

RÉGIME ET TACTIQUE ALIMENTAIRES DE LA LOUTRE (LUTRA LUTRA) DANS LE MASSIF CENTRAL

*Seasonal diet and feeding tactics of the European otter (Lutra lutra)
in Central France*

R. LIBOIS*

* Unité de recherches zoogéographiques, Institut de Zoologie, Université de Liège,
quai Van Beneden, 22, 4020 Liège, Belgique

LOUTRE
RÉGIME ALIMENTAIRE
TACTIQUE ALIMENTAIRE
FRANCE

RÉSUMÉ. – Au cours de l'année 1991, des épreintes de Loutre ont été recherchées à chaque saison en différents points du bassin du Chavanon, rivière affluente de la Dordogne. Les restes d'au moins 3148 proies ont été identifiés. Le régime est dominé, en nombres, par des espèces de petite taille. Chabot, Epinoche, Vairon, Loche et Goujon représentent en effet plus de 50% des captures. Leur apport en termes de biomasse est cependant très faible (8%). En fait, c'est la Truite, les Cyprinidés de grande taille et les vertébrés homéothermes qui fournissent l'essentiel de la ration alimentaire. Le régime montre des différences spatiales plus importantes que les variations saisonnières. Les Grenouilles apparaissent principalement au printemps, les Couleuvres exclusivement en été et en automne. Le Goujon et les Insectes sont également plus abondants en été et en automne, tandis que les Perches et les gros Cyprinidés sont plutôt des proies hivernales et printanières. Cette recherche confirme le caractère très opportuniste de la Loutre et le fait qu'elle pêche plutôt sur le fond et le long des berges qu'en pleine eau.

OTTER
DIET
FEEDING TACTICS
FRANCE

ABSTRACT. – Otter spraints were collected in 1991 on a seasonal basis in the river Chavanon catchment, a tributary of the river Dordogne, in central France. Small sized species (bullhead, three-spined stickleback, gudgeon and minnow) are the most numerous items in the diet: they account for more than 50% of the 3148 identified preys. However, when expressed in relative biomass, their importance falls down (8%). In fact, the brown trout, large cyprinid fish, birds and mammals make up the bulk of the diet. We found strong differences linked to the general habitat types and also seasonal ones. Frogs are mainly preyed upon during the spring whereas the snakes are exclusively taken in the summer and autumn months. Gudgeon and insects are also mainly summer and autumn preys. Perch and large cyprinid fish remains are more frequent during winter and even spring. The present results confirm the opportunistic way of predation of the otter and the fact that its hunting takes place more on the bottom and along the river banks than in the open water.

INTRODUCTION

Espèce menacée à travers toute l'Europe occidentale, la Loutre demeure cependant bien représentée dans certaines régions. Le facteur alimentaire, sans être le seul en cause, est incontestablement de toute première importance dans le maintien de certains noyaux de population. Une meilleure compréhension de l'exploitation des ressources alimentaires par les Loutres devrait en principe permettre d'élaborer plus efficacement une stratégie de protection.

Si l'on en juge par l'abondance des indices qu'il est possible de trouver sur certains réseaux hydrographiques, la petite population qui vit entre Creuse, Corrèze et Puy-de-Dôme doit être assez prospère. La Loutre y regagne même du terrain, notamment à l'ouest et au sud, vers le Limousin et vers les Cévennes (Fonderflick *et al.*, 1995).

En dépit des nombreux travaux réalisés sur le régime alimentaire de la Loutre, dont il est possible de trouver de bonnes synthèses (Chanin 1985, Mason & Macdonald 1986), aucune recherche de quelqu'envergure n'a été réalisée dans les milieux oligotrophes de France. Nous avons

donc estimé qu'il n'était pas inutile d'étudier la question, précisément dans une région comme celle-là et en utilisant la méthode déjà employée dans le Marais Poitevin qui permet une approche très complète du problème.

Zone d'étude

Le site d'étude est constitué par le bassin du Chavanon, affluent de la Dordogne en amont du barrage de Bort-les-Orgues (Fig. 1). Il se localise à la limite des départements de la Creuse, de la Corrèze et du Puy-de-Dôme. Le Chavanon est une rivière rapide, coulant dans une vallée très encaissée aux flancs boisés. Cette rivière impétueuse naît de la confluence de la Ramade et de la Méouzette, au cours plus lent, qui coulent, de même que leurs affluents, sur le flanc oriental du Plateau de Millevaches, à une altitude comprise entre 800 et 675 m (naissance du Chavanon). En tête de bassin, les ruisseaux ont été barrés ce qui a donné naissance à de très nombreux étangs. Le substrat est granitique et les sols du plateau sont de qualité agronomique médiocre, tourbeux en maints endroits.

Le paysage est largement dominé par des formations boisées (hêtraies, plantations de résineux) et par des prairies humides utilisées comme pâtures. De petits hameaux constitués de groupes de fermes représentent les seules sources de pollution possible pour ces rivières dont la qualité biologique est excellente. La faune piscicole est très diversifiée étant donné la présence de différents faciès : les étangs hébergent les habituels Cyprinidés (Carpe, *Cyprinus carpio*, Tanche, *Tinca tinca*, Gardon, *Rutilus rutilus*, Rotengle, *Scardinius erythrophthalmus*) ainsi que des Perches, *Perca fluviatilis*, et le Sandre, *Stizostedion lucioperca* (étang de la Ramade), tandis que les rivières abritent des Cyprinidés rhéophiles (Chevaine, *Leuciscus cephalus*, Vandoise, *L. leuciscus*), la Loche franche, *Noemacheilus barbatulus*, la Truite, *Salmo trutta* et le Chabot, *Cottus gobio*. Vairon, *Phoxinus phoxinus* et Goujon, *Gobio gobio*, semblent également abondants.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons réalisé 4 campagnes de récolte d'échantillons, une par saison (fin décembre, début avril, mi-juillet et début novembre), sur l'ensemble du bassin oriental du Chavanon. Les sites de récolte (Fig. 1) ont

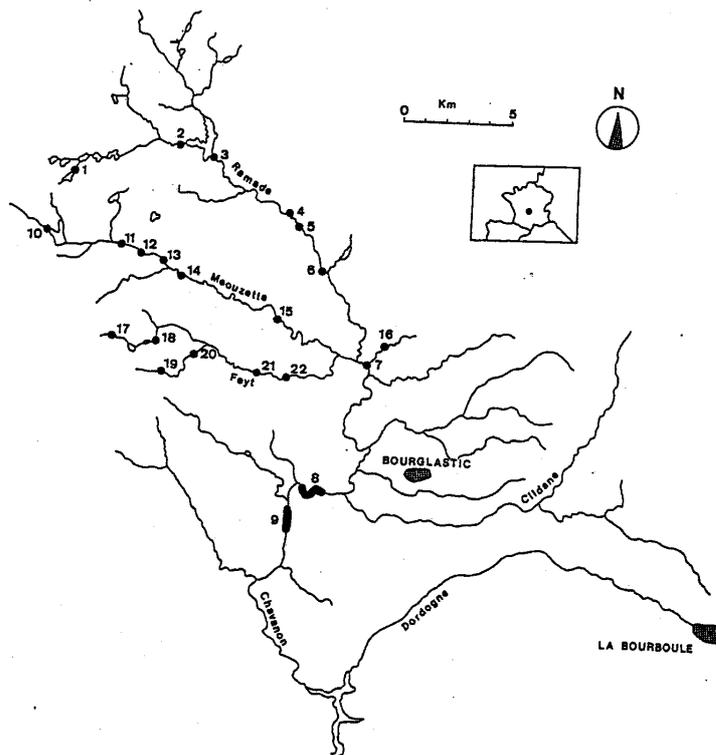


Fig. 1. — Carte du bassin du Chavanon indiquant les points de récolte des échantillons.
Map showing the geographical distribution of the sampling points.

été choisis non seulement en fonction des possibilités d'accès mais surtout de manière à échantillonner correctement les différents types de milieux aquatiques présents : rivières encaissées au fond caillouteux avec de nombreuses zones de rapides (Ramade : 4, 5, 6, Chavanon : 7, 8, 9; Méouzette aval : 15 et Feyt aval : 21, 22); rivières de plateau, plus lentes, coulant sur des sédiments fins (Méouzette : 11, 12, 13, 14; Feyt amont : 20), étangs oligotrophes (18, 19) ou plutôt mésotrophes (1, 2, 3, 10) et têtes de bassin (16, 17). La répartition des échantillons récoltés par saison et par site est indiquée au tableau I.

Tabl. I. - Nombre d'épreintes récoltées saisonnièrement aux différents sites d'échantillonnage.

Number of spraints collected seasonally at each sampling point.

Site n°	Hiver Winter	Printemps Spring	Été Summer	Automne Autumn	Type de milieu Habitat type
1	1	4	7	4	étang mésotrophe
2	18	8	1		étang mésotrophe
3	1	5	2	5	étang mésotrophe
4	3	9	7	11	rivière rapide
5	1	3	3	3	rivière rapide
6	8	17	16	14	rivière rapide
7	2	12	20	21	rivière rapide
8	14	13	22	23	rivière rapide
9	4	13	22	17	rivière rapide
10	12	14	2	11	étang mésotrophe
11	6	8	5	6	rivière lente
12	7	3	8	3	rivière lente
13	7	16	9	9	rivière lente
14	12	16	12	10	rivière lente
15	9	16	10	16	rivière rapide
16	1				tête de bassin
17	1	1			tête de bassin
18	1	2	4	7	étang oligotrophe
19	14	9	12	18	étang oligotrophe
20	3	4	7	4	rivière lente
21	7	11	14	11	rivière rapide
22	2	4	4	4	rivière rapide
TOTAL	134	186	187	197	

Les épreintes récoltées ont été traitées suivant la méthode décrite précédemment. L'identification des proies, l'étude de leur taille et l'estimation de leur biomasse ont également été réalisées comme dans nos précédents travaux (Libois *et al.*, 1987; Libois & Rosoux, 1991; Libois *et al.*, 1991). Les résultats seront exprimés en occurrences relatives, en abondances relatives et en biomasses relatives. L'utilisation des occurrences relatives permet la comparaison avec de nombreuses études antérieures mais présente l'inconvénient de surestimer les proies régulières et peu abondantes par rapport aux proies abondantes mais dont la fréquence d'apparition est moindre. L'expression des résultats en biomasses relatives est la seule qui permette d'apprécier l'impact biocénotique du prédateur et d'identifier les ressources les plus importantes pour lui (Libois *et al.*, 1987).

Malgré un effort de prospection identique à chaque saison, la distribution de fréquence des épreintes par station n'est pas homogène. Ceci nous interdit de rechercher d'éventuelles variations saisonnières sur les résultats bruts.

C'est pourquoi nous avons réalisé une analyse des correspondances où les échantillons de chaque site ont été regroupés par saison pour former les lignes du tableau (observations élémentaires). Lorsque les échantillons ainsi sommés ne comprenaient pas au moins 10 proies, ils ont été écartés de l'analyse. Les échantillons ont été caractérisés uniquement par leur contenu, l'abondance de chaque espèce-proie constituant une variable. La Brème commune (*Abramis brama*) et le Carassin (*Carassius carassius*) ont cependant été omis, étant donné qu'ils ne sont apparus qu'une fois en un exemplaire. Les variables ont été découpées en 2 classes (présence/absence) ou en 3 (absence, importance inférieure à 10% et supérieure à 10%) pour les espèces les plus abondantes (Truite, Chabot, Perche, Loche franche, Goujon, vairon, *Cyprinidae* indéterminés et Batraciens, *Anura*). Le tableau a été analysé au moyen d'un programme du logiciel biomeco (Groupe biométrie, 1988).

RÉSULTATS

Aperçu général du régime alimentaire

Comme l'indiquent les Tabl. II et III, le régime de la Loutre sur le bassin du Chavanon est extrêmement varié. Il n'est pratiquement aucune espèce de Poisson présente dans la région qui ne figure au menu. Le Sandre est l'exception remarquable.

L'espèce la plus fréquente (F : 14%) et la plus abondante (A : 17%) est le Chabot, Poisson benthique vivant dans les rivières claires et rapides à fond caillouteux. Avec d'autres espèces de petite taille (Epinoche, *Gasterosteus aculeatus* (F : 3% et A : 10%), Vairon (F : 6% et A : 8%), Loche (F : 8% et A : 7%), Goujon (F : 6% et A : 7%)), il forme près de la moitié des proies. En biomasse cependant, ces espèces ne représentent qu'un peu plus de 8% du régime. En fait, les proies les plus importantes pour la Loutre sont la Truite (B = 21,5%), les gros Cyprinidés (B = 18,5%) ainsi que les Oiseaux et Mammifères. Ensemble, ces catégories alimentaires comptent en effet pour plus de 50% de l'apport pondéral.

Parmi les proies autres que les Poissons, les animaux liés aux milieux aquatiques dominent nettement. Néanmoins, il est surprenant de constater la présence d'Etourneaux (*Sturnus vulgaris*), d'un Pic (*Picus sp.*), de Courtilières (*Gryllotalpa gryllotalpa*), de géotrupes (*Geotrupes sp.*) et même d'un porcelet (*Sus domesticus*) (Tab. III). Il est possible que ce dernier ait été dévoré à l'état de charogne fraîche.

Tabl. II. - Aperçu général du régime alimentaire de la Loutre dans le bassin du Chavanon.
 General view of the otter diet in the catchment of the river Chavanon.

		Occurrence (n)	Abondance (n)	Biomasse (grammes)	Occurrence relative	Abondance relative	Biomasse relative
<i>Salmo trutta</i>	Truite fario	181	229	14000	9,25	7,27	21,53
<i>Esox lucius</i>	Brochet	30	25	6350	1,53	0,79	9,76
<i>Cottus gobio</i>	Chabot	279	544	1940	14,26	17,26	2,98
<i>Perca fluviatilis</i>	Perche	180	277	2820	9,20	8,80	4,34
<i>Lepomis gibbosus</i>	Perche-soleil	13	21	100	0,66	0,67	0,15
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Épinoche	85	311	515	3,32	9,88	0,79
<i>Noemacheilus barbatulus</i>	Loche franche	157	228	485	8,02	7,24	0,75
Cyprinidae indéterminés		183	193	12000	9,35	6,13	18,45
<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon	82	112	2000	3,17	3,56	3,08
<i>Scard. erythrophthalmus</i>	Rotengle	20	27	450	1,02	0,86	0,69
<i>Tinca tinca</i>	Tanche	66	154	2180	3,37	4,89	3,35
<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe	37	42	2930	1,89	1,33	4,51
<i>Carassius auratus</i>	Carassin	2	2	10	0,10	0,06	0,02
<i>Abramis brama</i>	Brème commune	1	1	5	0,05	0,03	0,01
<i>Leuciscus leuciscus</i>	Vandoise	5	6	45	0,28	0,19	0,07
<i>Leuciscus cephalus</i>	Chevaline	22	27	2000	1,12	0,86	3,08
<i>Alburnus alburnus</i>	Ablette commune	3	46	25	0,15	1,46	0,04
<i>Leucaspis delineatus</i>	Able de Haeckel	11	18	30	0,56	0,57	0,05
<i>Phoxinus phoxinus</i>	Valron	114	254	510	5,83	8,07	0,78
<i>Gobio gobio</i>	Goujon	115	219	1880	5,86	6,96	2,89
<i>Rana</i> sp.	Granouilles	169	203	3680	9,66	6,45	5,66
<i>Natrix</i> sp.	Couleuvres	12	9	1350	0,81	0,29	2,08
Aves	Oiseaux	21	13	2900	1,07	0,41	4,46
Mammalia	Mammifères	29	16	5600	1,48	0,51	8,61
Invertebrata	Invertébrés	160	171	1230	8,18	5,43	1,89
TOTAL		1957	3148	85035			

Variations spatiales et saisonnières de l'abondance des proies

Analyse des correspondances

Les valeurs propres extraites par les 3 premiers axes représentent respectivement 12,3, 10,5 et 7,6% de la variabilité totale des données.

La Fig. 2 montre qu'à l'intérieur d'une même station, les variations sont faibles d'une saison à l'autre. Les points relatifs à chaque site, à l'exception des n° 4, 7, 12 et 14, sont, en effet, assez bien regroupés. L'axe 1 (F1) isole les stations 1, 2, 3 et 10, situées au voisinage d'étangs mésotrophes où est pratiquée la pisciculture de Cyprinidés (Gardon, Tanche, Carpe) et de voraces (Perche fluviatile, Sandre, Brochet, *Esox lucius*). A l'opposé, se projettent 2 sites de récolte (18 et 19) qui sont des étangs oligotrophes de plus petite taille où sont élevées Truites farios en compagnie de Tanches et de Carpes. Entre ces deux groupes, se projettent toutes les stations de rivière. L'axe 2 (F2) sépare les faciès lentiques, à gauche, des faciès lotiques, à droite. Il est à noter que les différentes stations d'un même sous-bassin se regroupent dans des ensembles cohérents dont certains se recouvrent partiellement.

Les variables qui contribuent le plus à la construction des axes factoriels 1 à 3 sont reprises au Tableau IV et leur projection représentée Fig. 3. Sont également reprises les catégories alimentaires dont la variabilité est expliquée à plus de 25% par un de ces axes.

L'axe F1 oppose les régimes où l'on trouve le Gardon, le Rotengle, le Brochet et de nombreuses

Tabl. III. - Liste des Mammifères, Oiseaux et Invertébrés identifiés dans le régime de la Loutre (abondances).
 List of the rare prey found in the spraints (mammals, birds and invertebrates : numbers).

Mammalia	
Lagomorphe	2
<i>Ondatra zibethicus</i>	4
<i>Arvicola</i> sp.	7
<i>Micronis agrestis</i>	1
Microtidae indéterminés	1
Porcelet	1
Aves	
Anatidae indéterminés	1
<i>Anas platyrhynchos</i>	1
<i>Ardea cinerea</i>	1
<i>Rallus aquaticus</i>	1
<i>Gallinula chloropus</i>	1
Ralliforme indéterminés	1
<i>Picus</i> sp.	1
<i>Sturnus vulgaris</i>	4
Indéterminés	2
Invertebrata	
Mollusques	2 (<i>Lymnaea</i> sp. et <i>Helicidae</i>)
Crustacés	52 (Écrevisses)
Arachnides	1
Insectes indéterminés	5 (dont 4 larves)
Odonates (larves)	7
Trichoptères (larves)	1
Orthoptères	
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	2
Acridoidea	1
Hemiptères	
Cryptocérites	4
Hyménoptères	1
Coléoptères	19
Dytiscidae indéterminés	13
Dytiscidae (larves)	6
<i>Dytiscus</i> sp.	19
Carabidae	4 dont 1 <i>Harpalinae</i>
Scarabaeidae	4 dont 2 <i>Geotrupes</i> sp.
Staphylinidae	1 (<i>Staphylininae</i>)
Coccinellidae	1 (<i>Coccinella</i> sp.)

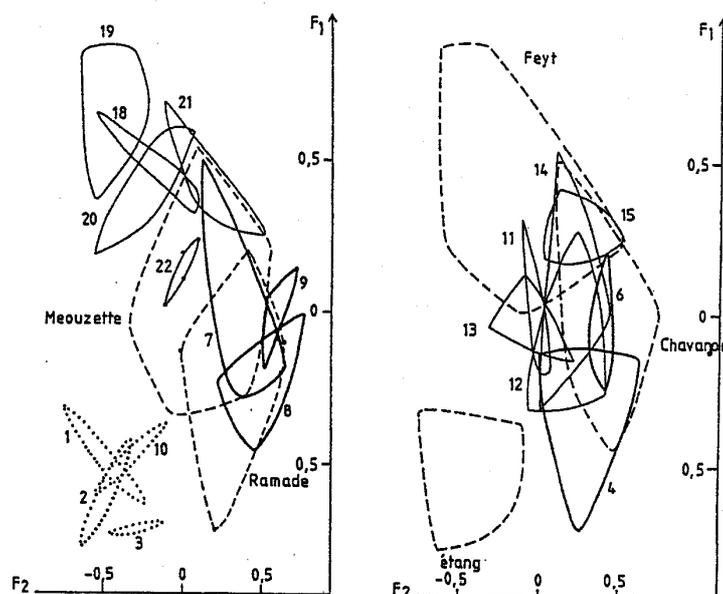


Fig. 2. — Analyse des Correspondances : projection des observations dans le plan F1 X F2. Les numéros des stations sont ceux de la fig. 1. Les groupes de stations représentés en pointillés (---) sont désignés par le nom de chaque sous-bassin. A droite : stations de la Ramade (—) et de la Méouzette (---). A gauche : stations du Feyt (----), du Chavanoz (—) et des étangs I (...).

Correspondence Analysis : mapping of the observations on the F1 X F2 axes. Numbers : sampling points as shown in fig. 1. Dotted lines (---) : groups of sampling points from the same river (with its name). Right : sampling points of the rivers Ramade (—) and Méouzette (---). Left : Sampling points of the rivers Feyt (----), du Chavanoz (—) and of the ponds I (...).

Perches à ceux où l'Épinoche est présente, la Loche franche abondante et la Truite en quantité moyenne. Au centre, on passe graduellement de régimes dominés par de petites espèces de rivières assez lentes à fond graveleux (Vairon, Goujon) à ceux de rivières plus rapides à débit plus important où dominant Truite, Chabot, Vandoise et Chevaine (F1). L'axe F2 sépare nettement les espèces des milieux d'eau lente (Cyprinidés, Brochet), des Poissons d'eau courante (Truite, Chabot, Cyprinidés rhéophiles), ce qui est conforme à l'ordonnance des stations tel que décrit plus haut. Ces observations se confirment à l'examen du tableau V où l'abondance des différentes espèces de proies a été détaillée par groupe de stations.

Variations saisonnières

De toute évidence, le régime de la Loutre semble donc beaucoup plus influencé par les caractéristiques du peuplement piscicole de chaque station que par une certaine saisonnalité.

Cette première conclusion doit cependant être tempérée. En effet, même si la Fig. 4 montre que l'étalement des nuages correspondant aux saisons est très important et que leur recouvrement est presque total, les barycentres de ces nuages sont nettement distincts et s'alignent suivant une des diagonales du plan. Nous avons cependant vu que

Tab. IV. — En haut, analyse des correspondances : valeurs des contributions absolues des principales variables. En bas, variations saisonnières de la taille des Poissons consommés.

Upper part, reciprocal averaging : absolute contributions of the main contributing variables. Below, seasonal variations in the size of the fish eaten by the otter.

		F1	F2	F3
PER	<i>Perca fluviatilis</i>	12,2	9,8	11,3
LOF	<i>Noemacheilus barbatulus</i>	11,8	(2)	(1,8)
TRF	<i>Salmo trutta</i>	10,3	11,2	(1,9)
VAI	<i>Phoxinus phoxinus</i>	10	(2,0)	(0,3)
GAR	<i>Rutilus rutilus</i>	9,1	(1,2)	(3,1)
EPI	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	8,3	(0,3)	4,8
GOU	<i>Gobio gobio</i>	7,1	(3,6)	14,5
CHA	<i>Cottus gobio</i>	(1,2)	16,7	9,7
ABH	<i>Leuciscus delmeietus</i>	(2,2)	7,4	(0,1)
TAN	<i>Tinca tinca</i>	(0,7)	7,2	-
CHE	<i>Leuciscus cephalus</i>	(0,9)	8,1	-
BAT	<i>Anura (Rana sp.)</i>	(1,9)	(5,5)	17,7
REP	<i>Reptilia (Natrix sp.)</i>	(1,8)	(0,5)	15

Ensemble des poissons	A < H, P, E	
Truite fario	A < H, P	P > E*
Chabot	A < H, P, E	
Perche fluviatile	A > H	P < E, A, H
Épinoche	A < H, P, E	
Loche franche	E > A	
Ensemble des Cyprinidés	A < H, P, E	
Gardon	H > P	
Goujon	P < E*, A	
Vairon	A > H	
Carpe	H < P	
Tanche	Aucune différence	

A: Automne; E: Été; H: Hiver; P: Printemps

*: test significatif pour $p < 0,05$;

dans les autres cas, il est significatif pour $p < 0,01$

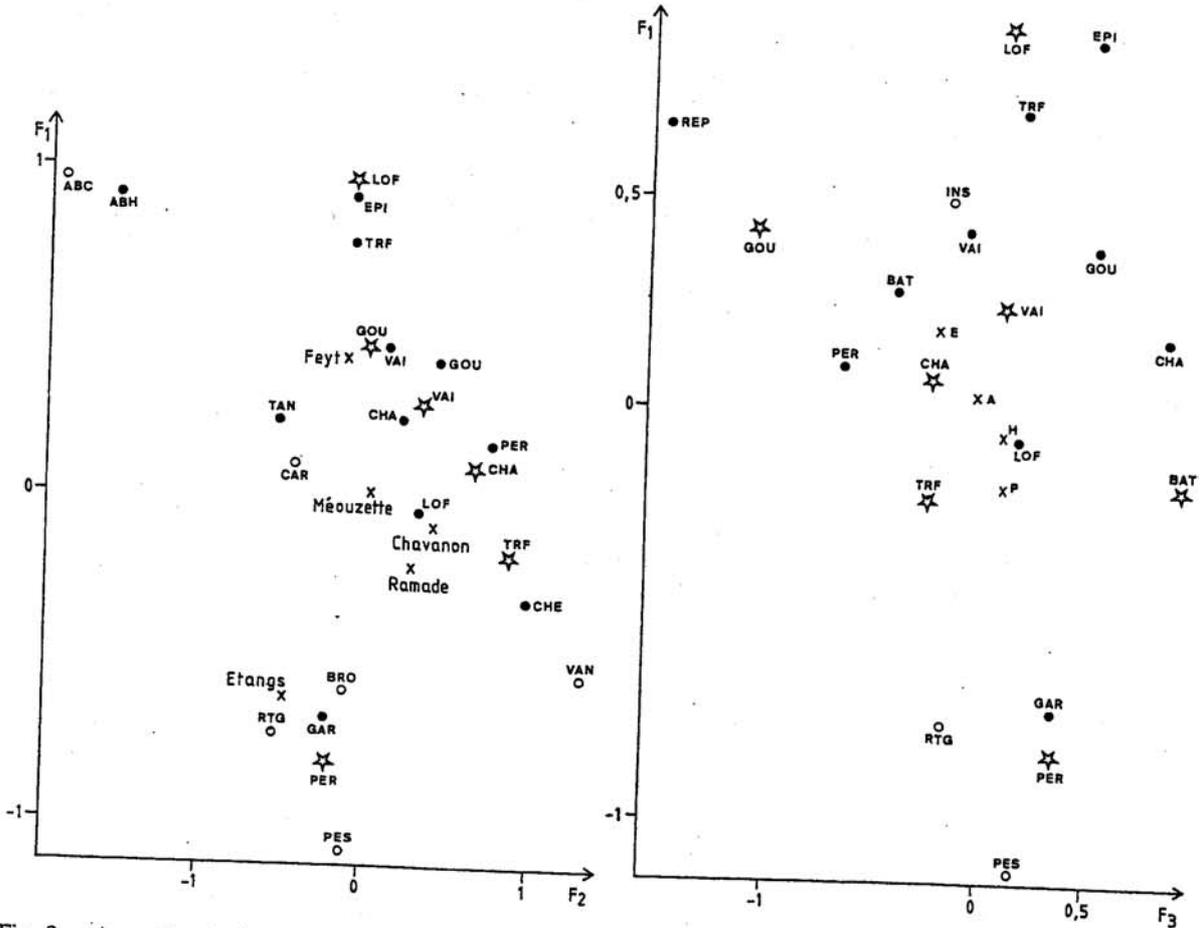


Fig. 3. - A gauche, Analyse des Correspondances : projection des principales variables dans le plan F1 X F2. ABC : Ablette commune; ABH : Able de Haeckel, BRO : Brochet; CAR : Carpe; CHA : Chabot; CHE : Chevaine; EPI : Epinoche; GAR : Gardon; GOU : Goujon; INS : Insectes; LOF : Loche franche; PER : Perche fluviatile; PES : Perche-soleil; RTG : Rotengle; TAN : Tanche; TRF : Truite fario; VAI : Vairon; VAN : Vandoise; X : barycentres des sous-bassins. O : Présence (variables à contribution relative élevée); ● : Présence ou abondance faible à moyenne; ☆ : grande abondance (variables à contribution absolue élevée).

A droite, Analyse des Correspondances : projection des principales variables dans le plan F1 X F3. Même légende qu'à la fig. de gauche. A. : Automne; E : Été; H : Hiver; P : Printemps.

On the left, *Reciprocal averaging* : mapping of the main variables on the F1 X F2 axes. ABC : Common bleak; ABH : rain bleak; BRO : pike; CAR : carp; CHA : bullhead; CHE : chub; EPI : Three spined stickleback; GAR : roach; GOU : Gudgeon; INS : Insects; LOF : Stone loach; PER : common perch; PES : Bluegill; RTG : rudd; TAN : tench; TRF : brown trout; VAI : mimow; VAN : dace. O : Presence (high relative contribution variables); ● : Presence or low to medium abundance; ☆ : Great abundance (high absolute contribution variables).

On the right, *Reciprocal averaging* : mapping of the main variables on the F1 X F3 axes. Same legend as on the left. A : Autumn, E : Summer; H : Winter, P : Spring.

les stations 1, 2, 3 et 10 n'ont livré, en été, que de trop rares échantillons (Tab. I). Comme elles se caractérisent par une position singulière dans le plan F1/F2, le décalage du barycentre ETE vers des valeurs élevées de F1 est peut-être la conséquence d'un artefact.

Néanmoins, nous pouvons constater (Fig. 4) que les barycentres saisonniers des stations 4, 7, 12 et 14, qui montrent dans le plan F1/F2 les variations les plus grandes, s'alignent sur la même

diagonale et dans le même ordre. Il est donc pertinent de tenter l'interprétation du plan F1/F3 en termes de variations saisonnières.

Les régimes estivaux se caractérisent par la présence de Reptiles et par l'abondance de petits Poissons benthiques : Loche, Goujon, Chabot. Ils sont également les plus riches en Vairons et en Insectes. A l'opposé, les régimes printaniers comprennent plus de Perches et de Batraciens. Automne et hiver occupent des positions intermédiaires.

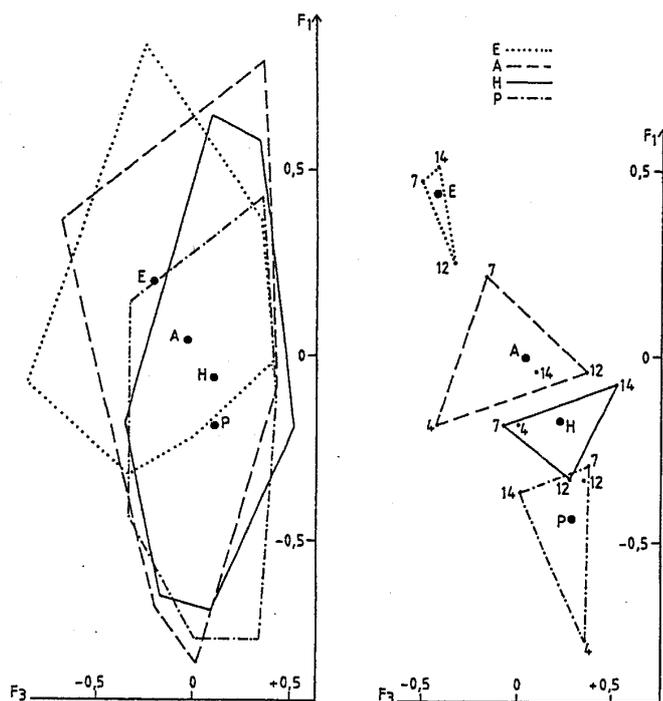


Fig. 4. - Analyse des Correspondances : projection des observations dans le plan $F_1 \times F_3$. Les points symbolisent les barycentres saisonniers. A : Automne ; E : Été ; H : Hiver ; P : Printemps. A gauche : ensemble des stations ; à droite : stations 4, 7, 12 et 14.

Reciprocal averaging : mapping of the observations on the $F_1 \times F_3$ axes. Black dots : seasonal centres of gravity A : Autumn ; E : Summer ; H : Winter ; P : Spring. Left : all the points ; right : sampling points 4, 7, 12 and 14.

diaires, marquant une transition progressive entre été et printemps.

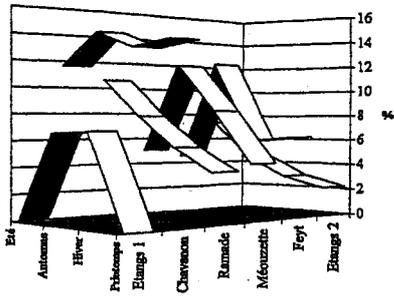
Ces observations sont confirmées par le résultat de tests de χ^2 effectués sur les données saisonnières de l'abondance regroupées par sous-bassin hydrographique (Chavanon : $\chi_{48}^2 = 526,5$; Ramade : $\chi_4^2 = 69,7$; Méouzette $\chi_{30}^2 = 126,5$; $\chi_{21}^2 = 57,2$; étangs : $\chi_{15}^2 = 46,5$; $p < 0,001$ pour tous les tests effectués). En bref, au printemps, la Loutre prend nettement plus de Grenouilles, de Perches et de gros Cyprinidés, c'est en cette saison aussi que les Truites, les Tanches et les Insectes sont les moins abondants. En été, le régime s'enrichit significativement en Goujons, Loches, Ecrevisses et Insectes, localement en Vairons. Il est en revanche déficitaire en Perches, gros Cyprinidés (LT 10 cm) et Epinoches. L'automne est pauvre en Perches, gros Cyprinidés et Grenouilles. Truites, Tanches et Chabots atteignent leurs proportions les plus élevées. En hiver, gros Cyprins, Loches, Epinoches, et surtout Perches sont plus abondants alors que diminue la proportion des Ecrevisses, des Insectes, des Chabots et des Goujons. La Truite demeure encore abondante, nettement plus qu'au printemps (Fig. 5).

Etude de la taille des Poissons-proies

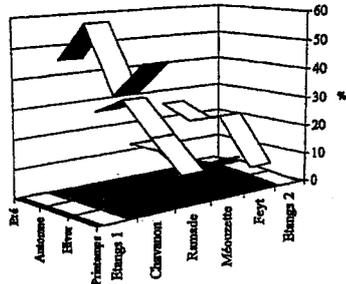
La Fig. 6 montre que les Poissons consommés par la Loutre ont une taille comprise entre 2 et 68 cm mais la moitié d'entre eux n'atteint pas 7 cm et seuls 20 % dépassent 10 cm. Cela s'explique évidemment du fait que la taille adulte des espèces les plus mangées dépasse rarement ces valeurs. Comparant entre elles les fonctions de distribution de fréquence de la taille établies pour chaque saison (classes de taille de 1 cm ; test de Kolmogorov-Smirnov), nous constatons qu'en automne, la proportion de petits individus est nettement plus importante qu'aux autres saisons ($p < 0,01$).

Pour les espèces dont les effectifs étaient suffisants ($n > 100$, Carpe exceptée), nous avons effectué le même type de comparaison. Aucune différence n'a été mise en évidence pour la Tanche mais, pour la Truite, le Chabot, l'Epinoche et la Loche, la proportion de petits individus est supérieure en automne. Les Truites prises en été sont également plus petites qu'au printemps. Ces variations qui affectent les principales espèces-proies expliquent les différences observées dans la comparaison des fonctions de distribution saisonnières globales. D'autres différences apparais-

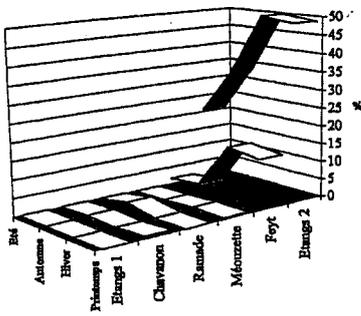
TRUITE



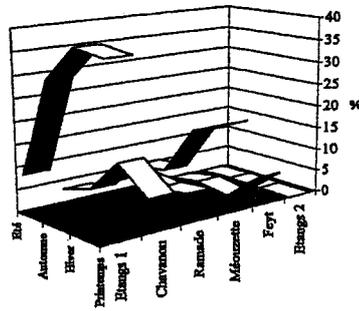
CHABOT



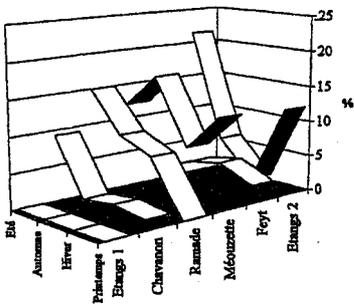
EPINOCHÉ



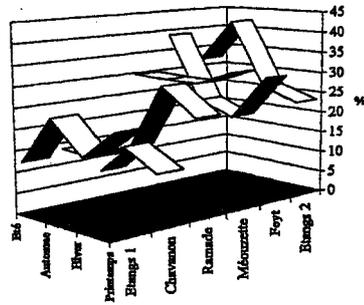
PERCHE FLUVIALE



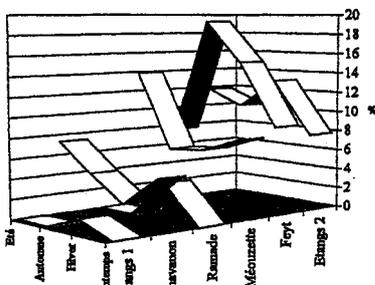
GOUJON



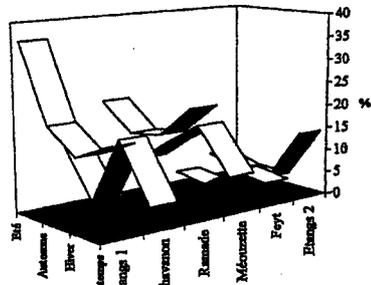
PETITS CYPRINIDES (LT < 10 cm)



LOCHE FRANCHE



GRANDS CYPRINIDES (LT > 10 cm)



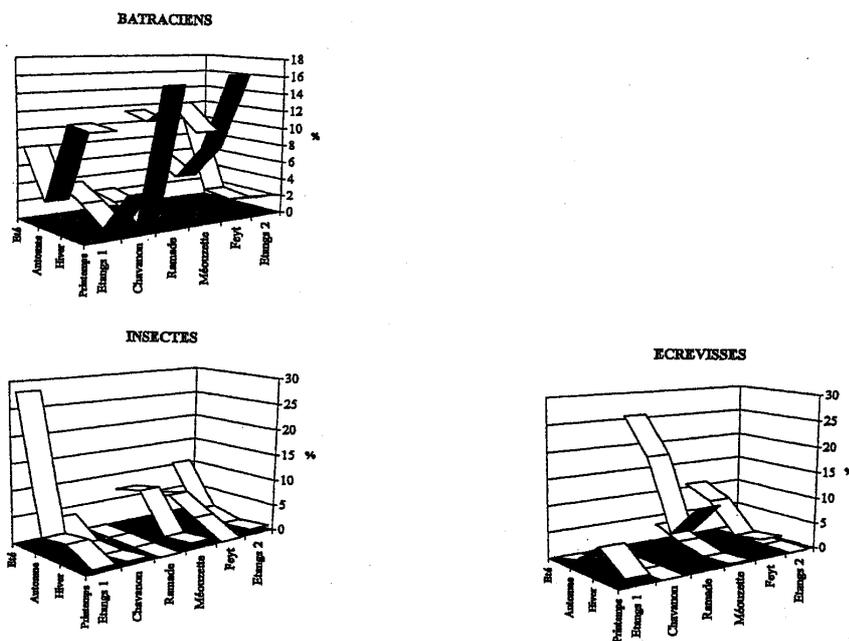


Fig. 5. – Illustration des variations saisonnières et spatiales du régime (abondances relatives).
Different cases of seasonal and spatial variations in the otter diet (relative abundances).

sent toutefois : Carpes hivernales plus petites que les printanières, Goujons printaniers plus petits que ceux de la bonne saison... (Tabl. IV et Fig. 6).

DISCUSSION

Variations spatiales du régime

En l'absence de données récentes sur l'ichthyofaune des rivières étudiées, il est assez difficile de comparer le régime de la Loutre aux ressources disponibles et de tirer directement des conclusions sur l'éventualité d'une prédation sélective. Nous avons dû aborder la question par des voies détournées, notamment en veillant à prendre des échantillons dans des milieux variés. Kruuk & Moorhouse (1990) ont mis en évidence de fortes différences dans la composition des régimes de Loutres chassant dans des milieux spatialement proches mais écologiquement différents. Leurs conclusions reposent sur des observations visuelles directes et non sur des analyses d'épaves.

Notre approche peut donc paraître surprenante puisqu'à première vue, le contenu d'une épave déposée à un endroit ne correspond pas nécessairement à des proies pêchées à proximité. Il est en effet bien connu que l'étendue d'un domaine vital de Loutre est importante (de l'ordre d'une dizaine

de km de berges : Erlinge, 1968; Green *et al.*, 198; Rosoux, comm. pers.). Cependant, lorsqu'elle est en prospection alimentaire, la Loutre progresse assez lentement (1 à 2 km/h) et nous avons observé sur des Loutres captives que le transit digestif était extrêmement rapide pour les petits Poissons : de 1 à 2 heures seulement (De-looz *et al.*, 1991). Ces deux éléments permettent de penser que les épaves trouvées à un endroit donné peuvent effectivement correspondre à des proies capturées non loin de là.

Ceci explique sans doute que dans la petite zone étudiée, le régime varie de manière importante d'un milieu à l'autre. Il n'est donc pas surprenant que nos résultats divergent de ceux de Bouchardey (1986) pour la même région (4 fois moins souvent de Truites, fréquence double de Cyprinidés et de Chabots dans la présente étude), étant donné que nos stations de récolte ne sont pas situées sur les mêmes cours d'eau.

Variations saisonnières

Exploitation du milieu

Le fait que nous n'ayons trouvé que très peu d'épaves au voisinage des grands étangs en été et en automne suggère également un schéma sai-

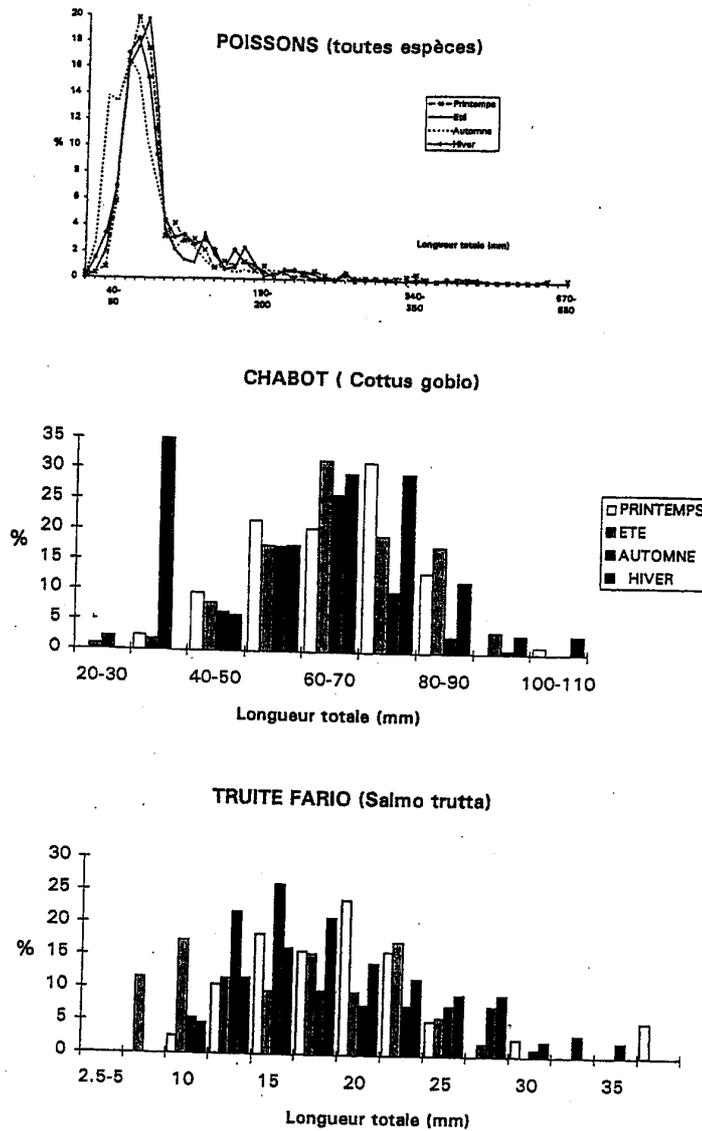


Fig. 6. — Variations saisonnières de la taille des proies capturées. En haut, Poissons, toutes espèces confondues; au milieu, Chabot; en bas, Truite.

Seasonal variations in the prey size. Above, All species of fish; middle, bullhead; below, brown trout.

sonnier d'exploitation des différents milieux. En période de hautes eaux (crues hivernales et printanières), la Loutre exploiterait beaucoup plus la partie amont des bassins hydrographiques où se trouvent les étangs. Au printemps, elle y profiterait de la reproduction des Cyprinidés et des Grenouilles, ce qui est également attesté par Bouchardy (1986) pour la même région. En été et en automne, quand les eaux sont beaucoup plus basses, les étangs, par ailleurs perturbés par des activités touristiques (pêche sportive, baignade, canotage), semblent abandonnés au profit du cours inférieur des rivières. Les faibles niveaux d'eau rencontrés à cette époque y favorisent certaine-

ment la capture des Poissons, notamment des petites espèces de fond (Chabot, Loche, Goujon) mais aussi de la Truite.

Variations de l'abondance des proies

En dépit du fait que les variations saisonnières observées ne concordent pas toujours d'une station à l'autre, il est manifeste que le régime de la Loutre s'adapte saisonnièrement aux fluctuations d'abondance ou d'accessibilité de certaines proies. En hiver, elle ne dédaigne d'ailleurs pas la charogne, ce qui est attesté par la découverte des restes d'un porcelet dans quelques épreintes

Tabl. V. – Abondances relatives des différentes proies sur les différents ensembles hydrographiques.
Relative abundances of the different prey species summarized by river.

Stations n°	Chavanon 7,8,9	Feyt 20,21,22	Méouzette 11,12,13 14,15	Ramade 4,5,6	Etangs I 1,2,3 10	Etangs II 18,19	
N	655	360	739	242	374	766	
<i>Salmo trutta</i>	Truite fario	12,98	6,94	7,04	6,61	4,01	4,44
<i>Esox lucius</i>	Brochet	0,46		0,95	1,65	2,94	
<i>Cottus gobio</i>	Chabot	49,62	20,28	10,96	21,07		1,70
<i>Perca fluviatilis</i>	Perche	5,34	1,67	12,72	5,37	33,96	0,13
<i>Lepomis gibbosus</i>	Perche-soleil	1,22			2,69	1,60	
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Épinoche	0,31	6,94	0,27	0,41		36,68
<i>Noemacheilus barbatulus</i>	Loche franche	5,34	11,94	8,53	0,83	0,53	10,84
Cyprinidae indét.		8,55	2,22	6,09	14,88		6,68
<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon	1,37	0,26	4,33	2,48	16,84	0,13
<i>Scard. erythrophthalmus</i>	Rotengle	0,15	0,56	0,41	1,24	4,81	
<i>Tinca tinca</i>	Tanche		5,28	2,17	0,83	5,35	12,53
<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe		2,50	0,81	1,65	2,14	2,06
<i>Carassius carassius</i>	Carassin			0,27			
<i>Abramis brama</i>	Brème commune					0,27	
<i>Leuciscus leuciscus</i>	Vandoise	0,31		0,27	0,83		
<i>Leuciscus cephalus</i>	Chevaline	0,92		0,95	4,55	0,27	0,13
<i>Alburnus alburnus</i>	Ablette commune					0,27	5,87
<i>Leuciscus deloneatus</i>	Able de Haeckel		0,26			1,07	1,70
<i>Phoxinus phoxinus</i>	Vairon	5,04	19,17	13,80	4,96	0,53	5,74
<i>Gobio gobio</i>	Goujon	3,97	2,78	12,31	7,02		8,49
<i>Rana sp.</i>	Grenouilles	2,75	7,78	11,23	5,79	9,36	3,13
<i>Natrix sp.</i>	Couleuvres	0,31		0,41	0,41	0,27	0,26
Aves	Oiseaux		0,28	0,41	0,83	1,34	0,13
Mammalia	Mammifères		0,28	1,22	0,83	0,80	0,13
Ecrevisses		0,15	7,22	1,08	14,88	2,94	0,13
Autres invertébrés		1,22	3,61	3,79		4,01	3,00

et par une observation réalisée en décembre 1990 par C. Bouchardy et nous-même. Nous avons repéré dans la neige, le long de la Liège (Corrèze), une voie de Loutre soulignée de touffes de poils de Cerf et menant sous un Épicéa où le sol était tapissé des mêmes poils. Quelques jours plus tôt, les restes d'une Biche avaient été abandonnés dans la rivière par des braconniers...

Tout comme en Andalousie (Adrian & Delibes, 1987), les Reptiles ne sont mangés qu'à la bonne saison, c'est-à-dire au moment de l'année où ils sont actifs. A propos des Écrevisses, nous remarquons, à l'instar d'Erlinge (1967b), leur plus grande abondance en été, lorsqu'elles sont plus actives. Les Insectes aussi apparaissent principalement pendant les mois chauds, époque où leur abondance dans le milieu est maximale. Les Batraciens sont plutôt recherchés en hiver, lorsqu'ils hibernent, ou au printemps, époque de la ponte. De semblables changements saisonniers de l'importance des Grenouilles dans le régime de la Loutre ont été observés par Erlinge (1967b), Jenkins *et al.* (1979), Jenkins et Harper (1980), Bouchardy (1986) et Weber (1990). Ce dernier a également trouvé une excellente corrélation entre la disponibilité des Amphibiens et la part qu'ils prennent dans le menu des Loutres. Il ne fait d'ailleurs guère de doute que la Loutre puisse modifier son comportement de prédation pour s'intéresser à une proie particulièrement profitable à un moment donné. Bouchardy (1986) le notait précisément à propos des Grenouilles au moment de la ponte, ce que confirme l'étude de Weber (1990) et les observations de Rosoux sur une

Loutre radiopistée dans le Marais Poitevin qui quittait les canaux pour fourrager dans les prairies humides.

Parmi les Poissons, il faut insister sur le déficit hivernal et, dans certaines stations, printanier en petites espèces benthiques, comme le Chabot, la Loche et le Goujon. La Loutre éprouve probablement plus de difficultés à capturer ces proies lorsque le débit des rivières est important. Elle mange aussi plus de Truites en été/automne. Ce Poisson est diurne et il se peut que la Loutre, en dépit du moindre niveau d'activité de la proie à basse température, la débusque plus difficilement lorsque les eaux sont hautes. Les gros Cyprinidés (10 cm) sont nettement plus consommés en hiver et au printemps qu'à la bonne saison. Dans les eaux froides, ces Poissons sont moins mobiles et moins vifs, donc plus faciles à capturer. Leur abondance accrue dans le régime en saison froide, phénomène constaté par de nombreux auteurs (Webb, 1975; Chanin, 1981; Wise *et al.*, 1981; Lopez-Nieves & Hernando, 1984; Callejo, 1988; Libois & Rosoux, 1991) pourrait donc s'expliquer de la sorte, de même que par une plus grande vulnérabilité au cours de la fraie printanière et des quelques semaines qui la précèdent. Le cas de la Perche est sans doute interprétable de la même manière.

Variations de la taille au cours de l'année

Les différences saisonnières observées dans les distributions de fréquence de la taille des Poissons trouvent pour la plupart une explication par ran-

port à la biologie des espèces considérées. La reproduction des Poissons entraîne l'apparition, en été et en automne, de nombreux alevins qui sont exploités par la Loutre. C'est ce que l'on constate pour la Truite, le Chabot, l'Épinoche et la Loche et l'ensemble des Cyprinidés. Par ailleurs, la croissance des Poissons permet de comprendre qu'en hiver, leur taille soit un peu plus importante qu'en automne (cas de la Truite, du Chabot et de l'Épinoche) et plus faible qu'au printemps (cas de la Carpe?). Pour le Goujon, dont les alevins semblent peu exploités, les individus d'été sont, en moyenne, plus grands qu'au printemps. Les différences observées pour le Gardon et la Perche sont malaisées à interpréter de cette manière. Le Gardon fait l'objet d'une pisciculture. De ce fait, les classes de taille peuvent être très différentes d'un étang à l'autre car sa croissance est fortement dépendante des conditions de densité de population et d'environnement. De plus, en milieu artificiel (étangs p. ex.), le Gardon est souvent atteint par un phénomène de nanisme : croissance très lente, maturité sexuelle à faible taille. Il en va de même pour la Perche (Philippart & Vranken, 1983). L'endroit de récolte des épreintes peut donc jouer un rôle déterminant dans les variations observées pour ces deux espèces.

CONCLUSIONS

Notre étude confirme un certain nombre de caractéristiques relativement bien connues du régime de la Loutre : 1, il est dominé par les Poissons ; 2, pour la plupart, les autres proies sont des espèces liées aux milieux aquatiques ; 3, il comprend une grande majorité de proies de petite taille ; 4, l'apport en biomasse est principalement assuré par les proies de grande taille.

Nous devons souligner également la faible incidence de la Loutre sur les espèces qui présentent un certain intérêt pour la pêche ou pour la pisciculture extensive : en nombre, moins du tiers des Poissons mangés appartiennent à cette catégorie. En taille, moins de 20 % des prises ont une longueur totale supérieure à 10 cm et moins de 10 % dépassent 15 cm...

L'existence de relations étroites entre composition du régime et caractéristiques des milieux exploités localement, d'une part, et entre fluctuations saisonnières du régime et cycle biologique des principales proies, d'autre part, renforce nos précédentes conclusions relatives à l'opportunité alimentaire de la Loutre. La consommation occasionnelle de charognes, que nous avons établie avec certitude, ainsi que la prédation massive sur les alevins en automne de même que l'ex-

ploitation complémentaire des étangs (hiver et printemps) et des rivières (été et automne) sont d'autres indices d'une très grande plasticité alimentaire de l'espèce.

Enfin, nos résultats suggèrent, comme dans le Marais Poitevin (Libois *et al.* 1991) que la Loutre chasse plutôt sur le fond ou au voisinage des berges qu'en pleine eau. A cet égard, l'abondance, dans le régime, des Poissons à mœurs plutôt benthiques (Chabot, Loche, Goujon et Tanche) est assez révélatrice, de même que la rareté de Poissons grégaires de pleine eau (Ablette, Brème) et l'absence totale de Sandre. Ce Poisson qui fait pourtant la réputation halieutique de l'étang de la Ramade n'a jamais été retrouvé dans les épreintes. Ses mœurs nocturnes de chasseur pélagique le mettent probablement à l'abri d'une prédation par la Loutre.

REMERCIEMENTS - Ce travail est une contribution du groupe Loutre de la société française pour l'Etude et la Protection des Mammifères. Il n'aurait pu être réalisé sans la contribution du Service de Recherche et de Traitement des Informations sur l'Environnement du secrétariat d'Etat à l'Environnement (Paris). Nous tenons également à remercier C. Bouchardy et C. Hallet pour leur aide inestimable sur le terrain ainsi que R. Rosoux pour l'identification des restes d'Oiseaux et V. Maes pour la réalisation des figures.

BIBLIOGRAPHIE

- ADRIAN I. and DELIBES M. 1987. Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW Spain. *J. Zool. Lond.* 212 : 399-406.
- BOUCHARDY C. 1986. La loutre. Ed. Sang de la Terre, Paris, 174 p.
- CALLEJO A. 1988. Le choix des proies par la Loutre (*Lutra lutra*) dans le nord-ouest de l'Espagne, en rapport avec les facteurs de l'environnement. *Mammalia* 52 : 11-20.
- CHANIN P. 1981. The diet of the otter and its relations with the feral mink in two areas of southwest England. *Acta Theriol.* 26 : 83-95.
- CHANIN P. 1985. The natural history of otters. Croom Helm, Beckenham, 179 p.
- DELOOZ E., LIBOIS, R.M. and ROSOUX R. 1991. Spraint analysis. Is the method reliable for a quantitative study of the diet of the European otter (*Lutra lutra*)? Abstracts 1st European Congress of mammalogy, Lisbonne, 108.
- ERLINGE S. 1967 a. Home range of the otter, *Lutra lutra* L. in Southern Sweden. *Oikos* 18 : 186-209.
- ERLINGE S. 1967 b. Food habits of the fish otter, *Lutra lutra*, in South Swedish habitats. *Viltrev.* 4 : 371-443.
- FONDERFLICK J., DE KERMABON J., LIBOIS R., BAFFIE P., ROSOUX R. and TOURNEBIZE T. 1995. Evolution récente du statut de la Loutre dans

- le Parc National des Cévennes. *Cahiers Ethol.* 15 : 233-238.
- GREEN J., GREEN R. and JEFFERIES D.J. 1984. A radiotracking survey of otters, *Lutra lutra*, on a Perthshire river system. *Lutra* 27 : 85-145.
- GROUPE BIOMETRIE 1988. Logiciel biomeco. CEPE, Montpellier.
- JENKINS D. and HARPER R.J. 1980. Ecology of otters in northern Scotland II. Analyses of otter (*Lutra lutra*) and mink (*Mustela vison*) faeces from Deeside, N.E. Scotland in 1977-78. *J. Anim. Ecol.* 49 : 737-754.
- JENKINS D., WALKER J.G.K. and McCOWAN D. 1979. Analyses of otter (*Lutra lutra*) faeces from Deeside, N.E. Scotland. *J. Zool., Lond.* 187 : 235-244.
- KRUUK H. and MOORHOUSE A. 1990. Seasonal and spatial differences in food selection by otters (*Lutra lutra*) in Shetland. *J. Zool., Lond.* 221 : 621-637.
- LIBOIS R.M. and ROSOUX R. 1991. Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin. II. Aperçu général du régime alimentaire. *Mammalia* 55 : 35-47.
- LIBOIS R.M., HALLET-LIBOIS C. and LAFONTAINE L. 1987. Le régime de la loutre (*Lutra lutra*) en Bretagne intérieure. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 42 : 135-144.
- LIBOIS R. M., ROSOUX R. and DELOOZ E. 1991. Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin. III. Variations du régime et tactique alimentaire. *Cahiers Ethol.* 11 : 31-50.
- LOPEZ-NIEVES P. and HERNANDO J. A. 1984. Food habits of the otter in the central Sierra Morena (Cordoba, Spain). *Acta Theriol.* 29 : 383-401.
- MASON C.F. and MACDONALD S. 1986. Otters. Ecology and conservation. Cambridge Univ. Press, 236 p.
- PHILIPPART J.C. and VRANKEN M. 1983. Atlas des Poissons de Wallonie. Distribution, Ecologie, Ethologie, Pêche, Conservation. *Cahiers Ethol. appl.* 3, suppl. 1-2, 395 p.
- WEBB J.B. 1975. Food of the otter (*Lutra lutra*) on the Somerset levels. *J. Zool., Lond.* 177 : 486-491.
- WEBER J.M. 1990. Seasonal exploitation of amphibians by otters (*Lutra lutra*) in north-east Scotland. *J. Zool., Lond.* 220 : 641-651.
- WISE M.H., LINN I.J. and KENNEDY C.R. 1981. A comparison of feeding biology of Mink, *Mustela vison* and otter, *Lutra lutra*. *J. Zool., Lond.* 195 : 181-213.

Reçu le 11 avril 1995 ; received April 11, 1995
 Accepté le 31 octobre 1996 ; accepted October 31 1996