BIBLIOTHÈQUE
CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives Depositum, which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC
EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

DYNAMIQUE D'OCCUPATION DU TERRITOIRE PAR LE CASTOR DU CANADA EN FORÊT BORÉALE

Mémoire
présenté
comme exigence partielle
du programme de Maîtrise en écologie

Par
Mélanie Arsenault

31 MARS 2025

REMERCIEMENTS

Ce projet de grandeur et unique en son genre nécessitait une personne spéciale afin non seulement d'accomplir les différentes étapes, mais d'y donner vie, de le faire grandir et de le personnifier. Je voudrais tout d'abord remercier ma direction de recherche, Miguel Montoro Girona et Guillaume Grosbois, d'avoir vu en moi, dès l'entrevue d'embauche, la personne idéale et assez marginale pour tout donner et exceller à ce projet. Cette épopée de plus de deux ans m'a aidé à m'émanciper, m'a fait grandir, m'a poussé à bout et même par-delà de ce que je croyais mes limites. J'y ai appris énormément. Cette aventure aura aussi été une des périodes à la fois les plus difficiles et enrichissantes de ma vie. La vie m'a testé, m'a lancé de nombreuses montagnes, obstacles et événements durant ce parcours qui m'a quelques fois fait douter de mon succès. Heureusement, je n'aurais pu tomber sur une meilleure équipe de direction et de soutien, à cette période très fragile de ma vie. Avec Miguel, j'ai su développer une complicité et une amitié extraordinaire, j'ai pu discuter de mes rêves les plus fous, de tout et de rien, de joie et de peine, toujours sans gêne ni jugement. De lui, j'ai reçu un support et une compréhension inconditionnels, même lorsque j'ai mis ma maîtrise sur pause quelques mois pour aller sauver des balbuzards pêcheurs en Afrique. Miguel a toujours été facile d'approche; il offre une proximité à ses étudiants que l'on trouve seulement dans les petits campus et qui rend l'expérience beaucoup plus vivante et conviviale. S'il vous plait, Miguel, garde ton authenticité, ta folie, tes hashtags, ta personnalité fonceuse qui n'a peur de rien, ton énergie explosive et continue de réaliser tous tes rêves les plus grandioses. J'en ferai autant de mon côté. On se ressemble beaucoup après tout et tu m'inspireras toujours. Merci encore.

À toi maintenant Guillaume. Un immense merci d'avoir été là, d'être stable, ancré et réassurant quand tout bouge autour, d'être une bouée à la mer quand tout est tempête et sans direction. J'espère que tu sais à quel point ton esprit calme et ta joie de vivre entrainante pèsent beaucoup dans le succès de tes étudiants.es. Tu es toi aussi super facile d'approche, une porte qui est toujours ouverte, qui a toujours des conseils judicieux et une réassurance contagieuse. Tu as toujours été là pour moi. Tu détends l'atmosphère et dissous les tensions. Merci tellement.

De grands mercis doivent aussi être donnés à mon comité d'encadrement qui m'a appuyé, supporté et grandement conseillé durant ce parcours académique. Sur ce, je nomme

Hubert Morin (UQAC), Louis Imbeau (UQAT) et Gabriel Pigeon (UQAT). Je tiens aussi à remercier le comité d'évaluation de mon mémoire qui a su me suggérer des améliorations pertinentes et me questionner sur certaines sections du manuscrit. Merci donc à Yves Bergeron (UQAT) et Andrea Bertolo (UQTR).

Autour de mon équipe de direction se trouve aussi le meilleur personnel administratif qu'un campus peut souhaiter. Et je n'aurais pu passer au travers de ce parcours sans le support immense reçu par eux, entre autres Dany Charron (directrice du campus d'Amos) et Hélène Lavoie (secrétaire). La vie, l'ambiance, la communauté vivante de ce petit campus isolé, mené par des gens passionnés et empathiques comme vous sont un univers vraiment unique au monde et hyper motivant. Je m'y suis sentie appréciée, accueillie à bras ouverts, soutenue et très incluse dès que j'y ai mis les pieds, comme dans une grande famille tissée serrée où tous travaillent, mangent et jouent ensemble. Les activités et les petites attentions que vous continuez d'organiser et de partager font une immense différence dans la vie de vos étudiants.es. Nous sommes vraiment choyés.es de vous avoir. Merci aussi à tous les étudiants.es du campus d'Amos qui m'ont accueilli à bras ouverts dès la première journée, qui m'ont amené visiter la ville, m'ont invité aux sorties, aux diners, aux activités, qui m'ont consolé, épaulé, aidé, et fait rire, malgré la grande différence d'âge et de culture qui nous sépare. Vous avez tous un cœur d'or que je n'oublierai jamais. Continuez à foncer dans la vie et dans vos rêves! Merci aussi à Valentina Buttò, à Lucie Barbier et à Zinsou Max Debaly pour l'aide, le support et l'accompagnement précieux avec mes statistiques.

Mon projet n'aurait jamais pris le voile sans le financement de la MRC Abitibi, du Groupe de recherche en écologie de la MRC Abitibi (GRÉMA), et de Smartforests pour l'achat d'équipement (Pappas et al., 2022). L'octroi d'une bourse provenant du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG) ainsi que deux bourses de la Fondation de l'UQAT (FUQAT) m'ont aussi grandement aidé à persévérer.

La première version de ce projet avait été construite sous les rennes de Émilie Desjardins, qui a aussi contribué des données de lacs. Un gros remerciement pour ton travail.

Pour ce projet, j'ai aussi dû développer un réseau de communication avec les trappeurs locaux et coordonner la récolte des carcasses de castors. Je tiens donc à remercier de tout mon cœur la douzaine de trappeurs qui ont collaboré à l'étude avec enthousiasme.

Plus particulièrement, je pense à Marcel Lavoie qui m'a aidé à coordonner la collecte des carcasses dans deux régions de l'étude et qui a parcouru beaucoup de kilomètres pour transporter ces corps morts. Je pense aussi à Michel Duranseau qui m'a invité à plusieurs soirées d'écorchage afin de rencontrer des trappeurs et discuter de trappe, en plus de collaborer à l'étude lui-même. Merci à Ghislain Voyer et son collègue Gilles Desnommée qui m'ont amené faire deux longues sorties d'hiver en motoneige à -38°C, pour faire la tournée des pièges installés dans leur région et me montrer la réalité de leur passe-temps favori. Je veux aussi souligner l'apport apporté par Pauline Suffice en début d'étude. Elle m'a aidé à tisser des contacts avec les trappeurs, à parler leur langue, et à concevoir l'interface d'un formulaire à remplir par les trappeurs qui était facile à lire, concis, mais complet. Merci aussi à tous les stagiaires qui sont venus m'aider sur le terrain ou au labo à disséquer des castors. J'en oublie surement quelques-uns, mais je pense à vous : Lilou Barascud, Amélie Bergeron, Chloé Bouchard, Yagmur Cakir, Mélody Doyon, Élise Gilles, Manuel Louireiro Giraldez, Mylène Gosselin, Jérémy Mainville-Gamache. Maeva Mercure, Lola Nault, Louis-Philippe Raymond, et Emma Van Dunn.

Durant cette aventure épique, j'ai aussi la chance d'obtenir de merveilleuses bourses pour me soutenir financièrement au long de ce périple. Je tiens donc à remercier le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG) pour la bourse d'études supérieurs du Canada au niveau de la maîtrise que j'ai reçue en 2022 (17 500$), ainsi que la Fondation de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (FUQAT) pour m'avoir octroyé deux bourses différentes de 1000$ (décembre 2021 et juin 2023) dans la catégorie Retour aux études (2021) et Coup de cœur (2023). Je tiens aussi à remercier le Fonds de Recherche du Québec Nature et Technologies (FRQNT) pour la bourse de deuxième cycle pour un stage en Centre Collégial de Transfert de Technologies (CCTT) de 7000$ en 2023. Celle-ci m'a permis d'avoir l'occasion unique de travailler au Centre d'Enseignement et de Recherche en Foresterie de Sainte-Foy, QC (CERFO) sur la rédaction d'un plan d'intendance de la tortue mouchetée, une espèce en voie d'extinction qui vient presque uniquement dans les étangs de castor. Ce stage m'a permis de rencontrer une superbe équipe dynamique et engagée, ainsi que l'occasion d'aller sur le terrain installer des contrôleurs de niveaux d'eau dans plusieurs barrages de castors en Outaouais. Merci à Maxime Brousseau, mon superviseur de stage, pour l'encadrement, l'opportunité, les sorties sur le terrain, et de m'avoir fait confiance dans ce projet. Merci à Jean Fink, biologiste d'Habitat Faunique JNF Inc., pour le partage des connaissances sur

les dispositifs de coexistence avec les castors (contrôleur de niveau d'eau), leur installation et la visite des étangs de castor dans ta région.

En terminant, la rédaction tout au long du projet n'aurait jamais été aussi belle sans l'aide professionnelle que Marc-André Gemme m'a apportée. Il a su élever mes compétences de rédaction, de communications scientifiques, et m'encourager à écrire encore plus, même sur le plan personnel. Tu resteras toujours une personne importante dans le succès que j'ai eu dans ce cheminement académique, et une personne très inspirante dans la vie. Ton départ inattendu a laissé un grand vide à notre université. Encore merci et repose en paix.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est composé de trois chapitres. Le chapitre 1 comprend une introduction générale qui inclut la problématique du sujet à l'étude, l'état des connaissances sur la forêt boréale, l'aménagement forestier écosystémique, l'histoire naturelle du castor et son écologie, les différents impacts du castor sur son environnement, ainsi que les hypothèses et objectifs de notre étude. Le deuxième chapitre est un article scientifique, rédigé en anglais, portant sur le projet de recherche, qui a été soumis au Journal of Global Ecology and Conservation en novembre 2024. Ce chapitre a été entièrement écrit par la candidate à la maîtrise. Il a été révisé et encadré par les coauteurs, soient Miguel Montoro Girona et Guillaume Grosbois et Julie-Pascale Labrecque-Foy. La collecte de données et l'analyse des résultats figurant dans l'article ont été majoritairement exécutées par l'étudiante sous la supervision de la direction. L'étude a été conceptualisée par Miguel Montoro Girona et Guillaume Grosbois et a été en partie financée par la MRC Abitibi et une bourse obtenue auprès du CRSNG. Le chapitre 3 termine ce mémoire avec la conclusion générale, la contribution scientifique, les implications pour l'aménagement écosystémique, les limites et les perspectives de l'étude. Dans les 11 annexes (A à K), vous trouverez les accomplissements et les travaux extrascolaires (articles vulgarisés, affiches scientifiques, etc.) réalisés par l'étudiante durant son parcours académique.

.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS 2
AVANT-PROPOS 6
TABLE DES MATIÈRES 7
LISTE DES FIGURES 10
LISTE DES TABLEAUX 12
RÉSUMÉ 13
ABSTRACT 14
1. INTRODUCTION GÉNÉRALE 15
1.1 Problématique 15
1.2 État des connaissances 16
1.2.1 La forêt boréale 16
1.3 Les perturbations naturelles 18
1.4 L'aménagement écosystémique en forêt boréale 19
1.5 Le castor 22
1.5.1 Histoire naturelle 22
1.5.2 Édifications 25
1.5.3 Diète 27
1.5.4 Son territoire : sélection et occupation 29
1.6 Impacts du castor dans son environnement 31
1.6.1 Impacts sur la dynamique forestière 31
1.6.2 Impacts sur les écosystèmes aquatiques 33
1.6.3 Impacts sur la faune 35
1.6.4 Impacts sur les infrastructures humaines 36
1.7 Les castors et les changements climatiques 37
1.8 Méthodes utilisées pour étudier l'écologie du castor 38
1.8.1 Les outils géospatiaux 38
1.8.2 La télémétrie 39
1.8.3 Les isotopes stables 39
1.8.4 La dendroécologie 40
1.9 Objectifs et hypothèses 42
1.9.1 Objectifs 42
1.9.2 Hypothèses 42

2. ARTICLE..... 44
2.1 Abstract 45
2.2 Introduction 46
2.3 Materials and methods 48
2.3.1 Study area 48
2.3.2 Experimental design 48
2.3.3 Sampling and data compilation 49
2.3.4 Laboratory analyses 50
2.3.5 Data analysis 52
2.4 Results 52
2.4.1 Spatial dynamics 52
2.4.2 Temporal dynamics 53
2.4.3 Diet and food sources 54
2.4.4 Health index 56
2.5 Discussion 59
2.5.1 Spatial dynamics 59
2.5.2 Temporal dynamics 60
2.5.3 Diet and health 60
2.5.4 Implications for ecosystem-based forest management 62
2.6 Conclusion 62
3. CONCLUSION GÉNÉRALE 64
3.1 Contribution scientifique 64
3.1.1 La dynamique spatiale 65
3.1.2 La dynamique temporelle 66
3.1.3 La diète 67
3.2 Limitations de l'étude 67
3.3 Perspectives de recherche 68
3.4 Recommandations pour la résolution de conflits 69
ANNEXE A – STADES DE SUCCESSION DE LA FORÊT BORÉALE APRÈS UNE PERTURBATION NATURELLE 72
ANNEXE B – DESIGN EXPÉRIMENTAL 73
ANNEXE C – DESIGN D'ÉCHANTILLONNAGE 74

ANNEXE D – AFFICHE DU PROJET DE RECHERCHE, COLLOQUE BEAVERCON 2022 75
ANNEXE E – ARTICLE PUBLIÉ AU MAGAZINE COUREUR DES BOIS, AVRIL 2022 76
ANNEXE F – KIOSQUE EXPOSITION, JOURNÉE DES TRAPPEURS, ROUYN-NORANDA, 30 AVRIL 2022 80
ANNEXE G – AFFICHE DU PROJET DE RECHERCHE, COLLOQUE GRÉMA, 31 MAI 2022 81
ANNEXE H – ARTICLE PUBLIÉ EN LIGNE, LA CONVERSATION, FÉVRIER 2023 82
ANNEXE I – ARTICLE PARU DANS LA REVUE COUVERT BORÉAL, AVRIL 2023 86
ANNEXE J – ARTICLE PARU À LA SUITE D'UNE ENTREVUE, DANS LA REVUE LES DÉBROUILLARDS EN DÉCEMBRE 2023, AUTEURE : MARIE-CLAUDE OUELLET 87
ANNEXE K – PARTICIPATION À LA RÉDACTION D'UN PLAN D'INTENDANCE POUR LA CONSERVATION DE LA TORTUE MOUCHETÉE EN OUTAOUAIS. ACTIVITÉ RÉALISÉE LORS D'UN STAGE AU CENTRE D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE EN FORESTERIE DE SAINTE-FOY (CERFO) 91
LISTE DE RÉFÉRENCES 92

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Aire de distribution moderne du castor d'Europe et castor du Canada en Europe et en Asie. Source: Halley et al., 2020. 22
Figure 2. Carte de l'aire de distribution du castor du Canada en Amérique du Nord. Source: adapté de https://www.amnh.org/exhibitions/permanent/north-american-mammals/north-american-beaver. 23
Figure 3. Le castor et son habitat (la hutte, le barrage, l'étang, les ressources). Source: thecanadianencyclopedia.com 26
Figure 4. Exemple d'un barrage de castors sur un petit étang dans la MRC d'Abitibi, Québec. Source: Mélanie Arsenault, 2023. 27
Figure 5. Exemple de macrophyte consommé par les castors : Nuphar variegata. Source: Mélanie Arsenault, Abitibi, Canada, 2023. 28
Figure 6. Hutte de castor sur un lac de grande taille dans la région de l'Outaouais, Québec, 2023. Source: Mélanie Arsenault. 29
Figure 7. Dissection d'un castor pour obtenir des échantillons d'organes au laboratoire de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT), 2021. Source: Mélanie Arsenault. 40
Figure 8. Exemple de taillis, résultat du broutage par le castor sur un tronc d'aulne. MRC d'Abitibi, été 2023. Source: Mélanie Arsenault. 41
Figure 9. Schéma montrant la première hypothèse concernant la dynamique d'occupation spatiale du territoire par la colonie. 42
Figure 10. Schéma montrant l'hypothèse 2 concernant la dynamique d'occupation temporelle de la colonie sur le territoire. 43
Figure 11. Schéma montrant l'hypothèse 3, concernant la composition de la diète. 43
Figure 12. (a, b) Location of the collected beaver samples and associated beaver habitat sites; (c) sampling strategy around study lakes; (d) example of coppicing of alder from beaver browsing. Source: Melanie Arsenault. 49
Figure 13. Maximum browsing distance according to (a) lake size category and (b) forest stand type. Significance: ***, 0.001; **, 0.01; *, 0.05; nonsignificant, n.s. 53
Figure 14. Mean occupation time per colony according to (a) lake size category and (b) forest stand type. Significance: ***, 0.001; **, 0.01; *, 0.05; nonsignificant, n.s. 54

Figure 15. Values of δ 13C in beaver tissues according to forest stand type from which the tissues originated. The δ 13C in deciduous and coniferous stands differed significantly from each other but were similar among all stand types for the liver samples.....55
Figure 16. Stable isotopes in beaver (a) liver, (b) muscle, and (c) hair according to surveyed habitats. Crosses represent the mean and standard deviation of the δ 13C and δ 15N for each group of plants.....56
Figure 17. Affiche présentée à Hunt Valley, Maryland, USA, lors du colloque BeaverCon, du 14 au 16 juin 2022.....75
Figure 18. Présentation de mon projet de recherche, source : Mélanie Arsenault. 80
Figure 19. Affiche présentée au colloque du GRÉMA, Amos, Qc, le 31 mai 2022. 81
Figure 20. Carle-Pruneau, E., Arsenault, M., Brousseau, M., Rosner, S., Fink, J., Groux, F., Tremblay, P. 2024. Plan d'intendance et de gestion des étangs de castors dans l'habitat de la tortue mouchetée. Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. (CERFO). Rapport CERFO. 2024-03. 44 pages.. 91

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Niveaux de sévérité de perturbations naturelles avec exemples. 18

Tableau 2. Traitements de sylviculture recommandés en aménagement forestier écosystémique selon les perturbations naturelles dominantes d'une forêt..... 21

Tableau 3. Stepwise multiple linear regressions of health index, occupation time, maximum browsing distance, and diet (δ 13C values). 58

RÉSUMÉ

Les perturbations naturelles telles que les incendies, les épidémies d'insectes et les activités du castor influencent grandement la structure et la fonction de la forêt boréale. Les castors sont omniprésents dans ce biome, mais il existe encore des lacunes dans les connaissances concernant leur habitat et leurs sources de nourriture dans les différents paysages forestiers. Le but de cette étude est d'évaluer l'impact de la composition des peuplements forestiers et la taille du lac sur la diète et la dynamique de l'occupation du territoire par le castor en Abitibi-Témiscamingue. D'une part, nous avons utilisé les taillis issus du broutage par le castor afin d'évaluer le temps d'occupation du territoire par la colonie et la distance maximale de broutage dans trois types de peuplements et tailles de lacs différentes (61 lacs) en utilisant une approche dendroécologique. Trois transects ont été établis autour de chaque hutte, avec des parcelles de 1 m^2 afin de reconstruire les patrons d'occupation spatiaux et temporels. Nous avons également évalué la composition du régime alimentaire à l'aide d'analyses d'isotopes stables ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$), sur du matériel végétal autour de la hutte et de trois tissus (poils, foie et muscle) provenant de 97 carcasses collectées dans 45 lacs, auprès de 11 trappeurs locaux. Nos résultats ont démontré que la distance maximale de broutage et le temps d'occupation étaient seulement affectés par la taille du lac et non pas par le type de peuplement forestier. L'aire d'influence était la plus courte (17m) dans les lacs de taille moyenne et le temps d'occupation le plus long était dans les lacs de grande taille (7.5 ans). Les analyses d'isotopes stables ont révélé un changement saisonnier marqué par une plus grande consommation de plantes herbacées et de macrophytes à la fin de l'été, ainsi qu'une consommation de conifères en hiver par les castors. Ce projet a donc apporté une meilleure compréhension de l'écologie du castor et de ses patrons d'occupation. Mieux connaitre les facteurs derrière son occupation est primordial pour mieux atténuer les conflits entre cet animal et l'humain, ainsi que pour accroître la résilience des forêts face aux perturbations naturelles.

Mots clés : aménagement forestier écosystémique, broutage, dendroécologie, écologie des perturbations naturelles, faune forestière, ingénieur d'écosystème, isotopes stables

ABSTRACT

Natural disturbances such as fire, insect epidemics and beavers greatly influence the structure and function of the boreal forest. Novel ecosystem-based management approaches attempt to emulate such disturbances in their silvicultural treatments. Although many of these events are well known, the spatiotemporal pattern of beaver's territorial occupation remains poorly understood. The aim of this project is to determine the dynamics of territorial occupation in the diverse forest stands of the boreal forest of Abitibi-Temiscamingue. To study this phenomenon, we used a dendroecological approach by counting the annual rings of coppices resulting from beaver browsing. Three transects were set up around each lodge, each containing six or nine 1 m^2 plots, to assess the colony's occupation time on the territory and the maximum browsing distance. In addition, the beavers' diet was validated using stable isotope analyses of plant material and carcasses collected from local trappers. Our results showed that maximum browsing distance and occupation time were both, and only, affected by the lake size. Stable isotope analyses revealed the consumption of conifer trees and a seasonal shift in the diet. Beaver populations are expected to further increase in the boreal forest, as mixed forests are extending northward with climate change, creating more conflicts with human activities and infrastructure. A better understanding of their ecology is thus important to improve sustainable forest management plans, to better mitigate these conflicts, and to increase forest resiliency.

Keywords: boreal forest, dendroecology, ecosystem-based forest management, maximum browsing distance, natural disturbances, North American beaver, occupation time, stable isotopes.

1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

Les activités du castor du Canada (*Castor canadensis Kuhl*) font partie intégrante des perturbations naturelles de la forêt (Touihri et al., 2018). Il est omniprésent dans la forêt boréale et ses constructions altèrent la biodiversité, les peuplements forestiers et les caractéristiques physicochimiques du sol et de l'eau (Nummi & Holopainen, 2014; Rosell et al., 2005; Westbrook et al., 2006). En construisant des barrages qui élèvent le niveau de l'eau, le castor crée et maintient des habitats humides propices à la survie et à la reproduction de nombreuses espèces de poissons, d'amphibiens, de sauvagine, ainsi qu'aux rats musqués (*Ondatra zibethecus*) (Gallant et al., 2016; Léger, 2004; Rosell et al., 2005). En coupant des arbres, il ouvre des trouées dans la canopée, augmentant ainsi l'hétérogénéité et la variabilité du peuplement forestier (Cunningham et al., 2006; Westbrook et al., 2011). Avec la complexité et la diversité des impacts du castor, son rôle dans l'écosystème est très varié: agent de perturbation naturelle, espèce clé et ingénieur d'écosystème (Hyvönen & Nummi, 2008; Jones et al., 1994; Remillard et al., 1987; Westbrook, 2021).

En convertissant un environnement terrestre en milieu aquatique pour satisfaire à leurs besoins en ressources et réduire leur risque de prédation, leurs édifications peuvent aussi causer inondations et dommages aux infrastructures humaines lorsqu'elles sont construites sur son territoire (ponceaux, chemins forestiers ou routes, bâtiments). Le résultat se traduit par des pertes financières pour plusieurs propriétaires et industries (Naiman et al., 1988; Touihri et al., 2018; Tremblay et al., 2017). Certains états des États-Unis estiment que les coûts des dommages causés par les castors peuvent s'élever jusqu'à 5 millions de dollars par année (Miller & Yarrow, 1994). Durant les dernières décennies, on remarque une augmentation des conflits entre castors et infrastructures humaines due à l'augmentation des populations de cet animal qui coïncident avec l'expansion du développement du réseau des chemins forestiers (Collen & Gibson, 2000; Touihri et al., 2018).

L'augmentation des populations de castors et des conflits avec les humains démontrent un grand besoin de connaissances approfondies sur sa diète et ses stratégies d'occupation du territoire afin d'en mitiger les conséquences, surtout en forêt boréale où

les espèces qu'il préfère ne sont pas dominantes dans le paysage. La plupart des recherches récentes sur ce mammifère se sont plutôt concentrées sur son habitat, ses mouvements de migration et sur sa diète, mais sans prendre en compte sa variabilité ni la saisonnalité des ressources disponibles. Ce manque de connaissance est, entre autres, dû à la difficulté d'étudier une espèce qui est à la fois nocturne, semi-terrestre et semi-aquatique, ainsi qu'au manque de méthodes et d'outils adaptés. (Bloomquist et al., 2012; Johnston & Naiman, 1990; Labrecque-Foy et al., 2020). Mieux comprendre les facteurs affectant l'occupation du territoire par ce mammifère pourrait aider les gestionnaires de territoire à adopter une approche de suivi de populations plus proactive. Cette stratégie d'intervention met l'accent sur la prévention des dommages potentiels, l'amélioration de la sécurité des infrastructures et la réduction des coûts d'intervention et d'entretien. En effectuant un suivi des populations de façon plus globale, on peut établir un plan d'action durable qui bénéficie à de nombreuses espèces (Fortin et al., 2001).

Basé sur ce manque de connaissance, il était crucial d'évaluer l'impact de différents types de peuplement (conifère, mixte et feuillu) et de différentes tailles de lacs (petits : 0 - 4 hectares, moyens : 4 - 8 hectares, et grands : plus de 8 hectares) sur la dynamique spatiale et temporelle de l'occupation du territoire par une colonie de castors, car ceux-ci ont été très peu étudiés.

Les résultats pourront aider de nombreux secteurs (forestier, minier, transport) à mieux cohabiter avec cet ingénieur d'écosystème important pour l'environnement, afin de mieux mitiger les conflits entre cet animal et les humains (Jensen et al., 2001; Tremblay et al., 2017). Le progrès des connaissances sur l'écologie du castor est aussi indispensable dans la lutte face aux changements climatiques, car ceux-ci favorisent une migration de la forêt mixte vers la toundra, ce qui entrainera l'expansion de l'habitat des castors vers le nord, et donc, une augmentation de leur population dans l'avenir (Tape et al., 2018).

1.2 État des connaissances

1.2.1 La forêt boréale

La forêt boréale se dessine comme une ceinture de couverture végétale circumpolaire autour des latitudes nordiques de la Terre (entre 50° et 60° N). Elle est le plus grand biome terrestre sur la planète dont plus de 552 millions d'hectares, soit 40 %, se trouvent au Canada (Brandt et al., 2013; Ressources naturelles Canada, 2019). Cette forêt se compose principalement d'espèces tolérantes au froid comme le sapin (*Abies* spp.), le

mélèze (*Larix* spp.), l'épinette (*Picea* spp.), le pin (*Pinus* spp.), le peuplier (*Populus* spp.) et le bouleau (*Betula* spp.) (Brandt et al., 2013); Girona, Morin, et al. (2023).

Le biome boréal fournit beaucoup de biens (bois d'œuvre, papier, minéraux, eau douce, etc.), de services (tels que la régulation du climat et du cycle de l'eau) et représente une valeur importante d'un point de vue écologique, socioculturel et économique (Brandt et al., 2013; Burton et al., 2003; Gauthier et al., 2015; Girona, Morin, et al., 2023). Près de 25 % du carbone entreposé sur Terre (dans la végétation et dans le sol) y est séquestré (Ameray et al., 2021). La production primaire, le cycle des nutriments et la formation/préservation des sols sont d'autres exemples de processus écosystémiques assurés par ce biome (Brandt et al., 2013; Ressources Naturelles Canada, 2008). Cet environnement est aussi le plus grand filtreur d'eau douce au monde; 60 % de l'eau douce du Canada traverse la forêt boréale, créant de nombreuses interactions complexes (Grosbois et al., 2023; Grosbois et al., 2024). Cette eau douce soutient la biodiversité locale; elle est l'habitat d'environ un tiers des oiseaux migrateurs du continent nord-américain et de 40 % de sa sauvagine (Ressources Naturelles Canada, 2008, 2020). Environ 45 millions d'hectares, soit 8 % de la forêt boréale canadienne, sont protégés à divers degrés, que ce soit en tant que parc provincial ou fédéral, de réserves naturelles, fauniques ou sous d'autres appellations (Brandt et al., 2013).

Les communautés vivant dans ou près de la forêt boréale, comme certains peuples autochtones, bénéficient des avantages socioculturels offerts par celle-ci, que ce soit pour subvenir à leur alimentation (cueillette, agriculture, pêche, chasse, trappe, etc.), pour satisfaire à leurs activités récréotouristiques ou pour des opportunités économiques (Gauthier et al., 2015). La forêt boréale a aussi une forte valeur esthétique, éducationnelle, culturelle et spirituelle pour les humains et cette tendance se développe avec le temps (Brandt et al., 2013).

D'un point de vue économique, ce sont environ 210 000 emplois qui sont directement reliés à l'industrie forestière au Canada, soit dans la fabrication de produits ligneux ou non ligneux. Cette industrie a contribué près de 26 milliards de dollars canadiens au PIB du pays en 2018 (Ressources Naturelles Canada, 2020). La forêt boréale fournit des ressources forestières renouvelables, des minerais non renouvelables et des ressources d'énergie comme l'hydroélectricité (Ressources Naturelles Canada, 2008). Comme

approvisionnement, cette forêt nous apporte du bois d'œuvre, du papier, du bois de combustible, des aliments et de l'eau douce (Brandt et al., 2013). Les régions boréales non boisées, quant à elles, sont une source importante de terres agricoles, comptant pour plus de 14% et de 10% de la superficie de l'Alberta et de la Saskatchewan, respectivement, en 1996 (Ressources Naturelles Canada, 2008). La forêt boréale héberge également 70% des communautés autochtones au Canada (Ressources Naturelles Canada, 2008).

1.3 Les perturbations naturelles

Les perturbations naturelles sont des événements qui changent la structure et la fonction des écosystèmes, modifiant leurs ressources, la disponibilité de leur substrat ou leur environnement physique (White & Pickett, 1985). Pour qu'un événement devienne une perturbation, il a besoin d'un élément déclencheur. Cet agent responsable peut être de type biotique (épidémies d'insectes, maladies, broutage) ou abiotique (feux, chablis, verglas), d'origine naturelle ou anthropique (Guimond et al., 2024; Kulakowski et al., 2020; Labrecque-Foy & Montoro Girona, 2023; Montoro Girona et al., 2017). Dans les écosystèmes forestiers, les perturbations agissent à différentes échelles spatiales et temporelles et sont habituellement classées selon leur agent responsable, leur fréquence, leur taille, leur sévérité et la strate affectée (Tableau 1) (Gauthier et al., 2009; Vaillancourt et al., 2009). Trois catégories de perturbations naturelles peuvent être définies selon leur intensité: les perturbations sévères au niveau du sol et du couvert forestier, les perturbations intermédiaires (>1 ha) et les petites perturbations (trouées de <1 ha) (Kneeshaw et al., 2011).

Tableau 1. Niveaux de sévérité de perturbations naturelles avec exemples.

Sévérité	Faible	Modérée	Élevé
Définition :	Mortalité mineure (étage inférieur et/ou canopée)	Mortalité élevée pour soit l'étage inférieur OU la canopée), mais laisse un héritage substantiel d'arbres matures ou de semis	Tue presque toutes les étages du peuplement (inférieur ET canopée).
Exemples	Chablis, feu localisé, coupe partielle	Chablis ou coupe totale arrachant la canopée, feux de surface, broutage par les cervidés ou les castors, infestation d'insectes	Feux de couronne, coupe totale suivie de brulis

Les perturbations naturelles sont impliquées dans une grande variété de processus écologiques et entrainent la formation d'un patron de mosaïques de peuplements forestiers diversifiés (Brassard & Han, 2010; Girona, Morin, et al., 2023; Vaillancourt et al., 2009). Ces modifications créent une hétérogénéité spatiale propice à la biodiversité, à la production primaire, aux habitats fauniques et à la résilience de l'écosystème (Johnstone et al., 2016). Cette résilience peut limiter la taille et la sévérité d'une perturbation et donc augmenter les chances de survie d'un individu ou d'un groupe d'arbres. D'un autre côté, ces perturbations naturelles peuvent avoir un impact économique sur les industries œuvrant dans le milieu (Gauthier et al., 2009). En 2017, par exemple, ce sont 17.6 millions d'hectares (la superficie de la Tunisie) qui ont été touchés par des perturbations naturelles au Canada (Ressources Naturelles Canada, 2020).

Dans la forêt boréale canadienne, les feux et les épidémies d'insectes sont les principaux événements perturbants d'origine naturelle (Brassard & Han, 2010; Caron et al., 2023; Montoro Girona et al., 2019; Subedi et al., 2023). Ces perturbations façonnent la composition, la succession et l'hétérogénéité du paysage (voir annexe A) (Bergeron, 2000; Girona, Morin, et al., 2023; Lavoie et al., 2019). À moindre échelle de sévérité, les chablis, les verglas et les activités du castor ont aussi un impact non négligeable dû à leur fréquence (De Grandpré et al., 2018; Girona, Morin, et al., 2023; Guimond et al., 2024; Nummi & Kuuluvainen, 2013). Ce dernier transforme constamment le continent nord-américain en y créant de nouveaux habitats. En abattant des arbres et en barrant des rivières, il s'inscrit comme une perturbation naturelle intermédiaire de la forêt boréale et est responsable de la création de la majorité des lacs de petites tailles et des milieux humides (Hood & Bayley, 2008; Snodgrass, 1997).

1.4 L'aménagement écosystémique en forêt boréale

L'industrie forestière, très active dans la forêt boréale, a, jusqu'à récemment, privilégié des techniques sylvicoles traditionnelles qui maximisent l'efficacité de la production des produits primaires de bois à grande échelle (bois d'œuvre, pâte et carburants) (Vaillancourt et al., 2009). Au Canada, c'est 759 199 hectares qui ont été déboisés en 2018, tandis qu'au Québec, c'est une moyenne de 182 036 hectares qui ont été déboisés

par année, entre 2000 et 2019, avec un système d'aménagement traditionnel en coupe totale (Conseil canadien des ministres des forêts, 2020).

L'approche d'aménagement traditionnelle donne lieu à des paysages d'âges égaux, monospécifiques ou pauvres en espèces, en plus d'altérer les fonctions écosystémiques et de réduire la variabilité de la biodiversité (D'Amato et al., 2023; Gabira et al., 2023; Girona, Morin, et al., 2023; Raymond et al., 2023; Vaillancourt et al., 2009). Les peuplements soumis à ces techniques possèdent une résistance et une résilience face aux perturbations naturelles bien moindres que les peuplements inéquiens (O'Hara & Ramage, 2013; Puettmann et al., 2015).

Les perturbations naturelles façonnent les milieux forestiers à l'échelle du paysage. En s'inspirant d'elles pour planifier l'aménagement de la forêt, il est possible de minimiser les écarts entre les paysages naturels et ceux engendrés par nos pratiques sylvicoles. Cela permet d'atténuer les impacts sur la biodiversité, les fonctions et la productivité des écosystèmes, tout en conservant les bénéfices sociaux et économiques que la forêt nous procure (Gauthier et al., 2023; Girona, Moussaoui, et al., 2023; Vaillancourt et al., 2009). Cette pratique est définie par l'aménagement forestier écosystémique, une approche qui vise à aménager la forêt comme un tout, en s'appuyant sur le modèle de l'écosystème en place, où les espèces sont adaptées aux conditions retrouvées sous un régime de perturbations naturelles (Franklin, 1993; Gauthier et al., 2023).

Un aménagement forestier de type écosystémique ne dépend pas seulement des connaissances de l'état actuel de ces écosystèmes. Avant d'être mis en place, on doit premièrement recenser toutes les perturbations historiques du paysage à l'étude afin d'en évaluer sa variabilité naturelle sur une échelle spatiale et temporelle, ainsi que des attributs forestiers qui en découlent (Aakala et al., 2023; Montoro Girona et al., 2018). Le ou les agents de perturbation principaux, l'intervalle de retour, la sévérité et la distribution doivent être identifiés et définis afin d'identifier les divers risques de perturbation pour la forêt (Brandt et al., 2013). Les types de traitements sylvicoles à appliquer seront choisis en conséquence (Tableau 2). Mieux connaître les patrons spatio-temporels des perturbations naturelles est donc une question cruciale dans l'implémentation de l'aménagement par approche écosystémique.

Tableau 2. Traitements de sylviculture recommandés en aménagement forestier écosystémique selon les perturbations naturelles dominantes d' une forêt.

Agent de perturbation	Feux de surface	Feux de couronne	Chablis	Verglas	Épidémie d'insectes	Micro-trouées (ex. étang de castor)
Sévérité	Sévère	Sévère	Intermédiaire	Inter-médiaire	Inter-médiaire	**Légère**
Étage	Traitement sylvicole recommandé					
Étage supérieur	Aucun	Coupe avec rétention variable	Coupe totale ou partielle selon le cas (ex.CPPTM, CPRS ou coupe d'ensemencement) (Gauthier et al., 2009)	Aucun	Coupe partielle (ex. coupe progressive par trouées)	Jardinage par pied d'arbre, par groupe, par trouée
Étage inférieur	Éclaircie				Protection des PTM	Hautes
Végétation basse	Brulage ou dégagement sous couvert					Petite (pied ou groupe d'arbres)
Sol	Scarifiage	Scarifiage	Scarifiage		Scarifiage partiel	
Nécro-masse	Destruction	Rétention de chicots	30 m ^{3}/ha en débris ligneux		15 m ^{3}/ha en débris ligneux	30 m ^{3}/ha en débris ligneux

Source: adapté de Frelich (2016).

1.5 Le castor

1.5.1 Histoire naturelle

Le castor appartient à l'ordre des rongeurs, comme 40 % des mammifères connus (Gorbunova et al., 2008). Il existe deux espèces du genre Castor, le castor d'Europe, *Castor fiber* Linnaeus, et le castor du Canada, *Castor canadensis* Kuhl. Ces deux espèces étaient autrefois classées comme la même espèce, car elles sont physiologiquement et morphologiquement très similaires. Leur comportement est aussi très comparable (Kuehn et al., 2000; Novak et al., 1987). Les caractéristiques décrites dans la littérature peuvent s'appliquer aux deux espèces. Cependant, elles ne peuvent se reproduire entre elles à cause d'une différence dans le nombre de chromosomes (Kuehn et al., 2000; Lahti & Helminen, 1974; Rosell & Parker, 1995).

Le castor est arrivé en Amérique du Nord par l'isthme de Béring depuis l'Europe il y a environ 24 000 ans et a évolué en tant qu'espèce à part entière, le castor du Canada (Lavrov, 1983; Ward et al., 1991). Avant la confirmation de l'existence de deux espèces de castors, le castor du Canada a été (ré-) introduit dans plusieurs pays d'Europe à la suite de la quasi-extermination locale de l'espèce européenne pour perpétuer son piégeage (Lahti & Helminen, 1974). Il reste encore aujourd'hui quelques populations du *Castor canadensis* en Scandinavie.

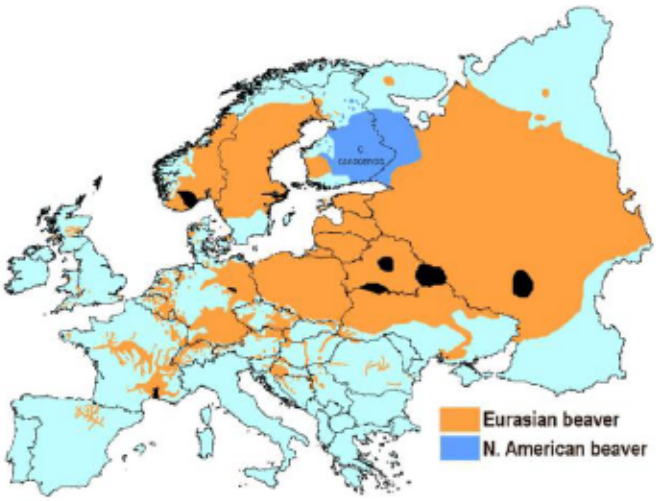


Figure 1. Aire de distribution moderne du castor d'Europe et castor du Canada en Europe et en Asie. Source: Halley et al., 2020.

Le castor est le deuxième plus gros rongeur au monde après le capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) et peut peser jusqu'à 23 kg. Son espérance de vie est d'environ 12 ans en liberté, et jusqu'à 23 ans en captivité (Gorbunova et al., 2008). Cet animal de couleur brunâtre vit en colonie de deux à douze individus qui sont habituellement des membres de sa famille (Müller-Schwarze, 2011; Rosell & Parker, 1995). Il est nocturne et possède une vision très faible (Fortin et al., 2001; Gorbunova et al., 2008). Il se reproduit une fois par an, en hiver, et donne naissance à 2 à 5 petits au printemps (avril à juin). Le nombre varie selon l'âge de la femelle et la disponibilité des ressources (Fortin et al., 2001; Lahti & Helminen, 1974). Les petits restent avec leurs parents jusqu'à l'âge de deux ans en moyenne. Ils aident la colonie à élever la portée suivante puis se dispersent (Nolet & Rosell, 1998; Westbrook, 2021). La distance parcourue par ces juvéniles pour se trouver un nouvel habitat est de moins de 5 km dans 88% des dispersions, mais peut atteindre 32 km par les cours d'eau (Sun et al., 2000).

Le castor du Canada est présent en Amérique du Nord, d'est en ouest, de la frontière du Mexique jusqu'en Alaska, à l'exception de l'extrême nord (Rosell et al., 2005; Tape et al.,

Figure 2. Carte de l'aire de distribution du castor du Canada en Amérique du Nord. Source: adapté de https://www.amnh.org/exhibitions/permanent/north-american-mammals/north-american-beaver.

2018). Historiquement, l'aire de distribution des castors s'arrêtait à la limite nordique de la végétation dense, mais de récentes observations confirment la présence de colonies dans la toundra de l'Alaska et du Nord-ouest canadien. C'est une apparition qu'on associe au réchauffement climatique du Nord (Tape et al., 2018). Il est capable d'occuper un large spectre d'écorégions, de subtropicale à subarctique, mais sa distribution reste restreinte par son besoin d'être à 100 mètres ou moins d'un plan d'eau (Jenkins, 1980; McGinley & Whitham, 1985; Rosell et al., 2005). Depuis l'introduction de vingt individus en Argentine en 1948 par exemple, la population s'est adaptée à une diète de hêtres (*Lenga* spp.) en forêt subantarctique et d'arbustes dans les steppes semi-arides. Dans cette région, il est maintenant classifié comme espèce introduite invasive (Feldman et al., 2020; Huertas Herrera et al., 2020; Pietrek & Fasola, 2014).

En Europe, le castor (*C, fiber*) était omniprésent dans toutes les régions jusqu'à ce que la chasse excessive qu'il a subi l'a fait disparaître de plusieurs régions (Nolet & Rosell, 1998; Rosell et al., 2005). On estime qu'à peu près 1 200 individus, répartis dans huit populations distinctes éparpillées en Europe et en Asie, avaient survécu à cette longue période de surpiégeage (Halley, 2011; Nolet & Rosell, 1998). Le castor d'Europe compte aujourd'hui autour de 430 000 individus et occupe la majorité de son aire de distribution antérieure et leurs populations sont en expansion (Nolet & Rosell, 1998; Whitfield et al., 2015).

À la suite de la presque extinction du castor d'Europe, le piégeage du castor du Canada a commencé au Canada et aux États-Unis. Il a été trappé extensivement du 17e jusqu'au début du 20e siècle (Naiman et al., 1988; Novak et al., 1987). Ces animaux étaient trappés pour la qualité de leurs poils et leur fourrure, pour en faire des chapeaux de haute qualité. Le commerce, qui siégeait en Europe, a guidé la colonisation de ces deux pays. Les fourrures de castor étaient la ressource naturelle la plus intensivement recherchée. Ce commerce est d'ailleurs à l'origine de multiples conflits entre les colons et est responsable de la poussée vers l'ouest du continent (Fortin et al., 2001; Goldfarb, 2018). Le castor a aussi été exploité pour sa viande et son castoréum, une sécrétion odorante huileuse produite et entreposée dans ses sacs anaux. Cette substance était utilisée dans les médicaments contre la douleur et comme base d'arôme dans la composition des saveurs artificielles et des parfums (Djoshkin & Safonov, 1972; Nolet & Rosell, 1998).

Avant l'arrivée des Européens, les populations du castor du Canada étaient estimées entre 60 et 400 millions d'individus (Butler & Malanson, 2005; Naiman et al., 1988; Seton, 1929). Vers l'an 1900, elles avaient presque toutes disparu à cause du piégeage intensif (Baker & Hill, 2003). Au début du 20e siècle, de nouvelles réglementations sur le piégeage sont apparues, ce qui évita l'extinction et permit aux populations de se rétablir (Tape et al., 2018). Le nombre d'individus en Amérique du Nord est aujourd'hui estimé entre 6 et 12 millions (Naiman et al., 1988; Naiman et al., 1986). Ces chiffres ne représenteraient qu'une petite fraction des nombres d'autrefois (Naiman et al., 1988; Naiman et al., 1986). Aucune estimation récente des populations de castors n'est disponible pour le Canada, mais sur le territoire québécois, entre 1989 et 1994, elles ont été estimées à plus de 700 000 individus selon l'inventaire aérien de Lafond et Pilon (2003). Depuis, elles sont jugées en croissance et dans certaines régions, elles dépassent la capacité de support de l'habitat (Müller-Schwarze, 2011; Tremblay et al., 2017; Whitfield et al., 2015). Au Québec, la région de l'Abitibi-Témiscamingue comporte la plus haute densité de colonies en province (5,5 colonies/10 km^2) (Fortin et al., 2001).

Le castor est encore piégé aujourd'hui. Le Canada comporte environ 50 000 piégeurs actifs, dont 25 000 autochtones (Fur Institute of Canada, 2019) . Le Québec compte pour sa part 7 500 piégeurs, dont 1000 demeurent dans l'aire d'étude de notre recherche, l'Abitibi-Témiscamingue. La saison de piégeage s'étire d'octobre à mars (Ministère des Forêts, 2020) .

1.5.2 Édifications

Le castor possède la capacité presque unique dans les latitudes nordiques de pouvoir abattre des arbres matures (Müller-Schwarze, 2011). Avec ces arbres, il construit des barrages dans les lacs et les ruisseaux afin de retenir l'eau. L'élévation du niveau de l'eau

lui permet à la fois d'élargir son terrain d'approvisionnement pour rejoindre les ressources dont il a besoin et de se protéger contre les prédateurs terrestres (Collen & Gibson, 2000).

Figure 3. Le castor et son habitat (la hutte, le barrage, l'étang, les ressources).
Source: thecanadianencyclopedia.com

Il construit une hutte, près des berges du plan d'eau, composé de branches, de brindilles, de pierres et de boue. Celle-ci peut atteindre jusqu'à 3 m de hauteur et contient une ou plusieurs entrées submergées (Baker & Hill, 2003; Danilov & Fyodorov, 2015). Ces entrées ont besoin d'au moins 0.7 m d'eau de profondeur pour prévenir le gel de la colonne d'eau en hiver, lui laissant un espace vital adéquat pour circuler sous la glace (Brazier et al., 2021; Collen & Gibson, 2000; Feldman et al., 2020; Hartman & Törnlöv, 2006; Macfarlane et al., 2017). Cette hutte lui procure un refuge et un moyen de maintenir sa thermorégulation; surtout en hiver, car le castor n'hiverne pas. Les individus passent la majeure partie de l'hiver à l'intérieur de la hutte (Hartman & Axelsson, 2004; Jenkins & Busher, 1979). Le son de l'eau courante est le stimulus principal qui déclenche le comportement de réparation ou construction d'un barrage (Müller-Schwarze, 2011; Novak, 1988; Tremblay et al., 2017). Tous les membres de la colonie participent à l'élaboration et à l'entretien du barrage et de la hutte, et partagent la même nourriture.

Figure 4. Exemple d'un barrage de castors sur un petit étang dans la MRC d'Abitibi, Québec. Source: Mélanie Arsenault, 2023.

Parfois, si les berges sont abruptes et la colonie est petite et sans petit, ils se creuseront un terrier dans les berges au lieu de construire une hutte. Le castor façonne aussi des canaux qui relient le plan d'eau à la forêt pour faciliter le transport des arbres qu'ils coupent pour les ramener vers la hutte (Grudzinski et al., 2022; Hood & Larson, 2015; Zurowski, 1992).

1.5.3 Diète

Les castors sont des herbivores généralistes, mais préfèrent le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) dans les zones tempérées et boréales (Jenkins, 1975; Rosell et al., 2005; Westbrook, 2021). D'autres espèces broutées incluent le saule (*Salix* spp.), le bouleau, l'aulne (*Alnus* spp.), l'érable (*Acer* spp.), le frêne (*Fraxinus* spp.) et le chêne (*Quercus* spp.) (Donkor & Fryxell, 1999; Johnston & Naiman, 1990; Müller-Schwarze, 2011). Ils mangent l'écorce, les tiges, les feuilles, les ramilles et les bourgeons. Dans des environnements dépourvus de feuillus, ils se nourriront parfois de conifères plutôt que d'émigrer (Fortin et al., 2001). En période d'eau libre, les fougères et les plantes herbacées deviennent une partie importante de leur diète, peu importe la qualité de leur

habitat (Bergman et al., 2018; Donkor & Fryxell, 1999; Gallant et al., 2016; Nolet et al., 1995). En hiver, la colonie dépend complètement de leur cache de nourriture (Fortin et al., 2001; Hartman & Axelsson, 2004; Jenkins & Busher, 1979). Les castors peuvent aussi brouter des conifères à l'occasion, si les ressources environnantes sont épuisées ou pauvres, mais la plupart du temps, les conifères sont utilisés pour la construction ou la réparation des édifications (Flynn, 2006).

Figure 5. Exemple de macrophyte consommé par les castors : Nuphar variegata.
Source: Mélanie Arsenault, Abitibi, Canada, 2023.

Les castors utilisent une stratégie de broutage liée à un point central qui est la hutte. De ce fait, ils s'éloignent en général moins de 60 m de celle-ci pour se nourrir et très rarement plus de 100 m (Collen & Gibson, 2000; Rosell et al., 2005). Les castors adhèrent aussi à la stratégie de maximisation de l'énergie; soit le temps passé à brouter selon la densité et la distance des ressources dans l'habitat à partir de la hutte. En 2016, l'étude de Gallant et al. (2016) a révélé que les castors passaient autant de temps à brouter dans un habitat de haute qualité que dans un habitat pauvre en ressources feuillues. Comme les castors sont malhabiles sur terre, ils ne s'éloignent rarement plus de 100m de leur étang pour se nourrir (Collen & Gibson, 2000; Gallant et al., 2004). Alors, quand les ressources diminuent, les castors utilisent différentes stratégies pour retarder l'abandon de leur

territoire, en augmentent leur rayon de broutage par exemple. Lors de longs déplacements de broutage (>50 m), ils deviennent plus sélectifs des espèces broutées et choisissent des arbres de diamètre moindre pour faciliter leur transport (Gallant et al., 2016; Jenkins, 1980; Müller-Schwarze, 2011; Westbrook, 2021).

1.5.4 Son territoire : sélection et occupation

Le domaine vital de la colonie se restreint à l'étang où se trouvent leur(s) hutte(s) et barrage(s). Elle utilise le milieu aquatique comme refuge contre les prédateurs, comme moyen de mobilité et comme lieu d'entreposage de la nourriture pour l'hiver (Baker & Hill, 2003). Leur territoire s'étend au milieu terrestre qu'elle utilise pour obtenir sa nourriture et les matériaux servant à la construction du barrage et de la hutte. Les deux milieux doivent donc répondre à leurs besoins pour être occupés. Bien que l'abondance, la densité et le diamètre de ressources feuillues favorables sur un territoire puissent affecter positivement la dynamique spatiale de l'animal, leur choix d'habitat initial reposera plus fortement sur les caractéristiques hydrologiques et géomorphologiques du milieu (Fryxell & Doucet, 1993; Jenkins, 1981; Touihri et al., 2018). Il n'existe pas encore de consensus sur la grandeur moyenne d'un territoire de castor, car plusieurs facteurs sont en jeu, comme le biome ou la région, la densité de la population dans la région, la qualité de l'habitat et le nombre d'individus par colonie (Campbell-Palmer et al., 2015).

Figure 6. Hutte de castor sur un lac de grande taille dans la région de l'Outaouais, Québec, 2023. Source: Mélanie Arsenault.

Les caractéristiques d'habitat prisées par le castor sont des niveaux d'eau stables, de faible débit, un terrain de faible pente, des rives recouvertes d'essences feuillues et un substrat de terre meuble (Feldman et al., 2020; Fortin et al., 2001; Novak et al., 1987). Les rivières et cours d'eau d'ordres inférieurs sont considérés comme optimaux (Macfarlane et al., 2017).

Le temps d'occupation d'une hutte par une colonie de castors est peu étudié (Bloomquist et al., 2012). Hyvönen and Nummi (2008) ont noté un temps d'occupation moyen de hutte de 2,6 ans en région boréale. Un des facteurs déterminant le temps d'occupation du territoire par la colonie est le temps de croissance des plantes présentes. Une fois les plantes appétentes appauvries, la colonie émigrera un certain temps, mais retournera probablement sur le même site dans le futur (Westbrook, 2021). Cette recolonisation peut prendre une décennie ou plus selon les études (Hyvönen & Nummi, 2008; Johnston & Naiman, 1990). À comparaison égale, une colonie utilisant les de peupliers déménagera plus souvent qu'une autre utilisant les saules, due à la repousse plus rapide de ces derniers (Semyonoff, 1953).

Une colonie de castors occupe fréquemment plus d'une hutte sur le même territoire, en alternance, comme le mentionne Labrecque-Foy et al. (2020). Muller-Schwarze et al. (1983) avancent même qu'une colonie se consiste généralement d'une hutte principale et d'une hutte secondaire. Une autre étude en Illinois, par Bloomquist et al. (2012), a démontré que le domaine vital utilisé par une colonie de castors contenait le plus de huttes actives en automne et le moins en hiver. Ceci indiquerait que les castors utilisent des huttes de façon saisonnière et que d'autres sont inactives à certaines saisons. Cette étude a été réalisée dans un vaste réseau de milieux humides et de canaux de drainage protégés et interconnectés entourés de forêts de feuillus.

Les castors abandonnent leur étang soit à cause d'un manque de ressources disponibles, de la présence de perturbations naturelles (ex. inondations, maladies ou feux), de la prédation intensive ou du remplissage de l'étang par les sédiments (McMaster & McMaster, 2001; Pollock et al., 1995; Remillard et al., 1987). Ils peuvent aussi émigrer si les fluctuations saisonnières d'eau sont trop grandes (Feldman et al., 2020; Henry & Bookhout, 1970; Pașca et al., 2011; Smith & Peterson, 1991).

1.6 Impacts du castor dans son environnement

1.6.1 Impacts sur la dynamique forestière

À court terme, la conversion d'un milieu terrestre en un environnement aquatique entraine la mort de la majorité des arbres inondés dans les deux premières années (Naiman et al., 1988; Touihri et al., 2018). Les inondations causées par la construction des barrages de castor ont un impact plus important sur la structure de la forêt que le broutage (Hyvönen & Nummi, 2008). Ce phénomène donne donc un avantage compétitif aux espèces feuillues qui y sont plus tolérantes (Hyvönen & Nummi, 2008; Johnston & Naiman, 1990; Nummi, 1989). Plusieurs auteurs ont démontré que les perturbations par les castors causent, à court terme, des changements à la structure, à la diversité et à la composition des espèces de la forêt qui favorise une régénération à dominance de feuillus, qui est bénéfique aux castors (Hyvönen & Nummi, 2008; Naiman et al., 1986). La forêt autour de l'étang a tendance à se régénérer avec une dominance en espèces d'arbres caduques, qui ont une plus haute densité et une plus grande taille que les conifères avoisinants (Hyvönen & Nummi, 2008; Johnston & Naiman, 1990).

La majorité du bois récolté par les castors pour le barrage se fait dans les premières années d'occupation du territoire, pour ensuite décroître. La perte de biomasse entourant un plan d'eau peut atteindre 40 % après 6 ans d'occupation. Moins d'un tiers de la biomasse broutée par les castors est consommée pour l'alimentation. Le reste est utilisé pour la construction, l'entretien et la réparation du barrage et de la hutte (Flynn, 2006; Johnston & Naiman, 1990).

À moyen terme, les trouées créées dans la canopée et les sédiments riches en azote (N) de l'étang de castor altèrent les stades de développement des végétaux se situant près de l'eau. Le sol devient propice à la croissance d'espèces pionnières, intolérantes à l'ombre et prisées des castors, comme les aulnes et les peupliers faux-trembles. Plus loin de l'eau où le sol est pauvre en nutriments, l'impact des castors favorise plutôt la croissance des pins (*Pinus* spp.) et des épinettes (*Picea* spp.) en éliminant la compétition interspécifique dans le sous-bois (Johnston & Naiman, 1990; Naiman et al., 1988; Pastor & Naiman, 1992).

Plusieurs espèces pionnières, comme le peuplier faux-tremble, se reproduisent de façon asexuelle suite au broutage des castors en produisant un taillis, qui pousse autour de la

base de la souche coupée (McGinley & Whitham, 1985). Ces taillis juvéniles sont souvent délaissés par les castors à cause de leur concentration élevée en composés phénoliques qui sont produits par la plante comme un dissuasif alimentaire (Basey et al., 1988). La notion des stratégies de composés de répulsifs alimentaires utilisés par les plantes crée un cycle de rétroaction négative qui, associé aux ressources surexploitées, aide à expliquer l'équilibre dynamique de la coévolution entre le castor et sa nourriture préférée (Pollock et al., 1995).

Une réduction de la biomasse végétale vivante n'est pas nécessairement observée dans tous les biomes contenant des castors. Dans l'Ouest américain où l'eau ne gèle pas en saison hivernale, les castors ont tendance à se nourrir de petites tiges et branches, au lieu de couper des arbres en entier (McGinley & Whitham, 1985). Dans les régions arctiques, ils broutent principalement des arbustes comme le saule, l'aulne, le cornouiller stolonifère (*Cornus stolonifera Michx.*) (Aleksiuk, 1968; Gill, 1972). Dans le Sud-est américain où les hivers sont très doux, ils ont plutôt tendance à gruger partiellement l'écorce des arbres vivants (Chabreck, 1958). L'impact du castor sur la biomasse et la succession végétale, ainsi que sur la structure des arbres, est possiblement le plus intense dans la forêt boréale où une grande partie de la biomasse coupée par les castors est composée d'arbres matures (Johnston & Naiman, 1990).

Le broutage a aussi un impact sur la forme et la reproduction des plantes attaquées. Les observations faites par McGinley and Whitham (1985) démontre une différence dans la forme des peupliers loin de la berge, qui avait une forme droite et verticale, comparée à ceux dans l'aire d'influence du castor, qui avaient plutôt une apparence d'arbuste dense suite à la récolte sélective, ce qui les maintenait en condition juvénile permanente. Ils ont aussi observé une différence sur la stratégie de reproduction de ces arbres. Ceux hors de l'aire d'influence se rendaient à maturité et se reproduisaient de façon sexuelle, tandis que ceux sélectivement broutés se reproduisaient de façon végétative.

À plus long terme et suite à l'épuisement des ressources, l'abandon d'un barrage par les castors causera son effondrement. L'étang se drainera et une prairie à castor se mettra en place sur le lit de sédiments et sera dominée par les graminées et les saules (Johnston & Naiman, 1987). Ce changement, souvent irréversible, est défavorable pour le retour des castors (Johnston & Naiman, 1990; Remillard et al., 1987). Cette prairie peut perdurer pendant des décennies dans les régions forestières où des interactions biotiques

complexes et l'absence de mycorhizes dans le sol inondé empêchent l'implantation de conifères (Naiman et al., 1986; Nummi, 1989; Terwilliger & Pastor, 1999).

1.6.2 Impacts sur les écosystèmes aquatiques

Les activités du castor modifient les caractéristiques physicochimiques, le cycle et la dynamique de décomposition des nutriments dans les écosystèmes aquatiques. La géomorphologie, l'hydrologie et les caractéristiques physicochimiques de l'environnement changent suite à la construction d'un barrage et au broutage des arbres. Ces activités ouvrent la canopée, retiennent les débris ligneux, les sédiments et la matière organique en suspension dans l'eau, modifient le cycle des nutriments et la dynamique de décomposition. On observe aussi une augmentation de la variabilité de la température de l'eau et une augmentation de sa disponibilité (Cunningham et al., 2006; Naiman et al., 1986). La création de ces étangs, et leur connectivité, contribuent au stockage de carbone, provoquent la sédimentation des particules fines et une accumulation des nutriments favorables à la croissance d'algues et de plancton (Blackburn-Desbiens et al., 2023; Naiman et al., 1986; Wohl, 2013).

Les barrages ralentissent la vitesse d'écoulement des eaux et élargissent le lit de la rivière, tout en augmentant les capacités de stockage du milieu (en aire et volume) (Naiman et al., 1986; Puttock et al., 2021). Ceci a pour effet de réduire les risques d'érosion des berges, de réduire la capacité du cours d'eau à transporter des sédiments et d'en augmenter leur sédimentation (Naiman et al., 1988; Parker, 1986). L'environnement passe d'un milieu lotique à lentique (Brazier et al., 2021; Hering et al., 2001). L'eau se retrouvant en grande partie stockée (jusqu'à 30 % du volume d'un cours d'eau), elle cause une diminution des pointes de volume d'eau lors d'inondations, une stabilisation des fluctuations saisonnières des niveaux d'eau, ainsi qu'une recharge de la nappe phréatique et des aquifères souterrains (Burns & McDonnell, 1998; Parker, 1986; Puttock et al., 2021; Westbrook et al., 2006). Les barrages assurent également un ruissellement sans interruption plus longtemps dans les cours d'eau susceptibles à la sécheresse saisonnière (Hood & Bayley, 2008). Les installations du castor donnent au profil hydrologique un gradient en forme d'escalier, ce qui augmente la diversité dans la largeur et la profondeur du cours d'eau (Naiman et al., 1988). Le castor peut être responsable de l'augmentation des milieux humides dans un paysage, qui peut aller de 1 à 13 % selon l'endroit (Hood & Bayley, 2008; Naiman et al., 1999). Les cours d'eau, généralement étroits et bien définis,

deviennent des zones plus productives, significativement plus larges, géomorphologiquement plus complexes et biologiquement plus diversifiées en présence de castors (Correll et al., 2000).

Les étangs de castors agissent comme un filtre à sédiments et à matières organiques. Ces particules s'accumulent dans l'étang et se sédimentent au fond du bassin. C'est un processus surtout anaérobique, car la réduction de la vélocité du courant cause une réduction de la concentration d'oxygène dissoute, donc un ralentissement de la décomposition (Naiman et al., 1986; Pollock et al., 1995). Les étangs peuvent retenir beaucoup de sédiments qui s'accumulent au fil du temps. Les quantités accumulées peuvent varier en fonction de l'écoulement du cours d'eau, la pente, le matériel de surface en amont et les risques d'érosion des berges (Meentemeyer & Butler, 1999). Des études paléoécologiques démontrent que le plancher de certaines vallées entières a été surélevé suite au processus de sédimentation continue, prenant place sur un million d'années, dans les étangs de castors (Goldfarb, 2018). Naiman and Melillo (1984) ont trouvé que les sédiments contenus dans les étangs de castor emmagasinent mille fois plus d'azote par mètre linéaire du chenal de cours d'eau comparé aux radiers adjacents. La fixation d'azote est de 9 à 44 fois plus élevée dans un étang de castor, surtout grâce à l'activité microbienne présente dans le lit de sédiments, qui est, elle aussi, augmentée (Klotz, 1998; Naiman et al., 1986). Les sédiments sont aussi des puits de carbone, de silicates, de phosphate et d'azote (Correll et al., 2000; Francis et al., 1985; Puttock et al., 2018). En aval du barrage, on peut donc observer une diminution importante de l'écoulement annuel du carbone organique total et des débris solides (Correll et al., 2000).

L'obstacle créé par la construction du barrage empêche le passage libre aux débris ligneux, qui s'accumulent aussi dans l'étang. À ces débris s'ajoutent les branches et troncs que les castors coupent, mais n'utilisent pas. Ces débris, en sédimentant au fond, augmentent le patron de mosaïque du lit de sédiments, représentent une caractéristique morphologique importante du chenal et stabilisent les cours d'eau d'ordres inférieurs. Ces débris contrôlent le transport des sédiments et des particules de matières organiques, tout en créant des conditions favorables à la création d'îles, de mares et de chenaux tressés (Gurnell, 1998; Naiman et al., 1999). Ces débris sont des habitats critiques pour les espèces aquatiques (Collen & Gibson, 2000; Thompson et al., 2016).

Suite à l'abandon d'un barrage et le drainage de l'étang, les sédiments redeviennent plus aérobiques et les nutriments sont graduellement remis en circulation pour développer des plaines alluviales riches à pente douce (Correll et al., 2000; Gurnell, 1998).

1.6.3 Impacts sur la faune

Ces zones nouvellement créées grâce aux barrages se développent en milieux humides et causent une augmentation de la biodiversité (Stringer & Gaywood, 2016). Ce nouvel habitat de qualité est généralement propice à la reproduction des poissons et de l'herpétofaune étant donné que l'eau y est plus chaude et contient moins de limon que dans les radiers adjacents (Dalbeck et al., 2020; Majerova et al., 2020; Rosell et al., 2005; Smith & Mather, 2013). Bien que les barrages puissent représenter une barrière physique au passage libre du poisson, la littérature penche plutôt vers un bilan positif en milieux humides où les castors sont présents. Plusieurs auteurs ont observé Hanson and Campbell (1963) une augmentation de la quantité, de la variété des espèces et de la taille des individus de poissons présents dans les étangs de castors, en partie due à la création de zones hétérogènes de débit, de température et de profondeur d'eau (Bouwes et al., 2016; Weber et al., 2017). L'endiguement de l'eau élimine une grande partie du limon présent dans l'eau en aval, ce qui favorise les salmonidés qui ont besoin de gravier propre pour frayer (Johnson-Bice et al., 2018; Rosell et al., 2005). L'étang fournit aussi un habitat d'hiver important pour une multitude d'espèces de poissons qui préfèrent des zones de températures plus élevées (Cunjak, 1996; Rosell et al., 2005). En aval du barrage, les radiers plus froids peuvent être propices à certaines espèces plus thermosensibles (Bouwes et al., 2016).

Les étangs de castor supportent une quantité importante d'invertébrés, comme les Belostomatidae, qui servent de nourriture riche en protéines et calcium à la sauvagine qui vient s'y reproduire (Bush et al., 2019; Nummi, 1984; Nummi et al., 2021). Celle-ci bénéficie du couvert de nid offert par l'abondance de plantes herbacées présentes alentour de l'étang (Ringelman & Longcore, 1982). Ce même endroit est un excellent habitat automnal et hivernal pour la sauvagine migratrice (Dieter & McCabe, 1989; Nummi & Holopainen, 2014). Plusieurs espèces d'oiseaux chanteurs vont aussi profiter des trouées créées par le castor (Fortin et al., 2001).

Les prairies à castor fournissent d'importantes quantités de ressources alimentaires pour plusieurs mammifères terrestres comme le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), l'orignal (*Alces alces americanus*) et l'ours noir (*Ursus americanus*) qui, souvent, se nourrissent à même les arbres coupés et laissés au sol par les castors (Muller-Schwarze, 1992; Neumann et al., 2024). Les cervidés raffolent aussi de la régénération des bouleaux et des peupliers faux-trembles (Grasse, 1951). L'habitat créé par le castor est très similaire à ce que plusieurs autres mammifères semi-aquatiques recherchent. Il existe une forte corrélation positive entre les populations de vison (*Mustela vison*), de loutre (*Lontra canadensis*) et de rat musqué avec celles du castor (Grasse, 1951; Muller-Schwarze, 1992; Rosell & Parker, 1995). Ces espèces utilisent régulièrement les huttes de castors, abandonnées ou en cohabitation avec ceux-ci, comme refuge, surtout en hiver. Celles-ci peuvent aussi être utilisées par le raton laveur (*Procyon lotor*), plusieurs petits rongeurs et certaines tortues d'eau douce (Mott et al., 2013).

1.6.4 Impacts sur les infrastructures humaines

Les situations conflictuelles découlant des activités du castor se sont multipliées au cours des dernières décennies, surtout en milieu forestier où leur omniprésence est remarquée. Au Québec, les populations grandissantes de castors coïncident avec l'expansion du réseau de chemins forestiers. Les conflits découlent du fait que les castors se servent souvent des routes et ponceaux perpendiculaires aux cours d'eau comme assise pour leur barrage (Jensen et al., 2001; Tremblay et al., 2017). La restriction du débit d'eau à ces endroits crée un stimulus sonore qui déclenche le comportement de réparation ou de construction d'un barrage (Müller-Schwarze, 2011; Nolte et al., 2005; Tremblay et al., 2017). Un effondrement éventuel du barrage peut causer un rehaussement soudain du niveau d'eau qui peut endommager les infrastructures en aval ou bien la route au-dessus du ponceau. Pour ces raisons, des mesures de contrôle de populations sont souvent utilisées sur les castors pour protéger les ressources forestières, les routes et les chemins de fer contre ces types de dommages (Snodgrass, 1997). Sachant que les couts de prévention sont moindres que ceux de réparation, il serait plus avantageux de planifier l'installation de dispositifs de contrôle de niveau d'eau en même temps que la construction des routes puisque la machinerie lourde est déjà sur place (Tremblay et al., 2017). Ceux-ci ont d'ailleurs démontré qu'il est approprié de planifier la présence potentielle d'un barrage sur tous les nouveaux tracés de routes envisagées, plutôt que de chercher les

endroits où le problème pourrait être minimal. Il vaut mieux préconiser une approche préventive et collaborative plutôt que simplement réactive.

En milieu agricole, les castors peuvent aussi causer des dommages. Ils mangent parfois certaines récoltes (ex. maïs). Les effets de l'effondrement de leur terrier souterrain, suite au passage de la machinerie, peuvent être importants pour les fermiers, tout comme l'érosion des berges ou des canaux d'irrigation (Campbell-Palmer et al., 2015; Westbrook, 2021). Les propriétaires fonciers ne sont pas non plus épargnés par le problème. Les inondations causées par les barrages peuvent réduire l'aire utilisable d'un terrain. L'eau élevée par un barrage peut atteindre les infrastructures et causer des dommages aux bâtiments. Le castor peut couper des arbres importants aux yeux des propriétaires de terrain (Campbell-Palmer et al., 2015).

1.7 Les castors et les changements climatiques

Dans le contexte du réchauffement climatique et de l'amplification arctique, le biome se réchauffe à des vitesses plus rapides que le reste de la planète (Girona, Aakala, et al., 2023). Le pergélisol et les neiges éternelles dégèlent (Bekryaev et al., 2010; D'Orangeville et al., 2023). Les plaines arctiques se verdissent d'arbustes (Ropars & Boudreau, 2012; Xu et al., 2013). Ces nouvelles conditions permettent à de nouvelles espèces végétales venues du sud de s'y établir. Plusieurs auteurs ont déjà observé une migration de la forêt tempérée vers les latitudes nordiques (Boisvert-Marsh et al., 2014; McManus et al., 2012). Les espèces caduques de ce type de forêt sont la nourriture préférée des castors. Ceci entrainera donc l'expansion de l'habitat des castors et une augmentation de leurs populations vers le Nord comme pour d'autres espèces (Jarema et al., 2009; Tape et al., 2018). De récentes observations confirment ces prédictions dans la toundra du nord-ouest de l'Alaska et du Canada où les castors étaient auparavant absents (Jung et al., 2016; Rabung & Norton Sound Bering Straight Regional Planning Team, 2015). Leur présence dans cet écosystème arctique occasionne des changements biogéochimiques dans l'environnement (ex. création d'étangs plus creux et plus chauds que l'eau alentour) qui accélère le dégel du pergélisol, causant une hausse des émissions de carbone provenant du sol et des milieux aquatiques (Ayala-Borda et al., 2024; Natali et al., 2014). Bien que cet effet soit entièrement ou en partie neutralisé par les capacités de stockage de carbone de l'étang, il demeure un risque d'instabilité du sol avoisinant et de dommages possibles aux infrastructures humaines (Wohl et al., 2012). Il y a donc une corrélation entre

l'augmentation des populations de castors et l'augmentation possible des conflits entre cet animal et les activités et infrastructures humaines (Siemer et al., 2013; Tremblay et al., 2017; Wohl et al., 2012).

Depuis leur retour en force dans la forêt boréale de l'Alberta au milieu du 20e siècle, les castors peuvent expliquer à 80 % l'augmentation des zones d'eaux libres, qui s'est multipliée par neuf (Hood & Bayley, 2008). Ces milieux humides aident à combattre les effets du climat. Similairement, dans l'Ouest américain, les changements climatiques apportent des sécheresses saisonnières plus fréquentes qui se traduisent par des cours d'eau coulant à sec pendant la période estivale. Cette tendance est contrebalancée par une augmentation des précipitations et des débits d'eau dans les saisons humides. Ces changements affectent les sources d'eau potable pour l'humain, le bétail et la faune sauvage, en plus de dégrader les habitats qui dépendent de l'eau. Les réserves d'eau dans les étangs de castors peuvent allonger de six semaines la présence d'eau dans un cours d'eau intermittent (Goldfarb, 2018; Hood & Bayley, 2008).

1.8 Méthodes utilisées pour étudier l'écologie du castor

1.8.1 Les outils géospatiaux

Les systèmes d'informations géographiques (SIG) sont utilisés pour représenter avec précision un index de qualité de l'habitat pour le castor. En attribuant une échelle de valeurs sur les caractéristiques nécessaires à la survie de l'espèce, on peut obtenir une carte représentative des endroits propices à l'immigration de colonies de castors sur un territoire (Anderson, 2014; Fortin et al., 2001).

La télédétection est une méthode souvent utilisée dans les recherches pour observer les activités des castors sur une échelle temporelle en milieux éloignés (Hood, 2020; Jones et al., 2020; Paşca et al., 2016; Tape et al., 2018). Tape et al. (2018) l'ont utilisée pour démontrer comment les cours d'eau arctiques se transforment et évoluent suite à l'activité des castors en Alaska, tandis que Jones et al. (2020) s'en sont servies pour montrer la présence grandissante des huttes de castors en Arctique. Cette méthode peut aussi aider à révéler l'aire d'impact d'une colonie de castors sur la forêt environnante. En comptabilisant par exemple les indices de broutage autour de la hutte, plusieurs auteurs sont venus à la conclusion que le castor s'aventure rarement à plus de 100 mètres d'un milieu aquatique pour s'alimenter (Basey et al., 1988; Collen & Gibson, 2000; Gallant et al., 2004).

Cet outil peut aussi être utilisé pour dater la construction d'un barrage ou d'une hutte; ou de déterminer l'arrivée d'une colonie sur un territoire donné. Les changements affectant le paysage et l'évolution des édifications peuvent être ainsi suivis sur une échelle de temps. Fairfax and Whittle (2020) se sont servies de cette méthode pour observer la résistance et la résilience de certains habitats de castor suite à des feux de forêt d'intensité variables. C'est aussi avec l'aide des images satellites que le plus gros barrage de castors au monde fut découvert dans le nord de l'Alberta (EcoInformatics International).

1.8.2 La télémétrie

La télémétrie est une méthode adéquate pour étudier l'utilisation de l'espace sur plusieurs échelles temporelles et spatiales par un animal nocturne; donc difficilement observable, comme le castor (McClintic et al., 2014). Cependant, l'ancrage du dispositif sur l'animal demeure une problématique. Les colliers dans le cou tombent fréquemment, car celui-ci est épais comparé à la taille de leur tête. Les colliers de queue glissent, car la taille de celle-ci fluctue de façon saisonnière (Baker & Hill, 2003; Parker et al., 2017). Des transmetteurs peuvent aussi être implantés de façon sous-cutanée à l'aide d'incisions dorsales ou ventrolatérales, mais cela demeure une méthode invasive et couteuse (Wheatley, 1997). Certains auteurs ont tenté d'ancrer un dispositif télémétrique sur la queue de l'animal par un trou percé de façon transversale. Par contre, le temps de rétention n'est pas suffisant pour suivre des individus sur de longues périodes (moyenne de 104 jours), car les individus finissent par les gruger (Baker, 2006; Baker & Hill, 2003; Rothmeyer et al., 2002).

1.8.3 Les isotopes stables

Les différents ratios d'isotopes stables de carbone ($\delta^{13}C$) et d'azote ($\delta^{15}N$) présents dans les différents tissus et plantes de l'environnement du castor peuvent être utilisés pour reconstruire la diète de l'animal sur diverses échelles de temps (O'Brien et al., 2000; Rubenstein & Hobson, 2004). C'est une technique pratique, non invasive qui permet d'étudier l'écologie d'animaux autrement difficilement observables. En comparant la signature isotopique (analyses groupées du $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ensemble) unique de la biomasse végétale contenue dans certains organes du castor et celles des aliments potentiels de sa diète, il est possible de quantifier leur importance et leur provenance selon leur milieu de croissance (aquatique ou terrestre) (Boecklen et al., 2011; Milligan et al., 2010; Thompson et al., 2005). Le carbone et l'azote s'accumulent à différentes vitesses

dans la biomasse du castor, révélant la provenance des aliments contenus dans la diète du castor sur différentes échelles de temps en testant différents tissus (Tieszen et al., 1983). Les organes à métabolisme élevé, comme le foie, auront un taux de renouvellement des valeurs isotopiques très élevé et représenteront la diète à court terme de l'animal. À l'opposé, les tissus inertes comme les poils révéleront la diète à plus long terme. Les poumons et reins se rangent au milieu (Carter et al., 2019). Les ratios de ^{13}C sont utilisés pour définir la composition du régime alimentaire, tandis que les ratios de ^{15}N révèlent les positions trophiques au sein du réseau alimentaire (Phillips & Gregg, 2003; Thompson et al., 2005).

Les ratios (δ) sont rapportés en partie par mille (‰) en utilisant la formule suivante :

$$(1)\quad \delta X\,(‰) = [(R_{sample}/R_{standard}) - 1] \times 10^3,$$

où δX est le ratio isotopique du ^{13}C ou du ^{15}N de l'échantillon et R est la fraction de l'isotope lourd (rare) sur l'isotope léger (abondant), soit $^{13}C/^{12}C$ or $^{15}N/^{14}N$. Ces valeurs sont normalisées face aux standards internationaux : Vienna Pee-dee belemnite pour le ^{13}C, et l'air atmosphérique pour l'azote (^{15}N).

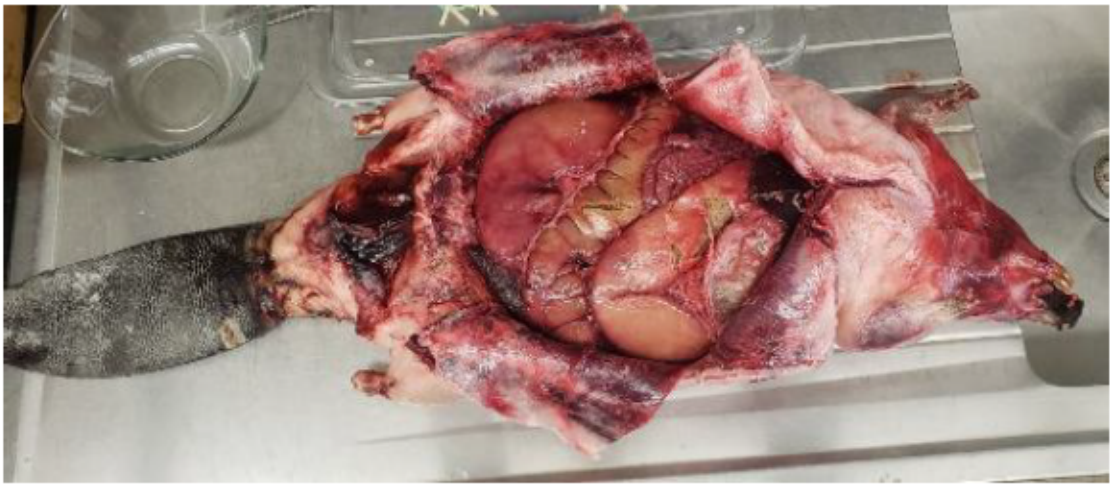


Figure 7. Dissection d'un castor pour obtenir des échantillons d'organes au laboratoire de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT), 2021..
Source: Mélanie Arsenault.

1.8.4 La dendroécologie

La dendroécologie est l'étude des cernes annuels de croissance des arbres et arbustes. C'est un excellent outil pour reconstruire les perturbations naturelles et anthropiques à une grande échelle, par exemple à la suite du broutage des arbres par le castor. Paşca

et al. (2016) ont compté les cernes annuels des plus vieux taillis de saules résultant du broutage par plusieurs colonies de castors en Roumanie. De cette façon, ils ont pu déterminer l'année d'entrée en territoire de la colonie et de suivre le taux de croissance des saules suite à l'inondation de leurs racines par la hausse du niveau de l'eau. Similairement, Graells et al. (2015) ont utilisé un mélange de dendrochronologie et d'interdatation des végétaux croissant sur des berges patagonienne pour connaître l'année d'arrivée des castors dans cette région. Labrecque-Foy et al. (2020) ont aussi utilisé la dendroécologie pour reconstruire le patron d'utilisation et d'alternance de huttes sur un même lac par une colonie, en comptant les cernes annuels des taillis résultat du broutage par les castors sur huit lacs différents.

Figure 8. Exemple de taillis, résultat du broutage par le castor sur un tronc d'aulne. MRC d'Abitibi, été 2023. Source: Mélanie Arsenault.

1.9 Objectifs et hypothèses

1.9.1 Objectifs

L'objectif général de cette étude est d'évaluer comment l'habitat (peuplement forestier et taille du lac) influence le patron d'occupation spatio-temporel des colonies de castors, ainsi que d'identifier les facteurs qui influencent la sélection de cet habitat (diète et facteurs abiotiques). Cet objectif comprend trois sous-objectifs :

1) Dynamique spatiale : étudier l'influence de la taille du lac et du type de peuplement sur l'aire d'influence du castor dans son habitat (distance maximale de broutage à partir de la hutte).
2) Dynamique temporelle : déterminer le temps d'occupation du territoire par la colonie selon les mêmes caractéristiques (taille du lac et type de peuplement).
3) Diète : évaluer si la taille du lac et le type de peuplement influencent la composition de la diète de la colonie.

1.9.2 Hypothèses

Notre première hypothèse stipule que l'aire d'influence du castor est plus grande en peuplement résineux qu'en peuplement de feuillus, et diminue avec la taille du lac. Cette hypothèse est expliquée par la plus grande disponibilité des ressources dans les peuplements de feuillus, ainsi que la distance de périmètre accessible qui augmente avec la taille du lac, minimisant le besoin de l'animal de se déplacer plus loin en forêt.

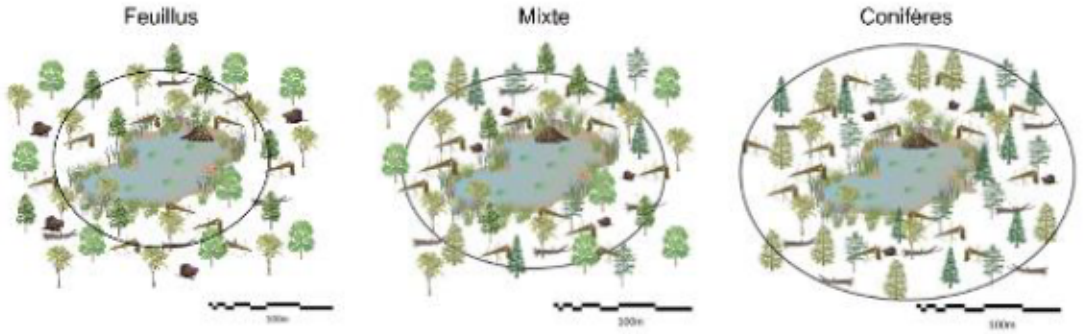


Figure 9. Schéma montrant la première hypothèse concernant la dynamique d'occupation spatiale du territoire par la colonie.

Notre deuxième hypothèse, propose que le temps d'occupation augmente en fonction de la taille du lac et de la présence de feuillus dans le peuplement vu que les lacs de plus grande taille contiennent plus de ressources et que les castors préfèrent les feuillus pour se nourrir.

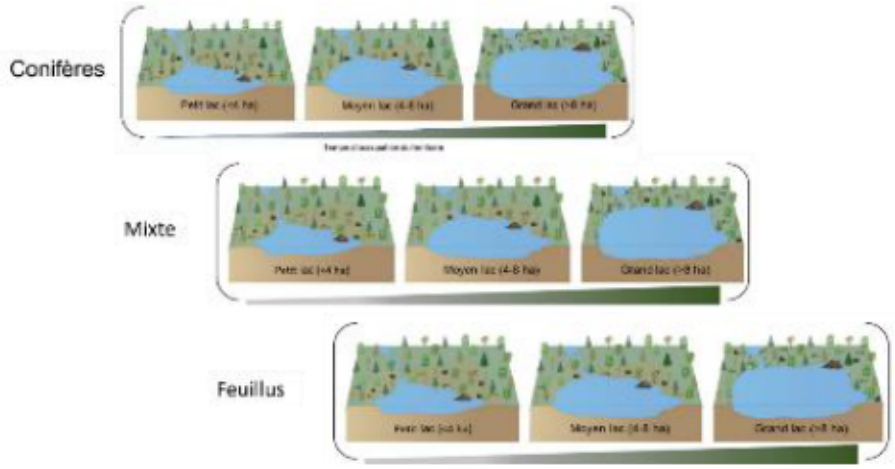


Figure 10. Schéma montrant l'hypothèse 2 concernant la dynamique d'occupation temporelle de la colonie sur le territoire.

Dernièrement, notre troisième hypothèse, stipule qu'il y ait une consommation plus élevée de plantes aquatiques et herbacées dans les peuplements de conifères que dans les peuplements de feuillus, où les ressources alimentaires terrestres sont abondantes.

Figure 11. Schéma montrant l'hypothèse 3, concernant la composition de la diète.

2 ARTICLE

Diet and lake size drive the territorial occupation dynamic of North American Beaver

Mélanie Arsenault[1,2,3], Guillaume Grosbois[1,2,3], Julie-Pascale Labrecque-Foy[1,2], Miguel Montoro Girona[1,2,4*]

[1] Groupe de Recherche en Écologie de la MRC Abitibi (GREMA), Forest Research Institute, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 341 Rue Principale Nord, Amos, Québec, J9T 2L8 Canada

[2] Centre d'étude de la forêt (CEF) / Center for Forest Research (CFR), Biology Sciences Building, 141 Président-Kennedy, bureau SB-2987, Montréal, Québec, H2X 1Y4 Canada

[3] Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie (GRIL) / Interuniversity Research Group in Limnology (GRIL), Université de Montréal, Campus MIL C.P. 6128, Stn. Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3J7 Canada

[4] Grupo de Análisis y Planificación del Medio Natural, Universidad de Huelva, Avda. Fuerzas Armadas, 21001, Huelva, Spain

*Corresponding author: miguel.montoro@uqat.ca

2.1 Abstract

Beavers, as ecosystem engineers, create crucial wetlands and habitats for other species, altering the structure and function of the surrounding forests and affecting human infrastructure. However, despite these significant economic and ecological implications, the spatiotemporal patterns of beaver feeding strategies remain understudied. This study aimed to evaluate how forest stand type, lake size, and diet influence beaver territorial occupation in eastern Canada. We used a dendroecological approach to measure beaver occupation time and maximum browsing distance around 61 lakes. Around each beaver lodge, we established 1 m² plots along three transects. Maximum browsing distance was 97% longer in small lakes and 57% longer in large lakes than in medium lakes. Occupation time was longest in large lakes (7.5 years, SD = 3.26) and shortest in small lakes (3.3 years, SD = 3.68). The type of forest stand had no impact on beaver dynamics. Stable isotope analysis ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) of beaver carcasses collected from local trappers showed that the beavers' diet included the consumption of conifer trees and a seasonal shift in food consumption. We found that lakes ranging from 4 to 20 ha were optimal for beavers, as this lake size mattered more than the availability of specific food sources. Beavers exhibited high adaptation skills by using different plant species depending on the season to maximize resource availability and energy cost trade-off. Understanding the factors involved in beaver territorial occupation dynamics is crucial for land managers and conservationists to effectively incorporate this species into forest management plans and mitigate beaver–human conflicts.

Keywords: browsing, dendroecology, disturbance ecology, ecosystem-based forest management, stable isotopes, wildlife.

2.2 *Introduction*

The boreal forest is the world's largest terrestrial biome (Brandt et al., 2013; Gauthier et al., 2023). Natural disturbances have shaped its composition, succession, and landscape for millennia (Aakala et al., 2023; Lavoie et al., 2021; Martin et al., 2022). Beaver (*Castor canadensis*) activities are a major disturbance within the boreal forest; they can transform a terrestrial landscape into a complex aquatic ecosystem (Grosbois et al., 2023; Milligan & Humphries, 2010; Rosell et al., 2005). By harvesting trees and damming rivers, beavers create most small lakes and wetland areas in the boreal forest (Hood & Bayley, 2008; Snodgrass, 1997).

Beavers alter the structure and function of forest ecosystems. The lentic environment created by the impounded water of a beaver pond is essential to many wetland-dependent organisms and increases local biodiversity. These rodents also create gaps in the canopy that enhance the heterogeneity and resilience of forest stands (Cunningham et al., 2006; Westbrook et al., 2011). Despite this significant impact, there remains a knowledge gap regarding the ecological strategies used by beavers to occupy their territory in the boreal forest, specifically in conifer stands. Understanding this aspect is crucial to minimize beaver impacts on human infrastructure and activities, especially with the expected migration of temperate forests northward under climate change (Boisvert-Marsh et al., 2014; Jarema et al., 2009; McManus et al., 2012; Tape et al., 2018).

Habitat and diet are key drivers of the beaver's territorial occupation strategies. Beavers tend to prefer habitats with a low stream gradient, low Strahler order, stable and slow-running water levels, deciduous-covered banks, and loose soil substrate to build dams and ensure sufficient food resources (Feldman et al., 2020; Macfarlane et al., 2017; Novak et al., 1987). Beavers are generalist herbivores; although they prefer species like poplar and willow, beavers can thrive on a wide array of plant species (Gallant et al., 2004; Müller-Schwarze et al., 1994; Vorel et al., 2015).

The territorial occupation dynamics of a species are conditioned by the area they use and the duration of their presence. Beaver territorial limits and browsing trips are usually limited to a 100 m radius from shore because they rely on the safety of their lodge to avoid predators such as bears and wolves (Collen & Gibson, 2000; Gallant et al., 2004). Their territorial occupation averages 2.6 years to several decades (Hyvönen & Nummi, 2008; Johnston & Naiman, 1990; Nummi & Kuuluvainen, 2013), and this occupation time is

highly dependent on regional climate and geomorphological characteristics, colony density, and available resources (Campbell et al., 2005; Jenkins, 1981; Touihri et al., 2018; Tremblay et al., 2017). The average occupation time and territory size of beaver in the Canadian boreal forest, especially in conifer stands, remain unknown, as is the effect of lake size on beaver occupation dynamics.

Many factors influence the territorial occupation of beavers. Because North American beavers occupy a broad spectrum of ecoregions from Mexico to Alaska, territory size and occupation duration vary depending on geographic location (Rosell et al., 2005). Occupation can last less than three years in oligotrophic settings to several decades in more productive water bodies (Hyvönen & Nummi, 2008; Johnston & Naiman, 1990; Nummi & Kuuluvainen, 2013). The quantity of woody plants consumed per year is also influenced by latitude, as northern beaver colonies require a substantial food cache to survive through the cold season (Hartman & Axelsson, 2004). Driving factors that can increase occupation time include access to human-logged areas, as palatable species tend to grow in these areas, the use of multiple lodges on the same territory, the availability of palatable species, and the rate at which these plants regrow (Bluzma, 2012; Johnston & Naiman, 1990; Labrecque-Foy et al., 2020; McMaster & McMaster, 2001; Westbrook, 2021). Factors that can reduce occupation time include natural disturbances, such as insect outbreaks and forest fires (Naiman et al., 1988; Remillard et al., 1987), depletion of available palatable species, and drastic or frequent changes in water levels (Bloomquist et al., 2012; Pollock et al., 1995; Swinnen et al., 2017). Lastly, local colony density also affects the territory size and resource availability (Herr & Rosell, 2004). However, the effects of forest stand type and lake size on browsing distance and occupation duration have yet to be determined. The consequence is an absence of data regarding the territorial occupation dynamics of beaver in the boreal forest biome, a region where colony densities are high and deciduous trees are not dominant.

Our goal was to evaluate the influence of habitat characteristics (lake size and stand composition) and diet on the spatial and temporal occupation of beaver in eastern Canadian boreal forests. Specifically, we aimed to measure the maximum browsing distance from the lodge and occupation duration among different forest stands (deciduous, mixed, and coniferous) and lake sizes (small, medium, and large). We predicted that (1) maximum browsing distance would increase where the availability of deciduous species

is reduced and decrease as lake size increases, as a larger perimeter favors greater resource accessibility; (2) occupation would be longer in deciduous stands and large lakes because of greater resource availability (Fryxell & Doucet, 1993; Westbrook, 2021); and (3) macrophyte consumption would increase with conifer abundance, as these aquatic plants provide an alternative source of food for beaver (Milligan & Humphries, 2010; Parker et al., 2007).

2.3 Materials and methods

2.3.1 Study area

Our study area was located in the Abitibi-Témiscamingue region of Québec, Canada (Figure 1a). This region has two distinct bioclimatic domains: the balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.)–white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and the balsam fir–yellow birch (*Betula alleghaniensis* L.) domains (Blouin & Berger, 2002). Regional climate is humid continental (Natural Resources Canada, 2022) with a mean annual temperature of 1.5 °C and precipitation averaging 923 mm per year (1981–2010) (Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs [MELCCFP], 2024). The growing season lasts 175 to 182 days per year. The topography is relatively flat with an elevation range of 240 to 450 m. The dominant tree species are black spruce (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenburg), balsam fir, aspen (*Populus tremuloides* Michx.), and white birch (Blouin & Berger, 2002; Girona, Pajares, et al., 2023; Gosselin, 2003). The region has over 20,000 lakes and the highest estimated density of beavers in the province at 5.5 colonies per 10 km^2 (Fortin et al., 2001; Hasan et al., 2023). Approximately 1000 licensed trappers practice beaver trapping to regulate populations (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs [MFFP], 2020).

2.3.2 Experimental design

We studied 61 lakes and ponds (Figure 12b). The term “lake” will be used throughout the paper to refer to both types of water bodies. Lake selection was based on three criteria: trappers’ activity, forest stand type, and lake size. Three types of forest stands were considered: deciduous (n = 24), mixed (n = 22), and coniferous (n = 15). The lakes were categorized by area to evaluate the effect of lake size on occupation dynamics: small (0–4 ha, n = 16), medium (>4–8 ha, n = 16), and large (>8 ha, n = 29).

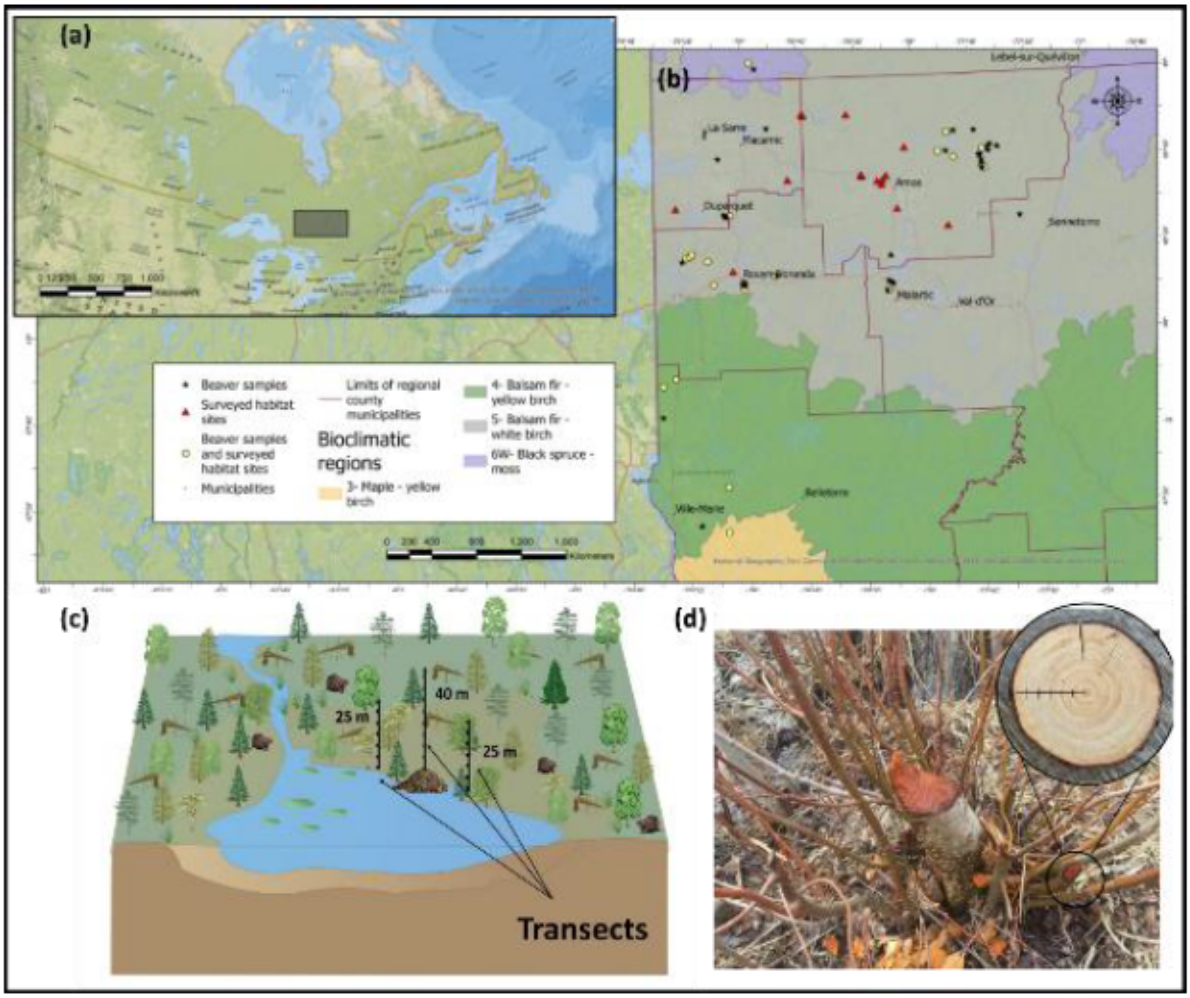


Figure 12. (a, b) Location of the collected beaver samples and associated beaver habitat sites; (c) sampling strategy around study lakes; (d) example of coppicing of alder from beaver browsing. Source: Melanie Arsenault.

2.3.3 Sampling and data compilation

Beaver carcasses were collected during the 2021–2022 trapping season (October 18, 2021, to March 21, 2022) by 11 trappers. Each trapper received a sampling kit containing the research protocol, the necessary measurements, and prefilled carcass identification tags. Beavers had to come from a lake or a pond having a lodge. Two freezers (storage at −22 °C) at the University of Québec in Abitibi-Témiscamingue (UQAT) were made available for the carcasses: one each at the Amos and Rouyn-Noranda campuses. Trappers donated either complete carcasses or a combination of organs and hair samples, frozen upon capture or within two hours of capture. Trappers recorded the geographic coordinates of the trapping location and the physical characteristics of the trapped

beavers: individual weight (in kg), total body length (in cm), tail length and width (in cm), age categories (adult or juvenile), and sex (determined by palpation).

To characterize the habitats, we relied on the *Données ouvertes* and *Forêt ouverte* websites of Québec's ministère des Ressources Naturelles et des Forêts ([MRNF], 2023a; 2023b) to determine lake area (in ha), forest stand type (deciduous, mixed, or coniferous), slope (percentage categories), the distance to the closest road within 200 m (in m), and the distance to the closest harvested area (within 100 m and cut in the last 20 years, in m) of each surveyed site.

We applied a dendrochronological approach used by Paşca et al. (2016) and Labrecque-Foy et al. (2020) to determine the duration of beaver occupation at a site. At each site, we established three parallel transects perpendicular to the shoreline (Figure 12c). The 40 m long middle transect, starting from the point on shore located closest to the lodge, served to determine the furthest distance with browsing signs. The two 25 m long outer transects were established 10 m away on either side of the central transect. Along each transect, we sampled a square plot (1 m^2) every 5 m, for a total of six sampling plots on the 25 m transect and nine on the 40 m transects. Within each sampling plot, we identified signs of beaver browsing in the form of coppices. If present, we cut the largest coppice transversally at its base with pruning shears and counted the number of annual tree rings present from pith to bark (Figure 12d). We considered the total number of rings as the number of growth years since browsing.

2.3.4 Laboratory analyses

We used tail and body measurements as an index to assess the health status of individual beaver (Parker et al., 2017). The width and length of the tail may vary depending on the season and available resources, as it serves as a fat storage organ in beavers, whereas the total body length remains constant throughout the year (Aleksiuk, 1970; Smith, 1997). To evaluate the beavers' ability to store extra energy, we calculated the ratio of tail area to overall body length (Parker et al. (2017).

In the laboratory, we dissected the beaver carcasses (n = 97) to retrieve three tissue samples: hair, muscle, and liver (referred to as tissues for brevity) (Parker et al., 2017). The samples were taken consistently from the same body location. These specific tissues were selected because their cell turnover rates are associated with different time windows

of the beavers' diet (Carter et al., 2019). The liver provides insight into the diet from one to three weeks prior to sampling (winter diet in this case), the muscle reflects the diet from four to six weeks prior (late fall diet), and the hair, being an inert tissue, represents the diet since the beaver's last molt. Because beavers typically molt in late September, the hair tissue reflects the early fall diet. These timings are approximate.

After dissection, the samples were freeze-dried for 72 h and then ground. We weighed 1.0 mg (±10%) of each sample using a microbalance (Sartorius Lab instruments CP2P, Göttingen, Germany) and encapsulated them in an 8 × 5 mm pressed tin combustion cup. The samples were sent to the Laboratoire d'analyse en écologie aquatique et en sédimentologie (LAEAS) at the University of Québec in Trois-Rivières (UQTR). Samples were analyzed using an elemental analyzer (Elementar Pyrocube, Langenselbold, Germany) interfaced with an IRMS mass spectrometer (Thermo-Fisher Scientific Delta V Plus, Waltham, MA, United States). Stable isotope values are presented in standard delta notation following the formula

$$\delta X\,(‰) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3\,, \qquad \text{Eq. 1}$$

where X is ^{13}C or ^{15}N, and R is the $^{13}C/^{12}C$ or $^{15}N/^{14}N$ isotopic ratio. The values were normalized to the international reference materials, USGS 40 ($\delta^{13}C$ = –26.39‰; $\delta^{15}N$ = –4.52‰) and USGS 41 ($\delta^{13}C$ = 37.63‰; $\delta^{15}N$ = 47.57‰), atmospheric N_2 ($\delta^{15}N$) and Vienna Pee Dee Belemnite ($\delta^{13}C$). Working standards were run every 10 samples to monitor instrument performance and verify data normalization. The laboratory standards had a precision of ±0.3‰ for C and N. No pre-analysis lipid treatment was applied to the samples.

We also collected leaf or needle samples of all dominant plant species observed at each site (coniferous, deciduous, herbaceous, and macrophytes). Samples were freeze-dried for 72 h and then ground. Between 3.0 and 3.2 mg of each sample was placed in a tin combustion cup and sent for $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis at the Stable Isotopes in Nature Laboratory (SINLAB) at the University of New Brunswick. The samples were loaded into a PN150 autosampler and analyzed in a similar continuous-flow mode (Costech Analytical Technologies; Valencia, CA; USA) with an NC2500 elemental analyzer (Carlo-Elba; Milan; Italy) and a Delta V Plus isotope ratio mass spectrometer via a Conflo-IV interface

(Thermo-Fisher Scientific; Waltham, MA; USA). The total analytical uncertainty was estimated to be less than 0.2‰ ($\delta^{13}C$: 0.16‰ and $\delta^{15}N$: 0.19‰).

2.3.5 Data analysis

We used ANOVA to compare the mean maximum browsing distance and occupation duration among lake size categories, forest stand types, and slopes. Multiple linear regressions were conducted to assess correlations between occupation time, maximum browsing distance, $\delta^{13}C$ in tissues, and health index per lake. The independent variables included lake size in hectares, type of forest stand, maximum browsing distance, distance to the closest road, and distance to the closest harvested area (see Annexe 2). We used the simmr package in R version 4.3.2 to model the isotopic mix of the diet (Govan & Parnell, 2023; R Core Team, 2023). The model output of each tissue was kept separate because each corresponds to a different time window. We applied a specific trophic enrichment factor (TEF) for each tissue rather than a generic average value. The TEF for liver, hair, and muscle were each estimated using the SIDER package in R, as no existing TEF data were found for *Castor canadensis* (Healy et al., 2017; R Core Team, 2023).

2.4 Results

2.4.1 Spatial dynamics

The maximum browsing distance was significantly different among the lake size categories (Figure 13a). It was significantly shorter in medium lakes (mean = 17 m) than in the small (33 m) and large lakes (26 m) ($F_{(2,49)}$ = [8.663], $p \leq 0.01$). Maximum browsing distance was therefore 97% longer in small and 57% longer in large lakes than in medium lakes. The type of forest stand did not influence maximum browsing distance (means of 21, 23, and 28 m respectively, Figure 13b), despite the marked variability observed in deciduous stands, nor did slope, the presence of a road, or the presence of forest harvest activities.

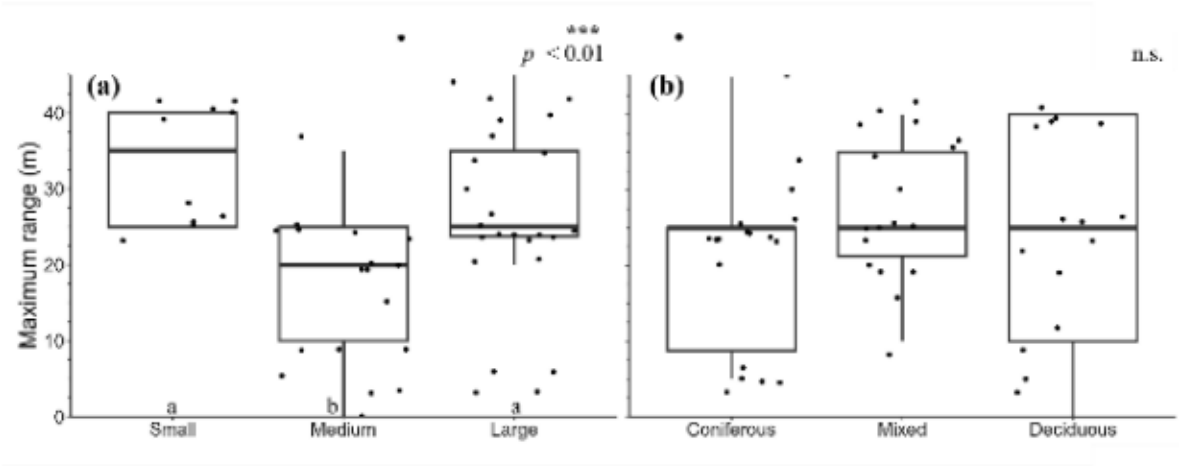


Figure 13. Maximum browsing distance according to (a) lake size category and (b) forest stand type. Significance: *, 0.001; **, 0.01; *, 0.05; nonsignificant, n.s.**

2.4.2 Temporal dynamics

Mean occupation time was influenced by the lake size category (Figure 14a) ($F_{(2, 42)}$ = [6.548], p = 0.003, Figure 16a), being significantly longer in large lakes (7.5 years, SD = 3.26) compared to smaller ones. In comparison, the mean occupation time was 234% shorter in small lakes (3.3 years, SD = 3.86) and 45% shorter in medium lakes (5.2 years, SD = 2.2). The type of forest stand had no significant effect on mean occupation time (Figure 14b).

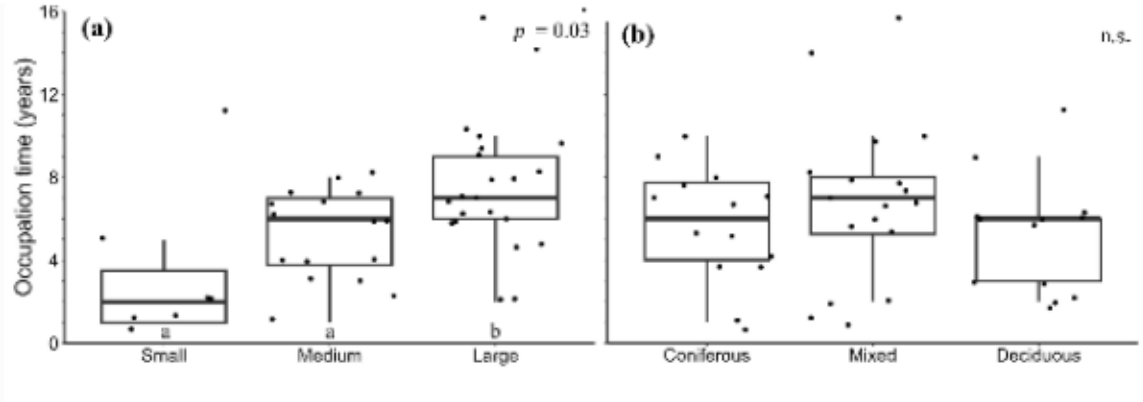


Figure 14. Mean occupation time per colony according to (a) lake size category and (b) forest stand type. Significance: *, 0.001; **, 0.01; *, 0.05; nonsignificant, n.s.**

2.4.3 Diet and food sources

The $\delta^{13}C$ ratios differed significantly among all three tissues ($F_{(2, 199)}$ = [378.6], $p < 0.001$) (Figure 15). Hair samples had the highest enrichment (mean ± SD = –25.0‰ ± 0.5‰), whereas the liver had the lowest (mean ± SD = –27.1‰ ± 0.5‰). Muscle tissue fell in between (mean ± SD = –26.1‰ ± 0.6‰). However, there was no significant difference in $\delta^{13}C$ levels (across all tissues) in relation to lake size, forest stand type, slope, or geographic subregion. When each tissue was analyzed separately, $\delta^{13}C$ in hair and muscle showed significant differences between deciduous and coniferous stands ($F_{(2, 81)}$ = 4.622, p = 0.01 and $F_{(2, 18)}$ = 4.195, p = 0.03 respectively) (Figure 15a and 15b). Liver $\delta^{13}C$ did not differ significantly among all forest stand types ($F_{(2, 94)}$ = 0.258, p = 0.773) (Figure 15c).

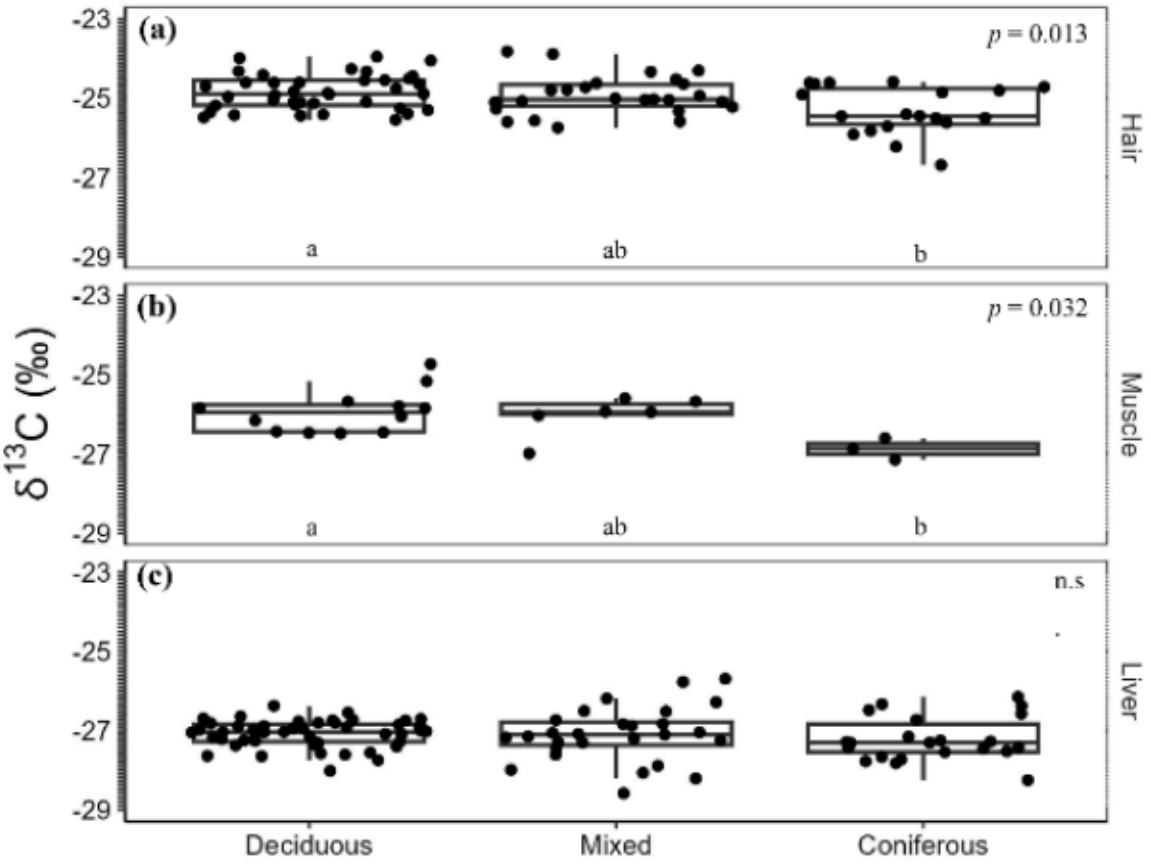


Figure 15. Values of δ13C in beaver tissues according to forest stand type from which the tissues originated. The δ13C in deciduous and coniferous stands differed significantly from each other but were similar among all stand types for the liver samples.

Macrophytes were present in 10 of the 23 sampled lakes. Macrophytes were similarly distributed across the lake size categories (small = 3, medium = 3, large = 4), but they were three times more common in deciduous forest stands (n = 6) than in mixed (n = 2) and coniferous stands (n = 2). Their presence affected maximum browsing distance ($F_{(1, 342)}$ = [10.59], p = 0.001). Maximum browsing distance was longer (mean = 25 m) when macrophytes were present ($F_{(1, 342)}$ = [10.59], p = 0.00125). Macrophyte presence did not affect mean occupation duration ($F_{(2, 342)}$ = [2.507], p = 0.114), and the presence/absence of macrophytes in the lake did not affect diet (all tissues combined and separated) ($F_{(1, 152)}$ = [0.065], p = 0.798 for all tissues, $F_{(1, 72)}$ = [0.343], p = 0.56 for liver, $F_{(1, 59)}$ = [0.188], p = 0.667 for hair, and $F_{(1, 17)}$ = [4.156], p = 0.0573 for muscle).

The diet model showed a different composition in each tissue. Hair samples averaged the least negative $\delta^{13}C$ values and highest $\delta^{15}N$ values of all tissue types (Figure 16c), whereas liver samples demonstrated the highest proportion of conifer in the diet (Figure 16a).

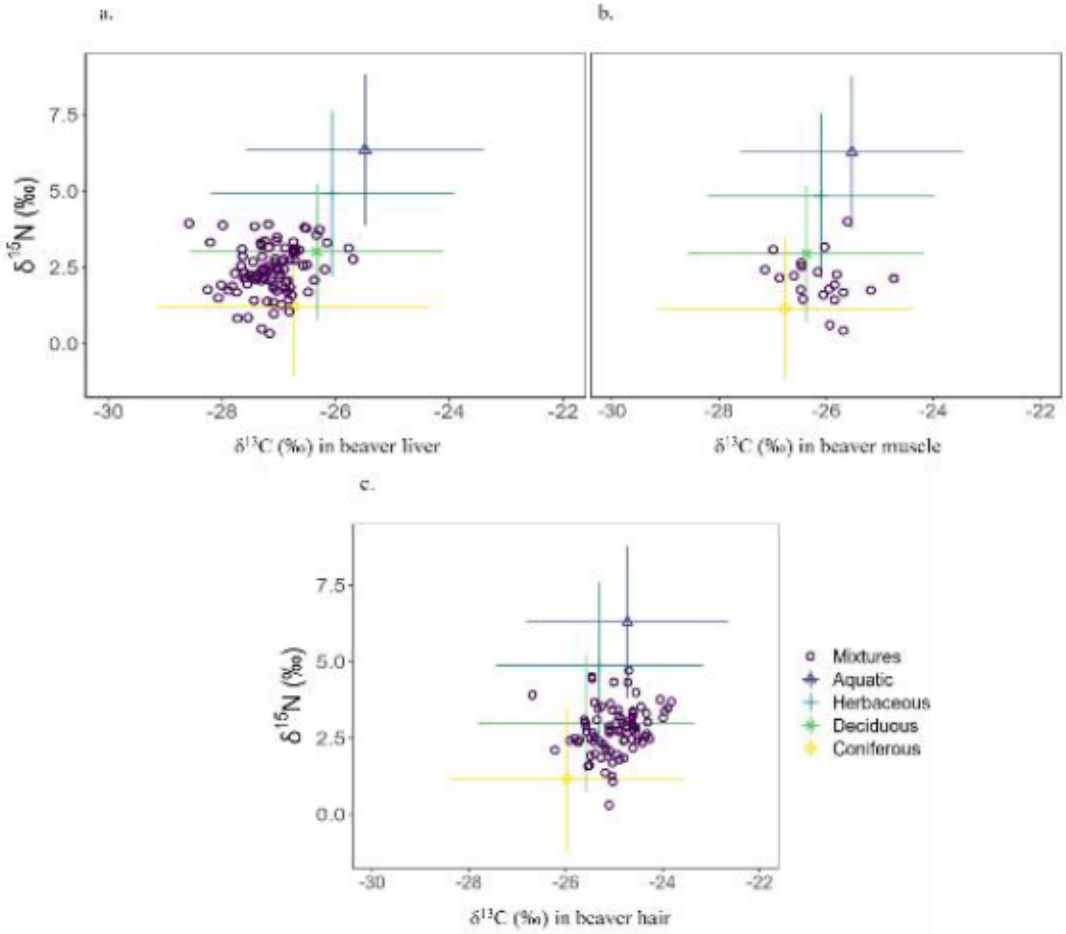


Figure 16. Stable isotopes in beaver (a) liver, (b) muscle, and (c) hair according to surveyed habitats. Crosses represent the mean and standard deviation of the δ13C and δ15N for each group of plants.

2.4.4 Health index

The health index was similar across all lake size categories and types of forest stands ($F_{(2,86)}$ = [0.443], $p = 0.643$ and $F_{(2,86)}$ = [0.358], $p = 0.7$ respectively). We found no significant correlations between the health index and lake area, proximity to a road, maximum browsing distance, or occupation time, when taken individually. Nor did we find

a correlation between the health index and the $\delta^{13}C$ ratio in the liver tissue ($F_{(1,87)}$ = [1.4773], p = 0.228).

The stepwise multiple linear regressions showed the driving factors of the health index were forest type and distance to the closest road, explaining 52% of the variance (R2) (Table 1). Stand type, lake area, and distance to the closest road explained 58% of the variance (R2) of occupation time, whereas forest stand, lake area, and the distance to the closest road explained 62% of the variance (R2) of the maximum browsing distance. The $\delta^{13}C$ ratios (R2 of 59%) increased with lake area and maximum browsing distance (Figure 6).

Tableau 3. Stepwise multiple linear regressions of health index, occupation time, maximum browsing distance, and diet (δ13C values).

Response variable	R^2	Model *p*-value	Independent variable	Slope	Standard error	*t*-ratio	VIF (Variance inflation factor)	*P*-value
Health index	0.519	0.001	Forest stand (intercept)	3.1578	0.1987	15.888	1.5924	**<0.0001**
			Forest stand (deciduous)	−1.3070	0.2872	−4.550		**0.0002**
			Forest stand (mixed)	−0.9408	0.3529	−2.665		**0.016**
			Distance to nearest road	0.0074	0.0023	3.260	1.5924	**0.004**
Occupation time (years)	0.579	0.011	Forest stand (intercept)	10.2239	1.8688	5.471	2.8027	**0.0002**
			Forest stand (deciduous)	−1.6308	1.9522	−0.835		0.423
			Forest stand (mixed)	7.6609	2.4074	3.182		**0.01**
			Area	−0.4816	0.1482	−3.249	1.9652	**0.009**
			Distance to nearest road	−0.0401	0.0125	−3.207	1.5591	**0.009**
Max browsing distance	0.618	0.007	Forest stand (intercept)	0.5239	6.2656	0.084	2.8027	0.935
			Forest stand (deciduous)	30.9398	6.5451	4.727		**0.001**
			Forest stand (mixed)	30.4175	8.0711	3.769		**0.004**
			Area	0.6731	0.4969	1.354	1.9652	0.205
			Distance to nearest road	−0.0663	0.0419	−1.583	1.5591	0.144
$\delta^{13}C$	0.587	0.002	(Intercept)	−27.9609	0.2665	−104.92		**<0.0001**
			Area	0.0733	0.0187	3.922	1.0360	**0.002**
			Max. browsing distance	0.0155	0.0087	1.775	1.0360	0.101

2.5 Discussion

As a keystone species, beavers preserve wetlands, stabilize water levels, and increase forest resilience (Cunningham et al., 2006; Gallant et al., 2016; Hering et al., 2001; Puttock et al., 2021; Stringer & Gaywood, 2016; Westbrook et al., 2011). Despite this ecological importance, there is still limited research on the territorial occupation dynamics of beavers. In this study, we examined 61 lakes and 97 beaver carcasses, finding that lake size is the main driver of territorial occupation dynamics for beavers, with resource availability having a limited effect. This study significantly enhances our understanding of beaverecology in a region with a high beaver density. Our research used dendroecology and stable isotope analysis as effective tools to study beaver occupation patterns, making it the first study to use stable isotope analysis on the boreal forest beaver diet across different habitat characteristics.

2.5.1 Spatial dynamics

Spatial and temporal dynamics are highly correlated for many species, as territory size determines occupation time (Graf et al., 2016). However, our study is the first to demonstrate the importance of lake size on beavers' territorial occupation dynamics in the boreal biome. Therefore, the maximum observed browsing distance that beavers will forage from the lake is a good indicator of territory size. We found that the shortest maximum browsing distance was associated with medium-sized lakes (4–8 ha), which is likely the optimal territory size that a beaver colony can defend and occupy (Campbell et al., 2005). Optimal territory size varies depending on the region, ecotone, local population density, habitat quality, and the number of members per colony; therefore, no consensus exists on optimal territory size for beavers (Campbell et al., 2005). Occupying a large territory consumes a high amount of energy and requires much time to defend and patrol, even when more resources are available (Mayer et al., 2017). In our study area, we found that the optimal territory size for a colony ranged from 4 to 20 ha. We also observed that the maximum browsing distance increased rapidly in lakes 20 ha and larger but was not correlated with occupation time, likely because of the presence of other nearby beaver colonies. The maximum browsing distance was not influenced by the type of forest stand, slope, presence of a harvested area, or presence of a road. Thus, beavers have a generalist strategy and a high adaptability (Baker & Hill, 2003; Jenkins, 1975).

2.5.2 Temporal dynamics

Most disturbances caused by beavers are related to the colonization of new habitats (Johnston & Naiman, 1990). Thus, understanding the factors influencing occupation time is essential for anticipating potential changes in the ecosystem. In our study, beavers stayed longer in the larger lake category (mean 7.5 years), implying that lake size influenced occupation time. A larger lake provides a longer perimeter and therefore more access to resources, which can delay resource depletion on the territory. Graf et al. (2016) also found a territory size–dependent trade-off between resource benefits and defense that was more advantageous to beaver in larger lakes. Colonies in larger lakes spend more time patrolling but stay closer to the shore to browse, whereas colonies in smaller lakes must forage further inland to browse because of resource depletion and therefore face a higher risk of predation (Graf et al., 2016). In our study, occupation time tended to increase with lake size but was significantly longer only in lakes larger than 8 ha, probably because of a higher availability of food resources associated with a longer perimeter. Other variables, such as frequent fluctuations in beaver pond water levels, may also influence occupation time, as entrances must remain constantly submerged and deep enough (minimum 0.7 m) to prevent freezing in winter (Bloomquist et al., 2012; Hartman, 1992).

2.5.3 Diet and health

Diet composition affects territory use and helps predict beaver damage in forest stands (Gallant et al., 2004). Therefore, it is essential to examine beavers' feeding strategies in landscapes with fewer palatable species (Fryxell & Doucet, 1993). The $\delta^{13}C$ values were similar across all categories of lake size and forest stand types but differed significantly among tissues (Figure 4). In our study, hair samples had the highest $\delta^{13}C$ values, whereas liver samples had the lowest. Muscle samples had intermediate $\delta^{13}C$ ratios. Depleted $\delta^{13}C$ ratios (approx. −27‰) are associated with terrestrial woody plants like coniferous and deciduous trees (Grosbois et al., 2020), whereas enriched $\delta^{13}C$ values (between approx. −22‰ and −20‰) are associated with herbaceous plants and macrophytes (Grosbois et al., 2017; Kumar et al., 2016; Meyers, 1994). The observed $\delta^{13}C$ ratios can also reflect different seasons (Carter et al., 2019).

The enriched $\delta^{13}C$ ratios in hair samples suggest a diet high in herbaceous plants and macrophytes in the early fall, whereas the depleted $\delta^{13}C$ ratios in the liver samples reflect

a winter diet mainly composed of coniferous and deciduous woody plants, consistent with the use of a food cache (Carter et al., 2019). Beavers experience unique conditions during winter when fresh foliage is unavailable and terrestrial access is limited. They rely on the stored underwater food cache accumulated outside their lodge in the fall, supplemented with occasional macrophyte rhizomes from the lake floor (Jenkins & Busher, 1979). Previous studies mentioned beaver browsing on conifers, but it was assumed to be for construction and repairs rather than consumption (Flynn, 2006). Our stable isotope data demonstrates that beavers do consume conifers in boreal forest settings, primarily during winter when deciduous resources are scarce.

The abundance, diameter, and density of palatable deciduous trees can positively affect beavers' spatial dynamics (Fryxell & Doucet, 1993). However, in coniferous forest stands with fewer palatable species, beavers may use alternative strategies to avoid increasing browsing distance or delaying migration. To conserve energy and reduce predation risk, beavers may consume other sources such as macrophytes and conifers rather than embarking on longer browsing trips (>50 m) (Gallant et al., 2016; Westbrook, 2021). We also examined the influence of macrophytes on diet composition. Milligan and Humphries (2010) found that macrophytes could account for up to 80% of a beaver's diet in autumn and winter. In our study, macrophytes were most prevalent in hair and muscle samples (early and late fall) and least prevalent in the liver (winter). Although there were no differences in $\delta^{13}C$ between lakes with and without macrophytes, the results indicated a tendency toward a greater consumption of herbaceous plants and macrophytes in deciduous stands than in coniferous stands, contrary to our hypothesis. This observation could be explained by beavers' opportunistic feeding strategy and the greater abundance of macrophytes in deciduous stands than in mixed or coniferous stands. Although we were unable to quantify the use of herbaceous plants and macrophytes in the beavers' diet, our study revealed a seasonal shift suggesting increased consumption of these resources in the fall (Phillips & Gregg, 2003). Further research using stable isotope analysis across different biomes and habitat characteristics would greatly enhance our understanding of conifer consumption in beavers.

The health index from the tail serves as a valuable tool for assessing the well-being of beaver colonies in the surrounding forest stand and the quantity/quality of available

resources. In our study, the health index remained constant regardless of stand type or lake size. We specifically relied on liver samples for this assessment because the beavers were captured in late fall and winter, which best corresponds to the diet time window recorded by the liver samples. The lack of correlation with the health index suggests that beavers possess a high level of adaptability, enabling them to thrive independently of the available resources in their habitat (Gallant et al., 2016; Touihri et al., 2018).

2.5.4 Implications for ecosystem-based forest management

In recent decades, ecosystem-based forest management has aimed to simulate natural disturbance effects on forest landscapes to reduce differences between natural and managed stands and increase forest resilience (Gauthier et al., 2009; Girona, Morin, et al., 2023; Johnstone et al., 2016). Understanding the natural disturbance regime of a region is crucial for achieving these goals (Girona, Aakala, et al., 2023). This management approach primarily focuses on major, intense disturbances, e.g., fire and insects, rather than smaller-scale, secondary disturbances such as beavers (Molina et al., 2022). However, incorporating beavers as a common natural disturbance into boreal forest ecosystem-based management plans could be a useful framework, especially considering their expected increase because of climate change (Boisvert-Marsh et al., 2014; Jarema et al., 2009; McManus et al., 2012; Tape et al., 2018).

Our study is the first to demonstrate that lake size significantly influences a beaver's territory occupation time and maximum browsing distance in the boreal forest. Thus, beavers inhabiting large lakes are less likely to relocate in the near future. Forest managers can use this information, along with other factors identified in our study, to choose suitable sites for harvesting or infrastructure installation that are less susceptible to beaver damage. This can help prevent and minimize the costs and conflicts associated with human–beaver interactions (Tremblay et al., 2017).

2.6 Conclusion

The territorial occupation by beavers is a complex, poorly understood, and quite understudied phenomenon (Curtis & Jensen, 2004; Feldman et al., 2020; Labrecque-Foy et al., 2020). In this study, we found that the spatiotemporal use of the territory was primarily influenced by lake size and that resource quality and availability had limited effects. Over time, however, an established beaver colony can adapt the size of its pond to reach additional resources farther inland. To extend their occupation time, beavers also

adapt by shifting their browsing to alternate food choices, e.g., macrophytes and conifers, rather than migrating to a new territory (Swinnen et al., 2017). Our study demonstrated that beavers are very adaptable, from the way they occupy their territory to how they use available food resources. Our results will be helpful for predicting and minimizing the impact of beavers on forest ecosystems, and we recommend further research focused on the adaptability and resilience of this species, as climate change will cause a northward shift in the distribution range the deciduous trees preferred by beavers (Boisvert-Marsh et al., 2014; Jarema et al., 2009; McManus et al., 2012; Tape et al., 2018).

3 CONCLUSION GÉNÉRALE

3.1 Contribution scientifique

Outre l'humain, le castor est l'animal qui modifie le plus son environnement dans la forêt boréale. Il tient non seulement un rôle d'agent de perturbation, mais il est aussi un ingénieur d'écosystème et une espèce clé. Les édifications (huttes, barrages) qu'il construit modifient et impactent le paysage à très long terme, parfois même pendant près d'un siècle (Goldfarb, 2018). Ses actions façonnent la forêt boréale et sont responsables de la formation et de la présence de la majorité des étangs dans ce biome (Hood & Bayley, 2008; Snodgrass, 1997). Comme il crée un habitat propice à de nombreuses autres espèces (orignaux, amphibiens, sauvagine, poissons, etc.), sa présence dans le paysage est très importante pour la santé de l'écosystème en entier. Les étangs qu'il crée structurent le milieu forestier, hydrique, géologique et physicochimique, et apportent une complexité paysagère qui modifie la dynamique des sédiments et du stockage de carbone (Grosbois et al., 2023; Naiman et al., 1986; Westbrook, 2021; Wohl, 2013). Son comportement, ses stratégies d'alimentation et d'occupation du territoire sont donc des éléments clés à comprendre afin de tenir compte de l'omniprésence de cet animal dans le biome boréal et dans les stratégies d'aménagement forestier durables. Une des grandes contributions de notre étude a été de démontrer que la taille du lac dans lequel vit la colonie de castors a un impact significatif sur la grandeur de son territoire et la durée de son occupation.

Le castor est une espèce difficile à étudier due à son écologie à la fois terrestre et aquatique. La majorité des études sur l'écologie du castor sont faites à partir d'observations directes sur le terrain. Une autre contribution de notre étude a été au niveau méthodologique. Notre étude a utilisé deux approches novatrices peu employées dans l'étude de l'écologie du castor: la dendroécologie et les analyses d'isotopes stables. La dendroécologie nous a permis de déterminer que la taille des lacs impacte la dynamique d'occupation du territoire par le castor contrairement au type de peuplement ou de la pente. Seules quelques études ont utilisé les isotopes stables pour quantifier l'apport des plantes aquatiques dans la diète du castor (Severud, 2011; W. J. Severud et al., 2013; William J. Severud et al., 2013). L'utilisation de cette méthode dans notre étude nous a permis de démontrer que la saison (disponibilité des ressources) influence la composition de la diète du castor. Les analyses ont révélé une utilisation des plantes

herbacées et des macrophytes dans la diète des castors, ainsi que l'ingestion de conifères en période hivernale. Cela a été possible grâce à l'utilisation des ratios de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ dans trois différents tissus ou organes, ce qui a révélé les composantes principales de la diète du castor sur trois saisons différentes. L'analyse de ces données a aussi requis le calcul d'un taux d'enrichissement trophique unique à chaque organe/tissus pour le $\delta^{13}C$ qui est maintenant catalogué pour usage futur.

Nous avons aussi apporté une contribution scientifique originale sur la connaissance de l'écologie du castor. Notre étude a révélé une grande résilience et capacité d'adaptation de la part du castor, soit par son indice de santé ou par les absences de corrélations ou significativités trouvées entre les paramètres étudiés et les variables indépendantes. L'indice de santé par exemple, destiné à mesurer la forme physique des individus et calculé selon un ratio de la longueur de la queue sur la longueur totale de l'animal, n'a pas montré d'influence du type de peuplement, de la taille du lac, ou de la sous-région où les individus se trouvaient (Parker et al., 2017). Cette grande capacité d'adaptation confère aux castors la possibilité de s'épanouir dans une grande diversité de milieux. Et puisqu'il est plutôt généraliste, cela lui permet aussi d'habiter une multitude d'écorégions et d'être omniprésent dans certaines régions du Canada et des États-Unis (Rosell et al., 2005).

Notre étude a ainsi pu élucider certains mécanismes de perturbation naturelle apportés par le castor dans la forêt boréale. Étant donné sa quasi-omniprésence dans ce biome, ces informations sont importantes pour comprendre la dynamique et la structure des écosystèmes dans lesquels il vit. Les résultats que nous avons obtenus seront donc très utiles pour inclure cette espèce dans les stratégies d'aménagement forestier écosystémique, afin qu'ils tiennent compte de la présence et de l'impact de cet ingénieur d'écosystème dans la composition du territoire boréal.

3.1.1 La dynamique spatiale

Notre étude a démontré que seule la taille du lac influençait la dynamique spatiale de la colonie. Cette dernière n'a été affectée ni par le type de peuplements forestiers, ni par la pente, ni par la présence d'une aire récoltée, ni par la présence d'une route à proximité. On pourrait expliquer ce phénomène par la capacité que les castors ont à adapter leur stratégie d'approvisionnement selon la qualité et la quantité des ressources disponibles

sur leur territoire au fil du temps (Baker & Hill, 2003). Quand les ressources terrestres diminuent par exemple, la colonie peut modifier son barrage pour faire élever davantage le niveau d'eau de l'étang. Ceci lui permet de se rapprocher davantage d'autres ressources, sans augmenter ses chances de prédation.

La plus courte distance maximale de broutage a été mesurée dans les lacs de 4 à 8 ha (taille moyenne). Cela pourrait s'expliquer par la disponibilité des ressources, le niveau d'eau, et la taille optimale du territoire qu'une colonie de castors peut défendre et occuper (Campbell et al., 2005). Plusieurs études ont été réalisées sur la grandeur optimale des territoires de castor, mais comme celle-ci dépend non seulement du biome ou de la région, mais de beaucoup de facteurs comme la densité de la population locale, la qualité de l'habitat et le nombre de membres par colonie, il reste très difficile d'attribuer une aire optimale du territoire pour une colonie de castors dans notre aire d'étude (Bloomquist et al., 2012; Campbell et al., 2005; Lafond et al., 2003). Cependant, nous avons observé un fait intéressant. En visualisant la distance maximale de broutage en fonction de la superficie des lacs en hectares (en données continues), nous avons observé une distance de broutage qui augmente rapidement dans les grands lacs de plus de 20 hectares, malgré l'absence d'une corrélation.

3.1.2 La dynamique temporelle

Nous avons déterminé une tendance du temps d'occupation à augmenter en fonction de la grandeur du lac, mais ce n'est que dans les lacs de plus de huit hectares où la différence était significative. Les lacs de cette taille comportent probablement plus d'un territoire de castors et donc, plusieurs colonies différentes, ce qui expliquerait une distance maximale de qui ressemble plus à celles aperçues sur un lac de petite taille. Bien qu'un lac de grande taille contienne plus de ressources, il reste un facteur limitant, car il requiert plus d'énergie à l'animal pour le patrouiller et le défendre (Mayer et al., 2017). En regardant nos résultats, on peut suggérer que la taille optimale du territoire pour une colonie dans notre région d'étude peut se situer quelque part entre 4 et 20 hectares. Tout comme pour la dynamique spatiale, aucun des autres paramètres mesurés n'a montré d'impact significatif sur le temps d'occupation du territoire, outre la taille du lac.

Le type de peuplement ou la présence de macrophytes n'ont pas eu d'impact sur le temps d'occupation. D'autres variables hors de notre étude et reliées à la nourriture pourraient en être la cause. Plusieurs auteurs ont observé d'autres facteurs additionnels qui peuvent

influencer la durée d'occupation du territoire par la colonie et mener à son abandon. Les fluctuations fréquentes du niveau de l'eau en sont une, puisque les entrées de la hutte doivent demeurer constamment submergées, et assez profondes pour éviter le gel de la colonne d'eau en hiver (Bloomquist et al., 2012; Feldman et al., 2020; Hartman & Törnlöv, 2006). L'abandon peut aussi être causé par une réduction de la disponibilité des ressources, une perturbation naturelle, une maladie ou par de la prédation (Naiman et al., 1986; Remillard et al., 1987).

3.1.3 La diète

Les analyses d'isotopes stables ont révélé pour la première fois l'ingestion de conifères par les castors en période hivernale. Préalablement, la plupart des études sur la diète du castor se faisaient uniquement sur une base d'observations et le broutage occasionnel des conifères était plutôt associé à l'entretien et la construction des édifications, et non pas pour la consommation (Flynn, 2006). Même si l'étude n'a pas été capable de quantifier avec précision l'apport des macrophytes dans la diète en contexte de forêt boréale, elle a quand même pu démontrer la présence d'une variation saisonnière grâce aux échantillons pris sur différents organes. D'autre part, il est largement connu que l'abondance, le diamètre et la densité des arbres feuillus appétents peuvent affecter positivement la dynamique spatiale des castors, permettant aux castors de brouter plus près de leur plan d'eau en présence de ressources adéquates (Fryxell & Doucet, 1993). Mais dans les peuplements de conifères où les espèces appétentes sont moins nombreuses, les castors peuvent utiliser d'autres stratégies pour éviter d'augmenter leur distance de broutage ou pour allonger leur temps d'occupation du territoire. Comme les longs déplacements de broutage (> 50 m) coutent plus d'énergie et augmentent le risque de prédation, les castors se tournent vers d'autres sources comme les macrophytes et les conifères pour leur consommation (Gallant et al., 2016 ; Westbrook, 2021).

3.2 Limitations de l'étude

Cette recherche a fourni d'importantes contributions scientifiques, mais elle a ses limitations méthodologiques et logistiques. La datation de l'occupation du territoire est limitée par l'approche dendroécologique par exemple, qui elle, est limitée par le temps de survie pré-décomposition des souches broutées, la résolution et la précision.

L'utilisation des taillis résultant du broutage par le castor pour dater sa présence sur un territoire a déjà été utilisée. Paşca et al. (2016) l'ont utilisé pour déterminer l'entrée des castors sur un territoire roumain, et Labrecque-Foy et al. (2020), l'ont aussi utilisé pour déterminer le patron d'occupation et d'alternance des huttes par des colonies de castors au Canada. Cependant, cette méthode a des limites de précision et de résolution. L'identification de l'année de broutage est précise à ± un an, dépendamment si le broutage est arrivé dans ou en dehors de la saison de croissance. Cette méthode est aussi limitée sur l'échelle de temps. Une souche broutée se désintégrera entièrement après 20 à 30 ans selon l'espèce, ne laissant aucun indice de l'événement de broutage par le castor. On ne peut donc pas reconstruire une échelle temporelle très longue.

Notre étude n'a tenu compte que d'une hutte par territoire, car c'est ce que les trappeurs ont recensé à l'endroit de capture des carcasses. Cependant, plusieurs auteurs ont observé qu'une majorité des colonies de castors utilisent plus d'une hutte sur leur territoire et qu'elles alternent selon la disponibilité saisonnière des ressources (Bloomquist et al., 2012; Bluzma, 2012; Labrecque-Foy et al., 2020). Afin d'éviter cette limitation, nous recommandons donc d'inventorier les différentes huttes d'un même territoire et de les inclure dans les prochaines études futures.

Une attention particulière devrait être apportée au nombre de petits lacs recensés. Il nous a été difficile d'en trouver un nombre convenable situé dans les divers types de peuplement et différentes tailles de lac, car les castors réparent et modifient constamment leurs édifications, ce qui affecte la superficie de leur étang. Leur superficie est donc souvent en évolution et peut facilement basculer vers une catégorie de taille supérieure.

3.3 Perspectives de recherche

Plusieurs recherches, basées sur nos résultats et nos approches méthodologiques, pourraient être développées dans l'avenir. Davantage d'informations pourraient ressortir sur la diète et la dynamique d'occupation du castor si l'on refaisait cette même étude dans un contexte où l'on peut observer des colonies de castors possédant plus d'une hutte par territoire. Dans ce cas, la méthode de dendroécologie utilisée ici pourrait aussi être réutilisée pour établir le patron d'alternance des huttes, comme l'ont fait Labrecque-Foy et al. (2020). La même méthodologie, utilisant les isotopes stables, pourrait être réutilisée dans la toundra afin de documenter la récente apparition des castors dans ce biome. Nous aurions pu également ramasser des données et informations complémentaires sur la

dynamique d'occupation du territoire en incluant des appareils de télémétrie pour suivre les individus en continu.

Le potentiel d'utilisation d'outils de modélisation comme Landis II pourrait aussi être grandement bonifié s'il incluait une extension d'information sur les castors. Quantifier et cartographier ces informations dans un tel logiciel pourrait grandement améliorer les stratégies de mitigation et de prévention des conflits avec ce mammifère boréal (Ameray et al., 2024; Hof et al., 2021). Le développement et l'utilisation grandissante de l'ADN environnemental représentent aussi un grand potentiel de recherche pour la reconstruction de la dynamique d'occupation du territoire du passé. Cette méthode pourrait aussi être combinée à d'autres méthodes paléoécologiques pour accomplir cet objectif, car très peu de données existent à ce sujet.

3.4 Recommandations pour la résolution de conflits

La gestion du castor, en tant qu'espèce aquatique et terrestre, représente un grand défi. Elle ne peut se faire qu'en prenant en compte toute la complexité qu'il apporte en créant des étangs dans le paysage forestier ainsi que leurs interactions (Grosbois et al., 2023; Grosbois et al., 2020). De plus, son territoire étendu et sa grande aire d'influence impliquent qu'une gestion intégrée de l'espèce avec son habitat se fasse en incluant également les activités humaines plutôt que de définir des zones de protection intégrale et des zones de partage de l'utilisation du territoire (Hasan et al., 2020).

En démontrant que le castor consomme des conifères en forêt boréale, nous pouvons en déduire qu'il est bien adapté aux peuplements qui l'entourent et qu'il est capable d'adaptation dans un paysage qui change rapidement. Comme il agit à l'échelle de l'écosystème en entier, les castors peuvent aider à renforcer la résilience de la forêt boréale face aux perturbations qu'elle subit (Dittbrenner et al., 2018; Hood & Bayley, 2008; Jordan & Fairfax, 2022). Il est donc primordial de préserver les milieux naturels créés par les castors, surtout lorsque l'on sait que depuis 1970, l'exploitation ou l'utilisation de façon non durable des milieux humides a causé une perte de 35% de leur étendue mondiale (Ramsar convention on wetlands, 2018).

Les conflits entre castors et humains sont principalement gérés de façon réactive, souvent dû au fait qu'on ne connaît pas l'emplacement et l'évolution des étangs de castors sur le

territoire. De plus, les résultats des actions entreprises (trappe des individus, démantèlement du barrage, déblocage des ponceaux, réfection des infrastructures endommagées, etc.) sont très souvent temporaires, puisque l'habitat comme tel continue d'être favorable à l'immigration d'autres castors. Cette approche entraine donc des couts récurrents lorsque des castors viennent réoccuper le territoire et que les actions doivent être réappliquées. De plus, la pression sociale penche de plus en plus vers des solutions éthiques et non létales des problèmes avec la faune. À ceci, nous pouvons ajouter la grande diminution du nombre de personnes pratiquant la trappe de nos jours qui fait de cette approche une solution suboptimale sur le long terme. Les résultats de notre recherche s'inscrivent donc très bien dans une vision de développement durable du paysage forestier, comme l'approche de l'aménagement forestier écosystémique. Inclure les castors dans le cadre théorique et pratique d'aménagement est essentiel lorsque l'on considère l'augmentation attendue des populations de castors dans la forêt boréale comme conséquence des changements climatiques.

Pour la résolution des conflits entre castors et humains, nous recommandons plutôt une approche préventive et intégratrice des connaissances scientifiques actuelles qui pourrait être gérée par un comité extérieur avec les compétences requises reconnues. Connaître en avance la distribution et l'abondance des barrages de castor pouvant causer des conflits sur un territoire peut être crucial pour minimiser les conflits. Depuis les deux dernières décennies, plusieurs dispositifs de coexistence ont été conçus pour permettre une saine cohabitation des deux espèces dans un même environnement. On peut penser par exemple au contrôleur de niveau d'eau, aux analogies de barrages, aux barrages de diversion et aux protecteurs de ponceaux (Lisle, 2003). Ces dispositifs sont plus économiques sur le long terme qu'une répétition d'interventions de type réactives, ils permettent à l'écosystème de préserver ses services écologiques, et servent de refuges aux autres espèces qui y habitent, tout en diminuant grandement les risques d'inondation, de colmatage, et de dommages faits aux infrastructures humaines (Callahan et al., 2019).

Les populations grandissantes de castor vont continuer d'être confrontées aux activités en expansion des différentes industries œuvrant dans la forêt boréale. Nous savons maintenant qu'il est inutild'essayer de planifier des endroits exempts de castor où installer un chemin forestier ou un ponceau. Nous savons aussi que la prévention coute moins cher que la réparation (Tremblay et al., 2017). Il reste maintenant à consolider les

nouvelles informations découvertes sur le castor et à les intégrer dans les stratégies d'aménagement forestier qui tiendra compte de sa présence et des perturbations qu'il cause en forêt pour continuer d'exploiter la forêt de façon la plus durable possible, tout en préservant la survie du castor.

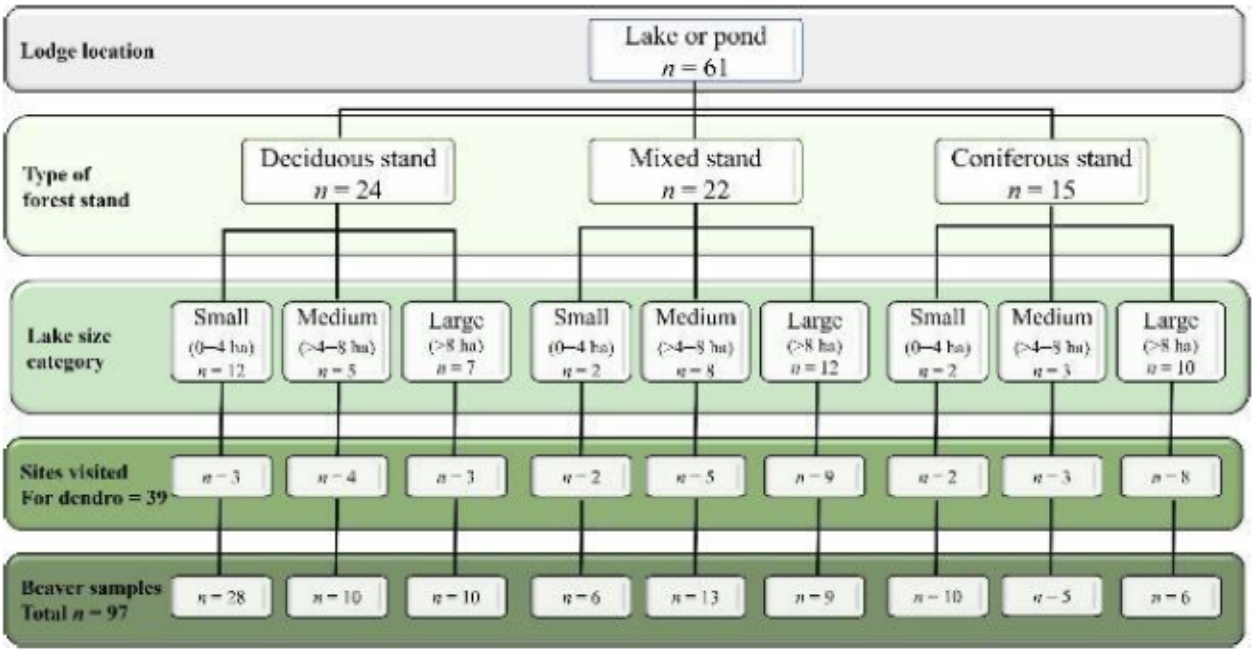
La forêt boréale fait aussi présentement face à de sérieux défis climatiques (Achim et al., 2022; D'Amato et al., 2023; Molina et al., 2022). Ces changements, en plus d'une intensification des récoltes forestières et d'une mobilisation citoyenne accrue, mettent de la pression sur les gestionnaires afin d'appliquer, de développer et d'implanter davantage de pratiques forestières durables (Girona, Morin, et al., 2023). Sachant l'importance des services écosystémiques du castor, nous recommandons que celui-ci soit protégé le plus possible à l'échelle du paysage, qu'il soit reconnu comme une perturbation naturelle existante, et inclus dans les stratégies d'aménagement forestier écosystémique, et/ou utilisé comme outil de restauration dans les milieux dégradés (Baldwin, 2017; Bird et al., 2011; Kuuluvainen & Nummi, 2023).

Annexe A – Stades de succession de la forêt boréale après une perturbation naturelle

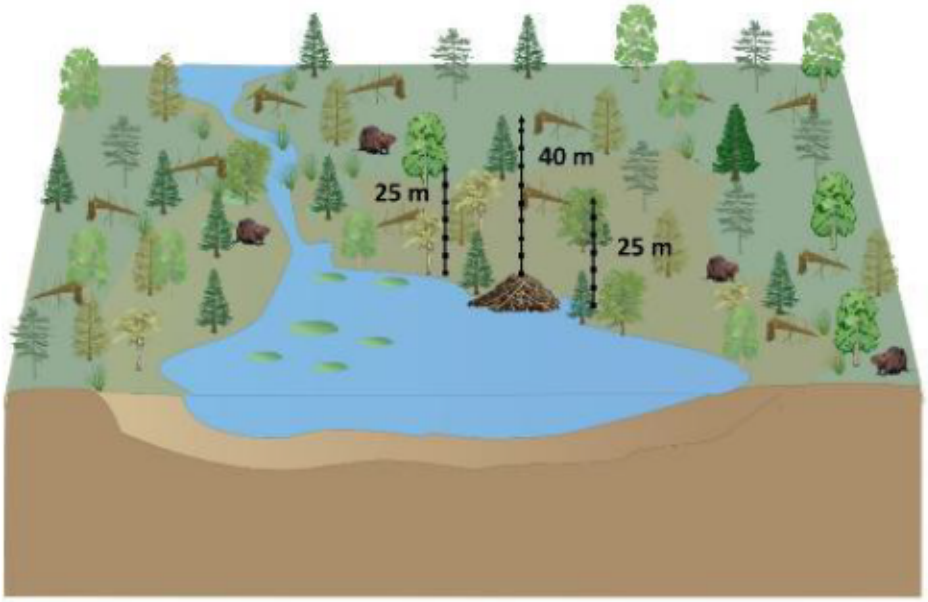
Stade de succession	Stade 1 : Initiation	Stade 2 : Exclusion des tiges	Stade 3 : Transition démographique	Stade 4 : Peuplement inéquien
Description	Suit une perturbation majeure, comme un chablis, un feu de couronne ou une coupe totale	La canopée est assez dense pour prévenir la croissance des nouveaux semis, pas d'espace pour de nouveaux arbres dans la canopée.	Transition d'une cohorte vers de multiples cohortes. Il peut y avoir une vague de haute mortalité, car plusieurs arbres atteignent la sénescence simultanément.	La forêt a beaucoup de classes d'âge et de tailles différentes. Mortalité est continue et très basse, restreinte au niveau de l'individu ou quelques arbres.
Événement	L'aire ouverte se remplit de semis qui arrivent par graines, semis de souche, taillis	La canopée continue d'avoir une seule cohorte, avec distribution dhp uniforme. Compétition interspécifique intense	La couronne des arbres est grande. Quand un arbre meurt, les arbres environnants ne peuvent occuper l'espace. Une nouvelle cohorte vient accaparer l'espace. Distribution dhp composée. Espèces intolérantes à l'ombre font place aux espèces tolérantes. Il y a des trouées dans la canopée. Présence de débris ligneux au sol, de chicots.	Mortalité élevée pour les petits dhp (autoéclaircies), mortalité faible pour dhp moyens et mortalité élevée pour grand dhp (sénescence). Changement dans la composition des espèces.
Durée	Jusqu'à ce que la cohorte forme une canopée continue et que les arbres commencent à compétitionner pour la lumière et l'espace de canopée.	Environ 100 à 150 ans dans les peuplements de bois francs, de pins blancs et rouges ; 20 à 40 ans dans les peuplements de pins gris et de peuplier faux-tremble.	À partir du moment que la 2e cohorte (plus jeune que la cohorte d'initiation) atteint la canopée et jusqu'à ce que la cohorte d'initiation n'ait plus de présence significative dans le peuplement.	En place jusqu'à l'arrivée de la prochaine perturbation
Espèces possiblement présentes	Espèces pionnières, intolérantes à l'ombre : peuplier faux-tremble, pin blanc. Régénération végétative après un feu et graines annuelles abondantes. Espèces tolérantes aux feux : pin gris, épinette noire	Bouleau blanc, érable rouge, pin blanc Sapin baumier, cèdre blanc, épinette noire continuent de dominer	Arrivée des espèces tolérantes à l'ombre : érable à sucre, pruche, hêtre, sapin, épinette. Mi-tolérant : frêne rouge, tilleul, bouleau jaune, érable rouge	Tolérant à l'ombre : pruche,

Source : adapté de (Frelich, 2002).

Annexe B – Design expérimental



Annexe C – Design d'échantillonnage



ANNEXE D – Affiche du projet de recherche, colloque Beavercon 2022

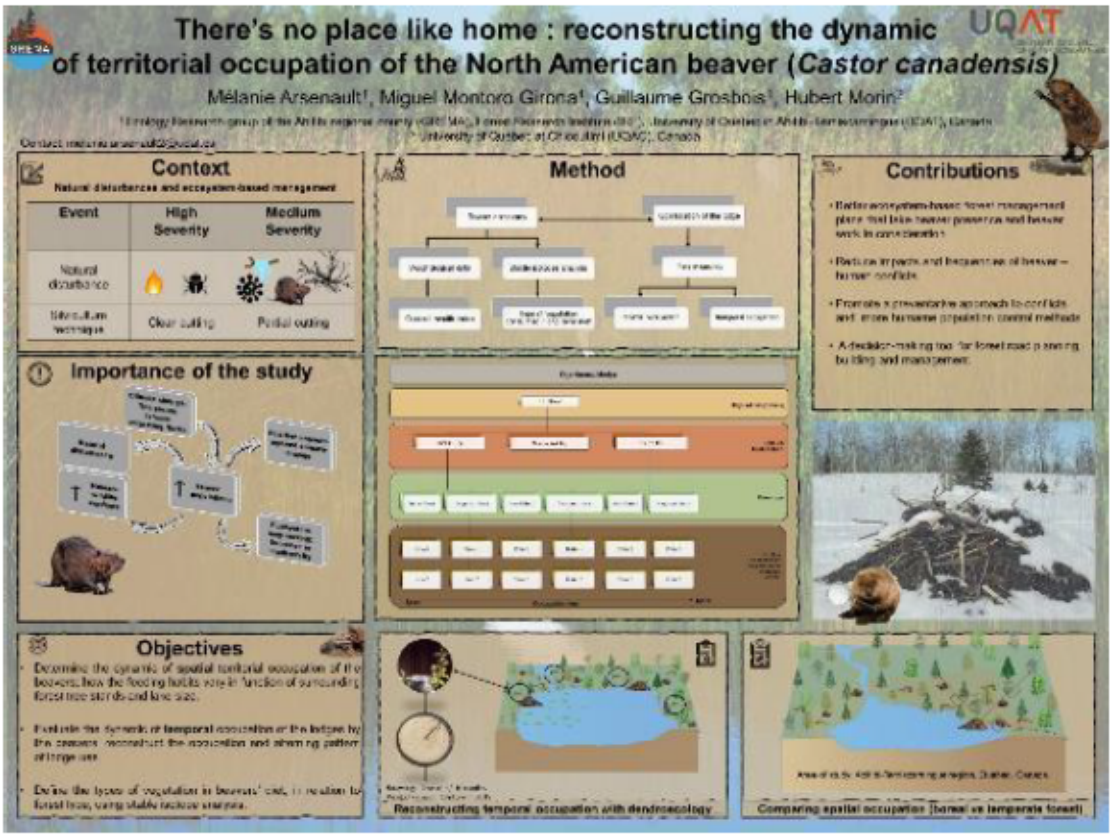


Figure 17. Affiche présentée à Hunt Valley, Maryland, USA, lors du colloque BeaverCon, du 14 au 16 juin 2022.

Annexe E – Article publié au magazine Coureur des bois, avril 2022

Spécial CASTOR ET RAT MUSQUÉ

LES TRAPPEURS À LA RESCOUSSE DE LA SCIENCE : une nouvelle recherche universitaire sur le castor en Abitibi

Par Mélanie Arsenault
Abitibi-Témiscamingue

En septembre 2021, à l'âge de 40 ans, j'ai décidé de faire le grand saut et de retourner sur les bancs d'école pour faire une maîtrise au sein du Groupe de recherche en écologie de la MRC Abitibi (GRÉMA) à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT).

Originaire de l'Estrie, mais souvent éparpillée en voyage quelque part dans le monde, je me suis retrouvée en plein milieu de la forêt boréale, à Amos, à étudier le castor sous la direction de Miguel Montoro Girona et de Guillaume Grosbois. En fouillant plus creux dans les habitudes alimentaires de ce rongeur semi-aquatique, nous cherchons à comprendre ce qu'il recherche dans son habitat. Nous pourrons ainsi encourager une gestion plus adéquate de son habitat, produire de meilleurs plans d'aménagement forestier écosystémique, ainsi que réduire les conflits et les dommages faits aux infrastructures humaines.

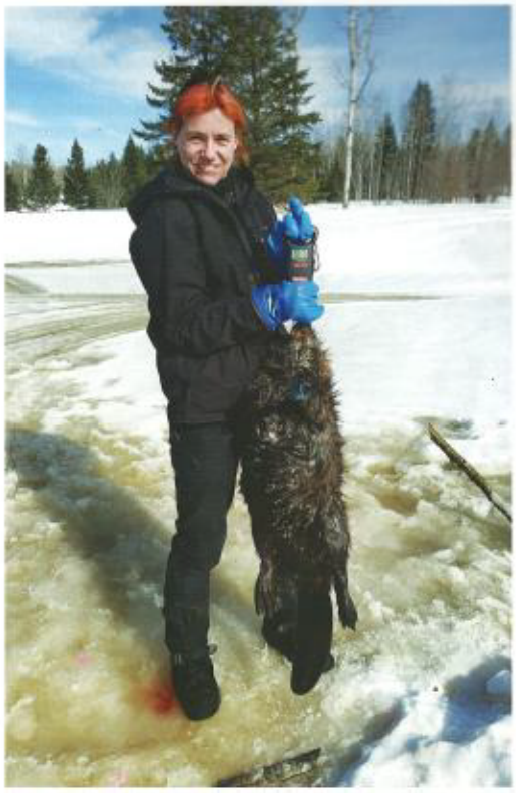
La cohabitation avec cette espèce clé n'est pas toujours de tout repos. Les castors bouchent les ponceaux, inondent les routes et les terrains et scient les arbres qui nous tiennent à cœur. C'est quand même impressionnant de réaliser qu'il est le seul animal autre que l'humain à être capable de couper un arbre mature. Or, le castor joue un rôle clé dans l'environnement. En modifiant le paysage terrestre à l'aide d'un barrage, cet ingénieur d'écosystèmes crée de nouveaux habitats aquatiques dont une vaste diversité de plantes et d'animaux dépendent. Il crée des milieux humides et offre une aide cruciale dans la lutte face aux changements climatiques. Ses barrages filtrent les sédiments présents dans l'eau et aident à recharger les réserves souterraines d'eau potable en faisant remonter le niveau des nappes phréatiques. Dans les endroits semi-désertiques, il assure un ruissellement sans interruption dans les cours d'eau susceptibles à la sécheresse. Son habitat résiste très bien aux feux de forêt et sert de refuge de survie pour les autres animaux.

On dit du castor qu'il est un agent de perturbation dans la forêt. Une perturbation forestière est un événement qui change la structure, la fonction et les ressources d'un écosystème. Les feux et les épidémies d'insectes en sont des exemples. En forêt boréale, le castor est très commun. Les trouées qu'il fait en enlevant des arbres changent la composition des peuplements forestiers. On peut encore voir les impacts

du castor près d'un siècle après qu'une colonie ait abandonné son territoire. C'est en Abitibi-Témiscamingue qu'on retrouve la plus haute densité de castors au Québec. Selon l'inventaire de castors de 1989-1994, la région en comptait 5,5 colonies par 10 km². Ce chiffre risque d'augmenter dans les prochaines années avec les changements climatiques puisqu'il y aura de plus en plus d'arbres feuillus dans la région, nourriture favorite des castors. Avec le faible nombre de trappeurs, il est primordial de bien comprendre comment cet animal, essentiel au bon fonctionnement de l'écosystème, utilise son domaine vital afin de trouver des moyens efficaces pour cohabiter avec lui.

La première étape de notre recherche consistait à ramasser une centaine de carcasses de castors provenant des 5 MRC de l'Abitibi-Témiscamingue (Abitibi, Abitibi-Ouest, Vallée de l'Or, Rouyn-Noranda et Témiscamingue). Pour ce faire, notre équipe a contacté M. Michel Duranseau, enseignant en techniques de piégeage au Centre de services scolaire Harricana à Amos, M. Marcel Lavoie, secrétaire de l'Association des Trappeurs de Rouyn-Noranda, ainsi que M. Claude Grenier, des Fourrures Grenier à Barraute. Ces 3 personnes ont été d'une aide inimaginable pour trouver des trappeurs prêts à collaborer à l'étude.

Au cours de la saison de piégeage, 11 trappeurs m'ont fait cadeau d'organes ou de carcasses entières de castors en échange d'une petite compensation. Au total, 98 spécimens seront analysés pour cette étude. Considérant que les conditions météorologiques ont été extrêmement difficiles tout au long de la saison de trappe 2021-2022, je suis extrêmement contente d'avoir atteint l'objectif grâce à l'implication des trappeurs. Ils nous ont apporté une belle représentation de l'espèce dans la région et je les remercie au passage.



Les carcasses ramassées sont conservées dans les congélateurs des laboratoires du GREMA en attendant de pouvoir les étudier. Équipée de scalpels, de ciseaux et autre matériel de prélèvement d'échantillons, nous allons extraire un morceau de la taille d'une cerise de chaque organe ou tissu ciblé (poumons, foie, reins, muscles et poils d'une patte). Nous encapsulerons ces échantillons dans de petits contenants scellés que nous enverrons à l'Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR) pour qu'ils soient analysés. Un spectromètre de masse à rapport isotopique analysera chaque échantillon et nous fournira leur signature isotopique. Cette signature est un peu comme un code-barre attitré à un seul produit au magasin. En comparant les codes-barres provenant des castors à ceux des plantes poussant près des huttes, nous pourrons déterminer la diète exacte du castor à cet endroit (ex. : plantes aquatiques, saules, bouleaux, trembles) dans les derniers jours/semaines/mois avant sa mort, selon l'organe analysé.

...suite ▸

En plus de nous donner des carcasses de castors, les trappeurs nous ont aussi révélé le point de positionnement géographique (GPS) du lieu de capture de l'animal. Plus tard cet été, j'irai visiter la majorité de ces sites afin d'y localiser la hutte de la colonie et d'étudier la forêt qui l'entoure. Nous regarderons le type de forêt (feuillue, mixte), les essences d'arbres et leur âge. Nous noterons les indices de brout (souches d'arbres coupés) pour savoir jusqu'à quelle distance de la hutte le castor s'aventure pour se nourrir selon les ressources alimentaires disponibles. Combiné aux résultats d'analyses de laboratoire, ceci nous donnera une bonne image de la diète locale du castor.

Nous voulons aussi observer comment le castor occupe l'espace dans le temps. Une colonie a souvent plus d'une hutte sur un territoire donné. Certaines études montrent l'utilisation occasionnelle de huttes saisonnières en fonction de la nourriture présente (comme les plantes aquatiques). Nous aimerions reconstruire l'utilisation des huttes par colonie. Lorsque le castor broute certaines espèces végétales, des tiges repoussent sur les souches de celles-ci. C'est une façon pour la plante de se reproduire par taillis ou drageon. Maintenant, si l'on coupe une nouvelle tige et que l'on compte les anneaux de croissance annuels, nous serons en mesure de savoir exactement depuis combien d'années le castor a brouté l'arbre initial. En compilant les données, nous pourrons révéler les années d'occupation de ladite hutte, et peut-être même révéler un patron d'alternance d'occupation de huttes quand il y en a plus d'une sur le territoire. Nous pourrons alors faire des liens avec les saisons et les ressources disponibles sur le terrain.

Une collaboration précieuse

Cette étude n'aurait jamais pu prendre forme sans la collaboration des trappeurs. En tant qu'étudiante chercheure, la première étape était donc de découvrir la communauté des trappeurs temiscabitibiens et de me bâtir un réseau de connaissances; j'ai donc dû m'intégrer dans un monde qui m'était complètement inconnu. J'ai toujours été amatrice de taxidermie et d'ostéologie. Je me suis souvent intéressée aux animaux trouvés sur le bord des routes à partir desquels je pouvais en apprendre beaucoup, mais je n'ai jamais piégé ni

T : 418 827-5607
C : 418 956-5607

gilles.bradette@hotmail.com
gillestrappe.ca

GILLES BRADETTE - TRAPPE
Vente d'équipement de piégeage
Agent collecteur de fourrure pour Fur Harvesters Auction Inc.
Nous avons tout ce qu'il vous faut!

16, Saint-Denis
Sainte-Anne-de-Beaupré
Québec, G0A 3C0

Bon inventaire
Prix compétitifs
Excellent service
Écorchage sur demande

chassé. Grâce à ces travaux, j'ai découvert des gens passionnés par leur activité, des maîtres de l'écologie des espèces à fourrure et des professionnels dans leurs techniques de travail. Des gens minutieux dans leur collecte de données scientifiques, respectueux de l'importance de pratiquer une récolte durable et sensibles à la souffrance des animaux.

J'ai rencontré des trappeurs qui militent pour la protection de la forêt, toujours prêts à partager leur passion, généreux de leur temps, prêts à collaborer aux recherches scientifiques en écologie. J'ai également rencontré des experts-consultants en comportement animal, des gestionnaires de la faune et des professionnels du plein air. Grâce à ce projet de recherche, j'ai découvert des gens au grand cœur comme Marcel Lavoie, qui a assuré la communication et la liaison entre les piégeurs. Il a fait la tournée des piégeurs à des centaines de kilomètres de chez lui à plusieurs reprises pour ramasser des entrailles et des carcasses parfois gigantesques en s'assurant qu'elles restent toujours congelées. J'ai aussi été invitée par Michel Duranseau et Ghislain Voyer à découvrir leur passion sur le terrain. Ces expéditions, quelquefois à -30 °C, m'ont fait marcher dans leurs souliers (ou plutôt dans leurs bottes imperméables doublées) pour des journées entières. Avec eux, j'ai appris les rudiments du piégeage, les dangers du froid et de la glace. J'ai inscrit les données au formulaire, mesuré et pesé les carcasses et j'ai même observé certaines d'entre elles être dépiautées.

J'ai pris un million de photos quand mon téléphone ne s'éteignait pas dû au froid glacial. Plusieurs d'entre elles ont été publiées sur la page Facebook de mon projet (**facebook.com//beavermadness**).

Je n'oublierai jamais ces aventures uniques en leur genre que j'ai vécues sur le terrain. Je suis déjà une fille d'extérieur, de voyages, de sports et d'aventures, et les 65 km de motoneige passés dans la forêt à parler de faune en bonne compagnie étaient vraiment enrichissants. J'ai appris et vu beaucoup.

Remerciements

Je termine en disant que je suis très reconnaissante pour l'aide que vous, les trappeurs, m'avez apportée jusqu'à présent. Votre professionnalisme, votre endurance, votre générosité et votre minutie m'ont permis d'obtenir des spécimens de qualité pour l'étude. Je vous lève mon chapeau, vous qui avez bravé le froid pour trapper, qui avez appelé, contacté et rencontré les trappeurs à ma place, qui avez coordonné, suggéré et aidé, de près ou de loin. Je reverrai certains d'entre vous, chers collaborateurs, lors de ma collecte de données en forêt pour mesurer les arbres autour des huttes de vos prises.

Je tiens à remercier de tout mon cœur toutes les autres personnes qui ont collaboré à cette recherche jusqu'à présent : ma direction de recherche du GRÉMA à l'UQAT pour la conceptualisation de ce projet, Louis Imbeau (UQAT) et Gabriel Pigeon (UQAT) pour l'encadrement, Pauline Suffice (professionnelle de recherche, ULaval) pour son expertise et ses précieux conseils, le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs pour l'offre d'un point de dépôt des carcasses, ainsi que la MRC d'Abitibi, avec laquelle un partenariat a permis la réalisation de ce projet. Je serai ravie de partager avec vous mes résultats de recherche une fois les analyses complétées. Entre temps, suivez mes aventures de recherche sur Facebook et n'hésitez pas à m'écrire si vous voulez parler de castor : **melanie.arsenault2@uqat.ca**.

Annexe F – Kiosque exposition, journée des trappeurs, Rouyn-Noranda, 30 avril 2022

Figure 18. Présentation de mon projet de recherche, source : Mélanie Arsenault.

Annexe G – Affiche du projet de recherche, colloque GRÉMA, 31 mai 2022

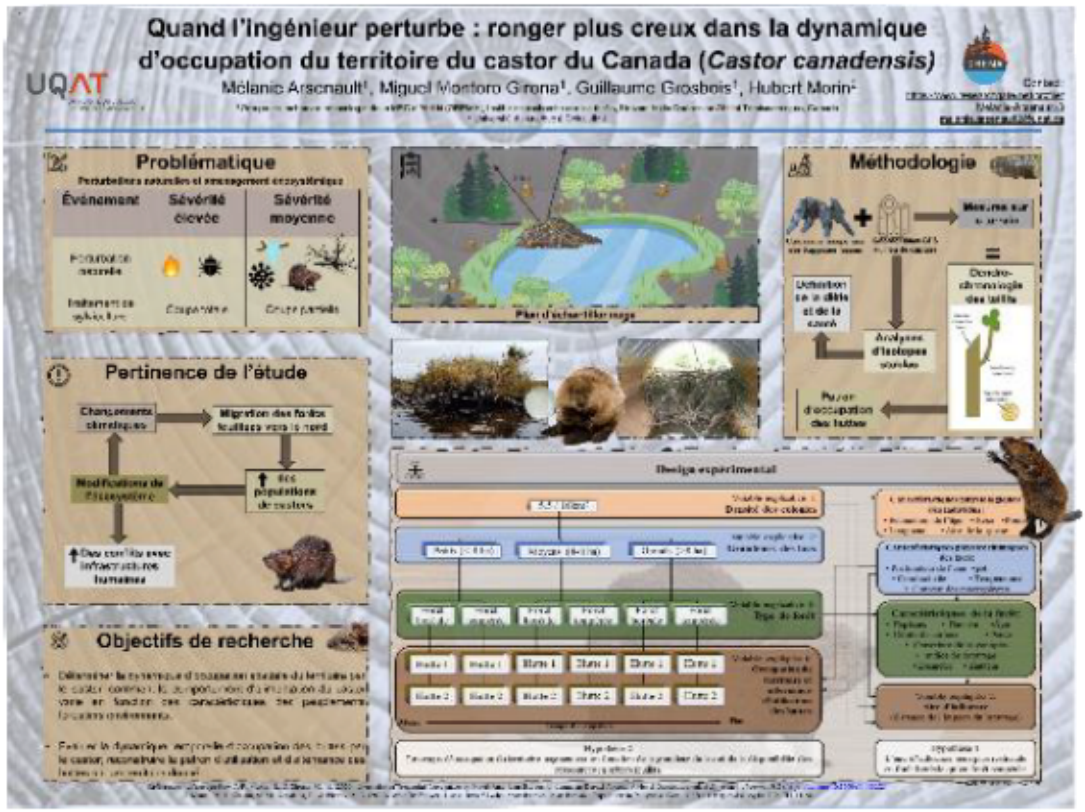


Figure 19. Affiche présentée au colloque du GRÉMA, Amos, Qc, le 31 mai 2022.

Annexe H – Article publié en ligne, La Conversation, février 2023

Lien : https://theconversation.com/le-castor-cet-ingenieur-meconnu-de-la-foret-boreale-199469

THE CONVERSATION

Academic rigour, journalistic flair

Podcasts Arts Business + Economy Culture + Society Education Environment + Energy Health Politics Science + Tech En français

Le castor, cet ingénieur méconnu de la forêt boréale

Published: May 31, 2023 9.07am EDT

Le castor est à l'intersection du milieu aquatique et forestier, ce qui multiplie les interactions entre ces deux écosystèmes. (Shutterstock)

Email
X (Twitter) 11
Facebook 216
LinkedIn
Print

Vous avez probablement déjà vu, lors d'une randonnée près d'un cours d'eau, des souches d'arbres abattus, se terminant en forme de cône. Le sculpteur responsable ? Un gros rongeur à queue plate, qui se nomme castor du Canada (*Castor canadensis*) ; c'est d'ailleurs l'emblème de notre pays.

Cet article fait partie de notre série Forêt boréale : mille secrets, mille dangers

Le Conversation vous propose une promenade au cœur de la forêt boréale. Nos experts se penchent sur les enjeux d'aménagement et de développement durable, les perturbations naturelles, l'écologie de la faune terrestre et des écosystèmes aquatiques, l'agriculture nordique et l'importance culturelle et économique de la forêt boréale pour les peuples autochtones. Nous vous souhaitons une agréable – et instructive – balade en forêt !

Il s'agit de la seule espèce animale, autre que l'humain, qui est capable d'abattre un arbre mature. Il tient d'ailleurs, dans la forêt boréale, un rôle d'ingénieur d'écosystème. En d'autres termes, il crée de nouveaux habitats en construisant des barrages qui élèvent le niveau de l'eau. Et les impacts de ces barrages sur le territoire doivent bien du fil à retordre à plusieurs industries et propriétaires d'infrastructures.

On pense bien connaître cet agent de perturbation, mais lorsque vient le temps de mitiger des conflits l'impliquant de façon éthique et durable, on s'aperçoit qu'il existe un manque de connaissances sur sa dynamique d'occupation du territoire.

C'est pour creuser plus creux dans la dynamique d'occupation du territoire par le castor que nous avons décidé de faire notre étude en Abitibi-Témiscamingue. Cette région comporte la plus grande densité de colonies de castors au Québec, province où cette espèce abonde.

Ce projet de maîtrise en écologie, réalisé au sein du GREMA de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT), vise à démystifier un peu plus les secrets de cette espèce clé en contexte de forêt boréale.

Authors

Miguel Montoro Girona
Professeur d'écologie forestière, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT)

Guillaume Grosjean
Professeur à l'UQAT en écologie forestière, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT)

Mélanie Boisvenue
Chaire de recherche en écologie, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT)

Disclosure statement

Miguel Montoro Girona reçoit des financements du Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), subvention de découverte pour la maîtrise (CRSNG), subvention de découverte pour le doctorat (CRSNG), Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT) et de la Chaire de recherche en écologie forestière de l'UQAT.

Guillaume Grosjean reçoit des financements du Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), subvention de découverte (CRSNG) et de la Chaire de recherche en écologie forestière de l'UQAT.

Mélanie Boisvenue reçoit des financements du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG).

Partners

UQAT

UQ Université du Québec

Languages

Un agent de perturbation qui ne passe pas inaperçu

Le castor vit à l'intersection du milieu aquatique et forestier, ce qui multiplie les interactions entre ces deux écosystèmes. Par ailleurs, il fait partie intégrante des perturbations naturelles de la forêt boréale. Ses édifications influencent la structure des peuplements végétaux et façonnent l'hétérogénéité du paysage. Les étangs qu'ils créent sur une rivière emprisonnent l'eau, ralentissent le courant, remplissent les réservoirs d'eaux souterraines, protègent le territoire contre les feux de forêt et augmentent la biodiversité en créant de nouveaux habitats propices à de nombreuses espèces.

Le castor vit en colonie de 2 à 8 individus de la même famille. (Shutterstock)

Une grande partie de la composition de la forêt boréale que nous connaissons aujourd'hui est le résultat de la succession d'espèces végétales qui ont prospéré dans les trouées (ouvertures) de la canopée laissées par les castors. Récemment, les gestionnaires du territoire préconisent une approche davantage écosystémique d'aménagement de la forêt. Celle-ci consiste à intégrer des simulations de perturbations, comme celles créées par le castor, dans les plans de sylviculture (gestion de la forêt).

Lorsque le castor est naturellement présent sur un territoire, cette approche permet de tenir compte de l'historique des perturbations locales, ce qui augmente la résilience des peuplements forestiers face aux futures perturbations.

Un territoire « hutte-ment » développé

Le castor se construit une hutte pour se protéger des prédateurs, se réfugier et pour entreposer de la nourriture. Il préfère les terrains à faible pente, de substrat meuble, où le niveau d'eau est stable et le débit faible. Il y vit à l'intérieur en colonie de 2 à 8 individus de la même famille.

Des études récentes ont montré que les colonies de castors occuperont une même hutte pendant deux ans et demi en moyenne, et possèdent souvent plus d'une hutte sur leur territoire. Les castors utilisent leurs différents refuges selon leurs besoins. Ils vont par exemple choisir leur hutte en fonction de l'emplacement des ressources saisonnières présentes durant l'été, comme les plantes aquatiques, dont ils raffolent.

English
Français

creative commons

We believe in the free flow of information

Republish our articles for free, online or in print, under Creative Commons licence.

Republish this article

Le castor se construit une hutte pour se protéger des prédateurs, se réfugier pour y vivre et pour entreposer de la nourriture. (Shutterstock)

On doit gruger plus creux

Nous savons que ce rongeur se nourrit principalement d'arbres feuillus comme le peuplier faux-tremble, le saule ou le chêne. Comme ceux-ci ne sont pas toujours dominants dans la forêt boréale (celle-ci est plutôt peuplée par des conifères comme l'épinette noire, le sapin baumier et le pin gris), il convient de se questionner sur ses stratégies d'approvisionnement dans ce type de forêt.

L'utilisation spatiale du territoire (appelée l'aire d'influence) pourrait varier en fonction des ressources alimentaires disponibles. Elle est aussi limitée par la mobilité de l'animal et la menace de prédation. Afin d'étudier cette utilisation, nous tenterons de reconstruire le patron d'occupation et d'alternance de huttes pour plusieurs colonies de castors.

Le manque de connaissance sur ce sujet est en partie dû au fait qu'il est difficile d'étudier un animal qui est à la fois nocturne, mi-terrestre et mi-aquatique. Les colliers télémétriques, conçus pour suivre leurs mouvements à l'aide d'antennes, sont incompatibles avec leur forme de cou ou de queue. Nous avons donc opté pour des observations en nature, des relevés de données dendroécologiques et des analyses d'isotopes stables, qui seront prélevés à l'été 2023.

La dendroécologie nous apportera des informations sur l'occupation temporelle du castor. Cette science, qui se décrit comme l'étude des cernes annuels de croissance des végétaux dans un contexte écologique, sera utilisée afin de rebâtir le profil d'occupation des huttes au fil du temps.

Autour des huttes échantillonnées, nous allons couper, à leur base, tous les rejets

Le développement de ces connaissances représente un bel atout dans la planification de plusieurs infrastructures en territoire boréal, où ce rongeur abonde.

Le castor est la seule espèce animale, autre que l'humain, qui est capable d'abattre un arbre mature. (Mélanie Arsenault), Fourni par l'auteure

Canada biodiversité changement climatique arbres Québec écosystèmes ingénierie services écosystémiques forêts boréales réchauffement planétaire Série forêt boréale

poils, muscles dans notre cas).

Un allié à ne pas mépriser

Les changements climatiques nous démontrent que la forêt tempérée est en train de migrer vers le nord, entraînant un agrandissement de l'habitat du castor. On peut donc s'attendre à un accroissement des populations de cet animal. En considérant que ce phénomène coïncide avec un réseau des chemins forestiers et un développement humain qui sont en plein essor, nous devons nous armer de connaissances pour faire face à la multiplication des conflits humain-animal qui risquent d'en résulter.

Le castor apporte d'importants services à son écosystème. Il est un sérieux allié dans la lutte aux changements climatiques, en nous assurant un apport et une réserve d'eau plus stable sur l'échelle temporelle. Son habitat crée un refuge où vivent de nombreuses espèces. Nous avons tout à gagner à approfondir nos connaissances sur ses stratégies de sélection d'habitats dans le but de nous permettre d'apprendre à coexister en harmonie avec lui.

Annexe I – Article paru dans la revue Couvert boréal, Avril 2023

Photo : Darek Oleraj, unsplash

QUAND L'INGÉNIEUR PERTURBE...
POURQUOI DOIT-ON APPRENDRE À AIMER LE CASTOR?

GREMA

Mélanie Arsenault, *Maîtrise en écologie et aménagement des écosystèmes forestiers*
Direction : Miguel Montoro Girona et Guillaume Grosbois

Le castor est un important ingénieur d'écosystème en forêt boréale, mais ses travaux sont souvent source de conflits avec les humains. Pour trouver un compromis, il est essentiel de bien comprendre comment le castor occupe son territoire.

Il est courant d'apercevoir, lors d'une randonnée près d'un cours d'eau, des souches d'arbres abattus en forme de cône. Le sculpteur responsable? Nul autre que l'emblème animal de notre pays, le castor du Canada (Castor canadensis).

Le castor tient, dans la forêt, un rôle d'ingénieur d'écosystème. Il crée de nouveaux habitats en construisant des barrages qui élèvent le niveau de l'eau. Ceux-ci ralentissent le courant et remplissent les réservoirs d'eaux souterraines. Les milieux humides ainsi créés augmentent la biodiversité avoisinante. Ses édifications donnent bien du fil à retordre à plusieurs industries et propriétaires fonciers. Elles causent des inondations sur terrains et bâtiments, ainsi que des dommages aux routes et infrastructures présentes sur son territoire. On pense bien connaître cet agent de perturbation, mais lorsque vient le temps de mitiger des conflits l'impliquant de façon éthique et durable, on s'aperçoit qu'on a encore beaucoup de choses à apprendre sur la façon dont il occupe son territoire.

C'est la région de l'Abitibi-Témiscamingue qui comporte la plus grande densité de colonies de castors au Québec. C'est l'endroit parfait pour une étude sur ce rongeur, qui est en cours à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) et qui vise à démystifier les secrets de cette espèce clé en contexte de forêt boréale.

ON DOIT GRUGER PLUS CREUX

Nous savons que ce rongeur se nourrit principalement d'arbres feuillus comme le peuplier faux-tremble, le saule ou le chêne. Ceux-ci n'étant pas toujours dominants dans la forêt boréale, il convient de se questionner sur ses stratégies d'approvisionnement dans ce type de forêt. L'utilisation spatiale du territoire est aussi limitée par la mobilité de l'animal et la menace de prédation. Afin d'étudier cette utilisation, nous tenterons de comparer l'étendue du territoire occupé dans différents types de peuplements (résineux, mixtes ou feuillus) et différentes tailles de lacs.

UN TERRITOIRE « HUTTE-MENT » DÉVELOPPÉ

En plus de barrages, le castor se construit une hutte pour se protéger des prédateurs, se réfugier et pour entreposer de la nourriture. Il vit

Photo : Hans Stuart, pixmix.com

à l'intérieur, toute l'année sans hiberner, en colonie de 2 à 8 individus de la même famille.

Les colonies de castors en forêt boréale occupent une même hutte pendant deux ans et demi en moyenne. Elles possèdent souvent plus d'une hutte sur leur territoire, qu'elles utilisent selon leurs besoins et les ressources saisonnières. Nous allons donc étudier leur patron d'utilisation des huttes au cours de l'année.

UN ALLIÉ À NE PAS MÉPRISER

Les changements climatiques nous démontrent que la forêt tempérée est en train de migrer vers le nord, entraînant un agrandissement de l'habitat du castor. On peut donc s'attendre à un accroissement de ses populations. Nous devons être prêts à faire face à la multiplication des conflits humain-animal qui risquent d'en résulter.

De plus amples connaissances sur la dynamique d'occupation du territoire par le castor pourraient promouvoir des façons innovantes de mitiger ces problèmes, au bénéfice des deux parties. Le castor apporte des services non négligeables à son écosystème. En créant des milieux humides, il est un sérieux allié dans la lutte aux changements climatiques. Nous avons tout à gagner à gruger plus creux dans ses stratégies de sélection d'habitats pour mieux apprendre à coexister en harmonie avec lui.

Chaire en aménagement forestier durable

UQAT INSTITUT DE RECHERCHE SUR LES FORÊTS

Annexe J – Article paru à la suite d'une entrevue, dans la revue Les débrouillards en décembre 2023, auteure : Marie-Claude Ouellet

MONDE ANIMAL

LE CASTOR : BÛCHERON ET ARCHITECTE !

Pas facile d'étudier un animal qui vit surtout sous l'eau. Mais ça n'arrête pas la biologiste Mélanie Arsenault !

Amis ou ennemis ?

Les castors coupent des arbres et provoquent des inondations qui endommagent parfois des routes et des ponts. Ils sont pourtant des alliés indispensables de la nature.

Alors, comment mieux cohabiter avec les castors ? C'est ce que je cherche à savoir.

Plusieurs propriétaires de terres boisées sont dérangés par les castors et les dommages qu'ils causent. Mélanie aimerait que ses recherches aident à construire des infrastructures qui tiennent compte de la présence de ces gros rongeurs.

MÉLANIE ARSENAULT, biologiste

BOULO, C'EST TA FAMILLE !

Les étangs à castors

En construisant des barrages, les castors bloquent des cours d'eau et transforment la forêt. Le niveau de l'eau monte, ce qui crée des étangs et donc de nouveaux habitats.

Un étang de castors est un habitat très **riche en biodiversité**. Il abrite de nombreuses espèces végétales et animales : nénuphars, poissons, oiseaux aquatiques, rats musqués, grenouilles et tortues.

En cas de feu de forêt, plusieurs animaux se réfugient près des étangs de castors. Pourquoi ? L'eau de la rivière retenue par un barrage de castors pénètre dans le sol au lieu de s'écouler en surface. Le sol s'imbibe d'eau. Cela **protège la forêt contre le feu**, car les flammes se propagent plus difficilement sur un sol détrempé.

Le défi de Mélanie

« C'est difficile d'étudier les castors, car ils sont surtout actifs après le coucher du soleil, explique Mélanie. Ils passent aussi beaucoup de temps sous l'eau et dans leur hutte. De plus, on ne peut pas suivre leurs déplacements avec des colliers émetteurs. À cause de la forme de leurs corps, les colliers ne tiendraient pas. »

Pour ses recherches, Mélanie recueille plutôt les indices de leur présence : elle examine les arbres qu'ils ont rongés ainsi que des carcasses rapportées par des trappeurs.

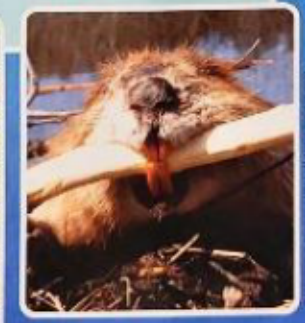
Les barrages contrôlent le niveau d'eau des rivières. **Ils limitent l'ampleur des inondations** et des sécheresses.

Les barrages **purifient l'eau des rivières**. Comme celle-ci s'écoule plus lentement, les petites particules (y compris certains polluants) se déposent au fond.

Le royaume du castor

La biologiste travaille en Abitibi-Témiscamingue. C'est la région du Québec qui abrite le plus de colonies de castors. Une colonie comprend de six à huit individus : les parents, les petits de l'année et les ados de l'année précédente.

Mélanie cherche à savoir depuis combien de temps les castors occupent leur territoire. Elle veut aussi déterminer les plantes qu'ils mangent quand leurs espèces préférées sont rares ou absentes : des arbres feuillus comme le peuplier faux-tremble, le bouleau et le saule.



Selon moi, les castors qui habitent une zone peuplée de conifères mangent surtout des plantes aquatiques comme des nénuphars, des lentilles d'eau, des potamots, et des hautes herbes comme les joncs et les carex. Les résultats de mes recherches diront si j'ai raison.

La partie avant des incisives du castor est couverte d'une couche d'émail très résistant. Comme l'arrière des incisives est plus tendre, il s'use plus vite. Les incisives prennent alors la forme d'un ciseau à bois, ce qui les rend très coupantes.

Dis-moi ce que tu as mangé...

Durant l'été 2022, Mélanie a prélevé des échantillons de poils, de muscles et de foies sur 98 carcasses de castors fournies par des trappeurs.

La biologiste utilise un appareil pour déterminer le contenu des échantillons en **carbone 13** et en **azote 15**, deux éléments chimiques présents chez les êtres vivants. Leur proportion dans une carcasse dépend des variétés mangées par le rongeur.

« Ensuite, j'évalue la teneur de ces éléments dans les plantes qui poussent près des étangs de castors. En reliant ces données avec celles trouvées dans les tissus de castors, je saurai ce que chaque individu a mangé quelques semaines ou quelques mois avant sa mort. »

Au labo, Mélanie prélève des échantillons de castors. Elle porte un masque pour se protéger d'une maladie bactérienne appelée tularémie.

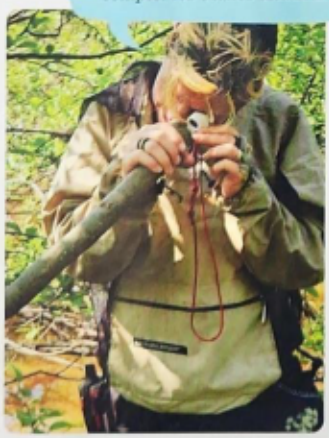
... et ce que tu as rongé !

Mélanie a exploré les environs de 23 huttes à la recherche de **brouts**. Ce sont des troncs d'arbres rongés par les castors.

Elle coupe la plus grosse repousse de chaque souche grugée, puis compte les anneaux de croissance. S'il y en a cinq, cela signifie que l'arbre avait cinq ans quand il a été abattu et qu'il y avait des castors sur ce territoire à cette époque.

L'analyse des anneaux de croissance s'appelle la **dendroécologie**.

« J'espère que ces recherches nous aideront à mieux connaître le castor et à coexister en harmonie avec lui. »



J'examine une repousse avec une loupe de géologie pour compter les cernes annuels.

Une chercheuse aventureuse

L'été, Mélanie travaille sur le terrain jusqu'à dix heures par jour. Elle adore être dans le bois et rouler sur des chemins forestiers. Même quand il faut des heures pour atteindre un étang de castors ! « Le plus difficile, c'est de localiser les huttes à partir des coordonnées GPS fournies par les trappeurs. Ces derniers s'y sont rendus durant l'hiver, en circulant en motoneige sur les rivières et les lacs gelés.

En été, c'est une autre paire de manches ! Comme certains étangs sont éloignés des routes et des sentiers, nous devons parcourir le reste du chemin à pied, avec un GPS ! »

TEXTE : MARIE-CLAUDE OUELLET ILLUSTRATIONS : FREFON

ANNEXE K – Participation à la rédaction d'un plan d'intendance pour la conservation de la tortue mouchetée en Outaouais. Activité réalisée lors d'un stage au Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy (CERFO)

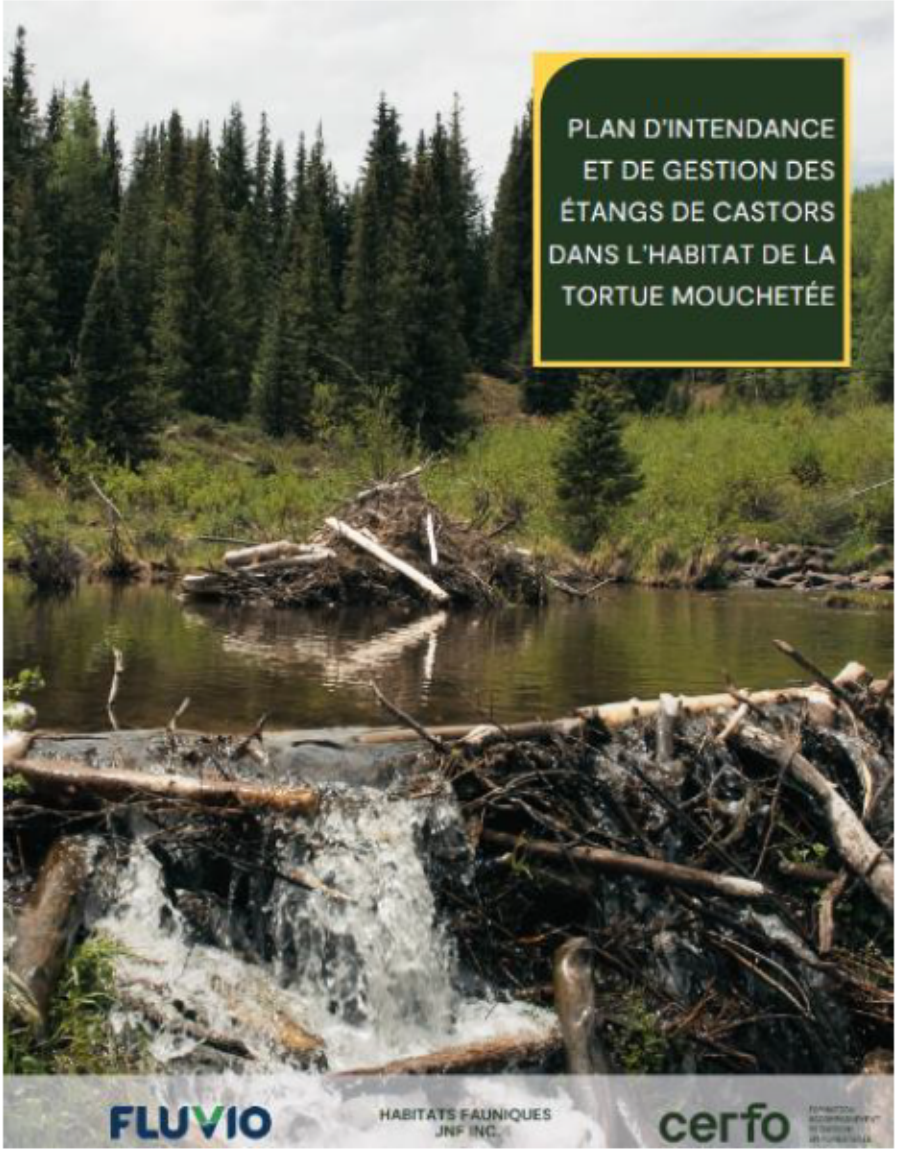


Figure 20. Carle-Pruneau, E., Arsenault, M., Brousseau, M., Rosner, S., Fink, J., Groux, F., Tremblay, P. 2024. Plan d'intendance et de gestion des étangs de castors dans l'habitat de la tortue mouchetée. Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. (CERFO). Rapport CERFO. 2024-03. 44 pages.

LISTE DE RÉFÉRENCES

Aakala, T., Remy, C. C., Arseneault, D., Morin, H., Girardin, M. P., Gennaretti, F., Navarro, L., Kuosmanen, N., Ali, A. A., & Boucher, É. (2023). Millennial-scale disturbance history of the boreal zone. In *Boreal Forests in the face of climate change: sustainable management* (pp. 53-87). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_2

Achim, A., Moreau, G., Coops, N. C., Axelson, J. N., Barrette, J., Bédard, S., Byrne, K. E., Caspersen, J., Dick, A. R., & D'Orangeville, L. (2022). The changing culture of silviculture. *Forestry*, *95*(2), 143-152. https://doi.org/https://doi.org/10.1093/forestry/cpab047

Aleksiuk, M. (1968). The metabolic adaptation of the beaver (*Castor canadensis Khul*) to the Arctic energy regime. *University of Bristish Columbia, Department of Zoology. Doctorate Theses*.

Aleksiuk, M. (1970). The Function of the Tail as a Fat Storage Depot in the Beaver (Castor canadensis). *Journal of Mammalogy*, *51*(1), 145-148. https://doi.org/10.2307/1378541

Ameray, A., Bergeron, Y., Valeria, O., Montoro Girona, M., & Cavard, X. (2021). Forest carbon management: A review of silvicultural practices and management strategies across boreal, temperate and tropical forests. *Current Forestry Reports*, 1-22. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/s40725-021-00151-w

Ameray, A., Cavard, X., Cyr, D., Valeria, O., Girona, M. M., & Bergeron, Y. (2024). One century of carbon dynamics in the eastern Canadian boreal forest under various management strategies and climate change projections. *Ecological Modelling*, *498*, 110894. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2024.110894

Anderson, J. T. B., Jerri L. (2014). Modeling Habitat suitability for beaver using GIS. *ICPBEE*, *61*. https://doi.org/10.7763/IPCBEE

Ayala-Borda, P., Bogard, M. J., Grosbois, G., Prèskienis, V., Culp, J. M., Power, M., & Rautio, M. (2024). Dominance of net autotrophy in arid landscape low relief polar lakes, Nunavut, Canada. *Global Change Biology*, *30*(2), e17193. https://doi.org/10.1111/gcb.17193

Baker, B. W. (2006). Efficacy of Tail-Mounted Transmitters for Beaver. *Wildlife Society Bulletin*, *34*(1), 218-222. https://doi.org/10.2193/0091-7648(2006)34[218:Eottfb]2.0.Co;2

Baker, B. W., & Hill, E. P. (2003). Wild mammals fo North America : biology, management, and conservation. In *In: Feldhammer, G.A., Thompson, B.C., Chapman, J.A. (Eds), Wild mammals of North America: biology, Management, and Conservation* (pp. pp. 288-310). John Hopkins University Press.

Baldwin, J. (2017). Institutional Obstacles to Beaver Recolonization and Potential Climate Change Adaptation in Oregon, USA. *Yearbook of the Association of Pacific Coast Geographers*, *79*, 93-114. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1353/pcg.2017.0005

Basey, J. M., Jenkins, S. H., & Busher, P. E. (1988). Optimal central-place foraging by beavers: Tree-size selection in relation to defensive chemicals of quaking aspen. *Oecologia*, *76*(2), 278-282. https://doi.org/10.1007/BF00379963

Bekryaev, R. V., Polyakov, I. V., & Alexeev, V. A. (2010). Role of polar amplification in long-term surface air temperature variations and modern Arctic warming. *Journal of Climate*, *23*(14), 3888-3906. https://doi.org/https://doi.org/10.1175/2010JCLI3297.1

Bergeron, Y. (2000). Species and Stand Dynamics in the Mixed Woods of Quebec's Southern Boreal Forest. *Ecology*, *81*(6), 1500-1516. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1500:Sasdit]2.0.Co;2

Bergman, B. G., Bump, J. K., & Romanski, M. C. (2018). Revisiting the role of aquatic plants in beaver habitat selection. *American Midland Naturalist*, *179*, 222-246. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1674/0003-0031-179.2.222

Bird, B., O'Brien, M., & Petersen, M. (2011). *Beaver and climate change adaptation in North America*. WildEarth Guardians. https://pdf.wildearthguardians.org/site/DocServer/Beaver_and_Climate_Change_Final.pdf

Blackburn-Desbiens, P., Grosbois, G., Power, M., Culp, J., & Rautio, M. (2023). Integrating hydrological connectivity and zooplankton composition in Arctic ponds and lakes. *Freshwater Biology*, *68*(12), 2131-2150. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/fwb.14181

Bloomquist, C. K., Nielsen, C. K., & Shew, J. J. (2012). Spatial Organization of Unexploited Beavers (Castor canadensis) in Southern Illinois. *The American Midland Naturalist*, *167*(1), 188-197.

Blouin, J., & Berger, J.-P. (2002). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 5A — Plaine de l'Abitibi*. https://mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/guide-ecologique-5a.pdf

Bluzma, P. (2012). Beaver Abundance and Beaver Site Use in a Hilly Landscape (Eastern Lithuania). *Acta Zoologica Lituanica*, *13*(1), 8-14. https://doi.org/10.1080/13921657.2003.10512537

Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A., & James, A. C. (2011). On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *42*(1), 411-440. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726

Boisvert-Marsh, L., Périé, C., & de Blois, S. (2014). Shifting with climate? Evidence for recent changes in tree species distribution at high latitudes. *Ecosphere*, *5*(7), 1-33. https://doi.org/10.1890/es14-00111.1

Bouwes, N., Weber, N., Jordan, C. E., Saunders, W. C., Tattam, I. A., Volk, C., Wheaton, J. M., & Pollock, M. M. (2016). Ecosystem experiment reveals benefits of natural and simulated beaver dams to a threatened population of steelhead (Oncorhynchus mykiss). *Sci Rep*, *6*(1), 28581. https://doi.org/10.1038/srep28581

Brandt, J. P., Flannigan, M. D., Maynard, D. G., Thompson, I. D., & Volney, W. J. A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: Ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, *21*(4), 207-226. https://doi.org/10.1139/er-2013-0040

Brassard, B. W., & Han, Y. H. C. (2010). Dynamique de structure et de composition des peuplements en forêt boréale mixte: Implications pour l'aménagement forestier. *Réseau de Gestion Durable des Forêts, Edmonton, Alberta*(3rd ed.), 1-21. http://biblio.uqar.ca/archives/030139517.pdf

Brazier, R. E., Puttock, A., Graham, H. A., Auster, R. E., Davies, K. H., & Brown, C. M. L. (2021). Beaver: Nature's ecosystem engineers [Review]. *WIREs Water*, *8*(1), e1494. https://doi.org/10.1002/wat2.1494

Burns, D. A., & McDonnell, J. J. (1998). Effects of a beaver pond on runoff processes: comparison of two headwater catchments. *Journal of Hydrology*, *205*(3-4), 248-264. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1694(98)00081-X

Burton, P. J., Messier, C., Smith, D. W., & Adamowicz, W. I. (2003). Chapter 1 The current state of boreal forestry and the drive for change. In N. R. Pressw (Ed.), *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest* (pp. 1039).

Bush, B. M., Stenert, C., Maltchik, L., & Batzer, D. P. (2019). Beaver-created successional gradients increase β-diversity of invertebrates by turnover in stream-wetland complexes. *Freshwater Biology*, *64*(7), 1265-1274. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/fwb.13302

Butler, D. R., & Malanson, G. P. (2005). The geomorphic influences of beaver dams and failures of beaver dams. *Geomorphology*, *71*(1-2), 48-60. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2004.08.016

Callahan, M., Berube, R., & Tourkantonis, I. (2019). Billerica municipal beaver management program 2000-2019 analysis. *Association of Massachusetts Wetland Scientists*.

Campbell-Palmer, R., Schwab, G., Girling, S., Lisle, S., & Gow, D. (2015). Managing wild Eurasian beavers: a review of European management practices with consideration for Scottish application. *Commisssioned Report N*, 812.

Campbell, R. D., Rosell, F., Nolet, B. A., & Dijkstra, V. A. A. (2005). Territory and group sizes in Eurasian beavers (Castor fiber): echoes of settlement and reproduction? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *58*(6), 597-607. https://doi.org/10.1007/s00265-005-0942-6

Caron, A.-S., Koudji, E. G., Handa, I. T., Montoro Girona, M., & Despland, E. (2023). Forest Tent Caterpillar Outbreaks Drive Change in Ant Communities in Boreal Forests. *Forests*, *14*(6), 1147. https://www.mdpi.com/1999-4907/14/6/1147

Carter, W. A., Bauchinger, U., & McWilliams, S. R. (2019). The Importance of Isotopic Turnover for Understanding Key Aspects of Animal Ecology and Nutrition. *Diversity*, *11*(5). https://doi.org/10.3390/d11050084

Chabreck, R. H. (1958). Beaver-forest relationships in St. Tammany parish, Louisiana. *The Journal of Wildlife Management*, *22*(2), 179-183. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2307/3797326

Collen, P., & Gibson, R. (2000). The general ecology of beavers (Castor spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish–a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *10*(4), 439-461.

Conseil canadien des ministres des forêts. (2020). *Base de données nationale sur les forêts - Canada. Repéré à:*. Retrieved 1 février 2022 from http://nfdp.ccfm.org/fr/highlights.php

Correll, D. L., Jordan, T. E., & Weller, D. E. (2000). Beaver pond biogeochemical effects in the Maryland Coastal Plain. *Biogeochemistry*, *49*(3), 217-239.

Cunjak, R. A. (1996). Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *53*(S1), 267-282. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1139/f95-275

Cunningham, J. M., Calhoun, A. J. K., & Glanz, W. E. (2006). Patterns of Beaver Colonization and Wetland Change in Acadia National Park. *Northeastern Naturalist*, *13*(4), 583-596. https://doi.org/10.1656/1092-6194(2006)13[583:Pobcaw]2.0.Co;2

Curtis, P. D., & Jensen, P. G. (2004). Habitat features affecting beaver occupancy along roadsides in New York state. *The Journal of wildlife management*, *68*(2), 278-287.

D'Amato, A. W., Palik, B. J., Raymond, P., Puettmann, K. J., & Girona, M. M. (2023). Building a framework for adaptive silviculture under global change. In *Boreal*

forests in the face of climate change: Sustainable management (pp. 359-381). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_13

D'Orangeville, L., St-Laurent, M.-H., Boisvert-Marsh, L., Zhang, X., Bastille-Rousseau, G., & Itter, M. (2023). Current Symptoms of Climate Change in Boreal Forest Trees and Wildlife. In *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 747-771). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_30

Dalbeck, L., Hachtel, M., & Campbell-Palmer, R. (2020). A review of the influence of beaver Castor fiber on amphibian assemblages in the floodplains of European temperate streams and rivers. *Herpetological Journal*, *30*(3). https://doi.org/http://dx.doi.org/10.33256/hj30.3.135146

Danilov, P. I., & Fyodorov, F. V. (2015). Comparative characterization of the building activity of Canadian and European beavers in northern European Russia. *Russian Journal of Ecology*, *46*(3), 272-278. https://doi.org/10.1134/s1067413615030029

De Grandpré, L., Waldron, K., Bouchard, M., Gauthier, S., Beaudet, M., Ruel, J.-C., Hébert, C., & Kneeshaw, D. D. (2018). Incorporating insect and wind disturbances in a natural disturbance-based management framework for the boreal forest. *Forests*, *9*(8), 471. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.3390/f9080471

Dieter, C. D., & McCabe, T. R. (1989). Factors Influencing Beaver Lodge-site Selection on a Prairie River. *The American Midland Naturalist*, *122*(2), 408-411. https://doi.org/10.2307/2425928

Dittbrenner, B. J., Pollock, M. M., Schilling, J. W., Olden, J. D., Lawler, J. J., & Torgersen, C. E. (2018). Modeling intrinsic potential for beaver (Castor canadensis) habitat to inform restoration and climate change adaptation. *PLoS One*, *13*(2), e0192538. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192538

Djoshkin, W., & Safonov, V. (1972). *Die Biber der alten und neuen Welt*. A. Ziemsen Verlag.

Donkor, N. T., & Fryxell, J. M. (1999). Impact of beaver foraging on structure of lowland boreal forests of Algonquin Provincial Park, Ontario. *Forest Ecology and Management*, *118*(1-3), 83-92. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00487-3

EcoInformatics International. *Finding World's longest beaver dam*. Retrieved 17 Février from https://www.geostrategis.com/p_beavers-longestdam.htm

Fairfax, E., & Whittle, A. (2020). Smokey the Beaver: beaver-dammed riparian corridors stay green during wildfire throughout the western United States. *Ecol Appl*, *30*(8), e02225. https://doi.org/10.1002/eap.2225

Feldman, M. J., Girona, M. M., Grosbois, G., & Pietrek, A. G. (2020). Why Do Beavers Leave Home? Lodge Abandonment in an Invasive Population in Patagonia. *Forests*, *11*(11). https://doi.org/10.3390/f11111161

Flynn, N. J. (2006). *Spatial associations of beaver ponds and culverts in boreal headwater streams*. [Master thesis, University of Alberta.]. Edmonton, Canada.

Fortin, C., Laliberté, M., & Ouzilleau, J. (2001). *Guide d'aménagement et de gestion du territoire utilisé par le castor au Québec*. https://fondationdelafaune.qc.ca/documents/x_guides/850_guideamenaggestionterritoirecastor.pdf

Francis, M., Naiman, R. J., & Melillo, J. M. (1985). Nitrogen fixation in subarctic streams influenced by beaver (Castor canadensis). *Hydrobiologia*, *121*(3), 193-202. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/BF00017543

Franklin, J. F. (1993). Preserving Biodiversity: Species, Ecosystems, or Landscapes? *Ecol Appl*, *3*(2), 202-205. https://doi.org/10.2307/1941820

Frelich, L. E. (2002). *Forest Dynamics and Disturbance Regimes : Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests*. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511542046

Frelich, L. E. (2016). Forest dynamics. *F1000Research*, *5*. https://doi.org/10.12688/f1000research.7412.1

Fryxell, J., & Doucet, C. (1993). Diet choice and the funcional response of beavers. *Ecology*, *74*(5), 1297-1306. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2307/1940060

Fur Institute of Canada. (2019). *Canada's Fur Trade: Fact & Figures*. Retrieved February 20, 2024 from https://fur.ca/fur-trade/canadas-fur-trade-fact-figures/

Gabira, M. M., Girona, M. M., DesRochers, A., Kratz, D., da Silva, R. B. G., Duarte, M. M., de Aguiar, N. S., & Wendling, I. (2023). The impact of planting density on forest monospecific plantations: An overview. *Forest Ecology and Management*, *534*, 120882. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120882

Gallant, D., Bérubé, C. H., Tremblay, E., & Vasseur, L. (2004). An extensive study of the foraging ecology of beavers (*Castor canadensis*) in relation to habitat quality. *Canadian Journal of Zoology*, *82*(6), 922-933. https://doi.org/10.1139/Z04-067

Gallant, D., Léger, L., Tremblay, É., Berteaux, D., Lecomte, N., & Vasseur, L. (2016). Linking time budgets to habitat quality suggests that beavers (Castor canadensis) are energy maximizers. *Canadian Journal of Zoology*, *94*(10), 671-676. https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0016

Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, *349*, 819-822. https://www.jstor.org/stable/24749186

Gauthier, S., Kuuluvainen, T., Macdonald, S. E., Shorohova, E., Shvidenko, A., Bélisle, A.-C., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., Grosbois, G., & Bergeron, Y. (2023). Ecosystem management of the boreal forest in the era of global change. In *Boreal forests in the face of climate change: Sustainable management* (pp. 3-49). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_1

Gauthier, S., Vaillancour, M.-A., Leduc, A., Grandpré, L. D., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., & Fyles, J. (2009). *Ecosystem management in the boreal forest*. Presses de l'Université du Québec. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1515/9782760523821

Gill, D. (1972). The evolution of a discrete beaver habitat in the Mackenzie River delta, Northwest Territories. *CAN FIELD NAT. VOL 86, NO 3, P 233-239. 1972. ILLUS*. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5962/p.343600

Girona, M. M., Aakala, T., Aquilué, N., Bélisle, A.-C., Chaste, E., Danneyrolles, V., Díaz-Yáñez, O., D'Orangeville, L., Grosbois, G., & Hester, A. (2023). Challenges for the sustainable management of the boreal forest under climate change. In *Boreal Forests in the face of climate change: sustainable management* (pp. 773-837). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_31

Girona, M. M., Morin, H., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2023). *Boreal forests in the face of climate change: sustainable management*. Springer Nature. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6

Girona, M. M., Moussaoui, L., Morin, H., Thiffault, N., Leduc, A., Raymond, P., Bosé, A., Bergeron, Y., & Lussier, J.-M. (2023). Innovative silviculture to achieve

sustainable forest management in boreal forests: lessons from two large-scale experiments. In *Boreal Forests in the face of climate change: sustainable management* (pp. 417-440). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_16

Girona, M. M., Pajares, M. A., & Martin, M. (2023). Ecological Silviculture of Black Spruce in Canadian Boreal Forests. *Ecological Silvicultural Systems: Exemplary Models for Sustainable Forest Management*, 128.

Goldfarb, B. (2018). *Eager : the surprising, secret life of beavers and why they matter*. Chelsea Green Publishing.

Gorbunova, V., Bozzella, M. J., & Seluanov, A. (2008). Rodents for comparative aging studies: from mice to beavers. *Age (Dordr)*, *30*(2-3), 111-119. https://doi.org/10.1007/s11357-008-9053-4

Gosselin, J. (2003). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 4A — Plaines et coteaux du Lac Simard*.

Govan, E., & Parnell, A. (2023). *simmr: A Stable Isotope Mixing Model*. In https://CRAN.R-project.org/package=simmr

Graells, G., Corcoran, D., & Aravena, J. C. (2015). Invasion of North American beaver (Castor canadensis) in the province of Magallanes, Southern Chile: comparison between dating sites through interviews with the local community and dendrochronology. *Revista Chilena de Historia Natural*, *88*(1). https://doi.org/10.1186/s40693-015-0034-6

Graf, P. M., Mayer, M., Zedrosser, A., Hackländer, K., & Rosell, F. (2016). Territory size and age explain movement patterns in the Eurasian beaver. *Mammalian Biology*, *81*(6), 587-594. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.07.046

Grasse, J. E. (1951). Beaver ecology and management in the Rockies. *Journal of Forestry*, *49*(1), 3-6.

Grosbois, G., Lau, D. C. P., Berggren, M., Girona, M. M., Goedkoop, W., Messier, C., Hjältén, J., & del Giorgio, P. (2023). Land and freshwater complex interactions in boreal forests: A neglected topic in forest management. In M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier, & Y. Bergeron (Eds.), *Boreal forests in the face of climate change: Sustainable management* (pp. 719-745). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_29

Grosbois, G., Mariash, H., Schneider, T., & Rautio, M. (2017). Under-ice availability of phytoplankton lipids is key to freshwater zooplankton winter survival. *Sci Rep*, *7*(1), 11543. https://doi.org/10.1038/s41598-017-10956-0

Grosbois, G., Mou, T. A., & Girona, M. M. (2024). Cyanobacteria in winter: Seasonal dynamics of harmful algal blooms and their driving factors in boreal lakes. *Heliyon*, *10*(24).

Grosbois, G., Vachon, D., Del Giorgio, P. A., & Rautio, M. (2020). Efficiency of crustacean zooplankton in transferring allochthonous carbon in a boreal lake. *Ecology*, *101*(6), e03013.

Grudzinski, B. P., Fritz, K., Golden, H. E., Newcomer-Johnson, T. A., Rech, J. A., Levy, J., Fain, J., McCarty, J. L., Johnson, B., Vang, T. K., & Maurer, K. (2022). A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes. *Global Ecology and Conservation*, *37*, e02163. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02163

Guimond, M., Grosbois, G., Waldron, K., & Montoro Girona, M. (2024). Windthrow in riparian buffers affects the water quality of freshwater ecosystems in the eastern Canadian boreal forest. *Scientific Reports*, *14*(1), 23027.

Gurnell, A. (1998). The hydrogeomorphological effects of beaver dam-building activity. *Progress in Physical Geography*, *22*(2), 167-189.

Halley, D. J. (2011). Sourcing Eurasian beaver Castor fiber stock for reintroductions in Great Britain and Western Europe. *Mammal Review*, *41*(1), 40-53. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00167.x

Hanson, W. D., & Campbell, R. S. (1963). The Effects of Pool Size and Beaver Activity on Distribution and Abundance of Warm-water Fishes in a North Missouri Stream. *The American Midland Naturalist*, *69*(1), 136-149. https://doi.org/10.2307/2422849

Hartman, G. (1992). Age determination of live beaver by dental x-ray. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, *20*(2), 216-220.

Hartman, G., & Axelsson, A. (2004). Effect of watercourse characteristics on food-caching behaviour by European beaver, Castor fiber. *Animal Behaviour*, *67*(4), 643-646.

Hartman, G., & Törnlöv, S. (2006). Influence of watercourse depth and width on dam-building behaviour by Eurasian beaver (Castor fiber). *Journal of Zoology*, *268*(2), 127-131. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2005.00025.x

Hasan, A., Girona, M. M., Grosbois, G., Saha, N., & Halim, M. A. (2020). Land sparing can maintain bird diversity in northeastern Bangladesh. *Sustainability*, *12*(16), 6472. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.3390/su12166472

Hasan, A., Girona, M. M., Imbeau, L., Lento, J., Hof, A. R., & Grosbois, G. (2023). Indicator species reveal the physical and biological singularity of esker ecosystems. *Ecological Indicators*, *154*, 110612.

Healy, K., Guillerme, T., Kelly, S. B., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A. L. (2017). SIDER: an R package for predicting trophic discrimination factors of consumers based on their ecology and phylogenetic relatedness. *Ecography*, *41*(8), 1393-1400. https://doi.org/10.1111/ecog.03371

Henry, D. B., & Bookhout, T. A. (1970). Utilization of woody plants by beavers in northeastern Ohio.

Hering, D., Gerhard, M., Kiel, E., Ehlert, T., & Pottgiesser, T. (2001). Review study on near-natural conditions of Central European mountain streams, with particular reference to debris and beaver dams: Results of the "REG meeting" 2000. *Limnologica*, *31*(2), 81-92.

Herr, J., & Rosell, F. (2004). Use of space and movement patterns in monogamous adult Eurasian beavers (Castor fiber). *Journal of Zoology*, *262*(3), 257-264.

Hof, A. R., Montoro Girona, M., Fortin, M.-J., & Tremblay, J. A. (2021). Using landscape simulation models to help balance conflicting goals in changing forests. In (Vol. 9, pp. 795736): Frontiers Media SA.

Hood, G. A. (2020). Not all ponds are created equal: long-term beaver (Castor canadensis) lodge occupancy in a heterogeneous landscape. *Canadian Journal of Zoology*, *98*(3), 210-218. https://doi.org/10.1139/cjz-2019-0066

Hood, G. A., & Bayley, S. E. (2008). Beaver (Castor canadensis) mitigate the effects of climate on the area of open water in boreal wetlands in western Canada. *Biological Conservation*, *141*(2), 556-567. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.003

Hood, G. A., & Larson, D. G. (2015). Ecological engineering and aquatic connectivity: a new perspective from beaver-modified wetlands. *Freshwater Biology*, *60*(1), 198-208. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1111/fwb.12487

Huertas Herrera, A., Lencinas, M. V., Toro Manriquez, M., Miller, J. A., & Martinez Pastur, G. (2020). Mapping the status of the North American beaver invasion in

the Tierra del Fuego archipelago [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *PLoS One*, *15*(4), e0232057. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232057

Hyvönen, T., & Nummi, P. (2008). Habitat dynamics of beaver Castor canadensis at two spatial scales. *Wildlife Biology*, *14*(3), 302-308. https://doi.org/10.2981/0909-6396(2008)14[302:Hdobcc]2.0.Co;2

Jarema, S. I., Samson, J., McGill, B. J., & Humphries, M. M. (2009). Variation in abundance across a species' range predicts climate change responses in the range interior will exceed those at the edge: a case study with North American beaver. *Global Change Biology*, *15*(2), 508-522. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01732.x

Jenkins, S. (1981). Problems, progress, and prospects in studies of food selection by beavers. Worldwide furbearer conference proceedings,

Jenkins, S. H. (1975). Food selection by beavers. *Oecologia*, *21*(2), 157-173.

Jenkins, S. H. (1980). A size-distance relation in food selection by beavers [Journal]. *Ecology*, *61*(4), 740-746. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2307/1936743

Jenkins, S. H., & Busher, P. E. (1979). Castor canadensis. *Mammalian species*(120), 1-8. https://doi.org/10.2307/3503787

Jensen, P. G., Curtis, P. D., Lehnert, M. E., & Hamelin, D. L. (2001). Habitat and structural factors influencing beaver inteference with highway culverts. *Wildlife Society Bulletin*, *29*, 654-664.

Johnson-Bice, S. M., Renik, K. M., Windels, S. K., & Hafs, A. W. (2018). A review of beaver–salmonid relationships and history of management actions in the Western Great Lakes (USA) region. *North American Journal of Fisheries Management*, *38*(6), 1203-1225. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1002/nafm.10223

Johnston, C. A., & Naiman, R. J. (1987). Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface: the influence of beaver and geomorphology. *Landscape Ecology*, *1*(1), 47-57. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/BF02275265

Johnston, C. A., & Naiman, R. J. (1990). Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. *Can. J For. Res.*, *20*, 1036-1043.

Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L., Schoennagel, T., & Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *14*(7), 369-378. https://doi.org/10.1002/fee.1311

Jones, B. M., Tape, K. D., Clark, J. A., Nitze, I., Grosse, G., & Disbrow, J. (2020). Increase in beaver dams controls surface water and thermokarst dynamics in an Arctic tundra region, Baldwin Peninsula, northwestern Alaska. *Environmental Research Letters*, *15*(7). https://doi.org/ARTN 075005 10.1088/1748-9326/ab80f1

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos*, *69*, 373-386. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1_14

Jordan, C. E., & Fairfax, E. (2022). Beaver: The North American freshwater climate action plan. *WIREs Water*. https://doi.org/10.1002/wat2.1592

Jung, T. S., Frandsen, J., Gordon, D. C., & Mossop, D. H. (2016). Colonization of the Beaufort coastal plain by beaver (Castor canadensis): A response to shrubification of the tundra? *The Canadian Field-Naturalist*, *130*(4), 332-335. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.22621/cfn.v130i4.1927

Klotz, R. (1998). Influence of beaver ponds on the phosphorus concentration of stream water. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *55*(5), 1228-1235. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1139/f97-318

Kneeshaw, D. D., Harvey, B. D., Reyes, G. P., Caron, M. N., & Barlow, S. (2011). Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures? *Forest Ecology and Management*, *262*(3), 482-490. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.014

Kuehn, R., Schwab, G., Schroeder, W., & Rottmann, O. (2000). Differentiation of Castor fiber and Castor canadensis by noninvasive molecular methods. *Zoo Biology: Published in affiliation with the American Zoo and Aquarium Association*, *19*(6), 511-515.

Kulakowski, D., Buma, B., Guz, J., & Hayes, K. (2020). The Ecology of Forest Disturbances. In M. I. Goldstein & D. A. DellaSala (Eds.), *Encyclopedia of the World's Biomes* (pp. 35-46). Elsevier. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11878-0

Kumar, V., Tiwari, M., Nagoji, S., & Tripathi, S. (2016). Evidence of Anomalously Low δ13C of Marine Organic Matter in an Arctic Fjord. *Scientific Reports*, *6*(1), 36192. https://doi.org/10.1038/srep36192

Kuuluvainen, T., & Nummi, P. (2023). Strategies for the ecological restoration of the boreal Forest facing climate change. In *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 443-466). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_17

Labrecque-Foy, J.-P., & Montoro Girona, M. (2023). The global potential of log-driven trees for reconstructing forest ecosystems dynamics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *11*, 1232543.

Labrecque-Foy, J.-P., Morin, H., & Girona, M. M. (2020). Dynamics of Territorial Occupation by North American Beavers in Canadian Boreal Forests: A Novel Dendroecological Approach. *Forests*, *11*(2). https://doi.org/10.3390/f11020221

Lafond, R., Pilon, C., & Leblanc, Y. (2003). Bilan du plan d'inventaire aérien des colonies de castors au Quebec (1989-1994). *Société de la Faune et des Parcs du Québec, Direction du développement de la faune*, 89 p. https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/inventaire-aerien-colonies-castors-1989-1994/

Lahti, S., & Helminen, M. (1974). The beaver Castor fiber (L.) and Castor canadensis (Kuhl) in Finland. *Acta Theriologica*, *19*(13), 177-189.

Lavoie, J., Montoro Girona, M., Grosbois, G., & Morin, H. (2021). Does the type of silvicultural practice influence spruce budworm defoliation of seedlings? *Ecosphere*, *12*(4), e03506.

Lavoie, J., Montoro Girona, M., & Morin, H. (2019). Vulnerability of Conifer Regeneration to Spruce Budworm Outbreaks in the Eastern Canadian Boreal Forest. *Forests*, *10*(10). https://doi.org/10.3390/f10100850

Lavrov, L. S. (1983). Evolutionary development of the genus Castor and taxonomy of the contemporary beavers of Eurasia. *Acta Zoologica Fennica*.

Léger, L. (2004). Utilisation de l'habitat par le castor (*Castor canadensis*) au parc national du Canada Kouchibouguac [Theses]. *Université de Moncton*.

Lisle, S. (2003). The use and potential of flow devices in beaver management. *Lutra*, *46*, 211-216.

Macfarlane, W. W., Wheaton, J. M., Bouwes, N., Jensen, M. L., Gilbert, J. T., Hough-Snee, N., & Shivik, J. A. (2017). Modeling the capacity of riverscapes to support

beaver dams. *Geomorphology*, *277*, 72-99. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2015.11.019

Majerova, M., Neilson, B. T., & Roper, B. B. (2020). Beaver dam influences on streamflow hydraulic properties and thermal regimes. *Science of the Total Environment*, *718*, 134853. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134853

Martin, M., Leduc, A., Fenton, N. J., Montoro Girona, M., Bergeron, Y., & Valeria, O. (2022). Irregular forest structures originating after fire: An opportunity to promote alternatives to even-aged management in boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, *59*(7), 1792-1803.

Mayer, M., Zedrosser, A., & Rosell, F. (2017). Couch potatoes do better: Delayed dispersal and territory size affect the duration of territory occupancy in a monogamous mammal. *Ecology and Evolution*, *7*(12), 4347-4356. https://doi.org/10.1002/ece3.2988

McClintic, L., Taylor, J., Jones, J., Singleton, R., & Wang, G. (2014). Effects of spatiotemporal resource heterogeneity on home range size of A merican beaver. *Journal of Zoology*, *293*(2), 134-141.

McGinley, M. A., & Whitham, T. G. (1985). Central place foraging by beavers (Castor canadensis): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (Populus fremontii). *Oecologia*, *66*(4), 558-562. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/BF00379350

McManus, k. M., Morton, D. C., Masek, J. G., Wang, D., Sexton, J. O., Nagol, J. R., Ropars, P., & Boudreau, S. (2012). Satellite-based evidence for shrub and graminoid tundra expansion in northern Quebec from 1986 to 2010. *Global Change Biology*, *18*(7), 2313-2323. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02708.x

McMaster, R. T., & McMaster, N. D. (2001). Composition, structure, and dynamics of vegetation in fifteen beaver-impacted wetlands in western Massachusetts. *Rhodora*, 293-320.

Meentemeyer, R. K., & Butler, D. R. (1999). Hydrogeomorphic effects of beaver dams in Glacier National Park, Montana. *Physical Geography*, *20*(5), 436-446. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1080/02723646.1999.10642688

Meyers, P. A. (1994). Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chemical geology*, *114*(3-4), 289-302.

Miller, J., & Yarrow, G. (1994). Beavers—Prevention and Control of Wildlife Damage. *Institute of Agriculture and Natural Resources, University of Nebraska: Lincoln, NE, USA*.

Milligan, H. E., & Humphries, M. M. (2010). The importance of aquatic vegetation in beaver diets and the seasonal and habitat specificity of aquatic-terrestrial ecosystem linkages in a subarctic environment. *Oikos*, *119*(12), 1877-1886. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18160.x

Milligan, H. E., Pretzlaw, T. D., & Humphries, M. M. (2010). Stable isotope differentiation of freshwater and terrestrial vascular plants in two subarctic regions. *Ecoscience*, *17*(3), 265-275. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2980/17-3-3282

Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs;. (2024). *Normales climatiques du Québec 1981-2010*. Gouvernement du Québec. Retrieved February 19, 2024 from https://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/index.asp

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec;. (2020). *Piégeage au Québec - Principales règles 1er juillet 2020 au 30 juin 2022*. Retrieved 25 November from https://mffp.gouv.qc.ca/publications/enligne/faune/reglementation-piegeage/index.asp

Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. (2023a). *Données Québec;* https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset?q=&extras_organisation_principale=gouvernement-du-quebec

Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. (2023b). *Forêt Ouverte*. Retrieved October 6, 2023 from https://www.foretouverte.gouv.qc.ca/

Molina, E., Valeria, O., Martin, M., Montoro Girona, M., & Ramirez, J. (2022). Long-Term Impacts of Forest Management Practices under Climate Change on Structure, Composition, and Fragmentation of the Canadian Boreal Landscape. Forests 13: 1292. In.

Montoro Girona, M., Morin, H., Lussier, J.-M., & Ruel, J.-C. (2019). Post-cutting Mortality Following Experimental Silvicultural Treatments in Unmanaged Boreal Forest Stands [Original Research]. *Frontiers in Forests and Global Change*, *2*(4). https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00004

Montoro Girona, M., Navarro, L., & Morin, H. (2018). A secret hidden in the sediments: Lepidoptera scales. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *6*, 2. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.3389/fevo.2018.00002

Montoro Girona, M., Rossi, S., Lussier, J.-M., Walsh, D., & Morin, H. (2017). Understanding tree growth responses after partial cuttings: A new approach. *PLoS One*, *12*(2), e0172653.

Mott, C. L., Bloomquist, C. K., & Nielsen, C. K. (2013). Within-lodge interactions between two ecosystem engineers, beavers (Castor canadensis) and muskrats (Ondatra zibethicus). *Behaviour*, *150*(11), 1325-1344. https://doi.org/10.1163/1568539x-00003097

Muller-Schwarze, D. (1992). Beaver waterworks. *Natural History*, *101*(5), 52-53.

Müller-Schwarze, D. (2011). *The Beaver: its life and impact* (2nd ed.). Cornell University Press. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.7591/cornell/9780801450105.001.0001

Muller-Schwarze, D., Heckman, S., & Stagge, B. (1983). Behavior of free-ranging beaver (Castor canadensis) at scent marks. *Acta Zoologica Fennica*.

Müller-Schwarze, D., Schulte, B. A., Sun, L., Müller-Schwarze, A., & Müller-Schwarze, C. (1994). Red Maple (*Acer Rubrum*) Inhibits feeding by beaver (*Castor canadensis*). *Journal of Chemincal Ecology*, *20*, 2021-2034.

Naiman, R. J., Elliott, S. R., Helfield, J. M., & O'keefe, T. C. (1999). Biophysical interactions and the structure and dynamics of riverine ecosystems: the importance of biotic feedbacks. In *Man and River Systems* (pp. 79-86). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-94-017-2163-9_9

Naiman, R. J., Johnston, C. A., & Kelley, J. C. (1988). Alteration of North American Streams by Beaver. *BioScience*, *38*(11), 753-762. https://doi.org/10.2307/1310784

Naiman, R. J., & Melillo, J. M. (1984). Nitrogen budget of a subarctic stream altered by beaver (Castor canadensis). *Oecologia*, *62*(2), 150-155. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/BF00379007

Naiman, R. J., Melillo, J. M., & Hobbie, J. E. (1986). Ecosystem Alteration of Boreal Forest Streams by Beaver (Castor Canadensis). *Ecology*, *67*(5), 1254-1269. https://doi.org/10.2307/1938681

Natali, S. M., Schuur, E. A., Webb, E. E., Pries, C. E. H., & Crummer, K. G. (2014). Permafrost degradation stimulates carbon loss from experimentally warmed tundra. *Ecology*, *95*(3), 602-608. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1890/13-0602.1

Natural Resources Canada. (2022). *Atlas of Canada Climatic Regions*. Natural resources Canada. https://open.canada.ca/data/en/dataset/09ffaeb5-ec8f-5bb5-bdcb-3436ccf26f58

Neumann, W., Hjältén, J., De Jager, N. R., Girona, M. M., & Hof, A. R. (2024). Balancing conflicting goals in ungulate management and forestry in the light of climate change in hemiboreal and boreal forests: insights from Europe and Northern America. *Environmental Reviews*, *33*, 1-17. https://doi.org/https://doi.org/10.1139/er-2024-0068

Nolet, B. A., & Rosell, F. (1998). Comeback of the beaver Castor fiber: An overview of old and new conservation problems. *Biological Conservation*, *83*(2), 165-173. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00066-9

Nolet, B. A., Van der Veer, P. J., Evers, E., & Ottenheim, M. M. (1995). A linear programming model of diet choice of free-living beavers. *Netherlands Journal of zoology*(45 (3-4)), 315-337.

Nolte, D. L., Arner, D. H., Paulson, J., Jones, J. C., & Trent, A. (2005). How to keep beavers from plugging culverts.

Novak, M., Baker, J. A., Obbard, M. E., & Malloch, B. (1987). Wild furbearer management and conservation in North America.

Novak, M. A. (1988). *Impacts of fire-flood event on physical and biological characteristics of a small mountain stream* Mountain State University]. Bozeman, Montana.

Nummi, P. (1984). Majava-altaiden merkityksestä vesilintupoikueille. *Suomen Riista*, *31*, 47-53.

Nummi, P. (1989). Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. *Annales Zoologici Fennici*, *26*(1), 43-52.

Nummi, P., & Holopainen, S. (2014). Whole-community facilitation by beaver: ecosystem engineer increases waterbird diversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *24*(5), 623-633. https://doi.org/10.1002/aqc.2437

Nummi, P., & Kuuluvainen, T. (2013). Forest disturbance by an ecosystem engineer: beaver in boreal forest landscapes [Journal]. *Boreal Env. Res.*, *18*, 13-24.

Nummi, P., Liao, W., van der Schoor, J., & Loehr, J. (2021). Beaver creates early successional hotspots for water beetles. *Biodiversity and Conservation*, *30*(10), 2655-2670. https://doi.org/10.1007/s10531-021-02213-8

O'Brien, D. M., Schrag, D. P., & Del Rio, C. M. (2000). Allocation to reproduction in a hawkmoth: a quantitative analysis using stable carbon isotopes. *Ecology*, *81*(10), 2822-2831. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081%5B2822:ATRIAH%5D2.0.CO;2

O'Hara, K. L., & Ramage, B. S. (2013). Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry*, *86*(4), 401-410. https://doi.org/10.1093/forestry/cpt012

Pappas, C., Bélanger, N., Bergeron, Y., Blarquez, O., Chen, H. Y. H., Comeau, P. G., De Grandpré, L., Delagrange, S., DesRochers, A., Diochon, A., D'Orangeville, L., Drapeau, P., Duchesne, L., Filotas, E., Gennaretti, F., Houle, D., Lafleur, B., Langor, D., Lebel Desrosiers, S.,…Kneeshaw, D. (2022). Smartforests Canada: A network of monitoring plots for forest management under environmental

change. In R. Tognetti, M. Smith, & P. Panzacchi (Eds.), *Climate-smart forestry in mountain regions* (pp. 521-543). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-80767-2_16

Parker, H., Zedrosser, A., & Rosell, F. (2017). Age-specific reproduction in relation to body size and condition in female Eurasian beavers. *Journal of Zoology*, *302*(4), 236-243. https://doi.org/10.1111/jzo.12458

Parker, J. D., Caudill, C. C., & Hay, M. E. (2007). Beaver herbivory on aquatic plants. *Oecologia*, *151*(4), 616-625. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0618-6

Parker, M. (1986). *Beaver, water quality and riparian systems* (Proceedings of the Wyoming Water and Streamside Zone Conference, Issue.

Pașca, C., Ionescu, G., Popa, M., Ionescu, O., & Ionescu, D. (2011). Aspects regarding water level fluctuation influence on European beaver (Castor fiber) eco-ethology-case study.

Paşca, C., Ungureanu, L., Ionescu, G., Popa, M., & Gridan, A. (2016). Riparian habitat modelling in the context of beavers (*Castor fiber*) repopulation in Brasov, Romania. *Russian Journal of Theriology*, *15*(1), 49-54. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.15.1.08

Pastor, J., & Naiman, R. J. (1992). Selective Foraging and Ecosystem Processes in Boreal Forests. *The American Naturalist*, *139*(4), 690-705. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1086/285353

Phillips, D. L., & Gregg, J. W. (2003). Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, *136*(2), 261-269. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1218-3

Pietrek, A. G., & Fasola, L. (2014). Origin and history of the beaver introduction in South America. *Mastozoología neotropical*, *21*(2), 355-359.

Pollock, M. M., Naiman, R. J., Erickson, H. E., Johnston, C. A., Pastor, J., & Pinay, G. (1995). Beaver as engineers: influences on biotic and abiotic characteristics of drainage basins. In *Linking species & ecosystems* (pp. 117-126). Springer.

Puettmann, K. J., Wilson, S. M., Baker, S. C., Donoso, P. J., Drössler, L., Amente, G., Harvey, B. D., Knoke, T., Lu, Y., Nocentini, S., Putz, F. E., Yoshida, T., & Bauhus, J. (2015). Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management - what limits global adoption? *Forest Ecosystems*, *2*(1). https://doi.org/10.1186/s40663-015-0031-x

Puttock, A., Graham, H. A., Ashe, J., Luscombe, D. J., & Brazier, R. E. (2021). Beaver dams attenuate flow: A multi-site study. *Hydrological Processes*, *35*(2), e14017. https://doi.org/10.1002/hyp.14017

Puttock, A., Graham, H. A., Carless, D., & Brazier, R. E. (2018). Sediment and nutrient storage in a beaver engineered wetland. *Earth Surface Processes and Landforms*, *43*(11), 2358-2370.

R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. In (Version version 4.3.2) R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

Rabung, S., & Norton Sound Bering Straight Regional Planning Team. (2015). *Norton sound-Bering strait regional comprehensive salmon plan: Phase II*. A. D. o. F. Game.

Ramsar convention on wetlands. (2018). Global wetland outlook: state of the world's wetlands and their services to people.

Raymond, P., Löf, M., Comeau, P., Rytter, L., Girona, M. M., & Puettmann, K. J. (2023). Silviculture of mixed-species and structurally complex boreal stands. In *Boreal*

forests in the face of climate change: sustainable management (pp. 403-416). Springer. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_15

Remillard, M. M., Gruendling, G. K., & Bogucki, D. J. (1987). Disturbance by Beaver (Castor canadensis Kuhl) and Increased Landscape Heterogeneity and disturbance ecological studies. In M. G. Turner (Ed.), *Landscape Heterogeneity and Disturbance* (pp. 103-122). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4742-5_6

Ressources Naturelles Canada. (2008). *Canada's boreal forest economy: economic and socioeconomic issues and research opportunities* (BC-X-414). http://cfs.nrcan.gc.ca/regions/pfc

Ressources naturelles Canada. (2019). *Cahier d'info sur la forêt 2018-2019*.

Ressources Naturelles Canada. (2020). *L'etat des forets au Canada : Rapport annuel 2019* (Fo1-6F). B. e. a. Canada.

Ringelman, J. K., & Longcore, J. R. (1982). Movements and wetland selection by brood-rearing black ducks. *The Journal of Wildlife Management*, 615-621. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2307/3808551

Ropars, P., & Boudreau, S. (2012). Shrub expansion at the forest–tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography. *Environmental Research Letters*, *7*(1). https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/015501

Rosell, F., Bozsér, O., Collen, P., & Parker, H. (2005). Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review*, *35*, 248-276. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00067.x

Rosell, F., & Parker, H. (1995). Beaver management: present practice and Norway's future needs. *Telemark College, Bø, Norway*, 1-137.

Rothmeyer, S. W., McKinstry, M. C., & Anderson, S. H. (2002). Tail Attachment of Modified Ear-Tag Radio Transmitters on Beavers. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, *30*(2), 425-429. http://www.jstor.org/stable/3784500

Rubenstein, D. R., & Hobson, K. A. (2004). From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in ecology & evolution*, *19*(5), 256-263. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.017

Semyonoff, B. (1953). *Beaver biology in winter in Archangel Province*. éditeur non identifié.

Seton, E. T. (1929). Lives of game animals. Volume 4, Part 2, Rodents, etc.

Severud, W. J. (2011). *American beaver foraging ecology: Predation avoidance, diet, and forage availability* Northern Michigan Unisersity].

Severud, W. J., Belant, J. L., Windels, S. K., & Bruggink, J. G. (2013). Seasonal variation in assimilated diets of American beavers. *American Midland Naturalist*, *169*(1), 30-42.

Severud, W. J., Windels, S. K., Belant, J. L., & Bruggink, J. G. (2013). The role of forage availability on diet choice and body condition in American beavers (Castor canadensis). *Mammalian Biology*, *78*(2), 87-93. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.12.001

Siemer, W. F., Jonker, S. A., Decker, D. J., & Organ, J. F. (2013). Toward an understanding of beaver management as human and beaver densities increase. *Human-Wildlife Interactions*, *7*(1), 114-131.

Smith, D. W. (1997). *Dispersal strategies and cooperative breeding in beavers* (Publication Number 9731467) [Ph.D., University of Nevada, Reno]. ProQuest Dissertations & Theses Global. Ann Arbor.

https://www.proquest.com/dissertations-theses/dispersal-strategies-cooperative-breeding-beavers/docview/304356027/se-2?accountid=14721

Smith, D. W., & Peterson, R. O. (1991). Behavior of beaver in lakes with varying water levels in northern Minnesota. *Environmental Management*, *15*(3), 395-401. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/BF02393886

Smith, J. M., & Mather, M. E. (2013). Beaver dams maintain fish biodiversity by increasing habitat heterogeneity throughout a low-gradient stream network. *Freshwater Biology*, *58*(7), 1523-1538. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/fwb.12153

Snodgrass, J. W. (1997). Temporal and Spatial Dynamics of Beaver-Created Patches as Influenced by Management Practices in a South-Eastern North American Landscape. *Journal of Applied Ecology*, *34*(4), 1043-1056. https://doi.org/10.2307/2405293

Stringer, A. P., & Gaywood, M. J. (2016). The impacts of beavers Castor spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. *Mammal Review*, *46*(4), 270-283.

Subedi, A., Marchand, P., Bergeron, Y., Morin, H., & Girona, M. M. (2023). Climatic conditions modulate the effect of spruce budworm outbreaks on black spruce growth. *Agricultural and Forest Meteorology*, *339*, 109548. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109548

Sun, L., Müller-Schwarze, D., & Schulte, B. A. (2000). Dispersal pattern and effective population size of the beaver. *Canadian Journal of Zoology*, *78*(3), 393-398. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1139/z99-226

Swinnen, K. R., Strubbe, D., Matthysen, E., & Leirs, H. (2017). Reintroduced Eurasian beavers (Castor fiber): colonization and range expansion across human-dominated landscapes. *Biodiversity and Conservation*, *26*, 1863-1876.

Tape, K. D., Jones, B. M., Arp, C. D., Nitze, I., & Grosse, G. (2018). Tundra be dammed: Beaver colonization of the Arctic. *Global Change Biology*, *24*(10), 4478-4488. https://doi.org/10.1111/gcb.14332

Terwilliger, J., & Pastor, J. (1999). Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows. *Oikos*, 83-94. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2307/3546794

Thompson, D. R., Bury, S. J., Hobson, K. A., Wassenaar, L. I., & Shannon, J. P. (2005). Stable isotopes in ecological studies. *Oecologia*, *144*(4), 517-519. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1007/s00442-005-0171-8

Thompson, S., Vehkaoja, M., & Nummi, P. (2016). Beaver-created deadwood dynamics in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, *360*, 1-8. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.019

Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., & Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for ?13C analysis of diet. *Oecologia*, *57*(1-2), 32-37. https://doi.org/10.1007/bf00379558

Touihri, M., Labbé, J., Imbeau, L., & Darveau, M. (2018). North American Beaver (Castor canadensis Kuhl) key habitat characteristics: review of the relative effects of geomorphology, food availability and anthropogenic infrastructure. *Ecoscience*, *25*(1), 9-23. https://doi.org/10.1080/11956860.2017.1395314

Tremblay, G., Valeria, O., & Imbeau, L. (2017). Characterisation of Beaver Habitat Parameters That Promote the Use of Culverts as Dam Construction Sites: Can We Limit the Damage to Forest Roads? *Canadian Journal of Forest Research*, *8*(12). https://doi.org/10.3390/f8120494

Vaillancourt, M.-A., Gauthier, S., Kneeshaw, D., & Bergeron, Y. (2009). Implementation of ecosystem management in boral forests: exemples from eastern Canada. 45.

Vorel, A., Válková, L., Hamšíková, L., Maloň, J., & Korbelová, J. (2015). Beaver foraging behaviour: seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*, 1221-1235.

Ward, O., Graphodatsky, A., Wurster-Hill, D., Eremina, V., Park, J., & Yu, Q. (1991). Cytogenetics of beavers: a case of speciation by monobrachial centric fusions. *Genome*, *34*(3), 324-328. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1139/g91-053

Weber, N., Bouwes, N., Pollock, M. M., Volk, C., Wheaton, J. M., Wathen, G., Wirtz, J., & Jordan, C. E. (2017). Alteration of stream temperature by natural and artificial beaver dams. *PLoS One*, *12*(5), e0176313. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0176313

Westbrook, C. J. (2021). Beaver as agents of plant disturbance. In *PLANT DISTURBANCE ECOLOGY* (pp. 489-528). https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818813-2.00014-9

Westbrook, C. J., Cooper, D. J., & Baker, B. W. (2006). Beaver dams and overbank floods influence groundwater-surface water interactions of a Rocky Mountain riparian area. *Water Resources Research*, *42*(6). https://doi.org/10.1029/2005wr004560

Westbrook, C. J., Cooper, D. J., & Baker, B. W. (2011). Beaver assisted river valley formation. *River Research and Applications*, *27*(2), 247-256. https://doi.org/10.1002/rra.1359

Wheatley, M. (1997). A new surgical technique for implanting radio transmitters in beavers, Castor canadensis. *Canadian Field-Naturalist*, *111*(4), 601-606. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5962/p.358264

White, P. S., & Pickett, S. T. A. (1985). Chapter 1 - Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In S. T. A. Pickett & P. S. White (Eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (pp. 3-13). Academic Press. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-08-050495-7.50006-5

Whitfield, C. J., Baulch, H. M., Chun, K. P., & Westbrook, C. J. (2015). Beaver-mediated methane emission: The effects of population growth in Eurasia and the Americas. *Ambio*, *44*(1), 7-15. https://doi.org/10.1007/s13280-014-0575-y

Wohl, E. (2013). Landscape-scale carbon storage associated with beaver dams. *Geophysical Research Letters*, *40*(14), 3631-3636. https://doi.org/10.1002/grl.50710

Wohl, E., Dwire, K., Sutfin, N., Polvi, L., & Bazan, R. (2012). Mechanisms of carbon storage in mountainous headwater rivers. *Nat Commun*, *3*, 1263. https://doi.org/10.1038/ncomms2274

Xu, L., Myneni, R. B., Chapin Iii, F. S., Callaghan, T. V., Pinzon, J. E., Tucker, C. J., Zhu, Z., Bi, J., Ciais, P., Tømmervik, H., Euskirchen, E. S., Forbes, B. C., Piao, S. L., Anderson, B. T., Ganguly, S., Nemani, R. R., Goetz, S. J., Beck, P. S. A., Bunn, A. G.,…Stroeve, J. C. (2013). Temperature and vegetation seasonality diminishment over northern lands. *Nature Climate Change*, *3*(6), 581-586. https://doi.org/10.1038/nclimate1836

Zurowski, W. (1992). Building activities of beavers. *Acta Theriologica*, *37*(4), 403-411. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.4098/AT.arch.92-41