LIÈGE université Library

https://lib.uliege.be

https://matheo.uliege.be

þÿ E t u d e d e l i n f l u e n c e d e s a c t i o n s d u c a s t o r d E u r o p e (C þÿ p r é s e n c e d u n e e s p è c e a s s o c i é e a u x m i l i e u x f o r e s t i e r s la mésange boréale (Poecile montanus), en Wallonie.

Auteur : Méchine, Coline
Promoteur(s) : Magain, Nicolas; 24422
Faculté : Faculté des Sciences
Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité spécialisée en biologie de la conservation : biodiversité et gestion
Année académique : 2025-2026
URI/URL : http://hdl.handle.net/2268.2/26543

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Université de Liège – Faculté des sciences
Département de biologie, écologie et évolution
Département Études Natagora

Etude de l'influence des actions du castor d'Europe (*Castor fiber*), sur la présence d'une espèce associée aux milieux forestiers alluviaux dynamiques : la mésange boréale (*Poecile montanus*), en Wallonie



Travail de fin d'étude réalisé par Coline Méchine en vue de l'obtention du Master en biologie des organismes et écologies à finalité biologie de la conservation, biodiversité et gestion.

Année académique 2025-2026

Promoteur : Nicolas Magain

Encadrant : Olivier Kints

Remerciements

Je tiens à remercier mon encadrant, Olivier Kints, pour l'intérêt qu'il a porté tout au long de ce projet ainsi que pour les enseignements qu'il m'a transmis. Je tiens aussi à remercier mon promoteur, Nicolas Magain, pour le temps qu'il a octroyé lors de l'élaboration du protocole ainsi que de la correction de ce mémoire. Mes remerciements s'adressent aussi aux gestionnaires de réserves et aux privés qui m'ont accueilli sur les propriétés et parfois même accompagné sur le terrain, à Thomas Duchesne pour son aide précieuse sur les statistiques, Robin Gailly et Alain Debroyer pour l'aide apporté à la création du protocole.

Ce mémoire s'est aussi déroulé dans de bonnes conditions grâce à mon entourage, alors merci à ma famille pour leur soutient et leur encouragement, à mes amis du master et extérieurs pour la présence et l'entraide constante durant toute la durée de cette étude. Merci à Cheyenne pour m'avoir hébergé et accompagné durant mon terrain à Libramont, de même qu'Eliott, Mathilde, Venise et Léopold.

Etude de l'influence des actions du castor d'Europe (*Castor fiber*), sur la présence d'une espèce associée aux milieux forestiers alluviaux dynamiques : la mésange boréale (*Poecile montanus*), en Wallonie

Coline Méchine – 2026 - Promoteur : Nicolas Magain - Encadrant : Olivier Kints

Résumé

Dans un contexte où le changement d'utilisation des terres et le changement climatique exercent une pression grandissante sur la biodiversité, le nécessité de comprendre les mécanismes d'interactions interspécifiques directes et indirectes devient primordiale. Cette étude se propose d'élargir les travaux de recherches déjà effectués sur les interactions interspécifiques avec le castor d'Europe, aux espèces associées aux milieux forestiers alluviaux et dynamiques, en s'intéressant plus particulièrement à la mésange boréale (*Poecile montanus*). Cela s'intègre à un projet antérieur mené par Natagora (Kints, 2024) permettant d'informer au mieux les gestionnaires et décideurs des réserves naturelles sur le rôle du castor en Wallonie.

Nos données ont dans un premier temps permis de démontrer une tendance de dynamique d'occupation de la mésange boréale similaire entre les carrés kilométriques présentant des habitats ennoyés par le castor et ceux n'en présentant pas. Néanmoins, cette analyse (sur base des données courantes de présence de mésange boréale) combinée aux modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) (basés sur les données de terrain), montrent pour la mésange boréale une fréquentation plus importante des sites occupés et modifiés par le castor d'Europe que les sites sans. Il semblerait même que cette dernière soit d'avantage associée à un ensemble de caractéristiques structurelles particulières de l'habitat causé par l'activité du castor qu'à la présence même du rongeur. Parmi ces composantes on peut notamment citer la présence d'essences pionnières telles que les saules (*Salix spp*) et les bouleaux (*Betula spp*) ainsi que le caractère mature des peuplements qui lui est au contraire défavorable.

La capacité du castor à recréer des habitats en déclins, s'avérerait avoir un impact à la fois sur les espèces dépendantes des zones humides comme certains oiseaux nicheurs ou encore amphibiens mais aussi sur des espèces forestières, telles que la mésange boréale, indirectement associées à ces milieux humides. Bien que cette étude se veut informative pour les gestionnaires, elle pourrait aussi permettre d'envisager, dans un second temps, l'intégration potentiel de cette espèce au sein même des actions de gestions, conservations et restaurations des espaces naturels.

Table des matières

1 Introduction 7
1.1 La mésange boréale 8
1.1.1 Portrait de la mésange boréale 8
1.1.2 Habitat 10
1.1.3 État des populations et statuts 11
1.1.4 Menaces 13
1.2 Castor d'Europe 15
1.2.1 Portrait du castor d'Europe 15
1.2.2 Castor et humain, une relation façonnée par le temps ; état des populations et statut 17
1.2.3 L'effet castor : modification des écosystèmes 19
1.3 Contexte, objectifs et questions de recherche 21
1.3.1 Objectif principal 21
1.3.2 Questions de recherche 22
2 Matériel et méthodes 23
2.1 Analyse des données courantes de présence de mésanges boréales 23
2.2 Sélection des zones d'études pour le travail de terrain 23
2.3 Récolte de données cartographiques 25
2.4 Protocole et récolte des données à l'échelle des points d'écoute. 26
2.5 Analyses statistiques 31
2.5.1 Traitement des données courantes de présence de mésanges boréales 32
2.5.2 Influence de la présence/absence de castor sur la présence de mésanges boréales 33
2.5.3 Facteurs environnementaux influençant la présence de mésanges boréales avec prise en compte de la présence/absence de castor 34
2.5.4 Facteurs influençant la présence de mésanges boréales indépendamment du statut castor/témoin 37
3 Résultats 39
3.1 Traitement des données courantes de présence/absence de mésanges boréales 39

3.2 Influence de la présence/absence de castor sur la présence de mésanges boréales 40
3.3 Facteurs influençant l'occurrence de mésanges boréales 40
3.4 Facteurs influençant la présence de mésanges boréales indépendamment du statut castor/témoin 44
4 Discussion 45
4.1 Existe-t-il une association entre la castor d'Europe et la mésange boréale 45
4.2 Structures de l'habitat pouvant expliquer la présence de mésanges boréales 47
4.3 Limites et perspectives 51
5 Conclusion 54
6 Utilisation d'outils d'intelligence artificielle 55
7 Contribution 55
8 Bibliographie 56
9 Annexe 67

Liste des abréviations et lexique

AIC : critères d'information d'Akaike (AIC).

Castor : désigne toujours dans cette étude le castor d'Europe (*Castor fiber*)

Détection : présence d'au moins une mésange boréale clairement identifiée à la vue ou au chant.

DNF : département nature et forêt.

GLM : modèle linéaire généralisé.

GLMM : modèle linéaire généralisé mixte.

IC95% : intervalle de confiance à 95%.

IFBL : Index de la Flore Belgo-Luxembourgeoise. Il divise le territoire en carrés de 1 × 1 km pour le recensement de la flore. Ces carrés servent de base à la cartographie et à la surveillance des plantes en Belgique, au Grand-Duché de Luxembourg et dans le nord de la France.

IPBES : plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques.

IUCN : Union Internationale de la Conservation de la Nature.

LM : modèle linéaire.

LMM : modèle linéaire mixte.

LRT : likelihood test ratio, est un test statistique de rapport de vraisemblance.

Niche écologique : ensemble des conditions biotiques et abiotiques permettant à une population d'une espèce de survivre et de se maintenir dans un environnement donné.

RNA : réserves naturelles agrées.

RND : réserves naturelles domaniales.

SIG : système d'information géographique.

SPW : services publics de Wallonie

VIF : facteur d'inflation de la variance. Permet de mesurer la multicolinéarité entre variables explicatives.

1 Introduction

A l'heure où la septième limite planétaire a été dépassée, où les pressions exercées sur la planète augmentent, les facteurs menant à l'érosion de la biodiversité sont connus et clairement énoncés dans les rapport internationaux de l'IPBES (plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques). Parmi ces derniers on y retrouve notamment la modification de l'utilisation des terres avec une expansion de l'activité agricole et de l'exploitation forestière. Faute de réactivité de la part des Etats, le bilan est de presque 1 millions d'espèces menacées d'extinction en 2019 et risque de continuer de s'alourdir (IPBES et al., 2019). C'est pourquoi des efforts de conservation sont mis en place dans le monde entier afin de comprendre, prévenir et d'agir face aux menaces directes et futures qui pèsent sur la biodiversité, dont le maintien favorise la résilience écosystémique.

Alors que 28,18% des espèces mondiales étudiées sont actuellement menacées (UICN France, s. d.), certaines, tel que le castor d'Europe (*Castor fiber*), refont surface après des années de disparition en Europe. Son rôle d'ingénieur de l'écosystème mène, par ses actions d'abattage et de construction, à des modifications profondes de l'écosystème pouvant influencer la distribution et la dynamique d'autres espèces (Kints, 2024; Pietrasz et al., 2019; Rosell et al., 2005). Certaines, parfois considérées comme préoccupation mineure à l'échelle mondiale, voient aussi leur population décroitre dans de nombreux pays sans que l'on y prête une attention particulière. La mésanges boréales (*Poecile montanus*), passereaux associé aux boisements humides, dit de préoccupation mineure à l'échelle mondiale (BirdLife International, 2019), s'est vu inscrite en 2021 sur la liste rouge des espèces menacées en Wallonie (Paquet et al., 2021).

Dans ce contexte, la question de l'influence des actions du castor d'Europe sur la présence de couples de mésanges boréales en Wallonie, prend ainsi tout son sens. En effet, la perte de son habitat naturel pourrait être compensée par les changements écosystémiques engendrés par l'activité du castor d'Europe. Afin d'étudier cette association à plusieurs échelles, trois analyses ont été combinées, comprenant : (1) une analyse des données courantes à l'échelle des carrés IFBL (Index de la Flore Belgo-Luxembourgeoise), ainsi qu'une étude de terrain comparant la présence de mésanges boréales au sein de zones occupées ou non par le castor, (2) à l'échelle de sites et (3) à l'échelle des points d'écoutes.

1.1 La mésange boréale

Les mésanges font parties des passereaux les plus connus du grand public. Cependant le terme de mésange désigne la famille des paridés, regroupant ainsi 14 genres différents. La monophylie du genre *Poecile,* qui comprend la mésange boréale (*Poecile montanus*), est relativement récente. En effet, sa différenciation avec le genre *Parus*, au sein duquel on trouve notamment la mésange charbonnière (*Parus major*), n'a été établie qu'en 2005 à la suite d'une étude des séquences de nucléotides du gène mitochondrial cytochrome-*b* (Gill et al., 2005). La mésange boréale, même si caractérisée comme commune, est ainsi une mésange assez peu connue du fait de son caractère discret et de sa forte ressemblance avec la mésange nonnette (*Poecile palustris*). La sous-espèce que l'on retrouve en Belgique est *Poecile montanus rhenanus*.

1.1.1 Portrait de la mésange boréale

La mésange boréale est donc un petit passereau mesurant environ 11 cm, qui se différencie de la mésange nonnette, non seulement par son écologie, mais aussi selon quelques attributs morphologiques (tableau 1). Du fait de leur petite taille, la différenciation sur base de la morphologie n'est pas aisée, c'est pourquoi le meilleur moyen reste le critère de vocalisation.

	Mésange boréale (*Poecile montanus*)	**Mésange nonnette (*Poecile palustris*)**
Bec	Mandibule supérieure entièrement noire.	**Tâche blanche** au niveau de la mandibule supérieure.
Queue	**Gradation de la taille des plumes** de la queue, avec les plumes intérieures plus longues et celles du dessus plus courtes. Les plus courtes sont 5 à 6mm en dessous des plus longues	**Gradation moins prononcée**, toutes les plumes sont de même taille avec uniquement les plumes extérieures qui sont plus courtes que les autres d'environ 3 – 4mm.
Joue	Blanche avec **légère teinte chamois chaude** au niveau de la nuque ce qui	**Blanche nette**, avec une **teinte grise-brune terne** derrière l'oreille jusqu'à la nuque. Ceci donne un **aspect bicolore**

	créé un **contraste** avec le manteau et l'épaule qui sont bruns.	qui se fond dans le manteau et l'épaule qui sont bruns.

***Tableau 1** : Critères de différenciation à l'œil nu des mésanges boréales (Poecile montanus) et nonnette (Poecile palustris) (inspiré des critères fournis par Broughton, 2024)*

La mésange boréale est une espèce sédentaire qui occupe un territoire faisant en moyenne 5-7 ha d'habitats boisés dans nos régions et pouvant s'étendre jusqu'à 15ha lorsqu'on considère la totalité du territoire défendu, dont les milieux ouverts (Broughton, 2024, p. 140; Jacob et al., 2010). C'est pourquoi le mâle chante dès le mois de février jusqu'à début mars afin de délimiter son territoire et attirer la femelle. Ils creuseront ensuite ensemble une nouvelle loge ou, plus rarement (3% des cas), réutiliseront une ancienne, avant de laisser place à la période de reproduction. Cette dernière s'étale d'avril à juin, menant ainsi à une diminution de la fréquence de chant du mâle après le début de la ponte (Welling et al., 1995, Broughton, 2024). Elle ne réalise qu'une seule nichée par an composée de 6 à 9 œufs, avec une seconde tentative possible si la première a échoué. Le territoire de son domaine vital, qui reprend donc l'intégralité des zones utiles à l'oiseau durant l'année, est donc moins délimité en dehors de la période printanière, la rendant plus erratique et menant à une zone de recherche de nourriture qui peut s'étaler jusqu'aux territoires des couples voisins.

De même que pour beaucoup d'autres paridés, la mésange boréale présente un régime alimentaire assez large, à base de graines et d'insectes. Durant la période de reproduction (printemps) et en été son régime est principalement composé d'insectes et de larves d'insectes tandis qu'en hiver il est majoritairement composé de graines. Il est d'ailleurs difficile de définir précisément ce dernier car dans certaines régions elle peut consommer les graines provenant de jusqu'à une centaine d'espèces différentes (Broughton, 2024, p.108). En effet, ses griffes et son bec lui permettent de relativement bien manipuler la nourriture. Passant la majorité de son activité à la recherche de nourriture, une particularité notable du genre *Poecile* est sa capacité à transporter sa nourriture sur de longues distances afin de, soit se nourrir à l'abri, soit de la cacher pour la consommer plus tard. Ceci est rendu possible du fait de sa sédentarité et surtout de sa bonne connaissance de ce grand territoire qu'elle occupe. Étant menacée par l'augmentation des espèces compétitrices, cela lui permet de conserver des ressources même en période de forte compétition. Bien qu'elles sachent utiliser les mangeoires à oiseaux, contrairement aux mésanges charbonnière et bleue, elles montrent une certaine aversion pour les mangeoires,

choix qui réside plutôt dans la compétition et le risque de prédation engendrés par le caractère fixe de l'installation (Broughton, 2024, p. 113; Wilman, 2023).

1.1.2 Habitat

Bien que généraliste, comme toute espèce sédentaire elle fréquente une sélection d'habitats particuliers qui diffèrent en fonction des régions et des sous-espèces. Son habitat peut être caractérisé par de grandes forêts de conifères en milieu montagneux et dans le nord de l'Europe, mais aussi parfois par des forêts mixtes humides ou encore des forêts marécageuses ou tourbeuses. Sur les Îles Britanniques on retrouve la sous-espèce *Poecile montanus kleinschmidti* dont la différenciation avec *P. m. rhenanus* se fait uniquement sur base morphologique (teinte de plumage nuancée), et biogéographique. Néanmoins, malgré leur appartenances à des sous-espèces différentes, elles évoluent dans un contexte écologique comparable, menant à une occupation de niche écologique assez similaire. On la retrouve principalement dans des forêts tempérées décidues, humides ou en début de succession (Broughton, 2024, p.56) (figure 1). Son habitat serait donc plus précisément caractérisé en Belgique par un sous-bois de niveau intermédiaire (2 à 4m), dense et buissonneux, mêlé à des peuplements de feuillus à bois tendre, avec une forte affinité pour les zones ripariennes (Broughton, 2024, p. 61; Jacob et al., 2010; Lewis et al., 2007). Au Royaume-Unis, on la retrouve à plus de 60% au sein de forêts de feuillus âgées de 15 à 25 ans, avec une proportion de conifères assez faible (Lewis et al., 2009). Cependant l'âge du boisement n'est pas le seul facteur à entrer en compte dans le choix d'occupation du territoire. En effet, elle a tendance à privilégier des habitats humides (figure 1) ce qui peut l'amener à choisir des boisements plus âgés si l'humidité y est plus élevée (Lewis et al., 2009). On pourrait expliquer ce lien par le fait que la mésange boréale est une espèce dite cavernicole primaire. Ceci signifie qu'elle creuse et aménage elle-même sa loge. Elle est donc dépendante en période de nidification de la présence de bois mort et plus précisément d'arbres morts sur pied, de souches mortes, de branches mortes sur les plus gros arbres, ou plus rarement de tronc couché à l'horizontal. C'est pourquoi l'écotone riverain, au sein duquel l'abondance en bois mort semble être plus élevé du fait des dynamiques naturelles d'érosions des berges et de crues (De Jager et al., 2026), ou du fait de l'activité d'espèces ingénieures comme le castor (Thompson et al., 2016) pourrait être particulièrement intéressant pour la mésange boréale. Le bois mort prisé pour la nidification ne doit pas avoir atteint un stade de décomposition élevé sous peine de s'effondrer lors du creusement de la cavité. Au sein des forêts tempérées, les arbres idéaux pour la nidification sont principalement les bouleaux, les saules, les aulnes et les sureaux (Jacob et al., 2010, Broughton, 2024, p.171). La loge de la mésange boréale est assez

caractéristique car elle est creusée à une hauteur de 1 à 3m, avec une préférence pour des troncs d'une largeur d'environ 15cm de diamètre (BirdLife International, 2019), ce qui est généralement plus petits que ceux désirés par certains de ses compétiteurs tels que les pics. La cavité a un diamètre d'entrée d'au moins 20mm, débouchant sur un chambre aménagée avec divers matériaux qui ne comprennent pas les mousses. La présence de mousse serait ainsi un bon critère pour affirmer le réinvestissement de la cavité par une autre espèce (Parry & Broughton, 2018).

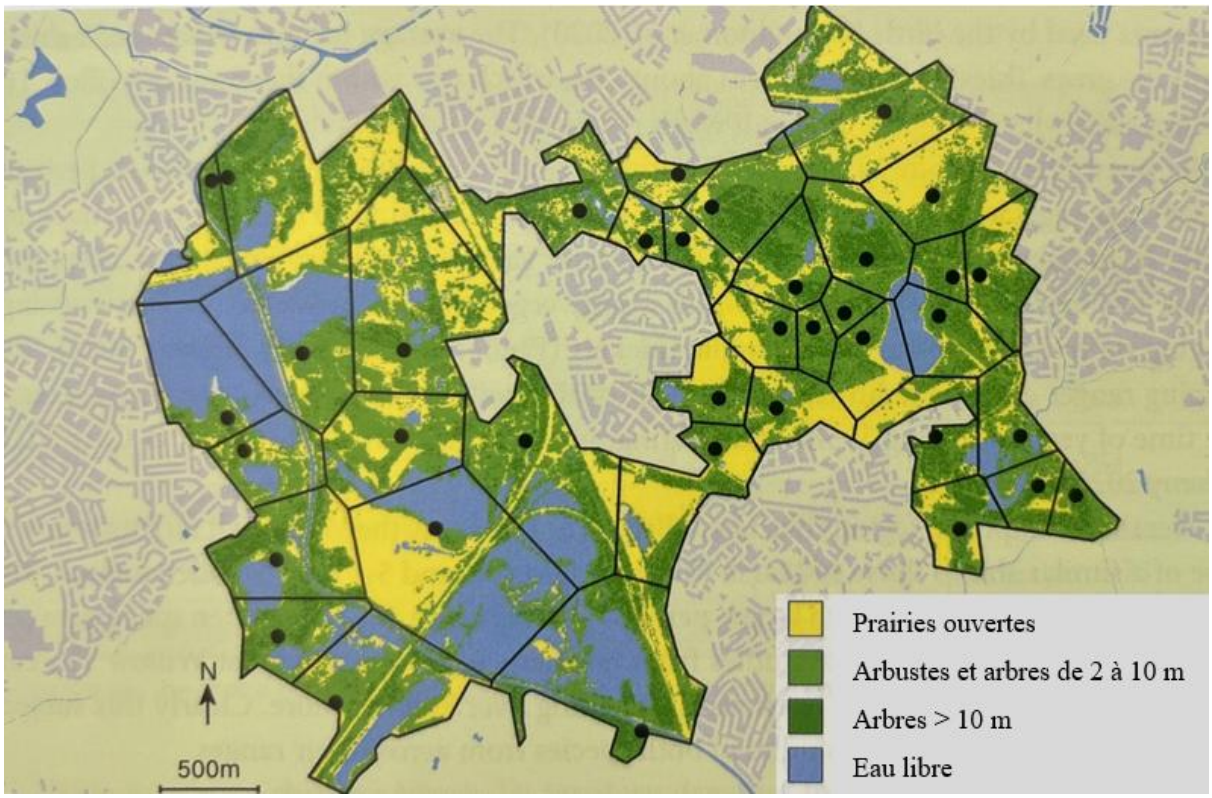


Figure 1 *: Nids et territoires des populations de mésanges boréales (Poecile montanus) en 2019 à Wigan (Angleterre). Les points noirs* (•) *représentent les positions de chaque nids et les lignes noires* (-) *délimitent les territoires (Broughton, 2024, p. 139).*

1.1.3 État des populations et statuts

A l'échelle mondiale, la mésange boréale est classée au sein de la liste rouge IUCN comme Least Concern (LC - préoccupation mineure) depuis 2019. Elle présente une aire de répartition s'étalant de toute l'Europe du Nord jusqu'à l'Asie (figure 2). Pour autant en Europe la population semble tendre vers un déclin depuis les années 80 (BirdLife International, 2019), qui explique ainsi son statut d'espèce vulnérable à cette échelle.



***Figure 2** : Répartition géographique mondiale de la mésange boréale (Poecile montanus) en 2019. On retrouve en vert, les données issues la liste rouge IUCN de 2019 présentant les sites de résidence de la mésange boréale (BirdLife International, 2019).*

Elle est soumise à l'Annexe II de la Convention de Berne qui vise à la protection des espèces et de leurs habitats naturels, ainsi que de prévenir toute perturbation intentionnelle (European Environment Agency, 2019).

A l'échelle de la Wallonie, c'est un nicheur commun présent dans toute la région, avec une distribution continue au sud du sillon Sambre et Meuse (à l'exception du Pays de Herve) et plus irrégulière au nord de ce dernier (Jacob et al., 2010). Elle a en réalité sans doute été sous-évaluée durant de nombreuses années du fait de la forte similarité morphologique avec la mésange nonnette (*Pecile palustris*) (Jacob et al., 2010). La distinction entre ces deux espèces ne s'est faite qu'à partir de 1897 (Broughton, 2024), et même après cette date, la confusion aurait très probablement perduré jusque dans les années 1960-1970 (Jacob et al., 2010). Le relevé de l'état des populations d'oiseaux nicheurs de Wallonie sorti en 2018, montre que sur les 22 espèces forestières recensées, cette dernière fait partie des 50% en déclin (Derouaux & Paquet, 2018). De plus, la mise à jour en 2021 de la liste rouge des oiseaux nicheurs menacés en Wallonie fait entrer la mésange boréale parmi les espèces menacées de Wallonie, adoptant ainsi le statut d'espèce vulnérable, signifiant un déclin de la population compris entre 30 et 50 % en 10 ans ou 3 générations (Paquet et al., 2021). Ce déclin avait déjà été annoncé à -5,2% par an lors du programme wallon de surveillance par point d'écoute, réalisé entre 1990 et 2009 (Jacob et al., 2010).

1.1.4 Menaces

Du fait de son manque de dominance vis-à-vis d'autres espèces ainsi que de son caractère cavernicole, elle est soumise à de nombreuses pressions à la fois naturelles et anthropiques.

En se basant sur un index Européen nommé CST (Climate Suitability Trend) qui représente une prédiction de la réaction des espèces à l'évolution du climat depuis les années 1980, il a été démontré au niveau de la Wallonie que la mésange boréale (CST de -0.07), se classe comme l'une des espèces communes qui réagit la plus négativement aux changements climatiques (Paquet, 2016). Cela ne semble pour autant pas affirmer que la diminution de cette population est majoritairement causée par ce facteur, dont l'action est d'ailleurs difficilement appréhendable du fait de son synergisme avec de nombreux autres facteurs. Cependant de nombreuses autres études semblent pointer du doigt le facteur modification/perte d'habitat comme impactant grandement les populations de mésanges boréales.

En Europe, l'agriculture et l'exploitation forestière se sont grandement intensifiées au cours des 60 dernières années, provoquant un changement de composition et une forte diminution des tailles et du nombre de forêts matures. En effet, les forêts primaires qui n'ont pas été façonné par plusieurs siècles d'exploitation et de gestion forestière représentent actuellement seulement 0.7% de la surface forestière Européenne (Sabatini et al., 2018). Il demeure ainsi principalement des forêt semi-naturelles qui ont été modifiées par l'activité humaine soit dans le passé, soit qui le sont toujours, menant ainsi à une simplification structurelle de ces dernières. En Belgique, le territoire est aujourd'hui composé de 45% de terres agricoles et environ 23% de forêts (*Utilisation du sol | Statbel*, s. d.). En Ecosse, de nombreux ossements de mésanges boréales datant du Mésolithique et du Néolithique ont été retrouvés, démontrant sa présence durant l'aire des grandes forêts matures. Aujourd'hui ces mêmes habitats y sont désormais rares et fragmentés et les mésanges boréales n'occupent plus qu'une petite aire de répartition (Broughton, 2024, p.16-17). Eggers et Low (2024) ont démontré que la diminution de la complexité des sous-bois, et en particulier la disparition des troncs de petits diamètres, provoquerait l'apparition de barres de stress sur les plumes caudales des adultes. Cette pratique d'exploitation forestière aurait comme effet indirect une plus forte exposition des nids à la prédation, démontrant ainsi l'impact de ces pratiques sylvicoles sur l'espèce. Certaines analyses ont par ailleurs démontré en Angleterre que la diminution de la superficie de zones boisées pouvait être une bonne explication du déclin des populations de mésanges boréales entre les années 1980 et 1990. De plus, la densité de bois mort sur pied, serait un bon marqueur de la complexité structurelle de l'habitat, ce qui est d'autant plus intéressant car ce bois est essentiel

pour le choix des sites de nidification des espèces cavernicoles (Vatka et al., 2014, Kumpula et al., 2023). A tout ceci il faut ajouter que malgré cette bonne qualité structurelle de l'habitat, si le territoire est trop éloigné du site de départ au moment de la dispersion des oiseaux, ou trop petit pour accueillir un couple, alors il ne sera pas choisi pour la nidification. C'est pourquoi, dans un contexte où le paysage est aussi fragmenté qu'en Belgique (urbanisation, déforestation pour l'agriculture, exploitations forestières), avec un manque de zones de continuité écologique et où la qualité structurale des habitats a été amoindrie, les mésanges boréales se trouvent menacées. D'autant plus que l'activité de cette dernière au niveau des lisières (dans les 50m) ne correspondrait qu'à la moitié de son activité, montrant bien l'importance de la taille de l'intérieur forestier (Hewson & Fuller, 2006). La déforestation des forêts et le recours à des méthodes d'exploitation comme la coupe à blanc, impliquent pour une espèce forestière de devoir adapter son domaine vital à la fragmentation d'habitat en l'augmentant (Siffczyk et al., 2003), ce qui lui demande de parcourir beaucoup plus de distance. Ces déplacements demandent une forte consommation d'énergie, qui ne pourra pas être utilisée lors de la recherche de partenaire, ce qui a un impact sur sa capacité à se reproduire, et les rends moins résilients aux autres pressions (Broughton, 2024, p. 105). L'étude menée par Kumpala et al. (2023) en Finlande, démontre que les actions de gestions forestières de coupe à blanc et d'éclaircissage causeraient à elles seules une baisse de 28 % de la densité de populations de mésanges boréales étudiée.

Néanmoins, les menaces ne se cantonnent pas aux pressions anthropiques. La compétition fait aussi partie des menaces importantes pesant sur les populations. Cette mésange est considérée comme l'une des moins dominantes de la famille des Paridés. Il a été démontré que l'augmentation de l'abondance de certains prédateurs comme le pic épeiche (*Dendrocopos major*) mène à une augmentation de la prédation d'œufs et donc à la diminution du succès reproducteur des couples à la fin du printemps (Parry & Broughton, 2018). Cependant ce n'est pas son seul prédateur, on peut aussi nommer les mustélidé comme la martre des pins (*Martes martes*), la belette commune (*Mustela nivalis*) (Broughton, 2024, p. 206). De même, l'augmentation d'abondance de certaines espèces généralistes compétitrices, telles que les mésanges charbonnière (*Parus major*) et bleue (*Cyanistes caeruleus*), apporte de fait, une augmentation de la demande de sites de nidifications, ce qui les met directement en compétition. Ces dernières sont des espèces cavernicoles secondaires, qui utilisent des loges déjà creusées, menant à des cas d'expulsions de mésanges boréales de leur propre cavité. Ces espèces sont aussi compétitrices pour la nourriture. Ainsi, l'ajout de mangeoires à proximité du territoire de

mésanges boréales peut avoir un impact important sur sa capacité à se nourrir (Broughton, 2024, p. 113; Wilman, 2023). Le caractère permanant d'une mangeoire, augmente le risque de prédation, par exemple par le chat domestique (*Felis catus*) (Broughton, 2024, p. 113). Dans des régions où la densité des mésanges boréales est faible comme en Angleterre ou en Belgique, la perte d'un seul individu peut signifier l'échec du succès reproducteur pour l'année entière au niveau de ce territoire (Broughton, 2024).

1.2 Castor d'Europe

« Ingénieur », « bâtisseur », « architecte de la nature » (Kohler et al., 2023), tant de mots pour décrire le castor d'Europe (*Castor fiber*), qui depuis des millénaires fascine autant qu'il échauffe les esprits. Pour faciliter la lecture, la suite de ce document parlera d'individus de Castors d'Europe sous l'appellation "le castor".

1.2.1 Portrait du castor d'Europe

Avec une taille moyenne de 110 à 112 cm chez un adulte pour une masse pouvant aller jusqu'à 30kg le castor d'Europe (*Castor fiber*) est le plus grand rongeur d'Eurasie (Barvaux et al., 2015). Monogame et territorial, on ne retrouve ainsi qu'un seul couple par territoire, entouré des jeunes castorins de l'année (entre 1 et 3) et des subadultes de l'année précédente (Nolet & Rosell, 1998). Afin de marquer leur territoire, ils utilisent le système de marquage odorant à l'aide d'une substance sécrétée par une glande située sous la queue appelée castoréum. Mammifère vivant à l'interface eau et terre, le castor d'Europe a ainsi développé une série d'adaptations morphologiques et physiologiques lui permettant de se mouvoir au sein de ces deux milieux. Ses pattes postérieures palmées lui permettent à la fois de marcher et de nager, son pelage est imperméable, ses yeux et ses narines sont situés sur le haut de sa tête de manière à les conserver hors de l'eau durant la nage. Sa queue lui est utile à de nombreux égards : aplatie horizontalement et écailleuse, elle sert à la fois de gouvernail durant la nage, mais aussi de réserve énergétique car elle est riche en graisse, et de système d'alarme lorsqu'il claque l'eau avec. De plus, sa grande capacité de stockage d'O2 dans les muscles et le cœur lui permet de réaliser des apnées pouvant durer plusieurs minutes. Ses quatre longues incisives à croissance continue sont de couleur orangée car l'émail est enrichi en fer, ce qui lui confère une capacité d'auto-affûtage naturel. Elles sont ainsi à l'origine de sa capacité à aménager les cours d'eau, notamment par l'abattage et l'écorçage d'arbres (Ardenne & Gaume, 2021; Barvaux et al., 2015; Nolet & Rosell, 1998).



Figure 3 *: Photo de gauche : Tronc de chêne rongé par un castor ; Coline Méchine. Photo de droite : castor d'Europe (Castor fiber) ; Michel et Vincent Munier*

La cellule familiale se disperse et colonise le milieu en utilisant le réseau hydrographique, ce qui impose un environnement comprenant une bonne continuité hydrologique. Le caractère territoriale du castor pousse par ailleurs très probablement les jeunes à privilégier la colonisation des sites plus éloignés, et seulement après des sites les plus proches. Son domaine vital s'étend sur 3 à 6 km à Europe, peut occuper 1 à 3km de rives, la plupart du temps sur des petits cours d'eau à faible courant, avec des berges assez hautes (50cm) permettant d'y creuser un terrier (Barvaux et al., 2015; Felter, 2020; Fustec et al., 2001). Ce territoire peut fortement varier selon la disponibilité en nourriture et donc du couvert végétal. Le castor gîte ainsi au sein d'un terrier creusé à même la berge, débouchant sur une ou plusieurs chambres, et pouvant parfois prendre la forme d'un terrier-hutte s'il entrelace des branches à la surface afin de consolider le plafond (figure 4).

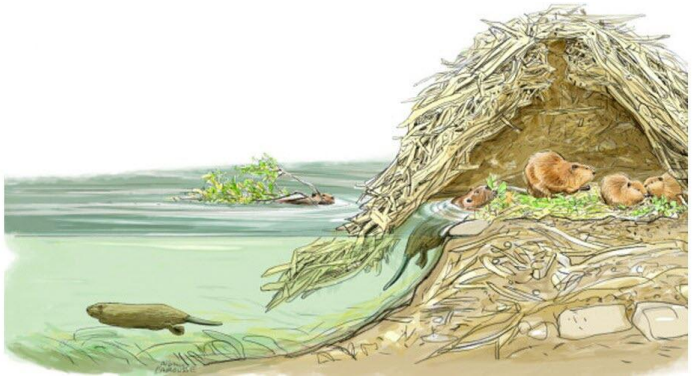


Figure 4 *: Terrier-hutte de castor d'Europe* (*Nature - L'île de la Platière*, 2016).

Le castor est une espèce dont le régime alimentaire est exclusivement herbivore et relativement large. Il se nourrit d'environ 2kg de matière fraîche quotidiennement ou bien 700g d'écorces en hiver, allant des plantes herbacées terrestres aux macrophytes aquatiques ou encore aux écorces de ligneux, et le tout pouvant être collecté jusqu'à une trentaine de mètres du cours d'eau. Il existe néanmoins une vraie préférence pour les espèces appartenant à la famille des Salicacées comme les saules (*Salix spp*) ou les peupliers (*Populus spp*), mais d'autres espèces comme les frêne (*Fraxinus spp*), les ormes (*Ulmus spp*), les noisetiers (*Corylus spp*), les bouleaux (*Betula spp*) sont aussi prélevés lorsque le couvert de Salicacées devenait trop faible (Fustec et al., 2001; Nolet et al., 1994). Le choix se faisant principalement à la qualité gustative de l'écorce ou à la robustesse du bois, l'aulne est une espèce qui n'est pas privilégié dans son régime et que l'on retrouve ainsi très régulièrement sur pied au niveau des zones de présence du castor (Nolet et al., 1994).

1.2.2 Castor et humain, une relation façonnée par le temps ; état des populations et statut

La pression anthropique aura à la fin du 19ème siècle provoqué l'extinction du castor d'Europe sur presque toute son aire de répartition. A la fois prisé dès le 17ème siècle pour sa fourrure, sa peau, sa viande, son castoréum, et peu apprécié pour les effets qu'il provoque sur l'aménagement des cours d'eau (Luglia, 2013; Nolet & Rosell, 1998), tout semblait converger vers un consensus justifiant son extermination et menant à un maintien de seulement 8 populations dans toute l'Europe (Nolet & Rosell, 1998). Cependant, des missions de réintroduction ont commencé à voir le jour en Allemagne, aux Pays-Bas et en France à partir des années 1930, menant à un retour naturel du castor à la frontière entre l'Allemagne et la Belgique à la fin du 20ème siècle (*FAQ - GT Castor*, s. d.; Nolet & Rosell, 1998). Le castor d'Europe connait aujourd'hui une forte expansion qui fait toujours débat. D'environ 1200 individus en Eurasie au début du 20ème siècle, on en dénombre désormais près de 1,5 million en 2021 (Halley et al., 2021). Les populations de castor d'Europe augmentent au rythme de 10 à 20% par an, jusqu'à saturer la capacité d'accueil du milieu (Barvaux et al., 2015, p.16). Le SPW (Service public de Wallonie) estime que la population de castors atteint aujourd'hui en Belgique minimum 4 300 individus (SPW, s. d.) (figure 5).

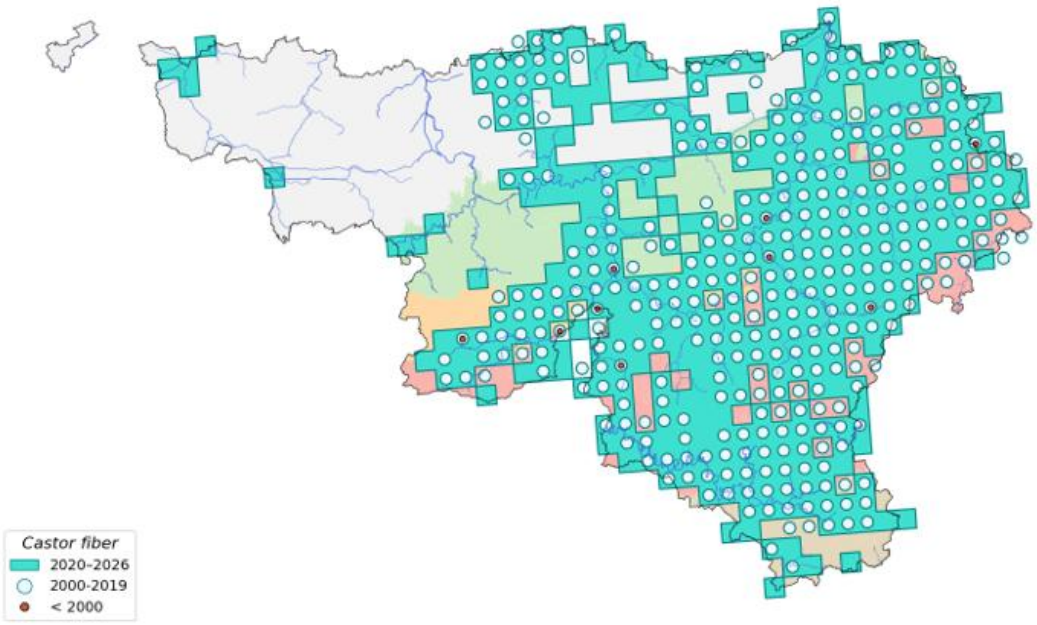


Figure 5 : *Distribution des observations de castor d'Europe (Castor fiber) à l'échelle de la Wallonie. Basée sur les données courantes récoltées entre < 2000 et 2026 (SPW, s. d.).*

Le castor d'Europe est considéré selon l'IUCN comme préoccupation mineure au niveau mondial. Cependant, à l'échelle européenne, il est inscrit à l'Annexe III de la Convention de Berne qui vise à la conservation des espèces sauvages et de leurs habitats naturels (Convention de Berne, 1979). De plus, il est aussi soumis aux annexes II, IV et V de la Directive Habitats (92/43/CEE) visant respectivement « les espèces d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation », « les espèces présentant un intérêt communautaire et nécessitant une protection stricte » et « les espèces dont le prélèvement dans la nature et l'exploitation sont susceptibles de faire l'objet de mesures de gestion ». Il est ainsi interdit par la loi de tuer un individu ou encore de détruire son habitat (Barvaux et al., 2015; Commission européenne, 2021).

Cependant, étant donné les risques ou les problèmes avérés de cohabitation avec ce dernier, il a été mis en place, selon l'arrêté du Gouvernement Wallon du 20 novembre 2003 relatif aux dérogations espèces, la possibilité de déroger aux mesures de protection des espèces (Barvaux et al., 2015).

1.2.3 L'effet castor : modification des écosystèmes

Dans un contexte où les zones humides montrent un déclins important dans le monde entier, où sont recensées des pertes de 80 millions d'ha de tourbières, 177 millions d'ha de marais et marécages intérieurs, 122 millions d'ha de lacs (Convention on Wetlands et al., 2025), les actions menées par le castor, notamment par la construction de barrages, pourraient occuper une place non négligeable dans le maintien de ces écosystèmes.

La construction de barrages par le castor n'est pas systématique, cela va dépendre des conditions hydrologiques, notamment si le cours d'eau n'offre pas une profondeur suffisante (< 0.7 m) pour immerger le gîte (Hartman & Törnlöv, 2006). On en retrouve ainsi uniquement sur des petits cours d'eau et en tête de bassin. Pour certains considéré comme une espèce provoquant par ses barrages des dommages matériels et économiques (Kohler et al., 2023), il est pour d'autres vu comme une espèce permettant de diversifier et redynamiser les écosystèmes alluviaux. Quoi qu'il en soit, ces modifications d'habitats amènent de nouvelles contraintes sur les activités de gestion, et c'est dans ce contexte qu'on a vu émerger ces dernières années de nombreuses études scientifiques ayant pour objectif de définir les impacts positifs et négatifs liés à son retour en Europe.

Il a été prouvé à mainte reprises que les actions de création de barrages, d'abattages d'arbres ou encore d'écorçages d'arbres induisent des modifications profondes des habitats qu'ils occupent. Les changements hydrologiques et géomorphologiques causés par la création de barrages en cascade le long des cours d'eau permettent de complexifier le réseau hydrique en apportant des transitions entre milieux lentiques en amont et lotiques en aval (Angst & Auberson, 2025). L'augmentation du niveau de l'eau en amont va permettre, par la diminution de la vitesse d'écoulement, un enrichissement trophique par apport de nutriments et piégeage de sédiments (Larsen et al., 2021; Kints, 2024). Les changements engendrés par le castor sont dynamiques dans le temps, c'est pourquoi ces plans d'eau vont pouvoir évoluer et ainsi donner de vastes prairies humides, des tourbières ou des marais, habitats actuellement largement menacés à l'échelle mondiale (Convention on Wetlands et al., 2025).

Les paysages fluviaux sont ainsi modifiés en profondeur, les berges sont creusées afin de créer des chenaux, de nouveaux bras morts apparaissent ainsi que des zones d'eaux stagnantes. Tandis que le changement climatique associé au changement d'utilisation des terres cause une réduction de 17-19 % d'oiseaux nicheurs en Europe (Burns et al., 2021), de 50 % de l'abondance d'insectes (sur les 1,2 % d'espèces d'insectes évaluée par l'IUCN) (Cooke et al.,

2025; Outhwaite et al., 2022) et que 40,7 % d'espèces d'amphibiens sont menacés d'extinction (Luedtke et al., 2023), la mosaïque d'habitats crée par les actions du castor fait de lui une espèces parapluie (Kints, 2024; Natagora-GT Castor, s. d.), favorisant à la fois invertébrés, amphibiens, oiseaux nicheurs et migrateurs, chiroptères ou encore odonates (Dalbeck et al., 2014; Kints, 2024; Nummi & Holopainen, 2014; Rosell et al., 2005). De même que pour la faune, la flore est aussi impactée. Les sédiments retenus par les barrages permettent notamment le développement de la végétation aquatique et paludéenne (Angst & Auberson, 2025). On voit notamment se développer au sein de ces zones les fourrés qui doublent presque leur surface. Bien que très consommés par le castor, les saules buissonnants sont avantagés par l'ouverture du couvert forestier qu'il entreprend sur les autres essences, ainsi que par les sédiments déposés sur les zones alluviales en cas d'inondations qui leur permettent une recolonisation rapide (Kints, 2024; Westbrook et al., 2011). Ils sont caractérisés par une vie courte et une reproduction végétative. Ainsi, lorsque les arbres se fendent, que leurs branches touchent le sol ou que le castor les disperse, elles s'enracinent. Cette interaction contribue notamment à limiter l'érosion des berges (Ardenne & Gaume, 2021; Leblois et al., 2026). A contrario, l'aulne glutineux est peu apprécié par le castor, permettant à l'aulnaie rivulaire de se développer, laissant place dans le temps à une aulnaie marécageuse (Kints, 2024). Le paysage peut parfois être composé de nombreux aulnes morts sur pied, car bien que résistants aux inondations prolongées, une mise sous eaux des racines trop importante cause une asphyxie de l'arbre. La quantité de bois mort que l'on retrouve au sein des zones à castors fait partie intégrante du rôle qu'il joue pour la biodiversité. En effet il découle de ses actions, la création d'une hétérogénéité de bois mort, que ce soit des souches dues à l'abattage d'arbres, des troncs entiers couchés, des branches au sol ou au sein du cours d'eau ou encore une grande quantité de bois mort sur pied (Thompson et al., 2016; Kints, 2024), contribuant à la création de zones refuges pour la faune : piscicole, aviaire, entomologique (Nummi & Holopainen, 2014; Rosell et al., 2005; White & Rahel, 2008). Néanmoins les impacts directs sur la biodiversité se sont aussi parfois révélés négatifs pour certaines espèces telle que le cuivré de la bistorte (*Lycaena helle*) qui voit une partie de son site de reproduction directement menacée par les conséquences de l'édification de barrages. En engendrant la création de plan d'eau ou d'habitats rivulaires et marécageux associés à ces derniers, son activité recouvrent les prés à bistorte (*Persicaria bistorta*), unique habitat de reproduction du papillon (Goffart et al., 2025).

Les bénéfices du castor, ne peuvent cependant se restreindre à la seule observation d'un « réensauvagement » des écosystèmes alluviaux. En effet, dans le contexte actuel où le

réchauffement climatique s'accélère, le castor est un atout à valoriser, ce qui a notamment été fait par le GIEC en 2022, en le plaçant de dans sa boite à outils comme un solution permettant de lutter contre les modifications climatiques. La restauration de la continuité fluviale et de la fonction des plaines alluviales serait une réponse permettant de restaurer la résilience du milieu face au changement climatique, restauration qui pourrait être facilitée par l'activité naturelle du castor (Jordan & Fairfax, 2022). Les zones humides qu'il créé pourraient ainsi permettre l'atténuation des effets des sécheresses et des inondations. En période de crue, le castor joue un rôle important au niveau des bassins versants permettant, du fait de ses barrages, de modifier le régime d'écoulement par une diminution du débit de pointe même en période de crue intense (Puttock et al., 2021), mais aussi en augmentant le temps de résidence d'eau et la proportion de zones humides devenues zones refuges en amont des barrages, apportant une meilleure résilience face aux épisodes de sécheresse (Puttock et al., 2021; White & Rahel, 2008).

1.3 Contexte, objectifs et questions de recherche

Ce projet s'inscrit dans la continuité d'une étude menée par le département étude de Natagora dans le cadre du projet 123 du Plan de Relance Wallonie (2023-2024). Ce projet a eu comme objectif d'apporter des connaissances sur le « Rôle du castor d'Europe dans la gestion des sites naturels protégés en Wallonie » (Kints, 2024). Une partie de cette étude dédiée à la recherche d'espèces indicatrice des sites castors, a permis de mettre en évidence l'effet positif du rongeur sur plusieurs espèces d'oiseaux. La mésange boréale faisait partie des espèces à la limite de ressortir positivement. Les tendances dégagées dans ces résultats, et le fait que cette recherche n'ait pas été réalisée durant la période de reproduction de la mésange boréale (printemps), ont suscité des interrogations et poussé à établir un protocole qui lui serait dédié.

1.3.1 Objectif principal

Dans ce contexte, cette étude se propose de définir l'impact du castor d'Europe sur les espèces associées aux milieux forestiers alluviaux dynamiques et plus précisément en s'intéressant à la mésange boréale, espèce assez représentative de ces milieux en Europe de l'Ouest. La fragmentation et la perte de ces habitats naturels (Hughes et al., 2012) demandent un effort de réflexion quant aux actions de gestion à mener. Depuis plusieurs années, des études proposent d'envisager un changement de paradigme, mettant le castor d'Europe au premier plan des actions de conservation (Law et al., 2017; Pfaeffle et al., 2022), soit en l'intégrant directement,

soit en imitant ses constructions. Cette étude représente donc une étape de plus dans la réflexion sur la capacité du castor à créer de milieux plus résilients favorables aux espèces fragilisées par la perte d'habitat, la diminution généralisée d'insectes et les modifications climatiques.

1.3.2 Questions de recherche

- La dynamique d'occupation de la mésange boréale en Wallonie diffère-t-elle entre les zones soumises aux actions du castor et les zones qui ne le sont pas ?
- Les modifications écosystémiques engendrées par les activités du castor d'Europe favorisent-elles la présence de mésanges boréales ?
- Les changements écosystémiques engendrés par l'activité du castor d'Europe, modifient-ils les caractéristiques de l'habitat rivulaire et ces derniers peuvent-ils expliquer la présence de mésanges boréales ?
- Les caractéristiques de l'habitat justifient-elles à elles seules la présence de mésanges boréales, indépendamment d'une dynamique liée au castor ?

2 Matériel et méthodes

Le protocole utilisé au sein de cette étude s'est divisé en trois parties : dans un premier temps (1) le traitement des données courantes de présence de mésanges boréales obtenues via la plateforme Observations.be (*Observations.be*, s. d.) ainsi que leur analyse en fonction des zones d'activités du castor. Dans un second temps, (2) une caractérisation à l'échelle des sites étudiés. Et pour finir (3) une analyse plus fine à l'échelle des points d'écoute.

2.1 Analyse des données courantes de présence de mésanges boréales

Afin d'analyser les données courantes de présence de mésanges boréales en fonction des zones d'activités du castor, un premier travail de cartographie a été réalisé sur base de la couche shapefile réalisée dans le travail de fin d'études de Kelly Palmeri (Palmeri, 2025), reprenant la distribution spatiale (sous forme de carrés IFBL de 1 km²), de l'impact du castor en Wallonie catégorisé par une estimation de la surface ennoyée. L'objectif était de retrouver les dates d'apparition des surfaces ennoyées par l'activité du castor en remontant les dernières Orthophotos des sites ainsi qu'en utilisant le site internet Google Earth (*Présentation – Google Earth*, s. d.). Bien qu'utilisant des sources d'images multiples, ce dernier permet de donner une date précise d'acquisition d'image lorsque qu'on zoome sur une zone, avec des dates allant parfois jusqu'à 2025, contre 2022 pour le Géoportail de Wallonie. La solution Google Earth a donc été utilisée lorsqu'aucune apparition de barrage n'avait été détectée avant 2022.

2.2 Sélection des zones d'études pour le travail de terrain

La sélection des zones d'études prospectées s'est faite sur base de plusieurs critères. Premièrement, les transects réalisés avaient déjà pour la plupart étaient prédéfinis lors des précédentes études ornithologiques et odonates menées par Natagora au sein du « projet castor » (Kints, 2024). Cette sélection avait été faite en s'appuyant sur les réponses des gestionnaires de réserves naturelles à une enquête. Cette enquête visait à identifier les réserves accueillant le castor de longue date et étant fortement modifiées par ses barrages. Pour chaque "site castor" sélectionné, une situation s'approchant le plus possible de ce à quoi devait ressembler le milieu avant que le castor ne le modifie a été recherchée (« site témoin »). L'idée était donc d'avoir des transects de 500 m pairés entre site « castor » et site « témoin ». Cependant avant de

commencer, il a été nécessaire de vérifier si ces 15 sites témoins étaient bien toujours vierges de castor et sur les sites présentant du castor que ce dernier y était bien toujours établi. Nous avons ainsi dû retirer huit paires de sites non utilisables, et définir sur base des connaissances des sites de M. Kints ainsi que des images satellites orthophotos de 2022 (*Orthophotos 2022 Printemps | Géoportail de la Wallonie*, s. d.), 11 nouvelles paires de sites. Au total on compte 36 transects pairés et 2 transects ne comportant pas de site témoin, soit 19 sites avec castors et 17 sites témoins (figure 6).

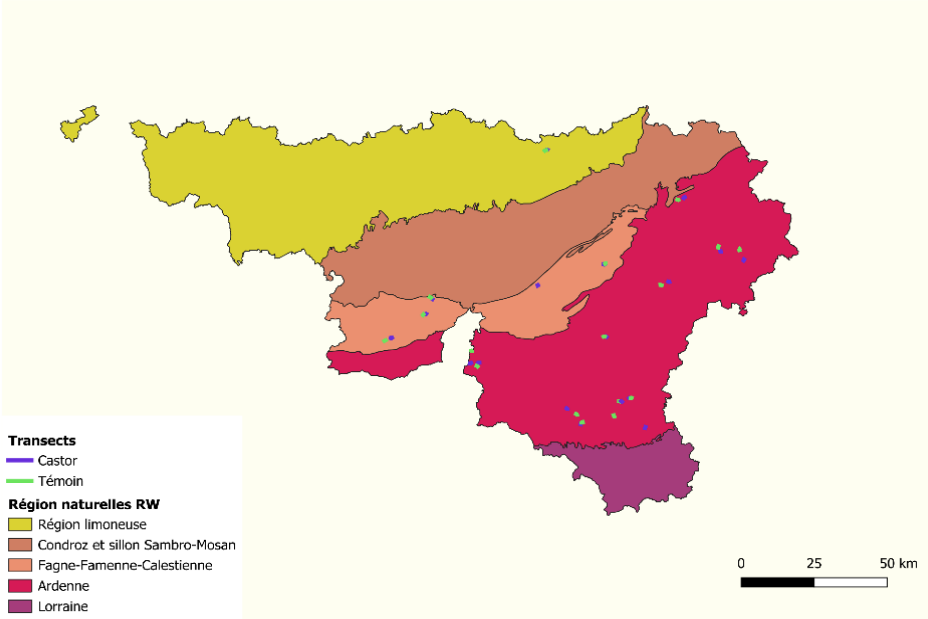


Figure 6 : *Répartition géographique des transects réalisés au sein des régions naturelles wallonnes.*

Comme le « projet castor » a uniquement été mené sur des réserves naturelles wallonnes (Kints, 2024), les transects « castor » se trouvaient tous au sein de réserves naturelles agrées (RNA) ou de réserves naturelles domaniales (RND). Ceci a grandement simplifié les démarches pour obtenir les autorisations de passage auprès des agents de triage du département nature et forêt (DNF) ou des gestionnaires de réserves. Les sites témoins quant à eux pouvaient se trouver au sein de terrains privés, demandant d'avoir l'accord préalable des propriétaires ou de rester sur les sentiers quand cela était possible.

2.3 Récolte de données cartographiques

Pour l'analyse à l'échelle globale des sites, un tampon de 100 m a été réalisé autour de chaque transect de 500 m de longueur, via le logiciel QGIS version 3.34.15, donnant un ordre de grandeur de caractérisation proche de celui du territoire de la mésange boréale (~7 ha), permettant de caractériser d'une manière plus large l'habitat fictif de la mésange boréale. L'objectif a été de simplifier et de mettre à jour la couche shapefile des codes EUNIS (European Nature Information System), classification européenne des habitats naturels et anthropiques (SPW, s. d.), au sein des RNA et RND, réalisée par Olivier Kints (Kints, 2024). Pour ce faire, nous nous sommes basés en plus de la couche shapefile initiale, sur notre propre connaissance des sites et sur les images de la dernière Orthophotos en date (*Orthophotos 2022 Printemps | Géoportail de la Wallonie*, s. d.). Cette caractérisation d'habitat a ensuite été étendue aux transects témoins qui, se trouvant en dehors des RNA/RND, n'avaient pas encore été définis au sein de la couche shapefile du précédent projet castor (Kints, 2024). Par souci de simplicité analytique, le choix de caractériser chaque polygones selon un seul code EUNIS a été fait. Ainsi, sur les sites accueillant une mosaïque complexe d'habitats (comme c'est souvent le cas dans les sites modifiés par le castor), chaque polygone est caractérisé par le code EUNIS unique de l'habitat majoritairement représenté. Du fait de ce choix de code unique, les zones avec castor ont été grandement simplifiées, menant à une sous-estimation de certains habitats pourtant influencés par son activité mais gommés par ceux qui sont prédominants. Pour pallier ce problème, une variable synthétique correspondant à la proportion de surface d'habitats susceptibles d'être favorisés (apparition ou augmentation de la surface) par l'activité du castor a été créée (« *prop_surf_hab_c* »), en se basant sur la cartographie des codes EUNIS (tableau 2). Ces habitats ont été définis sur base de la partie relative à « l'évolution générale des habitats dans les zones modifiées par le castor en Wallonie » du rapport d'Olivier Kints (Kints, 2024).

Code EUNIS	Type d'habitat
C1	Eaux de surface stagnante
C3	Milieu aquatique et amphibie
D	Tourbières et bas marais
F3.1	Fourrés
F9.2	Saussaie marécageuse
G1.41	Aulnaies marécageuses sur substrat méso- à eutrophe

Tableau 2 : *Tableau récapitulatifs des codes EUNIS synthétisés au sein de la proportion reprenant les surfaces d'habitats susceptibles d'être favorisés (apparition ou augmentation de la surface) par l'activité du castor.*

2.4 Protocole et récolte des données à l'échelle des points d'écoute.

L'objectif principal de ce protocole de terrain a été de relever la présence de mésanges boréales sur les sites énoncés plus haut (cf. section 2.2.). Pour ce faire, trois points d'écoutes ont été définis au préalable sur les transects, à l'aide du SIG QGIS version 3.34.15. Ils ont été espacés d'environ 200 m les uns des autres, en laissant 25 m libre à chaque extrémité du transect (figure 7). Afin de rendre la détection acoustique la plus optimale possible, les écoutes ont été réalisées durant les périodes de recherche de femelle et de creusement de cavité, périodes qui s'étendent de fin février à fin avril. Cependant, la mésange boréale étant assez discrète et ayant un territoire de grande taille (7 ha), il a été décidé d'utiliser son caractère territorial afin de faciliter sa détection, en faisant usage de la repasse. La repasse est une technique permettant d'attirer une espèce territoriale (Harris & Haskell, 2013). Elle consiste à émettre le chant de l'oiseau dans l'environnement, dans cette étude à l'aide d'une enceinte Bluetooth de petite taille et d'un enregistrement du chant, ici trouvé sur l'application mobile Le Guide Ornitho version 3.2.3. En revanche, du fait de son caractère intrusif, cette technique doit se cantonner à une utilisation minimale dans un cadre scientifique. Il a été montré qu'une pratique récurrente de la repasse peut impacter négativement les individus, en provoquant une modification du comportement vocal, une baisse de réactivité face à de futurs compétiteurs ou encore en provoquant des situations de stress inutiles (Harris & Haskell, 2013).

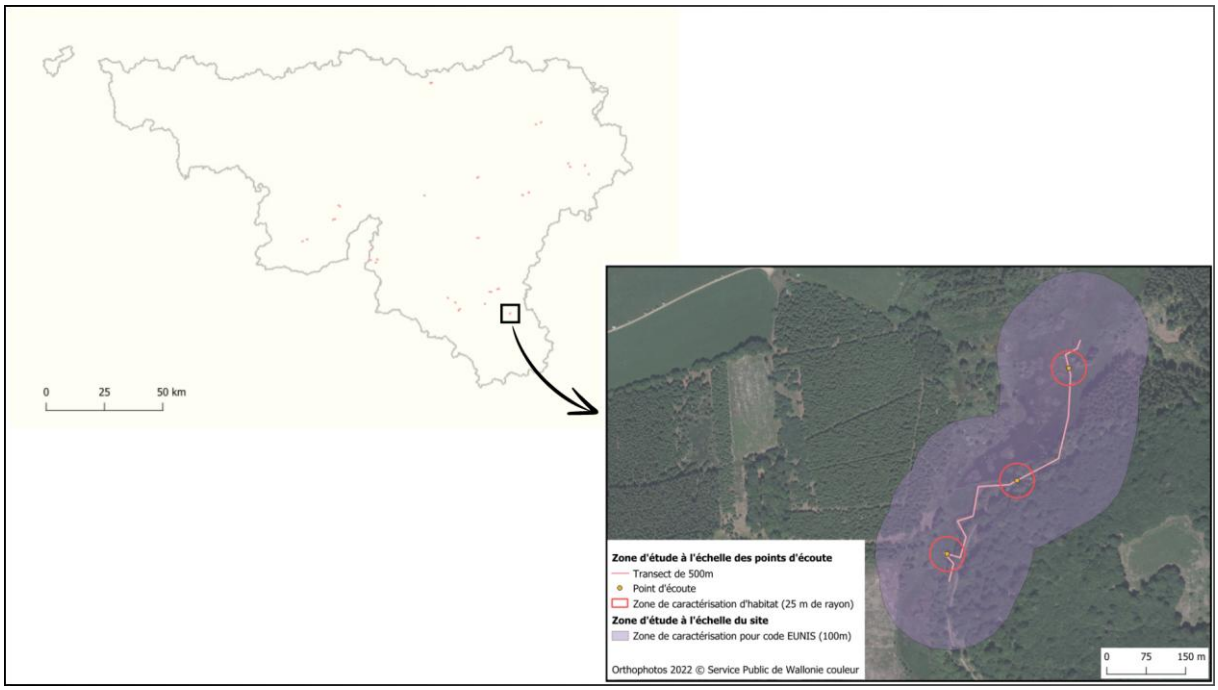


Figure 7 : *Représentation d'une zone d'étude sur le site à castor de Louftémont Vlessart, à l'échelle des points d'écoute et du site complet.*

Le protocole suivait ce schéma : 5 minutes d'écoute passive, et si aucune détection n'a été faite, 2 min de repasse, avec arrêt immédiat en cas de réponse (Lewis et al., 2009). L'encodage de mésanges boréales a pour chaque point d'écoute été réalisé sur l'application mobile Observations.be version 1.33. Afin d'avoir une bonne représentativité de la présence, trois passages devaient être réalisés sur chaque site, à chaque fois dans de bonnes conditions, soit entre 7h30 et 13h, sans pluie et sans vent.

- 1er passage du 25 février au 11 mars ;
- 2ème passage du 12 mars au 3 avril ;
- 3ème passage du 12 mai au 31 mai

Durant les deux premiers passages, l'habitat a été caractérisé au sein de chaque site dans un cercle de 25 m de rayon autour du point d'écoute (Lewis et al., 2009). Pour ce faire, il a été dans un premier temps nécessaire de créer un projet QGIS afin de le partager sur l'application mobile QField version 4.0.6, et ainsi de pouvoir visualiser les transects, les points d'écoutes et les rayons de caractérisation d'habitat directement sur le terrain. Ces critères (tableau 3) ont été déterminés au préalable en s'inspirant du protocole réalisé au sein de l'étude de Lewis et al (2009) qui a été simplifié afin de pouvoir s'adapter aux moyens disponibles et de manière à récolter rapidement ces informations. Au cours du 1er passage, certains critères ont été modifiés

ou rajoutés suite aux observations de terrain. Ces derniers ont donc été récoltés durant le 2ème passage.

La période de reproduction étant déjà bien avancée à la fin du 2ème passage, il en a été conclu que le 3ème passage initialement prévu ne donnerait pas de nouvelles données de présence de mésanges boréales. Celui-ci a donc été remplacé par un passage « d'affût » qui avait pour objectif de trouver des preuves de nidification, et idéalement de trouver la cavité de nidification afin de décrire au mieux l'habitat nécessaire à la reproduction de cette espèce. Pour ce faire, le choix de diminuer l'utilisation de la repasse a été fait. Au vu de l'avancée dans la période de reproduction, et comme l'utilisation de cette méthode peut pousser les individus à se sentir en danger, cela risquait de provoquer des comportement de modification et de complexification du trajet retour vers la loge, retardant ainsi leur présence au nid en période de nourrissage des jeunes (Schlicht & Kempenaers, 2015). En plus de ne pas être optimal pour le succès reproducteur des couples, cela aurait rendu la détection de l'emplacement de la loge difficile. Ce dernier passage consistait donc à repasser, durant la période de nourrissage des jeunes, sur les 17 sites où des mésanges boréales avaient été détectées au moins une fois au sein des deux premiers passages. L'objectif a été de prendre une matinée complète pour refaire chacun de ces transects, sans bruit et sans repasse afin d'observer les allers-retours des adultes qui nourrissent les jeunes, et ainsi de trouver la cavité. Dans le cas où aucune présence n'était détectée, la repasse était utilisée afin de ne pas manquer une observation, car plus on s'éloigne de la période de recherche de femelle, moins le mâle chante, donc plus la recherche est difficile (Welling et al., 1995). S'il n'y avait toujours aucune réponse, la conclusion était que le site de nidification n'était pas dans cette zone.

Critères	Récolte	Données récoltées	Nom de la variable
Présence de mésanges boréales	Terrain	Présence = 1 Non détection = 0	A l'échelle des points d'écoutes : *« boreale »* A l'échelle des sites : « *Obs_boreale »*
Statut du site	Terrain	Castor Témoin	*« temoin »*
Pairage des sites	Terrain	1 coefficient pour une paire castor/témoin	*« Pair_ID »*

Essences dominantes	Terrain	Nom des essences	*« Ess_dom_regroup »* : seules les 3 essences principales sont conservées, les autres sont regroupées sous le nom de « Autres »
Influence du castor	Terrain	Amont d'un barrage Amont d'un ancien barrage Aval d'un barrage Aval d'un ancien barrage Absence	*« Influence »* : trop corrélée à la présence de castor pour être utilisée.
Hétérogénéité d'habitat : Si plusieurs types d'habitats observés (exemple : coupe à blanc et forêt)	Terrain	 Homogène Hétérogène	*« heterogene »* Variable recodée : → 1 → 2
Age : Sur base du plus vieil arbre du cercle	Terrain	Jeune Intermédiaire Mature	A l'échelle des points d'écoutes : *« Age »* A l'échelle des sites : *« Jeune » ; « Intermediaire » ; « Mature »*
Canopée : A vu d'œil. Si par exemple présence de boisement sur une berge et prairie ouverte sur l'autre → semi ouverte	Terrain	 Fermée Semi ouverte Ouverte naturellement	*« Canopee »* Variable recodée * : → 1 → 2 → 3
Nombre de bois mort sur pied en fonction	Terrain	5 ≤ -- ≤ 10cm de diamètre	Transformé en 3 variables. A l'échelle des points d'écoute : *« Diam_sup_20 »* et

du diamètre à hauteur de poitrine (dbh) A l'aide d'un ruban métré au début puis à vu d'œil.		10 < -- ≤ 15 cm de diamètre 15 < -- ≤ 20 cm de diamètre 20< -- ≤ 25 cm de diamètre < 25 cm de diamètre	*« Petit_diam_20 »* correspondant respectivement à la somme du bois morts de diamètre supérieur et inférieur ou égal à 20cm A l'échelle du site : *« Nbr_arbre_mort »* correspondant à la somme de tous le bois mort dénombrés
% de couverture de végétation : Identifiée à vue d'œil dans les strates de : • 0 à 2 m • 2 à 4 m • 4 à 10 m • > 10 m	Terrain	Une strate = 1 colonne : 0-5% 5-25% 25-50% 50-75% 75-100%	*« veg_2_4 »* : choix de conserver uniquement la strate de végétation entre 2 et 4 m afin de ne pas alourdir le modèle. Variable recodée *: → 0 → 1 → 2 → 3 → 4
Pourcentage de recouvrement du plan d'eau	Terrain	0-5% 5-25% 25-50% 50-75% 75-100%	*« recouvrement_eau »* Variable recodée * : → 0 → 1 → 2 → 3 → 4
Proportion de surface d'habitats susceptibles d'être favorisés (apparition ou augmentation de la surface) par l'activité du castor	QGIS	Variable synthétique reprenant les codes EUNIS (cf. section 2.3)	*« Prop_surf_hab_c »*

Proportion de surface de milieu fermé	QGIS	Sur base des codes EUNIS (cf. section 2.3.)	*« Prop_surf_fermee »*

**Classes ordonnées selon un score croissant afin de pouvoir donner un indice ordinal moyen par site.*

Tableau 3 : *Tableau récapitulatifs des données de description d'habitat récupérées sur le terrain ou construite via QGIS.*

2.5 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel RStudio (version 2026.05.1+225) à trois échelles différentes : (1) de la Wallonie avec le traitement des données courantes, (2) des sites complets sur base de la cartographie EUNIS, et (3) à l'échelle plus fine de ces trois points d'écoutes indépendamment les uns des autres. Le seuil de significativité statistique a à chaque fois été fixé au seuil de 5 %. Toutes les analyses ont été réalisée avec le logiciel RStudio (R Core Team, 2026), et un certain nombre de packages ont été utilisés :

Fonction	**Packages**
Import / manipulation des données	packages du *tidyverse* (Wickham et al., 2019) : *readxl* (Wickham & Bryan, 2025), *dplyr* (Wickham et al., 2026), *tidyr* (Wickham, Vaughan, et al., 2025), *purrr* (Wickham & Henry, 2015)
Ajustement des modèles	*lme4* (Bates et al., 2003), *lmerTest* (Kuznetsova et al., 2013), *logistf* (Heinze et al., 2003), *brms* (Bürkner, 2015)
Diagnostic des modèles	*performance* (Lüdecke et al., 2019), *DHARMa* (Hartig, 2016), *car* (Fox et al., 2001)
Tests statistiques complémentaires	*exact2x2* (Fay, 2009), *binom* (Dorai-Raj & Cascone, 2006), *rcompanion* (Mangiafico, 2016)
Extraction des résultats	*broom* (Robinson et al., 2014), *broom.mixed* (Bolker & Robinson, 2018)
Représentations graphiques	*ggplot2* (Wickham et al., 2007), *GGally* (Schloerke et al., 2010), *corrplot* (Wei & Simko, 2010), *scales* (Wickham et al.,

	2011), *ggeffects* (Lüdecke, 2017), *patchwork* (Pedersen, 2019)
Export des résultats (Word)	*flextable* (Gohel & Skintzos, 2017), *officer* (Gohel et al., 2017)

Tableau 4 : *Tableau récapitulatifs des packages utilisés dans RSutdio (R Core Team, 2026).*

2.5.1 Traitement des données courantes de présence de mésanges boréales

Une analyse de la dynamique d'occupation de mésanges boréales au sein de carrés kilométriques présentant ou non des habitats ennoyés par le castor est aujourd'hui rendue possible à l'aide des données non-structurées générées sur observations.be. En effet, le récent développement des techniques de modélisation hiérarchiques (*dynamic occupancy modelling*) permet de contrôler l'hétérogénéité très importante de données de science citoyenne (Duchesne et al., 2026). Pour cet exercice, les données de mésanges boréales ont été restructurées (carré kilométrique, date, observateur, expérience de l'observateur, longueur de la liste d'espèces co-observées) afin d'être exploitables par un tel modèle hiérarchique bayésien intégrant trois paramètres d'occupation : la probabilité d'occupation initiale (ψ) qui décrit la probabilité qu'un site soit occupé la première année, la probabilité de colonisation annuelle (γ) qui décrit la probabilité qu'un site inoccupé soit occupé l'année suivante et la probabilité d'extinction annuelle sur le site étudié (ε) qui décrit la probabilité qu'un site occupé la première année ne le soit plus l'année suivante, ainsi qu'un paramètre de détection (P) contrôlant l'hétérogénéité des données selon des variables à effets fixes et aléatoires. Le paramètre d'ennoiement (variable catégorielle à deux niveaux) a été ajouté en tant qu'effet fixe aux paramètres d'occupation dynamique afin de quantifier l'influence de cette variable sur ces paramètres. Le modèle bayésien développé permet d'estimer annuellement un indice d'occupation de mésanges boréales pour les carrés kilométriques ennoyés ou non ainsi qu'un certain degré d'incertitude autour des valeurs estimées (Duchesne et al., 2026).

Sur base de l'indice d'occupation de mésanges boréales (variable quantitative), un modèle linéaire (LM) a été construit (Zuur et al., 2011) afin d'analyser l'évolution temporelle de cet indice entre 2013 et 2025, 2013 correspondant à l'année de mise sur le marché de l'application mobile associée à Observation.org (*Observation.org*, s. d.), dédiée à l'encodage de données sur

le terrain. L'année, le statut des carrés (présence ou non d'habitats ennoyés par le castor) ainsi que l'interaction entre ces deux variables ont été inclus comme effets fixes. Afin de faciliter l'interprétation des coefficients en présence de l'interaction, l'année a été centrée sur 2019, année moyenne de la période étudiée (2013 – 2025), fixant cette année comme année de référence. Ceci permet de ne pas avoir un intercept correspondant à l'année 0. Ce centrage permet d'éviter l'extrapolation de l'intercept en dehors de la période d'étude (2013 – 2025), ce qui n'aurait pas eu de sens biologiquement et qui n'aurait pas été interprétable. De plus, un facteur de pondération a été créé avec l'inverse de la variance (poids = 1/variance) afin de tenir compte des années ayant un intervalle de confiance plus large. La variance a été calculée sur base de l'erreur standard de chaque estimation annuelle, qui a elle été approximée à partir de l'intervalle de confiance IC95%. Cette pondération accorde davantage de poids aux estimations annuelles les plus précises.

2.5.2 Influence de la présence/absence de castor sur la présence de mésanges boréales

Le second type d'analyse avait pour objectifs de tester si la présence de mésanges boréales pouvait être influencée par la présence de barrages de castor à l'échelle des sites complets. Pour ce faire, nous avons pris en compte le pairage entre les sites témoins et les sites castors. Notre variable testée (présence/absence de mésanges boréales) et notre variable explicative (site castor/témoin) étant toutes deux des variables binaires, un test de McNemar a ainsi été réalisé (Agresti, 2008). Ce test est un dérivé du Chi^2, utilisé dans le cas de non-indépendance des valeurs (ici pairage entre site témoin et site castor). L'une des conditions d'application du test de McNemar classique est que $b + c > 25$ (Agresti, 2008; Pembury Smith & Ruxton, 2020), où b et c sont les valeurs des deux paires discordantes du tableau de contingence (tableau 5)**.** Dans notre cas $b + c = 6$, ainsi cette condition n'est pas remplie et il a été préférable d'utiliser le test exact de McNemar, qui calcul une probabilité exacte basé sur la distribution binomiale tandis que son homologue classique se base sur une approximation asymptotique par une loi du Chi^2.

		Site castor	
		Absence = 0	**Présence = 1**
Site témoin	**Absence = 0**	Absence dans les deux sites pairés (a = 6)	Présence uniquement dans le site castor (b = 5)
	Présence = 1	Présence uniquement dans le site témoin (c = 1)	Présence dans les deux sites pairés (d = 5)

***Tableau 5** : Table de contingence des observations de présence/absence de mésanges boréales dans les sites appariés avec et sans castor.*

2.5.3 Facteurs environnementaux influençant la présence de mésanges boréales avec prise en compte de la présence/absence de castor

Afin de comprendre les facteurs influençant la présence de mésanges boréales, des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) ont été utilisés (Zuur et al., 2011). Ces derniers permettent de prendre en compte le caractère binomial de la présence/absence de mésanges et d'intégrer aux effets fixes, un effet aléatoire, ici représenté par les coefficients de pairage (*Pair_ID*). Il a ainsi fallu utiliser la fonction *glmer()* et spécifier que le modèle suit une régression logistique du fait du caractère binomial de la variable testée « boreale » (présence/absence). La validité des GLMM a été évaluée sur base des résidus simulés à l'aide du package « DHARMa » (Hartig, 2016).

Cependant pour déterminer les variables explicatives à utiliser, la fonction *mixed_assoc()* a été utilisée afin de repérer les associations fortes entre variables explicatives selon la nature de ces variables (Zuur et al., 2011). Différents tests d'associations sont utilisés : corrélation de Spearman entre deux variables quantitatives, coefficient V de Cramer entre deux variables qualitatives, et ANOVA entre une variable quantitative et une variable qualitative. Le seuil d'exclusion a été établi à un seuil de colinéarité > 0.7 (Dormann et al., 2013).

Facteurs influençant la présence de mésanges boréales par site.

Aucune corrélation forte n'est ressortie entre les 3 variables explicatives utilisées : « temoin », « prop_surf_hab_c », « Nbr_arbre_mort » (Tableau 3). Un modèle nul comprenant uniquement l'effet aléatoire des paires a servi de référence :

boreale ~ 1 + (1 | Pair_ID)

La variable « prop_surf_hab_c » a été définie préalablement sur base de la littérature (cf. section 2.3.**)**. Afin de tester si la présence de castor était effectivement associée à la disponibilité des habitats regroupés au sein de cette variable, un modèle linéaire mixte (LMM) a été réalisé (Zuur et al., 2011). La proportion de surface de ces habitats constituait la variable continue testée, l'effet fixe était défini par la présence de castor et la variable aléatoire par le coefficient de pairage. Aucun problème de colinéarité n'a été détecté entre les deux prédicteurs (VIF = 1.53, association = 0.65). L'effet de la présence de castor sur le site a été évaluée à l'aide d'un test de rapport de vraisemblance (Likelihood Ratio Test, LRT) comparant le modèle nul qui ne prend pas en compte l'effet fixe, et le modèle complet :

prop_surf_hab_c ~ témoin + (1 | Pair_ID)

Du fait du petit échantillon testé : 36 observations, 17 paires et 2 sites non pairés (19), les modèles ont été définis selon une sélection pas à pas ascendante. Ainsi, trois modèles univariés ont été construits et ont permis de tester les associations entre variables explicatives et la présence de mésanges boréales.

boreale ~ témoin + (1 | Pair_ID)

boreale ~ prop_surf_hab_c + (1 | Pair_ID)

boreale ~ Nbr_arbre_mort + (1 | Pair_ID)

Un dernier modèle GLMM a été construit, comprenant simultanément l'effet de la présence du castor et des proportions de surface d'habitats susceptibles d'être favorisés par les activités du castor.

boreale ~ témoin + prop_surf_hab_c + (1 | Pair_ID)

Pour faciliter l'interprétation des associations au sein des modèles GLMM, les odds ratio (OR) et leur intervalle de confiance à 95% (IC95%) ont été calculés, permettant de donner une idée de la force et du sens de l'association. Effectivement, un GLMM donne en sortie des coefficients β qui présentent les effets des variables explicatives sur une échelle logarithmique log-odds. L'OR est l'exponentiel de ce coefficient qui donne le rapport entre les chances d'occurrences de mésanges boréales entre les deux modalités présence/absence de castor (Agresti, 2008). Pour chaque modèle à un seul prédicteur, les apports de ces variables explicatives au modèle de référence (modèle nul) ont été analysés à l'aide d'un test de rapport vraisemblance (LRT), répondant à la question : est-ce que l'ajout des variables candidates améliorent significativement le modèle. Pour le modèle complet le test de vraisemblance a été réalisé entre le modèle comprenant uniquement le témoin et le modèle complet, afin d'évaluer l'effet additionnel des deux prédicteurs. Pour finir, le choix du modèle la plus pertinent a été décrété sur base des comparaisons des critères d'information d'Akaike (AIC).

Facteurs influençant la présence de mésanges boréales par point d'écoute.

Un test de d'association a été réalisé sur les variables : « temoin », « Influence », « Canopee », « Age », « heterogene », « veg_2_4 », « Petit_diam_20 », « Diam_sup_25 », « Ess_dom_regroup » (tableau 3). Une corrélation forte existait entre les deux variables « Influence » et « temoin ». La variable « Influence » n'a donc pas été prise en compte dans les prochaines analyses. Dans cette partie, afin d'assurer la convergence des modèles, ils ont tous été ajustés avec l'optimiseur bobyqa (Bolker et al., 2009).

Un premier modèle GLMM complet a été réalisé :

Obs_boreale ~ temoin + Canopee + Age + heterogene + veg_2_4 + Petit_diam_20 + Diam_sup_25 + Ess_dom_regroup + (1 | Pair_ID)

Une sélection descendante a ensuite été réalisée sur base des p-valeurs des coefficients des effets fixes afin d'améliorer le modèle.

Obs_boreale ~ temoin + Age + Ess_dom_regroup + (1 | Pair_ID)

Obs_boreale ~ temoin + Age + (1 | Pair_ID)

Obs_boreale ~ temoin + Ess_dom_regroup + (1 | Pair_ID)

Obs_boreale ~ temoin + (1 | Pair_ID)

Un modèle nul comprenant uniquement l'effet aléatoire des paires a servi de référence.

```
Obs_boreale ~ 1 + (1 | Pair_ID)
```

Pour faciliter l'interprétation des associations au sein des modèles, les odds ratio (OR) et leur intervalle de confiance à 95% (IC95%) ont été calculés, permettant de donner une idée de la force et du sens de l'association. le choix du modèle le plus pertinent a été décrété sur base des comparaisons des critères d'information d'Akaike (AIC). Pour finir, les apports de chaque variable explicative au modèle final ont été analysés à l'aide de tests de rapport de vraisemblance (LRT) marginal avec la fonction *drop1()* (Bolker et al., 2009). Ce choix de test a été privilégié car dans une comparaison séquentielle, le sens d'ajout de chaque variable explicative, par exemple l'essence dominante introduite avant ou après l'âge, modifiait le significativité de la contribution de cette variable à l'ajustement.

2.5.4 Facteurs influençant la présence de mésanges boréales indépendamment du statut castor/témoin

Une analyse complémentaire a été réalisée afin de vérifier si la présence de mésanges boréales pouvait uniquement être associée aux variables environnementales indépendamment de l'effet castor. Cette analyse portant sur les doubles-sites pairés, les données appartenant à une même paire de sites ont été regroupées selon leur coefficient de pairage (Pair_ID) et les sites non appariés ont été supprimés. L'assemblage repose ainsi sur le regroupement des six points d'écoute (3 site castor et 3 site témoin). La mésange boréale a été considérée comme présente (« 1 ») si observée dans au moins un des deux sites de la paire. Pour les variables continues la moyenne des six points d'écoute a été utilisée tandis que pour les variables catégorielles, chaque modalité a été convertie en une variable numérique distincte, donnant pour chaque paire la proportion des six points d'écoute qui lui appartenaient (valeur entre 0 et 1). On retrouvait ainsi une colonne par modalité au lieu d'une seule colonne par variable comprenant plusieurs modalités (cf. section 2.5.3).

La fonction *mixed_assoc()* a servi à déterminer les associations fortes entre variables explicatives. Les diamètres d'arbres morts inférieurs et supérieurs à 20 cm montrant une corrélation forte, seule « Diam_inf_20 » a été conservée et ce choix s'est fait sur base de la littérature (Bir-

dLife International, 2019). Il existait aussi une corrélation forte entre les 2 variables explicatives, strates de végétation entre 2 et 4m et ouverture de la canopée, qui n'ont donc pas été utilisées au sein des mêmes modèles.

Un modèle linéaire généralisé (GLM) a été utilisé pour analyser ce jeu de données. L'échantillon étant petit (n=17), le choix d'une sélection selon plusieurs hypothèses écologiques, comportant 1 à 3 variables explicatives, a été adopté.

Deux hypothèses portant sur la structure du peuplement :

```
boreale ~ ouverture + Homogene
boreale ~ veg2_4 + Homogene
```

Une portant sur l'essence dominante du peuplement, décrite par les proportions d'aulnes, de saules et de bouleaux. La catégorie « autres » a été omise comme référence.

```
boreale ~ Aulne + Saule + Bouleau
```

La composition en âge a été analysée par régression logistique pénalisée de Firth en raison d'une séparation quasi-complète des données dans le GLM. La catégorie « Intermediaire » a été omise comme référence.

```
logistf (boreale ~ Jeune + Mature, data = data_glm, family= binomial)
```

Pour finir deux modèles linéaires généralisés simples ont été construits afin de tester les hypothèses écologiques basées sur les milieux humides et sur l'abondance de bois morts sur pieds inférieur à 20 cm de diamètre.

```
boreale ~ recouvrement_eau
boreale ~ Diam_inf_20
```

Pour finir, un modèle nul comprenant uniquement l'intercept a été utilisé comme référence. Chaque modèle candidat a été comparé à ce modèle de référence au moyen d'un test de rapport vraisemblance (LRT). La contribution de l'âge a été testée par un rapport de vraisemblance fondé sur la vraisemblance pénalisée. En complément, les comparaisons des critères d'information d'Akaike (AIC), ont également été examinées.

3 Résultats

3.1 Traitement des données courantes de présence/absence de mésanges boréales

Les résultats du modèle linéaire (LM) portant sur les indices d'occupation de la mésange boréale au sein de carrés kilométriques présentant ou non des habitats ennoyés par le castor, démontre, sur l'année centrale de la série (2019), un effet significativement positif de l'ennoiement causé par le castor sur la probabilité d'occupation de la mésange boréale (β = 0,133 ± 0,031 ; t = 4,28 ; p-value : 0,0003). Cette probabilité d'occupation, diminue significativement au cours du temps (figure 8), entre les années 2013 et 2025 ($\beta = -0,055 \pm 0,005$; $t = -11,36$; p-value : 1.12e-10). L'effet conjoint des variables d'ennoiement et des années ne montre aucune significativité ($\beta = -0,010 \pm 0,007$; $t = -1,38$; $p = 0,18$). Ainsi, malgré l'effet positif de l'ennoiement sur la probabilité d'occupation de mésanges boréales, il ne modifie pas la dynamique temporelle de la population qui elle, reste globalement décroissante au sein des deux catégories d'ennoiement.

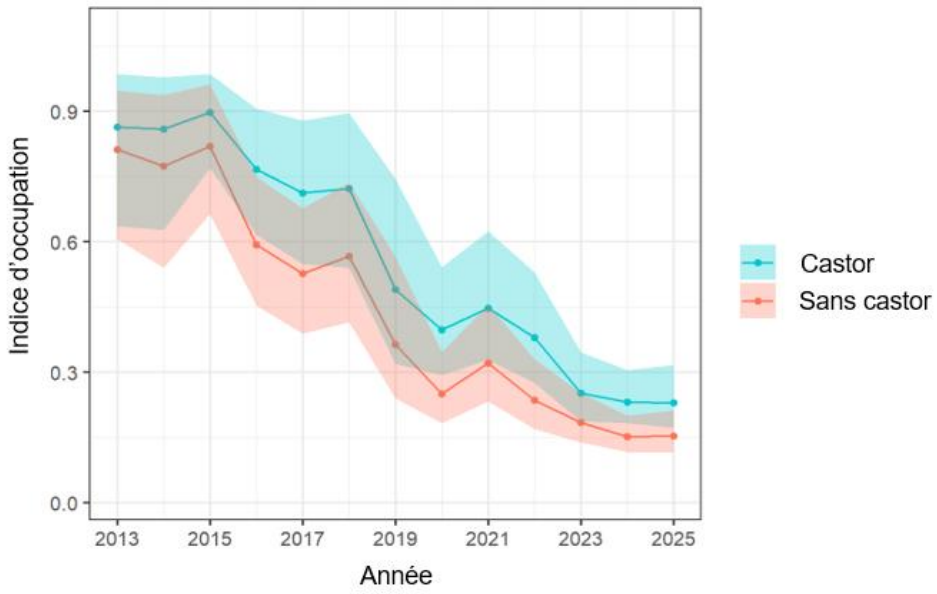


Figure 8 *: Dynamique d'occupation de mésanges boréales au sein des carrés IFBL ennoyés par le castor et ceux non ennoyés par ce dernier, au cours du temps (2013 – 2025).*

3.2 Influence de la présence/absence de castor sur la présence de mésanges boréales

Les résultats du test exact de McNemar n'ont pas montré de différences significatives de présence de mésanges boréales entre les sites à castor et les sites sans castor (p = 0,22) (figure 9). Parmi les paires discordantes, une tendance est néanmoins présente avec une fréquence d'occurrence plus élevée au sein des sites avec castor (58,8% ; 10/17) par rapport aux sites témoins (35,3% ; 6/17).

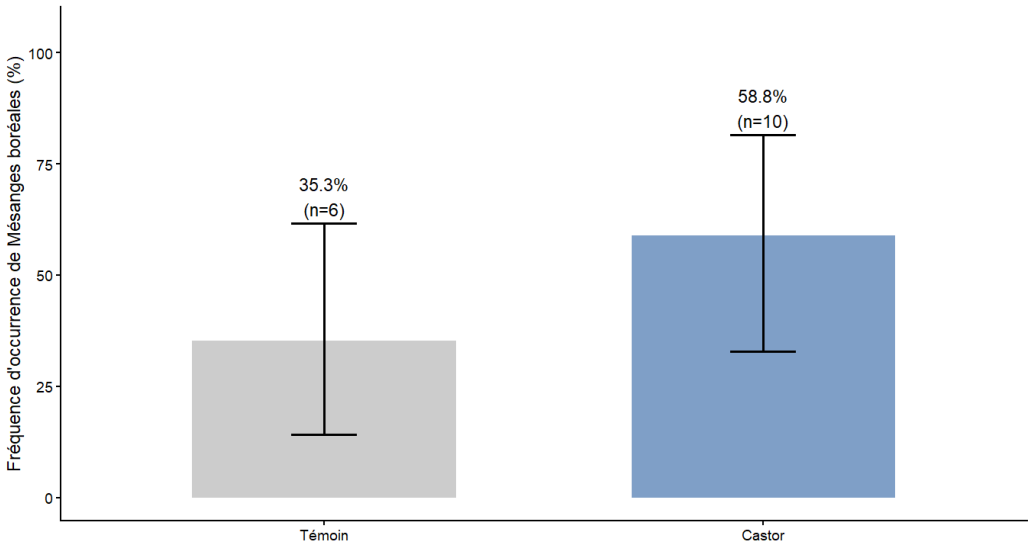


Figure 9 *: Fréquences d'occurrences de présence de mésanges boréales sur les sites castor et témoins pairés.*

3.3 Facteurs influençant l'occurrence de mésanges boréales

A l'échelle des sites

L'analyse complémentaire (LMM) (cf. annexe 2) portant sur la relation entre la proportion d'habitats susceptibles d'être augmentés par le castor et le statut du site castor/témoin démontre que les sites avec castor présentent une proportion de surface de ces habitats significativement plus élevée ($\beta = 25{,}18 \pm 4{,}11$; LRT : $\chi^2 = 22.36$, p = 2.256e-06). Ceci est également appuyé visuellement par la médiane plus élevée des sites avec castor, indiquant une distribution de ces habitats occupant en moyenne 27,53% de la surface totale des sites, contre 6% dans les sites témoins (figure 10).

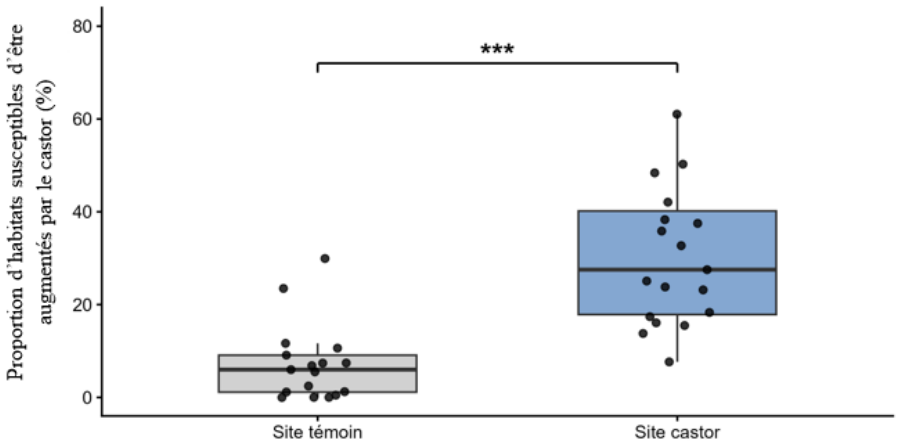


Figure 10 *: Proportion d'habitats susceptibles d'être augmentés par le castor en fonction du statut des sites. Les valeurs des médianes sont respectivement de 6 et 27,53 ; (* p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001).*

Les résultats des GLMM (cf. annexe 1) n'ont montré aucune association significative entre les variables explicatives testées individuellement. Malgré le manque de significativité de la proportion d'habitats susceptibles d'être augmentés par le castor quant à la présence de mésanges boréales (Wald : p = 0,123 ; OR = 1,05 ; IC95 % : 0,986 – 1,13), ce modèle détient le plus faible AIC **(**cf. annexe 3**),** et améliore significativement l'ajustement du modèle nul (LRT : p = 0,046). Une même tendance est observée pour la variable explicative portant sur les statuts castor/témoin des sites, avec une tendance à l'amélioration de l'ajustement du modèle nul donné par le test de rapport de vraisemblance (LRT : p = 0,058). Ceci pourrait suggérer que ces deux variables explicatives ont un effet sur la présence de mésanges boréales, bien que ceux-ci ne soient pas suffisamment robustes pour être considérés comme statistiquement significatifs au seuil de 5 %. Aucune association forte n'a été détectée entre ces deux variables (VIF = 1,53, association = 0,65). Le modèle complet intégrant simultanément les deux prédicteurs ne présente aucune significativité individuelle. De plus, l'ajout de la proportion d'habitats susceptibles d'être augmentés par le castor n'améliorait pas significativement l'ajustement par rapport au modèle témoin seul (LRT : $\chi^2 = 0,87$, p = 0,35).

A l'échelle des points d'écoute

A l'échelle des points d'écoute (cf. annexe 4), le GLMM prenant uniquement en compte la relation entre la présence de mésanges boréales et le statut du site, présente une significativité au seuil de 5% (figure 11). Cette dernière traduit une probabilité de présence de mésanges boréales plus faible dans les sites témoins (p = 0,013 ; OR = 0.26 ; IC95 % : 0.09 – 0.76).

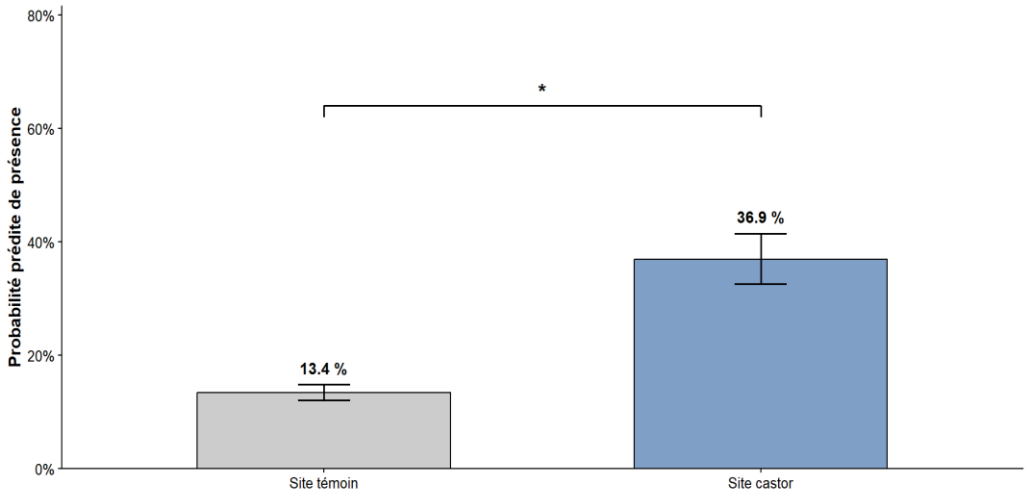


Figure 11 *: Probabilités prédites de présence de mésanges boréales selon le statut du site. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001* : représentation de la significativité des coefficients du GLMM*

Après ajout de plusieurs variables explicatives, permettant de vérifier si cet effet persistait après prise en compte de la structure du peuplement, les résultats du modèle GLMM final témoignent qu'à « âge » et « essence dominante » fixes, la probabilité de présence de mésanges boréales reste significativement moins élevée dans les sites témoins (β = -1, 335 ± 0,590; p = 0,023).

La variable âge (figure 12.a) montre qu'un peuplement mature a une probabilité significativement plus faible d'accueil de mésanges boréales qu'un peuplement intermédiaire (p = 0,016, OR = 0.18 ; IC95% : 0.04 – 0.73), alors qu'aucune différence significative n'est démontrée entre les peuplements jeunes et intermédiaires (p = 0,379).

Les peuplements (figure 12.b) dominés par le saule (p = 0,008 ; OR = 6.74 ; IC95 % : 1.63 – 28.0) et le bouleau (p = 0,009 ; OR = 12.5 ; IC95 % : 1.86 – 84.5) ont une probabilité de présence de mésanges boréales significativement plus élevée qu'un peuplement dominé par l'aulne. Les autres types d'essences dominantes réunis sous le nom « autres » ne présentent aucune différence significative par rapport à une peuplement dominé par l'aulne (p = 0,554).

L'ajout de ces 2 variables simultanément au statut du site améliore considérablement l'ajustement du modèle nul (LRT : p = 3,273e-05). Le meilleur ajustement (cf. annexe 5) est par ailleurs amené par la variable essence dominante (χ^2 = 16,429), même si la variable statut du site (χ^2 = 6,835) et âge contribuent aussi à l'ajustement du modèle (χ^2 = 5,756). Ce modèle présente ainsi le plus faible AIC (AIC = 108,984).

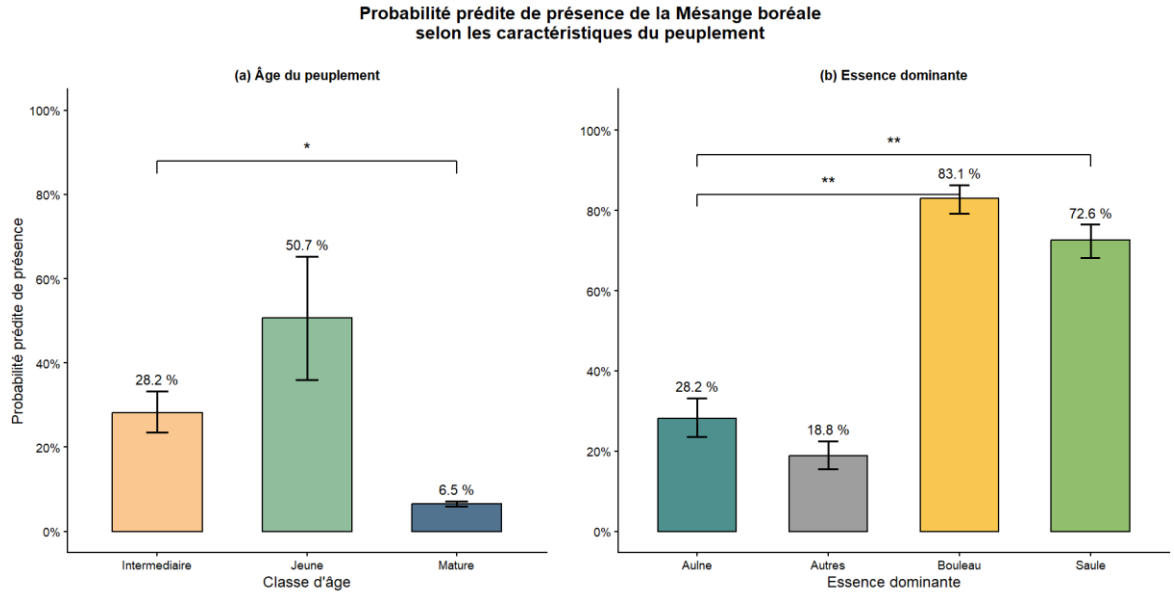


Figure 12 *: Probabilités prédites de présence de mésanges boréales selon les caractéristiques du peuplement : a) en fonction de l'âge du peuplement et b) en fonction de l'essence dominante du peuplement. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001 : représentation de la significativité des coefficients du GLMM par rapport à la modalité de référence (Intermédiaire pour l'âge ; Aulne pour l'essence dominante).*

Recherche de loge

Durant le 3ème passage, du fait de la petite taille de la mésange boréale, de son caractère très mobile ainsi que de son environnement caractérisé par un paysage dense et buissonneux, une seule loge a été trouvée sur les 17 sites prospectés. De plus, la petite taille de cette cavité ainsi que l'effort de changement de trajet entrepris par l'espèce en cas de détection de notre présence ont rendu la détection particulièrement difficile. Cette cavité trouvée était creusée dans un aulne mort dont la présence d'écorces légèrement décollées suggère un stade de décomposition assez peu avancé (cf. photo de couverture). Le trou se trouvait à une hauteur de plus de 3 m à vue d'œil et sur un tronc supérieur à 25 cm de diamètre à hauteur de poitrine (dbh). Des actions de

transports de nourriture vers le nid ont néanmoins été relevés au sein de 8 sites sur 17, sans réussite de détection de loge. Compte tenu de la petite taille d'échantillon, et du faible nombre de variables positives, ces résultats sont présentés à titre descriptif et n'ont fait l'objet d'aucunes analyses statistiques.

3.4 Facteurs influençant la présence de mésanges boréales indépendamment du statut castor/témoin

L'analyse complémentaire permettant de tester l'effet des composantes environnementales en omettant l'effet du castor ne présente aucune significativité pour les variables de surface de recouvrement d'eau, de diamètre d'arbre mort inférieur à 20 cm, d'essence principale des peuplements, et de structure de peuplement : homogénéité, ouverture et pourcentage de végétation comprise entre 2 et 4 m. L'âge du peuplement est, quant à lui, significativement associé à la présence de mésanges boréales (LRT : $p = 0,009$). Le peuplement mature est négativement corrélé avec la présence de mésanges boréales ($p = 0,022$; $OR = 0,012$; IC95 % : 0,00001–0,568) par rapport aux peuplements intermédiaires. Du fait de la petite taille de l'échantillon et de la quasi-séparation des données, la composante « jeune » est associée à un intervalle de confiance très large traduisant une faible puissance statistique du modèle. Cette dernière n'a donc pas été interprétée (cf. annexe 6-7).

4 Discussion

Dans un contexte où le castor d'Europe est en pleine expansion en Wallonie depuis sa réintroduction clandestine entre 1998 et 2003 (Barvaux et al., 2015), l'objectif de cette étude a été d'étendre les connaissances scientifiques déjà acquises sur ce dernier aux interactions qu'il peut entretenir indirectement, du fait de ses activités, avec d'autres espèces. Ici, la question était de comprendre si cette interaction pouvait être bénéfique à la dynamique de population de mésanges boréales (*Poecile montanus*).

De son côté, la mésange boréale, connait en Europe un déclin important depuis les années 80 (BirdLife International, 2019). Cependant aucune étude n'a été spécifiquement dédiée à cette espèce en Wallonie pour comprendre ce déclin et en Europe on n'en dénombre que très peu à l'échelle de la littérature scientifique. Celles déjà parues semblent accuser une association entre compétition/prédation naturelle, changement climatique et activités anthropiques, principalement via l'activité sylvicole (Broughton, 2024; Hewson & Fuller, 2006).

4.1 Existe-t-il une association entre la castor d'Europe et la mésange boréale

Il a déjà été démontré dans de nombreuses études que la présence du castor d'Europe sur les cours d'eau modifie en profondeur le milieu : hydrologie, géomorphologie, bois mort, ce qui favorise le développement de certains écosystèmes floristiques et faunistiques, modifiant notamment la distribution d'invertébrés terrestres et aquatiques, ou encore en attirant certains oiseaux nicheurs (Kints, 2024; Rosell et al., 2005).

Dans la première partie de cette étude, la dynamique d'occupation de mésanges boréales au sein de carrés kilométriques présentant ou non des habitats ennoyés par le castor entre 2013 et 2025, a été étudiée. Cette dernière, bien que ne présentant aucune différence significative, montre une décroissance similaire de la dynamique d'occupation de mésanges boréales entre les carrés kilométriques avec ou sans habitats ennoyés par le castor (figure 8). Cette baisse généralisée concorde avec le déclin des populations de mésanges boréales observé en Europe (BirdLife International, 2019) et plus précisément en Wallonie (Paquet et al., 2021). La présence de l'activité du castor n'améliore pas cette dynamique décroissante comme elle pourrait le faire chez d'autres espèces d'oiseaux nicheurs en zone humide, comme certains canards et échassiers (Nummi & Holopainen, 2014).

Bien que les modifications engendrées par le castor ne semblent pas pouvoir améliorer la dynamique de population de mésanges boréales, le modèle linéaire (LM) réalisé sur ce jeu de données démontre que lorsqu'on ne prend pas en compte la variable de temporalité (année), les carrés avec habitats ennoyés par le castor présentent un indice de présence moyen de mésanges boréales significativement plus élevé que les carrés sans castor. Ce résultat est appuyé par le test de McNemar, qui questionne la fréquence de présence de mésanges boréales au sein de chaque paire de site : castor et témoin. Il ne présente qu'une tendance orientée dans le sens d'une présence plus élevée au sein des sites castors, mais pas de différence statistiquement significative. Les modèles linéaires généralisés mixtes ont présenté à l'échelle des sites une tendance de probabilité de présence de mésanges boréales similaire au précédent résultat, donc plus importante sur les zones à castor. Cette probabilité devient significative à l'échelle plus fine des points d'écoutes. Ceci va dans le sens de l'étude menée par Fedyń et al. (2024), qui avait démontré que les assemblages d'oiseaux nicheurs au niveau d'habitats terrestres tel que l'intérieur d'une forêt, étaient plus abondants dans les 100 m autour d'un cours d'eau modifié par le castor que sans castor. Quant à la différence de significativité entre les deux tests, elle pourrait s'expliquer par la différence de taille d'échantillon, pour le premier composé de 36 sites et pour le deuxième de trois points d'écoutes par site donnant un échantillon de n = 108.

Cependant, il faut prendre en compte quelques problématiques liées aux analyses statistiques. Pour l'analyse de dynamique d'occupation de mésanges boréales au sein de carrés kilométriques présentant ou non des habitats ennoyés par le castor, faute de connaissances des dates précises d'ennoiement de chaque carré kilométrique au moment de la création de l'indice d'occupation, nous supposons que l'ennoiement est considéré comme étant déjà effectif en 2013. Certains carrés occupés ont en réalité pu être colonisés par le castor après l'année de début de la période étudiée (2013). Ainsi la probabilité d'occupation dans les carrés ennoyés est plus élevée durant les premières années même s'il ne modifie pas la dynamique globale de déclin de population. De plus, le test exact de McNemar ne se base que sur les paires discordantes, les données non appariées ne sont pas prises en compte, réduisant le nombre de paires discordantes à 6. Ainsi, les résultats demandent encore une fois de rester prudent sur l'interprétation, car ce test devient robuste pour un nombre de paires discordantes $\geq$ 10, rendant l'analyse plus faible et pouvant expliquer le manque de significativité relevé.

4.2 Structures de l'habitat pouvant expliquer la présence de mésanges boréales

Au vu de la tendance positive apportée par la présence du castor sur l'occurrence de mésanges boréales, il faut chercher à comprendre quelles sont les composantes qui impactent réellement cette dynamique locale d'occupation.

A l'échelle des sites

Les données de la littérature concernant les habitats susceptibles d'être augmentés par l'activité du castor (Kints, 2024) : les eaux de surface stagnante, les milieux aquatiques et amphibies, les tourbières et bas marais, les fourrés, les saussaies marécageuses et les aulnaies marécageuses sur substrat méso à eutrophe, ont été significativement confirmées dans cette étude (β=25,2, $p<0,001$). Les inondations causées par les barrages qu'il construit et le caractère sélectif de son alimentation permettent d'expliquer la création de cette mosaïque d'habitats (Kints, 2024; Nolet et al., 1994; Thompson et al., 2016).

Les modèles linéaires généralisés mixtes réalisés à l'échelle des sites démontrent que ces habitats susceptibles d'être augmentés par l'activité du castor expliquent significativement l'augmentation de présence de mésanges boréales sur les sites à castor. La simple présence du castor, quant à elle, tend à améliorer l'occurrence de mésanges boréales, même si cet effet reste marginalement significatif ($p = 0,058$). Ce qui est intéressant, c'est que ces liens semblent plutôt pouvoir s'expliquer par l'effet de la mosaïque que le castor crée que par la présence même de ce dernier. En effet, lorsqu'on ajoute la proportion d'habitat susceptibles d'être augmentés par l'activité du castor, on observe une atténuation de l'effet individuel du castor. Au vu de ce résultat il peut sembler étonnant qu'aucune corrélation forte n'ait été détectée entre ces variables. En réalité on pourrait parler d'un mécanisme de médiation (Correia et al., 2025) par les habitats avantagés par le castor. En tant qu'ingénieur de l'écosystème, le castor agi indirectement sur l'occurrence de mésanges boréales via les modifications d'habitats qu'il engendre**.** Afin de comprendre la part d'implication du médiateur, il serait intéressant de réaliser une analyse de médiation causale en intégrant la dimension temporelle avant / après arrivée du castor qu'il manque dans cette étude.

Au vu de l'importance du bois mort sur pied pour la nidification de mésanges boréales (Jacob et al., 2010, Broughton, 2024, p.171), il pourrait sembler étonnant que cette variable ne soit associée à aucun effet marqué sur l'occurrence de mésanges boréales. Néanmoins il faut noter qu'afin de faciliter le protocole, cette variable a été construite en se basant sur la somme du

nombre de bois mort dans une zone de 25 m autour de chaque point d'écoute. Cette somme a ensuite été considérée comme pseudo-représentative du site à l'échelle globale, ce qui n'est en réalité pas exact car les trois zones de 25 m de rayon ne représentent qu'environ 4,5% de la surface totale du site. En revanche ce résultat pourrait tout de même s'expliquer par le fait que ce n'est pas tant l'abondance d'arbres morts qui est importante pour une espèce cavernicole mais plutôt la qualité des arbres appropriés pour nicher. Cela peut par exemple se résumer à un arbre vivant avec une branche morte relativement intéressante pour la nidification du couple (Sedgwick & Knopf, 1986). Néanmoins, il est important de noter qu'une diminution importante du bois mort sur pied dans ces zones pourrait tout de même être préjudiciable (Lewis et al., 2007).

A l'échelle des points d'écoute

A l'échelle des points d'écoute, le nombre d'observations est plus important qu'au niveau des sites, ce qui donne un pouvoir de détection plus élevé aux analyses. Ainsi à ce niveau, la probabilité de présence de mésanges boréales est significativement plus élevée dans les sites avec castor (cf. section 4.1). Néanmoins, il était important de vérifier qu'en prenant en compte les variables environnementales, cela restait vrai. Les seules composantes relevées ayant un effet notable sur la probabilité de présence de mésanges boréales à cette échelle sont la présence de castor sur le site, l'âge et l'essence dominante du peuplement. Ces résultats montrent que lorsque le peuplement est principalement composé de saule ou de bouleau, il est associé à une plus forte probabilité de présence de mésanges boréales qu'un peuplement composé en majorité d'aulne, et qu'en comparaison avec un peuplement d'âge intermédiaire, un peuplement mature présente une relation négative avec la présence de l'oiseau. De plus, il est aussi apparu que l'essence dominante du peuplement est associée à une plus forte probabilité de présence de mésanges que le statut du site et l'âge du peuplement. Cela suggère d'une part que les mésanges boréales sont plus fortement associées aux peuplements de feuillus à bois tendres, composés notamment de saules et de bouleaux (Broughton, 2024, p. 171; Jacob et al., 2010; Lewis et al., 2009), mais aussi que l'âge du peuplement à son importance dans le choix du site de nidification. Ceci montre que les mésanges boréales tendent effectivement à être plus associées à des caractéristiques structurelles particulières qu'à une seule variable environnementale prise indépendamment des autres (Lewis et al., 2007). Néanmoins, ces relations suivent une certaine logique. En effet, il a déjà été montré dans de précédentes études qu'une forêt de feuillues mature sera moins privilégiées par les mésanges boréales, sauf dans le cas d'une forte teneur en

eau dans le sol (Lewis et al., 2007). La maturation du peuplement mène progressivement à une fermeture de la canopée. Du fait du caractère héliophile des essences concernées, cette fermeture du milieu mène généralement à une diminution de la biomasse de végétations de sous-bois (Halpern & Lutz, 2013) et de la strate arbustive (Lewis et al., 2007; Petrokas et al., 2020), pourtant très importante pour les mésanges boréales (Broughton, 2024). Ces espèces colonisatrices pionnières dépendent de phases de perturbations pour s'installer. Ce qui est intéressant c'est que, du fait de ses actions d'abattages d'arbres, de son régime alimentaire, et de l'ennoiement causé par l'élaboration de barrages, le castor crée une perturbation de l'écosystème menant à une ouverture du couvert forestier, bloquant ainsi à proximité des berges la succession vers une foret mature (Larsen et al., 2021; Rosell et al., 2005).

L'arrivée du castor sur un cours d'eau permet ainsi le développement d'une mosaïque d'habitats colonisée par des espèces pionnières, et présentant une forte quantité de bois morts sur pied. Là où on pourrait s'attendre à ce que le castor réduise drastiquement la population de saule (composante principale de son alimentation), il a été démontré dans plusieurs études que ce n'est pas le cas, car ce dernier à une forte capacité de régénération, notamment par multiplication végétative, mais aussi parce que le castor à une fréquence d'abattage inférieure à celle d'autres herbivores comme les ongulés, permettant aux espèces ligneuses de retrouver une taille normale (Kints, 2024; Ardenne & Gaume, 2021; Baker et al., 2005). Une étude menée par Nolet et al. (1994) décrivait que sa consommation ne représentait que 1,4% du peuplement. Ceci démontre le caractère sélectif du castor sur les espèces composant son régime alimentaire et utilisées pour ses activité d'ingénieur, et cela explique aussi pourquoi des espèces comme le saule ou le bouleau sont souvent encore très répandues sur ces sites. En abattant les espèces compétitrices du saule tel que du hêtre ou du frêne, il favorise le développement d'espèces pionnières (Nolet et al., 1994). Ainsi, le castor crée une hétérogénéité d'habitats s'approchant des dynamiques des forêts matures d'antan, très favorable aux mésanges boréales.

Néanmoins, il est important de préciser pour l'industrie forestière que la réalisation de coupe à blanc sur des peuplements matures afin de forcer une recolonisation par les espèces pionnières ne pourrait pas être une solution pour améliorer le nombre d'espaces favorables aux mésanges boréales. En effet, la pratique des coupes à blanc cumulées à proximité d'un site de nidification de mésanges boréales provoquerait une augmentation de la distance de dispersion des adultes pour la reproduction, mais aussi de la dispersion natale des jeunes, tandis que la pratique d'éclaircies à tendance à moins impacter la distance entre deux couples reproducteurs. (Kumpula et al., 2023).

Même si le castor tend à améliorer le paysage d'accueil pour les mésanges boréales, il reste important de déterminer si les associations existantes entre la présence de mésanges boréales et les variables environnementales le sont toujours indépendamment du statut du site. L'idée est de comprendre si ces relations ne témoigneraient pas d'une préférence pour un habitat plutôt que pour la présence même du castor sur le site. Cette analyse complémentaire démontre que l'âge du peuplement impacte effectivement la présence de mésanges boréales que l'on prenne en compte l'effet du castor ou pas. Le résultat va dans le même sens que celui des points d'écoutes avec une maturation du peuplement qui baisse significativement la probabilité de présence de mésanges boréales. Néanmoins, il est important de préciser qu'au vu du jeu de données, il n'a pas été possible de gommer entièrement l'effet du castor, la fusion par paire n'élimine pas le signal du castor mais permet de ne plus l'utiliser comme variable explicative de la présence de mésanges boréales. De plus ce regroupement a considérablement réduit la taille de l'échantillon (n = 17). Ainsi, il faut rester prudent sur l'interprétation des résultats du fait du manque de robustesse du test statistique. Ceci est important car comme nous l'avons précédemment évoqué le castor a un impact considérable sur la colonisation par les espèces pionnières, et donc sur l'âge du peuplement, en bloquant ainsi l'arrivée des espèces colonisatrices tardives telles que le frêne ou le hêtre (Baker et al., 2005). Il est donc difficile d'interpréter ces résultats en sachant que le signal du castor n'a pas pu être effacé complètement de l'analyse.

De même, avec une seule loge trouvée et un échantillon réduit (n = 17), aucun test statistique n'a pu être réalisé. Néanmoins cela aura permis d'affiner les observations et les réflexions portant sur cette espèce, notamment sur la position des sites de nourrissages par rapport à la cavité de nidification. En effet, bien qu'une seule loge ait été trouvée, des comportements de transport de nourriture ont été observés sur 9 des 17 sites, dont 4 au sein de zones à castor. Le manque de détection sur certains sites peut s'expliquer de plusieurs manières. D'une part parce que durant cette période, il y a une diminution du chant territorial associé à une diminution de la réponse à la repasse, ainsi qu'une difficulté due à la complexité du paysage. Il y a ainsi un biais potentiel d'observation, pouvant mener à une sous-estimation de la présence réelle. D'autre part, la loge constitue un point central auquel les adultes doivent régulièrement retourner. Ainsi, pendant le nourrissage des jeunes, les recherches de nourriture se font au plus proche du site de nidification, menant donc à une occupation du territoire temporairement plus réduite (Broughton, 2024, p. 137). Il a été démontré que les déplacements effectués par les adultes durant la période de reproduction dépendent du rapport entre les bénéfices des

ressources alimentaires et le coût dépensé durant les déplacements au site de nourrissage (Olsson et al., 2008). Cela suggère, pour les sites où aucun transport de nourriture n'a été détecté, que le site de nidification n'était très probablement pas dans le rayon prospecté, tandis qu'au contraire au sein des sites où il y a eu des contacts, que le site de nourrissage et donc le nid se trouvaient au sein ou proche de la zone. Ceci peut être appuyé par les observations réalisées durant cette étude. Le site de nourrissage du couple dont la loge a été trouvée se situait à 102 m de la cavité de nidification (voir annexe 8). Tous les allers-retours détectés durant la matinée complète étaient situés au sein de cette zone de nourrissage. Pour les sites où seul du transport de nourriture a été observé, la récurrence des allers-retours suggéraient effectivement que les loges se trouvaient à proximité, même si elles n'ont pas été trouvées. Une dernière hypothèse à prendre en compte est la possibilité d'un échec de nidification ayant poussé les individus à changer de territoire.

4.3 Limites et perspectives

Plusieurs limites sont à prendre en compte au sein de cette étude. Dans un premier temps, l'analyse des données courantes est basée sur les données de la plateforme nationale Observations.be (*Observations.be*, s. d.). Cette plateforme est alimentée par des données récoltées par des professionnels mais aussi par des non professionnels. Comme évoqué plus haut (cf. section 1.1.1), la mésange boréale est facilement confondable avec la mésange nonette, son habitat peu accessible rend sa détection particulièrement difficile, et ce d'autant plus que les carrés kilométriques pris en compte comportent des zones ennoyées par le castor et donc peu praticables. Ainsi, l'utilisation des données courantes peut être assez délicate du fait d'un potentiel biais d'observateur et d'effort d'échantillonnage. De plus, cette partie de l'étude avait comme objectif initial, en se basant sur les dates précises d'apparition des barrages (cf. section 2.2.), d'utiliser l'approche statistique BACI (Before–After / Control–Impact) qui consiste à évaluer l'effet de la présence des barrages sur l'écosystème, en comparant l'avant et l'après installation du castor (Nummi & Holopainen, 2014). Ce types de modèle étant très lourd et du fait du manque de temps, nous n'avons pu aboutir cette analyse. C'est pourquoi nous avons considéré que l'ennoiement était déjà effectif en 2013, ce qui n'était pas toujours le cas.

Une seconde limite importante de cette étude est que le nombre de sites prospectés est petit à l'échelle statistique (n = 36). Avec un nombre de pairage de n = 17 et un nombre de paires discordantes de n = 6, cela a diminué la robustesse de la plupart des analyses réalisées. Il est

ainsi difficile d'interpréter les variables explicatives non significatives comme n'ayant aucun effet écologique, car ce manque peut être causé par une faiblesse analytique des modèles. Par ailleurs, selon une étude récente de Pembury Smith et Ruxton (2020), le test exact de McNemar est présenté comme trop conservateur, du fait d'une estimation trop importante de la p-valeur. Il aurait peut-être été préférable d'utiliser son homologue mid-P qui serait un meilleur compromis pour contrôler les erreurs standards et la puissance statistique. Néanmoins ce dernier semble assez peu utilisé actuellement dans les travaux d'écologie et le test exact McNemar a été conservé.

Afin de renforcer la robustesse de ces résultats, il serait intéressant de poursuivre cette étude en augmentant le nombre de sites pairés prospectés, le nombre de passages, et en étalant sur plusieurs années. Augmenter le nombre de sites et de passages pourrait permettre de construire un modèle d'occupation sur une saison intégrant la probabilité de détection (MacKenzie et al., 2002). En effet, en écologie et d'autant plus dans le cas d'une détection acoustique comme ici, il est difficile d'affirmer à 100 % l'absence d'une espèce. Bien que la réponse des mésanges boréales à la repasse limite le risque de sous-détection, la construction d'un tel modèle pourrait permettre de corriger le taux d'occupation observé. Continuer cette étude sur plusieurs années permettrait en plus de limiter le biais de fluctuation interannuelle, comme les conditions météorologiques ou encore la disponibilité en ressources, pouvant influencer l'association sur une seule saison.

Plusieurs pistes complémentaires pourraient être explorées afin d'améliorer ces analyses. Il a déjà été démontré que le choix du site de nidification de la mésange boréale est fortement associé au taux d'humidité du sol (Lewis et al., 2009; Vatka et al., 2014) et que les saules, les aulnes et les bouleaux pubescents sont des espèces hygrophiles aussi associées aux milieux humides. Par ailleurs, Lewis et al. (2007) rapportent, dans une étude menée dans les Midlands anglais, que dans le cas d'un peuplement mature, une relation positive existait entre la probabilité de présence de l'oiseau et la teneur en eau du sol, pouvant mener à un occupation de ces forêts, pourtant à la base peu attractives pour l'espèce. Le taux d'humidité du sol s'avère donc être un facteur important pouvant expliquer à la fois un part de la présence de mésanges boréales sur le site mais aussi une part de la présence des espèces ligneuses intéressantes pour l'oiseau. Afin d'améliorer le modèle statistique, il pourrait donc être pertinent de récolter en plus une donnée d'humidité du sol.

Comme toute espèce, la mésange boréale est confrontée à deux limites importantes : la nourriture et la prédation. Cette mésange se nourrit principalement de graines et de larves

d'insectes (Nakamura & Wako, 1988). Comme les nutriments libérés par l'activité du castor servent aux invertébrés, ceci favorise la présence de nourriture convoitée par les mésanges boréales (Nummi & Holopainen, 2014). Au sein de cette étude, l'abondance d'invertébrés était sept fois supérieure dans les étangs avec castor que sans castor. Il serait ainsi intéressant d'étudier plus précisément l'impact des activités du castor sur les éléments qui constituent le régime alimentaire de la mésange boréale. En effet, en plus de l'abondance de saules, d'aulnes et de bouleaux (principaux fournisseurs de graines durant l'hivernage), l'affluence d'invertébrés amenée par l'activité du castor rend ces sites particulièrement attractifs pour la mésange boréale.

Par ailleurs, d'autres points importants qui pourraient être pertinents de soulever, sont les associations entre le castor et les oiseaux, autres que la mésange boréale, pouvant être indirectement liés aux zones humides. On peut notamment citer les compétiteurs et prédateurs principaux de la mésange boréale : la mésange charbonnière (*Parus major*), la mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) et le pic épeiche (*Dendrocopos major*). En effet, la prédation et la compétition font partie des causes actuelles justifiants le déclin de mésanges boréales (Parry & Broughton, 2018). Bien qu'une précédente étude ait déjà mis en évidence, à l'échelle des réserves naturelles de Wallonie, l'effet bénéfique du castor sur les communautés d'oiseaux nicheurs (Kints, 2024), ces espèces n'ont pas été étudiées. Ces aspects sont des points importants à prendre en compte, surtout depuis qu'il a été démontré en Pologne que le pic tridactyle (*Picoides tridactylus*), normalement présent au sein de forêts de conifères mixtes et anciennes, pouvait investir des forêts d'aulnes morts, asphyxiés par l'ennoiement causé par le castor (Pietrasz et al., 2019). Pour les espèces compétitrices, même si elles étaient amenées à être favorisées par ces modifications induites par l'activité du castor, en se basant sur l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (Connell, 1978) et les précisions mécanistiques apportées par Roxburgh et al. (2004), on pourrait émettre l'hypothèse que la mosaïque d'habitats créée par le castor favoriserait ces trois espèces sans mener à une exclusion compétitrice. En effet, ils affirment dans ces articles que l'hétérogénéité d'habitats créée par une perturbation intermédiaire, telle que celles induites par le castor, permet d'avoir une distribution spatiale hétérogène des ressources limitées, empêchant l'exclusion compétitrice entre espèces et favorisant leur coexistence, avec donc des endroits préférentiels pour les mésanges boréales et d'autres pour les mésanges charbonnières et bleues.

5 Conclusion

Cette étude s'inscrit dans un projet plus large, permettant de proposer des pistes de réflexions sur la capacité du castor d'Europe (*Castor fiber*) à créer de milieux plus résilients favorables aux espèces fragilisées par la perte d'habitat, la diminution généralisée d'insectes et les modifications climatiques. L'objectif a ici été de définir l'impact du castor d'Europe sur les espèces associées aux milieux alluviaux dynamiques et plus précisément en s'intéressant à la mésange boréale (*Poecile montanus*), espèce représentative de ces milieux en Europe de l'Ouest.

Cette étude a mis en évidence une tendance de la mésange boréale à fréquenter d'avantage les sites occupés et modifiés par le castor d'Europe, bien que ce dernier n'ait pu inverser la dynamique d'occupation décroissante de la mésange boréale sur les zones présentant ou non des habitats ennoyés par le castor entre 2013 et 2025. La recherche des mécanismes sous-jacents à cette interaction aura permis de comprendre que la mésange boréale tend à être plus associée à un ensemble de caractéristiques structurelles particulières de l'habitat plutôt qu'à une seule variable environnementale prise indépendamment des autres. Ces analyses ont mis en évidence l'importance de certaines caractéristiques de son habitat, notamment la présence de saules et de bouleaux comme essences dominantes ainsi que de l'association négative qu'elle entretient avec les peuplements matures, ce qui corrobore les résultats de la littérature actuelle portant sur l'écologie de cet oiseau. Les travaux antérieurs menés sur les changements écosystémiques engendrés par l'activité du castor présentent une augmentation de l'ouverture des milieux suivie d'une colonisation de l'habitat par ces mêmes espèces pionnières. Le castor permet ainsi le développement de boisements composés notamment de saules et de bouleaux jeunes ou intermédiaires, favorables à la mésange boréale.

Ainsi, à ce stade, il est possible d'affirmer que bien que la dynamique générale d'occurrence de la mésange boréale en Wallonie ne soit pas meilleure du fait de la présence du castor, elle reste sensible aux modifications qu'il engendre. Sa capacité à recréer des habitats en déclins s'avérerait avoir un impact à la fois sur les espèces dépendantes des zones humides comme certains oiseaux nicheurs ou encore amphibiens mais aussi sur des espèces forestières telles que la mésange boréale, indirectement associées à ces milieux humides. C'est pourquoi commencer à envisager l'intégration d'espèces ingénieurs comme le castor dans nos actions de gestions, de conservations et de restaurations des espaces naturelles pourrait permettre de développer des méthodes d'actions efficaces, naturelles, non invasives et à faible coût.

6 Utilisation d'outils d'intelligence artificielle

Les outils d'intelligence artificielles : Claude (Anthropic) et ChatGPT (OpenAI) ont été utilisés dans cette étude afin d'aider à l'élaboration et apporter des corrections aux lignes de code, ainsi qu'à la création de graphiques dans l'environnement RStudio (version 2026.05.1+225). Ces logiciels ont aussi parfois été utilisés pour la recherche de certaines sources scientifiques et d'informations générales en rapport avec ce travail.

7 Contribution

Le travail portant sur les données courantes (cf. 2.5.1) s'est vu divisé en deux parties. Le modèle de dynamique d'occupation et l'indice d'occupation de la mésange boréale ont été réalisés par Thomas Duchesne. Les modèles linéaires (LM) réalisés à partir de l'indice d'occupation ont été faits par Coline Méchine.

Le travail de cartographie a été réalisé sur base des données et des couches shapefile récupérées et réalisées dans le cadre du Projet Castor (Kints, 2024; Palmeri, 2025).

8 Bibliographie

Style bibliographique : American Psychological Association (APA), 7e édition.

Agresti, A. (2008). *Categorical data analysis* (2. ed., [Nachdr.]). Wiley.

Angst, C., & Auberson, C. (2025). *Le castor – un partenaire efficace pour des eaux vivantes.* Office fédéral de l'environnement (OFEV).

Ardenne & Gaume. (2021). *Le castor en Wallonie* (Les Carnets des Espaces Naturels N° 08; Les Carnets des Espaces Naturels). https://ardenne-et-gaume.be/pdfviewer/cen8/

Baker, B. W., Ducharme, H. C., Mitchell, D. C. S., Stanley, T. R., & Peinetti, H. R. (2005). Interaction of beaver and elk herbivory reduces standing crop of willow. *Ecological Applications*, *15*(1), 110-118. https://doi.org/10.1890/03-5237

Barvaux, C., Manet, B., & Liégeois, S. (2015). *Cohabiter avec le castor en Wallonie*.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Ly, A., & Jagan, M. (2003). *lme4 : Linear Mixed-Effects Models using « Eigen » and S4* (p. 2.0-6) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.lme4

BirdLife International. (2019). IUCN Red List of Threatened Species : Poecile montanus. *IUCN Red List of Threatened Species*. https://www.iucnredlist.org/species/155139697/155139155#geographic-range

Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J.-S. S. (2009). Generalized linear mixed models : A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(3), 127-135. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008

Bolker, B., & Robinson, D. (2018). *broom.mixed : Tidying Methods for Mixed Models* (p. 0.2.9.7) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.broom.mixed

Britain. *Bird Study*, *56*(3), 326-337. https://doi.org/10.1080/00063650902795190

Broughton, R. K. (2024). *The Marsh Tit and the Willow Tit*. T & AD Poyser.

Bürkner, P.-C. (2015). *brms : Bayesian Regression Models using « Stan »* (p. 2.23.0) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.brms

Burns, F., Eaton, M. A., Burfield, I. J., Klvaňová, A., Šilarová, E., Staneva, A., & Gregory, R. D. (2021). Abundance decline in the avifauna of the European Union reveals cross-continental similarities in biodiversity change. *Ecology and Evolution*, *11*(23), 16647-16660. https://doi.org/10.1002/ece3.8282

Commission européenne. (2021). *Document d'orientation sur la protection stricte des espèces animales d'intérêt communautaire en vertu de la directive «Habitats»*.

De Jager, N. R., Rohweder, J. J., Van Appledorn, M., Weiss, S. A., Trumper, M. L., & Guyon, L. (2026). Patterns of floodplain forest mortality and recruitment along the Upper Mississippi and Illinois Rivers : Associations with forest fragmentation and flood inundation. *Landscape Ecology*, *41*(5), 90. https://doi.org/10.1007/s10980-025-02286-8

Dorai-Raj, S., & Cascone, A. D. (2006). *binom : Binomial Confidence Intervals for Several Parameterizations* (p. 1.1-2) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.binom

Duchesne, T., Derouaux, A., & Paquet, J.-Y. (2026). Two approaches are better than one : Combining structured monitoring and unstructured citizen science data to improve estimates of bird population dynamics. *Ecological Modelling*, *521*, 111782. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2026.111782

Eggers, S., & Low, M. (2014). Differential demographic responses of sympatric Parids to vegetation management in boreal forest. *Forest Ecology and Management*, *319*, 169-175. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.019

European Environment Agency. (2019). *Poecile montanus—Status and Trends across Europe*. https://eunis.eea.europa.eu/species/1183#legal_status

FAQ - GT Castor. (s. d.). Natagora. Consulté 9 août 2026, à l'adresse https://castor.natagora.be/faq?utm_source=chatgpt.com

Fay, M. P. (2009). *exact2x2 : Exact Tests and Confidence Intervals for 2x2 Tables* (p. 1.7.0) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.exact2x2

Fedyń, I., Sobociński, W., Czyżowicz, S., Wyka, J., & Ciach, M. (2024). Ecosystem engineers cause biodiversity spill-over : Beavers are associated with breeding bird assemblages on both wetlands and adjacent terrestrial habitats. *Science of The Total Environment*, *950*, 175166. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175166

Felter, B. (2020). *Comment cohabiter avec les non-humains en milieu anthropisé ? : Cas du Castor d'Europe (Castor fiber) sur le bassin versant de la Moselle (France)* [PhD Thesis]. http://www.theses.fr/2020LILUR029/document

Fox, J., Weisberg, S., & Price, B. (2001). *car : Companion to Applied Regression* (p. 3.1-5) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.car

Fustec, J., Lode, T., Le Jacques, D., & Cormier, J. P. (2001). Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. *Freshwater Biology*, *46*(10), 1361-1371. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00756.x

Gill, F. B., Slikas, B., & Sheldon, F. H. (2005). Phylogeny of Titmice (Paridae) : II. Species Relationships Based on Sequences of the Mitochondrial Cytochrome-B Gene. *The Auk*, *122*(1), 121-143. https://doi.org/10.1093/auk/122.1.121

Goffart, P., Lafontaine, D., & Lighezzolo, P. (2025). *Plan d'action espèce : Le Cuivré de la bistorte (Lycaena helle)*. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.13654.20807

Gohel, D., Moog, S., & Heckmann, M. (2017). *officer : Manipulation of Microsoft Word and PowerPoint Documents* (p. 0.7.6) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.officer

Gohel, D., & Skintzos, P. (2017). *flextable : Functions for Tabular Reporting* (p. 0.10.0) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.flextable

Halley, D. J., Saveljev, A. P., & Rosell, F. (2021). Population and distribution of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* in Eurasia. *Mammal Review*, *51*(1), 1-24. https://doi.org/10.1111/mam.12216

Halpern, C. B., & Lutz, J. A. (2013). Canopy closure exerts weak controls on understory dynamics : A 30-year study of overstory–understory interactions. *Ecological Monographs*, *83*(2), 221-237. https://doi.org/10.1890/12-1696.1

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/10.1111/j.1469-7998.2005.00025.x

Heinze, G., Ploner, M., Jiricka, L., & Steiner, G. (2003). *logistf : Firth's Bias-Reduced Logistic Regression* (p. 1.26.1) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.logistf

Hewson, C. M., & Fuller, R. J. (2006). Little evidence of temporal changes in edge-use by woodland birds in southern England. *Bird Study*, *53*(3), 323-327. https://doi.org/10.1080/00063650609461449

Hughes, F. M. R., Del Tánago, M. G., & Mountford, J. O. (2012). Restoring Floodplain Forests in Europe. In J. Stanturf, P. Madsen, & D. Lamb (Éds.), *A Goal-Oriented Approach to Forest Landscape Restoration* (Vol. 16, p. 393-422). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5338-9_15

Jacob, J.-P., Dehem, C., & Burnel, A. (2010). *Atlas des oiseaux nicheurs de Wallonie 2001-2007*. Aves ; Service public de Wallonie (Direction générale de l'agriculture, des ressources naturelles et de l'environnement).

Jordan, C. E., & Fairfax, E. (2022). Beaver : The North American freshwater climate action plan. *WIREs Water*, *9*(4), e1592. https://doi.org/10.1002/wat2.1592

Kints, O. (2024). *Le rôle du castor d'Europe, Castor fiber, dans la gestion des milieux naturels protégés de Wallonie* (p. 1-116).

Kohler, F., Andrieu, D., Bois, E., Cloiseau, G., Drelon, S., Eggert, C., Guetemme, G., Luglia, R., Pughe, T., & Serrano, J. (2023). Our Neighbor the Beaver : Anthropomorphism to Facilitate Environmental Mediation in Rural France. *Human Ecology*, *51*(3), 513-528. https://doi.org/10.1007/s10745-023-00406-z

Kumpula, S., Vatka, E., Orell, M., & Rytkönen, S. (2023). Effects of forest management on the spatial distribution of the willow tit (Poecile montanus). *Forest Ecology and Management*, *529*, 120694. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120694

Kuznetsova, A., Bruun Brockhoff, P., & Haubo Bojesen Christensen, R. (2013). *lmerTest : Tests in Linear Mixed Effects Models* (p. 3.2-1) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.lmerTest

Larsen, A., Larsen, J. R., & Lane, S. N. (2021). Dam builders and their works : Beaver influences on the structure and function of river corridor hydrology, geomorphology, biogeochemistry and ecosystems. *Earth-Science Reviews*, *218*, 103623. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103623

Law, A., Gaywood, M. J., Jones, K. C., Ramsay, P., & Willby, N. J. (2017). Using ecosystem engineers as tools in habitat restoration and rewilding : Beaver and wetlands. *Science of The Total Environment*, *605-606*, 1021-1030. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.173

Leblois, S., Calvani, G., Schwarz, M., Perona, P., Piton, G., & Evette, A. (2026). Willow root distribution on riverbanks for soil and water bioengineering design : From field measurements to soil reinforcement estimation. *Ecological Engineering*, *227*, 107978. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2026.107978

Lewis, A. J. G., Amar, A., Cordi-Piec, D., & Thewlis, R. M. (2007). Factors influencing Willow Tit *Poecile montanus* site occupancy : A comparison of abandoned and occupied woods. *Ibis*, *149*(s2), 205-213. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00733.x

Lewis, A. J. G., Amar, A., Daniells, L., Charman, E. C., Grice, P., & Smith, K. (2009). Factors influencing patch occupancy and within-patch habitat use in an apparently stable population of Willow Tits Poecile montanus kleinschmidti in Britain. *Bird Study*, *56*(3), 326-337. https://doi.org/10.1080/00063650902795190

Lüdecke, D. (2017). *ggeffects : Create Tidy Data Frames of Marginal Effects for « ggplot » from Model Outputs* (p. 2.3.2) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.ggeffects

Lüdecke, D., Makowski, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., Wiernik, B. M., & Thériault, R. (2019). *performance : Assessment of Regression Models Performance* (p. 0.17.1) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.performance

Luedtke, J. A., Chanson, J., Neam, K., Hobin, L., Maciel, A. O., Catenazzi, A., Borzée, A., Hamidy, A., Aowphol, A., Jean, A., Sosa-Bartuano, Á., Fong G., A., De Silva, A., Fouquet, A., Angulo, A., Kidov, A. A., Muñoz Saravia, A., Diesmos, A. C., Tominaga, A., … Stuart, S. N. (2023). Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature*, *622*(7982), 308-314. https://doi.org/10.1038/s41586-023-06578-4

Luglia, R. (2013). Le castor d'Europe (Castor fiber). Regards historiques anciens et nouveaux sur un animal sauvage. *Trajectoires*, *7*. https://doi.org/10.4000/trajectoires.1130

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew Royle, J., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, *83*(8), 2248-2255. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083%5B2248:ESORWD%5D2.0.CO;2

Mangiafico, S. (2016). *rcompanion : Functions to Support Extension Education Program Evaluation* (p. 2.5.2) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.rcompanion

Morizot, B., & Husky, S. (2024). *Rendre l'eau à la terre : Alliances dans les rivières face au chaos climatique*. Actes Sud.

Natagora-GT Castor. (s. d.). *Biodiversité : Le castor, espèce parapluie*. Consulté https://castor.natagora.be/les-impacts-de-linstallation-de-castors-sur-un-site/biodiversite-le-castor-espece-parapluis

Nature - L'île de la Platière : À la découverte des espaces protégés. L'affût au castor, animal emblématique du Rhône. (2016, août 1). https://www.ledauphine.com/isere-nord/2016/08/01/l-affut-au-castor-animal-emblematique-du-rhone

Nolet, B. A., Hoekstra, A., & Ottenheim, M. M. (1994). Selective foraging on woody species by the beaver Castor fiber, and its impact on a riparian willow forest. *Biological Conservation*, *70*(2), 117-128. https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90279-8

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

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

Observation.org. (s. d.). Observation.org. Consulté 7 août 2026, à l'adresse https://observation.org/

Observations.be. (s. d.). Observations.be. Consulté 2 juillet 2026, à l'adresse https://observations.be/species/148/maps/

Olsson, O., Brown, J. S., & Helf, K. L. (2008). A guide to central place effects in foraging. *Theoretical Population Biology*, *74*(1), 22-33. https://doi.org/10.1016/j.tpb.2008.04.005

Orthophotos 2022 Printemps | Géoportail de la Wallonie. (s. d.). Consulté 14 mars 2026, à l'adresse https://geoportail.wallonie.be/catalogue/65a07fc7-b1d8-4bb3-b5c6-d0019a782097.html?utm_source=chatgpt.com#Details

Outhwaite, C. L., McCann, P., & Newbold, T. (2022). Agriculture and climate change are reshaping insect biodiversity worldwide. *Nature*, *605*(7908), 97-102. https://doi.org/10.1038/s41586-022-04644-x

Palmeri, K. (2025). *Quantifier l'impact des barrages de castors en Wallonie par photo-interprétation*. Université de Liège, Liège, Belgique.

Paquet, J.-Y. (2016). *Un indicateur d'impact mesure l'effet des changements climatiques sur les populations d'oiseaux en Wallonie* (Aves 53/4; p. 219-230).

Paquet, J.-Y., Weiserbs, A., & Derouaux, A. (2021). *La Liste rouge des oiseaux nicheurs menacés en Wallonie en 2021* (Aves 58/2; p. 67-88).

Parry, W., & Broughton, R. K. (2018). Nesting behaviour and breeding success of Willow Tits *Poecile montanus* in north-west England. *Ringing & Migration*, *33*(2), 75-85. https://doi.org/10.1080/03078698.2018.1631610Kints, O. (2024). *Le rôle du castor*

d'Europe, Castor fiber, dans la gestion des milieux naturels protégés de Wallonie (p. 1-116).

Pedersen, T. L. (2019). *patchwork : The Composer of Plots* (p. 1.3.2) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.patchwork

Pembury Smith, M. Q. R., & Ruxton, G. D. (2020). Effective use of the McNemar test. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *74*(11), 133. https://doi.org/10.1007/s00265-020-02916-y

Petrokas, R., Baliuckas, V., & Manton, M. (2020). Successional Categorization of European Hemi-boreal Forest Tree Species. *Plants*, *9*(10), 1381. https://doi.org/10.3390/plants9101381

Pfaeffle, T., Moore, M. A., Cravens, A. E., McEvoy, J., & Bamzai-Dodson, A. (2022). Murky waters : Divergent ways scientists, practitioners, and landowners evaluate beaver mimicry. *Ecology and Society*, *27*(1), art41. https://doi.org/10.5751/ES-13006-270141

Présentation – Google Earth. (s. d.). Google Earth. Consulté 15 avril 2026, à l'adresse https://www.google.com/intl/fr/earth/

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

Robinson, D., Hayes, A., Couch, S., & Hvitfeldt, E. (2014). *broom : Convert Statistical Objects into Tidy Tibbles* (p. 1.0.13) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.broom

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*(3-4), 248-276. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00067.x

Roxburgh, S. H., Shea, K., & Wilson, J. B. (2004). The intermediate disturbance hypothesis : Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, *85*(2), 359-371. https://doi.org/10.1890/03-0266

R Core Team, 2026. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Sabatini, F. M., Burrascano, S., Keeton, W. S., Levers, C., Lindner, M., Pötzschner, F., Verkerk, P. J., Bauhus, J., Buchwald, E., Chaskovsky, O., Debaive, N., Horváth, F., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Lombardi, F., Marques Duarte, I., Meyer, P., Midteng, R., Mikac, S., … Kuemmerle, T. (2018). Where are Europe's last primary forests? *Diversity and Distributions*, *24*(10), 1426-1439. https://doi.org/10.1111/ddi.12778

Schlicht, E., & Kempenaers, B. (2015). Immediate effects of capture on nest visits of breeding blue tits, Cyanistes caeruleus, are substantial. *Animal Behaviour*, *105*, 63-78. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.010

Schloerke, B., Cook, D., Larmarange, J., Briatte, F., Marbach, M., Thoen, E., Elberg, A., & Crowley, J. (2010). *GGally : Extension to « ggplot2 »* (p. 2.4.0) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.GGally

Sedgwick, J. A., & Knopf, F. L. (1986). Cavity-Nesting Birds and the Cavity-Tree Resource in Plains Cottonwood Bottomlands. *The Journal of Wildlife Management*, *50*(2), 247. https://doi.org/10.2307/3801906

Siffczyk, C., Brotons, L., Kangas, K., & Orell, M. (2003). Home range size of willow tits : A response to winter habitat loss. *Oecologia*, *136*(4), 635-642. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1256-x

SPW. (s. d.). *Arbre de classification des biotopes*. La biodiversité en Wallonie. Consulté 15 avril 2026, à l'adresse https://biodiversite.wallonie.be/home/Espèces-habitats/arbre-de-classification-des-biotopes.html

SPW. (s. d.). *Castor—Détails espèce*. La biodiversité en Wallonie. Consulté 22 août 2026, à l'adresse https://biodiversite.wallonie.be/home/Espèces-habitats/liste-des-especes/informations-sur-l-espece.html

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

Vatka, E., Kangas, K., Orell, M., Lampila, S., Nikula, A., & Nivala, V. (2014). Nest site selection of a primary hole-nesting passerine reveals means to developing sustainable forestry. *Journal of Avian Biology*, *45*(2), 187-196. https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.00250.x

Welling, P., Koivula, K., & Lahti, K. (1995). The Dawn Chorus Is Linked with Female Fertility in the Willow Tit Parus montanus. *Journal of Avian Biology*, *26*(3), 241. https://doi.org/10.2307/3677325

Wei, T., & Simko, V. (2010). *corrplot : Visualization of a Correlation Matrix* (p. 0.95) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.corrplot

Wickham H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis, Springer-Verlag New York. Wickham H. & Bryan J., 2025. readxl: Read Excel Files.

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., … Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, *4*(43), 1686. https://doi.org/10.21105/joss.01686

Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T. L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., Dunnington, D., & Van Den Brand, T. (2007). *ggplot2 : Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics* (p. 4.0.3) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.ggplot2

Wickham H., François R., Henry L., Müller K. & Vaughan D., 2026. dplyr: A Grammar of Data 57 Manipulation.

Wickham, H., & Henry, L. (2015). *purrr : Functional Programming Tools* (p. 1.2.2) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.purrr

Wickham, H., Pedersen, T. L., & Seidel, D. (2011). *scales : Scale Functions for Visualization* (p. 1.4.0) [Jeu de données]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.scales

Wickham H., Vaughan D. & Girlich M., 2025. tidyr: Tidy Messy Data.

Wilman, E. A. (2023). Bird feeding and biodiversity : The decline of the Willow Tit. *Ecological Economics*, *213*, 107964. https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2023.107964

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Savel′ev, A. A., & Smith, G. M. (2011). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer-Verl.

9 Annexe

Modèle	Variables explicatives	Coefficient β	Erreur standard	p.value	AIC
Nul	(Intercept)	0.027	0.453	0.952	53.05
Nombre bois mort sur pied	(Intercept)	-0.118	0.565	0.835	54.83
	Nbr_arbre_mort	0.005	0.011	0.651	
Proportion d'habitats susceptibles d'être augmentés par le castor (%)	(Intercept)	-1.011	0.856	0.238	51.06
	prop_surf_hab_c	0.046	0.034	0.123	
Témoin	(Intercept)	-0.833	0.759	0.272	51.45
	témoinnon	1.652	1.010	0.102	
Témoin + Proportion d'habitats susceptibles d'être augmentés par le castor (%)	(Intercept)	-1.104	0.864	0.202	52.58
	témoinnon	0.861	1.262	0.495	
	prop_surf_hab_c	0.034	0.039	0.389	

***Annexe 1** : Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) réalisés à l'échelle des sites.*

Modèle	Variables expérimentales	Coefficient β	Erreur standard	Statistiques	AIC
Nul	(Intercept)	20.623	3.21	6.424	321.1
Témoin	(Intercept)	7.409	3.501	2.116	
(Intercept = proportion d'habitats susceptibles d'être augmentés par le castor (%))	témoinnon	25.182	3.990	6.311	300.8

Annexe 2 *: Résultats des modèles linéaires mixtes (LMM) réalisés à l'échelle des sites.*

	Modèle	AIC	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
GLMM	mod0	53.047			
	mod1	51.450	3.598	1	0.058
	mod0	53.047			
	mod2	51.065	3.982	1	**0.046 ***
	mod0	53.047			
	mod3	54.833	0.215	1	0.643
	mod1	51.450			
	mod_comp	52.581	0.868	1	0.351
LMM	mod0_hab	321.149			
	mod_hab_castor	300.785	22.364	1	**2.256e-06 ***

Annexe 3 *: Résultats des tests de vraisemblance (LRT), test = "Chisq", à l'échelle des sites.*
** p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001* : représentation de la significativité des coefficients*

Modèle	Variables explicatives	Coefficient β	Erreur standard	p.value	AIC
Nul	(Intercept)	-1.048	0.384	**0.006 ** **	127.40
Exploratoire (Intercept = site castor)	(Intercept)	-1.301	1.712	0.447	
	temoinoui	-1.254	0.694	0.071	
	Canopee Ouverte castor	-3.310	1.820	0.069	
	Canopee Ouverte naturellement	0.300	1.126	0.790	
	Canopee Ouverte par le castor	-0.804	1.189	0.499	
	Canopee Semi ouverte	-0.619	1.153	0.591	
	Age Jeune	2.011	1.292	0.120	116.90
	Age Mature	-1.515	0.753	**0.044 ***	
	Heterogene Homogene	0.537	0.677	0.428	
	veg_2_4	-0.009	0.419	0.983	
	Petit_diam_20	0.038	0.026	0.135	
	Grand_diam_sup_20	-0.006	0.085	0.947	
	Ess_dom_regroupAutres	-0.905	0.992	0.362	
	Ess_dom_regroupBouleau	2.725	1.066	**0.011 ***	
	Ess_dom_regroupSaule	1.917	0.770	**0.013 ***	
Final (Intercept = site castor)	(Intercept)	-0.936	0.630	0.137	
	temoinoui	-1.335	0.590	**0.024 ***	
	AgeJeune	0.962	1.094	0.379	108.98
	AgeMature	-1.724	0.717	**0.016 ***	
	Ess_dom_regroupAutres	-0.528	0.893	0.554	
	Ess_dom_regroupBouleau	2.529	0.973	**0.009****	

Modèle	Variables explicatives	Coefficient β	Erreur standard	p.value	AIC
	Ess_dom_regroupSaule	1.908	0.726	**0.009****	
Témoin	(Intercept)	-0.164	0.440	0.709	
+	temoinoui	-1.317	0.533	**0.013***	
Age	AgeJeune	0.964	0.914	0.291	120.81
(Intercept = site castor)	AgeMature	-1.413	0.706	**0.045***	
Témoin	(Intercept)	-0.536	0.442	0.225	
(Intercept = site castor)	temoinoui	-1.331	0.536	**0.013***	122.57

Annexe 4 *: Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) réalisés à l'échelle des points d'écoute. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001* : représentation de la significativité des coefficients*

Modèle	npar	AIC	Chisq	Pr(>Chisq)
<none>		108.984		
temoin	1	112.648	5.664	**0.017 ***
Age	2	112.138	7.154	**0.028 ***
Ess_dom_regroup	3	120.811	17.828	**0.0004 *****

Annexe 5 *: Résultats test du rapport de vraisemblance (LRT, test = "Chisq"), méthode marginale (drop1) : chaque variable est testée en présence de toutes les autre et retirée du modèle final. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001* : représentation de la significativité des chi².*

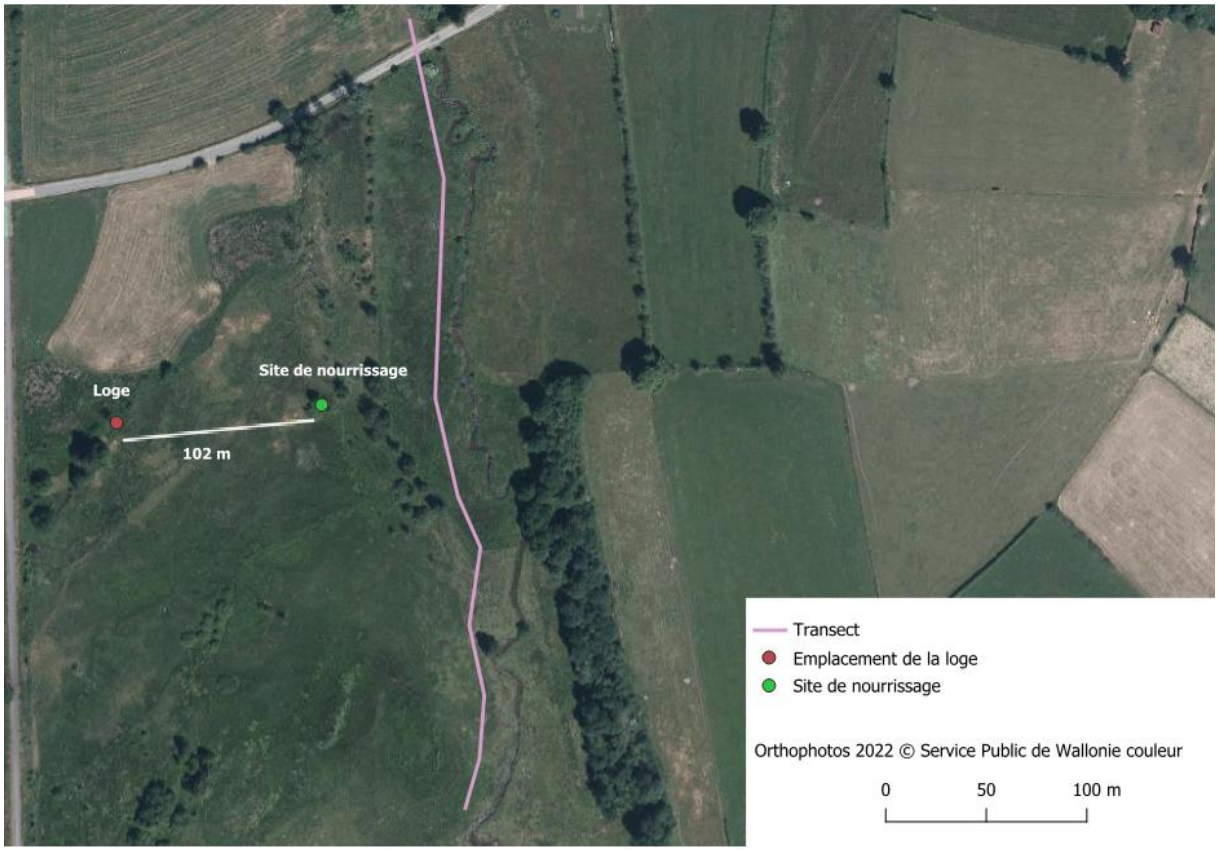
Modèle	Variables explicatives	Coefficient β	Erreur standard	p-value	AIC
m_structure_ouv	(Intercept)	1.249	4.699	0.7903	26.523

Modèle	Variables explicatives	Coefficient β	Erreur standard	p-value	AIC
m_structure_ouv	ouverture	0.940	1.238	0.4478	26.523
m_structure_ouv	Homogene	-1.783	2.017	0.3765	26.523
m_structure_veg	(Intercept)	5.444	4.002	0.1737	25.633
m_structure_veg	veg_2_4	-1.276	1.081	0.2376	25.633
m_structure_veg	Homogene	-1.881	2.098	0.3699	25.633
m_essence	(Intercept)	0.986	2.066	0.6332	27.803
m_essence	Aulne	-2.029	2.986	0.4969	27.803
m_essence	Saule	0.371	2.431	0.8788	27.803
m_essence	Bouleau	3.260	5.622	0.5620	27.803
m_eau	(Intercept)	-0.198	1.087	0.8555	25.365
m_eau	recouvrement_eau	1.168	1.445	0.4190	25.365
m_diam	(Intercept)	0.546	0.746	0.4641	26.063
m_diam	Diam_inf_20	0.001	0.012	0.9134	26.063
m_age (logistf)	(Intercept)	1.697	1.099	0.0951	
m_age (logistf)	Jeune	7.910	8.710	0.3936	
m_age (logistf)	Mature	-4.413	2.200	**0.0216***	

Annexe 6 *: Résultats des modèles linéaires généralisés (GLM) réalisés à l'échelle des points d'écoutes indépendamment de l'activité du castor. Pour le modèle m_age, une régression logistique pénalisée de Firth (logistf) a été utilisée en raison d'une séparation quasi complète des données. Les p-values des coefficients correspondent au test de Firth. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001* : représentation de la significativité des coefficients.*

Modèle	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
m_structure_ouv	1.551	2	0.4605
m_structure_veg	2.441	2	0.2951
m_essence	2.272	3	0.5179
m_eau	0.709	1	0.3998
m_diam	0.012	1	0.9131
m_age (logistf)	9.481	2	**0.0087 ****

***Annexe 7** : Résultats des tests de vraisemblance (LRT), test = "Chisq", à l'échelle des points d'écoutes indépendamment de l'activité du castor. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001* : représentation de la significativité des chi².*



***Annexe 8 :** Emplacement de la cavité de nidification et du site de nourrissage du couple de mésanges boréales détecté sur le site témoin d'Emmels.*