

RÉGIME ALIMENTAIRE ET STRATÉGIE TROPHIQUE SAISONNIÈRE DE LA LOUTRE D'EUROPE, *LUTRA LUTRA*, DANS LE MOYEN ATLAS (MAROC)

Roland LIBOIS¹, Mostafa FAREH², Amina BRAHIMI^{1,3} & René ROSOUX⁴

¹ Laboratoire de Zoogéographie, ULg, Bâtiment B22, boulevard du rectorat, 27. B 4031 Sart Tilman, Belgique. E-mail: roland.libois@ulg.ac.be (correspondance)

² Laboratoire Environnement et Énergies Renouvelables, Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université Ibn Tofail. 16000 Kénitra, Maroc. E-mail: farehmostafa@hotmail.com

³ Département des Sciences Agronomiques, Université Mohammed Kheider. 7000 Biskra, Algérie. E-mail: minagro005@yahoo.fr

⁴ Muséum des Sciences naturelles, 6 rue Marcel Proust. F-45000 Orléans, France. E-mail: rrosoux@ville-orleans.fr

SUMMARY.— *Diet and seasonal trophic strategy of the European Otter, Lutra lutra, in Middle Atlas, Morocco.*— To learn more about the adaptability and predation behaviour of the European Otter (*Lutra lutra*) in semi-arid regions, its diet has been studied in Wadi Beth, a typical river of Middle Atlas (Morocco), from its source areas (Azrou) to El Kansera hill reservoir dam. Fecal samples (spraints) were systematically collected from six locations during two annual cycles, a collection per season campaign. The study reveals that the otter's diet is classic (dominant fish), very typical and characteristic of aquatic ecosystems in arid Mediterranean climate, which is reflected in particular by the singular presence of prey like reptiles. Prey species richness totals more than 18 species. Moreover, the frequency of occurrence and relative abundance of taxa consumed were calculated from 2444 identified prey. Fish represent more than 75 % of the prey (relative abundance) with a very large predominance of 3 species of barbels. The anuran amphibians constitute 15 % of the prey. The rest is accounted for, according their respective importance, by insects, ophidians, a chelonian (*Mauremys leprosa*), birds, crustaceans and finally small mammals. Over time, the diet changed: in autumn 2010, cichlids, introduced into the river, appeared in the prey consumed. The proportion of prey types abruptly changed: perciforms, rare in spring and summer 2010 (less than 4 % of the prey) increased sevenfold in autumn 2010 (27 %) and then declined in the spring and more in summer 2011. In summer 2011, the proportion of barbels dropped, drastically offset by salmonids and, even more, by amphibians. In summer, the proportion of amphibians and ophidians becomes more important. Site variations are linked to local conditions: presence of ponds, nature of the bottom, slope, speed and flow of the water, etc. Finally, small-sized fish (salmonids and barbels) dominate the diet: 80 % are less than 10 cm.

RÉSUMÉ.— Afin de mieux connaître les capacités d'adaptation et le comportement de prédation de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) dans les régions semi-arides, son régime alimentaire a été étudié dans l'oued Beth, rivière typique du Moyen Atlas et du Plateau Central (Maroc), depuis les zones de sources (Azrou) jusqu'à la retenue collinaire du barrage d'El Kansera. Des échantillons de fèces (épreintes) ont été récoltés méthodiquement dans six localités, sur deux cycles annuels, à raison d'une campagne de collecte par saison. L'étude révèle que le menu des loutres est classique (poissons dominants), très typé et caractéristique des écosystèmes aquatiques en climat méditerranéen sub-humide (en amont) et semi-aride (à l'aval), qui se traduit notamment par la présence singulière de proies comme les reptiles. La richesse spécifique en proies totalise plus de 18 taxons. Par ailleurs, les fréquences d'occurrence et les abondances relatives des taxons consommés ont été calculées à partir des 2444 proies identifiées. Les poissons constituent plus de 75 % des prises (abondance relative) avec une très large prédominance des barbeaux (3 espèces). Les amphibiens anoures constituent 15 % des proies. Le reste est représenté, selon l'importance, respectivement par des insectes, des ophidiens, l'Emyde lépreuse (*Mauremys leprosa*), des oiseaux, des crustacés et des petits mammifères. Au cours du temps, le régime alimentaire a été modifié : en automne 2010, des Cichlidés introduits dans la rivière, sont apparus dans les proies consommées. La proportion des types de proies a brusquement changé : les Perciformes, assez rares au printemps et en été 2010 (moins de 4 % des proies), ont été multipliés par sept en automne 2010 (27 %) puis ont diminué au printemps et plus encore en été 2011. En été 2011, la proportion des barbeaux a chuté drastiquement, compensée par des salmonidés et, plus encore, par des amphibiens. En été, la proportion des amphibiens et des ophidiens est plus importante. Les variations stationnelles sont fonction des conditions locales : présence d'étangs, pente, vitesse du cours, etc. Enfin, les poissons (salmonidés et barbeaux) de petite taille dominent le régime en nombre : 80 % sont de moins de 10 cm.

Au Maroc, la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) peuple une grande partie des systèmes hydrographiques du pays : en effet, elle se rencontre depuis le Tangérois, au nord jusqu'aux oueds sahariens dans le sud du pays (oued Guir, o. Ziz, o. Dadès, o. Drâa). De même, elle occupe des zones littorales atlantiques (o. Asif Âit Aneur (Tamri), o. Oum-er-Rbia, o. Bou-regreg, près de Rabat, la lagune Moulay Bousselham) et méditerranéennes (Tétouan, o. Ouringa, o. Moulouya) (Macdonald & Mason, 1984 ; Delibes *et al.*, 2012 ; Libois *et al.*, 2012) jusqu'à des lacs d'altitudes extrêmes situés à près de 2500 m, comme par exemple le lac d'Ifni (haut Atlas, 2295m / 31,03°N 7,88°W (Cusin, 2003)).

Principalement ichtyophage, la Loutre est placée au niveau le plus élevé des réseaux trophiques aquatiques. Dès lors, elle est très dépendante des rivières et des plans d'eau ; toutefois elle peut tolérer des variations hydrologiques importantes, pour autant que le niveau d'eau reste suffisant et que le milieu recèle encore des ressources alimentaires.

Depuis le début des années 80, en Europe tempérée, qu'il s'agisse de milieux aquatiques dulcicoles ou saumâtres, le régime alimentaire de la Loutre d'Europe a fait l'objet de nombreuses publications. Broyer & Erome (1982) et, par la suite, Mason & Macdonald (1986) et Kruuk (2006) ont synthétisé la plupart d'entre elles. Dans sa catégorie de prédateur semi-aquatique, la Loutre d'Europe s'est révélée relativement opportuniste et euryphage, se nourrissant principalement de poissons de différentes espèces et de divers animaux associés aux milieux aquatiques, comme les crustacés et les amphibiens. En France, Libois & Rosoux (1989) et Libois (1995, 1997) ont remarqué que la Loutre pêche rarement en pleine eau, qu'elle se nourrit surtout de poissons vivant sur le fond ou à proximité des berges. Par ailleurs, les analyses méthodiques de la taille et de la masse des poissons-proies ont mis en évidence qu'ils étaient souvent de petite taille (moins de 15 cm s'agissant des Cyprinidés, Centrarchidés et Percidés et moins de 30 cm pour l'Anguille). Ce fait avait été observé par Stephens (1957) et Fairley (1972) sans approfondir la question. Ultérieurement, d'autres auteurs ont alors étudié le phénomène : Webb (1975) pour les Épinoches (*Gasterosteus gymnuris*), les Loches (*Barbatula barbatula*), les Chabots (*Cottus perifretum*) et les Anguilles (*Anguilla anguilla*) ; Jenkins *et al.* (1979) et Jenkins & Harper (1980) pour les Brochets (*Esox lucius*), les Perches (*Perca fluviatilis*), les Anguilles et les Salmonidés. Chanin (1981) et Green *et al.* (1984) ont fait les mêmes constatations.

La Loutre est capable d'exploiter temporairement des sites marginaux où les proies abondent : les poissons dans les eaux stagnantes et les mares en chapelets qui subsistent dans le lit des cours temporaires (Clavero *et al.*, 2008), les amphibiens à l'époque du frai (Lizana & Perès Mellado, 1990 ; Weber, 1990) ou les crustacés invasifs dans les canaux et fossés aquatiques : le Crabe chinois (*Eriocheir sinensis*) (Weber, 2008) et l'Écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) (Beja, 1996 ; Pedrosa & Santos-Reis, 2006 ; Roman, 2011), sans oublier les Salmonidés élevés dans certaines piscicultures intensives situées en marge des cours d'eau.

Dans les pays méditerranéens (Espagne et Italie), certains auteurs ont observé une diminution relative de la part des poissons dans le régime, par rapport aux données des zones tempérées. La prédation de la Loutre s'opère alors sur d'autres ressources : crustacés, insectes et amphibiens et ophidiens (Adrian & Delibes, 1987 ; Arca & Prigioni, 1987 ; Delibes & Adrian, 1987 ; Ruiz-Olmo & Palazon, 1997 ; Ruiz-Olmo *et al.*, 2001 ; Remonti *et al.*, 2008). Au Maghreb, deux études sur le régime alimentaire de la Loutre ont été réalisées : la première au Maroc (Broyer *et al.*, 1988) concerne 389 épreintes récoltées essentiellement dans les oueds sahariens (o. Drâa, o. Ziz, o. Guir, o. Moulouya), du Haut Atlas (o. Zate, o. N'fiss) et au cœur de Moyen Atlas (lac de Tislit et Asif Melloul, SE de Beni-Mellal). Ces données montrent des variations importantes des catégories de proies en fonction des saisons ou des localités. Mais, ce sont les poissons qui jouent un rôle majeur dans le régime. Cependant, l'analyse s'est limitée à l'identification des spécimens jusqu'au niveau des classes zoologiques (Poissons, Batraciens, etc.).

La seconde a été réalisée à l'extrême est de l'Algérie, dans la région d'El Kala, dans les lagunes côtières (lac Tonga, Mellah et Oubeira) et dans les reliefs proches (Ghalmi, 1997). Les biocénoses aquatiques algériennes sont bien différentes des marocaines mais la Loutre y prélève aussi beaucoup de poissons. Dans la lagune Mellah, les épreintes déposées, parfois en hauteur sur des grosses branches de *Tamarix* (*Tamarix* sp.), contenaient surtout des poissons marins ou côtiers (Ghalmi & Libois, obs. pers.). Ce mustélidé semi-aquatique, essentiellement ichtyophage, fait preuve de grandes facultés d'adaptation alimentaire et arrive à survivre dans des zones arides, alors que les ressources alimentaires sont limitées et que la faune piscicole est rare et vulnérable car soumise à des contraintes saisonnières très marquées.

Dans le cadre de l'allongement des périodes de sécheresse estivale et de l'augmentation de l'aridité climatique, il est probable que la population de loutres soit sévèrement fragilisée. Tout l'enjeu de cette étude a été de mettre en évidence les capacités adaptatives de l'espèce et ses stratégies prédatrices au cours des saisons, en fonction de la ressource alimentaire. Afin de déterminer la répartition géographique de la Loutre, nous avons sillonné la quasi-totalité des oueds du Maroc (Libois *et al.*, 2012). L'autre objectif était d'analyser le régime alimentaire de ce mammifère dans une rivière à régime contrasté, assez typique de la région du Moyen Atlas (Plateau Central): l'oued Beth. Elle passe d'abord dans la cédraie d'altitude, puis dans les prairies et enfin dans les matorrals (Ionesco & Sauvage, 1962). Elle ne subit pas de pollution importante de la part des agglomérations et reçoit très peu d'intrants chimiques sinon à l'aval, au niveau de Khémisset. La possibilité de pouvoir collecter des épreintes depuis la zone de sources (épirhithron), jusqu'à la plaine (mesopotamon) a aussi été un facteur de choix important.

MÉTHODES

Entre l'automne 2009 et l'été 2011, six campagnes de collecte d'épreintes ont été menées dans six sites répartis le long de l'oued Beth, depuis sa source près d'Azrou, à l'altitude de 1600 m (moyen Atlas, 33,465°N, 5,147°W) jusqu'à l'amont du barrage d'El Kansera (33,90°N, 5,92°W) (Tab. I). La rivière continue son cours jusqu'à El Mograne (34,41°N, 6,43°W), où elle rejoint l'oued Sebou. Le bassin du Beth est caractérisé par une faible pente, variant en moyenne entre 1 et 1,5 ‰ (El Asraoui & Ennaji, 2006). Le climat est de type méditerranéen sub-humide à l'amont (800 à 900 mm) et semi-aride dans la moyenne vallée du Beth (300 à 400 mm).

TABLEAU I

Récoltes des épreintes: coordonnées géographiques et protocole de suivi / Samples spraints, localities and survey

Sites	Localité	Latitude N	Longitude O	Altitude (m)	Nombre total d'épreintes	Nombre de visites
1	Azrou, pisciculture	33,465	5,147	1575	54	5 (pas visité en automne 2009)
2	Amghass, étangs	33,385	5,439	980	143	5 (pas visité en automne 2009)
3	Trois rivières, route R712	33,38 à 33,45	5,51 à 5,54	820	265	6
4	Al Walja	33,619	5,86	310	8	2
5	Confluence oued El Kell	33,82	5,93	150	159	6
6	Douar o. Beht	33,89	5,93	134	131	6

Parallèlement, différents barbeaux ont été capturés aux engins (env. 60 individus), mesurés et pesés sur place et sacrifiés pour obtenir les pièces céphaliques correspondantes et des fragments de tissus en vue d'étudier le génotype de l'ensemble de ces Cyprinidés.

Au laboratoire, l'analyse du contenu des épreintes (fèces) a consisté en l'identification des restes non digérés des différentes proies. Pour ce faire, une méthode standardisée de traitement des épreintes a été suivie (Libois *et al.*, 1987a). Les téléostéens ont été déterminés grâce à l'identification des pièces osseuses caractéristiques, en se basant sur des

collections de référence et des travaux antérieurs : Doucet (1969), Hallet (1977), Libois *et al.* (1987a, 1987b), Libois & Hallet-Libois (1988) et Delooz (1990). Cependant, la Truite commune, *Salmo trutta*, et la Truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, ne peuvent pas être identifiées sur la base de pièces céphaliques. Les clés de Day (1966) et de Debrot *et al.* (1982) ont été utilisées pour l'identification des oiseaux et des mammifères. Enfin, des collections de référence ont été constituées pour les crustacés décapodes, les ophidiens, les tortues et les amphibiens.

TABLEAU II

Régression entre la longueur des pièces céphaliques et la longueur totale de deux espèces de barbeaux / Fish length and mass estimation from skull bones measurements

Longueur totale (cm)		<i>L. labiosa</i> n = 27			<i>L. fritschii</i> n = 29		
		min	max		min	max	
		5,5	21,8		6,0	14,5	
		x (mm)	a	r	x (mm)	a	r
Longueur (mm)	dentaire	1,902	-0,134	0,982	2,308	-1,206	0,964
	maxillaire	1,631	0,136	0,959	1,878	-0,170	0,979
	prémaxillaire	2,225	-0,566	0,958	1,987	0,348	0,962
	os pharyngien	1,393	-0,256	0,974	1,311	-0,112	0,993
		x (cm)			x (cm)		
log masse (g)		0,0968	0,1528	0,990	0,1211	-0,0435	0,989

Pour optimiser l'exploitation des données, trois méthodes ont été utilisées : l'occurrence relative, l'abondance relative et la biomasse relative comme le préconisent Libois *et al.* (1987a, 1991), Libois & Rosoux (1989, 1991), Libois (1995, 1997). La méthode s'est révélée pertinente et fiable, sauf pour certains mollusques. En effet, d'après une étude menée en 1968 par Erlinge, il s'est avéré que la presque totalité des poissons consommés par la loutre se retrouvent, à l'état de restes osseux, dans les épreintes : les os ne subissent aucune attaque chimique lors du transit intestinal (Libois *et al.*, 1991 ; Libois 1995). Pour l'estimation de la taille et de la biomasse des poissons, les pièces osseuses, ont été mesurées en se basant sur les travaux de Wise (1980) pour les vertèbres, Hallet-Libois (1985), Libois *et al.* (1987b), Libois & Hallet (1988) et Hajkova *et al.* (2003) pour les pièces céphaliques. En ce qui concerne les barbeaux, l'analyse génétique s'est intéressée à deux fragments de l'ADN mitochondrial : cytochrome b et la région de contrôle (D-loop), en comparant les séquences des individus analysés avec celles de GenBank. L'analyse a montré qu'il s'agissait de trois espèces distinctes : *Luciobarbus labiosa* (Pellegrin, 1920), *Labeobarbus fritschii* (Pellegrin, 1921) et *Labeobarbus paytoni* (Boulenger, 1911). Les correspondances entre génotype et pièces céphaliques des individus pêchés ont été réalisées de même que les équations de régressions morphologiques pour deux espèces de barbeaux (Tab. II). La consommation de certaines proies occasionnelles ou accidentelles nous a incités à les regrouper, en fonction de leur affinité taxinomique : la Carpe (*Cyprinus carpio*) et le Rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) sont intégrés aux Cyprinidés et *Pelophylax saharicus* avec les autres batraciens. Les insectes, comme certains coléoptères, et les crustacés sont regroupés dans la catégorie « arthropodes ». Pour l'analyse des variations du régime par saison ou par site, nous avons aussi regroupé les Cichlidés, Cichlidé/ *Lepomis gibbosus*, *L. gibbosus* et Perciformes indéterminés dans un ensemble « Perciformes ». Quant aux batraciens, la masse a été estimée à 5, 10, 15 et 20 (g) suivant l'appréciation de la taille. Nous avons attribué 30 g à l'Émyde lépreuse (*Mauremys leprosa*) (les loutres ne prennent que les jeunes tortues et seulement une partie des chairs) et 100 g aux ophidiens et aux mammifères, 60 g aux oiseaux, 1 g aux petits crustacés et 2 g aux insectes.

Les éventuelles différences de distribution de fréquence et d'abondance (Tab. IV & V) ont été traitées avec le G-test (Goodness of fit test) (Sokal & Rohlf 1981).

RÉSULTATS

APERÇU GÉNÉRAL DU RÉGIME ALIMENTAIRE

Le tableau III regroupe l'ensemble des résultats obtenus durant toute la période d'étude et dans tous les sites concernés, que ce soit en termes d'occurrence, d'abondance ou de biomasses relatives. D'une manière générale, les Loutres d'Europe du Maroc montrent un régime « classique » et très diversifié : il se compose de poissons, d'amphibiens, de reptiles (ophidiens et chéloniens), d'oiseaux (au moins une Bergeronnette (*Motacilla flava* ou *M. cinerea*) et un rallidé),

de mammifères et d'arthropodes [notamment Décapodes, Isopodes, Amphipodes, Odonates (larves), Coléoptères (*Hydrophilus* sp., *Dysticidae*, *Carabidae*, etc.), Hétéroptères (spécialement *Gerris* sp., *Notonecta* sp., *Nepa* sp.), Orthoptères (*Acrididae* et *Gryllidae*)]. Les poissons sont, de loin, les proies principales : les barbeaux constituent une part essentielle dans l'alimentation de la Loutre. *Luciobarbus labiosa* prédomine dans les épreintes. *Labeobarbus fritschii* est moyennement représenté et *Labeobarbus paytoni* est rare. Parmi les cyprinidés, les barbeaux sont les plus réguliers et les plus abondants, ils représentent, à eux seuls, plus de 50 % des poissons tant en occurrence relative qu'en abondance relative ; ensuite, on trouve les salmonidés. Les proies autres que les poissons représentent un peu plus d'un quart (¼) en occurrence et un peu moins en abondance, avec une très large prédominance des batraciens qui atteignent 70 %. Les autres catégories sont peu fréquentes et irrégulières. L'ordre d'importance des proies est relativement similaire, que les résultats soient exprimés en occurrence ou en abondance relatives. Cependant, la contribution pondérale réelle des différents taxons montre des différences notables : les barbeaux, très nombreux, sont de petite taille tandis que les salmonidés, les serpents (Ophidia), l'Emyde lépreuse, les oiseaux et les mammifères sont de plus grande taille. Leur biomasse est donc plus importante qu'il n'apparaît au regard des tableaux ou des graphiques d'abondances ou d'occurrences.

TABLEAU III

Résultats globaux du régime de la Loutre sur l'oued Beth / Otter diet summary in the Beth river

Proies	Occurrences	% Occ	Abondances	% Ab	Biomasse (g)	% Biom
<i>Luciobarbus labiosa</i>	303	19,55	781	31,96	6611	20,49
<i>Labeobarbus fritschii</i>	146	9,42	258	10,55	1400	4,34
<i>Labeobarbus paytoni</i>	98	6,33	119	4,87	875	2,71
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	31	2	55	2,25	555	1,72
<i>Cyprinus carpio</i>	2	0,13	2	0,08	44	0,14
Cyprinidés	63	4,06	72	2,95	551	1,71
Cichlidés	50	3,23	102	4,17	618	1,92
Cichlidé/ <i>Lepomis gibbosus</i>	25	1,61	40	1,64	243	0,75
<i>Lepomis gibbosus</i>	3	0,19	3	0,12	18	0,06
Perciformes	51	3,29	55	2,25	333	1,03
Salmonidés	90	5,81	151	6,18	6165	19,11
Poissons ind.	215	13,87	264	10,8	2022	6,27
<i>Pelophylax saharicus</i>	55	3,55	58	2,38	965	2,99
Batraciens	273	17,61	322	13,17	4595	14,24
<i>Mauremys leprosa</i>	17	1,1	17	0,7	510	1,58
Reptiles (Ophidiens)	36	2,32	36	1,47	3600	11,16
Oiseaux	29	1,87	29	1,19	1740	5,39
Mammifères	13	0,84	13	0,53	1300	4,03
Crustacés	14	0,9	14	0,57	14	0,04
Insectes	36	2,32	53	2,17	102	0,32
Totaux	1550		2444		32261	

VARIATIONS SAISONNIÈRES

Vu que les deux premiers sites (1 et 2) n'ont pas été échantillonnés en automne 2009, cinq campagnes ont fait l'objet de l'étude des variations saisonnières. L'analyse de l'ensemble des épreintes récoltées (n= 760) a permis de calculer les fréquences d'occurrence (Tab. IV) et les abondances relatives (Tab. V) pour chaque catégorie alimentaire.

Le tableau IV reprend les données en fréquences d'occurrence pour chaque saison de l'étude. Le G test global est égal à 288,4 (ddl = 48, p << 0,001) ce qui montre une forte hétérogénéité saisonnière. Le Gtest_{ddl = 12}, varie suivant les saisons entre 22,04 et 91,56. Il est significatif pour le

printemps 2010 (printemps 2011) ($p < 0,05$) et hautement significatif pour les quatre autres campagnes ($p < 0,001$). On peut donc conclure que les cinq campagnes sont différentes les unes des autres. Pour les proies, le G test $_{ddl=4}$ varie entre 4,27 et 102,8. Il n'est pas significatif pour *L. paytoni*, les cyprinidés, les poissons indéterminés, l'Émyde lépreuse, les oiseaux, les mammifères et les arthropodes. En revanche, le G test est significatif pour les *L. labiosa* et *L. fritschii*, les perciformes, les salmonidés, les batraciens et les ophiidiens. Le régime se révèle donc saisonnier.

TABLEAU IV

Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: fréquences d'occurrence des proies par saison / Otter seasonal diet on the Beth river (occurrences nb)

	Print. 2010	Eté 2010	Aut. 2010	Print. 2011	Eté 2011	G test	Probabilité
<i>Luciobarbus labiosa</i>	48	48	52	53	25	14,35	$p < 0,01$
<i>Labeobarbus fritschii</i>	27	34	23	20	11	10,85	$p < 0,05$
<i>Labeobarbus paytoni</i>	18	15	10	17	10	4,27	NS
Cyprinidés	22	17	20	12	10	4,81	NS
Perciformes	6	6	69	29	18	102,82	$p < 0,001$
Salmonidés	43	7	10	13	17	35,97	$p < 0,001$
Poissons ind.	37	41	27	40	43	5,82	NS
Batraciens	65	75	26	40	92	46,55	$p < 0,001$
<i>Mauremys leprosa</i>	3			2	1	7,21	NS
Ophiidiens		19	4	3	8	31,61	$p < 0,001$
Oiseaux	5	2	5	3	11	8,87	NS
Mammifères		2	4	2	1	6,27	NS
Arthropodes	11	12	13	2	10	8,86	NS
Totaux	285	278	263	236	257	288,36	$p << 0,001$

TABLEAU V

Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: abondance des proies par saison / Otter seasonal diet on the Beth river (prey numbers)

	Print. 2010	Eté 2010	Aut. 2010	Print. 2011	Eté 2011	G test	Probabilité
<i>Luciobarbus labiosa</i>	119	93	137	102	34	46,15	$p < 0,001$
<i>Labeobarbus fritschii</i>	65	49	31	28	14	27,16	$p < 0,001$
<i>Labeobarbus paytoni</i>	26	17	13	20	11	7,42	NS
Cyprinidés	45	19	24	12	12	15,81	$p < 0,005$
Perciformes	7	14	123	35	20	169,66	$p < 0,001$
Salmonidés	58	27	18	14	34	29,71	$p < 0,001$
Poissons ind.	53	48	35	47	48	12,53	$p < 0,025$
Batraciens	71	82	34	40	117	90,94	$p < 0,001$
<i>Mauremys leprosa</i>	3			2	1	7,35	NS
Ophiidiens		19	4	3	8	35,47	$p < 0,001$
Oiseaux	5	2	5	3	11	10,64	$p < 0,05$
Mammifères		2	4	2	1	6,06	NS
Arthropodes	12	16	24	2	10	16,14	$p < 0,005$
Totaux	464	388	452	310	321	459,5	$p << 0,001$

En abondance (Tab. V), les variations du régime sont encore plus accusées: le G test monte à 459,5 ($ddl = 48$) ($p << 0,001$). Le Gtest $_{ddl=12}$ varie suivant les saisons entre 36,75 et 161,84 ($p < 0,001$). Les cinq campagnes sont donc bien différentes les unes des autres. Pour les proies, le G test $_{ddl=4}$ varie entre 6,06 et 169,7. Il n'est pas significatif pour les seuls *L. paytoni*, chéloniens et

mammifères. Cependant, la proportion des autres barbeaux (surtout *L. labiosa*) a montré une diminution importante en été 2011 (Fig. 1). Ce phénomène d'appauvrissement brusque des barbeaux, dans l'oued Beht et ses affluents, a aussi été constaté par les pêcheurs locaux.

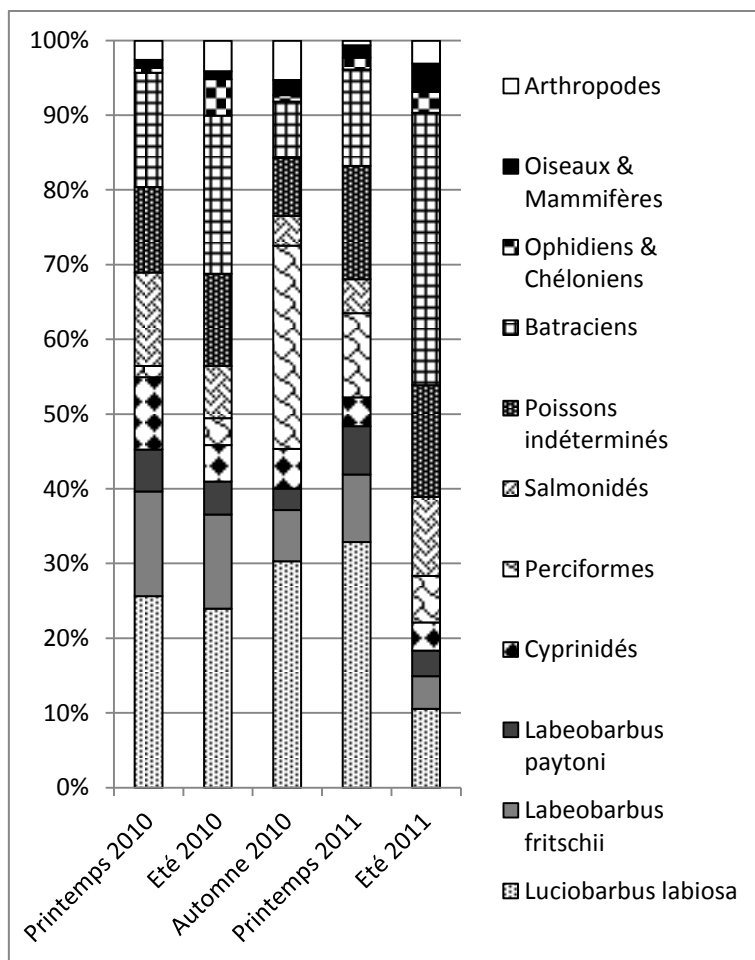


Figure 1.— Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: abondance relative des proies par saison / Otter seasonal diet on the Beth river (relative prey numbers).

Il pourrait être dû aux crues catastrophiques que la rivière a connues au cours des mois de février 2009 et 2010. Ces inondations, sans égales depuis les années soixante, ont sans doute engendré le colmatage des frayères, arraché les herbiers aquatiques et détruit une grande partie des habitats rivulaires ; il est aussi probable que la modification du micro-relief du lit et le charriage des sables et argiles par les eaux de crues, accompagnés d'une très longue période de turbidité des eaux, aient eu un impact durable sur la reproduction des poissons de fond. Par ailleurs, on note une recrudescence des Perciformes en automne 2010; ce fait pourrait être expliqué par l'introduction récente d'un cichlidé dans le lac du barrage d'El Kansera. Il semble que ce poisson ait connu une croissance démographique importante, remarquée aussi par des pêcheurs, à tel point qu'il a complètement colonisé l'amont de l'oued. Pour les autres catégories de proies, on note une présence relativement importante des batraciens, ces derniers présentent des variations notables avec des maxima en été, période où les grenouilles se rassemblent autour des points d'eau et des

bras morts, avec un pic accusé en été 2011 (Tab. V, Fig. 1). La consommation des ophidiens a aussi lieu préférentiellement en été, période qui correspond à une forte présence des serpents semi-aquatiques (*Natrix maura*) et *Hemorrhois hippocrepis* sur les berges, ce qui les rend plus vulnérables à la prédation par la Loutre. Les oiseaux, les mammifères et les arthropodes présentent peu de variations, ce qui pourrait traduire une prédation accidentelle ou aléatoire par la Loutre.

VARIATIONS SPATIALES

Les tableaux VI et VII reprennent les données en occurrences et abondances pour tous les sites sauf la station 4 (Al Walja) qui n'a pas livré suffisamment d'épaves.

TABLEAU VI

Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: fréquences d'occurrence des proies par site / Otter local diet on the Beth river (occurrences nb)

	Site 1	Site 2	Site 3	Site 5	Site 6	G test	Probabilité
<i>Luciobarbus labiosa</i>		7	158	69	64	143,91	p < 0,001
<i>Labeobarbus fritschii</i>		3	61	49	32	70,42	p < 0,001
<i>Labeobarbus paytoni</i>		6	55	21	15	36,55	p < 0,001
<i>S. erythrophthalmus</i>		31	2			90,86	p < 0,001
Cyprinidés		7	27	14	14	14,27	p < 0,01
Perciformes		25	18	56	25	61,67	p < 0,001
Salmonidés	34	56				242,52	p < 0,001
Poissons ind.	18	49	80	36	30	5,40	NS
Batraciens	31	77	107	73	40	8,02	NS
<i>Mauremys leprosa</i>		1	10	4	2	7,07	NS
Ophidiens	2	1	9	11	13	17,45	p < 0,005
Oiseaux	6	14	4	3	2	22,66	p < 0,001
Mammifères		1	4	5	3	4,82	NS
Arthropodes	21	19	8	1		83,56	p < 0,001
Totaux	112	297	543	342	240	809,2	p << 0,001

TABLEAU VII

Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: abondance des proies par site / Otter local diet on the Beth river (preys numbers)

	Site 1	Site 2	Site 3	Site 5	Site 6	G test	Probabilité
<i>Luciobarbus labiosa</i>		11	421	191	151	358,86	p < 0,001
<i>Labeobarbus fritschii</i>		4	80	112	60	135,76	p < 0,001
<i>Labeobarbus paytoni</i>		6	64	28	20	39,31	p < 0,001
<i>S. erythrophthalmus</i>		55	2			183,07	p < 0,001
Cyprinidés		7	31	14	19	17,51	p < 0,005
Perciformes		26	21	86	60	120,38	p < 0,001
Salmonidés	72	79				458,15	p < 0,001
Poissons ind.	20	66	97	48	32	17,05	p < 0,005
Batraciens	36	111	114	76	43	45,53	p < 0,001
<i>Mauremys leprosa</i>		1	10	4	2	6,35	NS
Ophidiens	2	1	9	11	13	14,57	p < 0,01
Oiseaux	6	14	4	3	2	26,59	p < 0,001
Mammifères		1	4	5	3	3,95	NS
Arthropodes	31	25	9	1		136,84	p < 0,001
Totaux	167	407	866	579	405	1593,9	p << 0,001

En termes de fréquence d'occurrence (Tab. VI), le G test global est égal à 809,2 (ddl = 52, p << 0,001) ce qui montre une forte hétérogénéité en fonction des sites dont le Gtest_{ddl = 13}, varie entre 78,6 et 256,9 (p << 0,001). Cependant, poissons indéterminés, batraciens, chéloniens et

mammifères ne sont pas significatifs. En abondance (Tab. VII), la variation du régime est encore plus accusée: le G test monte à 1593,9 (ddl = 52) ($p \ll 0,001$). Suivant les sites, le Gtest_{ddl = 12} varie entre 143,6 et 504,3 ($p \ll 0,001$) et pour les proies, le G test_{ddl = 4} varie entre 3,95 et 458,3 (truites). Il n'est pas significatif pour seulement l'Émyde et les mammifères.

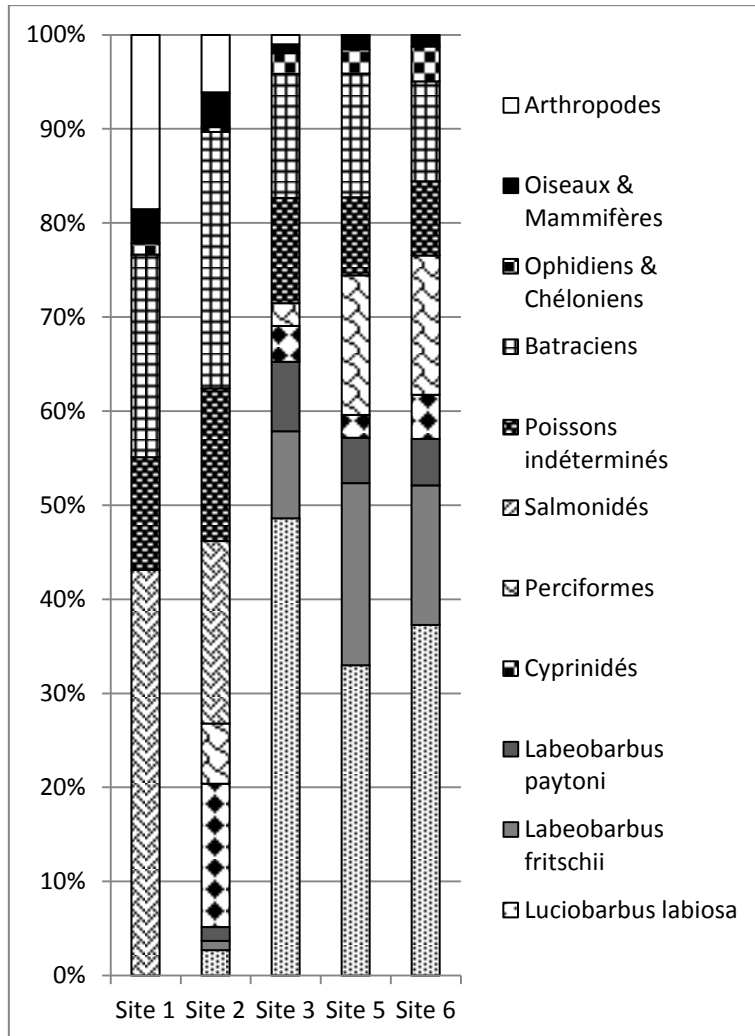


Figure 2.— Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: abondance relative des proies par site / *Otter local diet on the Beth river (relative prey numbers)*.

Il est clairement visible que la Loutre capture des proies différentes suivant les sites étudiés (Fig. 2) : seuls les poissons indéterminés, les batraciens, l'émyde et les mammifères ne varient pas significativement (occurrences). Au niveau de la pisciculture d'Azrou (site 1, élevage intensif de salmonidés) où les eaux sont froides et bien oxygénées, la Loutre se nourrit essentiellement de truites. Dans les étangs d'Amghass (site 2), des lâchers de salmonidés allochtones (Truites arc-en-ciel) sont périodiquement pratiqués pour la pêche sportive. La Loutre les consomme ainsi que des rotengles, des perches-soleil et quelques barbeaux. À partir des trois rivières (site 3, Tab. I), et

jusqu'au Douar o. Beht (site 6), les eaux deviennent relativement eutrophes et les faciès lotiques sont de plus en plus rares. Les salmonidés ne sont plus présents ni dans la rivière ni dans les épreintes récoltées. Ce sont les barbeaux (div. sp.) et d'autres cyprinidés qui représentent la majorité des proies de la Loutre. Dans les sites 5 et 6, les Perciformes, notamment les cichlidés, sont assez communs, comme un autre barbeau : *L. fritschii*. Les ophidiens sont plus fréquents dans la partie aval de l'oued, particulièrement aux sites 5 et 6. En revanche, les oiseaux et les arthropodes sont plus habituels à l'amont.

TAILLE DES POISSONS

La distribution de fréquence des classes de taille a été étudiée pour les poissons les plus abondamment consommés par la Loutre : (salmonidés, *L. labiosa*, *L. fritschii*) (Fig. 3). La grosse majorité des *Luciobarbus* et *Labeobarbus* sont de petite taille : environ 90 % moins de 10 cm (*L. labiosa* : 87 % ; *L. fritschii* : 95 %). Au-delà de 15 cm, la proportion des *L. labiosa* est minime (1,5 %) et le *L. fritschii* n'est plus représenté. Dans les pêches, la longueur de cette dernière espèce n'a pas dépassé 14,5 cm. Pour les salmonidés, la distribution de la fréquence de la taille est assez homogène (Gtest_{ddl=7} égale à 12,94, NS), sauf certaines truites de plus de 20 cm, nettement moins fréquentes (Gtest partiel = 4,90 ; p < 0,05). Cette population de truites est allochtone et les renforcements pour la pêche sont fréquents : alevinage programmé, déversement en étang à taille standard, etc.

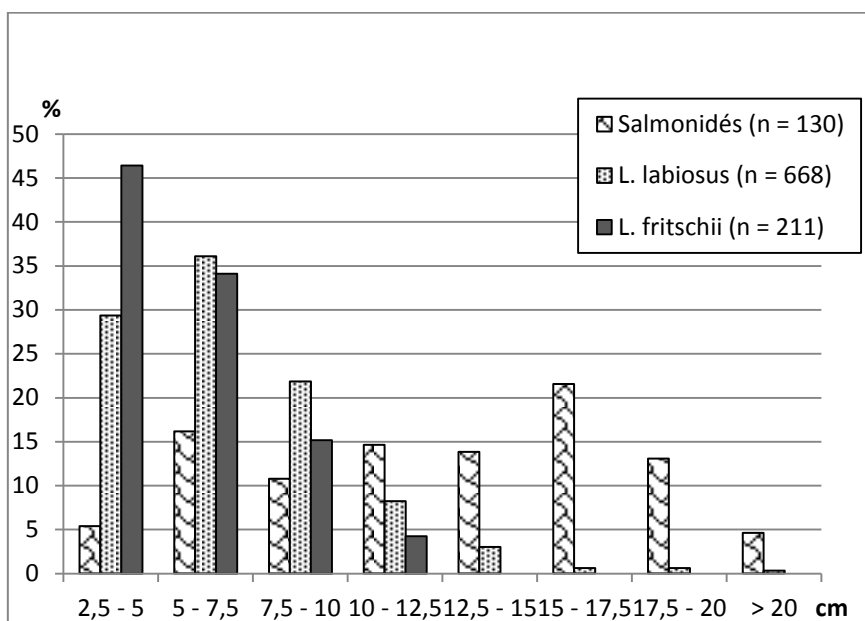


Figure 3.— Distribution des fréquences des tailles (LT) des Barbeaux et des Salmonidés dans les épreintes de la Loutre de l'oued Beth / Fish size frequency distribution of the barbels and salmonids in the otter's spraints.

DISCUSSION

Les travaux en zone méditerranéenne montrent que la composition du régime alimentaire de la Loutre est fonction des ressources offertes par le milieu lesquelles dépendent largement de

conditions climatiques très contrastées (Callejo *et al.*, 1979 ; Lopèz & Hernando, 1984 ; Adrian & Delibes, 1987 ; Callejo, 1988). En outre, la Loutre est plus euryphage dans les cours d'eau sous influence climatique méditerranéenne que dans les rivières d'Europe tempérée (Clavero *et al.*, 2003). En zone méditerranéenne, les variations du niveau des cours d'eau sont particulièrement accusées, avec des étiages sévères et des crues dévastatrices. Les ressources en poissons sont donc très variables. Au sud de l'Europe, Mason & Macdonald (1986), Adrian & Delibes (1987) et Ruiz-Olmo (1995) observent que la Loutre prend plus d'amphibiens, de reptiles et des insectes qu'au nord.

Dans l'oued Beht, d'importantes variations annuelles et saisonnières de l'occurrence et de l'abondance relatives des proies ont été observées. Cependant, le régime alimentaire est constitué essentiellement de poissons comme beaucoup d'auteurs l'ont constaté (synthèse dans Heptner & Naumov, 1974 ; Broyer & Erome, 1982 ; Bouchardy, 1986 ; Mason & Madonald, 1986 ; Clavero *et al.*, 2003 ; Kruuk, 2006 ; Larivière & Jennings, 2009) et particulièrement dans le Maghreb (Broyer *et al.*, 1988 ; Ghalmi, 1997). Toutefois, les ophidiens et les chéloniens caractérisent plutôt le régime « méditerranéen », plus éclectique et moins strictement piscivore.

Bien que la qualité mésologiques des biotopes aquatiques soit bien différente selon les tronçons, allant des eaux oligotrophes, (Azrou et étangs d'Amghass), à des eaux eutrophes en s'éloignant des autres localités vers l'aval, la Loutre fait preuve d'une importante plasticité écologique ainsi que d'une remarquable capacité adaptative, en fonction des divers habitats qui lui assurent une grande variété de proies en toutes saisons. Elle manifeste un comportement opportuniste important, du fait que l'ordre d'importance des proies est le même durant toutes les saisons, que les résultats soient exprimés en présence ou en abondance relatives, ce qui reste conforme aux conclusions des travaux similaires qui ont eu lieu en Europe du sud : Callejo-Rey *et al.* (1979), Lopèz & Hernando (1984), Adrian & Delibes (1987), Arca & Prigioni (1987), Delibes & Adrian (1987), Lizana & Pérez-Mellado (1990), Beja (1996), Ruiz-Olmo & Palazon (1997), Ruiz-Olmo *et al.* (2001), Clavero *et al.*, (2003), Pedroso & Santos-Reis (2006), Remonti *et al.*, (2008).

N'ayant pas une connaissance exhaustive de l'ichtyofaune de l'oued Beth, il paraît relativement difficile de savoir si la Loutre exerce une quelconque sélection sur ses proies. En tout état de cause, Kruuk & Moorhouse (1990) avaient montré que le régime de la Loutre diffère selon les habitats de leurs spécificités écologiques. Nous avons remarqué que chaque tronçon hydrographique de notre étude offre une biodiversité particulière et la Loutre adapte ses choix alimentaires en fonction des proies disponibles.

Toutefois, il est nécessaire de comparer les distributions de fréquence de la taille d'une espèce-proie dans l'alimentation du prédateur et dans le milieu (captures par pêche électrique, par des nasses, par filets dérivants ou dans les passes à poissons), ce qui a été fait, par exemple, dans le cadre de l'étude de la consommation des proies par la Loutre dans le Marais Poitevin: les distributions de fréquence de la taille des anguilles sont semblables entre le milieu et le régime alimentaire de la Loutre (Libois & Rosoux, 1989).

En revanche, nous ne disposons pas d'information sur les distributions de fréquence de taille des principales espèces-proies dans le milieu qui nous permettrait de conclure à un éventuel choix de la Loutre pour une classe de taille particulière. Cependant, nous avons remarqué que la plupart des poissons, spécialement pour les genres *Luciobarbus* et *Labeobarbus*, consommés par la Loutre sont de petite taille (inférieure à 10 cm). Plusieurs auteurs (Fairley, 1972 ; Webb, 1975 ; Jenkins & Harper, 1980 ; Jenkins *et al.*, 1979 ; Libois & Rosoux, 1989) ont trouvé également que la plupart des anguilles consommées par la Loutre étaient de petite taille et ne dépassaient guère 25 cm. En général, les études sur la consommation des proies par la loutre montrent que le nombre de poissons de petite taille est toujours prédominant (Jenkins & Harper, 1980 ; Green *et al.* 1984 ; Libois, 1995, 1997).

CONCLUSION

La présente étude a eu pour objet un des thèmes parmi les plus exploités dans l'écologie de la Loutre en Europe : le régime alimentaire. Elle vient enrichir les quelques rares études de ce type réalisées au Maghreb (Maroc et Algérie).

À partir de l'analyse d'un total de quelque 760 épreintes collectées sur le cours supérieur de l'oued Beth, nous avons pu caractériser l'alimentation générale de l'espèce dans un hydrosystème au régime très contrasté. Il s'est avéré que le régime alimentaire ressemble dans ses grands traits aux études semblables qui ont eu lieu en Europe méditerranéenne et en Algérie.

En effet, les loutres, qui vivent sur l'oued Beth présentent un régime alimentaire très varié, elles adaptent leur menu à la diversité et à l'abondance relative des proies vivant sur chaque site. Elles capturent et se nourrissent quasiment de tous les poissons qui vivent dans les différents milieux présents sur l'emprise de l'étude. Traditionnellement, les poissons occupent une place prépondérante dans le régime alimentaire, les barbeaux sont les principales proies consommées, suivies par les salmonidés. La Loutre complète son menu par des animaux liés aux milieux aquatiques et rivulaires, notamment, les batraciens, les reptiles représentés surtout par les ophidiens (Couleuvre vipérine, *Natrix maura*, Couleuvre fer à cheval, *Hemorrhois hippocrepsis*) mais aussi l'Émyde lépreuse, très abondante par endroits, les écrevisses et les insectes aquatiques sont aussi des proies régulières ; à l'occasion elle se nourrit aussi d'oiseaux et de petits mammifères.

Le régime alimentaire de cette espèce varie selon les années et les saisons et également en fonction des ressources locales (variations spatiales sur l'ensemble de la zone d'étude). En revanche, on n'a pas pu mettre en évidence une sélectivité de classe de taille précise faute d'un échantillonnage suffisant du peuplement piscicole. Cependant, nous avons pu mettre en évidence que la plupart des poissons consommés, principalement des *L. labiosa*, *L. fritchii* mais aussi des salmonidés, sont de petite taille.

Bien que la Loutre soit un prédateur spécialisé, elle manifeste une plasticité importante dans son comportement alimentaire et son régime ; elle adapte son menu en fonction des endroits et des saisons. Toutefois, dans un hydrosystème globalement pauvre en poissons (richesse spécifique) et en habitats, soumis à des étiages sévères auxquels il convient d'ajouter des pollutions récurrentes en aval des villes et villages (comme à Khémisset), la Loutre, sur les cours d'eau de Plateau Central et plus largement du Moyen Atlas, reste une espèce très vulnérable dont la conservation pourrait poser problème, à moyen terme.

REMERCIEMENTS

Cette publication résulte d'un programme de recherche financé par le Ministère de la communauté Wallonie Bruxelles (WB International), à travers des accords bilatéraux de coopération entre WBI et le Ministère de l'Enseignement supérieur (Rabat), l'Université de Liège (Belgique) et l'Université Ibn Tofaïl de Kénitra. Il a été réalisé dans le cadre d'un projet international intitulé « *Stratégie pour la gestion, la conservation et l'utilisation durable du milieu et de la biodiversité des zones Humides : devenir de la Loutre d'Europe (Lutra lutra) au Maroc septentrional dans le contexte de l'intensification agricole et des effets attendus du réchauffement climatique* ». Nous tenons à remercier le haut-commissaire aux Eaux et Forêts et à la lutte contre la désertification, pour nous avoir accordé l'autorisation de pêcher des barbeaux ainsi que le Professeur Najib Gmira pour nous avoir accueillis dans son laboratoire et avoir facilité les démarches administratives et l'accès aux sites d'études. Enfin, nous tenons aussi à exprimer nos remerciements au Muséum des Sciences Naturelles d'Orléans pour sa participation scientifique et technique aux missions de terrain et aux travaux de laboratoire, notamment ceux réalisés par Jean-David Chapelin-Viscardi, écoentomologue et correspondant scientifique du Muséum.

RÉFÉRENCES

ARCA, G. & PRIGIONI, C. (1987).— Food of the Otter on the Fiora River (Central Italy). *Acta Theriol.*, 32: 134-140.

- ADRIAN, I. & DELIBES, M. (1987).— Food habits of the Otter (*Lutra lutra*) in two habits of the Doñana National Park, SW Spain. *J. Zool., Lond.*, 212: 399-406.
- BEJA, P.R. (1996).— An analysis of otter *Lutra lutra* predation on introduced American crayfish *Procambarus clarkii* in Iberian streams. *J. Appl. Ecol.*, 33: 1156-1170.
- BOUCHARDY, C. (1986).— *La loutre*. Ed. Sang de la terre, Paris.
- BROYER, J., AULAGNIER, S. & DESTRE, R. (1988).— La loutre, *Lutra lutra angustifrons* Lataste, 1885 au Maroc. *Mammalia*, 52: 361-370.
- BROYER, J. & EROME, G. (1982).— Éléments d'écologie de la loutre *Lutra lutra* (L). Premières données bibliographiques. *Bièvre*, 4: 33-58.
- 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.
- CALLEJO-REY, A., RIVERA, J.G., BAS-LOPEZ, S., SANCHEZ-CANALS, J.L. & DE CASTRO-LORENZO, A. (1979).— Primeros datos sobre la dieta de la Nutria, *Lutra lutra* (L.), en aguas continentales de Galicia. *Doñana Acta Vert.*, 6: 191-202.
- 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.
- CLAVERO, M., PRENDA, J., BLANCO-GARRIDO, F. & DELIBES, M. (2008).— Hydrological stability and otter trophic diversity : a scale-insensitive pattern? *Can. J. Zool.*, 86: 1152-1158.
- CLAVERO, M., PRENDA, J. & DELIBES, M. (2003).— Trophic diversity of the otter (*Lutra lutra* L.) in temperate and Mediterranean freshwater habitats. *J. Biogeogr.*, 30: 761-769.
- CUSIN, F. (2003).— *Les grands mammifères du Maroc méridional (Haut Atlas, Anti Atlas et Sahara): distribution, écologie et conservation*. Thèse de doctorat (Écologie animale). Université de Montpellier II.
- DAY, M.D. (1966).— Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool., Lond.*, 148: 201-217.
- DEBROT, S., FIVAZ, G., MERMOD, C. & WEBER, J.M. (1982).— *Atlas des poils de mammifères d'Europe*. Fac. Sciences, Univ. de Neuchâtel.
- DELIBES, M. & ADRIAN, I. (1987).— Effects of crayfish introduction on otters, *Lutra lutra*, food in the Doñana National Park, S.W. Spain. *Biol. Conserv.*, 42: 153-159.
- DELIBES, M., CALZADA, J., CLAVERO, M., FERNANDES, N., GUTIERREZ-EXPOSITO, C., REVILLA, E. & ROMAN, J. (2012).— The near threatened Eurasian otter *Lutra lutra* in Morocco: no sign of recovery. *Oryx*, 46: 249-252.
- DELOOZ, E. (1990).— *Étude du régime alimentaire de la Loutre (Lutra lutra L.)*. Mémoire de licence en sciences zoologiques, Université de Liège.
- DOUCET, J. (1969).— Coup d'œil sur le régime alimentaire du Martin-pêcheur. *Aves*, 6: 90-99.
- EL ASRAOUI, F. & ENNAJI, D. (2006).— *Niveau de pollution dans le bas Beht et suivi par le système d'information géographique*. Mémoire. Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II.
- ERLINGE, S. (1968).— Food studies on captive otters (*Lutra lutra* L). *Oikos*, 19: 259-270.
- FAIRLEY, J.S. (1972).— Food of otters (*Lutra lutra*) Co. Galway, Ireland and notes on others aspects of their biology. *J. Zool. Lond.*, 166: 469-474.
- GHALMI, R. (1997).— *Étude préliminaire du régime alimentaire de la Loutre (Lutra lutra) dans le nord-est Algérien (parc naturel d'El Kala)*. D.E.S. Sciences naturelles appliquées et écodéveloppement. Université de Liège.
- GREEN, J., GREEN, R. & JEFFERIES, D.J. (1984).— A radiotracking survey of otters, *Lutra lutra*, on a Perthshire river system. *Lutra*, 27: 85-145.
- HAJKOVA, P., ROCHE, K. & KOCIAN, L. (2003).— On the use of diagnostic bones of brown trout *Salmo trutta* m. *fario*, grayling *Thymallus thymallus* and Carpathian sculpin *Cottus poecilopus* in otter *Lutra lutra* diet analysis. *Folia zool.*, 52: 389-398.
- HALLET, C. (1977).— Contribution à l'étude du régime alimentaire du Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) dans la vallée de la Lesse. *Aves*, 14: 128-144.
- HALLET-LIBOIS, C. (1985).— Modulation de la stratégie alimentaire d'un prédateur : écoéthologie de la prédation chez le Martin-pêcheur *Alcedo atthis* (L., 1758), en période de reproduction. *Cahiers Ethol.*, 5 (4) : 1-206.
- HEPTNER, V.G. & NAUMOV, N.P. (1974).— *Die Säugetiere der Sowjetunion. Band II*. Fischer Verlag, Iena.
- IONESCO, T. & SAUVAGE, C. (1963).— *Étages bioclimatiques. Atlas du Maroc, Notices explicatives, planche 6b*. Comité de Géographie du Maroc, Rabat.
- JENKINS, D. & HARPER, R.J. (1980).— Ecology of otters in Northern Scotland. II. Analyses of otter and mink faeces from Deeside (N.E. Scotland) in 1977-1978. *J. Anim. Ecol.*, 49: 737-754.
- JENKINS, D., WALKER, J.G.K. & MCCOWAN, D. (1979).— Analyses of otter (*Lutra lutra*) faeces from Deeside, NE Scotland. *J. Zool., Lond.*, 187: 235-244.

- KRUUK, H. (2006).— *Otters: ecology, behaviour and conservation*. Oxford University Press, New-York.
- KRUUK, H. & MOORHOUSE, A. (1990).— Seasonal and spatial differences in food selection by otters (*Lutra lutra*) in Shetland. *J. Zool., Lond.*, 221: 621-637.
- LARIVIÈRE, S. & JENNINGS, A.P. (2009).— Family Mustelidae (weasels and relatives). Pp 564-656 in: D.E. Wilson, & R.A. Mittermeier (eds). *Handbook of the Mammals of the world. Vol 1. Carnivores*. Lynx Edicions, Barcelona.
- LIBOIS, R.M. (1995).— Régime et tactique alimentaire de la Loutre (*Lutra lutra*) en France : synthèse. *Cahiers Ethol.*, 15: 251-274.
- LIBOIS, R.M. (1997).— Régime et tactique alimentaire de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Massif central. *Vie et Milieu*, 47: 33-45.
- LIBOIS, R.M. & HALLET-LIBOIS, C. (1988).— Éléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. II. Cypriniformes. *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Sér. A. n° 4. CRA-CNRS. Valbonne.
- LIBOIS, R.M., HALLET-LIBOIS, C. & LAFONTAINE, L. (1987a).— Le régime alimentaire de la Loutre (*Lutra lutra*) en Bretagne inférieure. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, 42: 135-144.
- LIBOIS, R. M., HALLET-LIBOIS, C. & ROSOUX, R. (1987b).— Éléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. I. Anguilliformes, Gastérostéiformes, Cyprinodontiformes, Perciformes. *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Sér. A. n° 3. CRA-CNRS. Valbonne.
- LIBOIS, R.M. & ROSOUX, R. (1989).— Écologie de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais poitevin. I. Étude de la consommation d'anguilles (*Anguilla anguilla*). *Vie et Milieu*, 39: 191-197.
- LIBOIS, R.M. & ROSOUX, R. (1991).— Écologie de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais poitevin. II. Aperçu général du régime alimentaire. *Mammalia*, 55: 35-47.
- LIBOIS, R.M., ROSOUX, R. & DELOOZ, E. (1991).— Écologie de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais poitevin. III. Variation du régime et tactique alimentaire. *Cahiers Ethol.*, 11: 31-50.
- LIBOIS, R., ROSOUX, R. & FAREH, M. (2012).— Évolution de la répartition de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) au Maroc. *Abstracts 2^{ème} Colloque International sur la Gestion et la Préservation des Ressources en Eau, Meknès 10-12 mai 2012*, p. 41.
- LIZANA M. & PÉREZ-MELLADO V. (1990).— Depredación por la nutria (*Lutra lutra*) del sapo de la Sierra de Gredos (*Bufo bufo gredosicola*). *Donāna Acta Vertebrata*, 17: 109-112.
- LOPÈZ, P. & HERNANDO, J.A. (1984).— Food habits of the Otter in the central Sierra Morena (Cordoba, Spain). *Acta Theriol.*, 29: 383-401.
- MACDONALD, S.M. & MASON, C.F. (1984).— Otters (*Lutra lutra*) in Morocco. *Oryx*, 18: 157-159.
- MASON, C.F. & MACDONALD, S.M. (1986).— *Otters: ecology and conservation*. Cambridge University Press.
- PEDROSO, N.M. & SANTOS-REIS, M. (2006).— Summer diet of European otters in large dams of South Portugal. *Hystrix*, 17: 117-128.
- REMONTI, L., PRIGIONI, C., BALESTRIERI, A., SGROSSO, S. & PRIORE, G. (2008).— Trophic flexibility of the otter (*Lutra lutra*) in southern Italy. *Mamm. Bio.*, 73: 293-302.
- ROMAN, J. (2011).— What do otters eat where there is no fish? *Mamm. Biol.*, 76: 237-239.
- RUIZ-OLMO, J. (1995).— The reptiles in the diet of the otter (*Lutra lutra* L. Carnivora, Mammalia) in Europe. *Scientia herpetologica*, 1: 259-264.
- RUIZ-OLMO, J., LOPEZ-MARTIN, J. M. & PALAZON, S. (2001).— The influence of fish abundance on the otter (*Lutra lutra*) populations in Iberian Mediterranean habitats. *J. Zool. (Lond.)*, 254: 325-336.
- RUIZ-OLMO, J. & PALAZON, S. (1997).— The diet of the European otter (*Lutra lutra* L., 1758) in Mediterranean freshwater habitats. *J. Wild. Res.*, 2: 171-181.
- SOKAL, R. & ROHLF, J. (1981).— *Biometry*. 2nd ed., Freeman & Co., New-York.
- STEPHENS, M.N. (1957).— *The Otter report*. London, Universities Federation for Animal Welfare.
- WEBB, J.B. (1975).— Food of the Otter (*Lutra lutra*) on the Somerset levels. *J. Zool., Lond.*, 117: 486-491.
- WEBER, A. (2008).— Predation of invasive species Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) by Eurasian otter (*Lutra lutra*) in the Drömling nature reserve, Saxony-Anhalt, Germany. *IUCN Otter Spec. Group Bull.*, 25: 104-107.
- 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. (1980).— The use of fish vertebrae in scats for estimating prey size of otters and mink. *J. Zool., Lond.*, 192: 25-31.