Il est à noter que les données de volume de trafic des routes ou de présence de clôtures autour des routes ne sont pas disponibles à l'échelle des Pyrénées et n'ont donc pas pu être prises en compte dans notre étude.

Afin de disposer de données homogènes sur l'occupation du sol dans les différents pays, nous avons utilisé :

– pour l'Espagne et la France, une reclassification en quatre classes (zones forestières, zones ouvertes, zones agricoles, zones urbanisées) de *Corine Land Cover 2018* (CLC2018) issue de CLMS (*Copernicus Land Monitoring Service: Corine Land Cover 2018 [raster 100 m], Europe, 6-yearly*; European Environment Agency 2018) ;

– pour l'Andorre (non représenté dans CLC2018), la carte numérique de l'habitat d'Andorre (*Mapa Digital dels Hàbitats d'Andorra*; Institut d'Estudis Andorrans 2012) reclassée pour correspondre à la classification CLC2018 en utilisant la grille de reclassification du projet GALLIPYR (Gil-Tena *et al.* 2012).

Toutes les données catégorielles (e.g., occupation du sol) ont été transformées en données continues (e.g., distance aux milieux ouverts) afin d'adopter une perspective de gradient, jugée utile pour analyser les structures du paysage et les liens entre les modèles (Cushman *et al.* 2010), en particulier avec des cartes à faible résolution. Les données ont été alignées et ré-échantillonnées sur la même étendue et la résolution spatiale a été fixée à 100 m, ce qui correspond à la couche de résolution la plus basse.

Toutes les manipulations de cartes décrites ci-dessus (sauf mention contraire) ont été réalisées à l'aide du programme de Système d'Information géographique (SIG) ArcGIS Pro 2.9.1 (ESRI 2022).

Nous avons finalement vérifié à l'aide de l'outil ENMTools (Warren *et al.* 2021) du logiciel R-4.4.3 (R Core Team 2021) qu'aucune colinéarité ou multi-colinéarité n'existait entre les variables environnementales utilisées.

CRÉATION DE LA CARTE DE RÉSISTANCE AUX MOUVEMENTS

Dans un premier temps, nous avons créé une carte de résistance des paysages pyrénéens aux mouvements pour l'Ours brun. Cette carte, qui permet de fournir une estimation quantitative de la façon dont les différentes variables environnementales affectent les mouvements des individus, reflète la volonté d'un individu à traverser un environnement particulier, le coût énergétique de la traversée de cet environnement, la réduction de la survie de l'individu se déplaçant dans cet environnement, ou une intégration de tous ces facteurs (Zeller *et al.* 2012). Elle peut être obtenue par l'intermédiaire de différentes méthodes qui ont chacune leurs avantages et leurs inconvénients (Liu *et al.* 2018; Valerio *et al.* 2019) et notamment :

- à l'aide de données empiriques sur les flux de gènes ;
- en évaluant l'adéquation des habitats par comparaison entre points d'absence et de présence ;
- en modélisant les trajectoires de déplacement potentielles ;
- ou encore sur la base de dires d'experts.

Nous avons utilisé dans cette étude un modèle dérivé de l'adéquation des habitats noté ci-après MAH (Almasieh *et al.* 2019), implémenté sur le logiciel Maximum Entropy Modeling (MaxEnt) 3.4.3 (Phillips *et al.* 2006; Merow *et al.* 2013; http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/, dernière consultation le 6 janvier 2026), afin de générer la carte de résistance des paysages pyrénéens aux mouvements de l'Ours brun. Ce logiciel utilise une approche d'entropie maximale pour modéliser les niches et les distributions des espèces (Phillips *et al.* 2021) à partir de données de présence-absence de l'espèce ou de présence uniquement (ce qui est le cas ici) couplées à des données environnementales (Venne & Currie 2021). Nous avons utilisé comme données d'entrée les seules données de localisations des ours équipés de colliers GPS (N = 43 771) et/ou VHF (N = 2027) et non pas les indices de présence indirects validés. 75 % de ces localisations GPS/VHF de présence ont été considérés comme des données d'entraînement pour le modèle MaxEnt et les 25 % restants comme des données de test (voir Almasieh *et al.* 2019; Yan *et al.* 2020 pour une approche similaire). Les couches environnementales d'entrée correspondaient aux 12 variables citées plus haut.

Tous les paramètres de modélisation de MaxEnt ont été laissés à leur valeur par défaut, exceptés la fonction (transformation mathématique qui explique au mieux la présence de l'espèce) qui a été fixée comme logistique et le multiplicateur de régularisation pour lequel nous avons testé trois valeurs différentes (1, 2 et 5). L'algorithme de MaxEnt cherche en effet à égaliser la moyenne estimée de chaque variable avec sa moyenne empirique. Cependant, l'obtention d'une parfaite égalité a de grandes chances de mener à un sur-ajustement de l'aire de distribution. C'est pourquoi chaque fonction utilisée au sein du modèle liant les variables explicatives à la variable à expliquer subit une régularisation. Afin de déterminer la meilleure valeur du multiplicateur de régularisation pour la fonction logistique sélectionnée et d'évaluer les modèles obtenus, nous avons utilisé et construit une courbe ROC (*Receiver Operating Characteristics*) pour chaque valeur de multiplicateur de régularisation testée grâce à un jeu de données de validation du modèle (Fawcett 2006). Ces données de validation (qui correspondent ici à 25 % du jeu de données GPS/VHF) correspondent à des points d'absence et de présence différents et indépendants des points ayant servi à la construction du modèle et ayant la même prévalence. Nous n'avons pas eu besoin de traitement antérieur pour corriger l'autocorrélation spatiale (Almasieh *et al.* 2019) car aucune des données issues de collier GPS ou VHF, utilisées pour la calibration, n'a été utilisée pour la validation. La courbe ROC, quant à elle, représente l'évolution du taux de vrais positifs en fonction du taux de faux positifs selon les différents seuils de différenciation.

La performance d'un tel modèle utilisant des données de présence/absence d'espèces peut être évaluée en estimant l'Aire moyenne sous la courbe ROC (*Average Area under the Curve*, notée AUC: Pearce & Ferrier 2000; Thuiller 2003; Rushton *et al.* 2004). L'AUC est bornée de 0 à 1, où la valeur de 1 signifie une précision parfaite, une valeur de 0,5 indique que le modèle a la même performance qu'un modèle aléatoire,

et les valeurs $> 0,8$ ou $> 0,9$ indiquent que le modèle a une bonne précision. Nous avons comparé les AUC des courbes ROC obtenues avec des valeurs du multiplicateur de régularisation de 1, 2 et 5 et sélectionné la valeur du multiplicateur de régularisation pour laquelle l'AUC était maximale, correspondant au meilleur modèle (Fois *et al.* 2018; Almasieh *et al.* 2019). Nos résultats ont montré que la valeur maximale d'AUC (0,66) était obtenue pour le modèle avec une valeur du multiplicateur de régularisation de 1, qui correspond à la valeur AUC maximale du test lorsque les données sont tirées de la distribution MaxEnt elle-même.

Pour évaluer l'importance de chacune des 12 variables environnementales sélectionnées, nous avons estimé, grâce au test Jackknife de rééchantillonnage (Verbyla & Litvaitis 1989), son gain d'entraînement régularisé (variant de 0 à 1). Un gain plus élevé pour une variable particulière signifie que cette variable a une plus grande valeur prédictive et contribue davantage dans le MAH développé par MaxEnt.

La carte d'adéquation des habitats (sortie MaxEnt du meilleur modèle) a été finalement transformée en carte de résistance du paysage aux mouvements à l'aide de la formule « 1 – RasterValue » et normalisée sur une échelle de 1 à 1000 (selon la méthode de Pullinger & Johnson 2010; Zeller *et al.* 2014).

MODÉLISATION DE LA CONNECTIVITÉ DU PAYSAGE

Afin de passer de la carte de résistance aux cartes de corridors modélisant la connectivité fonctionnelle du paysage, diverses approches de modélisation sont possibles avec chacune leurs avantages et leurs inconvénients (Liu *et al.* 2018; Gallo *et al.* 2019). Les plus populaires sont :

- les méthodes LCP (chemin de moindre coût = *least cost path*) et LCC (corridor ou couloir de moindre coût = *least cost corridor*), qui supposent que les individus ont une connaissance parfaite (LCP) ou presque (LCC) du paysage et choisissent toujours le chemin optimal (LCP) ou l'un des chemins les plus optimaux ne dépassant pas un seuil déterminé (LCC) en termes de moindre coût parmi tous les chemins possibles (Adriaensen *et al.* 2003; McRae *et al.* 2008);

- la méthode basée sur la théorie des circuits, qui suppose que les individus n'ont aucune connaissance omnisciente de la résistance relative du paysage au-delà de leur environnement immédiat et qui présente l'avantage de prendre en compte tous les chemins possibles (Dickson *et al.* 2019).

Si l'évaluation de la connectivité des paysages est désormais très utilisée en conservation et gestion de la faune et des habitats (e.g., trame verte et bleue), le choix des méthodes est en général peu cohérent entre études et très peu d'entre elles comparent l'efficacité et la pertinence de différentes approches (Beier *et al.* 2008; Pullinger & Johnson 2010). Or, selon les données utilisées pour paramétrer la carte de résistance et le processus écologique qui nous intéresse, l'une ou l'autre approche peut s'avérer la plus appropriée (Koen *et al.* 2012; McClure *et al.* 2016; Marrotte & Bowman 2017; Zeller *et al.* 2018; Unnithan Kumar & Cushman 2022). Dans cette étude, nous avons utilisé la carte de résistance des paysages aux mouvements obtenue par la méthode MAH pour générer des cartes de connectivité fonctionnelle des paysages à l'aide des

deux approches, LCC et de la théorie des circuits, et utiliser ces cartes pour identifier les principaux corridors au sein des paysages pyrénéens pour l'Ours brun.

D'une part, la connectivité du paysage a été modélisée par la méthode du LCC implémentée dans l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ARCGIS Linkage Mapper (McRae & Kavanagh 2011; <https://linkagemapper.org/linkage-mapper-tools/>, dernière consultation le 6 janvier 2026). Cet outil utilise une carte SIG des zones principales d'habitat (encore appelées zones centrales, zones nodales ou zones cœur et notées ci-après ZC) qui sont à identifier et une carte SIG de résistance des paysages aux mouvements (ici celle générée précédemment par MaxEnt) pour identifier et cartographier les liens entre les différentes paires de ZC. Chaque cellule de la carte de résistance se voit attribuer une valeur reflétant le coût énergétique (c'est-à-dire la difficulté et le risque de mortalité) du déplacement à travers cette cellule. L'identification des ZC s'est appuyée ici sur la création d'une carte thermique de densité de points (méthode kernel de QGIS; QGIS Development Team 2021) avec un seuil 100 %, en utilisant l'ensemble des données indirectes non invasives de présence de l'Ours brun collectées dans les Pyrénées entre 1996 et 2021, validées et géoréférencées ($N = 25\,917$). Les données télémétriques n'ont pas été utilisées afin de ne pas donner davantage de poids aux zones fréquentées par les rares ours équipés de colliers GPS et ou VHF par rapport aux ours non équipés. Nous avons identifié visuellement (sans fixer de seuil précis mais de manière homogène) les ZC comme les zones de la carte thermique ayant les plus fortes densités de points de présence avérées. Les différents noyaux issus du kernel ont permis de délimiter les contours des différentes ZC. Une fois obtenues, certaines ZC ont cependant été modifiées, divisées ou ajoutées sur la base des connaissances des experts pour coller au plus près des connaissances empiriques sur l'aire de répartition de l'Ours brun dans les Pyrénées. Au total, 16 ZC allant de 5,5 km² à 550 km² ont été identifiées. Nous avons ensuite utilisé l'outil Linkage Pathways pour identifier des paires de ZC adjacentes parmi les 16 ZC et évaluer tous les chemins possibles entre ces paires de ZC pour identifier les corridors de moindre coût (LCC) qui combinent tous les chemins de coût possibles pour lesquels le coût total cumulé de déplacement entre les ZC reste inférieur à un seuil donné. Nous avons fixé une valeur seuil haute pour les coûts cumulés (50000) permettant ensuite d'explorer visuellement les différents chemins potentiels, depuis les LCP en allant vers des variantes de chemins de plus en plus coûteux (Gallo *et al.* 2019). L'outil Linkage Pathways fournit également des statistiques sur les LCC, dont le ratio CWD:LgLCC du coût cumulé du LCC (CWD) pondéré par sa longueur (LgLCC) qui évalue la difficulté pour les animaux de se déplacer entre les ZC le long du LCC (indicateur de la résistance aux mouvements ou du coût de déplacement). Des valeurs plus faibles du ratio CWD:LgLCC indiquent que les LCC sont plus favorables aux déplacements (avec une plus forte connectivité). Certains LCP ou LCC peuvent être classés comme « inactifs » par Linkage Pathways, suggérant que les liens écologiques entre les ZC sont fragiles et les déplacements sont difficiles en raison de la forte résistance du paysage (Shen *et al.* 2022). Seuls les LCC classés comme « actifs » seront représentés sur la carte finale des corridors.

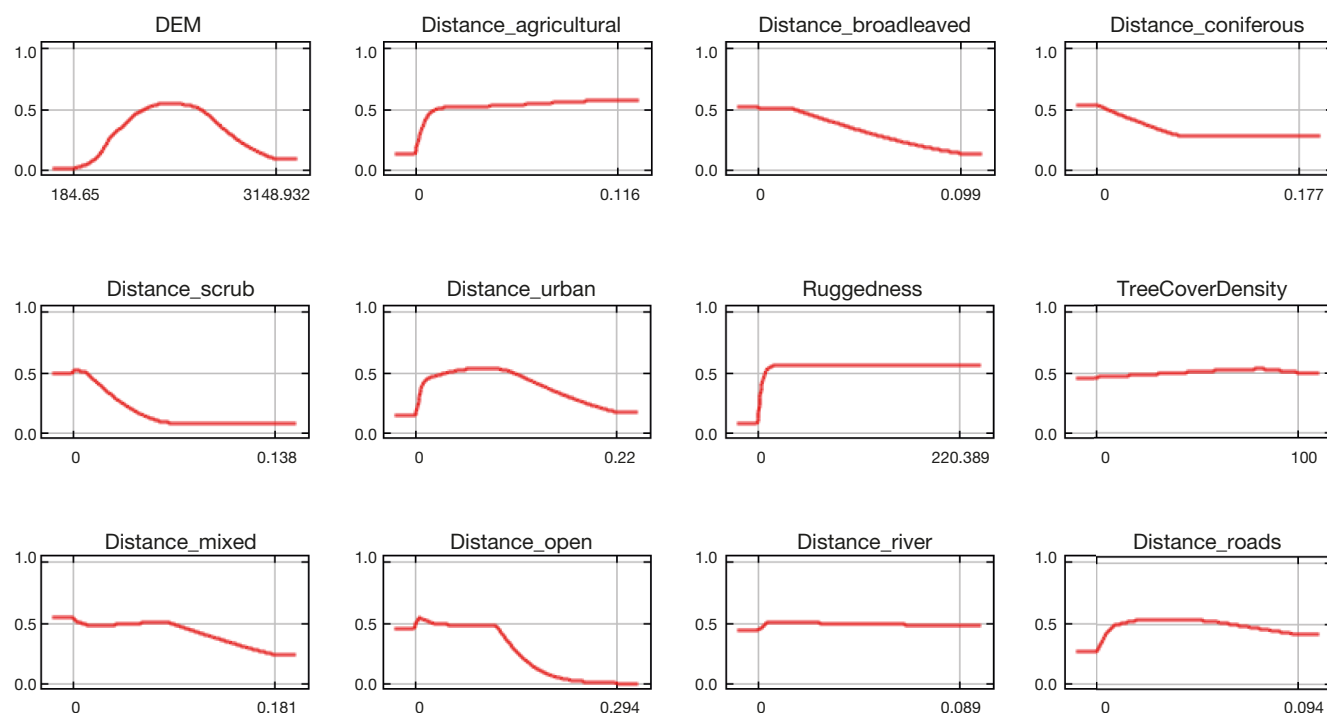


FIG. 4. — Effet des 12 variables environnementales sur l'adéquation de l'habitat de l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans les Pyrénées estimé à partir du modèle d'adéquation des habitats (MAH) implémenté sur le logiciel MaxEnt. Abréviations : **DEM**, altitude (selon le *European Digital Elevation Model*) ; **Distance_agricultural**, distance à la zone agricole la plus proche ; **Distance_broadleaved**, distance à la forêt de feuillus la plus proche ; **Distance_coniferous**, distance à la forêt de conifères la plus proche ; **Distance_mixed**, distance à la forêt mixte la plus proche ; **Distance_open**, distance à la zone ouverte la plus proche ; **Distance_river**, distance à la rivière la plus proche ; **Distance_roads**, distance à la route la plus proche ; **Distance_scrub**, distance à la zone de broussailles la plus proche ; **Distance_urban**, distance à zone urbaine la plus proche ; **Ruggedness**, rugosité du terrain ; **TreeCoverDensity**, densité de couverture forestière.

D'autre part, la connectivité du paysage a été modélisée selon la théorie des circuits électriques (les résistances étant ici celles du paysage quant aux mouvements des ours et le flux de courant, l'intensité des flux/mouvements d'animaux à travers le paysage) à l'aide du logiciel Omniscape.jl (Landau *et al.* 2021 ; <https://docs.circuitscape.org/Omniscape.jl/latest/>, dernière consultation le 6 janvier 2026 ; construit sur la base du logiciel Circuitscape.jl de Anantharaman *et al.* 2020), implémentant l'algorithme Omniscape (McRae *et al.* 2016) dans le langage de programmation Julia. L'approche Omniscape permet d'utiliser les concepts de la théorie des circuits tout en permettant de prendre en compte les mouvements dans toutes les directions, grâce à une approche par fenêtre mobile. Chaque pixel de la carte de résistance devient ainsi le centre d'une fenêtre mobile, définie comme un sous-ensemble du paysage qui est évalué pour le flux de circuit, puis compilé et reconfiguré pour fournir une mesure du flux sur l'ensemble de la zone étudiée (Gallo *et al.* 2019 ; Phillips *et al.* 2021). Cette approche est particulièrement adaptée aux espèces ubiquistes ou généralistes et très mobiles se déplaçant dans des mosaïques d'habitats naturels, semi-naturels et humains (comme l'Ours brun dans les Pyrénées). Le rayon de la fenêtre mobile a été fixé ici à 50 km car c'est un bon compromis pour étudier la connectivité à l'échelle régionale (McRae *et al.* 2016) d'une espèce aussi mobile que l'Ours brun. Il tient en effet compte de la nécessité de relier de plus grandes distances afin de considérer les mouvements qui se déroulent sur une plus longue période de temps ou encore les mouvements des

individus les plus mobiles, tout en étant représentatif des mouvements sur de plus courtes distances (mouvements des individus les moins mobiles et/ou sur une plus petite période temporelle) et qui sont plus faciles à mettre en œuvre pour l'implémentation de la connectivité (voir la partie « Modèle biologique » pour les détails). Nous avons testé la performance de ce modèle par une approche de modèle nul, en utilisant les données de localisation des indices indirects de présence d'ours collectés dans les Pyrénées en 2022 (déprédations sur troupeaux domestiques ou ruchers : N = 1047 et autres indices indirects : N = 329), à savoir les données de suivi les plus récentes disponibles au moment de notre étude. Nous avons testé s'il existait des différences significatives entre les valeurs moyennes de connectivité du paysage (ratio CWD:LgLCC) pour les zones où des indices d'Ours brun (hors déprédations) ont été collectés, pour les zones où des déprédations d'Ours brun ont été détectées et pour le modèle nul, à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis, puis nous avons comparé ces valeurs deux à deux par un test par paire (*pairwise test*) de Dunn, réalisés sur le logiciel R (R Core Team 2021).

RÉSULTATS

CARTE DE RÉSISTANCE DES PAYSAGES AUX MOUVEMENTS

Le test Jackknife du gain d'entraînement régularisé montre que la variable environnementale qui contribue le plus (ayant le gain maximal) à l'adéquation des habitats pour l'Ours brun

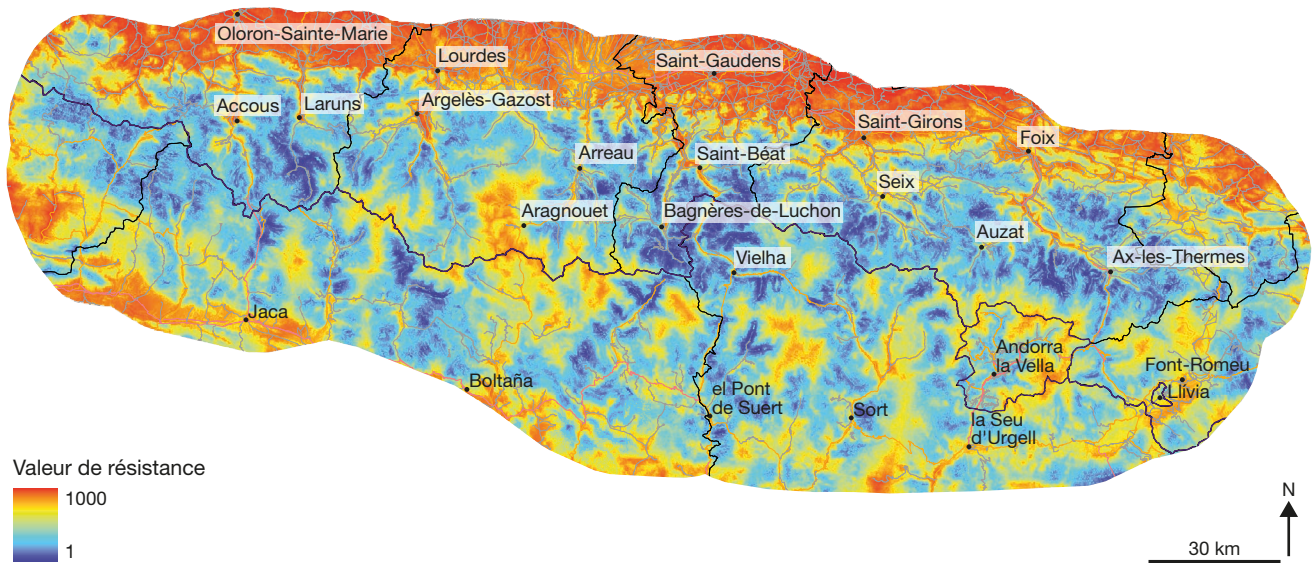


FIG. 5. — Cartes de la résistance des paysages pyrénéens aux mouvements de l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 générées à partir du Modèle d'adéquation des habitats (MAH) implémenté sur le logiciel MaxEnt. Plus on va de la couleur bleue à la couleur rouge, plus la valeur de la résistance augmente, et plus le mouvement des ours à travers le paysage est difficile. Source : Esri, NASA, NGA, USGS.

dans les Pyrénées (d'après le MAH de MaxEnt) lorsqu'elle est utilisée isolée est l'altitude MNT (gain = 0,11), puis viennent la distance aux zones agricoles (gain = 0,08), la rugosité (gain = 0,06) et la distance aux routes (gain = 0,03) ou aux zones urbaines (gain = 0,025) (Fig. 3). La somme des gains des 12 variables environnementales atteint quant à elle 0,17, ce qui reste relativement faible.

L'effet de l'altitude sur l'adéquation des habitats présente une courbe de réponse en cloche avec un maximum pour les altitudes intermédiaires, indiquant que l'ours fréquente d'avantage les zones d'altitude intermédiaire (Fig. 4 – DEM). Les valeurs de rugosité les plus faibles ne semblent pas favorable aux ours. Finalement, les distances les plus faibles aux routes, aux zones agricoles et aux zones urbaines présentent des valeurs faibles d'adéquation des habitats.

La carte de résistance des paysages aux mouvements pour l'Ours brun dans les Pyrénées obtenue à partir du MAH présente ainsi des valeurs particulièrement élevées (représentées en rouge-orangé sur la Figure 5) à proximité des grandes zones agricoles et urbaines (notamment les zones de plaines au nord et au sud concentrant les activités humaines : zones agricoles intensives, villes majeures et autoroutes) et des principaux axes routiers qui parcourent les vallées qui traversent le massif Pyrénéen sur un axe essentiellement nord-sud (e.g., axes Oloron-Sainte-Marie – Accous ou Laruns, Lourdes – Argelès-Gazost, Lannemezan – Arreau – Aragnouet, Saint Gaudens – Saint-Béat – Bagnères de Luchon ou Vielha, Saint Girons – Seix, Foix – Ax les Thermes). Elle présente également des valeurs relativement élevées mais plus diffuses dans le paysage au niveau des hauts massifs, liées essentiellement à la haute altitude moins favorable à l'Ours brun (e.g., massifs du Néouvielle et du Pic de Bigorre).

MODÉLISATION DE LA CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE DU PAYSAGE À L'AIDE DE LINKAGE MAPPER

La modélisation de la connectivité fonctionnelle des paysages pyrénéens pour l'Ours brun à l'aide de l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ArcGIS Linkage Mapper (Figs 6 ; 7 ; Tableau 1) a permis d'identifier dans la zone d'étude 32 LCC entre les paires de ZC, dont seulement quatre sont classés comme « corridors écologiques inactifs » (entre les paires de ZC 1-12, 2-13, 2-12, 3-5) car leurs coûts cumulés présentent des valeurs particulièrement hautes. Les 28 autres LCC classés comme « corridors écologiques actifs » ont une longueur LgLCC qui varie entre 6,1 et 84,6 km (moyenne $\pm$ écart type = $24,6 \pm 19,2$ km). Le rapport CWD:LgLCC de ces 28 LCC actifs varie entre 110 et 495 (moyenne $\pm$ écart type = $243,8 \pm 95,6$). Les valeurs les plus faibles du ratio CWD:LgLCC (≤ 155), pour lesquelles les coûts de déplacement le long du LCC sont minimisés, ont été obtenues entre les paires de ZC 3-6, 3-13 et 6-13 situées au nord du Val d'Aran, ainsi qu'entre la paire de ZC 13-16 située un peu plus au sud au niveau de la vallée de Bénasque en Aragon. Les valeurs les plus élevées du ratio CWD:LgLCC (> 400), pour lesquelles les coûts de déplacement le long du LCC sont les plus importants, ont été obtenues entre les paires de ZC 10-11 et 10-16 situées au niveau des hauts massifs du Néouvielle et du Mont Perdu, ainsi qu'entre la paire de ZC 10-8 située au niveau du Val d'Azun.

MODÉLISATION DE LA CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE DU PAYSAGE À L'AIDE D'OMNISCAPE

La modélisation de la connectivité fonctionnelle du paysage à l'aide du logiciel Omniscape.jl a permis d'identifier des zones avec des valeurs de connectivité élevées (proches du maximum de 9,66 ; représentées en bleu sur la Figure 8), correspondant

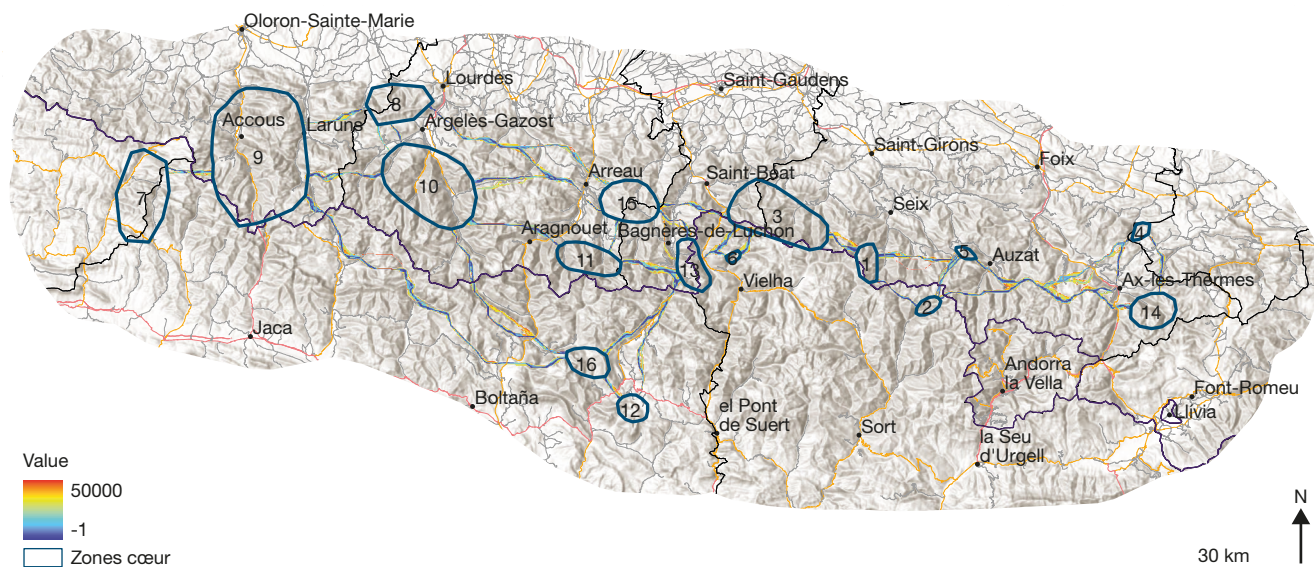


FIG. 6. — Carte des corridors de moindre coût (LCC) entre les Zones Cœur (ZC) d'habitat pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans le massif pyrénéen générée par l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ArcGIS Linkage Mapper à partir de la surface de résistance basée sur le Modèle d'adéquation des habitats (MAH). La couleur qui varie du bleu (pour les valeurs les plus faibles) au rouge (pour les valeurs les plus élevées) indique dans quelle mesure le chemin entre les paires de ZC est plus coûteux (avec un seuil max de 50 000) par rapport au corridor de moindre coût (LCC) reliant la paire de ZC (valeur de -1). Source : Esri, NASA, NGA, USGS.

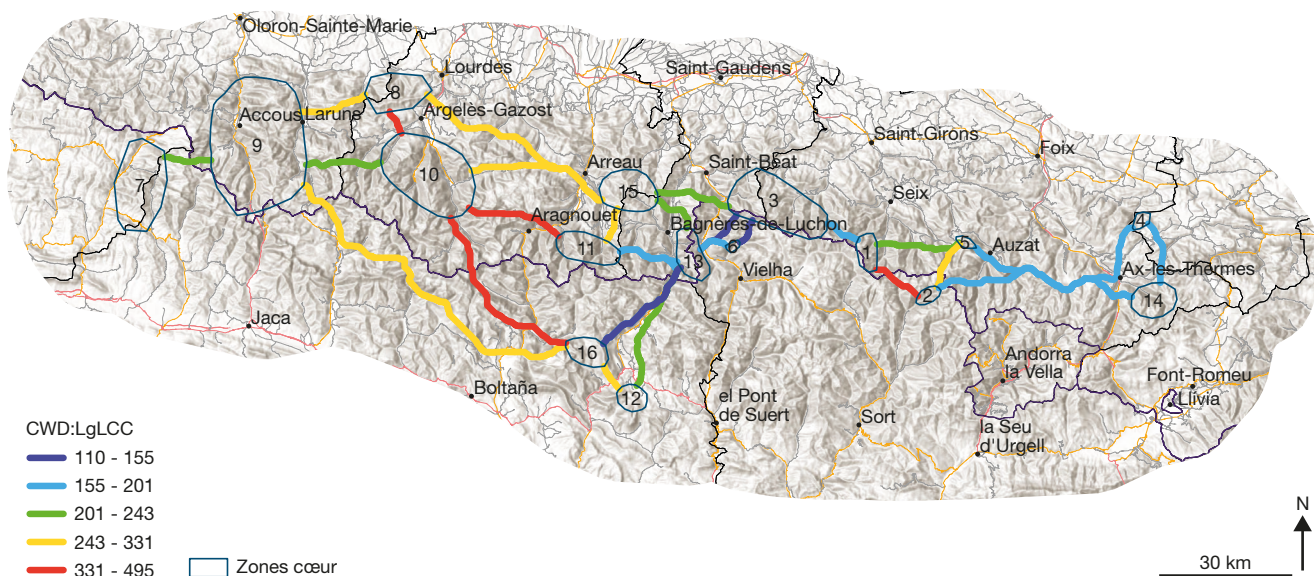


FIG. 7. — Carte des corridors entre les Zones Cœur (ZC) d'habitat pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans le massif pyrénéen générée par l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ArcGIS Linkage Mapper à partir de la surface de résistance basée sur le Modèle d'adéquation des habitats (MAH), représentées en terme de ratio CWD:LgLCC du coût pondéré (CWD) du corridor de moindre coût (LCC) par sa longueur (LgLCC). Les couleurs varient du rouge pour la classe de ratio CWD:LgLCC la plus élevée [331-495] au bleu pour la classe de ratio CWD:LgLCC la plus faible [110-155]. Des valeurs plus faibles du ratio CWD:LgLCC indiquent des LCC plus favorables à la connectivité du paysage. Source : Esri, NASA, NGA, USGS.

à des zones de grande perméabilité aux mouvements avec une naturalité potentielle élevée, telles qu'au niveau de la vallée de Bénasque en Aragon ou du secteur du Luchonnais. Elle montre également des zones avec des valeurs de connectivité faibles (proches de 0 ; représentées en rouge/orangé sur la Figure 8) correspondant à des zones où les mouvements sont fortement entravés, notamment au niveau des zones urbaines

et agricoles de plaine au nord (Oloron-Sainte-Marie, Lourdes, Saint-Gaudens, Saint Giron, Foix) et au sud (Jaca) du massif pyrénéen, ou encore au niveau des hauts massifs caractérisés par des altitudes élevées (Néouvielle dans le département des Hautes-Pyrénées en France, Aneto au nord-est de l'Aragon, Parc national d'Aigüestortes et lac Saint Maurice au nord-ouest de la Catalogne, Est de l'Andorre).

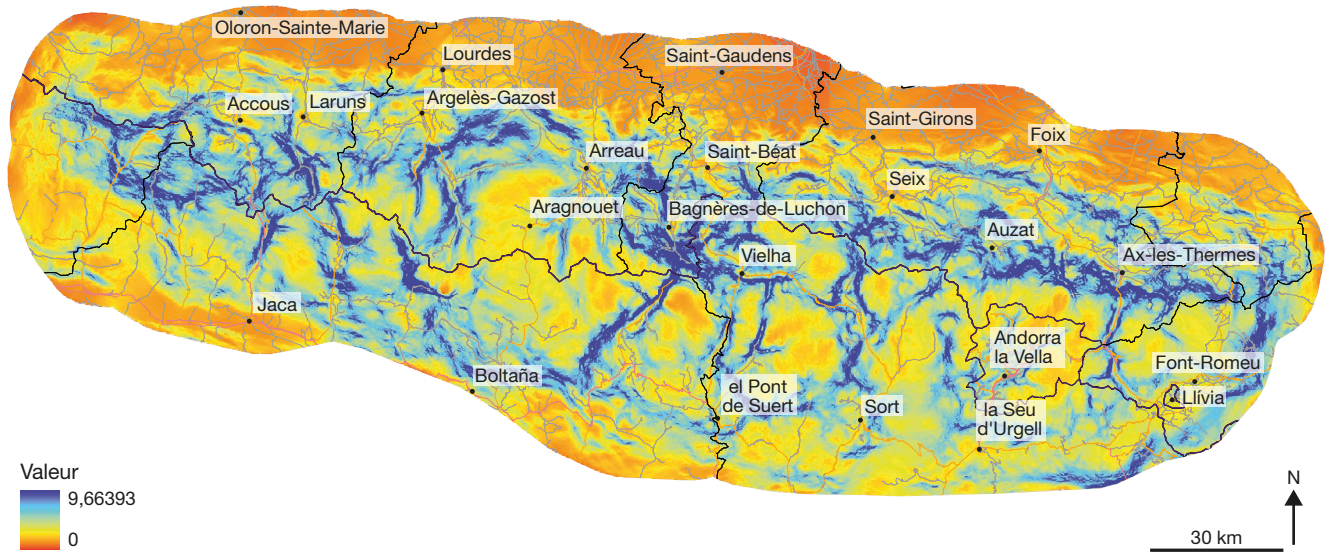


FIG. 8. — Carte de connectivité du paysage pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans le massif pyrénéen générée par le logiciel Omniscape.jl à partir de la surface de résistance basée sur le Modèle d'adéquation des habitats (MAH). Les valeurs les plus fortes de connectivité (couleur bleu) indiquent les zones de plus grande perméabilité aux mouvements avec une naturalité potentielle plus élevée, alors que les valeurs les plus faibles (couleur rouge/orangée) correspondent aux goulets d'étranglement où les mouvements sont entravés par une forte résistance du paysage. Source : Esri, NASA, NGA, USGS.

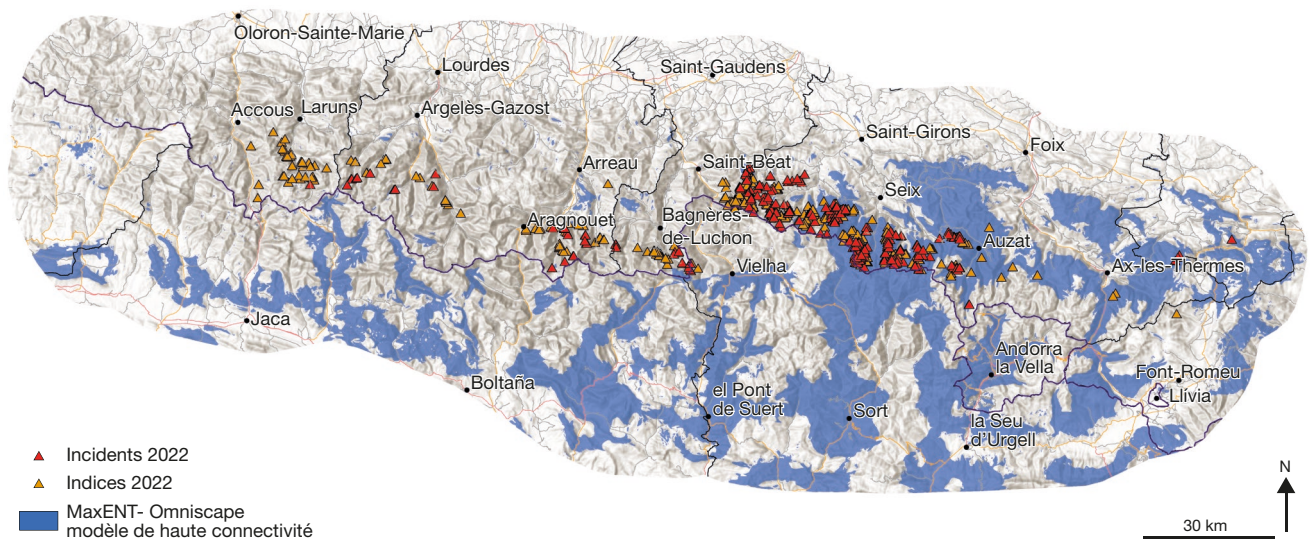


FIG. 9. — Carte des zones de plus haute connectivité du paysage pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans le massif pyrénéen (zones en bleu) identifiées par le logiciel Omniscape.jl à partir de la carte de résistance basée sur le Modèle d'adéquation des habitats (MAH). Les déprédations (notées incidents) et les indices d'ours hors déprédations (notées indices) de 2022 utilisées pour la validation du modèle sont représentées par des triangles rouge et des triangles orange, respectivement. Source : Esri, NASA, NGA, USGS.

Les déprédations d'Ours brun sur troupeaux domestiques et les autres indices indirects d'ours de 2022 (points en rouge « incidents » et orange « indices », respectivement) ont été détectés essentiellement dans les zones de plus haute connectivité du paysage identifiées par Omniscape.jl (zones en bleu) (Fig. 9). Les valeurs moyennes de connectivité du paysage des localisations où des indices indirects de présence d'Ours brun hors déprédations (« indices ») ont été collectés en 2022 ($N = 329$), pour les zones où des déprédations sur troupeaux domestiques ou ruchers par l'ours

(« déprédations ») ont été détectées en 2022 ($N = 1\,047$) et pour le modèle nul ($N = 1\,500$) diffèrent significativement ($\chi^2 = 767,26$; $P = 2,46 \times 10^{-162}$; $N = 2\,876$; Fig. 10). Plus spécifiquement, les valeurs de connectivité du paysage moyennes pour les localisations des « indices » sont significativement plus élevées que celles du modèle nul ($P_{\text{Holm-adj}} = 2,14 \times 10^{-168}$). De même, les valeurs de connectivité du paysage pour les localisations des « déprédations » sont significativement plus élevées que les valeurs du modèle nul ($P_{\text{Holm-adj}} = 1,26 \times 10^{-13}$).

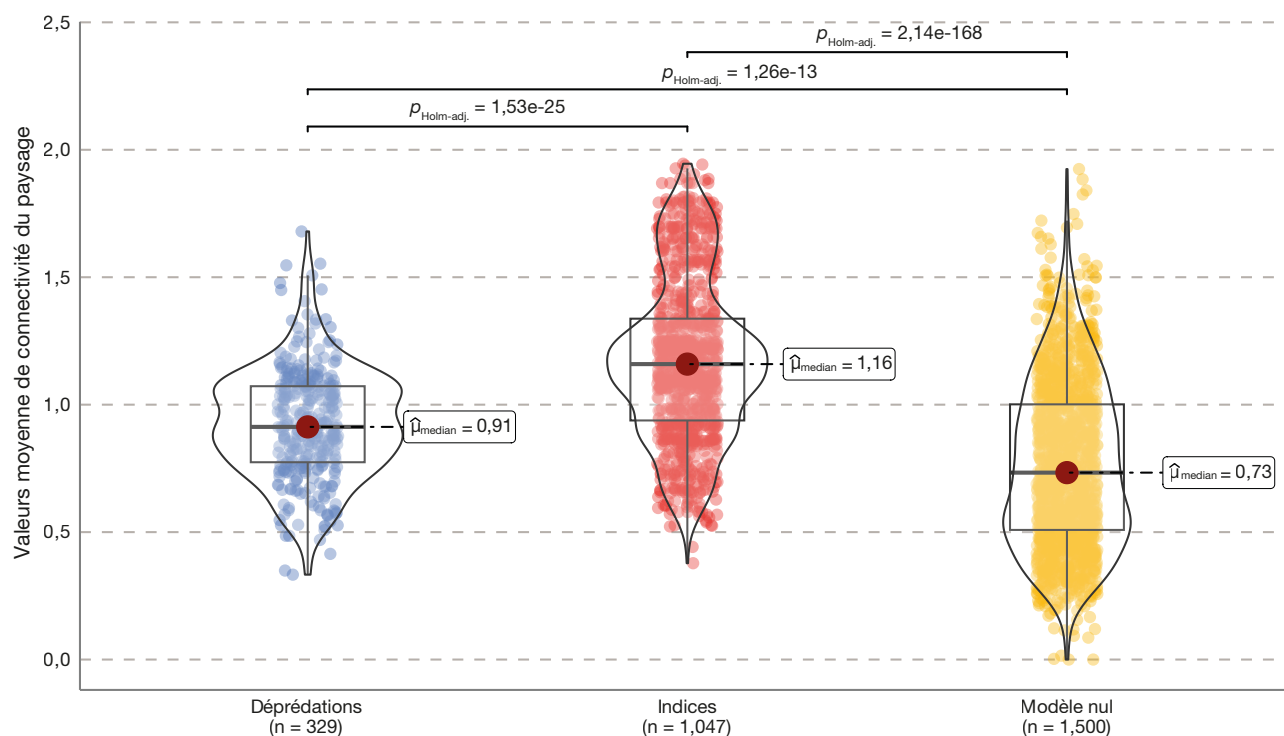


FIG. 10. — Boîtes à moustaches comparant les valeurs moyennes de connectivité (en termes de *mean flow potential*) des paysages pyrénéens pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758, estimées par le logiciel Omniscape.jl à partir de la carte de résistance basée sur le modèle adéquation des habitats (MAH), autour des zones où des indices d'Ours brun (hors déprédations) ont été collectés en 2022, les zones où des déprédations par l'Ours brun ont été détectées en 2022 et le modèle nul. μ_{median} correspond à la valeur de la médiane du groupe. $p_{\text{Holm-adj}}$ donne le résultat du test de comparaison de moyennes entre deux groupes. Source: OFB & WRI.

DISCUSSION

La connectivité du paysage est un enjeu clé pour la population d'Ours brun des Pyrénées considérée en danger critique d'extinction, qui souffre d'une faible diversité génétique, d'une forte consanguinité, d'un isolement des autres populations européennes et d'une fragmentation en deux noyaux. Cette étude a permis d'établir pour la première fois des cartes transfrontalières de résistance des paysages aux mouvements et de connectivité fonctionnelle des paysages pour l'Ours brun dans les Pyrénées. Elle a permis en outre d'identifier les principales barrières et principaux filtres naturels et anthropogéniques aux mouvements et les principaux corridors de déplacements des ours au sein du massif pyrénéen et notamment entre les deux noyaux historiques de population encore partiellement isolés de nos jours.

VARIABLES ENVIRONNEMENTALES AFFECTANT LA RÉSISTANCE DES PAYSAGES AUX MOUVEMENTS

Nos résultats suggèrent que les routes, les zones agricoles de plaines et les zones urbanisées (où la présence de l'homme est omniprésente en journée et les activités et infrastructures humaines nombreuses) présentent une résistance élevée et constituent des filtres voire des barrières comportementales (e.g., routes à forte circulation) ou physiques (e.g., routes clôturées) aux mouvements pour l'Ours brun dans les Pyrénées. Ces résultats se traduisent sur les cartes de notre étude par l'existence de fortes valeurs de résistance du paysage aux

mouvements (Fig. 5) et de faibles valeurs de connectivité du paysage (Figs 6-8) au niveau des zones de plaine urbanisées et agricoles au nord et au sud du massif pyrénéen, ainsi que dans les principales vallées parcourues par des axes routiers majeurs qui traversent le massif du nord au sud.

Ces résultats sont cohérents avec les études précédentes sur cette population (Martin *et al.* 2012; Piédallu *et al.* 2019; Kervellec *et al.* 2023), ainsi que sur d'autres populations d'Ours brun (e.g., Mateo-Sánchez *et al.* 2014; Fedorca *et al.* 2019; García-Sánchez *et al.* 2022). Kervellec *et al.* (2023) montrent notamment que le réseau routier entrave les mouvements de l'Ours brun dans les Pyrénées, ce qui conduit à des domaines vitaux plus petits lorsque la densité routière augmente (dans une zone à faible densité de routes [1,38 km/km²], le domaine vital est 1,4 fois plus grand pour les mâles et 1,6 fois plus grand pour les femelles que dans une zone à forte densité de routes [8,29 km/km²]). Par ailleurs, Kervellec *et al.* (2023) et Piédallu *et al.* (2019) montrent que la densité des ours pyrénéens diminue avec la densité humaine, alors que dans les Carpates, les facteurs anthropiques (zones urbaines densément peuplées et infrastructures linéaires) sont généralement évités par l'Ours brun lorsqu'il se déplace dans le paysage (García-Sánchez *et al.* 2022). Les résultats télémétriques de Sainz de la Maza & Nunes (2001) montrent finalement que l'Ours brun en Catalogne évite les zones trop proches des villages, des routes et des sentiers forestiers (situées à une distance inférieure à 1 km, 500 m et 100 m, respectivement).

TABLEAU 1. — Statistiques descriptives des 32 corridors de moindre coût (**LCC**) entre Zones Cœur (**ZC**) d'habitat de l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans les Pyrénées générées par l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ArcGIS Linkage Mapper à partir de la carte de résistance basée sur le modèle adéquation des habitats (MAH). Note : La table comprend les informations sur l'identité des deux ZC reliées par le LCC (**ZC A** et **ZC B**), le type de LCC (actif vs inactif), la distance Euclidienne entre les deux ZC (**EucD** en m), la longueur du LCC entre les deux ZC (**LgLCC** en m), le ratio du coût cumulé du LCC (CWD) pondéré par la distance Euclidienne entre les deux ZC (EucD) (**Ratio CWD:EucD**) et le ratio du coût cumulé du LCC (CWD) pondéré par la longueur du LCC (**Ratio CWD:LgLCC**).

ZC A	ZC B	Type de LCC	EucD (m)	LgLCC (m)	Ratio CWD:EucD	Ratio CWD:LgLCC
1	12	Inactif	56084	81802	283,05	194,06
1	13	Inactif	33303	42895	241,69	187,64
2	12	Inactif	64068	93902	318,25	217,14
3	5	Inactif	29164	33994	235,53	202,07
1	2	Actif	10964	11902	359,35	331,03
1	3	Actif	7244	8757	198,6	164,28
1	5	Actif	17834	19875	265,51	238,25
2	5	Actif	10643	11871	271,95	243,81
2	14	Actif	43018	51952	230,64	190,98
3	6	Actif	5269	6448	134,93	110,26
3	13	Actif	9218	12170	177,58	134,5
3	15	Actif	15713	17848	257,65	226,83
4	5	Actif	35494	51482	279,17	192,47
4	14	Actif	12559	15024	201,6	168,52
5	14	Actif	36653	43675	208,43	174,92
6	13	Actif	5218	7001	208,21	155,18
7	9	Actif	10132	11115	243,12	221,62
8	9	Actif	14884	16151	334,68	308,43
8	10	Actif	5171	6086	542,04	460,55
8	15	Actif	43474	50730	360,71	309,12
9	10	Actif	16663	18554	224,76	201,85
9	16	Actif	68812	84556	335,32	272,88
10	11	Actif	20577	22801	548,45	494,95
10	15	Actif	27900	33889	385,48	317,35
10	16	Actif	36875	44367	502,84	417,93
11	13	Actif	12652	14370	208,03	183,16
11	15	Actif	7489	8305	311,25	280,67
11	16	Actif	16640	41405	405,87	163,11
12	13	Actif	27260	32047	257,69	219,2
12	16	Actif	6053	6664	297,91	270,59
13	15	Actif	7721	11387	326,69	221,52
13	16	Actif	24001	27204	172,04	151,79
ACTIFS		MEAN	19861,82	24558,43	294,66	243,78
		SD	15251,41	19209,96	107,71	95,62
		TOTAL	556131	687636	8250,50	6825,75
		MIN	5171	6086	134,93	110,26
		MAX	68812	84556	548,45	494,95
		N	28	28	28	28

Nos résultats indiquent par ailleurs que les ours pyrénéens évitent les terrains de plus faible altitude et avec une rugosité très faible (terrains les plus plats), qui correspondent généralement aux zones de plaine urbanisées ou agricoles avec une forte densité humaine et/ou des activités et infrastructures humaines omniprésentes. Ils préféreraient les paysages de montagne à forte complexité topographique, correspondant généralement à des zones refuges éloignées des activités humaines (Kervellec *et al.* 2023) offrant de meilleurs abris, sites de mise bas et habitats complémentaires d'alimentation (Nellemann *et al.* 2007 ; May *et al.* 2008 ; GÜthlin *et al.* 2011). Néanmoins, nos résultats suggèrent aussi que les plus hautes altitudes pyrénéennes (e.g., Néouvielle, Pic du Midi de Bigorre, Mont Perdu, Aneto ; Figs 6-8) pourraient conférer une résistance importante aux mouvements pour l'Ours brun, en lien probablement avec la présence de falaises et autres très fortes pentes (> 70 %) difficilement franchissables par l'ours, la présence de neige au printemps, une faible disponibilité alimentaire, et l'absence de couvert forestier refuge à proximité pour se cacher.

Ces résultats sont cohérents avec ceux de Sainz de la Maza & Nunes (2001) sur les données télémétriques dans les Pyrénées Catalanes qui montrent que l'Ours brun sélectionne des altitudes comprises entre 800 et 1800 m d'altitude et des pentes de 30-60°. Clevenger *et al.* (1992) ont également montré que l'Ours brun, dans les montagnes cantabriques espagnoles, habitait des zones d'altitude plus faibles que celles qu'on pouvait attendre pour une distribution aléatoire, mais toujours au-dessus de l'altitude moyenne des villages. Dans les Carpates, les données de localisations des colliers GPS de 13 Ours bruns ont montré qu'ils se déplaçaient entre une altitude minimale de 234 m et maximale de 1 634 m, alors que le point culminant atteignait plus de 2 300 m (Pop *et al.* 2018) et la pente a été identifiée comme un facteur prédictif des flux génétiques à travers le paysage, les ours utilisant les pentes les plus douces pour limiter les contraintes énergétiques (Fedorca *et al.* 2019). Finalement, l'étude de García-Sánchez *et al.* (2022) sur l'Ours brun dans les montagnes des Carpathes suggère que les mâles comme les femelles choisissent des pentes faibles à modérées

pour se déplacer, bien que la tolérance des femelles pour les pentes raides et les altitudes élevées soit légèrement supérieure à celle des mâles, peut-être en lien avec les zones refuges que ces milieux peuvent constituer quand les femelles sont suitées et du fait de la plus petite morphologie des femelles qui serait plus adaptée pour les déplacements dans les zones escarpées que celle des mâles plus massifs.

CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE DES PAYSAGES ENTRE LES DEUX NOYAUX HISTORIQUES DE POPULATION

Ces fortes valeurs de résistance du paysage aux mouvements et ces faibles valeurs de connectivité du paysage qui apparaissent au niveau du massif du Néouvielle (une barrière granitique imposante et de haute altitude, s'étageant entre 1 800 et 3 091 m) et du Pic du Midi de Bigorre (culminant à 2 876 m) pourraient expliquer en grande partie pourquoi le noyau occidental (dernier noyau historique de présence des ours de souche pyrénéenne qui a bénéficié de la translocation de deux femelles d'origine slovène en 2018) et le noyau centro-oriental (issu des neuf ours d'origine slovène transloqués entre 1996 et 2016) demeurent encore de nos jours fortement isolés l'un de l'autre, malgré la croissance démographique et l'expansion spatiale de la population ces dernières années (Sentilles *et al.* 2024). La traversée des ours d'un noyau à l'autre serait notamment contrainte par l'altitude élevée et les fortes pentes qui caractérisent ces massifs. L'utilisation de cette zone par les ours pourrait être par ailleurs minimisée du fait de la faible qualité de leurs habitats à fine échelle pour l'ours (Martin *et al.* 2012) en lien avec les ressources alimentaires réduites, l'absence de zones refuges et la forte fréquentation touristique de ce secteur des Pyrénées.

Depuis 2016, seulement trois ours mâles semblent avoir réussi à passer d'un noyau à l'autre, leur traversée ayant été détectée grâce à la présence de fèces et/ou de poils associés à ces individus successivement dans les deux noyaux (Sentilles *et al.* 2021a). Néanmoins, les corridors utilisés par ces ours pour passer d'un noyau à l'autre restent peu connus du fait de l'absence de localisations de colliers GPS et VHF ou des rares indices de présence indirects d'ours collectés entre les deux noyaux (seulement des empreintes observées en 2020 au niveau du Port de Campbieil à 2 596 m d'altitude au sud du Massif du Néouvielle).

La carte de connectivité du paysage générée à l'aide de l'outil Linkage Pathways permet d'identifier des corridors que les ours pyrénéens pourraient potentiellement emprunter pour passer d'un noyau à l'autre en minimisant la résistance du paysage et les coûts de déplacements (voir les corridors entre les ZC8, ZC9, et ZC10 d'une part à l'ouest (noyau occidental) et les ZC11, ZC15 et ZC16 d'autre part à l'est (noyau central) sur les Figures 6 et 7). Cependant, même si ces corridors minimisent les coûts de déplacements pour les ours, ils sont caractérisés par les ratios CWD:LgLCC les plus élevés observés sur la zone d'étude parmi tous les LCC identifiés (notamment 495 pour le LCC entre ZC10 et ZC11 et 418 pour le LCC entre ZC10 et ZC16; Tableau 1; Fig. 7), ce qui signifie qu'ils sont peu favorables aux mouvements. Tous ces corridors traversent en effet non seulement des zones de

haute altitude ayant une forte résistance aux mouvements, mais aussi une route majeure (la route Bielsa A136 – D173 Aragnouet – D929 Arreau), permettant à très peu d'ours de traverser d'un noyau à l'autre.

EFFET DIFFÉRENTIEL DES ROUTES SUR LES MOUVEMENTS SELON LEURS CARACTÉRISTIQUES

Nous avons montré que les routes présentaient une résistance élevée aux mouvements des ours dans les Pyrénées. En première approche, notre modèle a été construit en donnant par défaut une valeur de résistance égale à tous les types de routes (identifiées à partir d'OpenStreetMap), faute de données disponibles pour caractériser plus finement les routes à l'échelle transfrontalière pyrénéenne (France, Espagne, Andorre). Or, selon la littérature, plusieurs caractéristiques des routes pourraient affecter la propension de l'Ours brun à traverser ces routes, dont notamment le volume de trafic. Percy (2003) a par exemple trouvé que la fréquence de traversée des routes était négativement corrélée avec le volume de trafic horaire chez le Grizzly. Selon Northrup *et al.* (2012), un volume moyen de trafic aussi faible que dix véhicules/24 h pourrait agir comme une barrière comportementale aux mouvements pour les grizzlis. D'autres études encore indiquent que les ours sont incapables de traverser des routes avec des volumes moyens de trafic supérieurs à 2 400 véhicules/24 h (Waller & Servheen 2005) ou 4 800 véhicules/24 h (Graves *et al.* 2006).

Le fait que nous n'ayons pas pu obtenir des données transfrontalières homogènes de volume de trafic des routes dans cette étude pourrait expliquer, en partie (car l'effet de l'altitude est également à prendre en compte), pourquoi, par exemple, le corridor identifié par l'outil Linkage Pathways qui traverse la route Bossost N230 – N125 Fos (OTP 2018) dans le Val d'Aran en Catalogne entre les ZC13 et ZC6 (Fig. 7) présente un ratio CWD:LgLCC bien plus faible (< 155) que les corridors traversant la route Bielsa A136 – D173 Aragnouet – D929 Arreau (> 300), alors que cette dernière route présenterait un trafic journalier en moyenne bien inférieur (environ 3 500 véhicules/24 h en 2015) à celui de la route Bossost N230 – N125 Fos (environ 1 000 véhicules/24 h en 2015; selon l'Observatoire franco-espagnol des trafics dans les Pyrénées 2018: https://www.occitanie.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/otp_document_no8b.pdf, dernière consultation le 6 janvier 2026).

Au-delà du volume de trafic journalier moyen des routes, la présence de clôtures (e.g., sur la deux fois deux voies D821 entre Lourdes et Argelès-Gazost) ou de passages à faune au-dessus ou au-dessous des routes, ainsi que la variabilité et la prévisibilité spatiales et temporelles du volume de trafic (non cartographiées dans notre étude car les données sont indisponibles à l'échelle des Pyrénées) semblent également importantes pour évaluer l'effet barrière ou filtre aux mouvements des routes pour l'Ours brun (McLellan & Shackleton 1988; Chruszcz *et al.* 2003). Plusieurs études ont ainsi montré que les routes étaient traversées par l'Ours brun préférentiellement pendant la nuit ou tôt le matin lorsque le trafic était plus faible et les ours plus actifs (Waller & Servheen 2005; Graves *et al.* 2006; Graham *et al.* 2010; Northrup *et al.* 2012; Skuban *et al.* 2017).

Finalement, certains facteurs environnementaux en lien avec les routes peuvent aussi affecter la propension des ours à les traverser, tels que la présence de sites d'alimentation attractifs (Waller & Servheen 2005) ou de partenaires potentiels (Gibeau *et al.* 2002; Lewis *et al.* 2011) situés à proximité des routes. Chruszcz *et al.* (2003) montrent par ailleurs que les grizzlis du Parc national de Banff sont plus susceptibles de traverser des routes aux endroits où l'habitat autour des routes est de plus grande qualité. De plus, les ours sont davantage susceptibles de traverser des routes à forte circulation lorsqu'ils se déplacent d'un habitat de faible qualité à un autre de qualité supérieure. L'étude de Graham *et al.* (2010) suggère finalement que les traversées de route chez le Grizzly se produisent le plus souvent près des ruisseaux et dans des zones ouvertes avec des scores de verdure élevés.

HÉTÉROGÉNÉITÉS INTER-INDIVIDUELLE ET TEMPORELLE

En première approche, nous avons considéré que tous les ours de notre population étaient affectés pour leurs mouvements de la même manière par les différentes variables environnementales. Or, la littérature montre par exemple que tous les individus ne perçoivent pas de la même manière l'effet barrière d'une route chez l'Ours brun. Le sexe des individus peut notamment influencer leur sensibilité au volume de trafic routier et leur propension à traverser une route. Les mâles seraient ainsi en général plus enclins à traverser les routes que les femelles (Gibeau *et al.* 2002; Chruszcz *et al.* 2003; Skuban *et al.* 2017; mais des exceptions existent: Graham *et al.* 2010; Lewis *et al.* 2011). En Slovaquie, Skuban *et al.* (2017) ont constaté par exemple que les mâles pouvaient traverser des routes avec un trafic journalier moyen annuel ($\leq 5\,000$ véhicules/24 h) supérieur aux femelles ($< 4\,000$ véhicules/24 h).

D'autres caractéristiques individuelles (e.g., statut reproducteur, classe d'âge, personnalité) pourraient également affecter la probabilité d'un individu de traverser une route. Ainsi, les femelles solitaires ou avec des oursons d'un an et plus traverseraient plus fréquemment les routes que celles accompagnées d'oursons de l'année (Graves *et al.* 2006). Par ailleurs, les mouvements des deux mâles de la population pyrénéenne ayant les plus grands domaines vitaux ne sont pas affectés par la densité des routes, contrairement aux femelles et aux autres mâles (Kervellec 2024). Finalement, Chruszcz *et al.* (2003) montrent que les individus habitués aux activités humaines se tiennent plus près des routes que les individus plus méfiants chez l'Ours brun.

Finalement, la connectivité n'a pas seulement une dimension spatiale, mais elle peut varier également dans le temps (Zeller *et al.* 2019). Il existerait notamment un effet saison (Doğan & Şahin 2017; García-Sánchez *et al.* 2022; Kervellec *et al.* 2023) avec une fréquence de traversée de route plus élevée pendant la période d'hyperphagie (définie dans cette étude d'août à novembre) qu'en période d'accouplement (définie ici d'avril à juillet) indépendamment de l'âge et du sexe (Skuban *et al.* 2017). Mais d'autres études ont révélé que l'effet saison pouvait également varier en fonction du sexe. Chruszcz *et al.* (2003) montrent ainsi que les Ours bruns mâles traversent les routes moins volontiers que les femelles durant la saison de disponibilité des baies.

COMPLÉMENTARITÉ DES APPROCHES BASÉES SUR LES LCC ET LA THÉORIE DES CIRCUITS

Les cartes générées à l'aide d'une part de l'approche LCC implémentée sur l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ArcGIS Linkage Mapper et d'autre part de l'approche de la théorie des circuits implémentée sur le logiciel Omniscape.jl, à partir de la même carte de résistance des paysages aux mouvements obtenue par la méthode MAH, sont relativement concordantes (Figs 6-8). Par exemple, les deux modèles identifient un corridor traversant la route N20 à environ cinq kilomètres au sud d'Aix-les-Thermes (Fig. 11) et de la route N230 au sud de Bossost au Val d'Aran (Fig. 12).

La carte de connectivité du paysage générée par le logiciel Omniscape.jl est néanmoins dans l'ensemble plus complexe à interpréter (car ce sont des flux qui sont représentés) que la carte de connectivité générée par l'outil Linkage Pathways qui représente pour chaque LCC les coûts en termes de déplacements (Gallo *et al.* 2019). Cependant, le logiciel Omniscape.jl a permis l'identification de corridors non identifiés par l'outil Linkage Pathways, notamment entre les ZC2 et ZC12 à l'ouest du Montcalm et vers le Parc naturel de l'Alt Pirineu en Catalogne (Fig. 8). Inversement, l'outil Linkage Pathways (Fig. 7) a permis d'identifier la présence de plusieurs corridors entre la ZC10 et les ZC11 et ZC16 qui n'apparaissent pas sur la carte générée par le logiciel Omniscape.jl probablement en lien avec les rapports CWD:LgLCC très élevés de ces LCC (> 330) (Figs 6-8). En effet, le mouvement réel est probablement un compromis entre la connaissance complète (approche par LCC) et l'ignorance totale (approche par la théorie des circuits) de la résistance du paysage aux mouvements par les ours.

Par ailleurs, en évitant la nécessité d'identifier et de délimiter des ZC distincts, le logiciel Omniscape.jl permet une évaluation plus détaillée de la connectivité au sein des zones qui pourraient autrement être définies comme des ZC. À noter que notre test de validation par modèle nul suggère que l'approche Omniscape.jl est particulièrement prometteuse pour identifier les corridors favorables aux mouvements. En effet, la valeur de connectivité du paysage était en moyenne plus élevée au niveau des localisations des indices de présence de l'ours en 2022 que pour des points choisis aléatoirement dans le paysage.

Ces deux approches sont donc finalement très complémentaires, une bonne concordance entre les deux modèles pour l'identification d'un corridor renforçant notre confiance dans la pertinence de ce corridor pour les mouvements de l'Ours brun dans les Pyrénées.

APPLICATION À L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE À FINE ÉCHELLE

Bien que notre étude soit axée sur l'identification de la connectivité du paysage à grande échelle, les cartes générées peuvent également être analysées à plus petite échelle pour étudier les petits corridors écologiquement importants, localiser les zones à risques de collisions routières et aider à la planification des ouvrages ou autres aménagements du territoire pour favoriser une meilleure connectivité des paysages pyrénéens pour l'Ours brun et prévenir les mortalités par collision (Belote *et al.* 2016).

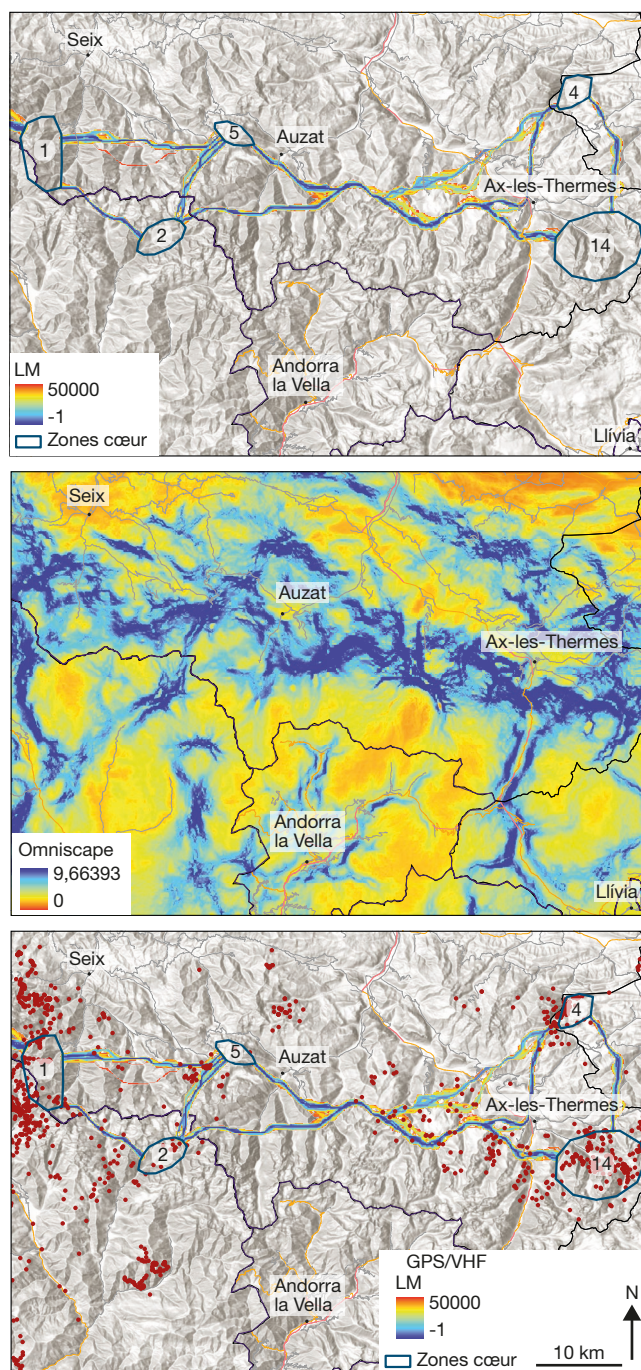


FIG. 11. — Cartes de connectivité du paysage pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans le massif pyrénéen générées par l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ArcGIS Linkage Mapper (LM) et le logiciel Omniscap.jl, à partir de la surface de résistance basée sur le Modèle adéquation des habitats (MAH), zoomée dans une zone transfrontalière (France-Espagne-Andorre) située à l'Est de l'aire d'étude entre Seix, Ax-les-Thermes, Llívia et Andorra la Vella. Les couleurs pour le modèle LM indiquent dans quelle mesure le trajet entre les paires de zones cœur (ZC) passant par chaque cellule est plus coûteux par rapport au corridor de moindre coût (LCC) reliant la paire de zones cœur (ZC). Pour le modèle Omniscap.jl, les valeurs les plus élevées indiquent les zones de plus grande «perméabilité» ou connectivité entre de grandes zones bien connectées avec une naturalité potentielle plus élevée alors que les valeurs les moins élevées correspondent aux goulets d'étranglement au mouvement où le flux est entravé et le courant s'accumule. Les points rouges correspondent aux données des ours équipés de colliers GPS/VHF.

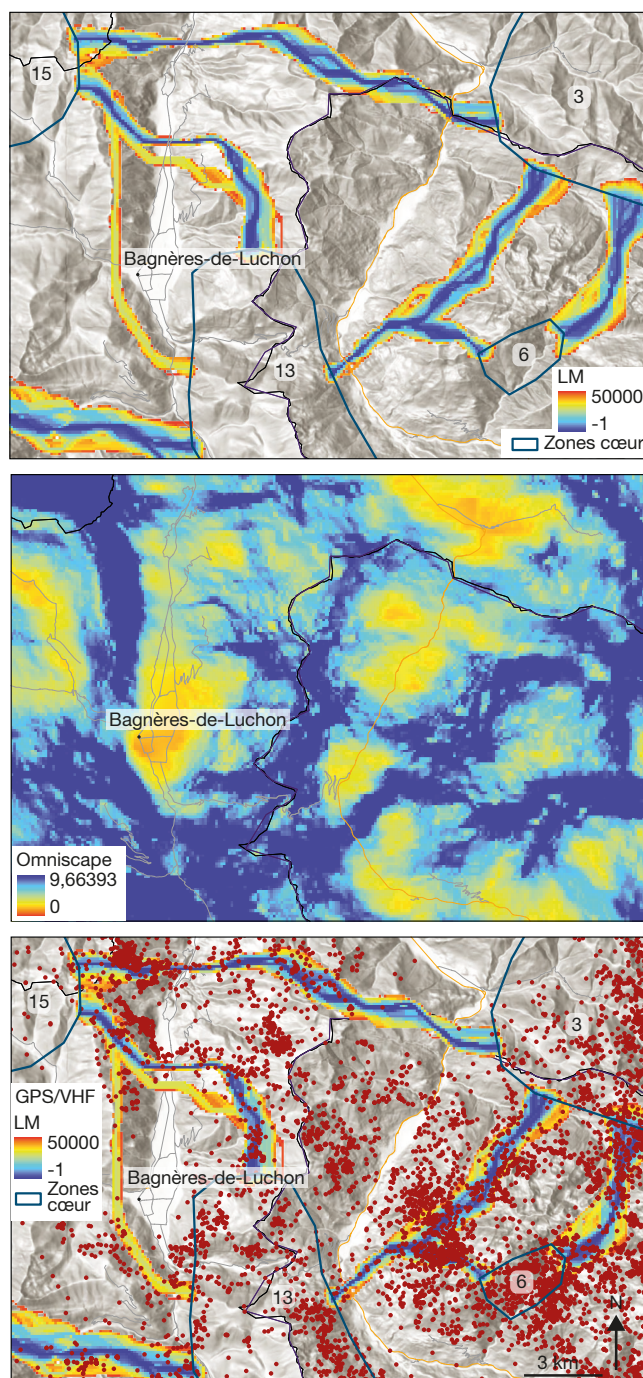


FIG. 12. — Cartes de connectivité du paysage pour l'Ours brun *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 dans le massif pyrénéen générées par l'outil Linkage Pathways de la boîte à outils ArcGIS Linkage Mapper (LM) et le logiciel Omniscap.jl, zoomée dans une zone transfrontalière (France-Espagne) située au centre de l'aire d'étude entre Saint-Paul-d'Oueil, Bagnères-de-Luchon, Es-Bordes et Melles. Les couleurs pour le modèle LM indiquent dans quelle mesure le trajet entre les paires de zones cœur (ZC) passant par chaque cellule est plus coûteux par rapport au corridor de moindre coût (LCC) reliant la paire de zones cœur (ZC). Pour le modèle Omniscap.jl, les valeurs les plus élevées indiquent les zones de plus grande «perméabilité» ou connectivité entre de grandes zones bien connectées avec une naturalité potentielle plus élevée alors que les valeurs les moins élevées correspondent aux goulets d'étranglement au mouvement où le flux est entravé et le courant s'accumule. Les points rouges correspondent aux données des ours équipés de colliers GPS/VHF.

Kervellec *et al.* (2023) ont montré, par exemple, par une approche de capture-recapture spatialement explicite, que la route N125 reliant Montréjeau à Fos (en Haute-Garonne) qui se prolonge par la route N230 reliant Fos à Bossost et Vielha (en Val d'Aran) limitait la connectivité du paysage pour l'Ours brun dans les Pyrénées. Il est intéressant de noter que les résultats des deux modèles de connectivité du paysage de notre étude partagent tous deux un corridor commun sur la route N230 au sud de Bossost (Val d'Aran), validé par l'existence de localisations d'ours équipés de collier GPS au niveau de ce corridor (Fig. 12). Les résultats des deux modèles de connectivité partagent également sur la N230 un corridor au nord de Bossost (Fig. 12).

Si seulement deux cas de collision routière avec un ours dont une fatale ont été recensés à ce jour dans les Pyrénées (une femelle adulte d'origine slovène nommée Franska en 2007 dans la Vallée de Lourdes et un mâle nommé Boutxy en 2008 sur la N20 à Mérens les Vals), il est probable que ces événements de collision deviennent de plus en plus fréquents avec l'augmentation de la population ursine et du trafic routier (comme c'est le cas ces dernières années en Cantabrie ou dans les Abruzzes).

L'installation de passages à faune ou de systèmes d'alerte automatisés de traversée d'animaux pour les conducteurs en approche (tels que les *Animal Vehicle Collision Prevention Systems AVC PS* utilisés dans le cadre du projet *Life Safe Crossing*: <https://life.safe-crossing.eu/>, dernière consultation le 6 janvier 2026) sur les zones à risque de traversée de routes identifiées par plusieurs de nos modèles de connectivité pourrait être mise en œuvre afin de prévenir les collisions entre les véhicules et les ours. En effet, les actions de restauration de la connectivité entre les deux noyaux de la population d'Ours brun de Cantabrie (Pérez *et al.* 2009) par la plantation d'arbres et la mise en place de passages à faune donnent des résultats encourageants en permettant l'amélioration des échanges démographiques et génétiques entre les deux noyaux (Gonzalez *et al.* 2016) et en réduisant les risques de collisions routières. Kusak *et al.* (2009) ont également constaté que les structures de passage pour la faune facilitaient considérablement le déplacement des ours sur les routes à fort trafic en Croatie. En effet, une fidélité des sites de traversée de route a été observée chez les ours (Lewis *et al.* 2011).

Sur ces aspects, il serait utile d'analyser à partir des trajectoires d'ours équipés de collier GPS, les zones de traversée de route pour tester l'hypothèse de fidélité et identifier les variables environnementales qui pourraient expliquer le choix des lieux de traversée. Un partenariat avec des collègues espagnols impliqués dans le projet *Life Safe Crossing* nous permet actuellement de tester la pertinence de certaines zones de traversées de routes identifiées par nos modèles de connectivité dans le Val d'Aran à l'aide de pièges photographiques et d'envisager la mise en place future de passages à faune ou de systèmes d'alertes.

PERSPECTIVES

Plusieurs perspectives s'ouvrent à nous suite à ce projet.

Premièrement, la résistance estimée à partir du MAH a été supposée être une fonction logistique qui augmente lorsque l'adéquation des habitats diminue. Mais certains auteurs ont souligné le manque de fondement de cette hypothèse (e.g., Beier *et al.* 2008) et suggère par exemple l'utilisation d'une relation exponentielle négative (Keeley *et al.* 2016), comme observée pour les flux de gènes dans les populations d'Ours brun (Mateo-Sánchez *et al.* 2014). Il serait donc intéressant d'affiner cette fonction qui lie la résistance aux mouvements à l'adéquation des habitats si de nouvelles données de mouvements de l'Ours brun dans les Pyrénées deviennent disponibles grâce à la pose de colliers GPS.

Deuxièmement, les cartes de connectivité du paysage générées par l'outil Linkage Pathways (Figs 6; 7) sont sensibles à la définition des ZC, ce qui peut être problématique dans les cas où l'emplacement des ZC est arbitraire ou lorsqu'il y a une incertitude sur les endroits où les ZC devraient être placés. Dans cette étude, nous avons fait le choix d'utiliser les données non invasives de présence des ours et les connaissances des experts pour déterminer le nombre, l'emplacement et les limites des ZC dans les Pyrénées. Mais d'autres méthodes sont possibles et pourraient être explorées (Almasieh *et al.* 2019; Tobgay & Mahavik 2020).

Troisièmement, étant donné le caractère ubiquiste de l'Ours brun pyrénéen dans son utilisation des habitats naturels et ses grandes capacités de déplacement (notamment au niveau des différents types de forêts; voir le *Guide de gestion forestière en compatibilité avec les besoins vitaux des ours* [Préfet de la Région Midi-Pyrénées 2011]) et la large période d'étude (nous avons utilisé les indices d'ours collectés entre 1996 et 2021; voir plus bas), la classification CLC2018 en quatre classes de couverture du sol (contrainte par l'homogénéisation transfrontalière des données) paraît pertinente pour l'analyse de l'adéquation des habitats et la modélisation de la connectivité du paysage. Cependant, à l'avenir, dans la mesure où ces données deviennent disponibles à l'échelle du massif pyrénéen, il serait intéressant de considérer davantage de classes de couverture du sol pour affiner la carte de résistance du paysage.

Quatrièmement, aux vues de nos discussions ci-dessus et dans la mesure où la cartographie de ces données devienne disponible à l'échelle du massif pyrénéen ou que les tailles d'échantillons permettent de multiplier les modèles, les modèles de connectivité du paysage pourraient être améliorés par :

- l'ajout de nouvelles données environnementales, telles que les clôtures autour des routes et des prés, ou encore les pâturages avec présence de bétail et de chiens de garde qui pourraient représenter une barrière comportementale pour les ours;

- la prise en compte pour les routes du volume de trafic en tenant compte de sa variabilité temporelle souvent très importante en fonction du moment de la journée, du jour de la semaine ou des périodes de vacances;

- la prise en compte de l'hétérogénéité inter-individuelle, de manière à obtenir des cartes différentielles selon le sexe, voire différents autres traits individuels (e.g., selon leur classe d'âge, en distinguant les individus récemment transloqués *vs* nés dans les Pyrénées, en distinguant les femelles suitées des autres femelles adultes, selon leur personnalité ou leur dominance);

- la prise en compte de la saison ;
- la prise en compte des habitats bordant les routes pour évaluer la résistance de ces routes aux mouvements de l'ours.

Cinquièmement, une autre perspective de cette étude serait de tester l'utilisation d'une approche par dire d'experts (Macdonald *et al.* 2018) pour créer la carte de résistance, et d'utiliser cette carte pour modéliser la connectivité du paysage, puis de comparer les résultats basés sur l'approche à dire d'experts avec ceux basés sur l'approche MAH. Les analyses préliminaires réalisées demandent encore à être affinées. Cependant, il est recommandé de ne pas se fier seulement aux dires d'experts car ces derniers tirent généralement leurs décisions sur la valeur de résistance de chaque type d'habitat à partir non pas de leurs connaissances sur les mouvements eux-mêmes au sein de ces habitats, mais sur celles des habitats utilisés et sélectionnés par l'espèce (Zeller *et al.* 2012).

Finalement, une application concrète de cette étude serait de concevoir un outil de simulations basé sur des modèles individus-centrés spatialement explicites (IBM) utile aux aménageurs du territoire et gestionnaires de la faune permettant de modéliser la connectivité fonctionnelle actuelle et potentielle pour l'Ours brun dans les Pyrénées suivant différents scénarios d'aménagements paysagers ou de gestion des populations (voir l'exemple du projet ITTECOP ERC-Lynx sur le lynx : <https://ittecop.fr/fr/>, dernière consultation le 6 janvier 2026 ; Couturier *et al.* 2023) et permettant de prédire l'impact de modifications potentielles dans la structure du paysage sur les mouvements et l'utilisation de l'espace par l'ours, et son rôle d'espèce de liaison mobile.

CONCLUSION

Les cartes de résistance aux mouvements et de connectivité fonctionnelle du paysage générées dans cette étude permettent de répondre à la demande de la DREAL Occitanie d'évaluer l'état de connectivité/fragmentation des écosystèmes pyrénéens pour l'Ours brun, d'inventorier les infrastructures délétères (filtres et barrières aux mouvements) et plus généralement les zones de forte résistance aux mouvements de l'ours, de localiser les zones à risques de collisions routières, de référencer les corridors écologiques majeurs pour l'ours dans les Pyrénées et notamment entre les deux noyaux historiques de population.

Ces cartes seront utiles aux gestionnaires des territoires et des habitats afin de proposer des mesures d'aménagements du territoire visant à :

- maintenir, améliorer voire restaurer des habitats favorables ainsi que des corridors écologiques permettant une bonne connectivité fonctionnelle des paysages pyrénéens pour l'Ours brun (e.g., zones prioritaires à protéger, améliorations trophiques, plantations d'arbres) ;
- atténuer l'impact des infrastructures routières sur l'ours (e.g., passages à faune au niveau des zones où les corridors traversent les routes, systèmes d'alertes pour prévenir les automobilistes de la traversée de faune).

L'objectif est de favoriser ainsi les mouvements des individus, la probabilité de rencontre entre les mâles et les femelles pendant le rut, la dispersion des jeunes (notamment entre les deux noyaux historiques de population) et le brassage génétique au sein de la population ursine pyrénéenne, ainsi que de diminuer les risques de collisions routières, afin de favoriser la viabilité démo-génétique à long terme de cette petite population isolée et menacée (Bassi 2021).

Cette question est d'autant plus importante que l'Ours brun est considéré comme une espèce parapluie (Roberge & Angelstam 2004) pour de nombreuses espèces pyrénéennes et qu'il joue potentiellement un rôle clé en tant qu'espèce clé de voûte omnivore, espèce ingénieure des écosystèmes et agent mobile de liaison dans le fonctionnement et la résilience des écosystèmes pyrénéens face aux changements environnementaux (Palazón 2017 ; Pauly 2025 ; Pauly *et al.* 2025). L'amélioration de la connectivité fonctionnelle des paysages pyrénéens pour l'Ours brun pourrait ainsi être favorable non seulement à la conservation de la population d'Ours brun dans les Pyrénées, mais aussi à celle de nombreuses espèces faunistiques (voir Dutta *et al.* 2023 pour une étude à l'échelle européenne de la pertinence de l'Ours brun comme espèce parapluie en termes de connectivité des paysages) et floristiques vivant en sympatrie avec lui, et plus généralement à la biodiversité et à l'équilibre des écosystèmes pyrénéens.

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement tous les collaborateurs de terrain du Réseau Ours brun (ROB) et des équipes espagnoles et andorranes pour la collecte des indices d'Ours brun dans les Pyrénées depuis de nombreuses années. Nous remercions également les deux rapporteuses, Cécile Albert et Delphine Danancher, pour leurs commentaires constructifs. Cette publication a été préparée à partir des informations du *Copernicus Land Monitoring Service* de l'Union européenne (<https://land.copernicus.eu/en/products/high-resolution-layer-tree-cover-density/tree-cover-density-2018>, dernière consultation le 6 janvier 2026 ; <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc2018?tab=download>, dernière consultation le 6 janvier 2026). Carruthers-Jones est financé par le projet *Enabling Multispecies Transitions of Cities and Regions* (MUST), soutenu par le Conseil de recherche stratégique de Finlande via l'appel « Just Transitions » (numéro de subvention 358365).

RÉFÉRENCES

- ADRIAENSEN F., CHARDON J. P., DE BLUST G., SWINNEN E., VILLALBA S., GULINCK H. & MATTHYSEN E. 2003. — The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64 (4): 233-247. [https://doi.org/10.1016/s0169-2046\(02\)00242-6](https://doi.org/10.1016/s0169-2046(02)00242-6)
- ALMASIEH K., ROUHI H. & KABOODVANDPOUR S. 2019. — Habitat suitability and connectivity for the brown bear (*Ursus arctos*) along the Iran-Iraq border. *European Journal of Wildlife Research* 65 (4): 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1295-1>

- ANANTHARAMAN R., HALL K., SHAH V. B. & EDELMAN A. 2020. — Circuitscape in Julia: high performance connectivity modelling to support conservation decisions. *JuliaCon Proceedings* 1 (1): 58. <https://doi.org/10.21105/jcon.00058>
- BANKS S. C., PIGGOTT M. P., STOW A. J. & TAYLOR A. C. 2007. — Sex and sociality in a disconnected world: a review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions. *Canadian Journal of Zoology* 85(10): 1065-1079. <https://doi.org/10.1139/z07-094>
- BASSI C. 2021. — *Étude de la taille efficace et de la diversité génétique de la population d'Ours brun, Ursus arctos, des Pyrénées*. Université Aix-Marseille, Marseille, 55 p.
- BEIER P., MAJKA D. R. & SPENCER W. D. 2008. — Forks in the road: choices in procedures for designing wildlife linkages. *Conservation Biology* 22 (4): 836-851. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00942.x>
- BELOTE R. T., DIETZ M. S., MCRAE B. H., THEOBALD D. M., MCCLURE M. L., IRWIN G. H., MCKINLEY P. S., GAGE J. A. & APLET G. H. 2016. — Identifying corridors among large protected areas in the United States. *PLoS One* 11 (4): e0154223. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154223>
- BEYER H. L., GURARIE E., BÖRGER L., PANZACCHI M., BASILLE M., HERFINDAL I., VAN MOORTER B., LELE S. R. & MATTHIOPOULOS J. 2016. — 'You shall not pass!': quantifying barrier permeability and proximity avoidance by animals. *Journal of Animal Ecology* 85 (1): 43-53. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12275>
- BRONDIZIO E. S., SETTELE J., DÍAZ S. & NGO H. T. 2019. — *Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES secretariat, Bonn, 1148 p. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- BROOKS T. M., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., DA FONSECA G. A., RYLANDS A. B., KONSTANT W. R., FLICK P., PILGRIM J., OLDFIELD S., MAGIN G. & HILTON-TAYLOR C. 2002. — Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16 (4): 909-923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- CAMARRA J. J., COREAU D. & TOUCHET P. 2007. — Le statut de l'Ours brun dans les Pyrénées françaises: historique, évolution, perspectives. *Faune sauvage* 277: 18-29.
- CARRICONDO-SANCHEZ D., ZIMMERMANN B., WABAKKEN P., ERIKSEN A., MILLERET C., ORDIZ A., SANZ-PÉREZ A. & WIKENROS C. 2020. — Wolves at the door? Factors influencing the individual behavior of wolves in relation to anthropogenic features. *Biological Conservation* 244: 108514. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108514>
- CARRUTHERS-JONES J., GREGORY A. & GUETTÉ A. 2022. — Cores and corridors: natural landscape linkages to rewild protected areas and wildlife refuges, in HAWKINS S., CONVERY I., CARVER S. & BEYERS R. (éds), *Routledge Handbook of Rewilding*. Routledge, London: 81-91. <https://doi.org/10.4324/9781003097822>
- CHAPRON G., KACZENSKY P., LINNELL J. D., VON ARX M., HUBER D., ANDRÉN H., LÓPEZ-BAO J. V., ADAMEC M., ÁLVARES F., ANDERS O., BALČIAUSKAS L., BALYS V., BEDŮ P., BEGO F., BLANCO J. C., BREITENMOSER U., BRØSETH H., BUFKA L., BUNIKYTE R., CIUCCI P., DUTSOV A., ENGLEDER T., FUXJÄGER C., GROFF C., HOLMALA K., HOXHA B., ILIOPOULOS Y., IONESCU O., JEREMIĆ J., JERINA K., KLUTH G., KNAUER F., KOJOLA I., KOS I., KROFEL M., KUBALA J., KUNOVAC S., KUSAK J., KUTAL M., LIBERG O., MAJČIĆ A., MÄNNIL P., MANZ R., MARBOUTIN E., MARUCCO F., MELOVSKI D., MERŠINI K., MERTZANIS Y., MYSLAJEK R. W., NOWAK S., ODDEN J., OZOLINS J., PALOMERO G., PAUNOVIĆ M., PERSSON J., POTOČNIK H., QUENETTE P. Y., RAUER G., REINHARDT I., RIGG R., RYSER A., SALVATORI V., SKRBINŠEK T., STOJANOV A., SWENSON J. E., SZEMETHY L., TRAJČE A., TSINGARSKA-SEDEFICHEVA E., VAŇA M., VEEROJA R., WABAKKEN P., WÖLFEL M., WÖLFEL S., ZIMMERMANN F., ZLATANOVA D. & BOITANI L. 2014. — Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346 (6216): 1517-1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- CHRUSZCZ B., CLEVINGER A. P., GUNSON K. E. & GIBEAU M. L. 2003. — Relationships among grizzly bears, highways, and habitat in the Banff-Bow Valley, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 81 (8): 1378-1391. <https://doi.org/10.1139/z03-123>
- CLEVINGER A. P., PURROY F. J. & PELTON M. R. 1992. — Brown bear (*Ursus arctos* L.) habitat use in the Cantabrian Mountains, Spain. *Mammalia* 56 (2): 203-214. <https://doi.org/10.1515/mamm-1992-0204>
- COFFIN A. W. 2007. — From roadkill to road ecology: a review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15 (5): 396-406. <https://doi.org/10.1016/j.jtrangeo.2006.11.006>
- COUTURIER M. A. J. 1954. — *L'Ours brun, Ursus arctos* L. Couturier, Grenoble, 904 p.
- COUTURIER T., BAUDUIN S., ASTRUC G., BLANCK A., CANONNE C., CHAMBERT T., CHIFFARD J., COSQUER A., CUBAYNES S., CURTET L., DORTÉL E., DROUET-HOGUET N., DUCHAMP C., FRANCESIAZ C., GRENTÉ O., JAILLOUX A., KERVELLEC M., LAURET V., LEBRETON J.-D., LOUVRIER J., MARESCOT L., MATHEVET R., NAVAS M.-L., PERROT C., POULET N., QUENETTE P.-Y., SALAS M., SOUCHAY G., VANPÉ C., BESNARD A. & GIMENEZ O. 2023. — Building spaces of interactions between researchers and managers: case studies with wildlife monitoring and conservation in France. *Ecological Solutions and Evidence* 4 (2): e12245. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12245>
- CROOKS K. R. 2002. — Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 16 (2): 488-502. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00386.x>
- CRETOIS B., LINNELL J. D., VAN MOORTER B., KACZENSKY P., NILSEN E. B., PARADA J. & RØD J. K. 2021. — Coexistence of large mammals and humans is possible in Europe's anthropogenic landscapes. *iScience* 24 (9): 103083. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103083>
- CUSHMAN S. A., GUTZWEILER K., EVANS J. S. & MCGARIGAL K. 2010. — The gradient paradigm: a conceptual and analytical framework for landscape ecology, in CUSHMAN S. A. & HUETTMANN F. (éds), *Spatial Complexity, Informatics, and Wildlife Conservation*. Springer, Tokyo: 83-108. https://doi.org/10.1007/978-4-431-87771-4_5
- DAVIS C. D., EPPS C. W., FLITCROFT R. L. & BANKS M. A. 2018. — Refining and defining riverscape genetics: how rivers influence population genetic structure. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* 5 (2): e1269. <https://doi.org/10.1002/wat2.1269>
- DICKSON B. G., ALBANO C. M., ANANTHARAMAN R., BEIER P., FARGIONE J., GRAVES T. A., GRAY M. E., HALL K. R., LAWLER J. J., LEONARD P. B., LITTLEFIELD C. E., MCCLURE M. L., NOVEMBRE J., SCHLOSS C. A., SCHUMAKER N. H., SHAH V. B. & THEOBALD D. M. 2019. — Circuit-theory applications to connectivity science and conservation. *Conservation Biology* 33 (2): 239-249. <https://doi.org/10.1111/cobi.13230>
- DOĞAN D. & ŞAHİN Ş. 2017. — Identification of ecological connectivity for brown bears: example of Malatya Province. *Eurasian Journal of Agricultural Research* 1 (2): 111-119.
- DREAL OCCITANIE / DIRECTION DE L'ÉCOLOGIE. 2018. — *Plan d'actions Ours brun 2018-2028*. Direction régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement, Toulouse, 84 p.
- DUTTA T., DE BARBA M., SELVA N., FEDORCA A. C., MAIORANO L., THUILLER W., ZEDROSSER A., SIGNER J., PFLÜGER F., FRANK S., LUCAS P. M. & BALKENHOL N. 2023. — An objective approach to select surrogate species for connectivity conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11: 1078649. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1078649>
- ESRI 2022. — *ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute*. <https://www.esri.com/fr-fr/arcgis/products/arcgis-desktop/overview>, dernière consultation le 6 janvier 2026.

- EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY 2010. — *Europe's Ecological Backbone: Recognising the True Value of our Mountains*. EEA Report No 6/2010. Publications Office, Copenhagen, 248 p. <https://doi.org/10.2800/43450>
- EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY 2016. — *European Digital Elevation Model (EU-DEM v1.1)*. <https://www.eea.europa.eu/en/datahub/datahubitem-view/d08852bc-7b5f-4835-a776-08362e2bf4b>, dernière consultation le 6 janvier 2026.
- EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY 2018. — *Copernicus Land Monitoring Service: Corine Land Cover 2018 (vector/raster 100 m), Europe, 6-yearly*. <https://doi.org/10.2909/960998c1-1870-4e82-8051-6485205ebbac>
- EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY 2020. — *Copernicus Land Monitoring Service: Tree Cover Density (raster 10 m and 100 m), Europe, 3-yearly*. <https://doi.org/10.2909/c7bf34ea-755c-4dbd-85b6-4efc5fd302a2>
- FAHRIG L. 2003. — Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34 (1): 487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- FAWCETT T. 2006. — An introduction to ROC analysis. *Pattern Recognition Letters* 27 (8): 861-874. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2005.10.010>
- FEDORCA A., RUSSO I. R. M., IONESCU O., IONESCU G., POPA M., FEDORCA M., CURTU A. L., SOFLETEA N., TABOR G. M. & BRUFORD M. W. 2019. — Inferring fine-scale spatial structure of the brown bear (*Ursus arctos*) population in the Carpathians prior to infrastructure development. *Scientific Reports* 9 (1): 9494. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45999-y>
- FLETCHER R. J., BURRELL N. S., REICHERT B. E., VASUDEV D. & AUSTIN J. D. 2016. — Divergent perspectives on landscape connectivity reveal consistent effects from genes to communities. *Current Landscape Ecology Reports* 1: 67-79. <https://doi.org/10.1007/s40823-016-0009-6>
- FOIS M., CUENA-LOMBRANA A., FENU G. & BACCHETTA G. 2018. — Using species distribution models at local scale to guide the search of poorly known species: review, methodological issues and future directions. *Ecological Modelling* 385: 124-132. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.07.018>
- GALLO J. A., BUTTS E. C., MIEWALD T. A. & FOSTER K. A. 2019. — *Comparing and Combining Omniscape and Linkage Mapper Connectivity Analyses in Western Washington*. Conservation Biology Institute, Corvallis, 34 p. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.8120924>
- GARCÍA P., LASTRA J., MARQUÍNEZ J. & NORES C. 2007. — Detailed model of shelter areas for the Cantabrian brown bear. *Ecological Informatics* 2 (4): 297-307. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2007.08.003>
- GARCÍA-SÁNCHEZ M. P., GONZÁLEZ-ÁVILA S., SOLANA-GUTIÉRREZ J., POPA M., JURJ R., IONESCU G., IONESCU O., FEDORCA M. & FEDORCA A. 2022. — Sex-specific connectivity modelling for brown bear conservation in the Carpathian Mountains. *Landscape Ecology* 37: 1311-1329. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01367-8>
- GIBEAU M. L., CLEVINGER A. P., HERRERO S. & WIERZCHOWSKI J. 2002. — Grizzly bear response to human development and activities in the Bow River Watershed, Alberta, Canada. *Biological Conservation* 103 (2): 227-236. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(01\)00131-8](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(01)00131-8)
- GIL-TENA A., VILLERO D., JUÁREZ L. & BROTONS L. 2012. — *Action 3.1.4: Modélisation des habitats du Lagopède alpin (Lagopus mutus) et de la Perdrix grise (Perdix perdix) et cartographie de l'habitat de reproduction*. CTFC, Solsona, 26 p.
- GILPIN M. E. & SOULÉ M. E. 1986. — Minimum viable populations: processes of species extinction, in SOULÉ M. E. (éd.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland: 19-34.
- GIPPOLITI S., BRITO D., CERFOLLI F., FRANCO D., KRYŠTUFK B. & BATTISTI C. 2018. — Europe as a model for large carnivores conservation: is the glass half empty or half full? *Journal for Nature Conservation* 41: 73-78. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.11.007>
- GONZALEZ E. G., BLANCO J. C., BALLESTEROS F., ALCARAZ L., PALOMERO G. & DOADRIO I. 2016. — Genetic and demographic recovery of an isolated population of brown bear *Ursus arctos* L., 1758. *PeerJ* 4: e1928. <https://doi.org/10.7717/peerj.1928>
- GRAHAM K., BOULANGER J., DUVAL J. & STENHOUSE G. 2010. — Spatial and temporal use of roads by grizzly bears in west-central Alberta. *Ursus* 21 (1): 43-56. <https://doi.org/10.2192/09gr010.1>
- GRAVES T. A., FARLEY S. & SERVHEEN C. 2006. — Frequency and distribution of highway crossings by Kenai Peninsula brown bears. *Wildlife Society Bulletin* 34 (3): 800-808. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2006\)34\[800:fadohc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2006)34[800:fadohc]2.0.co;2)
- GÜTHLIN D., KNAUER F., KNEIB T., KÜCHENHOFF H., KACZENSKY P., RAUER G., JONOZOVIČ M., MUSTONI A. & JERINA K. 2011. — Estimating habitat suitability and potential population size for brown bears in the Eastern Alps. *Biological Conservation* 144 (5): 1733-1741. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.03.010>
- HADDAD N. M., BRUDVIG L. A., CLOBERT J., DAVIES K. F., GONZALEZ A., HOLT R. D., LOVEJOY T. E., SEXTON J. O., AUSTIN M. P., COLLINS C. D., COOK W. M., DAMSCHEN E. I., EWERS R. M., FOSTER B. L., JENKINS C. N., KING A. J., LAURANCE W. F., LEVEY D. J., MARGULES C. R., MELBOURNE B. A., NICHOLLS A. O., ORROCK J. L., SONG D.-X. & TOWNSHEND J. R. 2015. — Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1 (2): e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- HALOTEL Y. 2022. — *Analysis of Brown Bear, Ursus arctos, Dispersal Behaviour in the Pyrenees*. Université de Montpellier, 45 p.
- HILTY J., WORBOYS G. L., KEELEY A., WOODLEY S., LAUSCHE B., LOCKE H., CARR M., PULSFORD I., PITTOCK J., WHITE J. W., THEOBALD D. M., LEVINE J., REULING M., WATSON J. E. M., AMENT R. & TABOR G. M. 2020. — *Guidelines for Conserving Connectivity Through Ecological Networks and Corridors*. IUCN, Gland, 122 p. (Best practice protected area Guidelines Series 30) <https://doi.org/10.2305/iucn.ch.2020.pag.30.en>
- INSTITUT D'ESTUDIS ANDORRANS 2012. — *Mapa Digital dels Hàbitats d'Andorra (2012)*. <https://www.iea.ad/mapa-digital-dels-habitats-d-andorra-2012>
- KEELEY A. T., BEIER P. & GAGNON J. W. 2016. — Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. *Landscape Ecology* 31 (9): 2151-2162. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0387-5>
- KELLER L. F. & WALLER D. M. 2002. — Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (5): 230-241. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(02\)02489-8](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(02)02489-8)
- KERVELLEC M. 2024. — *Connectivity Across Scales: Challenges and Opportunities of Hierarchical Modelling and Non-Invasive Monitoring*. Université de Montpellier, 278 p.
- KERVELLEC M., MILLERET C., VANPÉ C., QUENETTE P. Y., SENTILLES J., PALAZÓN S., JORDANA I. A., JATO R., ELÓSEGUI IRURTIA M. M. & GIMENEZ O. 2023. — Integrating opportunistic and structured non-invasive surveys with spatial capture-recapture models to map connectivity of the Pyrenean brown bear population. *Biological Conservation* 278: 109875. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109875>
- KEYGHOBAZI N. 2007. — The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology* 85 (10): 1049-1064. <https://doi.org/10.1139/z07-095>
- KINDLMANN P. & BUREL F. 2008. — Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* 23 (8): 879-890. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9245-4>
- KOEN E. L., BOWMAN J. & WALPOLE A. A. 2012. — The effect of cost surface parameterization on landscape resistance estimates. *Molecular Ecology Resources* 12 (4): 686-696. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2012.03123.x>

- KUSAK J., HUBER D., GOMERČIĆ T., SCHWADERER G. & GUŽVICA G. 2009. — The permeability of highway in Gorski kotar (Croatia) for large mammals. *European Journal of Wildlife Research* 55: 7-21. <https://doi.org/10.1007/s10344-008-0208-5>
- LALLERONI A., QUENETTE P.-Y., DAUFRESNE T., PELLERIN M. & BALTZINGER C. 2017. — Exploring the potential of brown bear (*Ursus arctos arctos*) as a long-distance seed disperser: a pilot study in South-Western Europe. *Mammalia* 81 (1): 1-9. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0092>
- LANDAU V. A., SHAH V. B., ANANTHARAMAN R. & HALL K. R. 2021. — Omniscape.jl: software to compute omnidirectional landscape connectivity. *Journal of Open Source Software* 6 (57): 2829. <https://doi.org/10.21105/joss.02829>
- LA SORTE F. A. & JETZ W. 2012. — Tracking of climatic niche boundaries under recent climate change. *Journal of Animal Ecology* 81 (4): 914-925. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01958.x>
- LEWIS J. S., RACHLOW J. L., HORNE J. S., GARTON E. O., WAKKINEN W. L., HAYDEN J. & ZAGER P. 2011. — Identifying habitat characteristics to predict highway crossing areas for black bears within a human-modified landscape. *Landscape and Urban Planning* 101 (2): 99-107. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.01.008>
- LIU C., NEWELL G., WHITE M. & BENNETT A. F. 2018. — Identifying wildlife corridors for the restoration of regional habitat connectivity: a multispecies approach and comparison of resistance surfaces. *PLoS One* 13 (11): e0206071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206071>
- MACDONALD E. A., CUSHMAN S. A., LANDGUTH E. L., HEARN A. J., MALHI Y. & MACDONALD D. W. 2018. — Simulating impacts of rapid forest loss on population size, connectivity and genetic diversity of Sunda clouded leopards (*Neofelis diardi*) in Borneo. *PLoS One* 13 (9): e0196974. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196974>
- MARROTTE R. R. & BOWMAN J. 2017. — The relationship between least-cost and resistance distance. *PLoS One* 12 (3): e0174212. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174212>
- MARTIN J., REVILLA E., QUENETTE P. Y., NAVES J., ALLAINÉ D. & SWENSON J. E. 2012. — Brown bear habitat suitability in the Pyrenees: transferability across sites and linking scales to make the most of scarce data. *Journal of Applied Ecology* 49 (3): 621-631. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02139.x>
- MATEO-SÁNCHEZ M. C., BALKENHOL N., CUSHMAN S., PÉREZ T., DOMÍNGUEZ A. & SAURA S. 2014. — Connecting endangered brown bear subpopulations in the Cantabrian Range (north-western Spain). *Animal Conservation* 17 (5): 430-440. <https://doi.org/10.1111/acv.12109>
- MAY R., VAN DIJK J., WABAKKEN P., SWENSON J. E., LINNELL J. D., ZIMMERMANN B., ODDEN J., PEDERSEN H. C., ANDERSEN R. & LANDA A. 2008. — Habitat differentiation within the large-carnivore community of Norway's multiple-use landscapes. *Journal of Applied Ecology* 45 (5): 1382-1391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01527.x>
- MCCLURE M. L., HANSEN A. J. & INMAN R. M. 2016. — Connecting models to movements: testing connectivity model predictions against empirical migration and dispersal data. *Landscape Ecology* 31: 1419-1432. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0347-0>
- MCLELLAN B. N. & SHACKLETON D. M. 1988. — Grizzly bears and resource-extraction industries: effects of roads on behaviour, habitat use and demography. *Journal of Applied Ecology* 25 (2): 451-460. <https://doi.org/10.2307/2403836>
- MCLELLAN B. N., PROCTOR M. F., HUBER D. & MICHEL S. 2017. — *Ursus arctos* (amended version of 2017 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T41688A121229971. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T41688A121229971.en>
- MCRÆ B. H. & KAVANAGH D. M. 2011. — *Linkage Mapper Connectivity Analysis Software*. The Nature Conservancy, Seattle WA. <https://linkagemapper.org>, dernière consultation le 6 janvier 2026.
- MCRÆ B. H., DICKSON B. G., KEITT T. H. & SHAH V. B. 2008. — Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology* 89 (10): 2712-2724. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>
- MCRÆ B. H., POPPER K., JONES A., SCHINDEL M., BUTTRICK S., HALL K., UNNASCH R. S. & PLATT J. 2016. — *Conserving Nature's Stage: Mapping Omnidirectional Connectivity for Resilient Terrestrial Landscapes in the Pacific Northwest*. The Nature Conservancy, Portland, 47 p.
- MEROW C., SMITH M. J. & SILANDER J. A. JR 2013. — A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36 (10): 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- MOILANEN A. & NIEMINEN M. 2002. — Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83 (4): 1131-1145. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1131:scmise\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1131:scmise]2.0.co;2)
- MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., DA FONSECA G. A. & KENT J. 2000. — Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403 (6772): 853-858. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780199389414.013.95>
- NAWAZ M. A., MARTIN J. & SWENSON J. E. 2014. — Identifying key habitats to conserve the threatened brown bear in the Himalaya. *Biological Conservation* 170: 198-206. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.031>
- NELLEMANN C., STØEN O. G., KINDBERG J., SWENSON J. E., VISTNES I., ERICSSON G., KATAJISTO J., KALTENBORN B. P., MARTIN J. & ORDIZ A. 2007. — Terrain use by an expanding brown bear population in relation to age, recreational resorts and human settlements. *Biological Conservation* 138 (1-2): 157-165. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.011>
- NORTHUP J. M., PITT J., MUHLY T. B., STENHOUSE G. B., MUSIANI M. & BOYCE M. S. 2012. — Vehicle traffic shapes grizzly bear behaviour on a multiple-use landscape. *Journal of Applied Ecology* 49 (5): 1159-1167. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02180.x>
- OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS. 2015. — *Planet dump* [Data file from 01/05/2022]. <https://planet.openstreetmap.org>, dernière consultation le 6 janvier 2026.
- OUVRAGE COLLECTIF. 2013. — *Lignes Directrices. Grand corridor écologique: Sierras du nord du Portugal-cordillère Cantabrique – Pyrénées – Massif central – Alpes occidentales*. Comité espagnol de l'UICN avec le parrainage de la Fondation Biodiversité (Fundación Biodiversidad), Espagne, 91 p.
- PALAZÓN S. 2017. — The importance of reintroducing large carnivores: the brown bear in the Pyrenees, in CATALAN J., NINOT J. M. & MERCÉ ANIZ N. (éds), *High mountain conservation in a changing world. Advances in Global Change Research* 62: 231-249. https://doi.org/10.1007/978-3-319-55982-7_10
- PAULY G. 2025. — *A comprehensive Investigation into the Diet of the Brown Bear (Ursus arctos) in the Pyrénées and its Role in the Dispersal of Plants and Fungi*. Thèse de doctorat, Université d'Orléans, 282 p.
- PAULY G., VANPÉ C., ROY M., QUENETTE P.-Y., SENTILLES J., DUMAS Y., CHEVALIER A., CHEVALIER R., DAUFRESNE T. & BALTZINGER C. 2025. — Endozoochorous plant dispersal by the Brown Bear (*Ursus arctos*) in the Pyrénées: angiosperms but also ferns and mosses and the importance of disaggregation agents. *Botany Letters* 172 (1): 119-131. <https://doi.org/10.1080/23818107.2024.2439414>
- PEARCE J. & FERRIER S. 2000. — Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* 133 (3): 225-245. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00322-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00322-7)
- PENTERIANI V., DELGADO M. D. M., KOJOLA I., HEIKKINEN S., FEDORCA A., GARCÍA-SÁNCHEZ P., FEDORCA M., FIND'O S., SKUBAN M., BALBONTÍN J., ZARZO-ARIAS A., FALCINELLI D., ORDIZ A. & SWENSON J. E. 2025. — Mating from a female perspective: do brown bear females play an active role in mate

- searching? *Movement Ecology* 13 (1): 24. <https://doi.org/10.1186/s40462-025-00553-6>
- PERCY M. P. 2003. — *Spatio-Temporal Movement and Road Crossing Patterns of Wolves, Black Bears and Grizzly Bears in the Bow River Valley of Banff National Park*. MSc. report, Edmonton, Alberta, 127 p.
- PÉREZ T., VÁZQUEZ F., NAVES J., FERNÁNDEZ A., CORAO A., ALBORNOZ J. & DOMÍNGUEZ A. 2009. — Non-invasive genetic study of the endangered Cantabrian brown bear (*Ursus arctos*). *Conservation Genetics* 10: 291-301. <https://doi.org/10.1007/s10592-008-9578-1>
- PHILLIPS P., CLARK, M. M., BARAL S., KOEN E. L. & BOWMAN J. 2021. — Comparison of methods for estimating omnidirectional landscape connectivity. *Landscape Ecology* 36 (6): 1647-1661. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01254-2>
- PHILLIPS S. J., ANDERSON R. P. & SCHAPIRE R. E. 2006. — Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- PIÉDALLU B., QUENETTE P. Y., BOMBILLON N., GASTINEAU A., MIQUEL C. & GIMENEZ O. 2019. — Determinants and patterns of habitat use by the brown bear *Ursus arctos* in the French Pyrenees revealed by occupancy modelling. *Oryx* 53 (2): 334-343. <https://doi.org/10.1101/075895>
- POP I. M., BEREZKY L., CHIRIAC S., IOSIF R., NITA A., POPESCU V. D. & ROZYLWICZ L. 2018. — Movement ecology of brown bears (*Ursus arctos*) in the Romanian Eastern Carpathians. *Nature conservation* 26: 15-31. <https://doi.org/10.3897/nature-conservation.26.22955>
- PRÉFET DE LA RÉGION MIDI-PYRÉNÉES 2011. — *Guide de gestion forestière en compatibilité avec les besoins vitaux des ours*. Préfecture de la Région Midi-Pyrénées Toulouse, 111 p.
- PULLINGER M. G. & JOHNSON C. J. 2010. — Maintaining or restoring connectivity of modified landscapes: evaluating the least-cost path model with multiple sources of ecological information. *Landscape Ecology* 25: 1547-1560. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9526-6>
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. 2021. — *QGIS Geographic Information system*. QGIS Association. <https://www.qgis.org>, dernière consultation le 6 janvier 2026.
- QUENETTE P.-Y., JONOVIC M., MARINSIC A., CAMARRA J. J., GUINOT-GHESTEM M., SENTILLES J., STEINMETZ J., VANPÉ C. & ALBAN N. 2019. — First translocation of females in the French Western Pyrenees: a new step in the long process of brown bear restoration in the Pyrenees Mountains. *International Bear News: Quarterly Newsletter of the International Association for Bear Research and Management* 28 (1): 11-13.
- RADIĆ B. & GAVRILOVIC S. 2021. — Natural Habitat Loss: Causes and Implications of Structural and Functional Changes, in LEAL FILHO W., AZUL A. M., BRANDLI L., LANGE SALVIA A. & WALL T. (éds) *Life on Land. Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer, Cham: 699-712. https://doi.org/10.1007/978-3-319-95981-8_6
- R CORE TEAM. 2021. — *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>, dernière consultation le 6 janvier 2026.
- ROBERGE J. M. & ANGELSTAM P. E. R. 2004. — Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology* 18 (1): 76-85. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x>
- RUSHTON S. P., ORMEROD S. J. & KERBY G. 2004. — New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41 (2): 193-200. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00903.x>
- SAINZ DE LA MAZA P. & NUNES J. 2001. — Los sistemas de información geográfica aplicados al estudio, la gestión y la conservación del hábitat del oso pardo (*Ursus arctos*) en un área del Pirineo catalán. *Treballs de la Societat Catalana de Geografia* 52: 245-264.
- SENTILLES J., LEMAÎTRE P.-L., VANPÉ C. & QUENETTE P.-Y. 2021a. — *Rapport annuel du Réseau Ours brun Ours 2020*. Office français de la Biodiversité, Villeneuve-de-Rivière, 53 p.
- SENTILLES J., VANPÉ C. & QUENETTE P.-Y. 2021b. — Benefits of incorporating a scat-detection dog into wildlife monitoring: a case study of Pyrenean brown bear. *Journal of Vertebrate Biology* 69 (3): 20096.1-11. <https://doi.org/10.25225/jvb.20096>
- SENTILLES J., VANPÉ C. & QUENETTE P.-Y. 2024. — *Rapport annuel du Réseau Ours brun Ours 2023*. Office français de la Biodiversité, Villeneuve-de-Rivière, 59 p.
- SHEN Z., WU W., CHEN S., TIAN S., WANG J. & LI L. 2022. — A static and dynamic coupling approach for maintaining ecological networks connectivity in rapid urbanization contexts. *Journal of Cleaner Production* 369: 133375. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2022.133375>
- SKUBAN M., FINĐO S., KAJBA M., KOREŇ M., CHAMERS J. & ANTAL V. 2017. — Effects of roads on brown bear movements and mortality in Slovakia. *European Journal of Wildlife Research* 63 (5): 82. <https://doi.org/10.1007/s10344-017-1138-x>
- TABERLET P., CAMARRA J. J., GRIFFIN S., UHRES E., HANOTTE O., WAITS L. P., DUBOIS-PAGANON C., BURKE T. & BOUVET J. 1997. — Noninvasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population. *Molecular Ecology* 6 (9): 869-876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1997.tb00141.x>
- TAYLOR P. D., FAHRIG L., HENEIN K. & MERRIAM G. 1993. — Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68 (3): 571-573. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- THUILLER W. 2003. — BIOMOD—optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9 (10): 1353-1362. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00666.x>
- TOBGAY S. & MAHAVIK N. 2020. — Potential habitat distribution of Himalayan red panda and their connectivity in Sakteng Wildlife Sanctuary, Bhutan. *Ecology and Evolution* 10 (23): 12929-12939. <https://doi.org/10.1002/ece3.6874>
- UICN FRANCE. 2014. — *Panorama des services écologiques fournis par les milieux naturels en France*. Vol. 2.4: *Les écosystèmes montagnards*. Comité français de l'UICN, Paris, 19 p.
- UICN FRANCE. 2015. — *Changement climatique et risques naturels dans les montagnes tempérées*. Comité français de l'UICN, Paris, 16 p.
- UICN FRANCE, MNHN, SFEPM & ONCFS 2017. — *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Mammifères de France métropolitaine*. Comité français de l'UICN, Paris, 40 p.
- UNNITHAN KUMAR S. & CUSHMAN S. A. 2022. — Connectivity modelling in conservation science: a comparative evaluation. *Scientific Reports* 12 (1): 16680. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20370-w>
- VALERIO F., CARVALHO F., BARBOSA A. M., MIRA A. & SANTOS S. M. 2019. — Accounting for connectivity uncertainties in predicting roadkills: a comparative approach between path selection functions and habitat suitability models. *Environmental Management* 64 (3): 329-343. <https://doi.org/10.1007/s00267-019-01191-6>
- VANPÉ C., PIÉDALLU B., QUENETTE P. Y., SENTILLES J., QUENEY G., PALAZÓN S., JORDANA I. A., JATO R., IRURTIA M. M. E., DE LA TORRE J. S. & GIMENEZ O. 2022. — Estimating abundance of a recovering transboundary brown bear population with capture-recapture models. *Peer Community Journal* 2: e71. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.199>
- VENNE S. & CURRIE D. J. 2021. — Can habitat suitability estimated from MaxEnt predict colonizations and extinctions? *Diversity and Distributions* 27 (5): 873-886. <https://doi.org/10.1111/ddi.13238>
- VERBYLA D. L. & LITVAITIS J. A. 1989. — Resampling methods for evaluating classification accuracy of wildlife habitat models. *Environmental Management* 13: 783-787. <https://doi.org/10.1007/bf01868317>

- WALLER J. S. & SERVHEEN C. 2005. — Effects of transportation infrastructure on grizzly bears in northwestern Montana. *The Journal of Wildlife Management* 69 (3): 985-1000. [https://doi.org/10.2193/0022-541x\(2005\)069\[0985:eotiog\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0022-541x(2005)069[0985:eotiog]2.0.co;2)
- WARREN D. L., MATZKE N. J., CARDILLO M., BAUMGARTNER J. B., BEAUMONT L. J., TURELLI M., GLOR R. E., HURON N. A., SIMÕES M., IGLESIAS T. L. PIQUET J. C. & DINNAGE R. 2021. — ENMTools 1.0: an R package for comparative ecological biogeography. *Ecography* 44 (4): 504-511. <https://doi.org/10.1111/ecog.05485>
- YAN H., FENG L., ZHAO Y., FENG L., WU D. & ZHU C. 2020. — Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt. *Global Ecology and Conservation* 21: e00856. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00856>
- ZEDROSSER A., STØEN O. G., SÆBØ S. & SWENSON J. E. 2007. — Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. *Animal Behaviour* 74 (3): 369-376. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.015>
- ZELLER K. A., JENNINGS M. K., VICKERS T. W., ERNEST H. B., CUSHMAN S. A. & BOYCE W. M. 2018. — Are all data types and connectivity models created equal? Validating common connectivity approaches with dispersal data. *Diversity and Distributions* 24 (7): 868-879. <https://doi.org/10.1111/ddi.12742>
- ZELLER K. A., MCGARIGAL K., BEIER P., CUSHMAN S. A., VICKERS T. W. & BOYCE W. M. 2014. — Sensitivity of landscape resistance estimates based on point selection functions to scale and behavioural state: pumas as a case study. *Landscape Ecology* 29: 541-557. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-9991-4>
- ZELLER K. A., MCGARIGAL K. & WHITELEY A. R. 2012. — Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27 (6): 777-797. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9737-0>
- ZELLER K. A., WATTLES D. W., CONLEE L. & DESTEFANO S. 2019. — Black bears alter movements in response to anthropogenic features with time of day and season. *Movement Ecology* 7 (19): 1-14. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0166-4>

*Soumis le 2 avril 2024;
accepté le 9 juillet 2025;
publié le 25 mars 2026.*