



programmes européens
objectif 5b



Dispersion des populations de castors *Castor fiber galliae* réintroduits dans les Monts d'Arrée (Finistère)



- *état d'occupation du haut bassin de l'Aulne (1997-98)*
 - *analyse spatiale des corridors potentiels d'émigration à partir du haut Elez*
- *cartographie des boisements potentiellement sensibles*
- *impact de l'activité du castor sur les biocénoses aquatiques (synthèse bibliographique)*

L. LAFONTAINE (Coord.) *et al.*, 2000.
GROUPE DE TRAVAIL SUR LE CASTOR

Maîtrise d'œuvre :



Maison de la Rivière - 29450 Sizun.
GMBreton@aol.com

avec la collaboration de :



RÉSEAU CASTOR
Office National
de la Chasse
et de la Faune Sauvage

BRETAGNE
VIVANTE
SEPNB

4 : impact de l'activité du castor sur les biocénoses aquatiques (synthèse bibliographique)

adaptation française : L. Lafontaine & C. Caroff - © G.M.B. 1999, d'après :

Collen, P. (1997). Review of the potential impacts of re-introducing Eurasian beaver *Castor fiber* L. on the ecology and movement of native fishes, and the likely implications for current angling practices in Scotland. *Scottish Natural Heritage Review*, 86 : 1-53.

Dans le contexte qui a justifié cette étude sur l'émigration des populations de castors hors haut Elez, sont apparues très rapidement, dès lors que l'information a été diffusée par l'Etat après que le G.M.B. l'en ait informé, des positions hostiles à une extension géographique de l'espèce, principalement du fait de son impact négatif (supposé) sur les salmonidés (AAPPMA du Huelgoat et certains responsables de la SEPNB). C'est pourquoi, ainsi que certains acteurs en ont manifesté la demande, il est apparu particulièrement judicieux de présenter une synthèse de la littérature scientifique concernant les impacts effectifs connus de l'espèce sur les biocénoses aquatiques, et notamment les poissons. Et nous avons saisi l'opportunité de la réintroduction du castor en Écosse (en cours), où dans le cadre des nombreuses et pertinentes études préalables de faisabilité, un ichthyologue britannique, Peter Collen, a réalisé une telle synthèse (en langue anglaise), en mettant particulièrement l'accent sur les impacts mesurés vis-à-vis des poissons. Ce travail est apparu ici particulièrement déterminant à double titre :

(i) la spécificité écossaise se rapproche du contexte breton vis-à-vis de la problématique salmonidés et de l'*a priori* hostile, comme en Bretagne, de certains responsables de pêche.

(ii) ce travail bibliographique a été réalisé par un ichthyologue, comme aurait pu le faire ici un ingénieur du Conseil Supérieur de la Pêche.

Les extraits apparaissant les plus importants (§ 3 à 14 : ici 1 à 12) ont été traduits et adaptés.

Plan :

1. Comparaison castor eurasiens <-> castor nord-américain
2. Pertinence de l'extrapolation castor nord-américain > castor eurasiens
- Impact de l'activité du castor :
 3. sur l'hydrologie des cours d'eau
 4. sur la qualité de l'eau
 5. sur les invertébrés aquatiques
 6. sur la productivité piscicole
 - 6.1. Salmonidés
 - 6.2. Autres poissons que les salmonidés
 - 6.3. Impact sur la température de l'eau
 7. sur les mouvements migratoires des poissons
 - 7.1. Salmonidés
 - 7.2. Non-salmonidés
 8. sur les mammifères et les oiseaux piscivores
 - 8.1. mammifères
 - 8.2. oiseaux
 9. sur les poissons dans les pays où le castor eurasiens a été réintroduit
 - (i) identification des pays où le saumon atlantique, la truite, le brochet et l'anguille coexistent avec le castor
 - (ii) impact du castor sur les poissons
 - a) saumon atlantique
 - b) truite
 - c) brochet
 - d) anguille
 - (iii) recherche bibliographique sur le thème de la relation entre le castor eurasiens et les espèces de poissons
 - (iv) attitude des pêcheurs envers les castors eurasiens
 - (v) compensations pour les habitats piscicoles dégradés
 10. Réponses des sociétés de pêche à l'éventualité de réintroduction du castor en Écosse
 - (i)/(ii) importance des cours d'eau de moins de 10 mètres de large pour la pêche
 - (iii) extension des boisements rivulaires
 - (iv) attitude envers l'existence de débris ligneux grossiers dans les cours d'eau
 - (v) opinion sur sur l'éventualité de réintroduction de castors en écosses
 - (vi) informations provenant de pêcheurs qui ont pratiqué la pêche à l'étranger, dans des régions où le castor est présent
 11. Discussion
 12. Conclusion
 - 12.1. Impact potentiel du castor sur l'écologie et la migration des poissons
 - 12.2. Impact potentiel du castor sur la pratique de la pêche
 13. Références

I. COMPARAISON CASTOR EURASIEN <-> CASTOR NORD-AMÉRICAIN

Autrefois les castors occupaient toute la ceinture forestière boréale d'Eurasie et d'Amérique du Nord. Les populations des deux continents sont si proches qu'elles ont été initialement considérées comme conspécifiques par certains taxonomistes (Hill, 1982). Cependant, des caryotypes distincts et des différences crâniologiques ont été mis en évidence par Lavrov et Orlov (1973).

Le genre *Castor*, originaire d'Eurasie, a pénétré en Amérique du Nord au cours du pliocène (Lavrov, 1983). Bien qu'il s'agisse aujourd'hui d'espèces distinctes, le lien originel entre les castors eurasiens et nord-américains est confirmé par l'existence d'ecto- et d'endoparasites communs.

Des introductions de castors nord-américains dans l'aire de distribution du castor eurasiens ont permis des études comparatives. Dans les années 20 et 30, des castors nord-américains ont été introduits en Pologne et en Finlande (Lahti et Helminen, 1974; Ermala *et al.*, 1989). En Finlande, les populations se sont considérablement développées pour atteindre dans les années 50 certaines régions de Russie (Danilov, 1992, 1995). Des castors nord-américains ont aussi été introduits en France (Richard, 1985). Les études menées dans ces pays ont permis d'appréhender les différences écologiques et comportementales entre les deux espèces.

Le castor nord-américain est réputé construire davantage de barrages que le castor eurasiens (Danilov & Kan'shiev, 1982). Par exemple, dans le nord-ouest de la Russie, 66,3% des colonies de castors nord-américains construisent des barrages, contre 45,2% pour les castors européens, occupent des huttes dans 75% des cas et des terriers sous berge 25% (contre 33,9% et 64,1%; Danilov, 1985). Ces résultats suggèrent que dans cette partie de son aire de répartition, le castor eurasiens tend à vivre en terrier, et semble moins enclin à construire des barrages que le castor nord-américain. Cependant, à l'intérieur de cette zone, l'activité constructive du castor eurasiens diminue de plus en plus vers le nord. Presque la moitié des castors édifient des huttes dans la zone méridionale du nord-ouest de la Russie (régions de Pskov et de Novgorod, 58°N), contre seulement 10% dans la zone septentrionale (réserve de Laponie) (Danilov, 1995).

Bien que ces études comparatives montrent que le castor eurasiens construit moins de barrages que son homologue américain, son impact sur l'environnement n'est pas très différent (Nolet, 1996). Le gabarit du barrage est en fait essentiellement dicté par la topographie locale et par la disponibilité en matériaux de construction. Cependant, les castors nord-américains peuvent construire des barrages de taille exceptionnelle, tel ce barrage de 700m de long dans le Montana (Ives, 1942) ou un autre de plus de 5m de dénivelé dans le Wyoming (Grasse et Putnam, 1955). Bien que les records atteints par les barrages de castors européens ne puissent soutenir la comparaison, ils peuvent, dans des milieux favorables, atteindre plus de 3m de hauteur* (F. Rosell, cité par Collen, 1997).

Le castor eurasiens établit également des complexes de barrages. Zurowski (1989) rapporte qu'une famille de castors a construit, sur 1300m de cours d'eau, 24 barrages variant de 1,50m à 60m de long, accroissant la lame d'eau de 0,20 à 1,50m. Des processus similaires de barrages en série sont décrits par Medwecka-Korna's et Hawro (1993) et F. Rosell (cité par Collen, 1997)**. De nombreuses autres références sur les techniques de construction montrent que l'espèce peut établir des complexes de barrages quand les conditions écologiques l'imposent (Curry-Lindahl, 1967; Myrberget, 1967; Zharkov & Sokolov, 1967; Wilsson, 1971; Richard, 1983).

* maximum observé à ce jour en Bretagne : 1,10m (Lafontaine, 1985).

** et dans les Monts d'Arrée, sur l'Elez (ruisseau de Margily), jusqu'à 28 barrages dénombrés sur 1255 mètres de cours d'eau durant l'été 1996, soit un barrage en moyenne tous les 46 mètres (Lafontaine *et al.*, 1997).

Les castors nord-américains et eurasiens ont des régimes alimentaires similaires (Lahti & Helminen, 1974; Danilov et Kan'shiev, 1983). Cependant, bien que la consommation d'essences ligneuses soit comparable pour les deux espèces, Danilov (1995) remarque que le castor nord-américain exploite davantage une essence telle que l'aulne gris *Alnus incana* L. En outre, Danilov (1992) observe que dans la partie septentrionale de leur aire de répartition, les castors américains se nourrissent plus souvent de substituts comme le bouleau. À la fin du printemps, les espèces herbacées remplacent progressivement les essences ligneuses dans le régime alimentaire des deux espèces (Danilov, 1995).

Deux différences interspécifiques sont importantes : le castor nord-américain est plus précocement mature et a des portées plus nombreuses que son homologue eurasien (Lahti & Helminen, 1974; Danilov & Kan'shiev, 1983). Cependant, Hartman (1998) montre que l'âge de dispersion et de reproduction dépend des densités de population, et que les différences interspécifiques seraient moindres quand les densités de populations sont faibles, les deux espèces manifestant une dispersion et une maturité sexuelle précoces. Dans le cas où ils sont présents au même endroit, le castor nord-américain domine et supplante généralement le castor eurasien. Cela peut être dû, en partie, au taux de fécondité supérieur du castor nord-américain (Danilov & Kan'shiev, 1983). Cette thèse est confirmée par Lahti & Helminen (1974) qui montrent que les différences observées entre les taux de croissance des deux populations finlandaises ne sont pas liées à des différences mésologiques ou trophiques.

Toutefois, le castor nord-américain ne supplante pas toujours son homologue eurasien et plusieurs cas contraires sont mentionnés par Danilov (1995), qui rapporte que le castor nord-américain est plus compétitif quand les conditions sont difficiles (régions septentrionales), alors que quand elles sont plus favorables, la dominance interspécifique est partagée.

2. PERTINENCE DE L'EXTRAPOLATION CASTOR NORD-AMÉRICAIN > CASTOR EURASIEN

Macdonald *et al.* (1995) observent que les études relatives à l'impact du castor nord-américain sur les biocénoses peuvent s'avérer d'autant plus précieuses que la quasi-totalité des connaissances acquises en la matière sont nord-américaines (Macdonald *et al.*, 1995; Nolet, 1996). Là où les castors européens construisent des barrages et abattent des arbres, ils tendent à avoir le même impact que les castors nord-américains (Macdonald *et al.*, 1995). Le présent travail comparatif rend compte des différences entre les deux espèces (taux de fécondité, activité de constructions) ou des points communs (sélection des habitats et nourriture). Mais la littérature portant sur le castor nord-américain doit être utilisée prudemment quand il s'agit de traiter certaines questions spécifiques au castor eurasien.

Tout au long de cette synthèse, les références relatives au castor eurasien sont exploitées dès lors qu'elles existent. Dans le cas contraire, la référence aux études nord-américaines devient inévitable.

3. IMPACT DE L'ACTIVITÉ DU CASTOR SUR L'HYDROLOGIE DES COURS D'EAU

Le castor peut modifier de grandes étendues de son environnement en construisant des barrages. À l'intérieur d'une zone de 250 km² située dans la Péninsule de Kabetogame (Minnesota), la surface totale modifiée (: submergée du fait des barrages) s'est accrue de 1 à 13% avec l'accroissement de la population de castors (depuis la quasi-extinction) jusqu'à une densité d'une famille par km² (Johnston & Naiman, 1990). À l'opposé, en Norvège du sud, dans une zone de 3500ha dominée par des forêts de résineux, où une population de castors est bien établie, 0,2% seulement de la surface est submergée (Rosell & Parker, 1995). Dans des régions du Québec où les populations de castors sont majoritairement non exploitées (: piégeage -> fourrure), elles peuvent modifier la physionomie de 30 à 50% du linéaire des cours d'eau d'ordre 2 à 4, soit d'une largeur approximative de 1-2m à 10m (Naiman & Mellilo, 1984).

En amont des vallées encaissées, les retenues à castors [*NDT : dans la suite du texte, abréviation : RÀCs*] sont de dimension généralement réduite, alors qu'en plaine un barrage de faible dénivelé peut immerger une surface relativement plus importante (Johnston & Naiman, 1987). L'immersion a pour effet d'augmenter la surface d'habitats rivulaires et des résurgences par élévation de la lame d'eau (Bergstrom, 1985; Johnston & Naiman, 1987). Les barrages ralentissent les écoulements pendant les périodes de crue et diminuent par là même les risques d'inondation (Bergstrom, 1985; Parker *et al.*, 1985). Du fait de grandes différences de débit, les barrages des zones amont réduisent davantage l'énergie cinétique du cours d'eau que ceux situés en plaine (Johnston & Naiman, 1987).

Si un seul barrage de castor ne peut avoir qu'un impact limité sur l'écoulement, une série de barrages pourra induire un impact significatif (Grasse, 1951). Cet impact serait particulièrement flagrant pendant les périodes de crue et d'étiage. Pendant les périodes sèches, dans l'Oregon, Duncan (1984) montre que les RÀCs peuvent accumuler plus de 30% des stocks d'un cours d'eau. Cette capacité accrue à stocker l'eau est importante. Parker (1986) suggère qu'une importante série de barrages augmente le débit des cours d'eau à la fin de l'été. Elle peut même créer un débit permanent sur des cours d'eau initialement temporaires (Yeager & Hill, 1954; Rutherford, 1955).

Pendant les crues, un barrage isolé ne pourra retenir qu'une faible quantité d'eau, mais une série de barrages tout au long d'un cours d'eau aura un impact beaucoup plus significatif. En amortissant le débit et la vitesse du courant, les barrages peuvent amoindrir l'érosion potentielle d'une crue (Apple *et al.*, 1984; Parker, 1986).

Plusieurs études rendent compte de la capacité du barrage de castors à réduire l'incision fluviale dans les zones soumises à l'érosion régressive du lit (Apple *et al.*, 1984, Parker *et al.*, 1985). En liaison avec le ralentissement du débit, les barrages induisent une diminution de la capacité de transport de sédiments et donc une augmentation des dépôts. Naiman *et al.* (1988) montrent que des barrages relativement petits peuvent retenir au moins de 2000 à 6500 m³ de sédiments. Parker (1986) avance l'hypothèse que les barrages peuvent préserver une zone de l'érosion, dans la mesure où elle n'est pas trop importante. Si les barrages de castors réduisent normalement l'amplitude des crues, ils peuvent aussi les amplifier en cas de rupture (Butler, 1991).

La plupart des études s'accordent sur le fait que les barrages de castors stabilisent les débits. Cependant, dans les Adirondacks, Reid (1952) démontre que l'évaporation accrue dans les RÀCs peut réduire le volume écoulé. En Ontario, Woo & Waddington (1990) montrent également que l'élargissement de la surface en eau liée aux constructions des castors a pour effet de renforcer l'évaporation en été. Cependant, d'après ces études, cette perte due à l'évaporation peut être compensée par la réduction des pertes en eau lors des périodes de crue dans les zones où les barrages restent fonctionnels.

4. IMPACT DE L'ACTIVITÉ DU CASTOR SUR LA QUALITÉ DE L'EAU

La construction de barrages par le castor peut avoir une incidence sur la qualité de l'eau en augmentant la rétention de sédiments et de matière organique, en modifiant le régime hydraulique, le cycle des nutriments et les processus de décomposition. De même, l'apport de végétation terrestre peut introduire de grandes quantités de matière organique dans l'écosystème aquatique. Si ces constructions entraînent une modification des paramètres chimiques, leur impact dépend des caractéristiques du bassin versant concerné, telles que géologie, pédologie, occupation du sol et climat.

L'incidence des modifications chimiques de l'eau (dues aux castors) sur les poissons dépend des paramètres antérieurs à l'installation des castors. Par exemple, si les éléments nutritifs sont au préalable peu abondants, un accroissement des nitrates et phosphates du fait des castors aura un impact positif sur la productivité en salmonidés, alors que l'impact sur un site eutrophe riche peut être négligeable, voire négatif. De même, dans un écosystème acide, l'augmentation du pH et du potentiel de neutralisation de l'acide (PNA) sera positive pour les salmonidés, mais aura peu d'impact dans des eaux alcalines. Les exigences qualitatives des poissons d'eau douce ont été analysées par Alabaster & Lloyd (1980).

Bien qu'il soit difficile de généraliser l'impact des changements de la qualité de l'eau dus aux castors, les exemples suivants décrivent le processus chimique observé dans les RÀCs.

Dans les Monts Adirondack, les études menées sur un cours d'eau de 2ème ordre (environ 1 à 2m de large) montrent que des paramètres physico-chimiques et les caractéristiques chimiques des sédiments subissent des modifications liées aux castors (Smith *et al.*, 1991) : le pH, le PNA, les teneurs en carbone organique dissous (COD), en fer (Fe^{2+}) et en manganèse (Mn^{2+}) augmentent, et les teneurs en sulfates (SO_4^{2-}), en aluminium (Al^{n+}) et en oxygène dissout diminuent immédiatement après le passage à travers le barrage. La concentration en oxygène remonte ensuite rapidement, et une réoxygénation complète est retrouvée 250m plus en aval.

D'autres études dans les Adirondacks montrent qu'outre Al^{n+} et SO_4^{2-} , les RÀCs entraînent aussi une diminution des taux de nitrates (NO_3^-) et de silice (H_4SiO_4) (Cirimo & Driscoll, 1993). De même que pour le COD et Fe^{2+} , les RÀCs constituent une source d'ions ammonium (NH_4^+). Il est conclu que les pertes de PNA, qui sont associées à la rétention des cations Al et basiques et le relargage d'anions organiques, sont plus que compensés par la rétention de SO_4^{2-} et de NO_3^- et le relargage de Fe^{2+} et de NH_4^+ , ce qui entraîne une nette production de PNA (Cirimo & Driscoll, 1993). Ces auteurs suggèrent que compte tenu de la capacité des RÀCs à stocker de grandes quantités de matière organique, tout en développant des zones anoxiques qui agissent comme des sites inducteurs de PNA, ces retenues constituent des zones où des modifications substantielles de la chimie de l'eau sont possibles.

Au Québec, le rôle des barrages de castors dans le cycle de l'azote a été étudié dans un cours d'eau de 2ème ordre par Naiman & Melillo (1984), qui montrent que les RÀCs stockent, par mètre linéaire de cours d'eau, environ 1000 fois plus d'azote dans les sédiments que les fonds adjacents, et ce uniquement selon la quantité de sédiments accumulés dans les différents habitats. Dans les fonds, la plupart des apports d'azote sont allochtones (terrestres), essentiellement par les feuilles caduques, alors que la plupart des apports annuels des RÀCs sont dus à la fixation d'azote associée à l'activité microbienne des sédiments. La contribution de la fixation d'azote dans la quantité totale d'azote est proportionnelle à la quantité de sédiments disponibles pour la colonisation microbienne. Cependant, Songster-Alpin & Klotz (1995), utilisant l'électron transport system activity comme mesure de la biomasse microbienne et de la respiration, montrent que les RÀCs augmentent considérablement l'activité microbienne le long des cours d'eau. Francis *et al.* (1985) estiment que du fait des barrages l'accumulation totale d'azote dans les sédiments, par tronçon unitaire, est multiplié par un coefficient variant de 9 à 44.

En Ontario, sur des bassins versants boisés, les RÀCs sont identifiées comme l'une des sources probables d'un taux important d'azote organique total et de l'exportation du phosphore total (Dillon *et al.*, 1991). Francis *et al.* (1985) notent également que les RÀCs peuvent fonctionner comme source ou réservoir de phosphore et d'azote. La fixation d'azote peut être renforcée à l'aval des zones occupées par les castors, en liaison probablement avec une augmentation des niveaux de phosphore.

L'exportation brute et la rétention absolue de phosphore et d'azote dans une RÀC de l'Ontario sont essentiellement contrôlés par les variations saisonnières de débit (Devito et Dillon, 1993). Les mesures mensuelles positives de rétention coïncident avec les faibles débits et une assimilation biotique élevée durant la période de croissance. Un input et un flux important de phosphore et d'azote régénérés se produisent durant la fonte des neiges, donnant de faibles rétentions annuelles.

Au Québec, Naiman & Melillo (1984) calculent que les activités liées à l'alimentation d'une famille de six castors peuvent contribuer à produire au moins 10,3g d'azote/m²/an. Le bois tombé provenant d'arbres abattus par des inondations et le bois utilisé pour la construction des barrages et des huttes viennent s'ajouter à ce total. Cet apport de matière organique dû aux castors, renforcé par l'accumulation initiale de matériaux ligneux provenant de zones boisées submergées, est probablement primordiale dans la dynamique du phosphore et de l'azote, et constitue une source de substances nutritives à long terme pour l'eau de la RÀC et ce qui en sort (Devito & Dillon, 1993).

Plusieurs études rapportent l'impact des complexes de barrages de castors sur une amélioration de la qualité de l'eau. Au Wyoming, sur un cours d'eau de 2^{ème} ordre, sujet à l'érosion et fortement chargé en sédiments minéraux, les différences de qualité d'eau après le passage d'une série de barrages ont été étudiées au printemps et en été (Marcet *et al.*, 1987). Pendant les périodes de crues printanières, les concentrations de matières solides en suspension (MES), de phosphore total, de NaOH-P (phosphore biologiquement disponible) et d'azote total Kjeldahl diminuent dans les eaux traversant les RÀCs. De façon générale, les quantités de MES peuvent expliquer les variations de ΣP , ΣNK et NaOH-P. Pendant les périodes estivales de faible débit, les RÀCs n'ont pas pour effet de diminuer les quantités de substances nutritives, alors que la charge en particules minérales et le dépôt sont réduits. Ainsi, la fonction de rétention d'une RÀC est plus importante sur les cours d'eau à forte pente et très chargés en sédiments, où les barrages ont pour effet de décanter ces sédiments.

Dans les RÀCs, les zones anaérobies des eaux interstitielles des sédiments peuvent être enrichies de substances nutritives dissoutes. Une augmentation de la concentration de ces substances résulte de leur mouvement, par diffusion due à des turbulences dans l'interface eau/sédiments (Dahm & Sedell, 1986). L'enrichissement induit de ces zones stimule une augmentation de la production primaire. Au Nouveau Mexique, Coleman & Dahm (1990) comparent la production algale de deux cours d'eau. Le premier présente une faible rétention, contrairement au second, occupé par les castors depuis plusieurs décennies. Il est supposé que la production algale supérieure du cours d'eau occupé par les castors est due à une plus grande disponibilité d'éléments nutritifs à l'interface eau/sédiments, liée à une rétention accrue et un traitement de matière organique de la zone hyporhéique.

Les mouvements d'eau à l'intérieur des couches de sédiments peuvent induire un transfert de substances dissoutes et de particules vers l'aval. Dans un schéma de type convectif, l'eau pénètre et traverse le sédiment selon un gradient longitudinal, et retourne ensuite dans le cours d'eau (White, 1990). Quand l'eau contenue dans les interstices du substrat vient à passer sous un barrage de castors, elle se libère de la pression exercée par la RÀC. La dépression qui se produit immédiatement à l'aval du barrage entraîne donc une brusque remontée des eaux circulant au fond du cours d'eau ainsi que des eaux encore plus froides et plus profondes contenues dans les interstices du substrat. Ce système convectif sous un barrage peut donc avoir pour fonction de stocker temporairement des réserves aqueuses, et de faire remonter en surface les eaux du cours d'eau ou du substrat, et par là même de modifier la distribution des organismes vivant

dans les eaux superficielles.

L'activité des castors affecte les cycles biogéochimiques ainsi que l'accumulation et la distribution des éléments chimiques dans le temps et l'espace, en modifiant le régime hydraulique (Naiman *et al.*, 1994). Seule une partie des éléments chimiques, dérivés de la matière organique et des sédiments retenus, sont exportés vers l'aval (sauf pour le calcium et le magnésium) ou renvoyés vers l'atmosphère (carbone et azote), et des réserves substantielles s'accumulent dans les sédiments des RÀCs (Naiman *et al.*, 1994).

5. IMPACT DE L'ACTIVITÉ DU CASTOR SUR LES INVERTÉBRÉS AQUATIQUES

Les castors modifient la géomorphologie d'un cours d'eau par la construction de barrages, ainsi qu'en immergeant et exploitant la ripisylve. Ces processus conduisent normalement à un apport et un stockage plus importants de matière organique et de sédiments dans les RÀCs (Francis *et al.*, 1986). Par effet concomitant peuvent aussi se produire une augmentation des densités et biomasses des communautés d'invertébrés, ainsi que des changements dans la composition des espèces (McDowell & Naiman, 1986).

Comme les invertébrés constituent les proies principales de nombreuses espèces de poissons, ces changements induits par les castors peuvent avoir un impact sur les populations de poissons. Cependant, l'ampleur de ces changements dépend des conditions originelles (avant installation des castors) et des espèces de poissons concernées. Là où la production d'invertébrés est un facteur limitant à la productivité piscicole, son augmentation du fait de la présence du castor aura tendance à s'avérer positive pour les poissons.

De façon générale, un cours d'eau de petit ordre doté d'une ripisylve naturelle reçoit d'importants apports de particules grossières de matière organique d'origine terrestre, et les populations d'invertébrés aquatiques sont dominées par les broyeur (consommateurs de particules grossières de matière organique) (Vannote *et al.*, 1980). Dans les retenues d'eau créées par les castors, l'importance relative des broyeurs diminue, même si de grandes quantités de CPOM sont disponibles. McDowell & Naiman (1986) supposent que cela peut être lié à des débits et à des types de substrats inadaptés pour ces organismes. Ils montrent aussi que les collecteurs (consommateurs des particules fines de matières organique collectées sur le substrat) et les prédateurs sont plus abondants dans les zones de RÀCs, et que les filtreurs (consommateurs de particules fines de matières organique filtrée par l'eau) restent nombreux, mais les taxons changent par rapport aux zones non submergées.

Au Québec, sur des RÀCs d'un cours d'eau de 2^{ème} ordre, la communauté d'invertébrés typique d'un cours d'eau de petit ordre est remplacée par une combinaison d'espèces plus représentatives d'un cours d'eau d'ordre supérieur (McDowell & Naiman, 1986). S'agissant des espèces, les communautés lotiques avant installation des castors sont dominées par les simuliidés, les chironomides tanytarsiens, les éphéméroptères fouisseurs et les phryganes. Après l'apparition de RÀCs, ces espèces sont remplacées par les chironomides tanypodinés et chironomiens, les odonates, les tubificidés (vers de vase) et les moules (pelecypodes filtrants).

Le changement de faciès [lotique] > [lentique] et les impacts associés sur les invertébrés sont étudiés en Ontario par Sprules (1941), qui note que l'émergence d'adultes d'une section de cours d'eau submergée diminue rapidement, en même temps que les espèces lotiques régressent ou émigrent. Certaines espèces tolérantes se maintiennent et d'autres espèces plus caractéristiques des eaux calmes apparaissent. Dans l'année suivant l'apparition de RÀCs, la faune est typique d'un faciès lent et sédimentaire. Les densités d'éphéméroptères, de trichoptères, de plécoptères et de quelques diptères diminuent alors que celles de chironomides augmentent.

Sprules (1941) enregistre une diminution du nombre d'insectes adultes émergents après l'apparition des RÀCs. McDowell & Naiman (1986) montrent en revanche que les densité et bio-

masse totale d'invertébrés des sites submergés peut être de 2 à 5 fois supérieures à celles des eaux courantes au printemps et en été, alors qu'aucune différence n'est observable en automne.

En Finlande, sur une RÀC reconstituée, Nummi (1992) observe une production de grandes quantités de cladocères la première année après l'immersion. L'année suivante, le nombre d'invertébrés nageant librement se réduit, mais les insectes émergents et les invertébrés benthiques, notamment *Asellus*, augmentent et restent abondants durant la 3^{ème} année. Nummi (1989) observe des différences de réponse chez les invertébrés en marge de la zone submergée et du lit mineur originel. Par exemple, dans le lit du cours d'eau, la quantité de *Pisidium* augmente considérablement dans l'année suivant l'immersion. De même, certaines espèces telles que *Sialis* disparaissent de l'interface latérale mais se maintiennent dans le lit.

Bien que, suite à l'installation des castors, le passage d'une faune d'invertébrés lotique à lentique soit bien connu, la situation dans la structure même du barrage peut être différente selon les caractéristiques du site. En Alberta, sur un cours d'eau de 3^{ème} ordre caractérisé par une faible pente et de nombreux méandres, Clifford *et al.* (1993) montrent que les populations de macro-invertébrés associés aux barrages diffèrent de celles des RÀCs et des sections d'eau courante. La communauté d'invertébrés du barrage est celle d'un cours d'eau s'écoulant librement. En particulier, le barrage présente une grande proportion de larves de simulides, alors que d'autres sections du cours d'eau montrent une faune plus typique d'un faciès lentique. Sur des cours d'eau lents, les barrages à castors peuvent donc jouer un rôle important dans le maintien d'une faune lotique.

Les castors peuvent surtout renforcer la productivité, en augmentant la surface en eau et en rendant par conséquent possibles de plus grands apports d'origine terrestre. Là où le linéaire d'interface est important, la quantité totale d'insectes aquatiques émergents chaque année est significativement accrue du fait des castors (Naiman *et al.*, 1984). La création de barrages et de RÀCs associées réduit également l'impact des régimes hydrauliques extrêmes sur les communautés benthiques (McDowell & Naiman, 1986).

6. IMPACT DE L'ACTIVITÉ DU CASTOR SUR LA PRODUCTIVITÉ PISCICOLE

Un nombre considérable d'études relatives à l'impact de l'activité des castors sur les poissons a été publié en Amérique du Nord. Ces travaux ont couvert une grande amplitude d'habitats, une importante diversité de poissons et une aire géographique très large. Certains résultats, difficilement transposables, soulignent les limites des informations disponibles pour le castor eurasien. S'agissant des poissons, le saumon de fontaine américain (*Salvelinus fontinalis*) et la truite européenne (*Salmo trutta*) apparaissent comme équivalents écologiques* (Gibson et Myers, 1986). De même, parmi toutes les espèces de saumons du Pacifique, le saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*) présente le plus de similitudes avec le saumon atlantique, bien que les habitats engendrés par les profonds et les débris ligneux des cours d'eau puissent être plus importants pour les cohos juvéniles (Sedell *et al.*, 1985).

* NDT : dans la suite du texte, les équivalents écologiques européens sont rajoutés entre crochets : [≈]

6.1. SALMONIDÉS

De façon générale, il apparaît que les castors ont un impact plus positif sur les saumons des cours d'eau froids des régions escarpées et semi-arides que sur ceux des cours d'eau plus chauds des zones de plus basse altitude. Par exemple, différentes études établissent que les castors ont un impact généralement positif dans certaines régions de Californie (Gard, 1961), du Colorado (Neff, 1957), du Nouveau Mexique (Huey & Wolfrum, 1956), de l'Utah (Rasmussen, 1941), du Wisconsin (Patterson, 1951) et du Wyoming (Grasse & Putnam, 1955), alors qu'on le juge négatif dans des régions du Maine (Hodgdon & Hunt, 1953), du Michigan (Bradt, 1947) et de l'état de New York (Bump, 1941). La plupart du temps, il est hasardeux de tirer des conclusions définitives en n'examinant qu'un seul paramètre, et il faut davantage mettre en balance les impacts positifs et négatifs. Par exemple, de nombreuses études des pays de l'Est soulignent l'impact positif des barrages après une période initiale de construction, tendance qui s'inversera par la suite. De même, alors que de nombreuses études des pays occidentaux s'accordent sur l'impact globalement positif des castors, certaines mentionnent le contraire dans le cas de la migration des poissons.

Dans le Minnesota, des RÀCs récemment construites peuvent héberger de plus grands effectifs en saumon de fontaine [≈truite commune] que les tronçons en eau courante, bien qu'elles puissent comporter moins de juvéniles et que des RÀCs plus anciennes apparaissent moins productives (Hale, 1966). Dans le Wisconsin, Patterson (1951) montre que la pêche sur des RÀCs est meilleure de 2 à 4 ans après la construction initiale du barrage, mais ce bénéfice régresse ensuite. Le même phénomène est décrit en Virginie de l'Ouest, où pendant plusieurs années les RÀCs peuvent être hautement productives en poissons, et si cette situation perdure pour certaines d'entre elles, pour d'autres les effectifs de truites déclinent (Wayne Bailey & Stephens, 1951).

Dans l'ouest des USA, Yeager & Hill (1954) observent que l'activité des castors s'avère positive pour les poissons tant que les colonies sont actives, et en cas d'abandon du site par les castors ces bénéfices peuvent être annihilés. Ainsi, en Californie, la productivité en truites dépend en grande partie de la taille des RÀCs et de l'état d'entretien des barrages par les castors (Gard & Seegrist, 1972). Si des sections de cours d'eau sont désertées par les castors, la population de truites décline significativement (Gard, 1961). Sur des cours d'eau du Colorado où le castor est peu piégé, l'impact est positif pour le poisson pour peu que la pente soit suffisante et le substrat favorable (Rutherford, 1955). Cependant, la pérennité de cet impact favorable apparaît liée à ce faible niveau de prélèvement de castors.

En Utah et dans le Colorado, les RÀCs en dérivation de cours d'eau, permettant de conserver de bonnes frayères, hébergent souvent de faibles effectifs en saumon de fontaine [≈truite commune] alors que les RÀCs montrant des potentialités limitées pour le frai renferment moins de poissons de grosse taille (Rabe, 1962, 1970). Indépendamment des potentialités en frayères, Chrisholm *et al.* (1987) dans le Wyoming suggèrent que les RÀCs caractérisées par un faible débit constituent des habitats importants pour le saumon de fontaine [≈truite commune] en hiver sur les cours d'eau d'altitude.

Dans le sud-est de l'Alaska, Bryant (1984) montre que le coho [≈saumon atlantique] est apte à exploiter les habitats supplémentaires engendrés par les RÀCs, qui jouent un rôle important en accroissant l'hétérogénéité des habitats aquatiques. En Oregon l'impact positif des RÀCs sur le coho [≈saumon atlantique] a été étudié en hiver (Nickelson *et al.*, 1992a, 1992b) ou à l'étiage (Leidholt-Bruner *et al.*, 1992). Murphy *et al.* (1989) observent également que, dans le sud-est de l'Alaska, à part le coho [≈saumon atlantique], le saumon sockeye (*O. nerka*) bénéficie aussi de l'hétérogénéité des habitats engendrée à l'étiage par les RÀCs.

Dans le Colorado, les saumons de fontaine [≈truites communes] des RÀCs sont significativement plus grands que ceux pêchés dans les rivières adjacentes, bien que leur condition soit moins bonne (Rutherford, 1955). Cet auteur suggère que des RÀCs relativement récentes offrent des habitats favorables et produisent davantage de truites que les tronçons en eau cou-

rante, et que les RÀCs plus anciennes en produisent moins. Murphy *et al.* (1989) montrent que la taille moyenne du coho [≈saumon atlantique] et du saumon sockeye est plus importante dans les RÀCs, particulièrement importantes pour les parrs, moins pour les alevins. De même, bien que les RÀCs n'apportent qu'une proportion mineure d'habitats disponibles pour les cohos [≈saumons atlantiques], elles hébergent en fait une grande proportion des effectifs.

À l'ouest de la Virginie, Wayne Bailey & Stephens (1951) soulignent que les castors ont probablement contribué à produire beaucoup plus de biomasses de truites que l'inverse. Cependant, ces auteurs insistent sur le fait que, les castors pouvant induire une bonne productivité en truites sur certains cours d'eau et les réduire sur d'autres, une évaluation site par site est nécessaire pour déterminer une gestion appropriée. Hale (1966) arrive à la conclusion que quelques castors sur un ruisseau sont positifs, mais qu'une population importante le serait moins. Il apparaît surtout que la présence du castor sur un cours d'eau salmonicole peut être soit positive soit négative, selon la région et la topographie (Cook, 1940).

6.2. AUTRES POISSONS QUE LES SALMONIDÉS

Dans le Wisconsin, les biomasses de cyprinidés (vairons p.e.) et de nombreux autres poissons d'eau chaude augmentent souvent dans les RÀCs (Knudsen, 1962). Celles de brochets s'accroissent également, particulièrement dans les RÀCs de grande taille comportant de grands espaces herbacés et ombragés. Dans le Missouri l'activité des castors apparaît améliorer les potentialités en poissons d'eau chaude, non-salmonidés, et génère des conditions adéquates à l'existence d'une grande diversité de poissons (Hanson & Campbell, 1963). Même après l'abandon d'un site par les castors, cet impact positif persiste quelques années. Ces auteurs suggèrent que les RÀCs peuvent offrir des refuges importants pour ces poissons pendant les périodes d'étiage et font donc office de réservoir pour la recolonisation des cours d'eau.

Bien que les RÀCs puissent être des sites de première importance pour des communautés de poissons d'eau chaude, les peuplements peuvent être différents de ceux des retenues naturelles. En Ontario, Keast & Fox (1990) ne trouvent pas, sur une petite RÀC ombragée, la même amplitude d'habitats et d'espèces de poissons associées que sur des sites lacustres proches. Ces auteurs concluent que la taille, la profondeur et le potentiel réduit de recolonisation des RÀCs génèrent des communautés de poissons comportant moins d'espèces et moins d'individus de petite taille que les sites lacustres. Une taille moindre de la perche-soleil (*Lepomis gibbosus*) est due à une mortalité annuelle élevée et non à une croissance particulière qui donnerait des poissons plus petits (Fox & Keast, 1990). Ces poissons survivent difficilement dans les RÀCs, du fait d'une mortalité hivernale liée à un phénomène d'hypoxie et au marnage.

Dans l'ouest de la Virginie, Wayne Bailey & Stephen (1951) notent que sur les cours d'eau, et notamment les plus chauds généralement considérés comme marginaux pour les truites, d'autres poissons tels que vairons et poissons suceurs (catostomidae) peuvent remplacer les truites du fait d'une compétition excessive. Une situation similaire est décrite dans l'Ontario, où un changement de dominance : saumon de fontaine [≈truite commune] > perche *Perca flavescens*, provient de modifications environnementales liées à l'activité des castors (Balon & Chadwick, 1979), qui peut dans ce cas substituer les poissons lithophiles (qui utilisent les pierres et les graviers pour frayer) à d'autres espèces incluant des phyto-lithophiles (poissons frayant sur des surfaces végétales submergées ou d'autres substrats si les plantes sont absentes) et des phytophiles (poissons frayant sur un substrat végétal submergé).

En Lettonie, une étude du régime alimentaire de la loutre montre que les poissons suivants, dont beaucoup sont présents dans l'ouest européen, sont associés à l'existence de RÀCs : ablette et able de Stymphale, anguille, brochet, carpe, chabot, chevesne, épinoches, gardon, goujon, loche d'étang, loche franche, lote de rivière et perche (Ozolin & Rantin, 1992). Une grande diversité d'espèces de poissons exploite donc les habitats engendrés par l'activité des castors.

6.3. IMPACT SUR LA TEMPÉRATURE DE L'EAU

L'impact du castor sur la température de l'eau, particulièrement la création de RÀCs et les coupes de ripisylve ombrageant la rivière, peut varier considérablement selon la région et les caractéristiques locales. Certaines régions du Canada et de l'ouest américain, telles le Colorado ou le Wyoming, où la température de l'eau des rivières est bien inférieure au seuil critique pour la truite, et qui hébergent différentes associations de poissons existant aussi plus à l'est, rencontrent peu de problèmes liés aux changements de température induits par la présence des castors (Wayne Bailey & Stephens, 1951). Un accroissement de la température de l'eau sur des RÀCs de l'Utah (Rasmussen, 1941) et du Nouveau Mexique (Huey & Wolfrum, 1956) est jugé positif pour les truites. De même, dans le Wyoming, où les cours d'eau sont souvent trop froids pour un développement optimal des truites, les réchauffements induits par les RÀCs pendant la saison de croissance sont jugés favorisants (Grasse & Putnam, 1955).

La modification du régime de température de l'eau du fait des castors est souvent présentée comme néfaste aux salmonidés à l'est des USA. Cook (1940) souligne qu'une seule RÀC sur un cours d'eau présente une incidence réduite, mais qu'en revanche les impacts cumulés d'une série de RÀCs peuvent s'avérer plus négatifs. Le réchauffement estival engendré par les RÀCs a été étudié dans le Maine (Rupp, 1955), mais le développement de conditions peu propices aux truites y est probablement contrebalancé par des apports d'eau plus fraîche provenant de nombreuses sources. Dans le Minnesota, Hale (1966) note également une augmentation de la température sur des RÀCs, qui peut excéder les limites tolérées par les truites. Dans une région du Michigan, alors que des RÀCs contribuent à préserver des populations de truites pendant une période inhabituellement sèche, des températures excessives dans les RÀCs génèrent parallèlement des problèmes (Adams, 1949).

Dans le Wisconsin, les RÀCs stockent la chaleur en été et le froid en hiver, ce qui affecte la survie des truites (Avery, 1983). Dans la même région, Patterson (1951) montre que les barrages à castors ont un rôle négatif en accroissant la température de l'eau des cours d'eau émissaires, ce qui a pour effet de priver le cours principal d'un apport d'eau froide. Le démantèlement de barrages dans un système de rivières de faible pente y entraîne, en général, une diminution la température de l'eau (Avery, 1992).

La température de l'eau n'est pas souvent le seul objet de ces travaux, aucune relation claire entre la taille ou le nombre des RÀCs, et le niveau de réchauffement de l'eau, n'a pu être établie par McRae & Edwards (1994), qui montrent qu'en tête de bassin versant, les différences locales entre l'ombrage créé par la végétation ou la topographie, la contribution des eaux souterraines dans les débits du cours d'eau rendent les caractéristiques thermiques des RÀCs étroitement liées au site.

Aucune véritable relation entre la taille ou le nombre de RÀCs, et le degré du réchauffement de l'eau en aval, n'est attestée. Ces données montrent que les RÀCs étendues agissent comme des tampons thermiques, augmentant faiblement les températures de l'eau dans certains cas, mais amortissant par ailleurs les fluctuations.

7. IMPACT DE L'ACTIVITÉ DU CASTOR SUR LES MOUVEMENTS MIGRATOIRES DES POISSONS

7.1. SALMONIDÉS

Rasmussen (1941) considère que le castor est globalement positif pour les truites sur les cours d'eau montagneux des Rocheuses, bien que leurs barrages puissent constituer une gêne aux déplacements des poissons pendant les périodes d'étiage. Cependant, dans cette région, les truites se reproduisent au printemps et ont peu de difficultés pour franchir les barrages durant les forts débits associés à la fonte des neiges. Grasse (1955) y observe également que les truites de printemps (truites cut-throat *O. clarki* et truites arc-en-ciel *O. mykiss*) peuvent habituellement franchir les barrages, mais que les reproducteurs d'automne (saumons de fontaine [≈truite commune]) peuvent être freinés dans leur progression car ils fraient à une période de plus faible débit où les barrages sont activement entretenus, ce que confirme également Patterson (1951).

Dans l'État de New York (Cook, 1940), dans l'est du Montana (Munther, 1983) et dans le Maine (Rupp, 1955), les barrages à castors sont décrits comme une gêne pour les reproducteurs d'automne (saumon de fontaine [≈truite commune] et truite) pendant les périodes d'étiage. Cependant, Rupp (1955) conclut que, comme l'habitat des truites est régulièrement distribué tout au long du site étudié, les migrations saisonnières extensives sont probablement de faible importance, mais ce n'est pas le cas pour des sites où la continuité d'accès est essentielle et où même le passage des obstacles peut poser problème.

En Californie, sur un cours d'eau hébergeant truite, saumon de fontaine [≈truite commune] et truite arc-en-ciel, Gard (1961) observe que la première s'avère la plus apte à franchir les barrages de castors, et en conclut que les barrages ne sont pas des obstacles hermétiques, certaines truites étant capables de les franchir dans les deux sens. Des mouvements peuvent se produire en toute saison mais dépendent du débit de la rivière. Dans le sud-est de l'Alaska, des barrages à castors constituent des obstacles pour les saumons (sockeye et coho [≈saumon atlantique]) et la colonisation des RÀCs requiert probablement de hauts niveaux d'eau, comme ceux des crues d'hiver (Murphy *et al.*, 1989). Mais selon Bryant (1984), les barrages de 2m de hauteur n'y entravent pas la migration des cohos [≈saumons atlantiques] adultes.

Les poissons peuvent utiliser des biefs latéraux pour éviter le barrage, sauter par-dessus ou encore le franchir à travers un interstice où l'eau s'écoule (Gard, 1961). Dans le Wyoming, des barrages à castors bien entretenus entravent souvent l'amontaison des poissons qui vont frayer, si bien que, alors que certaines RÀCs hébergent une population se reproduisant naturellement, d'autres peuvent constituer d'excellents sites pour des programmes d'alevinage (Grasse, 1979).

Quand les niveaux d'eau sont élevés, les barrages peuvent être habituellement négociés par des saumons adultes, et ceux qui comportent des interstices peuvent permettre certains mouvements des juvéniles (Bryant, 1984; Swanston, 1991). Des barrages établis sur substrat meuble peuvent s'avérer plus perméables que d'autres sur substrat plus dur (Knudsen, 1962).

7.2. NON-SALMONIDÉS

Dans le Minnesota, sur des cours d'eau à température élevée, Schlosser (1995) constate que la dévalaison des poissons survient essentiellement pendant les périodes de crue, et l'inverse quand un plus grand éventail de débits est observé. Cependant, il apparaît que les mouvements vers l'amont sont limités durant l'étiage.

Dans le Wisconsin, les barrages peuvent présenter un effet barrière sur la migration des brochets, qui se cantonnent parfois en grand nombre immédiatement à l'aval des barrages, lors des pontes de printemps (Knudsen, 1962).

8. IMPACT DE L'ACTIVITÉ DU CASTOR SUR LES MAMMIFÈRES ET LES OISEAUX PISCIVORES

Les RÀCs créées par les castors offrent des zones de nourrissage attractives pour un grand nombre d'espèces piscivores, telles la loutre, le vison, le harle bièvre et le héron.

8.1 MAMMIFÈRES

Bien que le vison [américain ou européen] exploite des RÀCs (Beard, 1953; Rutherford, 1955; Knudsen, 1962; Hammerson, 1994; Sidorovich *et al.*, 1996), la loutre (principalement nord-américaine) a fait l'objet d'investigations plus poussées. Tumlinson *et al.* (1982) suggèrent que les RÀCs peuvent être particulièrement importantes pour la loutre dans des régions où les habitats de type profonds sont réduits. Dans le Maine, les loutres sélectionnent préférentiellement les cours d'eau colonisés par les castors (Dubuc *et al.*, 1990). Zharkov & Rodikov (1975) montrent que sur le cours moyen de la rivière Pripyat, les loutres exploitent régulièrement les secteurs à castors.

Les RÀCs peuvent apporter aux loutres un complément alimentaire, des niveaux d'eau stables, des gîtes, une couverture herbacée et arbustive, et une meilleure protection contre la pression anthropique (Dubuc *et al.*, 1990). La généralisation, aux USA, des efforts pour restaurer les populations de castors sont aussi positifs pour les loutres (Vogt, 1981). En Lettonie, Ozolin & Rantin (1992) constatent que des RÀCs peuvent être exploitées par les loutres tout au long de l'année (en observant que l'avantage lié à l'activité des castors pour engendrer des conditions favorisantes y est contrebalancé par un risque de capture accidentelle dans les pièges à castors).

Reid *et al.* (1988) discutent des bénéfices supplémentaires apportés pendant l'hiver dans les régions où la surface de l'eau gèle. Ils montrent que la loutre crée des passages à travers les barrages pour accéder aux RÀCs et permettre des mouvements sous la glace entre des pièces d'eau adjacentes. De la même façon, Sidorovich *et al.* (1996) observent que les loutres de la forêt de Bialowieza (frontière Pologne-Bélarus) bénéficient en période de gel des accès à l'eau libre qui peuvent exister autour des huttes et terriers de castors.

8.2. OISEAUX

L'importance des RÀCs pour les oiseaux, en particulier l'avifaune aquatique, a soulevé un grand intérêt aux USA (Beard, 1953; Knudsen, 1962; Reese & Hair, 1976; Peterson & Low, 1977; Grover & Baldassare, 1995). Bien évidemment de nombreuses espèces d'oiseaux exploitant les RÀCs sont piscivores.

Grover & Baldassare (1995) constatent que plusieurs espèces de harles et de hérons, ainsi que le martin-pêcheur, sont plus fréquemment observés sur les zones humides où les castors sont actifs. Outre le fait d'offrir des zones de nourrissage pour les oiseaux adultes, les habitats modifiés par les castors sont également exploités pour la nidification, notamment par les harles (Beard, 1953).

9. IMPACT DE L'ACTIVITÉ DU CASTOR SUR LES POISSONS DANS LES PAYS OÙ LE CASTOR EURASIEN A ÉTÉ RÉINTRODUIT

Collen (1997) a élaboré et soumis un questionnaire à des ichthyologues ou des biologistes spécialistes du castor de 13 pays européens, concernant l'évaluation de l'impact des castors eurasiens sur le poisson. Neuf de ces pays ont répondu, ou ont transmis d'autres informations, basées davantage sur des observations fortuites que sur des programmes scientifiques spécifiques.

(i) identification des pays où le saumon atlantique, la truite, le brochet et l'anguille coexistent avec le castor.

Dans certains pays, le castor coexiste avec le saumon, la truite, le brochet et l'anguille. Le saumon, par exemple, colonise des cours d'eau à castors en Norvège, en Suède et en Russie. Par contre, en Pologne, des programmes de restauration en faveur du castor et du saumon sont conduits dans des zones différentes, et actuellement ces deux espèces ne cohabitent pas simultanément.

(ii) impact du castor sur les poissons

a) saumon atlantique

En Suède et en Norvège, castors et saumons atlantiques coexistent seulement en général sur les plus grands cours d'eau, où l'impact du castor sur les habitats est moindre.

L'effet barrière des barrages à castors n'apparaît pas problématique en Russie pour les populations de saumons quand les barrages, lorsqu'ils sont situés à l'amont des bassins versants, sont aisément franchis par les poissons adultes. Les russes précisent également qu'une augmentation générale de la productivité de la faune benthique, associée à l'activité des castors, peut augmenter le taux de survie des fraies de saumons.

b) truite

En Norvège, la construction de certains barrages sur de petits cours d'eau a pour conséquence le colmatage de sites de frayères, compensé par une augmentation de productivité des zones submergées. L'amontaison peut être entravée dans les petits cours d'eau.

Dans ce pays, concernant à la fois le saumon et la truite, les castors peuvent gêner les migrations, mais engendrent une diversité d'habitats, et dans une certaine mesure leur qualité, bien que les conséquences soient variables.

En Russie, l'impact sur les zones de frayères à truites est essentiellement local et ne se répercute pas sur l'ensemble des poissons à l'échelle du bassin versant. Cependant, l'impact sur des peuplements isolés doit être examiné au cas par cas.

c) brochet

L'activité des castors apparaît positive pour le brochet en Autriche, en Finlande et en Norvège. Les impacts sont dus aux modifications d'habitats, qui facilitent les opportunités de prédation et de frai pour le brochet.

d) anguille

Les seules réponses proviennent d'Autriche et de Norvège, où les anguilles peuvent bénéficier de l'activité des castors, grâce à une plus grande disponibilité trophique et à une augmentation des surfaces submergées.

(iii) Recherche bibliographique sur le thème de la relation entre le castor eurasien et les espèces de poissons.

Aucun pays n'a publié de travaux relatifs à l'impact de l'activité du castor sur le poisson. Seule l'Autriche signale qu'un programme sur ce thème est en cours.

(iv) Attitude des pêcheurs envers les castors eurasiens.

En général l'attitude des pêcheurs envers les castors s'avère soit positive soit neutre. Le seul commentaire négatif (Autriche) précise qu'occasionnellement du matériel de pêche peut être cassé/perdu sur les barrages (ou embâcles) créés par les castors.

Dans certaines régions de Russie, les RÀCs peuvent constituer les meilleurs secteurs de pêche, et parfois les seuls. Il apparaît aussi que des truites beaucoup plus grandes sont pêchées sur les cours d'eau colonisés par les castors.

(v) Compensations pour les habitats piscicoles dégradés.

La Suisse est le seul pays européen à déclarer accorder des dédommagements pour les habitats piscicoles dégradés du fait de l'action des castors. Mais en Norvège, il est établi qu'il y a peu, sinon aucun, rapport étayé sur les dégradations qu'engendrerait le castor sur les habitats piscicoles, et, de ce fait, aucune compensation n'est versée.

10. RÉPONSES DES SOCIÉTÉS DE PÊCHE À L'ÉVENTUALITÉ DE RÉINTRODUCTION DU CASTOR EN ÉCOSSE

Dans le cadre des études de faisabilité pour une réintroduction éventuelle du castor en Écosse, un sondage a été réalisé pour mesurer l'opinion des sociétés de pêche écossaises, y compris sur les problèmes que pourraient induire les castors sur la pratique de la pêche. Un questionnaire succinct a été soumis aux 62 *Scottish District Salmon Fishery Boards* (DSFB) ainsi qu'à 60 sociétés de pêche en Écosse (taux de réponses : 52% des DSFB et 45% des sociétés de pêche. Ces réponses s'articulent sur une large consultation de la base).

(i)/(ii) importance des cours d'eau de moins de 10 mètres de large pour la pêche.

Comme les castors construisent rarement des barrages sur des cours d'eau de plus de 10 mètres de large, ce chiffre est fixé comme limite au-dessus de laquelle les cours d'eau sont peu exposés à voir apparaître des barrages de castors, ou du moins une présence permanente de barrages. Alors que certaines structures répondent que dans leur secteur la pêche est très peu pratiquée dans des cours d'eau de moins de 10 mètres de large, d'autres rapportent que de tels cours d'eau sont très importants pour la pêche. De même, de nombreuses structures utilisant peu ces cours d'eau pour la pêche insistent sur l'importance de ces zones en tant que frayères et nurseries pour les salmonidés. Il est évident que la pêche au saumon et à la truite est pratiquée dans des sections de cours d'eau, importantes pour la productivité de ces poissons, où les castors peuvent avoir un impact.

(iii) extension des boisements rivulaires

La disponibilité en boisements rivulaires exploitables est déterminante pour les castors qui ont un impact sur ces boisements, aussi bien en s'alimentant que par les inondations qu'ils créent. 66% des structures sont favorables à la plantation de boisements rivulaires supplémentaires, afin de renforcer les ressources trophiques pour les salmonidés, tandis que 23% pensent que des boisements supplémentaires créeraient des problèmes dans leur secteur, les problèmes d'accès étant souvent évoqués. Mais d'autres interlocuteurs signalent qu'ils sont en train de reboiser activement les rives, dans le cadre d'une gestion piscicole, et qu'ils seraient préoccupés de voir les castors y abattre des arbres.

(iv) attitude envers l'existence de débris ligneux grossiers dans les cours d'eau.

Les castors peuvent, en abattant des arbres ou en construisant des barrages et des huttes, accroître la quantité de débris ligneux grossiers aboutissant au cours d'eau. Plus de 70% des structures considèrent que la présence de gros débris ligneux est néfaste aux poissons et beaucoup d'entre eux rappellent toute l'énergie dépensée pour extraire les embâcles des cours d'eau. Seuls 17% se déclarent non concernés par ces débris, et une proportion encore plus faible les estime positifs.

(v) opinion sur l'éventualité de réintroduction de castors en Écosse

Presque 70% des structures sont défavorables au retour du castor contre 15% qui y sont favorables, sous réserve de certaines conditions, telle l'éventualité de mesures de contrôle si les castors posaient problème. Le souci majeur est l'impact des barrages de castors, jugé négatif pour la migration des poissons. De nombreuses structures demandent davantage d'informations sur les castors, justifiant l'incapacité de 19% d'entre elles à répondre.

(vi) informations provenant de pêcheurs qui ont pratiqué la pêche à l'étranger, dans des régions où le castor est présent.

Aucun ne déclare avoir connaissance de conflits liés aux castors. Cependant, ils admettent pêcher sur de grandes rivières où les castors ne pourraient avoir qu'un faible impact.

11. DISCUSSION

Sur des cours d'eau plus importants que le 4^{ème} ordre (environ 10m de large), les castors ont peu d'impact sur les faciès d'écoulement, comparativement aux autres facteurs hydrologiques (Munther, 1983). Bien que l'exploitation de la ripisylve et la construction de gîtes sur berge sur de tels sites puissent avoir des impacts localisés sur les populations de poisson (par exemple modification du couvert, ou érosion), ces impacts sont mineurs par rapport aux cours d'eau plus petits, susceptibles de voir apparaître des barrages. En conséquence, cette discussion va porter sur l'impact de l'activité des castors sur les populations de poissons de petits cours d'eau, et sera essentiellement consacrée à l'incidence des barrages.

Les RÀCs sur de petits cours d'eau à débit intermittent, ou exposés à de longues périodes de sécheresse, peuvent générer des sites de refuge pour des poissons, en maintenant la température de l'eau sous un seuil fatal. En Écosse, les problèmes liés à l'élévation de la température de l'eau et la mortalité des poissons sont rares, bien que quelques cas aient été rapportés lors de l'été 1995 qui connut une période sèche inhabituellement longue (WGFT, 1996). Cependant, il peut être nécessaire de prendre en compte que les castors, par leurs activités, peuvent augmenter la température de l'eau lors d'un changement climatique. Les impacts des changements climatiques sur les cours d'eau, dans certaines régions de Grande-Bretagne, peuvent être considérables sur une période de 30 ans (Arnell *et al.*, 1996). Il a également été montré qu'un réchauffement global peut influencer la distribution des espèces de poissons, les salmonidés étant contraints à se déplacer vers le nord dans certains pays (Lehtonen, 1996).

Dans certaines circonstances, par exemple sur des sites où les processus de décomposition sont renforcés, les concentrations en oxygène dissout peuvent diminuer sur des cours d'eau traversant des RÀCs (Naiman *et al.*, 1986). Dans le Wisconsin, les barrages à castors peuvent réduire les niveaux en oxygène dissout au faible taux de 0,1 mg/l dans les RÀCs pendant l'hiver, alors que les cours d'eau sont couverts de glace; et en été, certains barrages deviennent anoxiques en bas de la lame d'eau (Avery, 1992). Bien que les besoins en oxygène des poissons soient dépendants de la température de l'eau, une quantité de 5-6 mg/l est généralement considérée comme un minimum nécessaire pour les saumons et les truites, alors que les exigences pour les non-salmonidés sont moindres (Davis, 1975).

À l'opposé, dans le New Brunswick, Komadina-Douthwright (1994) montre, sur des RÀCs soumises à des périodes prolongées de neige et de gel, que les valeurs de saturation en oxygène les plus basses sont encore nettement supérieures aux valeurs minimales estimées correspondre aux besoins des salmonidés dans les eaux froides. Il apparaît que, en fonction des conditions, une réoxygénation complète est généralement atteinte sur une courte distance à l'aval du barrage. On ne peut donc pas s'attendre à un manque prolongé en oxygène du fait de la seule activité des castors sur un cours d'eau de petit ordre, non pollué et encadré de boisements (Smith *et al.*, 1991).

Les zones humides de l'amont, où existe un contact prolongé entre les eaux de drainage et les sédiments, peuvent donner de vastes secteurs capables de modifier les paramètres chimiques de l'eau à l'aval. Dans ces zones, les RÀCs, avec une abondante sédimentation organique et leurs zones anoxiques qui génèrent un potentiel de neutralisation de l'acide, peuvent aboutir à des modifications substantielles de la chimie de l'eau (Cirimo & Driscoll, 1993). En clair, si l'acidité de cours d'eau sensibles peut être améliorée par une production de PNA grâce aux RÀCs, cela peut être particulièrement positif pour les salmonidés.

La propriété des RÀCs à tamponner l'acidité de l'eau, et les bénéfiques qui s'en suivent pour les salmonidés, a été utilisée comme argument en faveur de la réintroduction du castor en Écosse (Halley, 1995; Macdonald *et al.*, 1995; B. Jonsson, cité par Collen, 1997). Cependant, la validité de cette hypothèse devrait faire l'objet de nouvelles investigations, Smith *et al.* (1991) ayant montré que les différences de PNA entre les sites ne sont perceptibles que pendant les périodes d'étiage estivales. En effet, pendant la plupart de ces épisodes, les zones humides peu-

vent être court-circuitées et ont ainsi moins d'impact sur la qualité de l'eau (Cirimo & Driscoll, 1993). Or, dans des cours d'eau acides de l'ouest européen, les étapes les plus vulnérables de la vie des salmonidés, comme par exemple l'éclosion des œufs, coïncident généralement avec les périodes de crue et les épisodes acides associés. Par conséquent, la propriété d'une RÀC à réduire l'acidité pourrait être moins cruciale pour les salmonidés que cela a pu être avancé.

Une conséquence importante de l'acidification est la mobilisation de l'aluminium, dont certaines formes s'avèrent hautement toxiques pour les poissons et d'autres organismes aquatiques (Howells *et al.*, 1990). Par conséquent, outre la production de PNA, l'impact des RÀCs sur la fixation de l'aluminium peut être positive pour les salmonidés. Cirimo & Driscoll (1993) indiquent que les RÀCs peuvent jouer un rôle de réservoir pour l'aluminium mobilisé par les eaux de drainage acides. Ils montrent qu'à la fois le transport total d'aluminium et ses propriétés sont modifiés, avec une diminution des formes organiques toxiques à l'aval de la RÀC. Dans les cours d'eau acides de l'ouest européen, tout facteur qui peut modifier le PNA et la mobilisation d'aluminium est important et mérite d'être souligné.

Les RÀCs peuvent augmenter l'auto-épuration des petits cours d'eau pollués par des effluents domestiques ou agricoles, selon Balodis (1994), qui indique que la capacité d'auto-épuration biologique des rivières dotées de barrages de castors est 10 fois supérieure, par tronçon unitaire, à celle de rivières sans castors. [...]

Les barrages à castors, en régulant les débits, réduisent le chargement en limons, et ce facteur est présenté comme un point positif potentiel pour le poisson dans les rivières de l'ouest européen (Halley, 1995; Macdonald *et al.*, 1995; Evans, 1996). Cependant, de longs tronçons du lit des cours d'eau peuvent être couverts de sédiments, du fait des barrages, et des zones potentielles de frayères peuvent être colmatées sur certains cours d'eau (Knudsen, 1962). Swanston (1991) note également que la viabilité de zones de frayères peut être réduite si elles sont couvertes par une lame d'eau plus importante et à débit plus faible, du fait des constructions des castors. En Utah, des dépôts de sédiments sont fréquents sur les RÀCs, mais Rasmusson (1941) rapporte que, sur des tronçons où la pente moyenne est de 2,2%, les colmatages de frayères sont réduits et les gravières se maintiennent.

Les RÀCs, qui accumulent rapidement des sédiments, fournissent des habitats à truites probablement plus pauvres que ceux des tronçons sans barrages, bien que les truites bénéficient en aval d'une charge réduite en sédiments (Grasse, 1951). Une sédimentation progressive de la RÀC réduira peu à peu son utilisation par les castors et par les truites (Rutherford, 1955). Juste après l'abandon d'une RÀC, un nouveau canal peut être formé sous le barrage, ce qui peut provoquer un déplacement excédentaire de sédiments vers l'aval (Knudsen, 1962). Si nul doute que les RÀCs soient des pièges à sédiments, il n'est pas toujours possible d'identifier leur origine. Butler & Malanson (1995) suggèrent que des quantités non négligeables de sédiments, dans certaines RÀCs, pourraient être générées par l'activité d'excavation des castors eux-mêmes pendant la construction de canaux et de terriers de berges.

L'abondance et la diversité de la faune invertébrée peuvent être modifiées par l'activité des castors, et cela peut avoir un impact sur la quantité et la diversité des proies pour les poissons. Par exemple, Wright (1944) rapporte que la productivité trophique est plus importante dans les RÀCs que sur les sections de cours d'eau adjacentes. La disponibilité en proies est cependant affectée par l'activité et le degré d'exposition des invertébrés, ainsi que par le comportement alimentaire des poissons (Thomas, 1962; Pedley & Jones, 1978). Le saumon et la truite se nourrissent généralement de proies mobiles exposées sur le substrat (éphéméroptères, trichoptères et certains chironomides) ou nageant librement (cladocères). Certaines de ces espèces voient leurs effectifs augmenter suite à la création de RÀCs, alors que d'autres diminuent. Des espèces normalement abritées (tubificidés, certains chironomides, *Sialis*), sont moins exposées à la prédation des salmonidés mais peuvent être disponibles pour d'autres poissons comme la perche ou l'anguille. La densité de ces invertébrés augmente souvent suite à l'apparition des RÀCs. Par exemple, Hale (1966) montre que la production des proies préférées des truites (comme les éphéméroptères, les trichoptères et les plécoptères) est plus élevée sur les sections

en eau libre, alors que les oligochètes, les chironomes et autres vers de vase, les bivalves et les larves de libellules prédominent sur une RÀC.

Des chevauchements significatifs peuvent se produire dans les proies sélectionnées par les différentes espèces de poissons. Maitland (1965), sur la rivière Endrick, montre que le saumon, la truite, le vairon, la loche franche et l'épinoche ont des régimes spécifiques tout en recherchant des proies communes. Cela peut induire une compétition entre espèces. L'impact des RÀCs sur les poissons va donc dépendre des espèces présentes, certaines étant mieux adaptées que d'autres aux habitats des RÀCs. Le saumon, par exemple, n'est normalement pas commun dans des RÀCs où vairons et truites sont abondants (Elson, 1975; Egglisshaw & Shackley, 1982). Cependant, en l'absence de compétition significative, le saumon exploitera les RÀCs et les lacs, et dans ce contexte peut se nourrir d'un grand éventail de proies (Pedley & Jones, 1978; Morrison, 1983).

Bien qu'assez peu argumentés, deux impacts supplémentaires de l'activité des castors doivent être mentionnés pour leur importance potentielle vis-à-vis des salmonidés. D'une part les invertébrés terrestres et aériens peuvent constituer d'importantes proies pour les salmonidés (Zadorina, 1989). En augmentant la surface du cours d'eau par la construction de barrages, les castors peuvent augmenter la contribution de cette ressource trophique. D'autre part les salmonidés font un usage extensif des invertébrés emportés par le courant (Elliott, 1970) dans les parties sans barrages. Les invertébrés des RÀCs, comme les cladocères, pourraient contribuer à la faune dérivante (drift) à l'aval du barrage.

Dans les cours d'eau où les ressources trophiques pour les poissons sont limitées, on peut prévoir qu'une augmentation de la production d'invertébrés du fait de l'activité des castors induise une augmentation globale de la productivité piscicole. Comme l'augmentation de la production d'invertébrés est associée à des changements de diversité spécifique, cela pourrait également induire des modifications dans les communautés de poissons sur les secteurs à castors.

L'importance des RÀCs en tant que sites de productivité piscicole, puis leur rôle pour fournir des sites de pêche, a fait l'objet de nombreuses publications. Les castors peuvent avoir un impact positif sur la pratique de la pêche seulement sur des sites dotés de boisements rivulaires adéquats. Les cours d'eau situés en milieu ouvert, ou ceux dotés d'étroites bandes boisées discontinues, ne sont pas enclins à être colonisés durablement par les castors. Alors que de tels sites sont fréquents dans certaines parties de l'ouest européen, l'intérêt actuel pour les reboisements des rives pourrait changer la situation dans le futur. Dans des sites dotés de boisements rivulaires suffisants pour accueillir des castors, leur impact sur les pratiques de pêche varierait en fonction de la taille des cours d'eau.

Dans des cours d'eau trop petits pour la pêche, l'apparition de RÀCs peut fournir des sites intéressants pour ce loisir. Les castors peuvent induire une diversité d'impacts dans les cours d'eau plus importants, exposés à la construction de barrages, et exploités pour la pêche. Si le saumon et la truite sont les espèces cibles, et en supposant que leurs migrations ne soient pas entravées par les barrages, les réserves d'eau profonde des RÀCs peuvent accroître la disponibilité piscicole pour la pêche dans certains secteurs. Les RÀCs pourraient aussi engendrer des habitats adéquats pour accueillir des truites de plus grande taille. Inversement, l'activité des castors peut engendrer quelques problèmes pour la pratique de la pêche, du fait d'arbres abattus, embâcles, réserves alimentaires immergées, huttes, barrages... De même, les terrains submergés par les RÀCs peuvent causer des problèmes d'accessibilité dans certains cas. Sur les rivières trop larges pour voir construire des barrages, les castors n'ont qu'un impact limité sur la pratique de pêche, celui-ci se résumant à l'existence de réserves alimentaires immergées et l'abattage d'arbres.

La gestion du duo truite-castor est importante dans le sud-est du Wyoming où le saumon de fontaine [≈truite commune] fait l'objet d'une forte pression de pêche sur les RÀCs des cours d'eau de petite montagne (Winckle *et al.*, 1990). Dans le Minnesota, les RÀCs hébergent des effectifs plus importants de plus grandes truites que les sections adjacentes de rivière (Hale, 1966). Dans le Colorado, Neff (1957) montre que l'éviction des castors et le drainage des RÀCs

entraînent une réduction importante du nombre de truites et des potentialités de pêche. De même, dans le Michigan, la destruction naturelle d'un barrage à castors et la perte de rentabilité de pêche qu'elle a entraînée sur la RAC associée a contraint le service faune sauvage à reconstruire manuellement le barrage dans l'urgence (Shetter & Whalls, 1955).

Inversement, la modification des habitats à truite par les castors est vécue comme une menace sévère pour la gestion des truites sauvages dans des secteurs du Wisconsin (Avery, 1983). Plusieurs rapports mentionnent le démantèlement massif de barrages là où des castors ont été réintroduits avec succès, mais peu font état du réel impact de ces opérations. Dans le Michigan, Bradt (1935) rapporte, dans le cadre d'un plan de gestion castor-truite, plus de 4000 démantèlements de barrages (majoritairement abandonnés par les castors et de ce fait considérés comme habitats sans intérêt pour la truite). Les barrages de castors y créent généralement des conditions favorables pour les truites les deux premières années. Les exceptions à cette règle générale sont nombreuses et importantes.

Dans le Wisconsin, le démantèlement de barrages à castors est également érigé en stratégie de gestion piscicole par le service des ressources naturelles (Avery, 1992). Des évaluations visant à mesurer l'efficacité de cette stratégie ont été conduites sur une petite rivière peu pentue (< 0,3%) et ses affluents (< 1%). Les populations de saumons de fontaine [≈truite commune] se sont reconstituées sur les affluents mais ont diminué sur le cours principal durant la période d'étude (6 ans). Il est suggéré qu'une période plus longue est nécessaire pour reconstituer une population de truites sur de larges cours d'eau à faible pente, exploités par les castors.

En Écosse, le saumon et la truite fraient dans des cours d'eau à débit rapide et à pente forte. De tels sites ne conviennent pas aux castors (Halley, 1995; Macdonald *et al.*, 1995). C'est en tout cas la situation quand la population de castors est réduite et peut par conséquent sélectionner des sites présentant des habitats optimaux, mais cette situation peut être différente dans des régions les effectifs de castors sont plus forts. Il est difficile de définir précisément l'habitat optimum d'une espèce comme le castor, qui exploite une typologie d'habitats très variée. Cependant, Hartman (1994) décrit un habitat proche de l'optimum comme une rivière profonde de taille moyenne, sans rapides, avec des berges riches et meubles, dotées d'une strate herbacée et arbustive, et bordées d'une ripisylve de feuillus (salicacées de préférence). Pendant la phase d'expansion de la population en Suède, ce type d'habitat optimal a été colonisé avant les affluents aux caractéristiques plus montagneuses (Hartman, 1994).

Des observations similaires sont rapportées en Amérique du Nord, où des castors construisent des barrages dans des zones préservées, sur des rivières rapides de montagne, quand leur densité de population est élevée (Wing, 1951). On suggère que l'apparition des castors dans de tels cours d'eau est probablement un indice de leur abondance, puisque de tels habitats marginaux sont peu exploités dans des régions à plus faibles densités de population. Smith (1980) indique également que quand les effectifs sont importants, les castors essaient de coloniser des sites plus inadaptés. Dans les Adirondacks, dans un tel cas, les castors tentent même de s'établir sur des cours d'eau escarpés (Müller-Schwarze, 1992).

Dans le Colorado, Rutherford (1955) montre que la sédentarisation des castors est rare sur des cours d'eau dont la pente dépasse 8%, suggérant que ce critère est très dissuasif pour une occupation permanente, même en présence de ressources trophiques adéquates. Retzer (1955) avance le seuil de 6%, et Yeager & Rutherford (1957) observent des brèches dans les barrages quand la pente est plus forte dans les vallées encaissées. D'autres études montrent que peu de colonies de castors s'installent quand la pente dépasse 3% (Smith, 1950; Hodgon & Hunt, 1955; Shelton, 1966).

Différentes études rapportent l'aptitude des castors eurasiens à coloniser les petits cours d'eau escarpés. Alors que certains castors montrent des difficultés d'adaptation au régime hydraulique (Zurowski, 1987), d'autres colonisent avec succès des cours d'eau dotés d'une pente d'environ 1,7%, et sont aptes à entretenir des barrages fonctionnels (Zurowski, 1989). Sur un cours d'eau rapide du nord de l'Eifel (Allemagne), les castors se sont installés sur une zone défavo-

nable, où l'eau est peu profonde et le gradient dépasse 2,5%, en construisant des barrages (Schulte & Schneider, 1989).

Les castors sélectionnent apparemment des zones alluvionnaires, mais ils tenteront d'exploiter des zones d'érosion avec l'augmentation des effectifs. Dans des régions scandinaves où les castors ont été réintroduits, il leur a fallu plusieurs décennies pour atteindre des niveaux de population impliquant l'utilisation d'habitats sub-optimaux (Hartman, 1994b; Halley, 1995). Hartman (1955) montre que les lignes de partage des eaux ralentissent la dispersion des castors mais ne constituent pas des barrières hermétiques aux migrations. Cela est également observé dans des zones montagneuses (Hartman, 1989). Par conséquent, si les castors sont réintroduits en Écosse, ce ne serait juste qu'une question de temps avant qu'ils ne colonisent des cours d'eau à salmonidés. Le temps nécessaire pour atteindre ce stade dépendra de l'occupation du sol et des activités des castors.

De nombreux cours d'eau en tête de bassin versant, qui sont des nurseries à salmonidés, sont fréquemment sans arbres, et par conséquent ne peuvent offrir des sites adéquats pour les castors. Mais de nombreux programmes d'aménagement piscicole comportent des replantations de feuillus sur les berges. Ces reboisements sont considérés comme nécessaires au renforcement et la protection des populations salmonicoles, car les boisements rivulaires, à la condition d'être gérés pour limiter un ombrage excessif, ont un impact positif sur les poissons : prévention contre l'érosion, fourniture de couverture et d'ombrage, source d'invertébrés terrestres alimentant les poissons, et source de matériaux allochtones organiques alimentant les invertébrés aquatiques (Mason & Macdonald, 1982; Platts, 1983; Moring *et al.*, 1989; Zadorina, 1989; Kelly-Quinn & Bracken, 1990; Collen, 1994).

Il est possible que l'activité des castors interfère dans certains programmes de reboisements à des fins piscicoles. Par exemple, en Arizona, Davis (1986) mentionne un cas où les objectifs visent à augmenter l'ombrage du cours d'eau pour réduire la température de l'eau. Le pâturage par le bétail a été réduit et la ripisylve ligneuse a repris, mais elle est constamment exploitée par les castors. La solution consiste à contrôler la population de castors jusqu'à ce que la végétation atteigne à la fois les objectifs d'ombrage de la rivière, tout en maintenant une population viable de castors. Ce cas illustre l'exemple d'une gestion effective. Inversement, en Irlande, O'Grady (1993) montre qu'une strate arbustive de feuillus, lorsqu'elle est trop importante, peut significativement réduire la productivité des saumons et des truites. C'est pourquoi un éclaircissement sélectif de la ripisylve est recommandé pour les programmes de gestion salmonicole des rivières irlandaises. Les castors peuvent contribuer à gérer la ripisylve, tout en contrôlant l'étendue de leur activité.

Collen (1995) suggère qu'afin de garantir la survie à long terme d'une population autonome de castors [en Écosse], il peut être nécessaire d'étendre les boisements rivulaires : la pénurie actuelle de ripisylve adéquate peut être l'occasion d'engager une approche intégrée de gestion par bassin versant incluant des projets de reboisements, afin de minimiser les conflits potentiels entre castors et autres utilisateurs de l'espace. Les forêts rivulaires sont particulièrement importantes pour la conservation des castors et il est recommandé la préservation/restauration d'une ripisylve d'au moins 20m de large le long des cours d'eau pour minimiser les problèmes conflictuels liés aux castors (Nolet, 1996).

La plus grande question soulevée par les ichtyologues concerne probablement l'impact des barrages de castors sur la migration des poissons. Lever (1980, 1994) avance que les barrages à castors peuvent nuire à la migration des saumons, mais Macdonald *et al.* (1995) ainsi qu'Evans (1996) soutiennent le contraire. Bien qu'en Norvège le saumon fraie surtout sur de grands cours d'eau, B. Jonsson (cité par Collen, 1997) rapporte que les barrages à castors occasionnent une gêne mineure pour les poissons adultes quand ils essaient de remonter les petits cours d'eau. Macdonald *et al.* (1995) considèrent qu'il est peu probable que le saumon ou la truite de mer aient la moindre difficulté pour franchir un barrage de castors, et il est prouvé qu'une truite de mer adulte peut franchir en Norvège des barrages de plus d'1,50m de dénivelé (B. Jonsson, cité par Collen, 1997). Dans le New-Brunswick cependant, Semple (1991) considère

les petits barrages à castors comme des obstructions partielles à la migration du saumon atlantique. Bien qu'ils puissent être franchis durant les crues d'automne, cet auteur soutient qu'ils peuvent devenir totalement infranchissables si l'accumulation de débris ligneux se poursuit.

Dans le New Brunswick, Cunjak *et al.* (1993) donnent un autre exemple où un barrage de castors peut avoir gêné la remontée du saumon atlantique pour frayer. Sur un autre site, l'amonaison des adultes a été entravée jusqu'à ce qu'une crue, fin octobre, recouvre le barrage et permette à quelques adultes de remonter. De telles observations sont également signalées à Terre-Neuve (J. Gibson, cité par Collen, 1997).

Au delà de l'impact des barrages sur l'amonaison des migrateurs, Cunjak *et al.* (1993) observent que, pendant la période de débits printaniers inférieurs à la moyenne, les barrages à castors ne semblent pas gêner la dévalaison des smolts. Les parrs de saumon atlantique peuvent aussi dévaler les barrages peu entretenus, à travers les interstices (J. Gibson, cité par Collen, 1997).

Evans (1996) suggère que l'impact du castor eurasiens, en construisant des barrages moins importants que le castor nord-américain, est moindre sur la migration des poissons. Cependant, les castors eurasiens peuvent construire des barrages suffisamment importants, selon l'endroit où ils se trouvent. L'impact négatif potentiel des barrages (du castor eurasiens) sur la migration des poissons doivent être davantage évalués.

Les RÀCs peuvent offrir en hiver d'importants habitats pour de nombreux poissons d'eau douce, et dans les cours d'eau qui manquent de retenues étendues et profondes, leur importance est accrue (Cunjak, 1996). Cet auteur estime que l'intérêt des RÀCs en tant qu'habitats hivernaux pour les poissons est largement sous-estimé. Leur intérêt potentiel est probablement plus important pour la truite qui exploite les fonds, que pour le saumon atlantique qui préfère les radiers. À Terre-Neuve en revanche, les habitats lacustres sont particulièrement importants pour les juvéniles de saumons atlantiques, qui exploitent les RÀCs (O'Connell & Ash, 1989; J. Gibson, cité par Collen, 1997). Cependant, le saumon atlantique y cohabite davantage avec le saumon de fontaine qu'avec la truite, plus agressive, et cela peut influencer la distribution des saumons. Les parrs de saumons atlantiques sont également décrits pour exploiter les habitats lacustres en Norvège (Halvorsen & Joergensen, 1996), en Finlande (Erkinaro *et al.*, 1995) et en Islande (Einarsson *et al.*, 1990).

Bien que les barrages de castors soient structurellement différents des autres accumulations de gros débris ligneux, ils peuvent induire un impact positif similaire. Cependant, il faut faire plusieurs distinctions entre les RÀCs et les rétentions d'eau créées par les embâcles. Par rapport à ces dernières, les RÀCs présentent des densités supérieures de salmonidés pendant l'hiver (Nickelson, 1992a), car elles sont plus grandes et plus profondes. Cela est probablement dû au fait que les castors maintiennent la profondeur des RÀCs en entretenant et réparant constamment le barrage (Naiman *et al.*, 1988). En Écosse, il est possible que la disponibilité en RÀCs profondes puisse fournir des refuges utiles aux saumons adultes sur des cours d'eau où de tels habitats font défaut.

En Norvège, les castors colonisent fréquemment les cours d'eau à truites de mer (souvent petits et situés dans des régions exposées à la sécheresse), et les RÀCs sont favorables aux juvéniles (B. Jonsson, cité par Collen, 1997). Les truites de mer adultes utilisent les RÀCs comme refuge pendant ses migrations pour la fraie.

Il est évident que, dans certaines situations, d'autres poissons peuvent se développer en même temps que les salmonidés dans les RÀCs. Cela se produit vraisemblablement sur des sites qui sont déjà marginaux pour la truite. Occasionnellement, une augmentation des non-salmonidés pourra bénéficier aux salmonidés. Par exemple, dans le Maine, Rupp (1955) montre que sur des zones de sources les épinoches sont plus abondantes dans les RÀCs que sur le cours d'eau et fournissent un important apport trophique aux saumons de fontaine [≈truite commune] de 15-25 cm.

Un développement des non-salmonidés, particulièrement le brochet, peut potentiellement être néfaste aux salmonidés. Plusieurs études montrent que le brochet peut consommer de grandes quantités de saumons juvéniles (Mills, 1964; Larsson, 1985; Pervozvanskiy *et al.*, 1988), particulièrement vulnérables au printemps et en automne alors qu'ils sont temporairement regroupés pendant les phases de dévalaison (Mills, 1964).

De même les RÀCs offrent des habitats adéquats pour d'autres espèces piscivores telles la loutre ou le harle bièvre. Ces deux espèces exercent une prédation sur les saumons et les truites, prédation qui a fait l'objet de recherches scientifiques (Mills, 1962; Carss *et al.*, 1990; Russell *et al.*, 1996).

Evans (1996), mais aussi Macdonald *et al.* (1995) indiquent que les castors ne représentent vraisemblablement aucune menace pour la pêche en eau douce [en Écosse], puisque truites, saumons et castors ont vécu ensemble pendant des millions d'années. Cet argumentaire présente pourtant quelques faiblesses. Quand ces espèces cohabitaient [en Écosse], les habitats et l'occupation des sols n'étaient pas ceux qui prévalent actuellement. D'autre part, l'importance de leurs effectifs respectifs à cette époque n'est pas connue. Enfin, des facteurs défavorisants tels que surpêche, piscicultures, dégradation des habitats et pollutions multiples n'affectaient pas le saumon quand le castor était encore présent. C'est pourquoi, bien qu'il soit vrai que ces espèces cohabitaient effectivement dans les cours d'eau de l'ouest européen, il est plus délicat de commenter les résultats de cette cohabitation.

[...]

Enfin, de nombreux facteurs dicteront quelles espèces particulières de poissons peuvent être trouvées dans une région donnée. Cependant, les exigences d'habitats de nombreux poissons européens ont suscité un intérêt considérable de recherches comme en témoignent plusieurs articles de synthèse, dont Mann (1996) sur les non-salmonidés, et Crisp (1996) sur les salmonidés. Gibson (1993) s'est penché spécifiquement sur le saumon atlantique et suggère que ce qui constitue son habitat optimal peut être en général considéré comme sub-optimal pour le castor, et inversement, un habitat optimal pour le castor correspond à un habitat sub-optimal pour le saumon. Cependant, quand les densités de population augmentent, les castors tentent de coloniser des habitats sub-optimaux, et à ce stade, des conflits d'intérêts avec la pêche peuvent apparaître.

[...]

12. CONCLUSION

12.1. IMPACT POTENTIEL DU CASTOR SUR L'ÉCOLOGIE ET LA MIGRATION DES POISSONS

Il est difficile de généraliser l'impact potentiel [de la réintroduction] du castor eurasiens sur l'écologie et la migration des poissons autochtones, pour les raisons suivantes :

a) l'impact des castors sur les poissons peut s'avérer positif (amélioration de la chimie de l'eau, accroissement de l'abondance et de la diversité des invertébrés aquatiques, amortissement des amplitudes hydrauliques) ou négatif (entraves aux migrations, colmatage de frayères, optimisation des habitats pour les espèces piscivores), selon les densités de population de castors et les caractéristiques des sites où ils cohabitent.

b) les connaissances concernant l'impact des castors eurasiens sur le poisson font défaut. Bien que la littérature nord-américaine offre un aperçu pertinent des relations castors-poissons, il est difficile de transposer certains acquis dans le contexte ouest-européen. Par exemple, certaines études nord-américaines ont été menées dans des écorégions ou sur des espèces de poissons absentes en Europe.

12.2. IMPACT POTENTIEL DU CASTOR SUR LA PRATIQUE DE LA PÊCHE

Les castors ont peu voire aucun impact sur les pratiques de pêche sur des sites peu arborés. Là où la ripisylve est adéquate, leur impact variera selon la taille du cours d'eau, suivant le schéma suivant :

a) cours d'eau trop petits pour la pêche : la création de RÀCs dans de tels cours d'eau génère des conditions favorisant la pratique de la pêche.

b) cours d'eau exploités pour la pêche, et dont la taille permet aux castors d'établir des barrages : en supposant que les barrages, dans de tels cours d'eau, n'entravent pas la migration des poissons cibles, d'autres problèmes peuvent apparaître, tels que problèmes d'accessibilité le long des zones submergées et augmentation des obstacles potentiels pour le matériel de pêche. Cependant, la création de RÀCs dans certaines zones peut augmenter la disponibilité en poissons migrateurs et en truites résidentes de taille pêchable.

c) cours d'eau trop larges pour que des barrages soient construits : les castors n'ont qu'un impact limité sur la pratique de la pêche, hormis le problème d'obstacles potentiels pour le matériel de pêche.

13. RÉFÉRENCES

- Adams, A.K. (1949). Beaver vs Trout. Mich. Conserv. Mar-Apr. 15-17.
- Alabaster, J.S. & Lloyd, R. (1980). Water quality criteria for freshwater fish. Butterworths, London, 297pp.
- Apple, L.L., Smith, B.H., Dunder, J.D. & Baker, B.W. (1984). The use of beavers for riparian/aquatic habitat restoration of cold desert gully cut stream systems in southwestern Wyoming. In : Proceedings, American Fisheries Society/Wildlife Society Joint Chapter Meeting, Feb. 8-10, Logan, Utah.
- Arnell, N.W., Jenkins, A. & George, D.G. (1996). The implications of climate change for the National Rivers Authority. HMSO, London.
- Avery, E.L. (1983). A bibliography of beaver, trout, wildlife and forest relationships. Wisconsin Department of Natural Resources. Technical Bulletin n° 137. Madison, USA.
- Avery, E.L. (1992). Effects of removing beaver dams upon a northern Wisconsin brook trout stream. Wisconsin Department of Natural Resources Study n°406 : 1-59
- Balodis, M.M. (1994). Beaver population of Latvia : history, development and management. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, B. n° 7/8 (564/565) : 122-127.
- Balon, E.K. & Chadwick, E.M.P. (1979). Reclamation of a perch lake : a case study using density estimates and the guild concept. Arch. Hydrobiol. 85(4) : 543-547.
- Beard, E.B. (1953). The importance of beaver in waterfowl management at the Seney National Wildlife Refuge. J. Wildl. Manage. 17(4) : 398-436.
- Bradt, G.W. (1935). Michigan's beaver-trout management program. Trans. Am. Fish. Soc. 65 : 253-257
- Bradt, G.W. (1947). Michigan beaver management. Mich. Dep. Conserv. Game Div. 56pp.
- Bryant, M.D. (1984). The role of beaver dams as coho salmon habitat in southeast Alaska streams. In : Proceedings of the Olyrnpic wild fish Conference (Walton, J.M. & Houston, D.B. eds.). Fisheries Technology Programme. Peninsula College, Port Angeles, Washington.
- Bump, G. (1941). Problems of beaver management in a fish and game programme. Sixth North American Wildlife Conference, Feb. issue : pp 300-306.
- Butler, D.R. & Malanson, O.P. (1995). Sedimentation rates and patterns in beaver ponds in a mountain environment. Geomorphology 13 : 255-269.
- Butler, D.R. (1991). Beavers as agents of biogeomorphic change : A review and suggestions for teaching exercises. J. Geogr. 90 : 210-217.
- Carss, D.N., Kruuk, H. & Conroy, J.W.H. (1990). Predation on adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., by otters, *Lutra lutra* L., within the River Dee system, Aberdeenshire, Scotland. J. Fish. Biol. 37 : 935-944.
- Chisholm, I.M., Hubert, W.A. & Wesche, T.A. (1987). Winterstream conditions and use of habitat by brook trout in high elevation Wyoming streams. Trans. Am. Fish Soc. 116 : 176-184.
- Cirno, C.P. & Driscoll, C.T. (1993). Beaver pond biogeochemistry : acid neutralizing capacity generation in a headwater wetland. Wet/ands 13(4) : 277-292.
- Clifford, H.F., Wiley, G.M. & Casey, R.J. (1993). Macroinvertebrates of a beaver altered boreal stream of Alberta, Canada, with special reference to the fauna of the dams. Can. J. Zool. 71 : 1439-1447.
- Coleman, R.L. & Dahm, C.N. (1990). Stream geomorphology : effects on periphyton standing crop and primary production. Jn. Am. Benthol. Soc. 9(4) : 293-302.
- Collen, P. (1994). The influence of riparian tree selection on stream invertebrate production. Scott. For. 48(4) : 262-270.
- Collen, P. (1995). The re-introduction of beaver (*Castor fiber* L.) to Scotland : an opportunity to promote the development of suitable habitat. Scott. For. 49(4) : 206-216.
- Collen, P. (1997). Review of the potential impacts of re-introducing Eurasian beaver *Castor fiber* L. on the ecology and movement of native fishes, and the likely implications for current angling practices in Scotland. Scottish Natural Heritage Review, 86 : 1-53.
- Cook, D.B. (1940). Beaver-trout relations. J. Mammal. 21(4) : 397-401.
- Crisp, D.T. (1996). Environmental requirements of common riverine Eurasian salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. Hydrobiologia 323 : 201-221.
- Cummins, K.W., Wilzbach, M.A., Gates, D.M., Perry, J.B. & Tahiaferro, W.B. (1989). Shredders and riparian vegetation. Bio. Science 39(1) : 24-30.
- Cunjak, R.A. (1996). Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53 (suppl.1) : 267-282.
- Cunjak, R.A., Caissie, D., Eh-Jabi, N., Hardie, P., Conlon, J. M., Pollock, T.L., Giberson, D.J. & Komadina-Douthwright, S.M. (1993). The Catamaran Brook (New Brunswick) Habitat Research Project : biological, physical and chemical conditions (1990-1992). Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1914 : 81p.

- Curry-Lindahl, K. (1967). The beaver, *Castor fiber* L.1758, in Sweden - extermination and reappearance. *Acta Theriol* 12(1) : 1-15.
- Dahm, C.N. & Sedell, J.R. (1986). The role of beaver on nutrient cycling in streams. *Journal of the Colorado-Wyoming Academy of Science*. 18(1) : 32.
- Danilov, P.I. & Kan'shiev, V.Ya. (1982). Some morphological and ecological features of the Eurasian and Canadian beaver in the USSR northwest. in : *Fauna : ecologiya ptic (mlekopitajvcic) Severo-Zapada SSSR, Petrozavodsk* : 109-123.
- Danilov, P.I. & Kan'shiev, V.Ya. (1983). The state of populations and ecological characteristics of European (*Castor fiber* L.) and Canadian (*Castor canadensis* Kühl) beavers in the northwestern USSR. *Acta Zool. Fennica*, 174 : 95-97.
- Danilov, P.I. (1992). Introduction of North-American semiaquatic mammals in Karelia and its consequences for aboriginal species. *Semiaquatische Säugetiere., Wiss. Beitr. Univ. Halle* : 267-276.
- Danilov, P.I. (1995). Canadian and Eurasian beavers in Russian North-west (distribution, number, comparative ecology). In : *The third Nordic beaver symposium. Helsinki, Finland* : 10, 16pp.
- Davis, J.C. (1975). Waterborne dissolved oxygen requirements and criteria with particular emphasis on the Canadian environment. in : *Associate Committee on Scientific Criteria for Quality. National Research Council of Canada, Ottawa. NRCC n° 14100* : 111pp.
- Davis, J.W. (1986). Options for managing livestock in riparian habitats. *Trans. 51st N.A. Wildl. and Nat. Res. Conf.* 290-297.
- Devito, K.J. & Dillon, P.J. (1993). Importance of runoff and winter anoxia to the P and N dynamics of a beaver pond. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50(10) : 2222-2234.
- Dillon, P.J., Molot, L.A. & Scheider, W.A. (1991). Phosphorus and nitrogen export from forested stream catchments in central Ontario. *J. Environ. Qual.* 20 : 857-864.
- Dubuc, L.J., Krohn, W.B. & Owen, R.B. (1990). Predicting occurrence of river otters by habitat on Mount Desert Island, Maine. *J. Wildl. Manage.* 54(4) : 594-599.
- Duncan, S.L. (1984). Leaving it to beaver. *Environment* 26(3) : 41-45.
- Egglishaw, H.J. & Shackley, P.E. (1982). Influence of waterdepth on dispersion of juvenile salmonids (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.) in a Scottish stream. *J. Fish. Biol.* 21 : 141-155.
- Einarsson, S.M., Mihls, D.H. & Johannsson, V. (1990). Utihsation of fluvial and lacustrine habitat by anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in an Icelandic watershed. *Fisheries Research* 10(112) : 53-71.
- Elliott, J.M. (1970). Diet changes in invertebrate drift and the food of trout, *S. trutta*. *J. Fish. Biol.* 2 : 161-165
- Elson, P.F. (1975). Atlantic salmon rivers, smolt production and optimal spawning : an overview of natural production. *Int. Atl. Salmon Found. Spec. Publ. Ser.* 6 : 96-119.
- Erkinaro, J., Shustov, Yu. & Niemelä, E. (1995). Enhanced growth and feeding rate in Atlantic salmon parr occupying a lacustrine habitat in the River Utsjoki, northern Scandinavia. *J. Fish. Biol.* 47 : 1096-1098.
- Ermala, A., Hehminen, M. & Lahti, S. (1989). Some aspects of the occurrence, abundance and future of the Finnish beaver population. *Suomen Riista* 35 : 108-118.
- Evans, K. (1996). Beavers, fish and fishermen. *British Wildlife* 7(5) : 279-280.
- Francis, M.M., Naiman, R.J. & Melillo, J.M. (1985). Nitrogen fixation in subarctic streams influenced by beaver (*Castor canadensis*). *Hydrobiologia* 121 : 193-202.
- Gard, R. & Seegrist, D.W. (1972). Abundance and harvest of trout in Sagehen Creek, California. *Trans. Amer Fish. Soc.* 3 : 463-477.
- Gard, R. (1961). Effects of beaver on trout in Sagehen Creek, California. *J. Wildl. Manage.* 25(3) : 221-242.
- Gibson, R.J. & Myers, R.A. (1986). A comparative review of juvenile Atlantic salmon production in North America and Europe. In : *Proc. 17th Ann. Study Course (Crozier, W.W., and Johnston, P.H. eds). Inst. Fish. Management, Univ. Ulster at Coleraine* : 14-48
- Gibson, R.J. (1993). The Atlantic salmon in freshwater : spawning, rearing and production. *Rev. Fish Biol. Fisheries* 3 : 39-73.
- Grasse, J.E. & Putnam, E.F. (1955). Beaver Management and ecology in Wyoming. *Wyoming Game and Fish Commission. Bull. n° 6, Cheyene*.
- Grasse, J.E. (1951). Beaver ecology and management in the Rockies. *J. For.* 49(1) : 3-6.
- Grasse, J.E. (1955). Beaver management and ecology in Wyoming. *Wyoming Game and Fish comm. Bull. n° 6* : 75pp.
- Grasse, J.E. (1979). Some trout-raising alternatives irrigation ditches and beaver ponds. *Salmonid* 3(3) : 12 - 15.
- Grover, A.M. & Baldassarre, G.A. (1995). Bird species richness within beaver ponds in south-central New York. *Wetlands* 15(2) : 108-118.
- Hale, J.G. (1966). Influence of beaver on some trout streams along the Minnesota north shore of Lake Superior. *Minn. Bur. Fish. Invest. Rep. No.* 244.

- Halley, D. (1995). The proposed re-introduction of beavers to Britain - in reply. *Reintroduction News* 10 : 17-18.
- Halvorsen, M. & Jørgensen, L. (1996). Lake use by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and other salmonids in northern Norway. *Ecol. Freshw. Fish.* 5 : 28-36.
- Hammerson, G.A. (1994). Beaver (*Castor canadensis*) : Ecosystem alterations, management, and monitoring. *Nat. Areas. J.* 14(1) : 44-57.
- Hanson, W.D. & Campbell, R.S. (1963). The effects of pool size and beaver activity on distribution and abundance of warm-water fishes in a North Missouai stream. *Am. Midl. Nat.* 69(1) : 136-149.
- Hartman, G. (1994a). Ecological studies of a re-introduced beaver (*Castor fiber*) population. Doctoral dissertation, The Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Hartman, G. (1994b). Long-term population development of a re-introduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden. *Conserv. Biol.* 8(3) : 713-717.
- Hartman, G. (1998). Notes on age of dispersal of beaver (*Castor fiber*) in an expanding population. *Can. J. Zool.*
- Hartman, G. (1989). Some features of an expanding beaver population. Abstracts : Fifth Int. Theriol. Congr. Rome, 1 : 301-302
- Hartman, G. (1995). Patterns of spread of a re-introduced beaver *Castor fiber* population in Sweden. *Wildl. Biol.* 1 : 97-103.
- Hill, E.P. (1982). Beaver *Castor canadensis*. *Wild mammals of North America*. J.A.Chapman and G.A. Feldhammer (eds). John Hopkins University Press, Baltimore.
- Hodgdon, K.W. & Hunt, J.H. (1953). Beaver management in Maine. *Maine Dept Inland Fisheries and Game. Game Div. Bull.* 3.
- Hodgdon, K.W. and Hunt, J.H. (1955). Beaver management in Maine. *Game Div. Bull.* 3. Augusta, ME : Maine Dept. of Inland Fisheries and Game.
- Howells, G., Dalziel, T.R.K., Reader, J.P. & Solbe, J.F. (1990). EIFAC water quality criteria for European Freshwater fish : report on aluminium. *Chemistry and Ecology*, 4 : 117-173.
- Huey, W.S. & Wolfrum, W.H. (1956). Beaver-trout relations in New Mexico. *Frog.Fish-Culturist.* 18 : 70-74.
- Irons, J.G. III, Oswood, M.W. & Bryant, J.P. (1988). Consumption of leaf detritus by a stream shredder : influence of tree species and nutrient status. *Hydrobiologia*, 180 : 53-61.
- Ives, R.I. (1942). The beaver-meadow complex. *J. Geomorphol.* 5 : 191-203.
- Johnston, C.A. & Naiman, R.J. (1987). Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface : the influence of beaver and geomorphology. *Landscape Ecology*, 1(1) : 47-57.
- Johnston, C.A. & Naiman, R.J. (1990). Browse selection by beaver : effects on riparian forest composition. *Can. J. For. Res.* 20 : 1036-1043.
- Keast, A. & Fox, M.G. (1990). Fish community structure, spatial distribution and feeding ecology in a beaver pond. *Env. Biol. Fish.* 27 : 201-214.
- Kelly-Quinn, M. & Bracken, J.J. (1990). A seasonal analysis of the diet and feeding dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a small nursery stream. *Aquat. Fish. Manage.* 21 : 107-124.
- Knudsen, G.J. (1962). Relationship of beaver to forests, trout and wildlife in Wisconsin. Wisconsin Conservation Department, Technical bulletin n° 25, Madison.
- Komadina-Douthwright, S.M. (1994). Effects of beaver (*Castor canadensis*) on stream water quality under conditions of prolonged snow and ice cover (winter 1991-1992). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1986 : 34pp.
- Lahti, S. & Helminen, M. (1974). The beaver *Castor fiber* L. and *Castor canadensis* Kühl in Finland. *Acta Theriol.* 19(13) : 177-189.
- Lahti, S. (1975). The dynamics of the beaver in Finland. *Proceedings from the Nordic symposium on the beaver, Ramsele, Sweden.*
- Lavrov, L.S. & Orlov, V.N. (1973). Karyotypes and taxonomy of modern beavers (*Castor*, *Castoridae*, *Mammalia*). *Zool. Zhur.* 52 : 734-742.
- Lavrov, L.S. (1983). Evolutionary development of the genus *Castor* and taxonomy of the contemporary beavers of Eurasia. *Acta Zool.Fennica* 174 : 87-90.
- Lehtonen, H. (1996). Potential effects of global warming on northern European freshwater fish and fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 3 : 59-71
- Lever, C. (1980). No beavers for Britain. *New Scientist* 87 : 471-472.
- Lever, C. (1994). The proposed re-introduction of the beaver to Britain. *Reintroduction News* 9 : 14-15.
- Macdonald, D.W., Tattersall, F.H., Brown, E.D. & Balharry, D. (1995). Reintroducing the European beaver to Britain : nostalgic meddling or restoring biodiversity ? *Mammal. Rev.* 25(4) : 161-200.
- Maitland, P.S. (1965). The feeding relationships of salmon, trout, minnows, stone loach and three-spined sticklebacks in the River Endrick, Scotland. *J. Anim. Ecol.* 34 : 109-133.
- Mann, R.H.K. (1996). Environmental requirements of European non-salmonid fish in rivers. *Hydrobiologia* 323 : 223-235.

- Marcet, T.J., Parker, M. & Fannin, T.E. (1987). The effect of beaver ponds on the nonpoint source water quality of a stream in southwestern Wyoming. *Wat. Res.* 21(3) : 263-268.
- Mason, C.F. & MacDonald, S.M. (1982). The input of terrestrial invertebrates from tree canopies to a stream. *Freshwat. Biol.* 12 : 305-311.
- McDowell, D.M. & Naiman, R.J. (1986). Structure and function of a benthic invertebrate stream community as influenced by beaver. (*Castor canadensis*). *Oecologia* 68 : 481-489.
- McRae, G. & Edwards, C.J. (1994). Thermal characteristics of Wisconsin headwater streams occupied by beaver : Implications for brook trout habitat. *Trans. Am. Fish. Soc.* 123 : 641-656.
- Medwecka-Kamna's, A. & Hawro, R. (1993). Vegetation on beaver dams in the Ojców National Park (Southern Poland). *Phytocoenologia* 23 : 611-618.
- Mills, D.H. (1964). The ecology of the young stages of the Atlantic salmon in the river Bran, Ross-shire. *Freshwater Salm. Fish. Res.* 32. 41pp.
- Moring, J.R., Garmen, G.C. & Mullen, D.M. (1985). The value of riparian zones for protecting aquatic systems : general concerns and recent studies in Maine. US Forest Serv. Gen. Tech. Rep. RM-20 : 315-319
- Morrison, B.R.S. (1983). Observations on the food of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L., reared in a Scottish hill loch. *J. Fish Biol.* 23 : 305-313.
- Müller-Schwarze, D. (1992). Beaver waterworks. *Natural History* 5/92 : 52-53.
- Munther, G.L. (1983). Integration of beaver into forest management. Proceedings of the 18th Annual Meeting of the American fisheries Society, Laramie, Wyoming.
- Murphy, M.L., Heifetz, J., Thedinga, J.F., Johnson, 5W. & Koski, KV. (1989). Habitat utilisation by juvenile Pacific salmon (*Onchorynchus*) in the glacial Taku River, southeast Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46 : 1677-1685.
- Myrberget, S. (1967). The beaver in Norway. *Acta Theriol.* 12(2) : 17-26.
- Naiman, R.J. & Melillo, J.M (1984). Nitrogen budget of a subarctic stream altered by beaver (*Castor canadensis*). *Oecologia* 62 : 150-155.
- Naiman, R.J., McDowell, D.M., & Farm, B.S. (1984). The influence of beaver (*Castor canadensis*) on the production dynamics of aquatic insects. *Verh. Internat. Verein. Limnol* 22 : 1801-1810.
- Naiman, R.J., Melillo, J.M. & Hobbie, J.E. (1986). Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology.* 67(5) : 1254-1269.
- Naiman, R.J., Pinay, G., Johnston, C.A. & Pastor, J. (1994). Beaver influences on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks. *Ecology* 75(4) : 905-921.
- Naiman, Rd., Johnston, C.A. & Kelley, J.C. (1988). Alteration of North American streams by beaver. *Bio. Science* 38(11) : 753-762.
- Neff, D.J. (1957). Ecological effects of beaver habitat abandonment in the Colorado Rockies. *J. Wildl. Manage.* 21(1) : 80-84.
- Nickelson, T.E., Rodgers, J.D., Johnson, S.L. & Sclazzi, M.F. (1992a). Seasonal changes in habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Oregon coastal streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49 : 783-789.
- Nickelson, T.E., Sclazzi, M.F., Johnsan, S.L. & Rodgers, J.D. (1992b). An approach to determining stream carrying capacity and limiting habitat for coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). in : Proceedings of the coho Workshop. (Berg, L., and Delaney, P.W. (eds)). Nanaimo, B.C., May 26-28, pp 251-260.
- Nolet, B.A. (1996). La gestion du castor (*Castor fiber*) : vers la restauration de son ancienne répartition et de sa fonction écologique en Europe. Ed. Conseil de l'Europe, coll. Sauvegarde de la Nature, 86 : 7-34.
- Nummi, P. (1989). Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. *Ann. Zool. Fennici* 26 : 43-52.
- Nummi, P. (1992). The importance of beaver ponds to waterfowl broods : an experiment and natural tests. *Ann. Zool. Fennici* 29 : 47-55.
- O'Connell, M.F. & Ash, E.G.M. (1989). Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt production in a Newfoundland river system characterised by lacustrine habitat. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 74(1) : 73-82.
- O'Grady, M.F. (1993). Initial observations on the effects of varying levels of deciduous bankside vegetation on salmonid stocks in Irish waters. *Aquat. Fish. Manage.* 24 : 563-573.
- Ozolin, J. & Rantin, M. (1992). Some preconditions for the present development of otter *Lutra lutra* L., number and distribution in Latvia. *Semiaquatische Säugetiere Wiss., Beitr. Univ. Halle.* pp 365-384.
- Parker, M. (1986). Beaver, water quality and riparian systems. Proceedings : Wyoming water and streamside zone conference. Wyoming Water Research Centre, University of Wyoming, Laramie.
- Parker, M., Wood, F.J., Smith, B.H. & Eider, R.G. (1985). Erosional downcutting in lower order riparian ecosystems : have historical changes been caused by removal of beaver ? in : Riparian ecosystems and their management reconciling conflicting uses. (Johnson et al. tech. Records). Cen.

- Tech. Rep. RM-120, Fort Collins, Ce : US. Dept. Agr. For. Serv. Rocky Mountain Forest.
- Patterson, D. (1951). Beaver-trout relationships. Wisc. Conserv. Dep. Invest. Rep. n° 822.
- Pedley, R.B. & Jones, J.W. (1978). The comparative feeding behaviour of brown trout, *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon, *Salmo salar* L. in the Llyn Dwythwch, Wales. J. Fish. Biol. 12 : 239-256.
- Pervozvanskiy, V. Ya., Bugaev, V.F., Shustov, Yu. A. & Shchurov, I.L. (1988). Some ecological characteristics of pike, *Esox lucius*, of the Keret', a salmon river in the White Sea Basin. J. Ichthyol. 28(4) : 136-140.
- Peterson, S.R. & Low, J.B. (1977). Waterfowl use of Uinta Mountain wetlands in Utah. J. Wildl. Manage. 41(1) : 112-117.
- Platts, W.S. (1983). Vegetation requirements for fisheries habitats. US Forest Serv. Cen. Tech. Rep. INT-157 : 184-188.
- Rabe, F.W. (1962). The effect of spawning areas on brook trout populations in some Colorado beaver ponds. Proc. Utah. Acad. Sci. Arts Lett. 39 : 195-196.
- Rabe, F.W. (1970). Brook trout populations in Colorado beaver ponds. Hydrobiol. 35(34) : 431-448.
- Rasmusson, D.I. (1941). Beaver-trout relationship in the Rocky Mountain region. Trans. N.-Amer. Wildl. Conf. 5 : 256-263
- Reese, K.F. & Hair, J.D. (1976). Avian species diversity in relation to beaver pond habitats in the Piedmont region of South Carolina. Proc. Ann. Conf. Southeast Assoc. Fish and Wildl. Agencies, vol. 30 : 437-447.
- Reid, D.G., Herero, S.M. & Code, T.E. (1988). River otters as agents of water loss from beaver ponds. J. Mammal. 69(1) : 100-107.
- Reid, K.A. (1952). Effects of beaver on trout waters. Md. Cons. 29(4) : 21-23.
- Retzer, J.L. (1955). Physical environmental effects on beaver in the Colorado Rockies. In : Proceedings, 35th annual conference of Western Association of State Game and Fish commissioners, June 16-18, Moran, WY : 279-287.
- Richard, P.B. (1983). Mechanisms and adaptation in the constructive behaviour of the beaver (*C. fiber* L.) Acta Zool. Fennica 174 : 105-108.
- Richard, P.B. (1985). Peculiarities on the ecology and management of the Rhodanian beaver (*Castor fiber* L.). Z. Angew. Zool. 72(1-2) : 143-152.
- Rosell, F. & Parker, H. (1995). Forvaltning av bever : dagens tilstand og fremtidig behav. Hogskolen : Telemark, Avdeling for økonomi - miijo-og idrettsfag, Bø, 137pp.
- Rupp, R.S. (1955). Beaver-trout relationship in the headwaters of Sunkhaze stream, Maine. Trans. Am. Fish. Soc. 84 : 75-85.
- Russell, I.C., Dare, P.J., Eaton, D.R. & Armstrong, J.D. (1996). Assessment of the problem of fish-eating birds in inland fisheries in England and Wales - Summary Report, Directorate of Fisheries research, Lowestoft (MAFF Project VC0104).
- Rutherford, W.H. (1955). Wildlife and environmental relationships of beavers in Colorado forests. J. For. 53(11) : 803-806.
- Schlosser, I.J. (1995). Dispersal, boundary processes and trophic level interactions in streams adjacent to beaver ponds. Ecology 76(3) : 908-925.
- Schulte, R. & Schneider, E. (1989). Dambuilding of European beavers, *Castor fiber* L. and its importance for the colonisation of fast running streams in the Eifel Mountains (FGR). Abstracts of the proceedings of the Fifth international theriological congress, Rome 22-29 August.
- Sedell, J.R., Swanson, F.J. & Gregory, S.V. (1985). Evaluating fish response to woody debris. in : Pacific Northwest stream habitat management workshop, 1984. [Hassler, J.J. (ed), Areata, CA : Humboldt Stoke University, pp 222-245]
- Semple, R.J. (1991). Atlantic salmon habitat survey : Enhancement opportunities and problems in the Dunbar stream, Nashwaak, New Brunswick. Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci. n° 2076.
- Shetter, D.S. & Whalls, M.J. (1955). Effect of impoundment on water temperatures of Fuller Creek, Montmorency County, Michigan. J. Wildl. Manage. 19(1) : 47-54.
- Sidorovich, V.E., Jedrzejewska, B. & Jedrzejewski, W. (1996). Winter distribution and abundance of mustelids and beavers in the river valleys of Bialowieza Primeval Forest. Acta Theriol. 41(2) : 155-170.
- Smith, A.E. (1950). Effects of water runoff and gradient on beaver in mountain streams. Ann Arbor, MI : University of Michigan. MS Thesis.
- Smith, B.H. (1980). Not all beaver are bad; or, an ecosystem approach to stream habitat management, with possible software applications. Proc. Ann. Meet., Colorado-Wyoming chapter Amer Fisheries Soc. 15 : 32-37.
- Smith, M.E., Driscoll, C.T., Wyskowski, B.J., Brooks, C.M. & Consentini, C.C. (1991). Modification of stream ecosystem structure and function by beaver (*Castor canadensis*) in the Adirondack Mountains, New York. Can. J. Zool. 69 : 55-61.
- Songster-Alpin, MS. & Klotz, R.L. (1995). A comparison of electron transport system activity in stream and beaver pond sediments. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52 : 1318-1326.

- Sprules, W.M. (1941). The effect of a beaver dam on the insect fauna of a trout stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 70 : 236-248.
- Swanston, D.N. (1991). Natural processes. in : Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats (Meehan, W.R. Ed.) American Fisheries Society Special, Publication 19. Bethesda, Maryland, USA.
- Thomas, J.D. (1962). The food and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) and its feeding relationships with the salmon parr (*Salmo salar* L.) and the eel (*Anguilla anguilla* L.) in the River Teify, west Wales. *J. Anim. Ecol.* 31 : 175-205.
- Tumlinson, R., Karnes, M. & King, A.W. (1982). The river otter in Arkansas. II : indications of a beaver-facilitated commensal relationship. *Arkansas Acad. Sci. Proc.* 36 : 73-75.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980). The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 : 130-137.
- W.G.F.T. (1996). West Galloway fisheries Trust. Progress Report January 1996.
- Wayne Bailey, R. & Stephens, R.F. (1951). Effects of beavers on fish. *West Virginia Conservation*, Sept. issue : 11-16.
- Wesche, T.A., Goertler, C.M. & Frye, C.B. (1987). Contribution of riparian vegetation to trout cover in small streams. *N. Am. J. Fish. Manage.* 7 : 151-153.
- White, D.S. (1990). Biological relationships to convective flow patterns within stream beds. *Hydrobiologia* 196 : 149-158.
- Wilsson, L. (1971). Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy* 8(3) : 113-266.
- Wing, L.W. (1951). *Practice of wildlife conservation*. John Wiley and Sons, Inc., New-York.
- Winkle, P.L., Hubert, W.A. & Rahel, F.J. (1990). Relations between brook trout standing stocks and habitat features in beaver ponds in southeastern Wyoming. *N. Amer. J. Fish. Manage.* 10 : 72-79.
- Woo, M.K. & Waddington, J.M. (1990). Effects of beaver dams on subarctic wetland hydrology. *Arctic* 43(3) : 223-230.
- Wright, S. (1944). Increasing the production of food for fish. *Trans Ninth N. Am. Wildlife Conf.* pp 190-196.
- Yeager, L.E. & Hill, R.R. (1954). Beaver management problems in western public lands. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* 19 : 462-479.
- Yeager, L.E. & Rutherford, W.H. (1957). An ecological basis for beaver management in the Rocky Mountain region. *Transactions of the North American Wildlife Conference* 22 : 269-299.
- Zadorina, V.M. (1989). Importance of adult insects in the diet of young trout and salmon. *J. Ichthyol.* 29(1) : 49-55.
- Zharkov, I.V. & Rodikov, V.P. (1975). Interrelationships of the beaver and otter in some biocenoses of the Pripyat Forest. in : *Transactions of the Voronezh State Preserve.*, Vol. 21 : 97-104.
- Zharkov, I.V. & Sokolov, V.E. (1967). The European beaver (*Castor fiber* L.1758) in the Soviet Union. *Acta Theriol.* 12(3) : 2746.
- Zurowski, W. (1987). Differences in effects of the European beaver re-introduction into the lowland and mountainous tributaries of the Vistula River. Abstracts : XVIII Congr. Int. Union of Game Biologists. Krak.
- Zurowski, W. (1989). Dam building activity of beavers on the mountainous streams. Abstracts : Fifth Int. Theriol. Congr. Rome, 1 : 316-317.