RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté
Égalité
Fraternité

VetAgro Sup

CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2021 - Thèse n° 088

PHENOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ L'OURS BRUN DE SCANDINAVIE (*URSUS ARCTOS*) : FACTEURS INFLUENÇANT LA FIN DE LA DIAPAUSE EMBRYONNAIRE ET CONSEQUENCES SUR LE SUCCES REPRODUCTEUR

THESE

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 5 novembre 2021
Pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

Par

LEMIERE Lucie

UNIVERSITÉ DE LYON

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté
Égalité
Fraternité

VetAgro Sup

CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2021 - Thèse n° 088

PHENOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ L'OURS BRUN DE SCANDINAVIE (*URSUS ARCTOS*) : FACTEURS INFLUENÇANT LA FIN DE LA DIAPAUSE EMBRYONNAIRE ET CONSEQUENCES SUR LE SUCCES REPRODUCTEUR

THESE

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 5 novembre 2021
Pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

Par

LEMIERE Lucie

UNIVERSITÉ DE LYON

Liste des Enseignants du Campus Vétérinaire de Lyon *(01-04-2021)*

ABITBOL	Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
ARCANGIOLI	Marie-Anne	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
AYRAL	Florence	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BECKER	Claire	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BELLUCO	Sara	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENAMOU-SMITH	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENOIT	Etienne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BERNY	Philippe	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BOULOCHER	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BOURDOISEAU	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur émérite
BOURGOIN	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BRUYERE	Pierre	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BUFF	Samuel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BURONFOSSE	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
CACHON	Thibaut	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CADORÉ	Jean-Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
CAROZZO	Claude	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CHABANNE	Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CHALVET-MONFRAY	Karine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DE BOYER DES ROCHES	Alice	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DJELOUADJI	Zorée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ESCRIOU	Catherine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
FRIKHA	Mohamed-Ridha	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GALIA	Wessam	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GILOT-FROMONT	Emmanuelle	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
GONTHIER	Alain	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GRANCHER	Denis	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
GREZEL	Delphine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
HUGONNARD	Marine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
JUNOT	Stéphane	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
KODJO	Angeli	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
KRAFFT	Emilie	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
LAABERKI	Maria-Halima	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LAMBERT	Véronique	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LE GRAND	Dominique	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
LEBLOND	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LEDOUX	Dorothée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEFEBVRE	Sébastien	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEGROS	Vincent	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEPAGE	Olivier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LOUZIER	Vanessa	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
MARCHAL	Thierry	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOISSONNIER	Pierre	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOSCA	Marion	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
MOUNIER	Luc	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
PEPIN	Michel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
PIN	Didier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PONCE	Frédérique	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PORTIER	Karine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
POUZOT-NEVORET	Céline	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
PROUILLAC	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
REMY	Denise	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
RENE MARTELLET	Magalie	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ROGER	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
SAWAYA	Serge	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
SCHRAMME	Michael	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
SERGENTET	Delphine	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
THIEBAULT	Jean-Jacques	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
TORTEREAU	Antonin	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
VIGUIER	Eric	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
ZENNER	Lionel	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur

REMERCIEMENTS AU JURY

À Monsieur le Professeur Pierre COCHAT,
De l'Université Claude Bernard Lyon 1, Faculté de médecine de Lyon Sud
Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse.
Hommages respectueux.

À Madame le Professeur Emmanuelle GILOT-FROMONT,
De VetAgro Sup, Campus vétérinaire de Lyon
Pour avoir accepté d'encadrer ma thèse et m'avoir soutenue et guidée dans la réalisation de ce travail et mon projet professionnel. Pour votre bienveillance et vos conseils.
Qu'elle trouve ici l'expression de ma gratitude et mes remerciements les plus sincères.

A Madame le Professeur Vanessa LOUZIER,
De VetAgro Sup, Campus vétérinaire de Lyon
Qui a très aimablement accepté de faire partie de mon jury de thèse.
Sincères remerciements.

TABLE DES MATIERES

PREMIERE PARTIE
Reproduction de l'ours brun de Scandinavie - Etude bibliographique

Table des figures 11
Table des tableaux 13
Liste des abréviations 15
Introduction 19
I. Aire de répartition, démographie et statut de conservation de l'ours brun 20
1. L'ours brun dans le monde et en Europe 20
2. L'ours brun en Scandinavie 22
A. L'ours brun en Suède 23
B. L'ours brun en Norvège 23
II. Ecologie de l'ours brun de Scandinavie 24
1. Habitat et domaine vital 24
2. Régime alimentaire 25
3. Hibernation 26
A. Particularités écologiques 26
a. Caractéristiques de la tanière et du milieu environnant 26
b. Chronologie de l'hibernation 27
c. Abandon de la tanière 28
B. Particularités physiologiques 28
4. Reproduction 29
A. Puberté et maturité sexuelle 29
B. Saison de reproduction et accouplement 29
C. Gestation et mise bas 31
D. Elevage des jeunes, émancipation et mortalité 31
III. Physiologie de la reproduction 33
1. Cycle ovarien 33
2. Cycle œstral 34
3. Œstrus et ovulation 35
4. Mécanisme de la diapause embryonnaire 36
5. Particularités physiologiques de l'ours gestante 37
6. Pseudo-gestation 37
IV. Phenologie de la reproduction 38
1. Facteurs synchronisant le début de la saison de reproduction 39
2. Facteurs synchronisant le début de la gestation 39

3. Etude de la phénologie de la reproduction grâce aux techniques de biologging 40
4. Potentiels impacts du changement climatique sur l'ours brun 41
Conclusion de la première partie 44

DEUXIEME PARTIE

Facteurs influençant la fin de la diapause embryonnaire chez l'ours brun de Scandinavie et conséquences sur le succès reproducteur - Etude rétrospective

I. Introduction 47
II. Matériel et méthodes 47
1. Zones d'étude 47
2. Populations d'étude 48
3. Le Scandinavian Brown Bear Research Project 48
4. Captures et recueil des données 50
5. Catégorie d'âge 51
6. Abondance annuelle en baies 53
7. Début et fin de l'hibernation 53
8. Photopériode à l'entrée dans la tanière 54
9. Statut reproducteur 55
10. Début et fin de la phase active de la gestation 55
11. Succès reproducteur 58
12. Analyses statistiques 58
II. Résultats 60
1. Statistiques descriptives 60
2. Facteurs influençant la fin de la diapause embryonnaire 61
3. Facteurs influençant le succès reproducteur 63
III. Discussion 67
1. Estimation des événements de reproduction chez les populations sauvages 67
2. Facteurs environnementaux influençant la fin de la diapause embryonnaire 68
3. Facteurs intrinsèques influençant la fin de la diapause embryonnaire 70
4. Facteurs influençant le succès reproducteur 71
5. Potentiels impacts du changement climatique sur l'ours brun de Scandinavie 73
6. Perspectives 75
Conclusion 77
Bibliographie 79

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Aire de répartition de l'ours brun *Ursus arctos* dans le monde 20

Figure 2 : Aire de répartition des dix populations d'ours brun en Europe 21

Figure 3 : Aire de répartition de l'ours brun en Scandinavie 22

Figure 4A : Ours brun se nourrissant de baies..... 25

Figure 4B : Ours brun se nourrissant d'une carcasse de renne..... 25

Figure 5A : Ours brun dans sa tanière lors d'une capture en hiver 27

Figure 5B : Relevé de la position et des caractéristiques de la tanière au printemps 27

Figure 6 : Accouplement de l'ours brun..... 30

Figure 7 : Femelle ours brun et ses oursons de l'année au début du printemps 31

Figure 8 : Cycle de reproduction de l'ours brun 32

Figure 9 : Cycle ovarien de l'ours brun..... 33

Figure 10 : Variations annuelle des taux de stéroïdes sexuels sériques chez la femelle ours brun 34

Figure 11 : Localisation des deux zones d'étude en Scandinavie 49

Figure 12A : Chaque ours a été équipé d'un collier GPS muni d'un accéléromètre lors des captures au printemps 52

Figure 12B : Certains ours ont été équipés d'un bio-logger de température corporelle implanté de manière chirurgicale dans la cavité abdominale..... 52

Figure 12C : Collier GPS muni d'un accéléromètre 52

Figure 12D : Bio-logger de température corporelle 52

Figure 13 : Myrtilles sauvages *Vaccinium myrtillus* 53

Figure 14 : Détermination de la date d'entrée et de sortie de la tanière à l'aide des positions GPS 54

Figure 15A : Profil représentatif de la température corporelle journalière moyenne d'une femelle ours brun de Scandinavie non gestante et gestante pendant l'hibernation..... 56

Figure 15B : Profil représentatif de l'activité journalière moyenne d'une femelle ours brun de Scandinavie non gestante et gestante pendant l'hibernation..... 56

Figure 16 : Exemple d'un profil de température corporelle journalière moyenne d'une femelle ours brun de Scandinavie gestante d'octobre à mars et des événements d'hibernation et de reproduction associés..... 57

Figure 17 : Exemple d'un profil brut de température corporelle et d'activité d'une femelle ours brun de Scandinavie gestante en janvier et dates de mise bas associées 58

Figure 18 : Dates de réactivation du corps jaune des femelles ours brun de Scandinavie gestantes de la zone nord et sud au cours de la période 2011-2017..... 62

Figure 19 : Dates moyennes des évènements d'hibernation et de reproduction des femelles ours brun de Scandinavie adultes gestantes de la zone nord et sud au cours de la période 2011-2018, et photopériode associée sur une année..... 62

Figure 20 : Dates de parturition des femelles ours brun de Scandinavie gestantes de la zone sud au cours de la période 2012-2018. 63

Figure 21A : Date de parturition des femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud le long du gradient de l'index d'abondance en myrtilles l'été précédent. 64

Figure 21B : Probabilité de succès reproducteur des femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud le long du gradient de l'index d'abondance en myrtilles l'été précédent..... 64

Figure 22A : Date de sortie de la tanière des femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud dont les oursons ont été observés ou non au printemps de 2012 à 2018. 65

Figure 22B : Temps passé dans la tanière après la parturition chez les femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud dont les oursons ont été observés ou non au printemps de 2012 à 2018... 65

Figure 23A : Âge des oursons à la sortie de la tanière le long du gradient des dates de parturition des femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud dont les oursons ont été observés au printemps de 2012 à 2018. 65

Figure 23B : Date de sortie de la tanière le long du gradient des dates de parturition des femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud dont les oursons ont été observés au printemps de 2012 à 2018. 65

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Zones de présence, effectif, tendance démographique et statut de conservation des populations d'ours bruns en Europe de 2012 à 2016..... 22

Tableau 2 : Comparaison des méthodes de détection de la date de parturition basées sur la T_b et l'activité chez 13 femelles ours brun dans deux zones d'étude en Suède de 2011-2018. 60

Tableau 3 : Événements de reproduction chez des femelles ours brun de Scandinavie subadultes et adultes dans deux zones d'étude en Suède de 2011-2018..... 61

Tableau 4 : Durée de la gestation et de la phase sécrétoire chez des femelles ours brun de Scandinavie subadultes et adultes en Suède de 2011-2018. 61

Tableau 5 : Résultats de la sélection de modèles évaluant l'impact de facteurs intrinsèques et extrinsèques sur le moment de la gestation et le succès reproducteur des femelles ours brun de Scandinavie. 66

Tableau 6 : Paramètres estimés des variables prédictives incluses dans les modèles finaux évaluant l'impact de facteurs intrinsèques et extrinsèques sur le moment de la gestation et le succès reproducteur des femelles ours brun de Scandinavie. 66

LISTE DES ABREVIATIONS

AICc : Critère d'information d'Akaike corrigé pour les échantillons de petite taille

CL : Corps jaune (Corpus Luteum)

GLM : Modèle linéaire généralisé

SBBRP : Scandinavian Brown Bear Research Project

T_b : Température corporelle

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

PREMIERE PARTIE

Reproduction de l’ours brun de Scandinavie

-

Etude bibliographique

INTRODUCTION

La plupart des mammifères des zones tempérées présentent une reproduction saisonnière qui permet de synchroniser l'accouplement et les naissances aux moments les plus opportuns de l'année et ainsi de maximiser le succès reproducteur (Bronson, 2009). Ce contrôle repose en grande partie sur les variations annuelles de paramètres environnementaux tels que la photopériode, la température ambiante, les précipitations et la disponibilité des ressources alimentaires (Bronson, 2009). Or, le changement climatique est à l'origine d'une altération de la saisonnalité de certains de ces facteurs (IPCC, 2021) et en conséquence, la reproduction des animaux peut devenir discordante avec leur environnement (Root et al., 2003). Un avancement des évènements de reproduction printaniers a déjà été signalé chez les mammifères et les oiseaux et peut dans certains cas aboutir à un décalage temporel avec le pic des ressources trophiques, à l'origine d'une diminution du succès reproducteur (résumé dans Bronson, 2009 et Parmesan, 2007). Cependant, les réponses à ces changements globaux sont difficilement prévisibles car loin d'être uniformes (Parmesan, 2007). Les hautes latitudes sont celles où les effets du changement climatique sont les plus rapides et où on peut donc s'attendre à ce que l'altération de la phénologie soit la plus importante (Root et al., 2003). C'est pourquoi les grands mammifères à longue durée de vie des régions nordiques, tels que l'ours brun de Scandinavie (*Ursus arctos*), sont considérés comme faisant partie des espèces les plus vulnérables (Bronson, 2009; Hetem et al., 2014; Root et al., 2003; Spady et al., 2007).

Très peu d'études se sont intéressées à la phénologie de la reproduction de l'ours brun en raison des difficultés à l'étudier dans son milieu naturel. Pourtant les changements globaux pourraient avoir des conséquences dramatiques sur cette espèce alors que certaines populations sont déjà en danger critique d'extinction (Gómez et al., 2021; Spady et al., 2007). Par ailleurs, la conservation de l'ours brun va bien au-delà de la simple protection d'une espèce. En effet, c'est une espèce clef de voute qui occupe un rôle majeur dans son écosystème et un animal charismatique qui peut fédérer autour des enjeux de la préservation de la biodiversité (Simberloff, 1999). Enfin, comme tout grand carnivore, il peut perturber certaines activités humaines et fait donc l'objet de plans de gestion et de chasse susceptibles d'affecter les paramètres démographiques et la dynamique de population (Boitani et al., 2015). Ainsi, il est important de comprendre l'impact des changements globaux actuels et futurs sur les populations sauvages d'ours bruns afin d'adapter les efforts de conservation et de gestion.

C'est dans ce cadre que s'inscrit cette thèse, dont l'objectif est de faire la synthèse et d'apporter de nouvelles connaissances sur la phénologie de la reproduction de l'ours brun de Scandinavie. La première partie de ce travail est consacrée à l'écologie de l'ours brun en Suède et à la physiologie et la phénologie de la reproduction des ursidés en général. La deuxième partie présente les résultats d'une étude observationnelle dont l'objectif était d'étudier les facteurs qui influencent la fin de la diapause embryonnaire et les conséquences sur le succès reproducteur.

I. AIRE DE REPARTITION, DEMOGRAPHIE ET STATUT DE CONSERVATION DE L'OURS BRUN

1. L'ours brun dans le monde et en Europe

L'ours brun est l'espèce d'ours la plus répandue au monde (Fig. 1). On la retrouve dans tout l'hémisphère nord en Europe, en Amérique du Nord et en Asie. Elle peut occuper des habitats très variés tels que la toundra arctique, les steppes, les prairies, les forêts, les massifs montagneux, les régions littorales et les régions semi-désertiques. De nos jours, la population d'ours bruns dans le monde est stable ou en légère augmentation, avec une population globale excédant 200 000 individus dont plus de la moitié en Eurasie. Au niveau mondial, l'espèce est classée comme préoccupation mineure sur la liste rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), mais certaines populations isolées et de taille très réduite sont en danger d'extinction en Asie et au sud de l'Europe (Swenson et al., 2020).

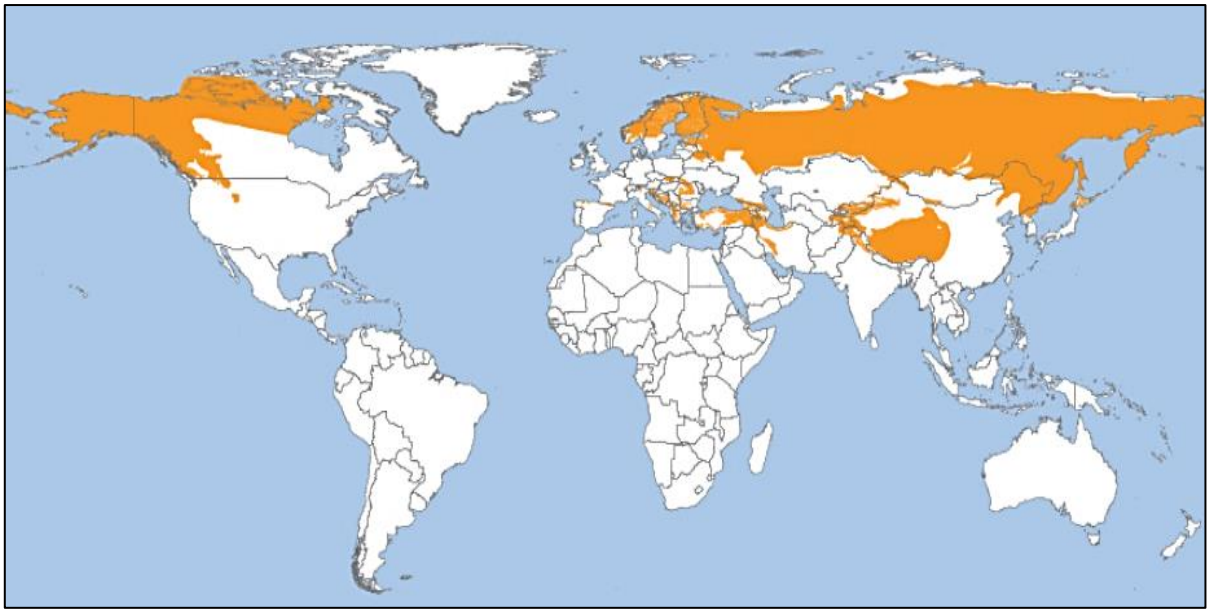

Figure 1 : Aire de répartition de l'ours brun *Ursus arctos* dans le monde (Swenson et al., 2020)

Il y a 3000 ans, l'aire de répartition de l'ours brun recouvrait toute l'Europe à l'exception des territoires insulaires comme l'Irlande, l'Islande, la Corse ou la Sardaigne. La disparition et la fragmentation de son habitat ainsi qu'une pratique intensive de la chasse visant à exterminer les grands prédateurs ont abouti à un important déclin de la population européenne et à sa disparition dans certains pays au 19e siècle. La population d'ours bruns a commencé à se rétablir en Europe après l'instauration du statut d'espèce protégée au milieu des années 1990 (Directive n° 92/43 dite « Habitats »). Elle compte aujourd'hui environ 18 000 individus répartis en 10 populations distinctes dans 22 pays (Fig. 2). Celles-ci persistent sur des territoires isolés de superficie limitée situés principalement en région montagneuse dans des forêts tempérées ou boréales à des altitudes pouvant aller jusque 5000 m (Boitani et al., 2015).

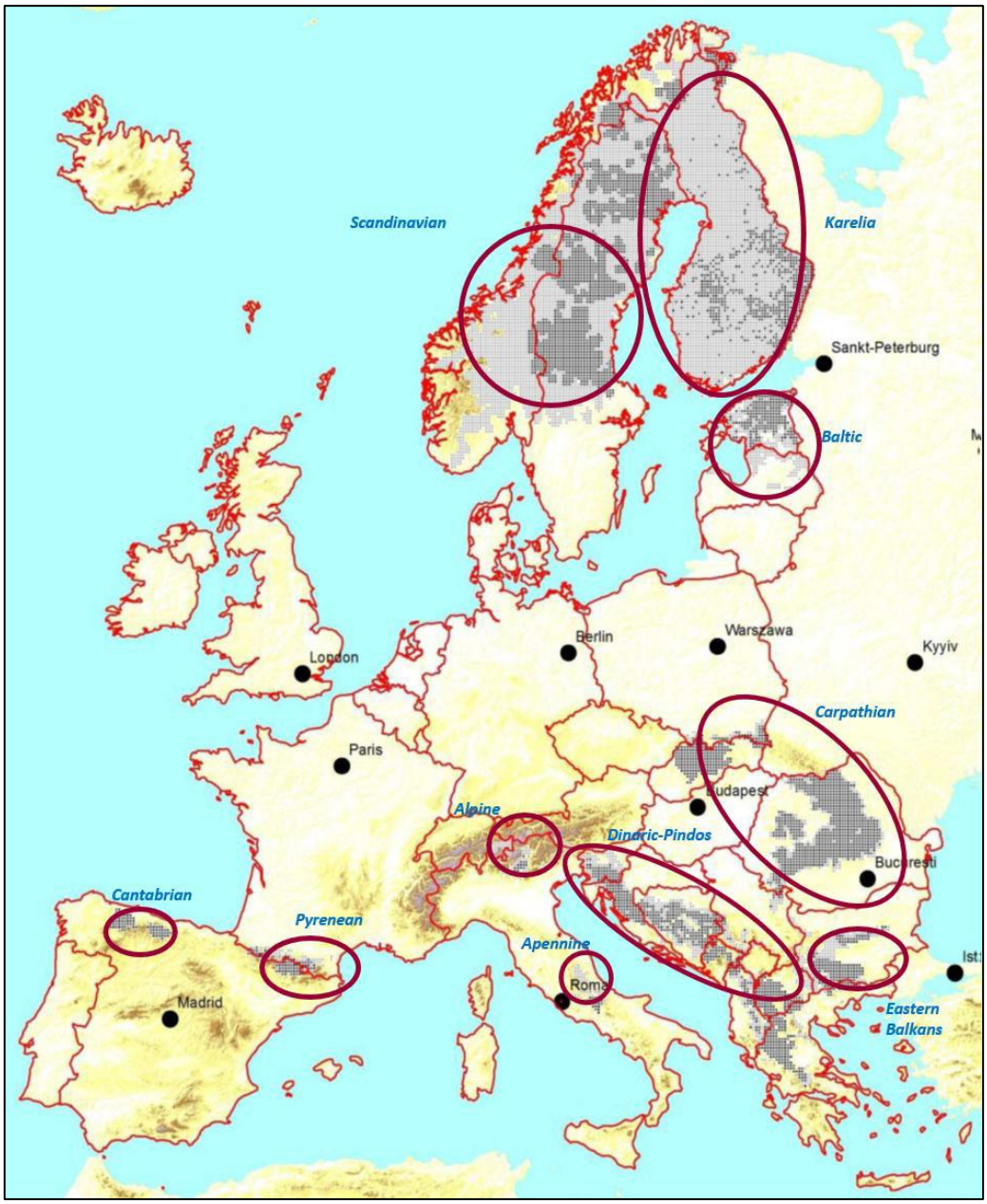

Figure 2 : Aire de répartition des dix populations d'ours brun en Europe (Boitani et al., 2015)

Le nord et l'est de l'Europe regroupent les populations les plus importantes en termes d'effectifs : plus de 7000 individus pour la population des Carpates, 4000 pour celle Dinarique et 3000 en Scandinavie. A l'inverse, l'Europe du Sud accueille des populations de faibles effectifs classées en danger critique d'extinction sur la liste rouge de l'UICN (Tab. 1). Les principales menaces pesant sur ces populations sont la perte et la fragmentation de l'habitat, une faible variabilité génétique, la présence de perturbations anthropiques, les collisions routières, le faible niveau d'acceptation par les populations locales et le braconnage. En Europe, l'ours brun est protégé par la directive « Habitats » (92/43/CEE) et la quasi-totalité des pays concernés possèdent un plan d'action national encadrant la gestion et la conservation de l'espèce (Boitani et al., 2015).

Tableau 1 : Zone de présence, effectif, tendance démographique et statut de conservation des populations d'ours bruns en Europe de 2012 à 2016 (IUCN population assessment, LCIE)

Population	Zones de présence	Effectif (2012-2016)	Tendance démographique	Statut sur la liste rouge de l'UICN
Scandinave	Norvège, Suède	2825	En déclin	Préoccupation mineure
Carélie	Norvège, Finlande	1660	Stable	Préoccupation mineure
Baltique	Estonie, Lettonie	700	Stable	Préoccupation mineure
Carpates	Roumanie, Pologne, Slovaquie, Serbie	7630	Stable	Quasi-menacée
Dinarique	Slovénie, Croatie, Grèce Bosnie-Herzégovine, Monténégro, Macédoine, Albanie, Serbie,	3950	Stable – en augmentation	Vulnérable
Alpine	Italie, Suisse, Autriche, Slovénie	49-69	Stable – en augmentation	En danger critique
Balkans	Bulgarie, Grèce, Serbie	468-665	Stable	Vulnérable
Apennine	Italie	45-69	Stable	En danger critique
Cantabrique	Espagne	321-335	En augmentation	En danger critique
Pyrénéenne	France, Espagne	30	Stable	En danger critique

2. L'ours brun en Scandinavie

La population d'ours bruns de Scandinavie est répartie entre la Suède et la Norvège (Fig. 3). Des analyses génétiques réalisées sur l'ADN mitochondrial ont montré qu'elle descend à la fois des ours de l'Europe du Sud et de ceux de l'Europe de l'Est et de la Russie (Taberlet et al., 1995). Elle est structurée en trois populations qui coïncident avec les trois zones de reproduction concentrant l'essentiel des domaines vitaux des femelles, et sont connectées par des échanges génétiques dus à la dispersion des mâles pendant la saison de reproduction (Manel et al., 2004).

A l'origine, l'ours brun était présent dans toute la Scandinavie. On dénombrait environ 4800 individus autour de 1850 dont 65% en Norvège. A la suite d'une chasse intensive et de la destruction de son habitat, la population a quasiment disparu au début du 20e siècle et ne comptait plus que 130 individus en 1930. Des mesures de protection et l'établissement de quotas de chasse dans les années 1980 ont par la suite permis à la population de se rétablir (Christiernsson, 2018). Aujourd'hui, celle-ci compte environ 3000 individus et son statut de conservation est considéré comme favorable par l'UICN, aussi bien en termes d'effectifs et de distribution que de variabilité génétique (Tab. 1). Il s'agit de la population ursine la plus fertile au monde, mais sa croissance annuelle, qui était de 13 à 15% à la fin des années 1990, a ralenti pour atteindre 4.8% en 2007 (Kindberg et al., 2011; Sæther et al., 1998).

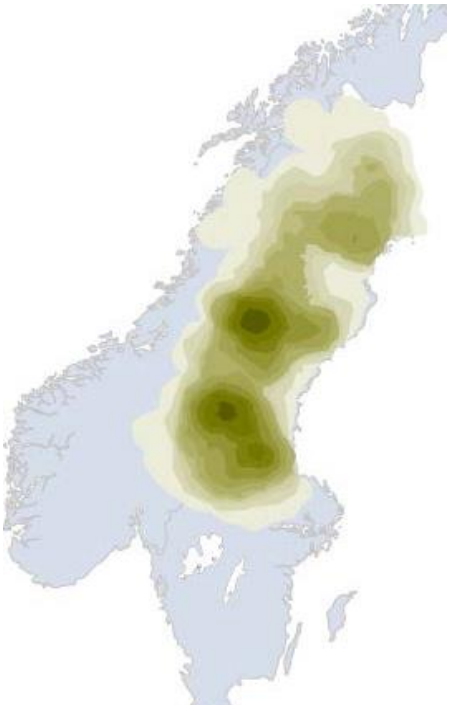

Figure 3 : Aire de répartition de l'ours brun en Scandinavie (Kindberg and Swenson, 2018)

A. L'ours brun en Suède

En Suède, les ours bruns sont présents dans les deux-tiers nord du pays (Fig. 3) et représentent 95% de la population scandinave, soit environ 2800 individus (Kindberg and Swenson, 2018). Dans ce pays, il s'agit d'une espèce protégée mais chassable. La saison de chasse débute le 21 août jusqu'à ce que les quotas annuels soient atteints et prend fin au plus tard le 15 octobre en Suède centrale et le 30 septembre au nord, afin de ne pas perturber l'hibernation. Un quota d'environ 300 individus, soit environ 10% de la population, est fixé chaque année. Les groupes familiaux (femelles suitées d'oursons) sont protégés par la loi. Tout grand carnivore (i.e. ours, loup, lynx, glouton) retrouvé mort ou abattu doit être signalé aux autorités le jour même et examiné par l'institut national vétérinaire afin de déterminer la cause de la mort et relever différentes données (sexe, âge, paramètres morphométriques et prélèvements biologiques). L'âge moyen de mort en Suède centrale est de 4,8 ans (Bischof et al., 2009) et la mort de 72% des femelles tuées de 1998-2008 était attribuable à des causes anthropiques, en particulier à la chasse, et dans une moindre mesure au braconnage et aux collisions routières. Les morts naturelles sont causées principalement par des individus de la même espèce (infanticides ou combats entre mâles lors du rut). L'ours brun génère peu de conflits avec les éleveurs en Suède car la plupart des cheptels sont correctement protégés. Le braconnage est néanmoins fréquent dans certaines zones qui concentrent les attaques sur les faons de rennes semi-domestiques (Kaczensky et al., 2012 ; Christiernsson, 2018).

B. L'ours brun en Norvège

Contrairement à la Suède, la Norvège ne compte qu'un faible nombre d'individus (une centaine environ) principalement localisés le long de la frontière suédoise. En plus de la population scandinave, on y trouve une partie de la population de Carélie (environ 50 individus) à l'extrême nord du pays près de la frontière finoise (Fig. 3). L'ours est protégé par la loi norvégienne et sauf cas exceptionnel, l'espèce n'est pas chassable. Le faible nombre d'individus en Norvège est lié à une politique de gestion des grands carnivores très stricte basée sur l'élimination systématique des individus causant des dégâts sur les cheptels domestiques, et visant à limiter leur expansion vers l'ouest du pays. L'ours brun n'est cependant pas menacé dans ce pays du fait du contact étroit avec la population suédoise. Les principaux conflits générés par la présence de l'ours viennent de la déprédation des jeunes rennes semi-domestiques et des troupeaux de moutons, qui sont très peu protégés contrairement à la Suède (Kaczensky et al., 2012 ; Christiernsson, 2018).

Il n'existe pas de plan de gestion commun entre la Norvège et la Suède, mais un groupe scientifique, The Scandinavian Brown Bear Research Project (SBBRP), coordonne les activités de recherche sur la population d'ours bruns de Scandinavie (Kaczensky et al., 2012).

II. ECOLOGIE DE L'OURS BRUN DE SCANDINAVIE

1. Habitat et domaine vital

La forêt boréale constitue l'habitat principal de l'ours brun de Scandinavie. La végétation est dominée par des peuplements d'épicéas, de pins et de bouleaux exploités de manière plus ou moins intensive, et comporte une couverture basse formée d'Ericacées (notamment de buissons de myrtilles), de mousse et de lichen (Zedrosser et al., 2006).

La taille du domaine vital, défini comme la zone dans laquelle est réalisée l'ensemble des besoins vitaux, est conditionnée par la présence d'un habitat favorable fournissant des zones de repos, des ressources alimentaires en quantité suffisante, et la possibilité de se reproduire. Elle est plus importante chez les mâles (1055 km^2 en moyenne) que chez les femelles (124 à 217 km^2). Les domaines vitaux des mâles chevauchent souvent largement ceux de plusieurs femelles, mais jamais ceux d'autres mâles. La superficie varie également selon d'autres facteurs comme l'âge, le statut reproducteur, la densité de population ou encore la saison. Les ours augmentent leur domaine vital lors de la période de reproduction pour maximiser leurs chances de trouver un partenaire. A l'inverse, les femelles suitées d'oursons de l'année tendent à réduire leurs déplacements et à s'éloigner des aires de présence des mâles afin de protéger leur progéniture, ce qui peut parfois les amener à se rapprocher de zones fréquentées par l'homme (Dahle and Swenson, 2003a).

Après s'être séparés de leur mère, les subadultes se dispersent à la recherche d'un territoire. La dispersion est beaucoup plus importante chez les mâles que chez les femelles qui ont tendance à s'établir autour du domaine vital de leur mère. En Scandinavie, 94% des yearlings mâles se dispersent sur des distances allant jusqu'à 467 km, contre 41% des femelles sur une distance maximale de 90 km (Støen et al., 2006a). Ainsi, les femelles sont souvent organisées en lignées matriarcales d'ours apparentés, tandis que les mâles choisissent un territoire plus éloigné de leur lignée d'origine ce qui limite les croisements consanguins (Zedrosser et al., 2007).

L'ours brun est un animal solitaire. En général il évite ses congénères et les interactions sociales sont limitées à la période de reproduction et d'élevage des jeunes, ou à des regroupements ponctuels sur des sites d'alimentation saisonniers tels que les zones abondantes en baies. Malgré l'absence de territorialité, il existe une hiérarchie entre les adultes qui conditionne l'accès aux ressources alimentaires et à la reproduction (Swenson et al., 2020). La taille, l'âge, l'agressivité et la condition physique sont des paramètres déterminants le statut de dominance chez les ours bruns mâles (Steyaert et al., 2020). Par ailleurs, la reproduction des jeunes femelles dont le domaine vital recouvre celui de leur mère peut être réprimée ou retardée (Støen et al., 2006b).

2. Régime alimentaire

L'ours brun est un animal omnivore opportuniste. Son régime alimentaire est très diversifié et en grande partie végétal. Il varie selon les saisons en fonction de l'abondance des ressources alimentaires (Stenset et al., 2016).

Durant le printemps et au début de l'été, l'ours accumule de la masse maigre en se nourrissant d'aliments riches en protéines, en particulier d'insectes (fourmis), de pousses de graminées et dans une moindre mesure de jeunes ongulés (élans principalement, mais aussi rennes, chevreuils voire moutons). Ces derniers constituent une part importante des apports (25% environ) au début de l'été dans les semaines suivant les naissances (Stenset et al., 2016).

A la fin de l'été et durant l'automne, l'ours entre dans une période d'hyperphagie et se nourrit d'aliments riches en carbohydrates qui lui permettent d'accumuler de la masse grasse en vue de l'hibernation. Durant cette période, les baies (notamment les myrtilles *Vaccinium myrtillus*, mais aussi les camarines *Empetrum hermaphoditum* et les airelles *Vaccinium vitis-idaea*) constituent à elles seules 70% de ses apports (Fig. 4A). Il peut passer jusqu'à 14 h par jour à se nourrir, ce qui entraine une prise de poids quotidienne considérable pouvant atteindre 4 kg (Stenset et al., 2016).

Durant l'hibernation, l'ours ne s'alimente pas pendant 5 à 7 mois ce qui entraine une perte de masse corporelle allant de 26% chez les mâles jusqu'à 40% chez les femelles gestantes (López-Alfaro et al., 2013 ; Swenson et al., 2007). A la sortie de la tanière au début du printemps, l'ours recommence lentement à s'alimenter et se nourrit principalement de carcasses d'animaux morts ou affaiblis durant la saison hivernale, ainsi que de restes laissés par les chasseurs (Fig 4B; Stenset et al., 2016).

Figure 4 : Ours brun se nourrissant de baies (A, Alex P. Taylor) et d'une carcasse de renne (B, Tom Schandy)

3. Hibernation

L'hibernation est l'un des mécanismes les plus efficaces pour limiter la dépense énergétique pendant la saison hivernale, caractérisée par des températures basses et des ressources alimentaires rares. Elle est définie comme une période durant laquelle le métabolisme basal est fortement réduit par rapport au reste de l'année et s'accompagne d'adaptations physiologiques et comportementales, avec notamment une période d'accumulation de réserves suivie d'une inactivité prolongée (Nelson, 1973).

A. Particularités écologiques

a. Caractéristiques de la tanière et du milieu environnant

Le choix de la tanière et du milieu environnant est primordial puisqu'il influence directement le coût énergétique de l'hibernation et la survie de la descendance chez les femelles. Il repose sur différents critères (résumés dans González-Bernardo et al., 2020b) :

- La capacité d'isolation thermique de la zone (couverture neigeuse, forêt dense protégée du vent, orientation de la pente vers le sud)
- L'éloignement des activités (chasse, foresterie) et des infrastructures humaines (routes)
- La proximité immédiate de ressources alimentaires au printemps
- Les caractéristiques du sol (facilité à creuser, degré de la pente) et la stabilité de la structure finale (présence de racines ou de roches, pente de forte déclivité)

La sélection du site peut varier selon le sexe, le statut reproducteur et l'individu. Les femelles, en particulier celles gestantes, préfèrent les sites à plus hautes altitudes avec des pentes plus fortes qui favorisent une hibernation longue pour les besoins de la reproduction. Les mâles choisissent plutôt des sites proches de ressources alimentaires au printemps, ce qui leur permet de gagner rapidement en masse et d'augmenter leurs chances de s'accoupler l'été suivant. Le site d'hibernation est choisi plusieurs mois à l'avance, notamment chez les femelles qui le visitent souvent plusieurs fois avant de s'y installer, mais la construction a lieu en quelques heures seulement. Les ours ne réutilisent pas la même tanière d'une année sur l'autre, mais les adultes hibernent généralement dans la même zone toute leur vie. La plupart du temps, les ours hibernent seuls, sauf les femelles qui partagent leur tanière avec leurs oursons pendant une à deux années consécutives (González-Bernardo et al., 2020b).

Les tanières utilisées peuvent être de différents types. En Suède, elles sont le plus souvent creusées à même le sol, en particulier dans d'anciennes fourmilières (Fig. 5). Mais il peut aussi s'agir d'anfractuosités rocheuses, d'un enchevêtrement de branchages ou même d'une cuvette à ciel ouvert. Ces dernières sont généralement utilisées par les mâles, les femelles préférant se mettre à l'abri dans des tanières plus élaborées. Le volume de la tanière est assez restreint afin de limiter les déperditions de chaleur. Les ours garnissent le sol avec un matelas de mousse, de lichen, d'herbes ou de branchages plusieurs semaines avant l'hibernation. En Suède, l'entrée est obstruée par la neige durant tout l'hiver (Manchi and Swenson, 2005).

Figure 5 : Ours brun dans sa tanière lors d'une capture en hiver (A) et relevé de la position et des caractéristiques de la tanière au printemps suivant (B) (Andrea Friebe)

b. Chronologie de l'hibernation

A la fin de la période d'hyperphagie et dans les semaines précédant l'entrée en hibernation, l'ours entre dans une période dite pré-hibernatoire durant laquelle il se rapproche de sa tanière, réduit sa prise alimentaire et son activité, ainsi que son rythme cardiaque et sa température corporelle (notée T_b par la suite) (Evans et al., 2016).

En Suède, l'hibernation dure 5 à 7 mois d'octobre-novembre à avril-mai, et sa durée varie à la fois en fonction de facteurs environnementaux (température extérieure, couverture neigeuse, disponibilité des aliments) et intrinsèques (âge, sexe, statut reproducteur). Les mâles hibernent moins longtemps que les femelles et les femelles gestantes entrent plus tôt (10 jours) et sortent plus tard (24 jours) de leur tanière que celles non gestantes (Friebe et al., 2001 ; Manchi and Swenson, 2005). Par ailleurs, la durée de l'hibernation diminue avec l'âge chez les mâles mais augmente chez les femelles (Manchi and Swenson, 2005).

Chez les ours non gestants, l'entrée dans la tanière est corrélée avec la température ambiante en octobre (quand celle-ci s'approche de 1°C) et la date de première neige (Evans et al., 2016). L'hibernation est donc plus longue au nord qu'au sud du pays (45 jours de plus pour les mâles et 37 pour les femelles, Manchi and Swenson, 2005). La diminution des ressources alimentaires disponibles joue également un rôle important dans d'autres populations sauvages et chez les individus captifs, paramètre qui pourrait être lié à la présence d'une couverture neigeuse dans notre région d'étude (Pigeon and Stenhouse, et al., 2016). En revanche, ce facteur ne semble pas influencer le début de l'hibernation chez les femelles gestantes, qui entrent dans leur tanière alors que les baies sont encore abondantes en automne (Friebe et al., 2001).

La sortie de l'hibernation résulterait d'un processus plus complexe où l'augmentation de la température ambiante au printemps initierait des changements physiologiques, dont une élévation progressive de la T_b, qui déclencherait la sortie de la tanière à un seuil proche de celui d'euthermie (36,7 +/- 0,15°C, Evans et al., 2016).

c. Abandon de la tanière

En cas de perturbation, l'ours peut abandonner sa tanière et chercher un nouveau site jusqu'à 6 km de distance. Ce comportement engendre une perte importante d'énergie et se traduit par une diminution du succès reproducteur chez les femelles (la probabilité de perdre un ourson l'année suivante est multipliée par 10). Les principales causes d'abandon en Suède sont d'origines anthropiques (chasse, activité forestière, randonneurs avec chien, activité de recherche…), mais elles peuvent aussi être naturelles (inondation). Ces perturbations sont détectées à moins d'un kilomètre de distance par l'animal et déclenchent quasi-systématiquement sa fuite à moins de 200 m (Swenson et al., 1997).

B. Particularités physiologiques

Durant l'hibernation, l'ours reste immobile sans boire, sans manger, sans uriner ni déféquer pendant 5 à 7 mois. Son organisme subit alors des modifications métaboliques et physiologiques importantes qui lui permettent de subsister uniquement sur ses réserves adipeuses sans développer de pathologies. Sa T_b diminue de 2 à 6°C par rapport à la période active (30 à 36°C en hiver contre 37 à 38°C en été), ce qui lui permet d'abaisser son métabolisme basal à 25% de sa valeur estivale. Sa consommation d'oxygène diminue de 50% tout comme sa fréquence respiratoire. Sa fréquence cardiaque, aux alentours de 40-60 bpm en été, s'abaisse à 8 à 10 bpm en hiver (Tøien et al., 2011).

Durant l'hibernation, le métabolisme s'oriente vers une consommation majoritaire des lipides. Bien que l'ours ne s'abreuve pas, certaines réactions métaboliques lui permettent de produire de l'eau à partir des acides gras libérés dans le sang. L'absence d'excrétion s'accompagne d'une adaptation de la structure et de la fonction des organes émonctoires, notamment du foie et du rein, qui réduisent considérablement leur activité. Aucune azotémie ne se développe malgré l'absence d'élimination des déchets issus du métabolisme. La vessie devient perméable et les substances azotées de l'urine, en particulier l'urée, diffusent dans le sang et sont recyclées au niveau du foie pour la fabrication des protéines. Ce phénomène, combiné à la présence de substances anti-protéolytiques dans le plasma, permet de préserver la masse et la fonction musculaire malgré l'absence d'activité pendant plusieurs mois. De même, les ours ne présentent pas d'ostéoporose à la sortie de l'hibernation du fait d'un remaniement intense de la structure trabéculaire de l'os spongieux durant l'hiver (résumé dans González-Bernardo et al., 2020b).

Les scientifiques ont longtemps considéré que l'ours n'était pas un vrai hibernant. En effet, la baisse de T_b observée en hiver n'est pas aussi importante que chez les petits mammifères pratiquant l'hibernation (30°C au minimum chez l'ours contre 5°C chez la marmotte) et contrairement à ces derniers, ils ne présentent pas d'épisodes de réveil périodiques avec un retour à l'euthermie (Tøien et al., 2011). Par ailleurs, les ours ne sont pas en léthargie totale durant l'hibernation et en cas de perturbation, ils peuvent augmenter rapidement leur métabolisme et leur activité musculaire pour abandonner leur tanière (Swenson et al., 1997).

4. Reproduction

A. Puberté et maturité sexuelle

L'ours se reproduit tardivement. La maturité sexuelle (définie comme la survenue du premier œstrus) est atteinte vers 3 ans chez les femelles et 5 ans chez les mâles (Spady et al., 2007). Celle-ci varie en fonction de conditions environnementales et sociales. Ainsi, les femelles vivant au sein de lignées matriarcales deviennent sexuellement matures plus tard (Støen et al., 2006b). En Suède, l'âge moyen de primiparité (âge à la première portée) est de 5 ans, mais des cas de gestation ont été rapportés chez des femelles âgées de 3 ans seulement (Zedrosser et al. 2009). La productivité est maximale à partir de 8 ans, âge à partir duquel la femelle atteint sa taille adulte (Swenson et al., 2007), et celle-ci se maintient jusque 20 ans environ (Schwartz et al., 2003). La sénescence sexuelle survient vers 29 ans chez les femelles et 27 ans chez les mâles, quelques années avant la mort de l'animal (Steyeart et al., 2012).

B. Saison de reproduction et accouplement

La reproduction de l'ours brun est saisonnière avec un seul cycle reproductif par an. En Suède, la saison des amours s'étend de mai à début juillet, période durant laquelle les mâles et les femelles augmentent leurs déplacements afin de trouver un partenaire.

Chez le mâle, la période de reproduction se caractérise par des changements comportementaux (agressivité) et anatomiques (spermatogenèse et développement des testicules, avec un poids qui atteint le double de celui observé en hibernation). La compétition entre mâles pour l'accès à la reproduction se traduit par des combats qui peuvent être à l'origine de blessures graves voire mortelles chez les opposants et de nombreux mâles ne parviennent pas à s'accoupler chaque année, notamment les plus petits et les plus jeunes (Steyaert et al., 2020). Chez la femelle, les chaleurs se manifestent par des changements comportementaux (chevauchement, présentation de l'arrière-train) et physiques (turgescence de la vulve, écoulements vulvaires) (Ishikawa et al., 2003). Les chaleurs ne sont pas synchronisées entre les femelles contrairement à d'autres carnivores sociaux comme le lion, mais la longueur de la période de rut et le système d'ovulation induite par le coït sont particulièrement adaptés aux situations de basse densité (Spady et al., 2007).

Les femelles choisissent les mâles avec lesquelles elles se reproduisent dans une certaine mesure et peuvent parfois initier l'accouplement. Ce choix dépend de la qualité du mâle (taille, âge, hétérozygotie) mais également de la proximité de son territoire. En effet, il existe chez l'ours un comportement d'infanticide qui pousse les mâles à tuer les oursons dont ils ne sont pas le père pour augmenter leurs opportunités de se reproduire. Ainsi, les femelles auront tendance à choisir un mâle dont le territoire recouvre le leur pour augmenter les chances de survie de leur progéniture au printemps suivant (Steyaert et al., 2020). En Suède, 95% des femelles s'accouplent avec un mâle dont le territoire est situé à moins de 40 km du leur (Bellemain et al. 2006a).

Le mâle reste généralement quelques jours à quelques semaines avec la femelle et surveille régulièrement les signes de chaleurs en flairant sa région génitale (Fig. 6). Les couples restent ensemble plus longtemps là où la densité d'ours bruns est faible et donc la rivalité entre mâles moins importante. Un même couple peut s'accoupler plusieurs fois (Fig. 6; Steyeart et al., 2020). L'ours brun est considéré comme une espèce à ovulation induite (Boone et al., 2004), mais des ovulations spontanées ont été rapportées en captivité (Torii et al., 2020). D'après Craighead et al (1995), la durée moyenne d'une copulation efficace est de 24,3 minutes, mais elle peut aller de quelques minutes à une heure.

L'ours est une espèce polygame et dès lors que la densité augmente, mâles et femelles s'accouplent avec plusieurs partenaires. Les femelles s'accouplent en général avec trois ou quatre mâles alors que le nombre de partenaires est plus variable chez les mâles (un à huit) du fait de l'existence d'une hiérarchie. Par ailleurs, il n'est pas rare de voir des associations formées de plusieurs mâle et d'une femelle, ou l'inverse (Steyaert et al., 2012). En conséquence, les oursons d'une même portée peuvent être issus de pères différents. Une étude menée en Scandinavie a montré que 14 % des portées de deux oursons été issues de pères différents, contre 28% pour les portées de trois oursons (Bellemain et al., 2006b).

Figure 6 : Accouplement de l'ours brun (Sergey Uryadnikov)

C. Gestation et mise bas

Chez l'ours, la fécondation est suivie d'une période de diapause embryonnaire obligatoire (aussi appelée implantation différée) de 4 à 5 mois, au cours de laquelle les embryons restent libres dans l'utérus et leur développement est stoppé au stade blastocyste (Wimsatt, 1963). L'implantation a lieu en novembre-décembre, un à deux mois après l'entrée dans la tanière, et est suivie d'une courte gestation d'environ 56 jours qui permet de limiter le coût énergétique du développement embryonnaire (Friebe et al., 2014). La femelle donne naissance en janvier-février à deux ou trois petits nus, aveugles et sourds d'environ 500 g qu'elle commence à allaiter dans la tanière (Steyaert et al., 2012). Le lait maternel est très riche en protéines et en matières grasses mais produit en faible quantité ce qui limite le coût initial de la lactation alors que la mère subsiste encore sur ses réserves adipeuses (López-Alfaro et al., 2013). La croissance des oursons est rapide, avec un gain de poids quotidien moyen de 31 g jusqu'à l'âge de 2 mois puis de 57 g jusqu'à 3 mois, âge auquel ils pèsent environ 4 kg et sortent de la tanière avec leur mère (Fig. 7; Cruz, 2018).

Figure 7 : Femelle ours brun et ses oursons de l'année au début du printemps (SBBRP)

D. Elevage des jeunes, émancipation et mortalité

L'âge moyen de sevrage est de 6 à 8 mois mais les oursons restent avec leur mère entre un an et deux ans et demi, ce qui implique qu'une femelle ne se reproduit que tous les deux à trois ans (Fig. 8, Steyaert et al., 2012). La séparation a généralement lieu durant la saison de reproduction suite à l'arrivée d'un partenaire, ce qui suggère que le départ des jeunes n'est pas volontaire mais imposé par la présence d'un mâle (Dahle and Swenson, 2003b). Après s'être séparés de leur mère, les subadultes restent souvent quelques jours ensemble et peuvent parfois hiberner dans la même tanière l'hiver suivant (données non publiées, Andrea Friebe).

Les chaleurs des femelles sont inhibées lorsqu'elles sont suitées et durant la saison de reproduction, elles peuvent entrer de nouveau en œstrus 2 à 7 jours après avoir perdu leurs oursons. De ce fait, les mâles adoptent un comportement d'infanticide et tuent les oursons dont ils ne sont pas le père, ce qui leur donne la possibilité de s'accoupler avec la femelle quelques jours plus tard et d'engendrer une portée (Steyaert et al., 2012). Ce comportement est probablement basé sur la reconnaissance individuelle des partenaires (Bellemain et al., 2006b).

En conséquence, les femelles adoptent des stratégies visant à augmenter les chances de survie de leurs oursons. Elles les défendent farouchement quand elles sentent un danger, et peuvent parfois être gravement blessées par les mâles qui tentent de tuer leur progéniture (Zedrosser, 2006). Par ailleurs, les femelles suitées ont tendance à réduire leur domaine vital de façon à éviter les mâles durant la saison de reproduction (Dahle and Swenson, 2003a). Enfin, en plus de garantir une plus grande diversité génétique, la paternité multiple pourrait être une stratégie permettant d'induire une confusion chez le mâle face à des oursons dont certains pourraient lui être affiliés (Bellemain et al., 2006b).

La mortalité des oursons est très importante durant leur première année de vie (35% en Suède centrale) et est principalement liée au comportement d'infanticide des mâles durant la saison de reproduction (Swenson et al., 2001). Les femelles primipares ont une probabilité plus importante de perdre leurs oursons que les femelles multipares du fait de leur inexpérience (Zedrosser et al., 2009). Il a également été observé que les femelles en mauvais état général pouvaient abandonner leur portée, ce qui leur permettrait de ré-entrer en œstrus et de donner naissance à une nouvelle portée avec un potentiel de survie plus élevé (Zedrosser, 2006). De même, quand elles sont dérangées durant l'hibernation et contraintes de quitter leur tanière, les femelles abandonnent généralement leurs petits qui sont encore trop jeunes pour pouvoir la suivre (Swenson et al., 1997).

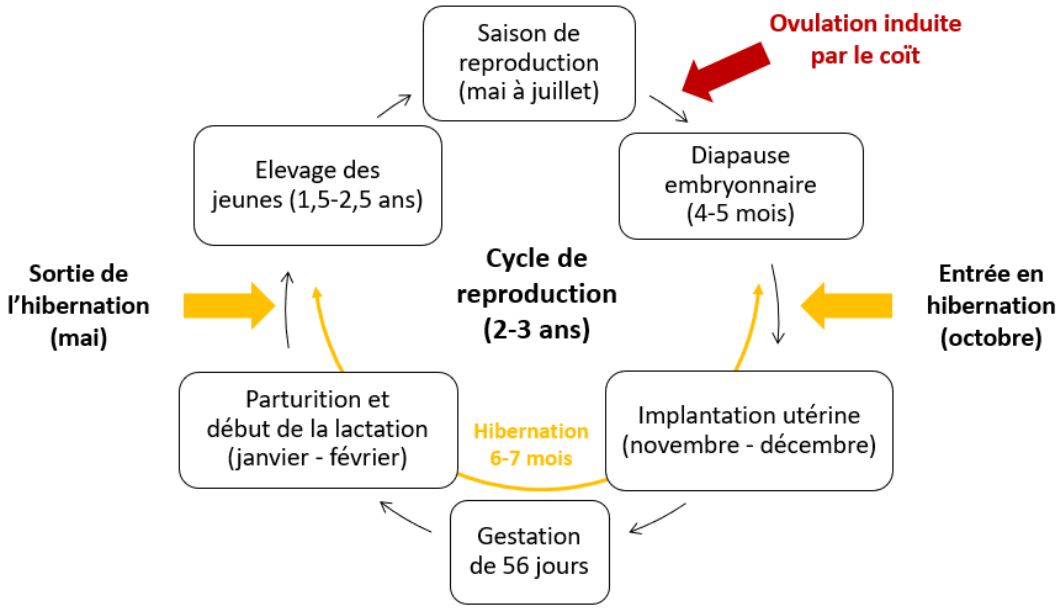

Figure 8 : Cycle de reproduction de l'ours brun (d'après Friebe et al., 2014)

III. PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

La physiologie de la reproduction de l'ours reste encore méconnue, et la plupart des connaissances actuelles proviennent d'études menées sur des individus en captivité (Cruz, 2018; Hissa, 1997; Shimozuru et al., 2013; Tøien et al., 2011).

1. Cycle ovarien

La croissance folliculaire est stimulée par la FSH synthétisée par l'hypophyse antérieure. Plusieurs follicules primordiaux se développent en follicules primaires dont la plupart subiront une atrésie folliculaire. Un à six follicules secondaires se développent au cours de la saison de reproduction et synthétisent des œstrogènes au niveau des cellules de la thèque et de la granulosa. Ces œstrogènes exercent un rétrocontrôle positif sur leur croissance et assure leur transformation en follicules tertiaires. La maturation finale en follicule ovulatoire, ainsi que l'ovulation, sont induites par un pic de LH synthétisée par l'hypophyse antérieure. Après ovulation, le follicule ovulatoire se transforme en corps hémorragique et ses cellules se lutéinisent. Le corps jaune (noté CL par la suite) qui en résulte synthétise de la progestérone au niveau des cellules lutéales et persiste durant toute la durée de la gestation. Après la mise bas, le CL dégénère et est réduit en corps blanc en 4 à 5 mois qui laissera une cicatrice d'environ 1 mm sur l'ovaire (Wimsatt, 1963, Araki et al., 1996).

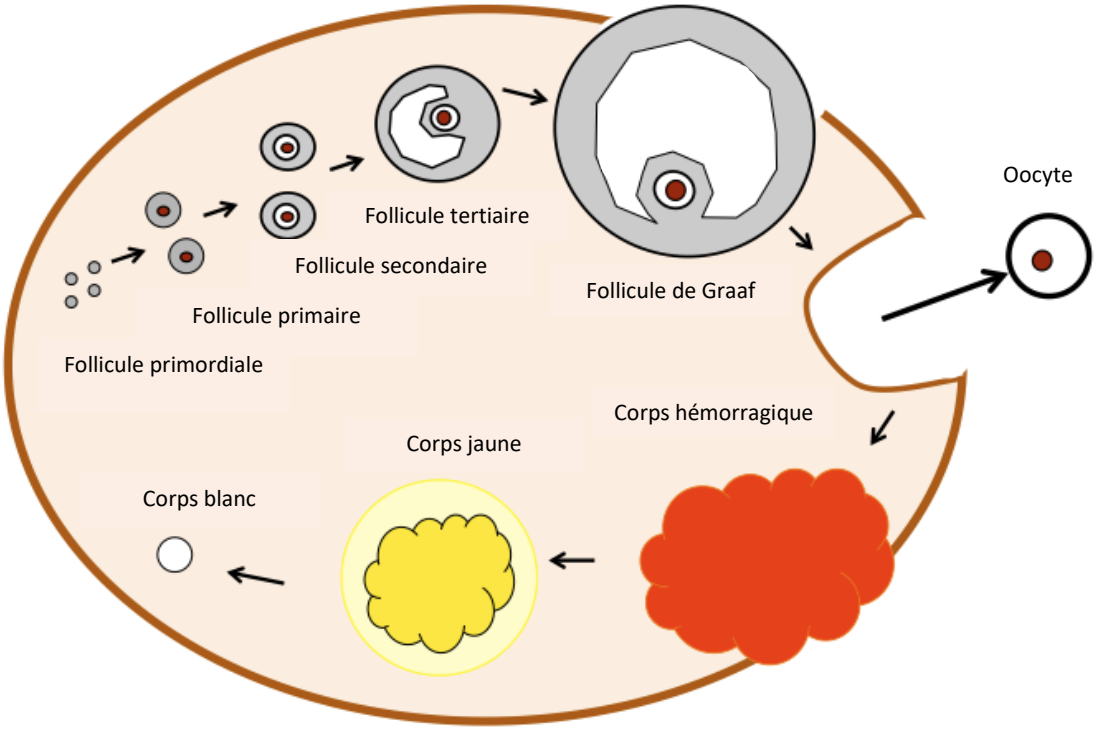

Figure 9 : Cycle ovarien de l'ours (Himelright, 2014)

2. Cycle œstral

Peu d'études se sont intéressées au cycle œstral de l'ours brun. La phase lutéale dure de 90 à 175 jours que la femelle soit gestante ou non (Spady et al., 2007). La phase folliculaire est formée d'un pro-oestrus et d'un oestrus d'une durée inter et intra-individuelle très variable, allant généralement de 1 à 18 jours mais pouvant atteindre 50 jours chez les femelles qui ne se sont pas accouplées (Steyaert et al., 2012).

Ce cycle œstral s'accompagne de variations hormonales. Durant l'œstrus, la concentration en œstrogènes est élevée puis s'abaisse durant la gestation pour s'élever de nouveau modérément autour du part. La concentration en progestérone est faible durant la saison de reproduction, s'élève doucement durant la phase de diapause embryonnaire, puis de manière brutale autour de la date d'implantation. Elle reste élevée tout au long de la gestation et décroit progressivement jusqu'à la parturition (Fig. 10; Tsubota et al., 1987; Ishikawa et al., 2003).

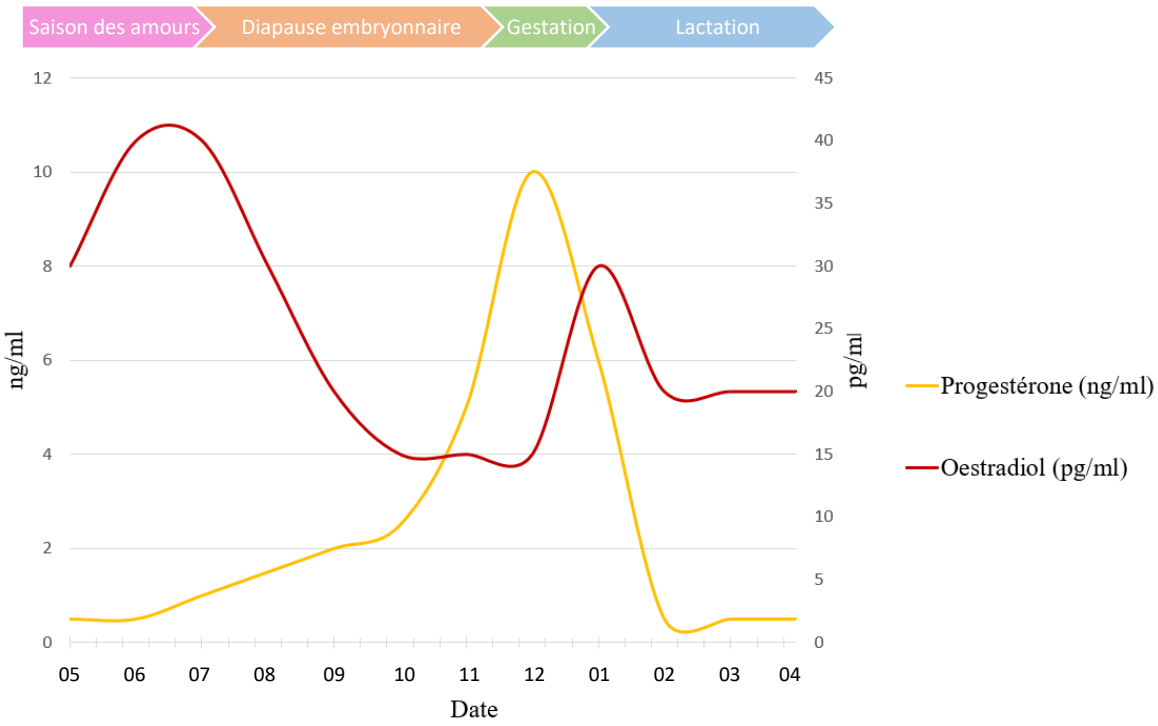

Figure 10 : Variations annuelles des taux de stéroïdes sexuels sériques chez la femelle ours brun (d'après Tsubota et al., 1987 et Ishikawa et al., 2003)

Ces variations de niveau de progestérone sont à l'origine de modifications de la muqueuse utérine, avec une prolifération des cellules endométriales au début de la saison de reproduction, une croissance cellulaire et une prolifération des glandes utérines au cours de la période de diapause à l'origine d'un épaississement de la paroi, et enfin, une phase sécrétoire durant laquelle la muqueuse devient foliée et les glandes atteignent leur taille maximale en vue de la nidification (Tsubota and Kanagawa, 1993; Wimsatt, 1963; Yamane et al., 2009).

3. Œstrus et ovulation

A ce jour, le type d'œstrus présent chez les ursidés (mono ou polyœstrus) reste contesté. L'ours brun a longtemps été classé comme une espèce mono-œstrienne (Spady et al., 2007). Mais en se basant sur des observations comportementales, elle a par la suite été reclassée comme une espèce poly-œstrienne. Craighead et al. (1995) ont suggéré l'existence d'œstrus distincts correspondant aux accouplements successifs observés chez des grizzlis sauvages, et Stenhouse et al. (2005) ont avancé que ces œstrus multiples étaient fréquents chez ces populations car la moitié des femelles monitorées s'étaient accouplées plusieurs fois au cours d'une même saison de reproduction. De même, en se basant sur la paternité des embryons chez des femelles captives accouplées successivement avec plusieurs mâles, Himelright et al. (2014) ont rapporté que 81,3% des femelles avaient présenté plus d'un œstrus avec un intervalle inter-œstrus moyen de 9,7 jours. Ils ont donc conclu qu'il existait chez l'ours un mécanisme d'ovulation séquentielle et de superfétation, défini comme la capacité d'une femelle gestante à ré-entrer en œstrus malgré la présence d'un embryon. Alors que chez les autres espèces poly-œstriennes, l'activité folliculaire est bloquée par les taux élevés de progestérone sécrétés par le CL formé après l'ovulation, ce mécanisme serait possible chez l'ours du fait des faibles taux de progestérone au début de la phase de diapause embryonnaire (Tsubota et al., 1987).

Cependant, une étude récente menée sur des individus captifs suggère une nouvelle fois que l'ours brun pourrait être une espèce mono-œstrienne. En effet, en observant le développement folliculaire d'avril à octobre par échographie ovarienne, Torii et al. (2020) ont mis en évidence deux phases distinctes. Au début de la saison de reproduction (de mai à mi-juin), plusieurs vagues folliculaires mineures se succèdent, durant lesquelles les follicules ne dépassent pas 6 mm de diamètre et finissent par régresser. A partir de mi-juin, un groupe de follicules est sélectionné et se développe en follicules dominants de plus de 6 mm, qui atteignent le stade de follicules pré-ovulatoires en deux semaines environ. Chaque femelle n'a présenté qu'une seule vague folliculaire dominante et l'ovulation n'a pu être induite que durant cette seconde phase. Un à trois follicules de Graaf (pouvant être situés sur l'un ou l'autre des ovaires) ont ovulé durant cette vague, mais pas forcément de manière synchrone, car un écart de 8 jours entre deux ovulations a été rapporté chez l'une des femelles. Du fait de l'existence d'une unique vague folliculaire dominante au cours d'une saison de reproduction, Torii et al. (2020) ont conclu que les ours bruns étaient mono-œstriens. Les accouplements successifs observés seraient donc la conséquence d'une longue période d'œstrus, et le phénomène de paternité multiple résulterait d'une longue durée de vie des spermatozoïdes et de l'existence d'ovulations asynchrones au sein d'une même vague folliculaire.

La lactation s'accompagne d'un anœstrus, mais certaines femelles ont été observées en œstrus (turgescence de la vulve) alors qu'elles produisaient encore du lait. Par ailleurs, des cas de femelles accompagnées simultanément d'oursons de l'année et de yearlings ont été rapportés dans la nature, témoignant de l'existence de deux gestations successives malgré la survie des oursons de l'année précédente (Spady et al., 2007).

4. Mécanisme de la diapause embryonnaire

Chez l'ours brun, la gestation apparente dure 6 à 8 mois du fait de l'existence d'une période de diapause embryonnaire (Spady et al., 2007). L'implantation différée est un mécanisme retrouvé chez plus de 130 espèces issues de différents taxons dont une soixantaine de carnivores, en particulier les ursidés, les mustélidés et les pinnipèdes. Les mécanismes de l'implantation différée restent peu connus et n'ont été étudiés de manière approfondie que chez deux espèces : le vison d'Amérique (*Neovison vison*) et la moufette tachetée (*Spilogale gracilis*). Néanmoins, les structures et les hormones impliquées semblent varier d'une espèce à l'autre ce qui rend ces résultats difficilement généralisables (résumé dans Fenelon et al., 2017 et Murphy and Fenelon, 2020). Seules quelques études se sont intéressées à l'implantation différée chez l'ours.

Après la fécondation, l'embryon se développe normalement jusqu'à atteindre le stade de blastocyste, à partir duquel sa croissance est considérablement ralentie (Wimsatt, 1963 ; Daniel, 1974). Selon le nombre d'embryons présents, le ou les CL qui se sont formés après l'ovulation restent en dormance durant la phase de diapause embryonnaire et synthétisent de faibles taux de progestérone (Tsubota and Kanagawa, 1993; Tsubota et al., 1987). Vers fin novembre-début décembre, les CL augmentent rapidement de volume (de 2 à 4,5 fois) et leur structure se modifie, avec une augmentation de la vascularisation et de la taille des cellules lutéales qui deviennent très vacuolisées (Wimsatt, 1963 ; Tsubota and Kanagawa, 1993). Cette réactivation est à l'origine d'une élévation brutale des taux de progestérone (Foresman and Daniel, 1983; Hellgren et al., 1991; Tsubota et al., 1987) et est suivie de l'implantation des embryons dans l'utérus (Kordek and Lindzey, 1980; Tsubota and Kanagawa, 1993; Wimsatt, 1963).

Chez d'autres carnivores présentant une implantation différée, des dosages des taux de progestérone sériques couplés à des observations d'embryons implantés dans la muqueuse utérine suggèrent qu'il existe un laps de temps de plusieurs jours entre ces deux événements (Fenelon et al., 2017; Murphy and Fenelon, 2020). Ainsi chez le vison d'Amérique, les niveaux de progestérone commencent à augmenter 6 à 10 jours avant l'implantation, période pendant laquelle l'utérus entre dans une phase sécrétoire en vue de la nidification (Murphy et al., 1981). Mais à notre connaissance, la durée de cette phase reste inconnue chez les ursidés.

La gestation vraie dure environ 56 jours (Friebe et al., 2014), période durant laquelle les taux de progestérone restent très élevés et diminuent progressivement pour chuter autour de la date de parturition (Tsubota et al., 1987). Comme l'implantation des embryons est synchrone, les oursons d'une même portée naissent en même temps et à des stades de développement similaires malgré le fait qu'ils aient pu être conçus à des dates différentes pas des pères différents (Steyaert et al., 2020).

5. Particularités physiologiques de l'ours gestante

Les ours sont les seuls mammifères qui présentent une implantation différée, une gestation, une parturition et une lactation durant l'hibernation, période pendant laquelle ils subsistent sur leurs réserves adipeuses sans manger, sans boire, sans uriner, ni déféquer pendant plusieurs mois. Cette période est donc particulièrement critique pour les femelles gestantes puisqu'elles doivent fournir de l'énergie pour le développement fœtal et la production de lait en plus d'assurer leurs propres besoins (Harlow et coll., 2002 ; Keay et coll., 2018).

Durant l'hibernation, les femelles gestantes présentent des caractéristiques physiologiques différentes de celles des ours non gestants du fait du maintien de taux élevés de progestérone et de la présence d'un embryon. Leur T_b ne s'abaisse pas au même niveau que celui des autres individus et reste proche des normes estivales (37-38°C contre 32-34°C, Friebe et al., 2014 ; Shimozuru et al., 2013 ; Tøien et al., 2011), et reste stable durant toute la durée de la gestation alors que des cycles journaliers sont observés chez les autres statuts reproducteurs (Friebe et al., 2014). La T_b chute au moment de la parturition mais reste plus élevée que chez les femelles non-gestantes durant la lactation (Friebe et al., 2014). L'activité suit une tendance similaire, avec une élévation durant la gestation et une chute à la parturition (Friebe et al., 2013, 2014). Chez les femelles gestantes, la glycémie est également plus élevée, témoignant d'une néoglucogenèse plus intense, et les taux de triglycérides et d'urée sont plus bas du fait d'une consommation accrue de lipides et d'un recyclage d'urée plus important, qui permettent de fournir les nutriments nécessaires à la croissance du fœtus (Shimozuru et al., 2013).

6. Pseudo-gestation

La pseudo-gestation correspond à un état où une femelle non gestante présente des caractéristiques hormonales, physiologiques et comportementales semblables à celles d'une femelle gestante. Des cas de pseudo-gestation apparente ont été rapportés chez des ours captifs (Okano et al., 2006; Sato et al., 2001; Schulz et al., 2003) et peuvent correspondre à plusieurs phénomènes différents. Chez les femelles qui se sont accouplées, cela suggère que le CL formé après l'ovulation fonctionne durant une durée similaire (90-175 jours, Spady et al., 2007) en présence ou non d'un embryon. Dans ce cas, l'absence d'embryon peut être due à une absence de fécondation de l'ovocyte, une perte embryonnaire précoce, un avortement, ou encore une mortalité néonatale, voire un infanticide non observé chez les populations sauvages. Chez les femelles qui ne se sont pas accouplées, il s'agit d'une pseudo-gestation vraie. Celle-ci pourrait être la conséquence d'une ovulation déclenchée par d'autres stimuli que le coït (olfactifs, auditifs ou visuels) chez les femelles captives séparées des mâles par des barreaux (Okano et al., 2006), d'ovulations spontanées comme observé chez le chat chez qui l'ovulation est aussi induite (Torii et al., 2020), ou encore de la lutéinisation des follicules atrétiques retrouvés sur les ovaires des femelles non gestantes en fin de saison de reproduction comme observé chez le vison ou la moufette (Sato et al., 2001).

Bien que documentée en captivité, la pseudo-gestation vraie semble être un phénomène peu courant à l'état sauvage. En effet, Cruz (2018) a montré que les taux de progestérone élevés chez des ourses sauvages non-parturientes étaient exclusivement liés à des pertes embryonnaires visualisées à l'échographie.

Chez l'ours, le diagnostic de gestation ne peut être réalisé qu'à partir d'une vingtaine de jour à l'échographie (Cruz, 2018), et du fait de la similarité des profils hormonaux (progestérone) et physiologiques (T_b), aucun test diagnostique ne permet à ce jour de différencier une ourse gestante d'une ourse pseudo-gestante à un stade précoce de gestation. Néanmoins, Shimozuru et al. (2013) ont montré que la glycémie des ourses pseudo-gestantes était plus basse que celle des ourses gestantes durant la phase active de la gestation. De même, Willis et al., (2011) ont mis en évidence une augmentation de la céruléoplasmine dans l'urine de femelles panda géant gestantes durant la phase de diapause qui n'a pas été retrouvée chez les femelles pseudo-gestantes, ce qui permettrait de différentier ces deux états de manière précoce chez cette espèce. Par ailleurs, des anomalies dans le profil de cette protéine de la phase aigüe de l'inflammation ont également été observées chez les femelles pour lesquelles une perte embryonnaire avait été diagnostiquée par échographie.

IV. PHENOLOGIE DE LA REPRODUCTION

La phénologie est l'étude des évènements périodiques (tels que la migration, l'hibernation ou la reproduction) du cycle de vie des organismes sous l'influence des variations saisonnières du climat. La reproduction saisonnière est courante chez les mammifères des régions tempérées et permet de maximiser le succès reproducteur en synchronisant l'accouplement et la mise bas aux moments les plus opportuns de l'année. Cette synchronisation repose en grande partie sur les variations annuelles de paramètres environnementaux tels que la photopériode, la température ambiante, les précipitations et la disponibilité des ressources alimentaires (Bronson, 2009).

Très peu d'études se sont intéressées à la phénologie de la reproduction des ours du fait de la difficulté à les étudier à l'état sauvage (mais voir Cruz, 2018; Friebe et al., 2014; García-Rodríguez et al., 2020). En effet, ce sont des animaux discrets à large domaine vital qui présentent une activité majoritairement nocturne, et il est donc rare de les observer lors de l'accouplement (García-Rodríguez et al., 2020). Par ailleurs, comme l'ours est très sensible aux perturbations durant la saison hivernale (Swenson et al., 1997), il est difficile d'étudier les facteurs qui contrôlent le moment de la gestation qui a lieu durant l'hibernation. Malgré ces difficultés, il est important de comprendre quels sont les facteurs qui synchronisent les évènements de reproduction afin d'identifier les conséquences des changements globaux sur les populations sauvages et d'adapter les efforts de conservation et de gestion en conséquence.

1. Facteurs synchronisant le début de la saison de reproduction

La photopériode semble être un paramètre déterminant dans la saisonnalité de la reproduction de l'ours brun. En effet, des méta-analyses compilant des études réalisées sur des ours captifs et sauvages ont mis en évidence une relation entre la saison de reproduction et la latitude. Spady et al. (2007) ont montré que l'accouplement avait lieu de la fin du printemps au début de l'été dans l'hémisphère nord et que cette période était inversée de six mois dans l'hémisphère sud. Par ailleurs, García-Rodríguez et al. (2020) ont calculé que le début de la saison de reproduction était retardé de 2.3 jours en moyenne pour chaque degré de latitude vers le nord, mais que la durée de cette période était similaire chez les populations étudiées.

2. Facteurs synchronisant le début de la gestation

Il n'existe pas de relation entre la date d'accouplement et d'implantation. La durée de la diapause est donc très variable d'un individu à l'autre et pour un même individu d'une année sur l'autre. En revanche, l'implantation a toujours lieu vers novembre-décembre dans les zones tempérées (Spady et al., 2007). La diapause embryonnaire est considérée comme une adaptation importante pour les espèces vivant dans des habitats saisonniers afin d'assurer la mise-bas au moment le plus opportun de l'année et d'éviter des comportements de reproduction coûteux lorsque les ressources sont peu abondantes (Heldstab et al., 2018). Robbins et al. (2012) ont suggéré que le début de la gestation chez l'ours serait influencé par des facteurs intrinsèques et extrinsèques de manière à maximiser le succès reproducteur des femelles.

Chez les ours bruns, la parturition est liée à la latitude. La période des naissances s'élargit progressivement en allant vers l'équateur et est décalée de 6 mois entre l'hémisphère nord et l'hémisphère sud chez les individus captifs de la même espèce (Spady et al., 2007). Or, de nombreux facteurs environnementaux varient avec la latitude, en particulier la température ambiante, les précipitations, la disponibilité des ressources alimentaires et la photopériode. La variation annuelle de la luminosité est le principal indice qui synchronise les événements de reproduction saisonniers chez les mammifères (Bronson, 2009), y compris la fin de la diapause embryonnaire chez les carnivores (résumé dans Murphy and Fenelon, 2020). Cependant, on ne sait toujours pas si la photopériode joue un rôle important chez l'ours brun, notamment car l'implantation a lieu une fois que la femelle est dans sa tanière où elle est potentiellement isolée de la lumière du jour (Evernden and Fuller, 1972). D'autres facteurs tels que la température ambiante, les précipitations et la disponibilité des ressources alimentaires pourraient influencer le moment de la gestation. Mais contrairement à la photopériode, qui offre un signal hautement prédictif, ces paramètres peuvent varier considérablement d'une année sur l'autre et sont altérés par le changement climatique (IPCC, 2021). Heldstab et al. (2018) ont rapporté que les zones où les hivers sont rudes sont associées à une diapause embryonnaire plus longue chez les carnivores. Cependant, Friebe et al. (2014) ont trouvé un résultat différent chez l'ours brun de Scandinavie, avec des conditions environnementales favorables corrélées à une parturition plus tardive. L'effet de ces facteurs sur le début de la gestation reste donc incertain.

Plusieurs études ont également souligné l'effet de facteurs intrinsèques sur le moment des naissances et le succès reproducteur des femelles. Un minimum de 19% de masse grasse est nécessaire pour qu'une gestation ait lieu (López-Alfaro et al., 2013) et Rogers (1976) a suggéré que les blastocystes pourraient être résorbés pendant la phase de diapause en cas de mauvais état corporel. Des études récentes ont montré que la date de naissance et le taux de croissance des oursons varient en fonction des réserves corporelles de la mère. Les femelles en meilleure condition mettent bas plus tôt et allaitent leurs petits plus longtemps dans la tanière, ce qui accélère leur croissance (Cruz, 2018 ; Robbins et al., 2012). En conséquence, les oursons sont plus lourds à l'émergence de la tanière, ce qui conduit à une meilleure survie au cours de leur première année de vie (Hertel et al., 2018 ; Keay et al., 2018). L'âge maternel peut également influencer le moment des naissances. Bridges et al. (2011) ont rapporté une parturition plus tardive chez des femelles ours noir (*Ursus americanus*) de moins de 5 ans. Cependant, ce résultat n'a pas été trouvé chez l'ours brun de Scandinavie, probablement du fait d'un faible nombre de jeunes individus inclus dans cette étude (Friebe et al., 2014).

Enfin, comme la gestation se produit pendant l'hibernation et que ces deux états induisent chez les femelles des changements physiologiques importants, on pourrait s'attendre à ce que ces deux événements soient liés. Cependant chez l'ours brun de Scandinavie, l'implantation n'était pas corrélée avec le début de l'hibernation déterminée à partir de l'activité des femelles (Friebe et al., 2014). En revanche, l'âge relativement constant des oursons noirs (*Ursus americanus*) à la sortie de la tanière (83 jours en moyenne avec un intervalle de 16 jours) suggère l'existence d'une relation entre la parturition et la fin de l'hibernation (Bridges et al., 2004).

3. Etude de la phénologie de la reproduction grâce aux techniques de biologging

Le terme de biologging fait référence à l'utilisation de dispositifs miniaturisés qui enregistrent et/ou transmettent des données relatives aux déplacements d'un animal, à son comportement, à sa physiologie et/ou à son environnement. Ces dernières années, ces technologies ont été de plus en plus utilisées pour détecter, comprendre et prévoir les réponses de la faune sauvage aux variations climatiques (Chmura et al., 2018). En particulier, les accéléromètres et les bio-loggers de température peuvent fournir des informations précieuses pour détecter les événements de reproduction (Williams et al., 2011), notamment chez l'ours chez qui la gestation s'accompagne d'une élévation de la T_b et de l'activité (Friebe et al., 2014).

L'élévation de la T_b observée chez les femelles gestantes est probablement liée à l'élévation des taux de progestérone suite à la réactivation du CL, car il s'agit d'une hormone thermogénique (Tsubota et al., 2001; de Mouzon et al., 1984). De plus, le développement de l'embryon nécessite le maintien d'une T_b élevée et stable durant la phase active de la gestation chez les mammifères. Laburn et al. (2002) ont montré chez la brebis que la température du fœtus présentait moins de variations que celle de la mère lorsque la femelle était exposée à la chaleur, au froid ou à l'exercice. De plus, une résistance plus élevée à l'hypothermie dans des

environnements arctiques (Schmidt et al., 2020) et à l'hyperthermie dans des zones arides (Trethowan et al., 2016) a été rapportée chez les femelles gestantes. Enfin, l'existence d'épisodes de torpeur journalière pendant la gestation a été documentée chez les petits mammifères (chiroptères, loirs, marsupiaux, tenrecs et échidnés), mais la diminution de la T_b est dans ce cas moins importante que chez les autres statuts reproducteurs et associée à une gestation plus longue que la normale (résumé dans McAllan and Geiser, 2014). Pris ensemble, ces résultats suggèrent que chez l'ours, il est peu probable que l'implantation ait lieu lorsque la T_b est encore à des niveaux d'hibernation, mais plutôt lorsqu'elle a atteint un plateau proche de la normale estivale.

Des études expérimentales menées sur des individus équipés de bio-logger de T_b ont également montré que la parturition est associée à une élévation transitoire de la T_b chez plusieurs espèces de carnivores (Thiel et al., 2019 ; Trethowan et al., 2016; Veronesi et al., 2002) et de rongeurs hibernants (Bieber et al., 2017 ; Williams et al., 2011). Cette augmentation de la T_b est très probablement liée au stress et aux efforts durant le travail ou à l'augmentation du métabolisme associée au début de la lactation. De la même façon, une élévation brutale de la T_b peut être observée autour du part sur les profils d'ourses captives et sauvages incluses dans des études antérieures (Friebe et al., 2014 ; Hissa, 1997 ; Tøien et al., 2011). Cette particularité a déjà été utilisée pour identifier les dates de mise-bas dans une population sauvage de spermophiles arctiques après validation sur des individus captifs (Williams et al., 2011).

L'activité a également été utilisée pour déterminer les dates de parturition chez l'ours brun de Scandinavie en se basant sur la chute de l'activité en période post-partum (Friebe et al., 2013, 2014). Par ailleurs, Rogers et al. (2020) ont décrit le comportement d'ours noirs (*Ursus americanus*) sauvages pendant le travail, la parturition et la période post-partum à l'aide de pièges photographiques placés à l'intérieur de la tanière. Au cours du travail (qui dure environ 20 heures), la femelle augmente ses mouvements (flexion de la tête, coups de pattes contre la paroi de la tanière, léchage des organes génitaux et contractions abdominales) et change de position à plusieurs reprises. Après la mise bas, la femelle place ses oursons contre son poitrail et réduit ses mouvements. Sur la base de ces constats, la baisse du niveau d'activité rapportée par Friebe et al. (2013, 2014) en post-partum devrait être précédée d'une augmentation du niveau d'activité pendant le travail. Prises ensemble, ces observations pourraient fournir une séquence d'activité caractéristique facilitant la détermination du moment de la parturition chez les populations sauvages.

4. Potentiels impacts du changement climatique sur l'ours brun

Le changement climatique est à l'origine d'une élévation des températures ambiantes, d'événements météorologiques extrêmes plus fréquents, et d'un pic de la productivité végétale plus précoce au printemps (IPCC, 2021). Face à ces altérations rapides de la saisonnalité du climat, la reproduction des animaux peut devenir discordante avec leur environnement (Bronson et al., 2009 ; Parmesan, 2007 ; Root et al., 2003). Cependant, les réponses à ces

changements globaux sont loin d'être uniformes, que ce soit en termes de direction ou de magnitude, ce qui les rend difficilement prédictibles (Parmesan, 2007, Ozgul et al., 2010; Tafani et al., 2013). Par ailleurs, les organismes peuvent s'adapter dans une certaine mesure à ces pressions environnementales grâce à différents mécanismes (Hetem et al., 2014) :
(1) La migration, généralement vers le nord ou en altitude, permet à une population de se maintenir dans les limites de tolérance thermique de l'espèce sans changer de niche écologique.
(2) La plasticité phénotypique correspond à des changements de morphologie, de physiologie, de phénologie ou de comportement à l'échelle de l'individu, qui résultent de modifications de l'expression du génome par des mécanismes d'épigénétique ou d'un apprentissage.
(3) La microévolution assure la sélection de traits génétiques présents dans une population qui confèrent un avantage à l'individu face aux nouvelles conditions de son milieu.

Néanmoins, ces trois mécanismes pourraient conférer un faible potentiel d'adaptation aux grands mammifères des régions nordiques tels que l'ours brun de Scandinavie. En effet, la migration vers le nord est limitée puisque ces animaux habitent déjà dans les hautes latitudes et sur de larges domaines vitaux (Hetem et al., 2014). Par ailleurs, il est admis que la reproduction saisonnière des mammifères vivant dans les zones tempérées est contrôlée de manière stricte par la photopériode, ce qui rend leur reproduction peu flexible (Bronson, 2009). Ainsi, un décalage entre le moment des naissances et le pic des ressources alimentaires au printemps pourrait avoir des conséquences dramatiques sur leur succès reproducteur (Parmesan, 2007). Enfin, du fait de leur longévité et leur reproduction lente et tardive, les mécanismes de microévolution seraient probablement trop lents chez ces espèces, dites à stratégie K, pour leur permettre de s'adapter aux changements rapides et brutaux de leur environnement (Hetem et al., 2014).

L'ours brun est le plus grand prédateur terrestre de Scandinavie, et bien que sa capacité à vivre dans des habitats variés et son régime alimentaire omnivore puissent être considérés comme des avantages, le changement climatique pourrait impacter cette espèce en altérant la phénologie de l'hibernation et de la reproduction (Gómez et al., 2021). En effet, Albrecht et al. (2017) ont montré que l'augmentation des températures hivernales a largement contribué au déclin de l'ours brun durant l'holocène. Il est donc probable que l'élévation des températures actuelles ait également un impact négatif sur cette espèce dans le futur.

Six des huit espèces d'ours sont classées sur la liste rouge de l'UICN à l'échelle mondiale, et toutes possèdent des populations menacées d'extinction (Steayart et al., 2020). Même si la perte de huit espèces peut sembler mineure à l'échelle planétaire, leur disparition pourrait précipiter l'extinction de nombreuses autres espèces, et donc résulter en une perte majeure de biodiversité (Simberloff, 1999). En effet, l'ours est considéré comme une espèce clef de voute, car son effet sur l'écosystème dépasse largement celui attendu au regard de sa population et de sa biomasse. Bien qu'omnivore, en tant que grand prédateur il participe à la régulation des populations de cervidés qui peuvent nuire au développement de certaines plantes en cas de surdensité, et limite la propagation des maladies en consommant les carcasses et en

prédatant les individus affaiblis (Ucarli, 2011). Par ailleurs, il joue un rôle de pollinisateur en dispersant les graines des plantes qu'il consomme sur de grandes distances (Harrer and Levi, 2018). De plus, ses fèces sont très riches en matières organiques et favorisent la germination et la croissance de certaines plantes (Traveset et al., 2004). Enfin, en écorçant les arbres pour marquer son territoire ou se nourrir, il fournit un habitat favorable et des ressources alimentaires à certains oiseaux et insectes (Zyśk-Gorczyńska et al., 2015). Du fait de l'étendue de son domaine vital, l'ours est également considéré comme espèce parapluie car des mesures de conservation appliquées à cette espèce garantissent la protection d'habitats naturels favorables à de nombreuses autres espèces (Simberloff, 1999). Enfin, l'ours est une espèce emblématique et charismatique qui peut fédérer les citoyens autour des enjeux de conservation de la biodiversité (Simberloff, 1999). Ainsi, la conservation de l'ours brun va bien au-delà de la simple protection d'une espèce, et il est donc fondamental de mettre en place des mesures de conservation appropriées pour éviter le déclin voire la disparition de certaines populations.

D'autre part, comme tout grand carnivore, l'ours peut générer des conflits en impactant certaines activités humaines (pastorale, forestière, cynégétique mais aussi de loisir) et fait donc l'objet dans de nombreux pays de plans de gestion mobilisant des budgets importants (Boitani et al., 2015). Des températures printanières plus douces s'accompagnent déjà d'une hibernation plus courte chez certaines populations sauvages, et cet allongement de la période active pourrait conduire à une augmentation des conflits (résumé dans González-Bernardo et al., 2020b). De plus, dans les pays où l'ours brun est chassé comme en Suède, une entrée en hibernation plus tardive conduirait à une exposition plus longue à l'activité cynégétique, ce qui pourrait augmenter la vulnérabilité des individus durant cette période (Gómez et al., 2021). Chez ces populations, la chasse induit souvent une sélection de certains caractères reproducteurs (taille de la portée, âge au sevrage, âge à la première reproduction, probabilité annuelle de se reproduire, ou encore taux de survie des jeunes) qui conditionnent la démographie et la croissance de la population (Van de Walle et al., 2021). Comme le changement climatique pourrait également impacter ces paramètres, notamment en modifiant la disponibilité des ressources alimentaires (González-Bernardo et al., 2020b), il est essentiel de comprendre comment l'ours brun répond aux changements de son environnement afin d'adapter les quotas de chasse et la sélection des individus prélevés de manière à ne pas affecter la dynamique de population.

Or, même si la reproduction de l'ours et les conséquences potentielles du changement climatique suscitent un intérêt croissant au sein de la communauté scientifique, les études restent à ce jour peu nombreuses et leurs résultats ont rarement été mis en pratique (Gómez et al., 2021). Ainsi, améliorer nos connaissances sur la phénologie de la reproduction de l'ours brun est essentiel pour comprendre et prévoir l'impact des changements globaux sur les populations sauvages, et ajuster les efforts de conservation et de gestion en conséquence.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

Comme beaucoup de mammifères des zones tempérées, l'ours brun présente une reproduction saisonnière régulée par les variations annuelles de paramètres environnementaux, mais également par des facteurs intrinsèques qui assurent la synchronisation des évènements de reproduction aux moments les plus opportuns de l'année. Des adaptations particulières telles que l'ovulation induite par le coït, la paternité multiple ou encore l'implantation différée lui permettent également de maximiser son succès reproducteur en augmentant ses chances de croiser un partenaire et la survie de sa progéniture. Par ailleurs, l'ours est le seul mammifère à présenter une gestation, une parturition et une lactation durant l'hibernation. Cette période est particulièrement critique pour les femelles gestantes et se caractérise par des adaptations physiologiques particulières chez ce statut reproducteur.

Les changements globaux et la chasse intensive ont entrainé le déclin des populations d'ours bruns à l'échelle du globe et en Scandinavie, et le réchauffement climatique pourrait également impacter cette espèce dans les années à venir. Ces dernières années, beaucoup d'études se sont intéressées à la phénologie de l'hibernation, mais très peu ont étudié celle de la reproduction. En conséquence, les facteurs qui synchronisent les évènements de reproduction chez cette espèce restent peu compris. Pourtant, des connaissances dans ce domaine sont indispensables pour comprendre l'impact des changements actuels sur les populations sauvages et mettre en place des mesures de gestions et de conservation efficaces.

C'est dans ce cadre que s'inscrit la deuxième partie de ce travail qui vise à contribuer à une meilleure compréhension de la phénologie de la reproduction de l'ours brun de Scandinavie.

DEUXIEME PARTIE

Facteurs influençant la fin de la diapause embryonnaire chez l'ours brun de Scandinavie et conséquences sur le succès reproducteur

-

Etude rétrospective

I. INTRODUCTION

L'étude présentée dans cette partie a été réalisée dans le cadre d'un stage de six mois au sein de l'équipe d'Ecophysiologie de l'Université d'Evenstad (Inland Norway University of Applied Sciences) de janvier à juin 2021. Ce stage a consisté en une analyse rétrospective des données acquises par l'équipe dans le cadre du SBBRP de 2011 à 2018. Mais il a également été l'occasion de participer au travail de terrain (captures et relevé des sites d'hibernation) et de contribuer à la collecte de données qui seront valorisées dans des travaux futurs.

L'objectif de cette étude était d'étudier les facteurs qui influencent la fin de la diapause embryonnaire chez l'ours brun de Scandinavie, ainsi que leurs conséquences sur le succès reproducteur des femelles. Sur la base de la littérature précédente, nous avons émis les hypothèses suivantes :

(1) Le début de la gestation est influencé par des facteurs environnementaux, en particulier la photopériode, et se produit plus tôt aux basses latitudes
(2) Les facteurs intrinsèques jouent également un rôle important et la parturition est plus tardive chez les femelles plus jeunes ou en mauvais état corporel
(3) Les oursons nés plus tard, passant moins de temps dans la tanière et émergeant plus tôt ont une survie plus faible.

II. MATERIEL ET METHODES

1. Zones d'étude

L'étude a été menée dans deux zones différentes distantes d'environ 600 km (Fig. 11). La zone sud se situe en Suède centrale, à cheval sur les comtés de Dalarna et Gävleborg (61°N, 18°E). Elle comporte 13000 km^2 de forêts de conifères exploitées de manière intensive avec des altitudes allant de 200 à 1000 m (90 % en dessous de 750 m). La zone nord se trouve dans le comté de Norrbotten au nord de la Suède (67°N, 18°E) environ 100 km au nord du cercle polaire arctique. Elle comprend 8000 km^2 de forêts subalpines en région montagneuse avec des altitudes allant jusqu'à 2000 m. La couverture neigeuse persiste généralement de fin octobre à fin avril au sud et de début octobre à fin mai au nord. Les températures ambiantes moyennes en janvier et juillet sont respectivement de - 7°C/15°C au sud et - 13°C/13°C au nord (Institut suédois de météorologie et d'hydrologie). La chasse est interdite dans les parcs nationaux situés dans la région nord mais autorisée en périphérie et dans la zone sud (Zedrosser et al., 2013) et la période de chasse à l'ours s'étend de la fin de la saison de reproduction (21 août) au début de la période d'hibernation (15 octobre au sud et 30 septembre au nord).

2. Populations d'étude

La densité de population dans la zone sud est estimée à 29.3 individus/1000 km^2 contre 11.1/1000 km^2 dans la zone nord (Støen et al., 2006a). Les deux populations d'étude appartiennent à des lignées d'ADN mitochondrial différentes, mais sont connectées par des échanges génétiques dus à la dispersion des mâles pendant la saison des amours de mai à début juillet (Taberlet et al., 1995). Cependant, elles diffèrent par certains paramètres démographiques dont une primiparité plus précoce au sud (maximum 7 ans contre 8 ans au nord, Zedrosser et al., 2009) et un taux de mortalité des oursons plus faible au nord (0.35 au sud contre 0.04 au nord, Swenson et al., 2001).

Les femelles des deux populations atteignent 95 % de leur masse adulte définitive (soit 96 kg en moyenne au printemps et 158 kg à l'automne) après 7 ans, âge au-delà duquel leur poids varie de moins de 3,5 % d'une année à l'autre (Swenson et al., 2007). Pendant la période d'hyperphagie, les ours se nourrissent principalement de baies (qui constituent 68 % de l'apport énergétique digestible en automne) et en particulier de myrtilles (*Vaccinium myrtillus*), ce qui leur permet d'accumuler de la masse grasse avant la saison hivernale (Stenset et al., 2016). Le début, la fin et la durée de l'hibernation dépendent des conditions environnementales, de l'âge, du sexe et du statut reproducteur. Les ours de la zone nord hibernent plus longtemps que ceux de la zone sud, et les femelles gestantes hibernent plus longtemps que les autres statuts reproducteurs, généralement de mi-octobre à début mai (Friebe et al., 2001; Manchi and Swenson, 2005). Sur la base des profils de T_b, Friebe et al. (2014) ont rapporté que les dates moyennes d'implantation et de parturition dans la zone sud étaient respectivement le 1er décembre et le 26 janvier, et que la gestation durait en moyenne 56 jours. Les femelles donnent généralement naissance à 2 ou 3 oursons et commencent à les allaiter dans leur tanière (Zedrosser et al., 2009). La mortalité des oursons au cours de leur première année est principalement liée à la malnutrition avant le 1er mai (date marquant le début de la saison de reproduction), aux infanticides perpétrés par les mâles après cette date, puis devient négligeable après la fin de la saison de reproduction (Zedrosser et al., 2009).

3. Le Scandinavian Brown Bear Research Project (SBBRP)

Le SBBRP est un projet coopératif entre la Suède et la Norvège dont l'objectif est d'améliorer les connaissances sur l'ours brun dans différents domaines tels que l'écologie, la dynamique de population, la gestion cynégétique et les conflits homme-ours, ainsi que la conservation en particulier dans le contexte du changement climatique. Depuis sa création en 1984, le SBBRP a publié plus de 280 articles scientifiques, rapports et articles de vulgarisation. À ce jour, plus de 700 ours ont été capturés et équipés de colliers VHF munis d'accéléromètres remplacés par des colliers GPS à partir de 2003, qui fournissent des informations précises sur l'activité et les mouvements de chaque animal. Des bio-loggers de température et de fréquence cardiaque sont utilisés depuis 2010 et permettent d'étudier la physiologie de l'espèce, notamment durant la période d'hibernation (Friebe and Hammer, 2020).

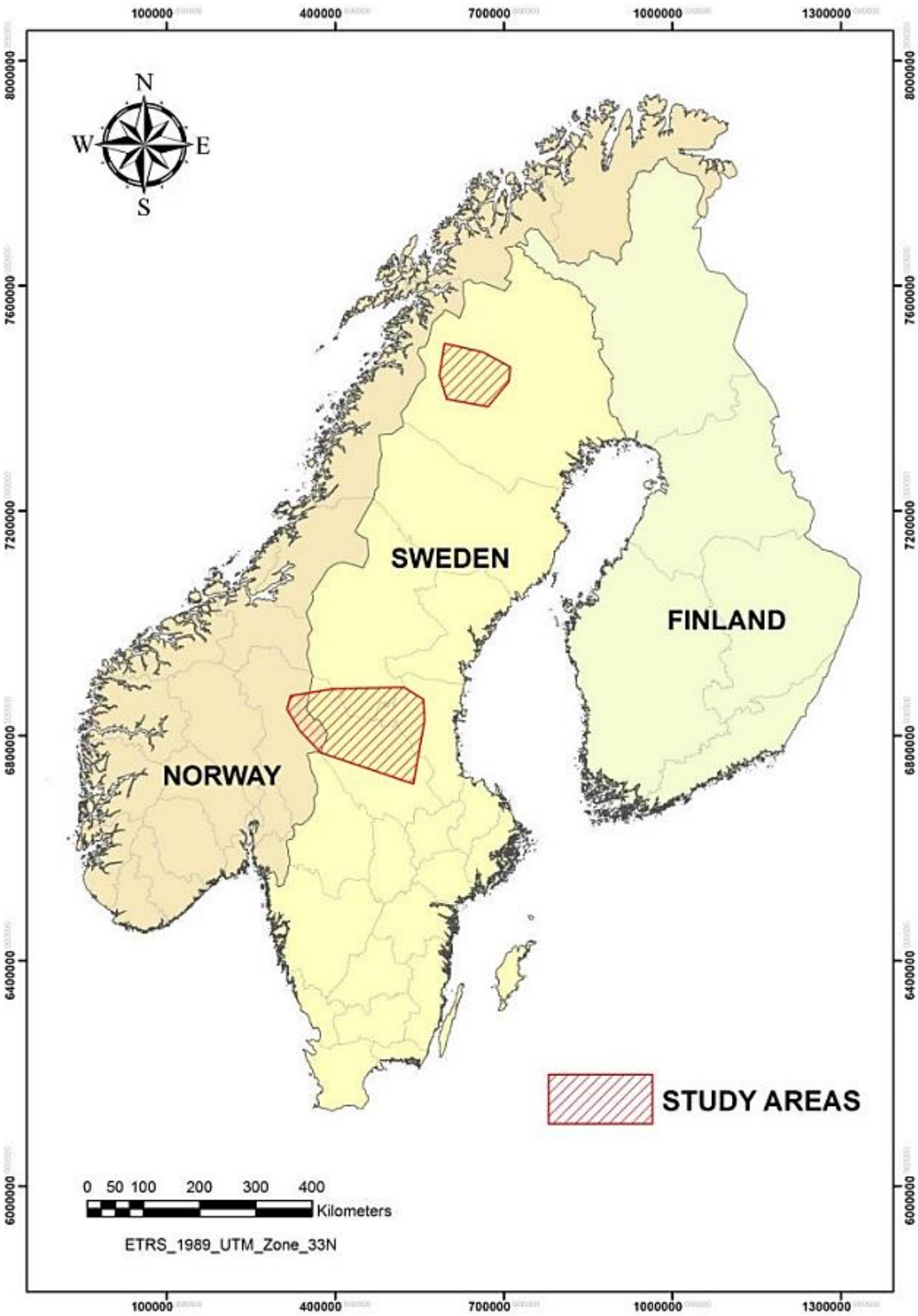

Figure 11[1] : Localisation des deux zones d'étude en Scandinavie (zones hachurées en rouge). Les ours inclus dans cette étude ont été capturés au printemps dans la zone d'étude nord (N=5) et sud (N=26) de 2011 à 2018

[1] Núria Fandos Esteruelas (2017). Short and long-term physiological effects of capture and handling on free-ranging brown bears (Ursus arctos). Doctoral thesis, Inland Norway University of Applied Science, p. 24

4. Captures et recueil des données

L'ensemble des captures réalisées dans le cadre de cette étude ont été menées par l'équipe du SBBRP. Les données ont été collectées de 2011 à 2018 sur 31 ours bruns de Scandinavie dont 26 issus de la zone sud et 5 de la zone nord. Les autorisations de capture ont été accordées par l'Agence de protection de l'environnement suédoise après avis favorable du comité d'éthique sur l'utilisation des animaux en recherche d'Uppsala (demande #C47/9 et C7/12).

Les captures ont été réalisées une fois par an au printemps, peu de temps après la fin de l'hibernation et conformément au protocole établi par Arnemo et Evans (2017). Chaque femelle a été localisée depuis un hélicoptère grâce à la fréquence VHF émise par son collier, puis télé-anesthésiée à l'aide d'un fusil hypodermique (Dan-Inject®) et d'une combinaison de tilétamine/zolazépam (Zolétil®, 250 mg/ours IM) et de médétomidine (Domitor®, 5 mg/ours IM). Les animaux qui n'étaient pas en décubitus dans les 15 minutes suivant la première dose ont reçu une dose supplémentaire. Les femelles suitées d'oursons de l'année n'ont généralement pas été capturées pour des raisons de bien-être animal. En cas de procédure prolongée (> 40 min) ou de réveil spontané, une administration de 2 mg/kg de kétamine (Kétamine®) a été réalisée par voie intra-musculaire toutes les 20 minutes. A la fin de la procédure, chaque animal a reçu 5 mg d'atipamézole (Antisedan®) par mg de médétomidine injecté, au plus tôt 50 minutes après l'injection de tiletamine/zolazépam.

Durant toute la durée de l'anesthésie, une supplémentation en oxygène (2 L/min) a été mise en place à l'aide d'une sonde nasale et d'une bouteille de gaz comprimé ou d'un concentrateur d'oxygène (EverGoTM). Les paramètres vitaux (fréquence cardiaque, fréquence respiratoire, T_b, couleur des muqueuses, TRC) ainsi que les réflexes (palpébral, tonus de la mâchoire) ont été relevés toutes les 10 minutes. En cas d'hyperthermie (T_b > 39°C), de la neige a été placée en région axillaire et inguinale, ou l'animal a été immergé dans l'eau en cas d'absence de neige, et une fluidothérapie intraveineuse (Ringer lactate®) a été mise en place à raison de 15 ml/kg. En cas d'hypothermie, l'animal a été placé sur une couverture isolante imperméable et des bouteilles d'eau chaude ont été placées au niveau des régions axillaires et inguinales.

Durant la procédure, les paramètres morphométriques et le poids ont été relevés, et des échantillons biologiques (sang, poils, fèces, lait, biopsies cutanées) ont été prélevés pour les besoins d'autres études. Les ours capturés pour la première fois ont été identifiés à l'aide d'une puce électronique implantée à la base du museau et d'un tatouage labial. Chaque femelle (N=31) a été équipée d'un collier (Vectronic Aerospace GmbH, Berlin, Fig. 12A) dont la taille et le poids ont été ajustés en fonction de la circonférence du cou et de la masse de l'animal (poids du collier < 2% du poids de l'individu). Chaque collier est muni d'un accéléromètre, d'une antenne GPS, d'un transmetteur VHF et d'un modem GSM (Fig. 12C). L'accéléromètre mesure le niveau d'activité de l'animal 6 à 8 fois par seconde dans deux directions orthogonales de l'espace. Les données calculées sur chacun des deux axes sont stockées dans le dispositif et

téléchargées lors de la recapture de l'animal. Un indice individuel (allant de 0 à 510) a ensuite été calculé en additionnant les valeurs d'accélération des deux axes orthogonaux pour chaque intervalle de 5 minutes (Friebe et al., 2014; Gervasi et al., 2006). Les positions GPS ont été enregistrées une fois par jour de décembre à février, une fois par heure en mars, et de une fois par heure à une fois par minute le reste de l'année en fonction du projet en cours. Les données de position ont été téléchargées à distance à l'aide du réseau GSM, et chaque ours marqué a été recapturé tous les deux à trois ans afin de changer la batterie du collier.

Certaines femelles (N=18) ont également été équipées d'un bio-logger de température implanté chirurgicalement dans la cavité abdominale (DST Centi, Star Oddi, Islande, Fig. 12D). Dans ce cas, une analgésie à l'aide de 0,2 mg/kg SC de meloxicam (Metacam®) a été réalisée avant le début de la chirurgie. L'animal a été placé en décubitus dorsal et une incision de 2 cm a été réalisée sur la ligne médiane caudalement à l'ombilic après préparation chirurgicale de la zone. Le bio-logger préalablement stérilisé a ensuite été introduit dans la cavité péritonéale et suturé à la paroi abdominale sous l'ombilic (Figure 12B). Enfin, l'incision a été refermée en trois temps à l'aide de points simples pour le plan musculaire, d'un surjet simple pour le plan sous-cutané et de points en U pour le plan cutané, avec un fil résorbable de décimale US 1 pour les deux premiers plans et US 0 pour le plan cutané. Chez ces femelles, la T_b a été mesurée toutes les 30 minutes avec une précision de +/- 0,1°C pendant 2 ans environ. Les données ont été téléchargées lors de la recapture des individus après retrait du dispositif.

5. Catégorie d'âge

L'âge maternel a été déterminé en suivant les femelles issues de mères marquées par le SBBRP depuis leur naissance, ou en comptant le nombre de cernes de cément sur une coupe transversale de racine de première prémolaire maxillaire (qui est rudimentaire chez l'ours) après extraction chirurgicale (Harshyne et al., 1998). Les individus ont ensuite été classés en deux catégories d'âge pour tenir compte de la différence de croissance et de maturité de l'appareil reproducteur. Les femelles âgées de 7 ans ou moins lorsqu'elles sont devenues gestantes ont été considérées comme subadultes, et celles âgées de 8 ans ou plus comme adulte (Swenson et al., 2007 ; Zedrosser et al., 2009). Nous ne connaissions pas l'âge de deux femelles du sud et deux femelles du nord. Dans ce cas, nous avons utilisé le modèle établi par Swenson et al. (2007) pour estimer l'âge à partir de la masse corporelle au printemps et de la variation de poids d'une année sur l'autre. Ces femelles ont été classées comme subadultes si leur masse était inférieure 91,2 kg et si la variation de poids était supérieure à 3,5 %, et comme adulte si la variation de poids annuelle était inférieure à 3,5 % seulement. Dans ce deuxième cas nous n'avons pas fixé de poids minimum car certaines femelles n'atteignent jamais la masse asymptotique obtenue par Swenson et al. (2007) au cours de leur vie (i.e. 96 kg). Nous avons exclu une femelle que nous ne pouvions pas classer selon cette définition (à savoir 6,75 % de variation de poids annuelle avec une masse corporelle supérieure à 100 kg au printemps).

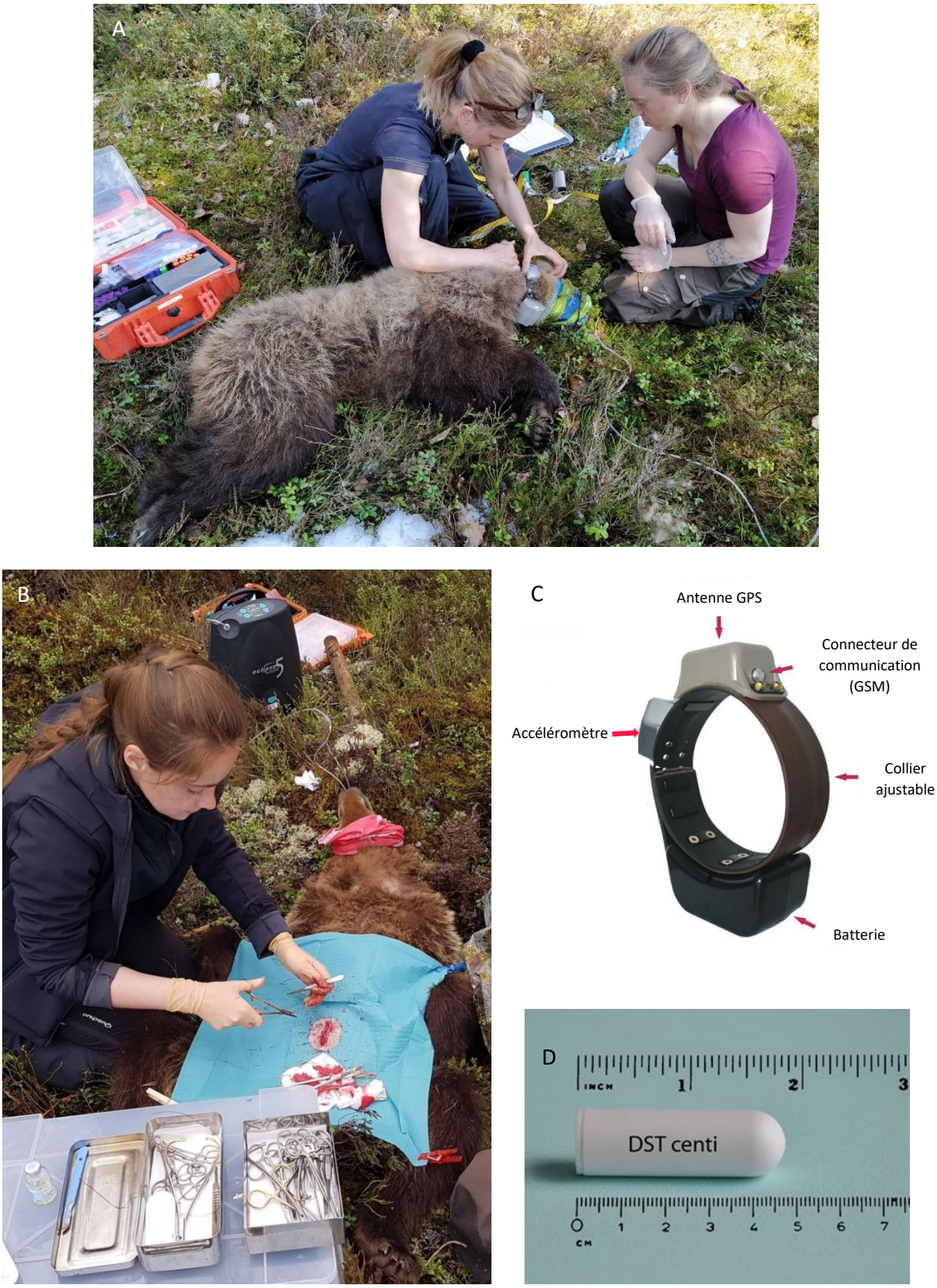

Figure 12 : Chaque ours a été équipé d'un collier GPS muni d'un accéléromètre (C) lors des captures au printemps (A) (N=31). Certains ours (N=18) ont été équipés d'un bio-logger de température (D) implanté de manière chirurgicale dans la cavité abdominale (B) (A : photo personnelle; B : photo d'Alexandra Thiel; C : Vertrex plus collar, user manual, vectronic-aerospace.com; D : DST centi-ACT, user manual, star-oddi.com)

6. Abondance annuelle en baies

Comme aucune capture n'a été réalisée en automne, nous n'avions pas accès à l'état corporel des femelles à l'entrée en hibernation. Cependant, le poids des femelles en automne est étroitement lié à la production de myrtilles (*Vaccinium myrtillus*) en été, qui constituent la principale ressource alimentaire de l'ours durant la période d'hyperphagie (Hertel et al, 2018, Fig. 13). Nous avons donc utilisé l'indice d'abondance annuelle établi par Hertel et al. (2018) pour estimer la masse grasse des femelles de la zone sud à l'entrée en hibernation, celui-ci n'étant pas disponible pour la zone nord. Cet indice, compris entre 0 et 1, représente la production annuelle de myrtilles par rapport à la production moyenne sur les 15 dernières années, 0 correspondant à l'année la moins prolifique (2010) et 1 à la plus prolifique (2015).

Pour construire cet indice, le nombre de baies mûres par mètre carré a été compté de fin juillet à fin août de 2006-2020 sur une soixantaine de parcelles permanentes situées dans six zones représentatives des trois peuplements forestiers de Suède centrale. La variation interannuelle a été calculée en soustrayant la production moyenne totale sur les 15 années d'étude à la production annuelle totale pour une année donnée. L'indice d'abondance annuelle a ensuite été formalisé à l'aide d'un modèle linéaire comprenant la variation interannuelle comme variable à expliquer et l'année comme variable explicative fixe. Enfin, la prédiction résultante a été normalisée entre 0 et 1 pour obtenir l'indice final.

Figure 13 : Myrtilles sauvages *Vaccinium myrtillus* (INPN)

7. Début et fin de l'hibernation

Le début de l'hibernation physiologique a été défini comme le premier jour de l'automne où la T_b journalière moyenne est passée sous le seuil de 36°C, qui correspond à la fois au seuil d'hypothermie chez les ours actifs (Arnemo et Evans, 2017) et à la T_b maximale observée chez les ours hibernants (Tøien et al., 2011) (Fig. 16). Par ailleurs, les dates d'entrée (N=18) et de sortie (N=26) de la tanière ont été déterminées à l'aide des positions GPS (Fig. 14). Les clusters de positions observées au cours de l'hiver ont été visités au printemps suivant après que les ours aient quitté la zone, et les positions exactes des tanières ont été déterminées à l'aide d'un GPS portatif (N=21). Pour les tanières qui n'ont pas été visitées au printemps (N=5), nous avons utilisé la position géographique moyenne d'un cluster comprenant au moins six positions GPS dans un rayon de 100 m pendant au moins deux jours consécutifs entre janvier et avril. La distance de 100 m a été choisie après observation des données GPS des individus dont nous disposions. Cette distance relativement élevée est liée au fait que la précision peut être faible lorsque les ours sont dans leur tanière sous terre et sous une couverture neigeuse, et qu'ils peuvent occasionnellement sortir de leur tanière durant l'hibernation (Rayl et al., 2014). Nous avons déterminé qu'un ours était entré dans sa tanière lorsqu'il s'en était approché à moins de 100 m en automne et n'était jamais ressorti de ce périmètre avant le printemps. De même, nous

avons considéré qu'un ours était sorti de sa tanière lorsqu'il s'en était éloigné de plus de 100 m au printemps suivant et n'y était jamais retourné. Aucune des femelles incluses dans cette étude n'ont abandonné leur tanière avant la réactivation du CL et l'implantation des embryons, mais certaines ont changé de tanière par la suite (N=4). Pour ces femelles, nous avons considéré la première tanière pour déterminer l'entrée en hibernation et la tanière où la parturition avait eu lieu pour la sortie d'hibernation. Nous n'avons pas pu déterminer la date de sortie pour une femelle en raison d'un manque de données GPS. Les packages R « *sp* » (Pebesma et al., 2005) et « *mapview* » (Appelhans et al., 2021) ont été utilisés pour analyser les positions GPS.

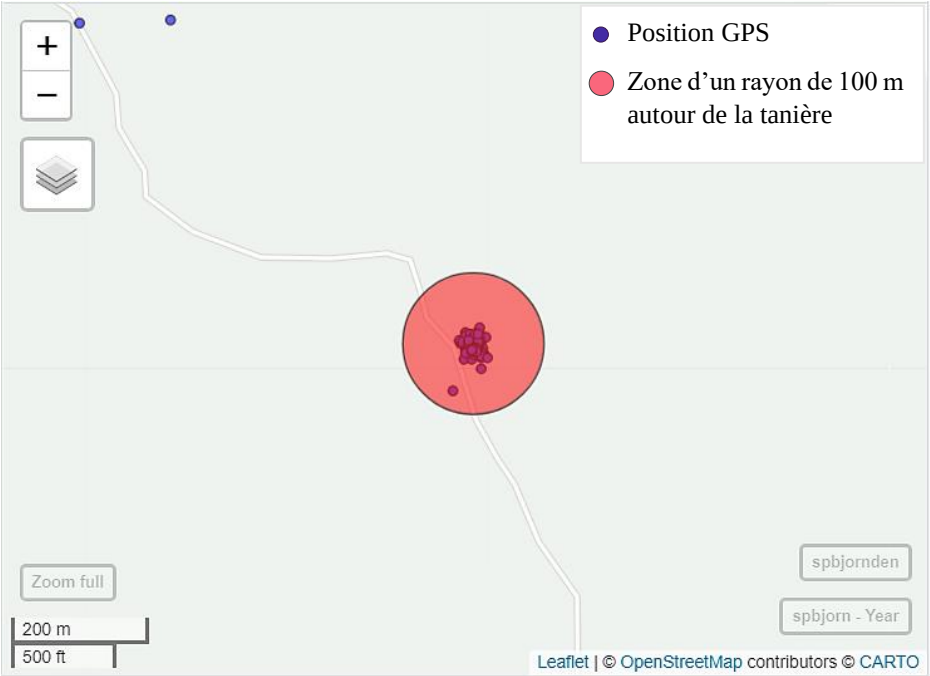

Figure 14 : Détermination de la date d'entrée (N=18) et de sortie (N=26) de la tanière à l'aide des positions GPS. Pour chaque individu, le site d'hibernation a été défini comme une zone circulaire d'un rayon de 100 m autour de la tanière (cercle rouge). La position de la tanière a été déterminée de manière exacte au printemps lors de la visite du site associé au cluster de positions GPS (points violets) observées l'hiver précédent (N=21), ou en calculant la position géographique moyenne d'un cluster comprenant au moins six positions GPS dans un rayon de 100 m pendant au moins deux jours consécutifs entre janvier et avril

8. Photopériode à l'entrée dans la tanière

Pour chaque ours, nous avons déterminé la photopériode à l'entrée dans la tanière (définie comme l'intervalle temporel entre le lever et le coucher du soleil sur une période de 24 heures) en utilisant la latitude moyenne des deux zones d'étude (sud : 61°N, nord : 67°N). L'épaisseur de la couche neigeuse et la température ambiante (Institut suédois de météorologie et d'hydrologie) ont été interpolées à une échelle de 1 km pour la totalité de l'aire étudiée puis extraites pour chaque position GPS. Ces trois variables environnementales étant fortement corrélées, nous n'avons inclus que la photopériode dans nos analyses, car il s'agit du principal facteur qui contrôle la fin de la diapause embryonnaire chez les autres carnivores (résumé dans Murphy and Fenelon, 2020). Les packages « *rgeos* » (Hijmans et al., 2019) et « *maptools* » (Bivand et Lewin-Koh, 2021) ont été utilisés pour obtenir ces données.

9. Statut reproducteur

Le statut reproducteur a été évalué sur la base de l'interprétation visuelle des profils de T_b ou d'activité journalière pendant la saison hivernale (Friebe et al., 2014) (Fig. 15). A partir du profil de T_b, une femelle a été considérée comme gestante lorsqu'elle avait présenté une T_b élevée proche de la normale estivale (37-38°C) pendant plusieurs semaines durant l'hibernation. A l'inverse, une femelle a été considérée comme non gestante lorsque la T_b était restée basse (30-36°C) tout au long de l'hibernation (Fig. 15A). A partir du profil d'activité, une femelle a été considérée comme gestante lorsqu'une baisse du niveau d'activité était constatée entre fin décembre et début février, et comme non gestante sinon (Fig. 15B).

Une femelle a été classée comme primipare lorsqu'elle avait présenté un profil de T_b ou d'activité compatible avec une gestation pour la première fois. A l'inverse, une femelle a été classée comme multipare si ce type de profil avait déjà été observé ou si elle avait été vue accompagnée d'oursons auparavant. Nous n'avions pas cette information pour une femelle qui n'avait pas été suivie depuis sa naissance. Comme elle était classée comme adulte selon la définition précédente (c'est-à-dire âgée de plus de 8 ans d'après sa masse corporelle, Swenson et al., 2007), nous avons considéré que cette femelle était multipare (Zedrosser et al., 2009).

10. Début et fin de la phase active de la gestation

Nous avons utilisé le profil de T_b journalière moyenne pour déterminer la date de réactivation du CL et de l'implantation des embryons (Fig. 16), ainsi que les profils bruts de T_b et d'activité pour déterminer la date de parturition (Fig. 17). Pour déterminer ces événements, nous avons appliqué la méthode de détection de ruptures, qui détecte la position et le nombre de points potentiels au niveau desquels les propriétés statistiques de la distribution d'une variable changent dans une série temporelle (Killick et Eckley, 2014). Cette approche a déjà été utilisée pour détecter les changements de T_b au début et à la fin de l'hibernation chez l'ours brun de Scandinavie (Evans et al., 2016), ainsi que la date de parturition chez le carcajou (Thiel et al., 2019) et le spermophile arctique (Williams et al., 2011). Comme la T_b est plus élevée et plus stable durant la gestation que le reste de l'hibernation (Friebe et al., 2014), nous avons identifié les changements en termes de moyenne et de variance à l'aide de la fonction « *cpt.meanvar* » du package R « *changepoint* » (Killick et Eckley, 2014). Nous avons choisi l'algorithme PELT (Killick et al., 2012) et avons choisi les paramètres « normal » et « 0,05 » pour les arguments « test statistique » et « pénalité ».

La réactivation du CL et l'implantation ont été définies respectivement comme un point de rupture visuellement associé au début et à la fin de la phase ascendante de T_b journalière moyenne vers novembre/décembre (Fig. 16). La phase sécrétoire a été définie comme l'intervalle de temps entre la réactivation et l'implantation. La parturition a été définie comme un point de rupture visuellement associé à une élévation brutale de la T_b pendant la phase décroissante (Williams et al., 2011) entre fin décembre et début février (Fig. 17).

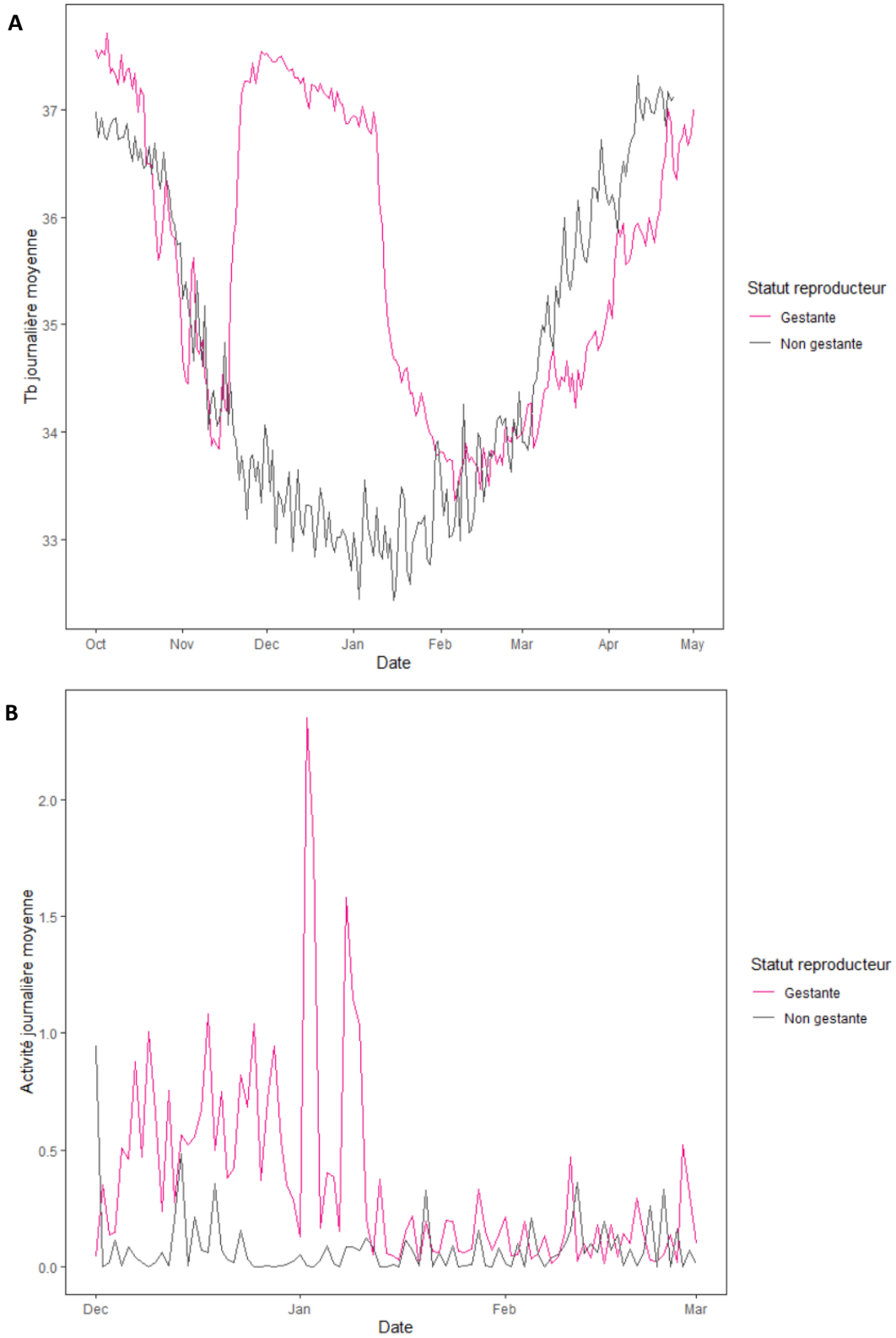

Figure 15 : Profils représentatifs de la température corporelle (T_b) (A) et de l'activité (B) journalières moyennes d'une femelle ours brun de Scandinavie non gestante (courbes grises) et gestante (courbes roses) pendant l'hibernation. Ces profils ont été utilisés pour déterminer le statut reproducteur des femelles. Sur la base du profil de T_b (A), une femelle a été considérée comme gestante si elle présentait une T_b proche de la normale estivale (37-38°C) pendant plusieurs semaines, et comme non gestante si sa T_b était faible (30-36°C) tout au long de l'hibernation. Sur la base du profil d'activité (B), une femelle a été considérée comme gestante si une chute du niveau d'activité était constatée entre fin décembre et début février, et comme non gestante sinon.

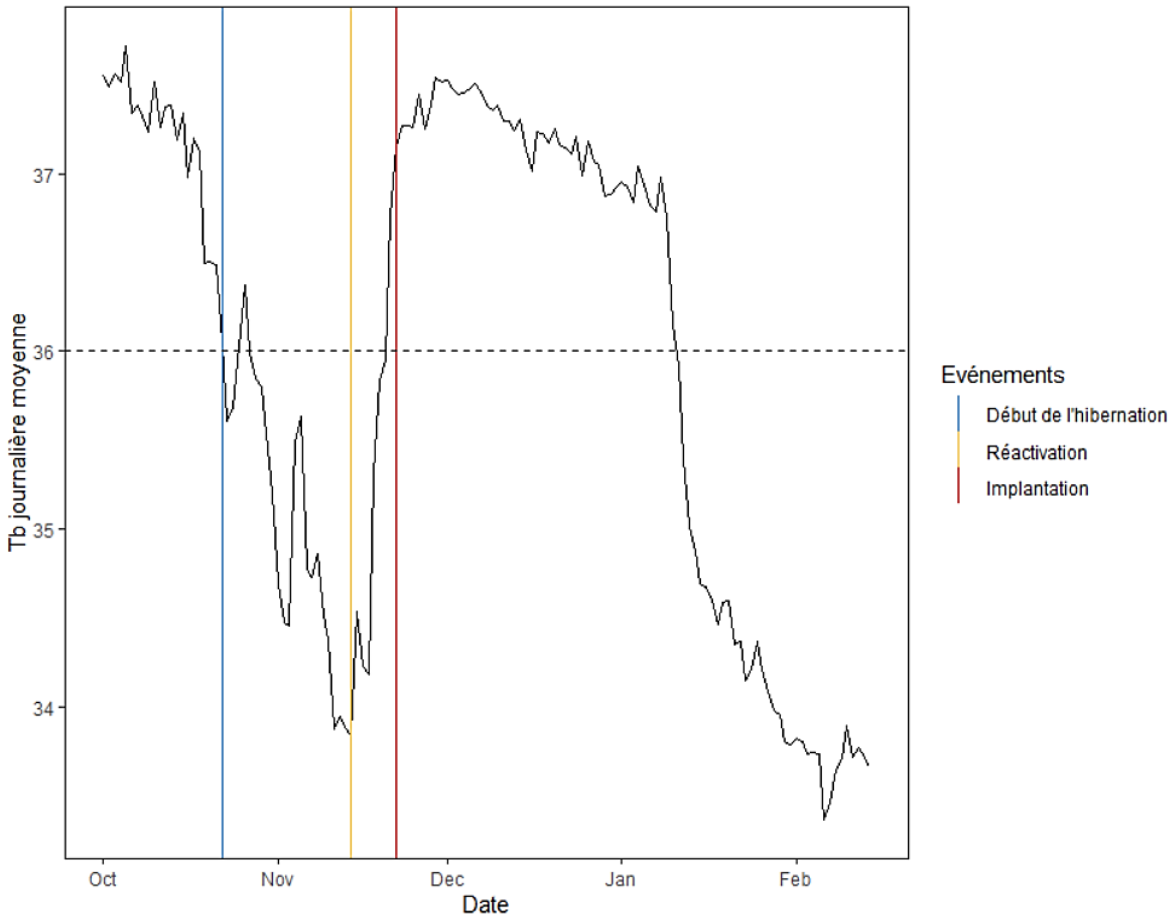

Figure 16 : Exemple d'un profil de température corporelle (T_b) journalière moyenne d'une femelle ours brun de Scandinavie gestante d'octobre à mars et des événements d'hibernation et de reproduction associés. Le début de l'hibernation (ligne bleue verticale) a été défini lorsque la T_b journalière moyenne passait en dessous de 36°C (ligne horizontale en pointillés). La réactivation du corps jaune (CL) (ligne jaune verticale) et l'implantation des embryons (ligne rouge verticale) ont été définies respectivement comme un point de rupture visuellement associé au début et à la fin de la phase ascendante de T_b journalière moyenne.

Sur les profils d'activité des 32 femelles disponibles, nous avons pu déterminer la date de mise bas pour 13 autres femelles gestantes dont les positions GPS et la progéniture avaient été suivies. Pour ces femelles, nous avons défini la parturition comme un point de rupture associé à une baisse du niveau d'activité entre fin décembre et début février et précédé par une augmentation de la fréquence et/ou du niveau d'activité pendant quelques heures (Fig. 17). Nous n'avons pas pu déterminer la date de parturition pour une femelle qui avait temporairement quitté sa tanière début de janvier causant un profil d'activité et de T_b anormal. La gestation a été définie comme l'intervalle de temps entre l'implantation et la parturition et a été calculée en utilisant à la fois les profils d'activité et de T_b.

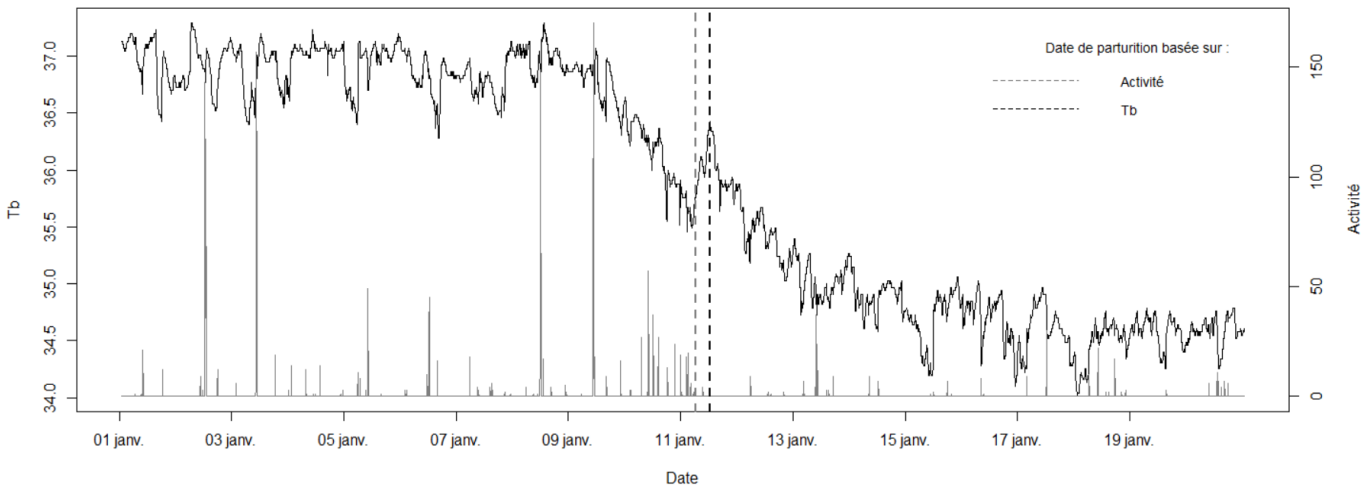

Figure 17 : Exemple d'un profil brut de température corporelle (T_b, courbe noire) et d'activité (courbe grise) d'une femelle ours brun de Scandinavie gestante en janvier et dates de mise bas associées (lignes verticales en pointillés). A partir du profil de T_b, la parturition a été définie comme un point de rupture visuellement associé à une élévation brutale de T_b durant la phase descendante (ligne noire verticale en pointillés). A partir du profil d'activité, la parturition a été définie comme un point de rupture visuellement associé à une chute du niveau d'activité précédée d'une augmentation du niveau et/ou de la fréquence d'activité pendant quelques heures entre fin décembre et début février (ligne grise verticale en pointillés).

11. Succès reproducteur

Dans la zone d'étude sud, les femelles suitées d'oursons ont été suivies par voie aérienne à deux reprises pendant la saison active, une fois pendant la saison de reproduction et une fois avant le début de la période de chasse. Les femelles dont le collier GPS avait cessé d'émettre ont été capturées de manière exceptionnelle au printemps, et leur progéniture a également été monitorée à cette occasion. En revanche, ce suivi n'a pas été effectué au nord. Par conséquent, nous n'avons pas pu évaluer la survie des oursons dans cette zone d'étude. Nous avons utilisé la définition proposée par Hertel et al. (2018) pour évaluer le succès reproducteur des femelles de la zone sud. Nous avons défini comme succès reproducteur le fait qu'une femelle gestante l'hiver précédant ait réussi à garder ses oursons en vie jusqu'au 1er mai de l'année de leur naissance. A l'inverse, nous avons défini comme échec reproducteur le fait qu'une femelle gestante l'hiver précédent ait été vue avec des oursons de l'année au printemps et qu'elle les ait perdus avant le 1er mai, ou qu'elle n'ait jamais été vue avec des oursons à la sortie de la tanière. L'âge des oursons à l'émergence de la tanière a été défini comme l'intervalle de temps entre la parturition et la sortie de la tanière.

12. Analyses statistiques

Le logiciel statistique R Version 1.2.5042 (R Development Core Team) a été utilisé pour les analyses statistiques. Nous avons utilisé un test exact des rangs signés de Wilcoxon pour comparer les dates de parturition et les durées de gestation calculées à partir des données de T_b ou d'activité (N=13), et un test U de Mann-Whitney pour comparer la durée des phases sécrétoires, la durée de la gestation, ainsi que la durée du jour à l'entrée de la tanière chez les deux populations d'étude (N=10) (package R « *exactRankTest* », Hothorn et Hornik, 2021).

En raison d'un manque d'informations important sur les ours de la zone d'étude nord, nous avons utilisé deux modèles pour étudier l'impact de facteurs intrinsèques et environnementaux sur la fin de la diapause embryonnaire, et un troisième pour évaluer leur effet sur le succès reproducteur.

(1) L'impact des facteurs environnementaux et du début de l'hibernation a été testé sur 10 femelles adultes (5 au sud et 5 au nord) avec la date de réactivation du CL comme variable à expliquer. Nous avons utilisé la date de réactivation et non celle de l'implantation car ces variables étaient fortement corrélées (coefficient de corrélation de Pearson = 0,9) et la réactivation du CL est le premier événement à se produire dans l'ordre chronologique. Comme nous n'avions pas de subadultes au nord et que nous suspections que le début de la gestation puisse être influencé par l'âge maternel (Bridges et al., 2011), nous n'avons inclus que des adultes dans ce modèle. Nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution normale et évalué les effets des variables « zone d'étude », « photopériode à l'entrée de la tanière », « date d'entrée dans la tanière » et « début de l'hibernation physiologique » sur la date de réactivation du CL.

(2) L'impact des facteurs intrinsèques a été testé sur 24 femelles au sud avec la date de mise bas comme variable à expliquer. Nous avons utilisé la date de parturition car la durée de gestation est relativement constante entre les individus (Friebe et al., 2014) et le nombre d'ours dont la date de réactivation était connue était trop faible pour pouvoir construire un modèle incluant plus d'une variable explicative. Nous avons utilisé un GLM avec une distribution normale et évalué les effets des variables : « primiparité », « catégorie d'âge » et « indice d'abondance en baies » (comme indicateur de l'état corporel avant l'hibernation). Nous avons également inclus l'année où la femelle a mis bas comme variable explicative fixe pour mettre en évidence un éventuel changement dans les dates de parturition au cours du temps.

(3) Nous avons testé l'influence de différents facteurs sur le succès reproducteur en utilisant le jeu de données précédent et un GLM avec une distribution binomiale. Nous avons inclus la « primiparité », la « catégorie d'âge », « l'indice d'abondance en baies » et la « date de mise bas » comme variables explicatives.

Les dates précédentes ont été calculées comme le nombre de jours s'étant écoulés depuis le 1er septembre de l'année durant laquelle la femelle est devenue gestante. L'identité des ours n'a pas été incluse comme facteur aléatoire en raison du faible nombre de répétitions (deux au maximum). Pour chaque sélection de modèles, le nombre maximum de variables explicatives incluses dans les modèles candidats a été fixé en fonction du nombre d'observations (à raison de 1 pour 10), c'est-à-dire au maximum une variable pour la première sélection de modèles (N=10) et maximum deux variables et une interaction pour la deuxième et la troisième (N=24). Nous avons ensuite réalisé une sélection sur l'ensemble des modèles candidats et choisi celui qui avait l'AICc le plus faible et un ΔAICc > 2 avec le second modèle (R-package « AICcmodavg », Mazerolle, 2020). Enfin, nous avons validé les hypothèses du modèle final a posteriori à l'aide d'une visualisation graphique.

III. RESULTATS

Sur les 31 femelles ours brun de Scandinavie gestantes dont nous disposions, nous avons pu analyser les événements de reproduction et d'hibernation de 29 individus sur la période 2011 à 2018 à partir de leurs profils de T_b, d'activité et de leurs positions GPS. Le début de l'hibernation, la réactivation du CL, l'implantation et la parturition ont pu être déterminés chez 16 femelles sur la base de leur T_b (11 au sud dont 5 adultes et 6 subadultes, et 5 adultes au nord). La date de parturition a pu être déterminée pour 13 femelles supplémentaires à partir des données d'activité. L'entrée dans la tanière a pu être déterminée à l'aide des positions GPS pour 16 femelles équipées d'un bio-logger de T_b. La sortie de la tanière et le succès reproducteur ont pu être déterminés respectivement pour 23 et 24 femelles de la zone sud dont la date de mise bas était connue.

1. Statistiques descriptives

La date de parturition et la durée de gestation ont été déterminées en utilisant à la fois la T_b et l'activité chez 13 ourses afin de comparer les deux méthodes. Dans les deux cas, il n'y avait pas de différence significative (test exact des rangs signés de Wilcoxon: p=0,19, moyenne : 1 jour, intervalle : 2 jours, Tab. 2). Comme l'écart type (SD) était plus petit avec la méthode basée sur les données d'activité (1,0 contre 1,2 avec la méthode basée sur la T_b), nous avons calculé la durée de gestation comme Parturition_{Act} - Implantation_{Tb} lorsque cela était possible, et utilisé Parturition_{Tb} lorsque les données d'activité n'étaient pas disponibles.

Tableau 2 : Comparaison des méthodes de détection de la date de parturition basées sur la T_b et l'activité chez 13 femelles ours brun subadultes (N=5) et adultes (N=8) dans deux zones d'étude en Suède (N=5 au nord, et N=8 au sud) de 2011-2018.

	Effectif	Min	Max	Ecart	Moyenne	SD
Difference absolue $\textbf{Parturition}_{Act}$ **–** $\textbf{Parturition}_{Tb}$	0 : N = 7 1 : N = 5 2 : N = 1	0	2	2	1	0,7

La réactivation du CL a eu lieu de début novembre à début décembre, et l'implantation de mi-novembre à mi-décembre, toutes deux dans un intervalle de 30 jours. La parturition a eu lieu de début janvier à début février dans un intervalle de 31 jours (Tab. 3). La gestation moyenne (+/- SD) était de 51 +/- 1,1 jours et la durée moyenne de la phase sécrétoire (+/- SD) de 12 +/- 4,0 jours (75 % entre 9 et 14 jours) (Tab. 4). La durée de la gestation et de la phase sécrétoire n'étaient pas significativement différentes entre les femelles adultes du nord et du sud (test exact des rangs signés de Wilcoxon, p=0,66 dans les deux cas). Cependant, la durée de la gestation était plus variable chez les subadultes que chez les adultes (variation : 4 jours contre 1 jour, Tab. 4).

Tableau 3 : Événements de reproduction chez des femelles ours brun de Scandinavie subadultes et adultes dans deux zones d'étude en Suède de 2011-2018

Événement	Sud		Nord
	Subadultes	**Adultes**	**Adultes**
Réactivation du CL	19 nov +/- 11,4 (N=6), 2 nov – 2 déc (30 jours)	8 nov +/- 3,96 (N=5), 4 nov – 14 nov (10 jours)	23 nov +/- 4,15 (N=5), 20 nov – 30 nov (10 jours)
Implantation	30 nov +/- 10,44 (N=6), 16 nov – 16 déc (30 jours)	20 nov +/- 2,68 (N=5), 18 nov – 25 nov (7 jours)	5 déc +/- 5,81 (N=5), 20 nov – 11 déc (15 jours)
Parturition[1]	20 jan +/- 8,50 (N=13), 7 jan – 7 fév (31 jours)	11 jan +/- 3,05 (N=11), 6 jan – 16 jan (10 jours)	22 jan +/- 5,86 (N=5), 16 jan – 27 jan (11 jours)

Les valeurs indiquées sont la moyenne +/- SD (taille de l'échantillon), min-max (écart).
[1] La parturition a été obtenue à partir des profils d'activité lorsque ceux-ci étaient disponibles et des profils de T_b sinon.

Tableau 4 : Durée de la gestation et de la phase sécrétoire chez des femelles ours brun de Scandinavie subadultes et adultes en Suède de 2011-2018.

Période	Subadultes	Adultes
Phase sécrétoire	12 +/- 4,0 (N=16), 6 - 19 (13 jours)	
Gestation[1]	51 +/- 1,1 (N=16), 49 - 53 (4 jours)	
	51 +/- 1,6 (N=6), 49 - 53 (4 jours)	51 +/- 0,5 (N=10), 51 - 52 (1 jour)

Les valeurs indiquées sont la moyenne +/- SD (taille de l'échantillon), min-max (écart).
[1] La gestation a été obtenue à partir des profils d'activité lorsque ceux-ci étaient disponibles et des profils de T_b sinon.

2. Facteurs influençant la fin de la diapause embryonnaire

Les effets des facteurs environnementaux sur la réactivation du CL ont été évalués sur 10 femelles adultes (5 au sud et 5 au nord). Le meilleur modèle incluait la latitude de la zone d'étude comme seule variable explicative (Tab. 5) et prédisait une réactivation plus tardive au nord qu'au sud avec une différence de 14.4 jours (moyenne +/- SE : 22 novembre +/- 2,0 contre 8 novembre +/- 1,7, Fig. 18, Fig. 19, Tab. 6). La réactivation du CL s'est produite dans un intervalle de 10 jours dans les deux zones (Tab. 3, Fig. 18). Le début de l'hibernation physiologique, la date d'entrée dans la tanière et la valeur de la photopériode à l'entrée dans la tanière n'influençaient pas la réactivation du CL de manière significative (Tab. 5). Cependant, nous avons remarqué que les femelles étaient entrées dans leur tanière lorsque la durée du jour atteignait environ 10 heures dans les deux zones d'étude (test exact des rangs signés de Wilcoxon, p = 0,69, moyenne +/- SD : 10 +/- 0,6 heures de lumière, Fig. 19).

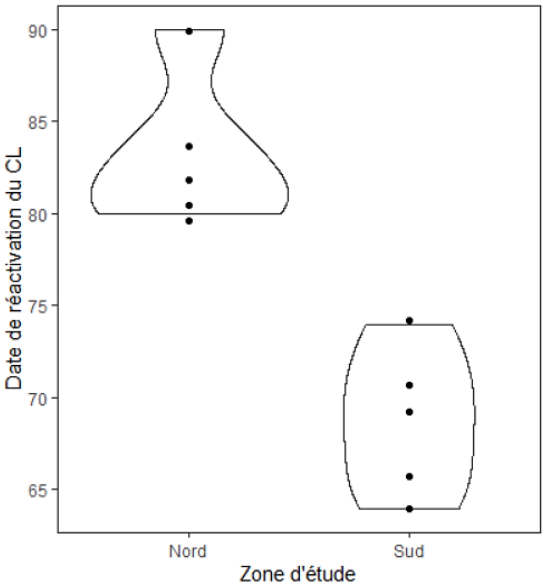

Figure 18 : Dates de réactivation du corps jaune (CL) des femelles ours brun de Scandinavie gestantes de la zone nord (N=5) et sud (N=5) au cours de la période 2011-2017. La date de réactivation est indiquée comme le nombre de jours s'étant écoulés depuis le 1er septembre de l'année au cours de laquelle la femelle est devenue gestante.

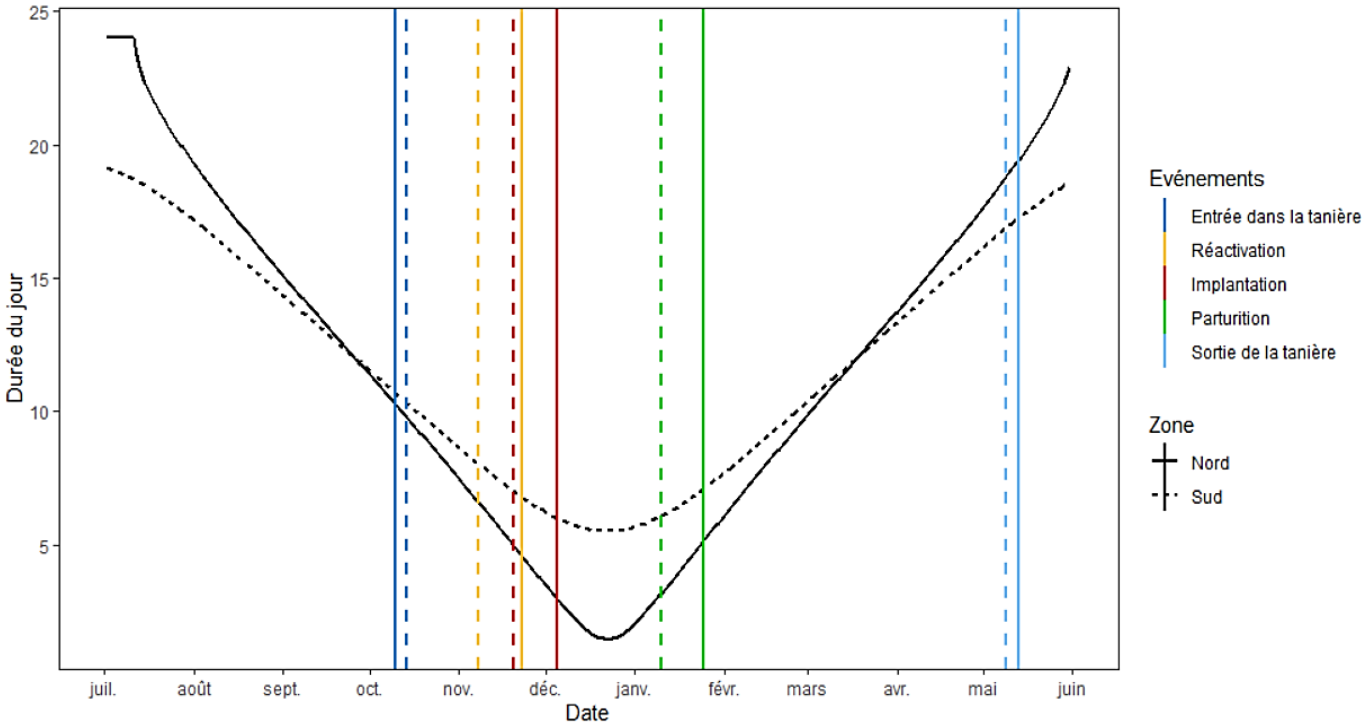

Figure 19 : Dates moyennes des évènements d'hibernation et de reproduction (lignes verticales) des femelles ours brun de Scandinavie adultes gestantes de la zone nord (lignes pleines, N=5) et sud (lignes en pointillées, N=5) au cours de la période 2011-2018, et photopériode associée sur une année (courbes noires). Les événements d'hibernation indiqués sont l'entrée dans la tanière (bleu foncé) et la sortie de la tanière (bleu clair), toutes deux déterminées à l'aide des données GPS. Les événements de reproduction indiqués sont la réactivation du corps jaune (jaune), l'implantation des embryons (rouge), toutes deux déterminées à partir du profil de T_b journalière moyenne, et la parturition (vert), calculée comme l'implantation + 51 jours (i.e. période de gestation moyenne). La durée du jour est exprimée en heures de lumière sur une période de 24h.

Les effets des facteurs intrinsèques sur la date de mise bas ont été évalués chez 24 ourses du sud (11 adultes et 13 subadultes). Le meilleur modèle incluait l'interaction entre l'âge et l'indice d'abondance annuelle en baies (Tab. 5). Chez les subadultes, une faible production de myrtilles l'année précédente était associée à une parturition plus tardive, avec une différence prédite de 21 jours lorsque l'indice passait de 1 à 0 (moyenne +/- SE : 11 janvier +/- 2,6 lorsque l'indice = 1 contre 1er février +/- 4,0 lorsque l'indice = 0, Fig. 21A, Tab. 6). En revanche, les femelles adultes n'étaient pas affectées par ce paramètre (moyenne +/- SE : 12 janvier +/- 2,9 lorsque l'indice = 1 contre 8 janvier +/- 3,6 lorsque l'indice = 0, Fig. 21A). L'année de parturition n'était pas incluse dans les meilleurs modèles et aucun changement notable dans les dates de parturition n'était visible au cours du temps (Tab. 5, Fig. 20).

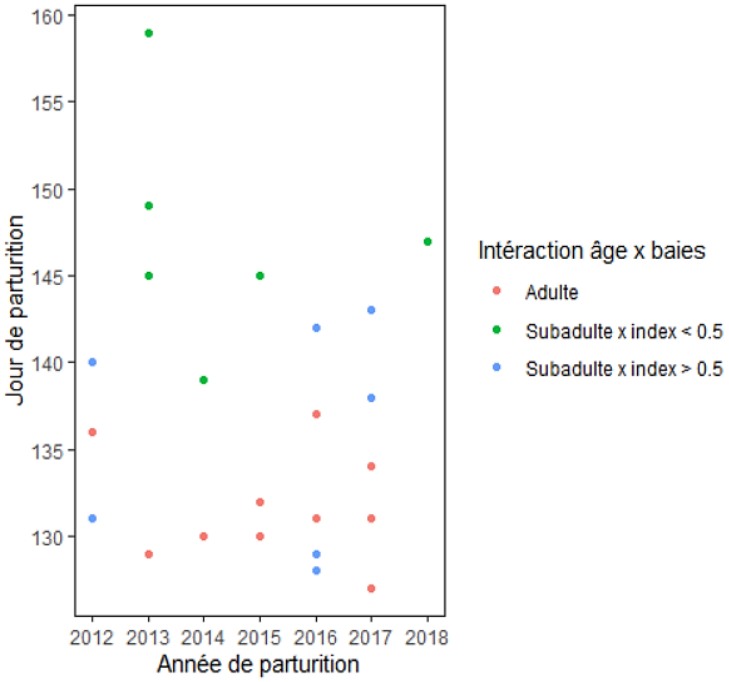

Figure 20 : Dates de parturition des femelles ours brun de Scandinavie gestantes de la zone sud (N=24) au cours de la période 2012-2018. Les observations sont colorées en fonction de la nature de l'interaction entre la catégorie d'âge et l'indice d'abondance en myrtilles l'été précédent. Les adultes sont représentées en rouge quelle que soit la valeur de l'indice (N=11), les subadultes sont représentées en bleu lorsque l'indice > 0,5 (N=7) et en vert lorsque l'indice < 0,5 (N=6). La parturition est indiquée comme le nombre de jours s'étant écoulés depuis le 1er septembre de l'année au cours de laquelle la femelle est devenue gestante.

3. Facteurs influençant le succès reproducteur

Les facteurs influençant le succès reproducteur ont été testés chez 24 femelles du sud (11 adultes et 13 subadultes). Le meilleur modèle incluait l'âge et l'abondance en baies (ΔAICc = 2,86), mais les coefficients du modèle n'étaient pas estimables du fait d'une absence de variabilité chez les adultes. En effet, l'ensemble des adultes de notre jeu de données avaient eu un succès reproducteur quelle que soit l'abondance en baies l'année précédente (index allant de 0,19 à 1). Ainsi, ce facteur n'exerçait aucune influence chez cette catégorie d'âge (Fig. 21B). Nous avons donc procédé en deux temps :

(1) Nous avons comparé le succès reproducteur des adultes et des subadultes à l'aide d'un test des rangs signés de Wilcoxon. Les adultes avaient un succès reproducteur général plus élevé que les subadultes (100 % contre 61 %, test exact des rangs signés de Wilcoxon : p=0,04).

(2) Puis nous avons testé l'effet de l'abondance en baies chez les subadultes (N=13) à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution binomiale, après avoir vérifié que ce paramètre était toujours inclus dans le meilleur modèle (Tab. 5). Ce modèle prédisait chez les subadultes une probabilité de se reproduire avec succès plus faible lorsque la production de myrtilles était peu abondante l'année précédente (Odd-ratio = 2,23 quand l'index d'abondance annuelle augmente de 0,1, Tab. 6, Fig. 21B).

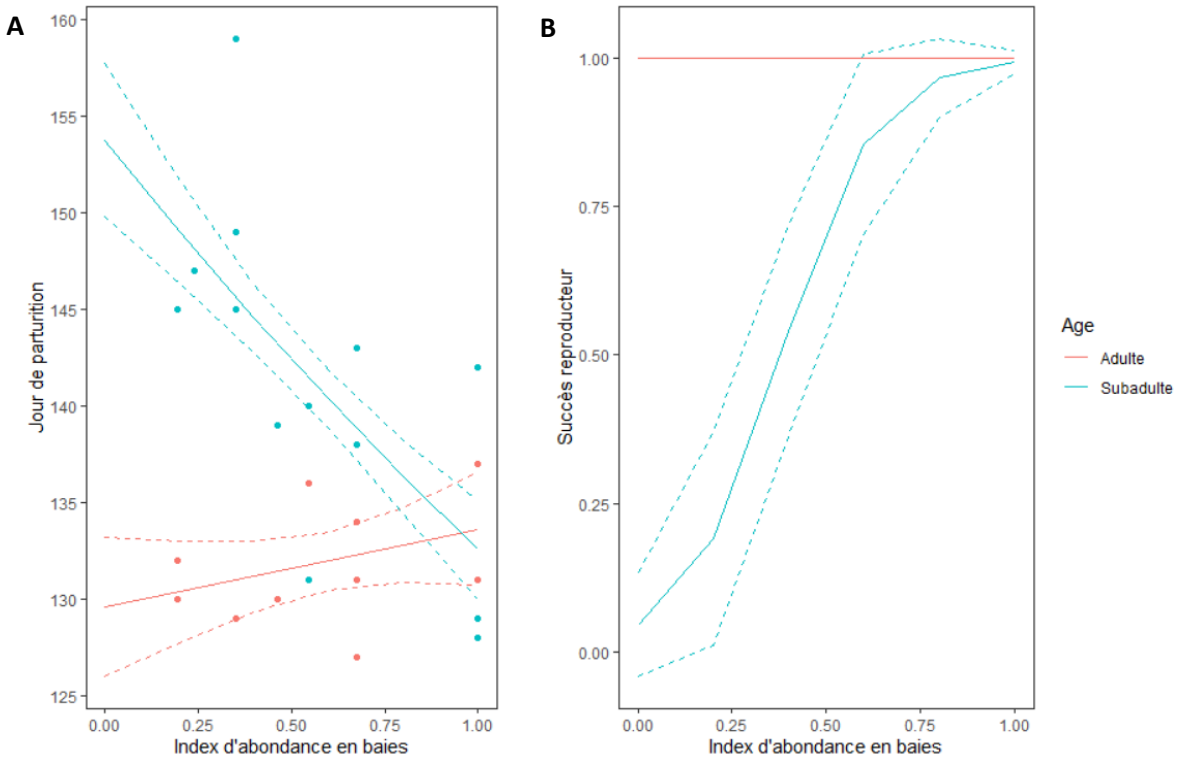

Figure 21 : Date de parturition (A) et probabilité de succès reproducteur (B) des femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud (N=24) le long du gradient de l'index d'abondance en myrtilles l'été précédent. Les prédictions (lignes pleines) et les observations (points) de 2012 à 2018 sont présentées pour les femelles adultes (rouge, N=11) et subadultes (bleu, N=13). Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95 %. La parturition est indiquée comme le nombre de jours s'étant écoulés depuis le 1er septembre de l'année au cours de laquelle la femelle est devenue gestante.

Dans le modèle précédent, nous n'avons pas pu tester l'impact de la date de sortie de la tanière et de l'âge des oursons à l'émergence sur le succès reproducteur car certains des oursons qui n'avaient jamais été observés au printemps avaient pu mourir dans la tanière. Cependant, nous avons observé que les subadultes étaient sorties de leur tanière en moyenne 10 jours plus tôt que les autres femelles lorsque l'abondance en baies avait été inférieure à la moyenne l'année précédente (moyenne +/- SD : 27 avril +/- 14,0 contre 7 mai +/- 14,9), et que celles qui étaient sorties avant le 1er mai n'avaient jamais été observées avec des oursons au printemps (Fig. 22A). A l'inverse, la quasi-totalité des femelles ayant eu un succès reproducteur ont quitté leur tanière après le 1er mai (91 %, N=21/23, Fig. 22A).

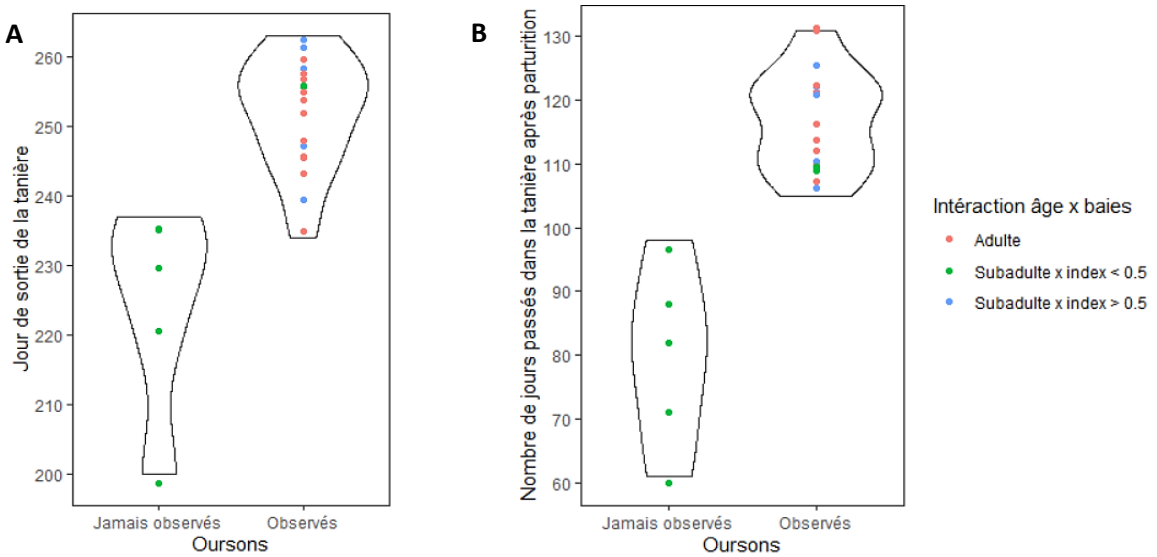

Figure 22 : Date de sortie de la tanière (A) et temps passé dans la tanière après la parturition (B) des femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud (N=23) dont les oursons ont été observés (N=18) ou non (N=5) au printemps de 2012 à 2018. Les observations sont colorées selon la nature de l'interaction entre l'âge et l'indice d'abondance annuelle en myrtilles l'été précédent : les adultes sont représentées en rouge quelle que soit la valeur de l'indice (N=11), les subadultes sont représentées en bleu lorsque l'indice > 0,5 (N=5) et en vert lorsque l'indice < 0,5 (N=7). Les dates sont indiquées comme le nombre de jours s'étant écoulés depuis le 1er septembre de l'année au cours de laquelle la femelle est devenue gestante.

Par ailleurs, les oursons observés au printemps étaient âgés d'au moins 105 jours à la sortie de la tanière, mais cet âge variait d'environ un mois entre les portées (moyenne : 117 jours, écart-type : 7,7, intervalle : 26, min : 105, max : 131, Fig. 22B). La date de parturition n'avait pas d'impact notable sur l'âge des oursons à l'émergence de la tanière (Fig. 23A), mais les femelles avaient tendance à sortir plus tard quand la parturition avait été tardive (Fig. 23B).

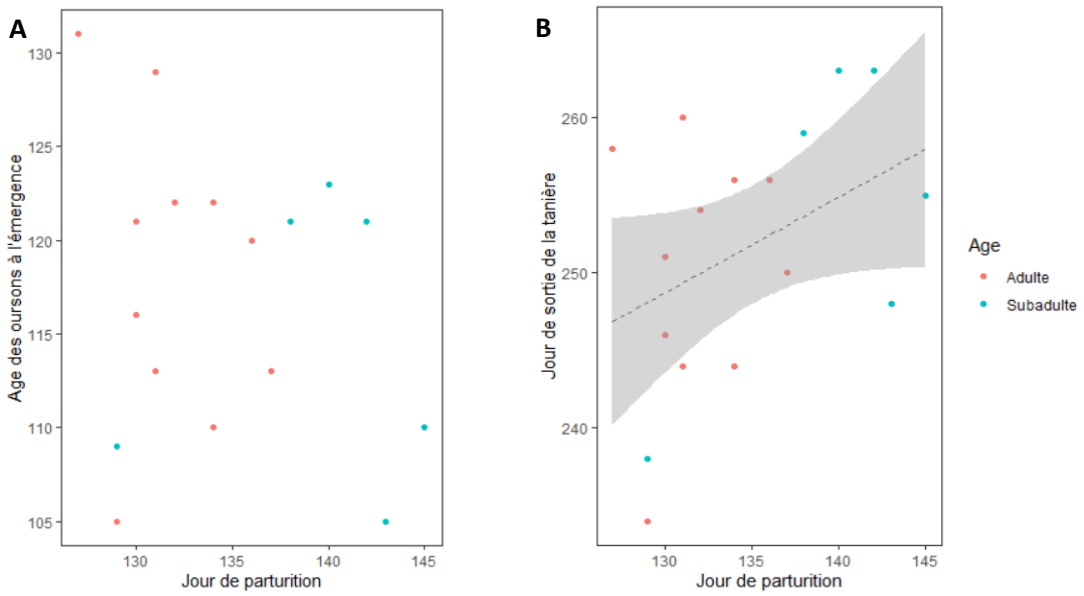

Figure 23 : Âge des oursons à la sortie de la tanière (A) et date de sortie de la tanière (B) le long du gradient des dates de parturition des femelles ours brun de Scandinavie de la zone sud dont les oursons ont été observés au printemps de 2012 à 2018 (N=18). Les observations sont colorées selon la catégorie d'âge, avec les adultes en rouge (N=11) et les subadultes en bleu (N=7). Les dates sont indiquées comme le nombre de jours s'étant écoulés depuis le 1er septembre de l'année au cours de laquelle la femelle est devenue gestante.

Tableau 5 : Résultats de la sélection de modèles évaluant l'impact de facteurs intrinsèques et extrinsèques sur le moment de la gestation et le succès reproducteur des femelles ours brun de Scandinavie. Le modèle avec l'AICc le plus faible et un ΔAICc > 2 avec le suivant a été considéré comme le meilleur modèle et est mis en évidence en gras.

Variable réponse	Modèles candidats	ΔAICc	Poids (AICc)
Réactivation du CL	**Zone d'étude**	0	1
	1	11,69	0
	Début de l'hibernation physiologique	15,16	0
	Date d'entrée dans la tanière	15,44	0
	Durée du jour à l'entrée dans la tanière	15,73	0
Parturition	**Catégorie d'âge x Baies**	0	0,90
	Catégorie d'âge + Baies	5,71	0,05
	Catégorie d'âge	7,23	0,02
	Catégorie d'âge + Primiparité	9,52	0,01
	Catégorie d'âge + Année de parturition	9,73	0,01
	Catégorie d'âge x Année de parturition	12,83	0
	Baies	14,10	0
	1	14,64	0
	Primiparité	16,27	0
	Année de parturition	16,32	0
	Baies + Primiparité	16,43	0
	Baies + Année de parturition	16,88	0
	Baies x Primiparité	17,06	0
	Primiparité + Année de parturition	18,85	0
	Baies x Année de parturition	20,07	0
	Primiparité x Année de parturition	21,96	0
Succès reproducteur (Subadultes)	**Baies**	0	0,69
	1	2,69	0,18
	Jour de parturition	4,22	0,08
	Primiparité	5,40	0,05

Tableau 6 : Paramètres estimés des variables prédictives incluses dans les modèles finaux évaluant l'impact de facteurs intrinsèques et extrinsèques sur le moment de la gestation et le succès reproducteur des femelles ours brun de Scandinavie. Le type de distribution est indiqué entre parenthèses. IC : Intervalle de confiance à 95%, p : p-valeur.

Modèle final et prédicteurs	Coefficient	IC	p
Réactivation du CL ~ Zone d'étude (Normale)			
(Ordonnée à l'origine)	83,20	79,64 – 86,76	<0,001
Zone d'étude (Sud)	-14,40	-19,43 – -9,37	0,001
Parturition ~ Catégorie d'âge x Baies (Normale)			
(Ordonnée à l'origine)	129,53	121,84 – 137,22	<0,001
Catégorie d'âge (Subadulte)	23,19	13,04 – 33,34	<0,001
Baies	4,07	-7,92 – 16,05	0,514
Catégorie d'âge x Baies	-24,40	-40,33 – -8,48	0,007
	Odd ratio (↗ de l'index de 0,1)	**IC**	**p**
Succès reproducteur des subadultes ~ Baies (Binomiale)			
(Ordonnée à l'origine)	0,05	0,00 – 1,24	0,129
Baies (Subadulte)	2,23	1,11 – 8,03	0,093

IV. DISCUSSION

À ce jour, la phénologie et la biologie de la reproduction des ursidés demeurent mal comprises et peu d'études se sont intéressées à ces aspects chez les populations sauvages (mais voir Cruz, 2018; Friebe et al., 2014; García-Rodríguez et al., 2020). L'objectif de ce travail était d'étudier les facteurs influençant la fin de la diapause embryonnaire et le succès reproducteur de l'ours brun de Scandinavie. Nos analyses ont produit trois résultats principaux. Premièrement, nous avons constaté que la réactivation du CL était plus tardive au nord. Deuxièmement, la parturition était plus tardive chez les subadultes lorsque l'abondance en myrtilles était faible l'année précédente. Troisièmement, les subadultes avaient un succès reproducteur général inférieur à celui des adultes et la probabilité de se reproduire avec succès était plus faible chez les subadultes lorsque la production de myrtilles était peu abondante l'été précédent.

1. Estimation des événements de reproduction chez les populations sauvages

La T_b avait déjà été utilisée pour estimer les dates d'implantation et de parturition chez l'ours brun de Scandinavie (Friebe et al., 2014). Mais dans notre étude, nous avons utilisé une approche différente de celle de Friebe et al. en basant nos définitions sur les connaissances actuelles de la thermorégulation durant la gestation, à la fois chez les ursidés et d'autres espèces de carnivores et de mammifères hibernants.

La réactivation du CL a eu lieu de début novembre à début décembre, l'implantation de mi-novembre à mi-décembre et la parturition de début janvier à début février, conformément aux études précédentes (Friebe et al., 2014 ; Tsubota et al., 1987 ; Wimsatt, 1963). Cependant, la durée moyenne de la gestation dans notre jeu de données était plus courte que celle rapportée dans la littérature (i.e. 51 jours contre 60 jours, Foresman and Daniel, 1983; Tsubota et al., 1987). Cette différence est probablement liée aux définitions que nous avons utilisées pour déterminer les dates d'implantation et de parturition. La durée de la gestation chez les ours a principalement été estimée à l'aide des variations des taux de progestérone sériques, et l'élévation brutale vers fin novembre-début décembre a régulièrement été associée avec l'implantation des embryons (Foresman and Daniel, 1983; Tsubota et al., 1987). Mais des changements concomitants dans la morphologie et le volume du CL (Tsubota and Kanagawa, 1993; Tsubota et al., 2001; Wimsatt, 1963) suggèrent que ce pic hormonal est associé à la réactivation du CL plutôt qu'à l'implantation des embryons. Par conséquent, ces auteurs n'ont pas considéré l'existence d'une phase sécrétoire au cours de laquelle l'utérus se prépare à la nidification. Cette phase était en moyenne de 12 jours dans notre étude (min : 6, max : 19), ce qui est conforme à la valeur de une à deux semaines évoquée par Steyaert et al. (2020). En tenant compte de cette phase, nos résultats sont en accord avec la durée de gestation mentionnée dans ces études. De même, Friebe et al. (2014) ont calculé une durée moyenne de gestation de 56 jours chez l'ours brun de Scandinavie en se basant sur les profils de T_b et en utilisant une définition différente. Dans cette étude, l'implantation avait été définie comme la date à laquelle

la T_b était passée au-dessus de la T_b journalière moyenne durant la période d'hibernation (1er novembre au 31 mars), soit environ à mi-chemin de la phase ascendante de T_b, c'est-à-dire au milieu de la phase sécrétoire supposée. Si on considère que la moitié de la phase sécrétoire (soit environ 6 jours d'après notre étude) n'a pas été prise en compte dans cette étude, la durée de gestation moyenne que nous avons calculée (51 jours) est cohérente avec celle de Friebe et al. (2014), et associée à un écart type plus faible (SD : 1,1 contre 2,0).

Notre étude confirme que la parturition peut être déterminée en utilisant à la fois les données de T_b et d'activité. Alors que Friebe et al. (2014) avaient trouvé une durée de gestation plus longue en se basant sur les données d'activité (activité : 63,3 jours, T_b : 55,8 jours), nous n'avons trouvé aucune différence significative entre les deux méthodes et avons obtenu la même durée de gestation moyenne en utilisant l'activité et la T_b (i.e. 51 jours). La faible variabilité que nous avons obtenue (i.e. SD : 1,1) suggère que notre méthode est fiable, car la variation intraspécifique de la durée de gestation est limitée chez la grande majorité des mammifères placentaires (Kiltie, 1982).

2. Facteurs environnementaux influençant la fin de la diapause embryonnaire

Dans notre étude, la fin de la diapause embryonnaire a eu lieu en moyenne 15 jours plus tard au nord, ce qui est concordant avec ce qui a été rapporté précédemment chez les autres carnivores (Heldstab et al., 2018). Comme les femelles sortent plus tard de leur tanière au nord qu'au sud (Manchi and Swenson, 2005), nous suggérons qu'un début de gestation plus tardif dans cette population permettrait à la femelle d'allaiter ses petits dans la tanière durant une période raisonnable de façon à ne pas compromettre sa propre survie.

La latitude est associée à différents facteurs environnementaux tels que la photopériode, la température ambiante, les précipitations et la disponibilité des ressources alimentaires. Hormis la photopériode qui ne dépend que de l'axe de rotation de la terre et offre un signal hautement prédictif, ces paramètres peuvent varier considérablement d'une année à l'autre et sont impactés par le changement climatique. Ainsi, l'absence de changement notable dans les dates de parturition sur notre période d'étude (7 ans) suggère que l'indice environnemental utilisé pour synchroniser le début de la phase active de la gestation est la photopériode. Ce constat rejoint le résultat de la méta-analyse réalisée par Spady et al. (2007), qui ont montré que les évènements de reproduction d'ours captifs et sauvages vivant à une même latitude ne varient pas de manière significative d'une année sur l'autre en dépit des variations du climat et de la disponibilité alimentaire. La variation annuelle de la photopériode est reconnue comme le principal facteur contrôlant la fin de la diapause embryonnaire chez les autres carnivores (Murphy and Fenelon, 2020). Cependant, comme la plupart des femelles utilisent des tanières creusées dans d'anciennes fourmilières (Manchi and Swenson, 2005) recouvertes de neige d'octobre à avril (Institut suédois de météorologie et d'hydrologie), la lumière du soleil est potentiellement fortement réduite à l'intérieur et pourrait ne pas être perçue au moment de la réactivation du CL (Evernden and Fuller, 1972). Nous avons étudié l'impact de la durée du jour

au moment de l'entrée dans la tanière car il s'agit du dernier jour où cet indice est potentiellement disponible pour la femelle, mais ce paramètre n'avait pas d'effet significatif sur la date de réactivation du CL. Par ailleurs, ce paramètre ne présentait pas de différence significative entre les deux zones d'étude alors que la réactivation du CL était plus tardive au nord qu'au sud. Nous avons également testé l'impact de la date d'entrée dans la tanière car nous suspections que la diminution brutale de luminosité associée à cet évènement pouvait déclencher la fin de la diapause embryonnaire. Mais cette variable n'avait pas non plus d'effet significatif et le temps passé dans la tanière avant la réactivation du CL variait d'une vingtaine de jours entre les individus et ce quelle que soit la zone d'étude. Par conséquent, nous suggérons que la réactivation du CL pourrait être influencée par la photopériode durant la période active, avant l'entrée dans la tanière.

Chez les ursidés, des observations histologiques d'embryons non implantés ont montré que le développement des blastocystes n'est pas totalement stoppé durant la phase de diapause, mais considérablement ralenti (Daniel, 1974; Tsubota and Kanagawa, 1993). Wimsatt (1963) a rapporté chez l'ours noir (*Ursus americanus*) que les embryons se différenciaient encore de manière active fin juin et qu'ils n'avaient pas encore atteint le stade de blastocyste. De même, les embryons collectés par Himelright et al. (2014) chez la même espèce en juillet avaient atteint récemment le stade de blastocyste ou étaient encore à celui de morula, ce qui indique que le début de la diapause embryonnaire a lieu autour de cette période. Par ailleurs, ces deux auteurs ont montré que les blastocystes présents dans l'utérus d'une même mère en août (Wimsatt, 1963) et en septembre (Himelright et al., 2014) avaient atteint un stade de développement similaire. Néanmoins, la date et le nombre d'accouplements n'étaient pas connus chez les femelles sauvages étudiées par Wimsatt (1963), et les embryons récupérés par Himelright et al. (2014) chez des femelles captives étaient issus d'un même œstrus. Ainsi, ces études ne permettent pas de savoir si les embryons formés au cours d'ovulations successives présentent un même stade de développement durant la diapause. Si tel était le cas, une possibilité serait que le développement des embryons s'arrête totalement au stade de blastocyste et qu'il reprenne de manière synchrone à la fin de la saison de reproduction (fin juillet – début août) sous l'influence de la photopériode. La réactivation des CL pourrait être déclenchée par un facteur synthétisé par les embryons au cours de la diapause au-delà d'un certain seuil (i.e. à un certain stade de développement). De cette façon, la photopériode pourrait indirectement contrôler la fin de la diapause embryonnaire bien avant que la femelle n'entre dans sa tanière. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour fournir des preuves définitives du rôle de la photopériode sur la fin de la diapause embryonnaire chez les ursidés.

De la même manière, alors que la phénologie de l'hibernation a fait l'objet de nombreuses publications chez l'ours (résumé dans González-Bernardo et al., 2020b), peu d'études se sont intéressées aux facteurs influençant le début de l'hibernation chez les femelles gestantes. En Suède, l'entrée dans la tanière chez les mâles et les femelles non gestantes est influencée par la température ambiante en octobre et la date de première neige (Evans et al., 2016). Mais les femelles gestantes ont tendance à hiberner plus tôt indépendamment de ces

paramètres (Manchi and Swenson, 2005). Schooley et al. (1994) ont suggéré que les femelles entraient dans leur tanière après avoir stocké suffisamment de graisse pour assurer une gestation (au moins 19 % de masse grasse, López-Alfaro et al., 2013). Cette hypothèse est soutenue par les résultats de Friebe et al. (2014) qui ont montré que les femelles gestantes de Suède centrale étaient entrées plus tôt dans leur tanière quand les conditions environnementales avaient été positives l'année précédente.

Cependant, nous avons observé dans notre jeu de données que l'entrée dans la tanière avait eu lieu autour d'une même valeur de photopériode dans les deux zones d'étude (10 heures de lumière en moyenne). Nos résultats suggèrent donc que la photopériode pourrait également jouer un rôle dans la phénologie de l'hibernation des femelles gestantes. Sato et al. (2001) ont rapporté chez des ours noirs japonais captifs (*Ursus thibetanus japonicus*) une élévation des taux sériques de prolactine vers fin novembre-début décembre. La prolactine est une hormone libérée sous l'influence de la photopériode chez de nombreuses espèces et impliquée dans la fin de la diapause embryonnaire chez le vison américain et la moufette tachetée (Murphy and Fenelon, 2020). Sato et al. (2001) ont conclu que la prolactine pourrait provoquer l'implantation chez l'ours. Néanmoins, Tsubota et al. (1998) n'ont pas mis en évidence un tel pic hormonal à la même période chez des femelles ours noir américains sauvages (*Ursus Americanus*). La prolactine est également responsable du comportement de nidification chez les femelles gestantes et pseudo-gestantes (Zarrow et al., 1971), et la période novembre-décembre est aussi associée au début de l'hibernation chez l'ours noir japonais contrairement à l'ours noir américain qui entre en hibernation plus tôt vers octobre-novembre. Par conséquent, il est possible que le pic de prolactine (sécrétée sous l'influence de la photopériode) observé par Sato et al. (2001) déclenche le comportement d'hibernation chez la femelle gestante plutôt que l'implantion des embryons. Ce phénomène pourrait expliquer le fait que les ours polaires restent actifs tout au long de l'année à l'exception des femelles gestantes qui construisent une tanière en automne pour y passer tout l'hiver, sans que leur T_b ne s'abaisse à des seuils d'hibernation durant cette période (Smith, 2021).

3. Facteurs intrinsèques influençant la fin de la diapause embryonnaire

Dans notre étude, ni la date d'entrée dans la tanière, ni le début de l'hibernation physiologique n'influençaient la réactivation du CL. Bien que cette absence de significativité puisse être attribuée à la taille réduite de notre échantillon, ce résultat est en accord avec celui de Friebe et al. (2014) qui n'ont trouvé aucune corrélation entre la date de parturition et le début de l'hibernation déterminée à l'aide de l'activité de 46 femelles gestantes. Par conséquent, bien que l'ours soit le seul mammifère à présenter une gestation durant l'hibernation, ces deux événements physiologiques semblent être indépendants. Ceci est soutenu par l'existence d'une implantation différée chez les espèces d'ours qui n'hibernent pas, à savoir l'ours à lunettes (*Tremactos ornatus*) et l'ours lippu (*Melursus ursinus*).

En revanche, la date de parturition était plus tardive chez les femelles subadultes lorsque la production de myrtilles était faible l'été précédent. Ce résultat est cohérent avec ce qui a été rapporté dans d'autres populations, à savoir une parturition plus tardive chez les femelles plus jeunes (Bridges et al., 2011) et plus précoce chez les femelles en excellente condition corporelle (Cruz, 2018 ; Robbins et al., 2012). Une explication serait que les ourses plus âgées pourraient utiliser leur expérience pour constituer des réserves de graisse suffisantes lorsqu'il y a peu de baies en été, tandis que les subadultes manque d'expérience et doivent allouer de l'énergie à leur propre croissance durant la période d'hyperphagie. Par conséquent, en cas de faible production de baies, les subadultes gestantes pourraient ne pas atteindre une masse grasse suffisante avant l'hibernation pour tenir jusqu'au mois de mai sans s'alimenter. Ainsi, une parturition plus tardive couplée avec une sortie d'hibernation plus précoce leur permettrait de raccourcir la période de lactation dans la tanière, qui est couteuse en énergie, alors qu'elles subsistent encore sur leurs réserves adipeuses.

Une explication similaire avait été avancée par Robbins et al. (2012) pour expliquer la grande variabilité inter et intra-individuelle de la durée de la diapause chez l'ours (Friebe et al., 2014; Cruz, 2018). Cette flexibilité serait une stratégie qui permettrait aux femelles d'adapter le début de la gestation en réponse à leur état corporel. Dans notre jeu de données, l'implantation a eu lieu dans un intervalle de 30 jours, ce qui est cohérent avec la différence de 29 jours rapportée par Friebe et al. (2014) chez 6 femelles de la même population d'étude. Cependant, l'implantation a eu lieu dans un intervalle de 10 jours seulement chez les adultes, et ce quelle que soit l'abondance en baies durant la période d'hyperphagie. Les études précédentes (Cruz, 2018 ; Friebe et al., 2014) avaient été menées sur des individus d'âge variable et il est possible que les jeunes femelles en mauvais état corporel en automne aient élargi la période d'implantation. Ainsi, nous suggérons qu'une parturition plus tardive chez ces femelles pourrait être la conséquence de réserves adipeuses insuffisantes plutôt qu'une stratégie énergétique, ces femelles ayant pour la plupart perdu leurs oursons précocement. Dans ce cas, la diapause embryonnaire pourrait être prolongée du fait d'un lait utérin de mauvaise qualité ou d'une synthèse ralentie des facteurs nécessaires à l'implantation. En revanche, chez les femelles disposant des réserves adipeuses suffisantes, nous suggérons que la réactivation du CL se produit dans un intervalle de temps restreint en raison de l'existence d'un compromis entre la durée de la lactation dans la tanière et un âge suffisant des oursons à l'émergence au printemps.

4. Facteurs influençant le succès reproducteur

Zedrosser et al. (2009) ont rapporté un succès reproducteur plus faible chez les femelles primipares dans notre population d'étude, mais nous n'avons pas retrouvé ce résultat dans notre jeu de données comprenant 6 femelles primipares. Cependant, nous avons observé un effet de l'âge, avec un succès reproducteur général plus faible chez les subadultes. Les subadultes peuvent être moins expérimentées que les adultes et notamment moins aptes à protéger leurs oursons. Par ailleurs, une durée de gestation plus variable chez ces femelles suggère qu'elles pourraient être

sujet à des anomalies de gestation telles que l'avortement, une mise-bas prématurée ou une gestation prolongée. Enfin, cette différence pourrait provenir du choix du site d'hibernation. Les fourmilières sont couramment utilisées par les ours bruns en Scandinavie et notamment par les femelles gestantes qui ont un degré de sélection très élevé pour ces sites (Manchi and Swenson, 2005 ; Mannaart, 2016). La fonction d'une tanière est de réduire les pertes énergétiques pendant la saison hivernale, et les fourmilières pourraient offrir une meilleure isolation thermique et une plus grande protection contre les perturbations que les autres types de tanière. Par conséquent, les femelles choisissant ces sites pourraient réduire leurs pertes de chaleur et de graisse pendant l'hibernation, à l'origine d'un meilleur succès reproducteur. Mannaart (2016) a rapporté que la probabilité pour une femelle gestante d'utiliser une fourmilière augmente avec l'âge, ce qui pourrait également expliquer pourquoi les adultes ont eu un meilleur succès reproducteur que les subadultes dans notre étude.

Par ailleurs, la probabilité de perdre ses petits avant le début de la saison de reproduction était plus élevée chez les subadultes lorsque l'abondance en baies était faible l'été précédent, et ces femelles sont sorties de leur tanière plus tôt que les autres. En utilisant la masse corporelle au printemps dans la même population d'étude, Hertel et al. (2018) ont constaté que les femelles de petit gabarit (≤ 80 kg) avaient un succès reproducteur plus faible lorsque les myrtilles étaient peu abondantes l'année précédente. Ce résultat est conforme à celui que nous avons obtenu puisque tous les subadultes de notre jeu de données pesaient moins de 80 kg. Étant donné que les femelles incluses dans l'étude d'Hertel et al. avaient plus de 6 ans, certaines d'entre elles étaient des subadultes selon notre définition (c'est-à-dire âgées de 7 ans ou moins) et pourraient être responsables de cet effet. Comme mentionné précédemment, nous suggérons que les subadultes doivent allouer de l'énergie à leur propre croissance durant la période active, et dans le cas où la production de baies serait faible l'été précédent, leurs réserves de graisse en automne pourraient être insuffisantes pour leur permettre d'allaiter leurs petits dans la tanière jusque début mai malgré une parturition plus tardive. En conséquence, ces femelles pourraient sortir plus tôt de leur tanière pour s'alimenter de nouveau alors que leurs oursons sont encore très jeunes et les conditions climatiques rigoureuses. Cette hypothèse est cohérente avec ce qui a été rapporté par Keay et al. (2018) chez le grizzli, où les femelles qui avaient perdu au moins un ourson au printemps avaient un taux de graisse plus faible que les autres au début de l'hibernation mais un taux semblable à la sortie de l'hibernation. Notre étude n'a pas mis en évidence d'effet de l'abondance en baies sur le succès reproducteur des adultes, mais ce résultat pourrait être lié à la taille de notre échantillon (N=11).

Les positions GPS des femelles n'ayant pas réussi à garder leurs oursons en vie ont révélé deux types de comportement à la sortie de la tanière. Certaines femelles sont restées à moins de 200 m du site d'hibernation pendant plusieurs jours, tandis que d'autres ont parcouru plus d'un kilomètre par jour juste après l'émergence. Nous suggérons que les femelles de la première catégorie sont sorties de leur tanière accompagnées d'oursons mais que ceux-ci sont morts peu de temps après en raison de conditions environnementales difficiles ou de malnutrition, et que les femelles de la seconde catégorie ont perdu leurs oursons dans la tanière

et sont sorties plus tôt en conséquence. Cette dernière situation pourrait être due à de multiples raisons, comme des anomalies de gestation (perte embryonnaire, avortement …), une mort néonatale (par exemple en raison d'une production de lait insuffisante), un abandon de la tanière précipité du fait de perturbations naturelles (inondation) ou anthropiques (foresterie, activité de loisir ou de recherche), ou encore une pseudo-gestation (Okano et al., 2006; Sato et al., 2001; Schulz et al., 2003).

Enfin, les oursons observés au printemps étaient âgés de plus de 105 jours à la sortie de la tanière, et les femelles avaient tendance à sortir plus tard lorsque la parturition avait été tardive. Ces résultats suggèrent que les femelles disposant de suffisamment de réserves corporelles sortent de la tanière lorsque leurs petits sont âgés d'au moins 3,5 mois. Cependant, l'âge des oursons à l'émergence était relativement variable, avec une différence de 26 jours dans notre jeu de données. Il pourrait s'agir d'une stratégie employée par les femelles en très bon état corporel pour allaiter leurs petits le plus longtemps possible dans la tanière afin qu'ils soient plus âgés et plus lourds à l'émergence, deux facteurs qui ont été associés à une meilleure survie (Hertel et al., 2018 ; Keay et al., 2018). Une autre explication serait que l'âge des oursons n'est pas le seul facteur qui influence la date de sortie de la tanière chez les femelles gestantes l'année précédente. González-Bernardo et al. (2020a) ont rapporté que cet évènement était influencé par la température ambiante maximale au printemps chez les femelles ours brun européen suitées d'oursons de l'année. De même, Keay et al., (2018) ont rapporté un taux de graisse semblable chez les femelles grizzli au printemps, ce qui suggère qu'un seuil minimal de masse grasse pourrait également déclencher la sortie de la tanière chez les femelles parturientes. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre les facteurs qui contrôlent la phénologie de l'hibernation chez ce statut reproducteur.

5. Potentiels impacts du changement climatique sur l'ours brun de Scandinavie

Un impact du réchauffement climatique a déjà été constaté sur la phénologie de l'hibernation de plusieurs populations dont l'ours brun de Scandinavie, l'augmentation des températures printanières s'accompagnant d'une sortie d'hibernation plus précoce (résumé dans González-Bernardo et al., 2020b). Mais si la photopériode s'avère être le principal facteur synchronisant la fin de la diapause embryonnaire, les dates de parturition devraient rester inchangées. Par conséquent, les femelles devraient passer moins de temps à allaiter leurs petits dans la tanière et les oursons seraient donc plus jeunes à l'émergence, donc plus vulnérables à la malnutrition, à la prédation et aux infanticides. Ainsi, un décalage temporel entre l'hibernation et la gestation pourrait conduire à terme à une diminution de la survie des jeunes.

Par ailleurs, une diminution de l'épaisseur de la couverture neigeuse (Kelemen et al., 2020), qui agit comme une couche isolante, pourrait contribuer à détériorer d'avantage le succès reproducteur des femelles en augmentant le coût énergétique de l'hibernation (Albrecht et al., 2017 ; González-Bernardo et al., 2020b). Un tel impact a déjà été observé chez un autre

hibernant, la marmotte alpine, où la régression progressive de la couche de neige s'est accompagnée d'une diminution de la taille des portées sur 20 ans (Tafani et al., 2013).

Enfin, des études récentes suggèrent que la production de myrtilles en Suède pourrait être affectée par le changement climatique dans les années à venir (Hertel et al., 2018). D'après les derniers rapports de la commission européenne (Kelemen et al., 2020), les régions d'Europe du Nord devraient enregistrer une augmentation des températures de 2 à 4°C et des précipitations annuelles de 10 à 20 % d'ici la fin du siècle. Hertel et al. (2018) ont montré que l'abondance en myrtilles était plus importante lors d'hivers doux mais plus faible lors d'étés pluvieux. Ainsi, il reste difficile de prédire quel sera l'impact des changements globaux sur la production de baies sauvages en Suède. Comme l'ours brun de Scandinavie dépend fortement de cette ressource pour constituer des réserves avant l'hibernation (Stenset et al., 2016), une diminution de l'abondance en baies pourrait affecter négativement le succès reproducteur des femelles subadultes, qui constituent une part importante de la population du fait des fortes pressions de chasse auxquelles elle est soumise (Zedrosser et al., 2013). Par ailleurs, il est possible que le succès reproducteur des adultes soit également impacté par ce facteur dans les années à venir si la production de baies venait à chuter en dessous des normes minimales actuelles. Les femelles gestantes jouant un rôle crucial dans la croissance de la population (Gosselin et al., 2015), une diminution de la production de baies combinée à une sortie d'hibernation plus précoce pourraient impacter la dynamique de population de l'espèce à l'avenir.

Du fait de la taille limitée de nos échantillons, les résultats que nous avons obtenus doivent être interprétés avec précaution et il serait intéressant de répéter cette étude dans les années à venir avec un plus grand nombre d'individus et de données dans la zone d'étude nord. Par ailleurs, il reste difficile de prédire l'impact du changement climatique sur les populations sauvages, notamment du fait de l'existence de mécanismes d'adaptation à ces pressions environnementales. Une première stratégie possible serait la migration vers le nord ou vers des zones de plus haute altitude afin de suivre les limites de tolérance thermique de l'espèce. Dans notre zone d'étude, les mouvements des individus sont peu restreints du fait d'une faible urbanisation et fragmentation du territoire (300 000 habitants dans le comté de Dalarma pour une superficie équivalente à celle de la Belgique, Friebe and Hammer, 2020), ce qui permettrait aux individus de la zone sud de remonter progressivement vers celle du nord. La principale limite à cette migration reste le braconnage qui est important dans les régions situées en périphérie des parcs nationaux au nord du pays et qui limiteraient déjà les flux de mâles vers cette région (Swenson et al., 2001). Face aux changements brutaux du milieu de vie, des traits génétiques avantageux pourraient également être sélectionnés par des mécanismes de microévolution. Néanmoins, cette possibilité reste limitée pour les espèces à stratégie k, comme l'ours, du fait de leur longévité et de la lenteur de leur reproduction. Enfin, la plasticité phénotypique pourrait également permettre aux individus de s'adapter à ces nouvelles conditions environnementales. Même si la phénologie de la reproduction pourrait s'avérer peu flexible du fait du contrôle exercé par la photopériode, des changements anatomiques (comme

une réduction de la taille pour limiter les pertes énergétiques durant l'hibernation), physiologiques (notamment en termes de thermorégulation) ou encore comportementaux (comme une sortie d'hibernation plus tardive permettant aux oursons d'être assez âgés) pourraient permettre de limiter l'impact négatif du changement climatique à l'échelle individuelle. Par ailleurs, l'ours étant un omnivore opportuniste, il pourrait trouver une autre source de nourriture (par exemple d'origine anthropique) durant la période d'hyperphagie qui lui permettrait d'accumuler des réserves de graisse suffisantes avant l'hibernation malgré la diminution de la production de baies.

Certains auteurs (résumé dans González-Bernardo et al., 2020b et Gómez et al., 2021) avancent même que l'ours pourrait bénéficier du changement climatique du fait d'un pic de productivité végétale plus précoce au printemps et d'un allongement de la période active qui se traduiraient par une meilleure condition corporelle à l'entrée en hibernation. De ce fait, le succès reproducteur des femelles serait augmenté et certains paramètres démographiques, tels que la taille des portées, l'âge à la primiparité ou l'intervalle entre deux reproductions, pourraient être modifiés. Un tel impact a déjà été observé chez un autre hibernant, la marmotte à ventre jaune, où une sortie d'hibernation plus précoce s'est accompagnée d'une augmentation de la masse des individus, à l'origine d'un impact positif sur la survie et la reproduction et d'une croissance de la population sur 30 ans (Ozgul et al., 2010). Des études sont encore nécessaires pour déterminer dans quelle mesure l'ours brun sera capable de s'adapter aux changements brutaux et imprévisibles de son milieu de vie, tant sur le plan alimentaire que climatiques.

6. Perspectives

Bien que notre étude apporte des éléments en faveur de cette hypothèse, des recherches sont encore nécessaires pour valider de manière définitive le rôle de la photopériode sur la fin de la diapause embryonnaire chez l'ours. Il est généralement difficile de réaliser ce type d'études en conditions naturelles, mais une possibilité serait d'étudier les évènements de reproduction chez deux populations vivant à une même latitude mais à des altitudes différentes, c'est-à-dire soumises à une même photopériode mais à des températures et des précipitations différentes. Néanmoins, chez les carnivores dont les mécanismes de l'implantation différée sont les mieux connus (i.e. le vison américain et la moufette tachetée), le rôle de la photopériode a été mis en évidence sur des individus captifs au cours d'expériences en conditions contrôlées (résumé dans Fenelon et al., 2017). Alors que ces études menées dans les années 1970 impliquaient des procédures invasives allant de la laparotomie à la dissection de l'appareil reproducteur après mise à mort, les techniques de reproduction assistée actuelles permettraient de récupérer les embryons de manière non invasive durant la période de diapause et d'étudier leur stade de développement par histologie (Boone et al., 1999). Des échographes de nouvelle génération permettent également d'observer des embryons implantés dans la muqueuse utérine de rongeurs à des stades très précoces et pourraient faciliter la détermination de la date d'implantation sans avoir recours à des techniques chirurgicales (Peavey et al., 2017).

Par ailleurs, il serait intéressant de valider sur des individus captifs les définitions que nous avons utilisées pour déterminer la date de réactivation du CL et d'implantation des embryons. Les techniques de biologging actuelles permettent d'accéder facilement à la T_b de manière quasi continue à l'aide d'implants sous-cutanés, intrapéritonéaux, vaginaux ou de bolus ruminaux. Ainsi, l'établissement d'une relation précise entre ce paramètre physiologique et les évènements de reproduction permettrait d'étudier l'impact des changement globaux actuels sur ces évènements chez des populations sauvages ainsi que leur plasticité.

Il serait également intéressant d'évaluer si la date de sortie de la tanière joue un rôle sur la survie des oursons afin de déterminer si l'avancement de cet évènement pourrait avoir un impact significatif sur le succès reproducteur. Or pour cela, il faudrait pourvoir déterminer si les oursons qui n'ont pas été observés au printemps sont morts dans la tanière ou peu de temps après la sortie. Une possibilité serait d'équiper les colliers GPS des mères d'une caméra ou d'un microphone afin d'avoir accès à la période post-partum sans générer de dérangement et ainsi d'attester la présence d'oursons. Ce monitoring permettrait également de valider notre hypothèse concernant les déplacements différentiels des femelles parturientes accompagnées ou non d'oursons à la sortie de la tanière, à savoir des déplacements limités chez les femelles suitées et des déplacements sur de longues distances chez les femelles solitaires.

Enfin, la phénologie de l'hibernation reste peu connue chez les femelles gestantes qui ont souvent été exclues des études par le passé du fait de différences avec les autres statuts reproducteurs. A notre connaissance, seules deux études se sont respectivement intéressées aux facteurs influençant le début (Friebe et al., 2014) et la fin (González-Bernardo et al., 2020a) de l'hibernation chez les femelles ours brun européen parturientes. Or, connaître les facteurs qui influencent l'entrée et la sortie de la tanière chez cette catégorie est primordiale pour comprendre les conséquences de la hausse des températures sur le budget énergétique de cette espèce, et donc sur son succès reproducteur et sa survie.

CONCLUSION

Le changement climatique est à l'origine d'une altération de la phénologie de la reproduction de nombreux organismes ce qui peut impacter leur succès reproducteur. Les grands mammifères des régions nordiques, comme l'ours brun de Scandinavie (*Ursus arctos*), feraient partie des espèces les plus vulnérables. Par conséquent, comprendre les facteurs qui synchronisent la reproduction des populations sauvages est primordial pour adapter les efforts de gestion et de conservation de manière adéquate.

Dans cette étude, 31 femelles ours brun sauvages issues de deux régions de Suède ont été équipées de bio-loggers de température et de colliers GPS munis d'accéléromètres afin d'identifier les événements liés à l'hibernation et la reproduction. Les effets de facteurs intrinsèques et environnementaux sur la fin de la diapause embryonnaire et le succès reproducteur ont ensuite été étudiés à l'aide de modèles linéaires généralisés.

La réactivation du corps jaune était plus tardive au nord qu'au sud (22 novembre vs. 8 novembre). Chez les subadultes, la parturition était plus tardive, la sortie de la tanière plus précoce et la probabilité de se reproduire avec succès plus faible lorsque l'abondance en myrtilles était faible l'année précédente. De plus, les subadultes avaient un succès reproducteur général inférieur à celui des adultes, quelle que soit l'abondance des myrtilles (61 % contre 100 %). Enfin, les oursons qui ont survécu avant le début de la saison de reproduction étaient âgés d'au moins 105 jours à la sortie de la tanière.

Comme la sortie d'hibernation est plus tardive au nord, nous suggérons qu'une parturition plus tardive dans cette population permet à la femelle d'allaiter ses petits dans la tanière durant une période raisonnable qui ne compromet pas sa propre survie. De même, les subadultes devant consacrer de l'énergie à leur propre croissance pendant la saison active, une parturition plus tardive combinée à une émergence plus précoce pourrait leur permettre de raccourcir la période de lactation dans la tanière lorsqu'elles n'ont pas pu atteindre une condition corporelle suffisante au début de l'hibernation. Mais en conséquence, leurs petits sont plus jeunes à la sortie de la tanière et exposés à des conditions climatiques plus rudes ce qui diminue leur chance de survie.

Nos résultats suggèrent qu'un décalage temporel entre le moment des naissances et la fin de l'hibernation couplé à une diminution de l'abondance en myrtilles, tous deux induits par le changement climatique, pourraient conduire à une diminution du succès reproducteur chez les femelles, et à termes affecter la dynamique de population de l'ours brun de Scandinavie. Des études futures sont nécessaires pour déterminer si cette espèce sera capable de s'adapter aux changements brutaux et imprévisibles de son milieu de vie.

BIBLIOGRAPHIE

Albrecht, J., Bartoń, K.A., Selva, N., Sommer, R.S., Swenson, J.E., and Bischof, R. (2017). Humans and climate change drove the Holocene decline of the brown bear. Sci. Rep. *7*, 10399.

Appelhans, T. (2021). Mapview: interactive viewing of spatial data in R. R package, version 2.10.0

Araki, H., Tsubota, T., Maeda, N., Harada, N., Kominami, S., Mason, J.I., and Kita, I. (1996). Intraovarian immunolocalization of steroidogenic enzymes in a Hokkaido brown bear, *Ursus arctos yesoensis* during the mating season. J. Vet. Med. Sci. *58*, 787–790.

Arnemo, J.M., and Evans, A.L. (2017). Biomedical protocols for free-ranging brown bears, wolves, wolverines and lynx (Inland Norway University of Applied Sciences, Evenstad).

Bellemain, E., Zedrosser, A., Manel, S., Waits, L.P., Taberlet, P., and Swenson, J.E. (2006a). The dilemma of female mate selection in the brown bear, a species with sexually selected infanticide. Proc. Biol. Sci. *273*, 283–291.

Bellemain, E., Swenson, J.E., and Taberlet, P. (2006b). Mating strategies in relation to sexually selected infanticide in a non-social carnivore: the brown bear. Ethology *112*, 238–246.

Bieber, C., Cornils, J.S., Hoelzl, F., Giroud, S., and Ruf, T. (2017). The costs of locomotor activity? Maximum body temperatures and the use of torpor during the active season in edible dormice. J. Comp. Physiol. B. *187*, 803–814.

Bischof, R., Swenson, J.E., Yoccoz, N.G., Mysterud, A., and Gimenez, O. (2009). The magnitude and selectivity of natural and multiple anthropogenic mortality causes in hunted brown bears. J. Anim. Ecol. *78*, 656–665.

Bivand, R., and Lewin-Koh, N. (2021). Tools for handling spatial objects. R package, version 1.1.1

Boitani, L., Alvarez, F., Anders, O., Andren, H., Avanzinelli, E., Balys, V., Blanco, J.C., Breitenmoser, U., Chapron, G., Ciucci, P., et al. (2015). Key actions for large carnivore populations in Europe (Brussels: European comission).

Boone, W.R., Catlin, J.C., Casey, K.J., Dye, P.S., Boone, E.T., and Schuett, R.J. (1999). Live birth of a bear cub following nonsurgical embryo collection. Theriogenology *51*, 519–529.

Boone, W.R., Keck, B.B., Catlin, J.C., Casey, K.J., Boone, E.T., Dye, P.S., Schuett, R.J., Tsubota, T., and Bahr, J.C. (2004). Evidence that bears are induced ovulators. Theriogenology *61*, 1163–1169.

Bridges, A.S., Fox, J.A., Olfenbuttel, C., and Vaughan, M.R. (2004). American black bear denning behavior: observations and applications using remote photography. Wildl. Soc. Bull. *32*, 188–193.

Bridges, A.S., Vaughan, M.R., and Fox, J.A. (2011). American black bear estrus and parturition in the Alleghany Mountains of Virginia. Ursus *22*, 1–8.

Bronson, F.H. (2009). Climate change and seasonal reproduction in mammals. Phil. Trans. R. Soc. B *364*, 3331–3340.

Chmura, H.E., Glass, T.W., and Williams, C.T. (2018). Biologging physiological and ecological responses to climatic variation: new tools for the climate change era. Front. Ecol. Evol. *6*, 92.

Christiernsson, A. (2018). Managing strictly protected species with favourable conservation status - The case of the Swedish brown bear (*Ursus arctos*) (Stockholm: Claws & Laws).

Craighead, J.J., Sumner, J.S., and Mitchell, J.A. (1995). The grizzly bears of Yellowstone: their ecology in the Yellowstone ecosystem, 1959-1992 (Washington, D.C.: Island Press, 1995).

Cruz, J.B.M. (2018). Assessment of physiological challenges in overwintering American black bears (*Ursus americanus*): active gestation, neonatal growth, and skeletal muscle conservation. Doctoral dissertation. Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University.

Dahle, B., and Swenson, J.E. (2003a). Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. J. Zool. *260*, 329–335.

Dahle, B., and Swenson, J.E. (2003b). Family breakup in brown bears: are young forced to leave? J. Mammal. *84*, 536–540.

Daniel, J. (1974). Conditions associated with the embryonic diapause during reproduction in the black bear. Proceedings of the second easter workshop on black bear management and research, Gatlinburg, Tennessee, April 1974

Evans, A.L., Singh, N.J., Friebe, A., Arnemo, J.M., Laske, T.G., Fröbert, O., Swenson, J.E., and Blanc, S. (2016). Drivers of hibernation in the brown bear. Front. Zool. *13*, 7.

Evernden, L.N., and Fuller, W.A. (1972). Light alteration caused by snow and its importance to subnivean rodents. Can. J. Zool. *50*, 1023–1032.

Fenelon, J., Lefèvre, P., Banerjee, A., and Murphy, B. (2017). Regulation of diapause in carnivores. Reprod. Dom. Anim. *52*, 12–17.

Foresman, K.R., and Daniel, J.C. (1983). Plasma progesterone concentrations in pregnant and nonpregnant black bears (*Ursus americanus*). Reproduction *68*, 235–239.

Friebe, A., Swenson, J.E., and Sandegren, F. (2001). Denning chronology of female brown bears in central Sweden. Ursus *12*, 37–45.

Friebe, A., Zedrosser, A., and Swenson, J.E. (2013). Detection of pregnancy in a hibernator based on activity data. Eur. J. Wildl. Res. *59*, 731–741.

Friebe, A., Evans, A.L., Arnemo, J.M., Blanc, S., Brunberg, S., Fleissner, G., Swenson, J.E., and Zedrosser, A. (2014). Factors affecting date of implantation, parturition, and den entry estimated from activity and body temperature in free-ranging brown bears. PLoS ONE *9*, e101410.

Friebe, A., and Hammer, M. (2020). Expedition report: Beautiful brown bears. Studying bears in the quintessentially Scandinavian woodlands of Dalarna County, Sweden (June-July 2019) (Höchberg: SBBRP and Biosphere Expeditions).

García-Rodríguez, A., Rigg, R., Elguero-Claramunt, I., Bojarska, K., Krofel, M., Parchizadeh, J., Pataky, T., Seryodkin, I., Skuban, M., Wabakken, P., et al. (2020). Phenology of brown bear breeding season and related geographical cues. Eur. Zool. J *87*, 552–558.

Gervasi, V., Brunberg, S., and Swenson, J.E. (2006). An individual-based method to measure animal activity levels: a test on brown bears. Wildl. Soc. Bull. *34*, 1314–1319.

Gómez, A.N., Codrón, J.C., Álvarez-Álvarez, P., Ballesteros, F., and López-Bao, J.V. (2021). Chapter 7: Climate change and brown bear conservation. In Cantabrian bears, demographics, coexistence and conservation challenges (Brown Bear Foundation, Spanish Ministry for the Ecological Transition and the Demographic Challenge), pp. 127–154.

González-Bernardo, E., Bombieri, G., Mar Delgado, M. del, and Penteriani, V. (2020a). The role of spring temperatures in the den exit of female brown bears with cubs in southwestern Europe. Ursus *31*, 1-11.

González-Bernardo, E., Russo, L.F., Valderrábano, E., Fernández, Á., and Penteriani, V. (2020b). Denning in brown bears. Ecol. Evol. *10*, 6844–6862.

Gosselin, J., Zedrosser, A., Swenson, J.E., and Pelletier, F. (2015). The relative importance of direct and indirect effects of hunting mortality on the population dynamics of brown bears. Proc. R. Soc. B: Biol. Sci. *282*, 20141840.

Harlow, H.J., Lohuis, T., Grogan, R.G., and Beck, T.D.I. (2002). Body mass and lipid changes by hibernating reproductive and non-reproductive black bears (*Ursus Americanus*). J. Mammal. *83*, 6.

Harrer, L., and Levi, T. (2018). The primacy of bears as seed dispersers in salmon-bearing ecosystems. Ecosphere *9*, e02076.

Harshyne, W., Diefenbach, D., Alt, G., and Matson GM (1998). Analysis of error from cementum-annuli age estimates of known-age Pennsylvania black bears. Jour. Wild. Mgmt. *62*, 1281–1291.

Heldstab, S.A., Müller, D.W.H., Graber, S.M., Bingaman Lackey, L., Rensch, E., Hatt, J.-M., Zerbe, P., and Clauss, M. (2018). Geographical origin, delayed implantation, and induced ovulation explain reproductive seasonality in the carnivora. J. Biol. Rhythms *33*, 402–419.

Hellgren, E.C., Vaughan, M.R., Gwazdauskas, F.C., Williams, B., Scanlon, P.F., and Kirkpatrick, R.L. (1991). Endocrine and electrophoretic profiles during pregnancy and nonpregnancy in captive female black bears. Can. J. Zool. *69*, 892–898.

Hertel, A.G., Bischof, R., Langval, O., Mysterud, A., Kindberg, J., Swenson, J.E., and Zedrosser, A. (2018). Berry production drives bottom-up effects on body mass and reproductive success in an omnivore. Oikos *127*, 197–207.

Hetem, R.S., Fuller, A., Maloney, S.K., and Mitchell, D. (2014). Responses of large mammals to climate change. Temperature *1*, 115–127.

Hijmans, R., Williams, E., and Vennes, C. (2019). Geosphere: spherical trigonometry (Vienna: R Foundation for Statistical Computing). R package, version 1.5-10

Himelright, B.M., Moore, J.M., Gonzales, R.L., Mendoza, A.V., Dye, P.S., Schuett, R.J., Durrant, B.S., Read, B.A., and Spady, T.J. (2014). Sequential ovulation and fertility of polyoestrus in American black bears (*Ursus americanus*). Conserv. Physiol. *2*, cou051

Hissa, R. (1997). Physiology of the European brown bear (*Ursus arctos*). Ann. Zool. Fennici *34*, 267–287.

IPCC, 2021: Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.)] (Cambridge: Cambridge University Press)

Ishikawa, A., Sakamoto, H., Katagiri, S., and Takahashi, Y. (2003). Changes in sexual behavior and fecal steroid hormone concentrations during the breeding season in female Hokkaido brown bears (*Ursus arctos yesoensis*) under captive condition. J. Vet. Med. Sci. *65*, 99–102.

Kaczensky, P., Chapron, G., Von Arx, M., Huber, D., Andren, H., and Linnell, J. (2012). Status, management and distribution of large carnivores – bear, lynx, wolf & wolverine – in Europe (Brussels: European commission).

Keay, J.A., Robbins, C.T., and Farley, S.D. (2018). Characteristics of a naturally regulated grizzly bear population. Jour. Wild. Mgmt. *82*, 789–801.

Kelemen, A., Munch, W., Poelman, H., Gakova, Z;, Dijkstra, L., and Torighelli, B. (2020). The climate change challenge for European regions. (Brussels: European commission)

Killick, R., and Eckley, I.A. (2014). changepoint: An R package for changepoint analysis. J. Stat. Softw. *58*, 1–19.

Killick, R., Fearnhead, P., and Eckley, I.A. (2012). Optimal detection of changepoints with a linear computational cost. J. Am. Stat. Assoc. *107*, 1590–1598.

Kiltie, R.A. (1982). Intraspecific variation in the mammalian gestation period. J. Mammal. *63*, 646–651.

Kindberg, J., Swenson, J.E., Ericsson, G., Bellemain, E., Miquel, C., and Taberlet, P. (2011). Estimating population size and trends of the Swedish brown bear *Ursus arctos* population. Wildl. Biol. *17*, 114–123.

Kindberg, J., and Swenson, J.E. (2018). Björnstammens storlek i Sverige 2017. Rapport 3 från det Skandinaviska björnprojektet. *6*.

Kordek, W.S., and Lindzey, J.S. (1980). Preliminary analysis of female reproductive tracts from Pennsylvania black bears. Bears: Their Biology and Management *4*, 159.

Laburn, H.P., Faurie, A., Goelst, K., and Mitchell, D. (2002). Effects on fetal and maternal body temperatures of exposure of pregnant ewes to heat, cold, and exercise. J. Appl. Physiol. *92*, 802–808.

López-Alfaro, C., Robbins, C.T., Zedrosser, A., and Nielsen, S.E. (2013). Energetics of hibernation and reproductive trade-offs in brown bears. Ecol. Modell. *270*, 1–10.

Manchi, S., and Swenson, J.E. (2005). Denning behaviour of Scandinavian brown bears *Ursus arctos*. Wildl. Biol. *11*, 123–132.

Manel, S., Bellemain, E., Swenson, J.E., and François, O. (2004). Assumed and inferred spatial structure of populations: the Scandinavian brown bears revisited. Mol. Ecol. *13*, 1327–1331.

Mazerolle, M.J. (2020). Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package, version 2.3-1

McAllan, B.M., and Geiser, F. (2014). Torpor during reproduction in mammals and birds: dealing with an energetic conundrum. Integr. Comp. Biol. *54*, 516–532.

de Mouzon, J., Testart, J., Lefevre, B., Pouly, J.-L., and Frydman, R. (1984). Time relationships between basal body temperature and ovulation or plasma progestins. Fertil. Steril. *41*, 254–259.

Murphy, B., and Fenelon, J. (2020). Models of embryonic diapause in Carnivora. In Pregnancy in waiting: embryonic diapause in mammals, Proceedings of the III international symposium on embryonic diapause, Ascona, Switzerland, June 2019; E Ulbrich, S., Jewgenow, K., Murphy, B.D., and Renfree M.B., Eds.

Murphy, B.D., Concannon, P.W., Travis, H.F., and Hansel, W. (1981). Prolactin: the hypophyseal factor that terminates embryonic diapause in mink. Biol. Reprod. *25*, 487–491.

Nelson, R.A. (1973). Winter sleep in the black bear. A physiologic and metabolic marvel. Mayo. Clin. Proc. *48*, 733–737.

Okano, T., Nakamura, S., Nakashita, R., Komatsu, T., Murase, T., Asano, M., and Tsubota, T. (2006). Incidence of ovulation without coital stimuli in captive Japanese black bears (*Ursus thibetanus japonicus*) based on serum progesterone profiles. J. Vet. Med. Sci. *68*, 1333–1337.

Ozgul, A., Childs, D.Z., Oli, M.K., Armitage, K.B., Blumstein, D.T., Olson, L.E., Tuljapurkar, S., and Coulson, T. (2010). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. Nature *466*, 482–485.

Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes, and methodologies on estimates of phenological response to global warming. Glob. Chang. Biol. *13*, 1860–1872.

Peavey, M.C., Reynolds, C.L., Szwarc, M.M., Gibbons, W.E., Valdes, C.T., DeMayo, F.J., and Lydon, J.P. (2017). Three-dimensional high-frequency ultrasonography for early detection and characterization of embryo implantation site development in the mouse. PLoS ONE *12*, e0169312.

Pebesma, E., and Bivand, R.S. (2005). Classes and methods for spatial data: the sp package. R package, version 1.4-5

Pigeon, K.E., Stenhouse, G., and Côté, S.D. (2016). Drivers of hibernation: linking food and weather to denning behaviour of grizzly bears. Behav. Ecol. Sociobiol. *70*, 1745–1754.

Rayl, N.D., Fuller, T.K., Organ, J.F., McDonald, J.E., Otto, R.D., and Mahoney, S.P. (2014). Den abandonment and transitional day bed use by black bears *Ursus americanus* in Newfoundland. Wildl. Biol. *20*, 222–228.

Robbins, C.T., Ben-David, M., Fortin, J.K., and Nelson, O.L. (2012). Maternal condition determines birth date and growth of newborn bear cubs. J. Mammal. *93*, 540–546.

Rogers, L. (1976). Effects of mast and berry crop failures on survival, growth, and reproductive success of black bears. Proceedings of the 41st North American Wildlife and Natural Resources Conference, Washington, D.C, March 1976; (Washington, D.C.: Wildlife Management Institute).

Rogers, L.L., McColley, L., Dalton, J., Stroner, J., Hajicek, D., Partin, A., and Burghardt, G.M. (2020). Behavior in free-living American black bear dens: parturition, maternal care, and cub behavior. Animals *10*, 1123.

Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., and Pounds, J.A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature *421*, 57–60.

Sæther, B.-E., Engen, S., Swenson, J.E., Bakke, Ø., and Sandegren, F. (1998). Assessing the viability of Scandinavian brown bear, *Ursus arctos*, populations: the effects of uncertain parameter estimates. Oikos *83*, 403–416.

Sato, M., Tsubota, T., Komatsu, T., Watanabe, G., Taya, K., Murase, T., Kita, I., and Kudo, T. (2001). Changes in sex steroids, gonadotropins, prolactin, and inhibin in pregnant and nonpregnant Japanese black bears (*Ursus thibetanus japonicus*). Biol. Reprod. *65*, 1006–1013.

Schmidt, N.M., Grøndahl, C., Evans, A.L., Desforges, J.-P., Blake, J., Hansen, L.H., Beumer, L.T., Mosbacher, J.B., Stelvig, M., Greunz, E.M., et al. (2020). On the interplay between hypothermia and reproduction in a high arctic ungulate. Sci. Rep. *10*, 1514.

Schooley, R.L., McLaughlin, C.R., Matula, G.J., and Krohn, W.B. (1994). Denning chronology of female black bears: effects of food, weather, and reproduction. J. Mammal. *75*, 466–477.

Schulz, L.C., Nelson, R.A., Pyter, L.M., and Bahr, J.M. (2003). Induction of pseudopregnancy in the American black bear (*Ursus americanus*). J. Exp. Zool. A. Comp. Exp. Biol. *298*, 162–166.

Schwartz, C.C., Keating, K.A., Reynolds, H.V., Barnes, V.G., Sellers, R.A., Swenson, J.E., Miller, S.D., McLellan, B.N., Keay, J., McCann, R., et al. (2003). Reproductive maturation and senescence in the female brown bear. Ursus *14*, 109–119.

Shimozuru, M., Iibuchi, R., Yoshimoto, T., Nagashima, A., Tanaka, J., and Tsubota, T. (2013). Pregnancy during hibernation in Japanese black bears: effects on body temperature and blood biochemical profiles. J. Mammal. *94*, 618–627.

Simberloff, D. (1999). Biodiversity and bears: a conservation paradigm shift. Ursus *11*, 21–27.

Smith, T.S. (2021). Polar bear reproductive and denning behavior. In Ethology and behavioral ecology of sea otters and polar bears, R.W. Davis, and A.M. Pagano, eds. (Cham: Springer International Publishing), pp. 269–292.

Spady, T.J., Lindburg, D.G., and Durrant, B.S. (2007). Evolution of reproductive seasonality in bears. Mamm. Rev. *37*, 21–53.

Stenhouse, G., Boulanger, J., Lee, J., Graham, K., Duval, J., and Cranston, J. (2005). Grizzly bear associations along the eastern slopes of Alberta. Ursus *16*, 31–40.

Stenset, N.E., Lutnæs, P.N., Bjarnadóttir, V., Dahle, B., Fossum, K.H., Jigsved, P., Johansen, T., Neumann, W., Opseth, O., Rønning, O., et al. (2016). Seasonal and annual variation in the diet of brown bears *Ursus arctos* in the boreal forest of southcentral Sweden. Wild. Biol. *22*, 107–116.

Steyaert, S.M.J.G., Endrestøl, A., Hackländer, K., Swenson, J.E., and Zedrosser, A. (2012). The mating system of the brown bear *Ursus arctos*. Mamm. Rev. *42*, 12–34.

Steyaert, S.M.J.G., Zedrosser, A., Swaisgood, R.R., Filipczykova, E., Crudge, B., Dutta, T., Sharma, S., Ratnayeke, S., Koike, S., Leclerc, M., et al. (2020). Chapter 2: Mating strategies. In Bears of the world: ecology, conservation and management, (Cambridge: Campridge University Press), p. 25-35.

Støen, O.-G., Zedrosser, A., Saebø, S., and Swenson, J.E. (2006a). Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos*. Oecologia *148*, 356–364.

Støen, O.-G., Zedrosser, A., Wegge, P., and Swenson, J.E. (2006b). Socially induced delayed primiparity in brown bears *Ursus arctos*. Behav. Ecol. Sociobiol. *61*, 1–8.

Swenson, J.E., Sandegren, F., Brunberg, S., and Wabakken, P. (1997). Winter den abandonment by brown bears *Ursus arctos:* causes and consequences. Wildl. Biol *3*, 35–38.

Swenson, J.E., Sandegren, F., Brunberg, S., Segerström, P., and Segerstrøm, P. (2001). Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden. Ursus *12*, 69–80.

Swenson, J.E., Adamič, M., Huber, D., and Stokke, S. (2007). Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe. Oecologia *153*, 37–47.

Swenson, J.E., Hüseyin, A., Arnemo, J.M., Baskin, L., Ciucci, P., Danilov, P.I., Delibes, M., Elfström, M., Evans, A.L., Groff, C., et al. (2020). Chapter 20: Brown bear (*Ursus arctos*; Eurasia). In Bears of the world: ecology, conservation and management, (Cambridge: Campridge University Press), pp. 139–161.

Taberlet, P., Swenson, J.E., Sandegren, F., and Bjarvall, A. (1995). Localization of a contact zone between two highly divergent mitochondrial DNA lineages of the brown bear *Ursus arctos* in Scandinavia. Conserv. Biol. *9*, 1255–1261.

Tafani, M., Cohas, A., Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., and Allainé, D. (2013). Decreasing litter size of marmots over time: a life history response to climate change? Ecology *94*, 580–586.

Thiel, A., Evans, A.L., Fuchs, B., Arnemo, J.M., Aronsson, M., and Persson, J. (2019). Effects of reproduction and environmental factors on body temperature and activity patterns of wolverines. Front. Zool. *16*, 21.

Tøien, Ø., Blake, J., Edgar, D.M., Grahn, D.A., Heller, H.C., and Barnes, B.M. (2011). Hibernation in black bears: independence of metabolic suppression from body temperature. Science *331*, 906–909.

Torii, Y., Matsumoto, N., Sakamoto, H., Nagano, M., Katagiri, S., and Yanagawa, Y. (2020). Monitoring follicular dynamics to determine estrus type and timing of ovulation induction in captive brown bears (*Ursus arctos*). J. Reprod. Dev. *66*, 563–570.

Hothorn, T. and Hornik, K. (2021). Exact distributions for rank and permutation tests. R package, version 0.8-32

Traveset, A., Bermejo, T., and Willson, M. (2004). Effect of manure composition on seedling emergence and growth of two common shrub species of Southeast Alaska. Plant Ecol. *155*, 29-34.

Trethowan, P.D., Hart, T., Loveridge, A.J., Haw, A., Fuller, A., and Macdonald, D.W. (2016). Improved homeothermy and hypothermia in African lions during gestation. Biol. Lett. *12*, 20160645.

Tsubota, T., Takahashi, Y., and Kanagawa, H. (1987). Changes in serum progesterone levels and growth of fetuses in Hokkaido brown bears. Bears: Their Biology and Management *7*, 355.

Tsubota, T. and Kanagawa, H. (1993). Morphological characteristics of the ovary, uterus and embryo during the delayed implantation period in the Hokkaido brown bear (*Ursus arctos yesoensis*). J Reprod Dev. *39*, 325-331

Tsubota, T., Howell-Skalla, L., Boone, W.R., Garshelis, D.L., and Bahr, J.M. (1998). Serum progesterone, oestradiol, luteinizing hormone and prolactin profiles in the female black bear (*Ursus americanus*). Anim Reprod Sci *53*, 107-118.

Tsubota, T., Taki, S., Nakayama, K., Mason, J.I., Kominami, S., Harada, N., and Kita, I. (2001). Immunolocalization of steroidogenic enzymes in the corpus luteum and placenta of the Japanese black bear, Ursus thibetanus japonicus, during pregnancy. Reproduction 121, 587–594.

Ucarli, Y. (2011). Usability of large carnivore as a keystone species in Eastern Black Sea Region, Turkey. Afr. J. Biotechnol. *10*, 2032–2036.

Van de Walle, J., Pelletier, F., Zedrosser, A., Swenson, J.E., Jenouvrier, S., and Bischof, R. (2021). The interplay between hunting rate, hunting selectivity, and reproductive strategies shapes population dynamics of a large carnivore. Evol. Appl. *00*, 1-19

Veronesi, M.C., Battocchio, M., Marinelli, L., Faustini, M., Kindahl, H., and Cairoli, F. (2002). Correlations among body temperature, plasma progesterone, cortisol and prostaglandin F2alpha of the periparturient bitch. J. Vet. Med. Series A *49*, 264–268.

Williams, C.T., Sheriff, M.J., Schmutz, J.A., Kohl, F., Tøien, Ø., Buck, C.L., and Barnes, B.M. (2011). Data logging of body temperatures provides precise information on phenology of reproductive events in a free-living arctic hibernator. J. Comp. Physiol. B *181*, 1101–1109.

Willis, E.L., Kersey, D.C., Durrant, B.S., and Kouba, A.J. (2011). The acute phase protein ceruloplasmin as a non-invasive marker of pseudopregnancy, pregnancy, and pregnancy loss in the giant panda. PLoS ONE *6*, e21159.

Wimsatt, W.A. (1963). Delayed implantation in the Ursidae, with particular reference to the black bear (*Ursus americanus Pallus*). In Delayed implantation, Enders, A. C., Eds, (Chicago, Illinois: Univ. Chicago Press), pp. 49–76.

Yamane, M., Yamamoto, Y., Tsujimoto, T., and Osawa, T. (2009). Relationship between uterine morphology and peripheral concentrations of sex steroid hormone in wild Japanese black bears (*Ursus thibetanus japonicus*). Anim. Reprod. Sci. *113*, 251–262.

Zarrow, M.X., Gandelman, R., and Denenberg, V.H. (1971). Prolactin: is it an essential hormone for maternal behavior in the mammal? Horm. Behav. *2*, 343–354.

Zedrosser, A. (2006). Life-history strategies of brown bears. Doctoral thesis. University for Natural Resources and Applied Life Sciences of Vienna and Norwegian University of Life Sciences.

Zedrosser, A., Dahle, B., and Swenson, J.E. (2006). Population density and food conditions determine adult female body size in bown bears. J. Mammal. *87*, 510–518.

Zedrosser, A., Støen, O.-G., Sæbø, S., and Swenson, J.E. (2007). Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. Anim. Behav. *74*, 369–376.

Zedrosser, A., Dahle, B., Støen, O.-G., and Swenson, J.E. (2009). The effects of primiparity on reproductive performance in the brown bear. Oecologia *160*, 847–854.

Zedrosser, A., Pelletier, F., Bischof, R., Festa-Bianchet, M., and Swenson, J.E. (2013). Determinants of lifetime reproduction in female brown bears: early body mass, longevity, and hunting regulations. Ecology *94*, 231–240.

Zyśk-Gorczyńska, E., Jakubiec, Z., and Wuczyński, A. (2015). Brown bears (*Ursus arctos*) as ecological engineers: the prospective role of trees damaged by bears in forest ecosystems. Can. J. Zool. *93*, 133–141.

PHENOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ L'OURS BRUN DE SCANDINAVIE (*URSUS ARCTOS*) : FACTEURS INFLUENCANT LA FIN DE LA DIAPAUSE EMBRYONNAIRE ET CONSEQUENCES SUR LE SUCCES REPRODUCTEUR

Auteur

LEMIERE Lucie

Résumé

L'objectif de cette étude était d'étudier les facteurs influençant la fin de la diapause embryonnaire chez l'ours brun de Scandinavie et les conséquences sur le succès reproducteur. Les événements d'hibernation et de reproduction de 31 femelles sauvages de deux régions de Suède ont été identifiés à l'aide des profils de température corporelle, d'activité et de données GPS. Puis les effets de facteurs intrinsèques et environnementaux sur le début de la gestation et la survie des oursons ont été étudiés à l'aide de modèles linéaires généralisés. La fin de la diapause embryonnaire est fonction de la latitude et est plus tardive au nord qu'au sud. L'absence de changement notable dans les dates de parturition au cours des 7 années d'étude suggère que l'indice utilisé est la photopériode. La condition corporelle et l'âge maternel sont aussi des facteurs déterminants, les subadultes ayant une parturition plus tardive et une probabilité plus élevée de perdre leurs oursons lorsque l'abondance en baies est faible l'été précédent. Enfin, les oursons qui ont survécu au cours de leur première année étaient âgés d'au moins 105 jours à la sortie de la tanière. Nos résultats suggèrent que les ours bruns de Scandinavie pourraient être affectés par le changement climatique et soulignent l'importance de comprendre l'impact des changements globaux sur la reproduction des populations sauvages afin d'adapter les efforts de gestion et de conservation en conséquence

Mots-clés

Ours brun, Reproduction, Phénologie, Diapause, Gestation

Jury

Président du jury	:	**Pr**	**COCHAT Pierre**
Directeur de thèse	:	**Pr**	**GILOT-FROMONT Emmanuelle**
Assesseur	:	**Pr**	**LOUZIER Vanessa**

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté
Égalité
Fraternité

VetAgro Sup