

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé

Thèse

Présentée à l'Université Blaise Pascal
En vue de l'obtention du grade de

Docteur d'Université

(Spécialité : Ecologie générale et
Biologie des populations)

Soutenue le 26 avril 2007 par

Charles LEMARCHAND

Etude de l'habitat de la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) en région
Auvergne (France) : relations entre le régime alimentaire et la
dynamique de composés essentiels et d'éléments toxiques.

Composition du jury :

SOUCHON Yves

RUIZ-OLMO Jordi

AMBLARD Christian

BERNY Philippe

BOUCHARDY Christian

LEFEUVRE Jean-Claude

ROSOUX René

Directeur de Recherches, CEMAGREF, Lyon (Président, Rapporteur)

Service de Protection de la Faune de Catalogne, Espagne (Rapporteur)

Directeur de Recherches CNRS, Clermont-Ferrand

Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire, Lyon

Auteur, producteur et réalisateur, Clermont-Ferrand

Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Directeur adjoint du Muséum d'Orléans

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide financière et/ou administrative, ni sans l'aide technique des partenaires suivants :

Maîtrise d'Ouvrage, partenariat technique et financier



Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne

Montlosier
63970 Aydat
www.parc-volcans-auvergne.com

Partenariats financiers, techniques et/ou administratifs



Agence de l'Eau Loire-Bretagne

Avenue de Buffon, B.P. 6339
45063 Orléans cedex 02
www.eau-loire-bretagne.fr



Etablissement Public Loire

3, Avenue Guillemin, B.P. 6125
45061 Orléans cedex 02
www.eptb-loire.fr



Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon

1, Avenue Bourgelat
69280 Marcy-l'Etoile
www.vet-lyon.fr



Laboratoire de Biologie des Protistes, UMR CNRS 6023

24, avenue des Landais
63177 Aubière Cedex
www.protistes.univ-bpclermont.fr



Université Blaise Pascal

34, Avenue Carnot
63006 Clermont-Ferrand cedex 1
www.univ-bpclermont.fr



Office national de la chasse et de la Faune Sauvage

85 bis avenue de Wagram, BP 236
75822 Paris Cedex 17
www.oncfs.gouv.fr



Fédération du Puy-de-Dôme pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique

Site de Marmilhat
63370 Lempdes

GREGE

Groupe de Recherche et d'Etudes pour la Gestion de l'Environnement

Route de Préchac
33703 Villandraut

Recommandations / Citation

- La version PDF de ce document a été conçue pour une impression recto/verso intégrale.
- Chaque chapitre est indépendant, et peut donc être imprimé séparément des autres.
- Les documents en couleur (photos et figures) disposent d'une résolution suffisante pour être clairement lisibles sans recourir au paramètre d'impression « optimale » et ce, même sur du papier recyclé.
- Ce document doit être cité comme suit / This work should be cited as :

LEMARCHAND, C. (2007). Etude de l'habitat de la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) en région Auvergne (France) : relations entre le régime alimentaire et la dynamique de composés essentiels et d'éléments toxiques. *Thèse de Doctorat de l'Université Blaise Pascal*, Clermont-Ferrand, 225p.

Remerciements

Contrairement à ce que je croyais, cette partie n'est pas la plus simple à rédiger, puisqu'il ne faut oublier personne...Je vais donc tenter de remercier toutes celles et tous ceux, et ils sont nombreux, sans qui cette thèse n'aurait pu être menée à son terme, ou qui l'ont rendue si passionnante au quotidien. Si, par mégarde, il m'arrivait ici d'oublier quelqu'un, et qu'il ou elle se reconnaisse, je m'en excuse par avance.

En premier lieu, un grand merci à Christian Amblard et à Christian Bouchardy, pour m'avoir énormément aidé à monter ce sujet de thèse, pour leurs conseils et leur soutien, avant même que ce travail ne commence, pour nos discussions scientifiques et naturalistes. Je remercie également vivement Philippe Berny et Christian Amblard (encore !), pour avoir accepté de co-diriger ce travail, pour leur encadrement au quotidien, et pour m'avoir accueilli dans leurs laboratoires respectifs.

J'adresse mes sincères remerciements aux Rapporteurs, ainsi qu'à l'ensemble des membres du Jury, pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

J'adresse également mes chaleureux remerciements aux partenaires financiers et techniques, sans lesquels cette étude n'aurait pu être réalisée :

- Le **Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne** a assuré la maîtrise d'ouvrage de cette étude, et je tiens à remercier Monsieur Giscard d'Estaing, Président du Parc lors du démarrage de ce travail, ainsi que Monsieur Roger Gardes, qui lui a succédé. Merci également à Monsieur Guy Senaud, Directeur Adjoint du Parc, ainsi qu'à Philippe Boichut, Fabien Brosse et Olivier Roquetanière, pour leur aide administrative, technique ou pratique.
- L'**Agence de l'Eau Loire-Bretagne** (Mme Nioche-Seigneuret, MM. Mignot et Vienne), l'**Etablissement Public Loire** (MM. Roy et Jehannet), l'**Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon** et le **Laboratoire de Biologie des Protistes**.

Merci à Danièle Vey, de l'équipe de Toxicologie de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon, à Alexandra Mazet, ainsi qu'à Stéphane Besse, du Laboratoire d'Analyse des Contaminants dans les Milieux Biologiques, pour leur aide précieuse dans les analyses toxicologiques.

Merci également à la Fédération de Pêche du Puy-de-Dôme, et particulièrement à François Desmolles, pour la fourniture de poissons, et des données concernant les effectifs piscicoles des sites d'études. Merci aussi de ces bons moments, autour d'un aligot, de morilles, de soupe à l'oignon, de bons vins, du côté de Chanonat...

Pour mener à bien ce travail, j'ai pu bénéficier de l'aide fructueuse de deux étudiants. Véronique Mathevet, au cours de son stage de Diplôme Professionnel Universitaire, a pu acquérir de nombreuses données relatives au régime alimentaire de la loutre au sein de nos sites d'études. Apostolos-Manuel Koussoroplis, au cours de ses Travaux d'Etudes et de Recherches de Maîtrise, puis au cours de l'été suivant, m'a grandement aidé dans la collecte de données concernant les acides gras des carnivores. Les résultats présentés dans cette étude, concernant ces thématiques, n'auraient pu être aussi complets sans votre aide à tous deux, alors merci, vraiment, merci... Je suis par ailleurs très fier que vos stages, effectués sur mon

sujet de thèse, vous aient, un peu, aidé pour la poursuite de vos études, Véronique en Master II professionnel, et Apostolos-Manuel en Master II recherche. Merci aussi, Manu, pour m'avoir fait découvrir ton pays et « ton » île, nous avons passé des moments inoubliables en Grèce, sur les traces des ours et des poulpes...

J'adresse également mes remerciements aux personnels de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, particulièrement les membres des services départementaux du Cantal, de la Corrèze, de la Creuse, de la Haute-Loire, du Puy-de-Dôme et de la Haute Vienne, ainsi que Mme Ruette, et MM. Léger, Puissauve et Séry, pour leur collaboration fructueuse, notamment par la collecte et la valorisation scientifique très rapide des cadavres.

Dans ce même registre de la collecte d'animaux pour les analyses toxicologiques, merci également à Jean-Louis Brugière de la délégation Auvergne du Conseil Supérieur de la Pêche, à Christine et Pascal Fournier du Groupe de Recherche et d'Etude pour la Gestion de l'Environnement, à Frédéric Leblanc, du Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin, à Marie-Françoise Faure et Pierre Pénicaud du Muséum d'Histoire Naturelle Henri Lecoq de Clermont-Ferrand. Merci aussi à l'équipe du laboratoire de taxidermie du Muséum d'Orléans, ainsi qu'au Professeur Roland Libois.

Un grand merci aussi à René Rosoux et à Marie-des-Neiges de Bellefroid, pour leurs conseils, pour cette collaboration scientifique que j'espère très fructueuse à l'avenir, pour la relecture patiente et détaillée de ce manuscrit, pour leur accueil et leur amitié. Vivement les Shetland !!

Merci à la Direction de la Nature et des Paysages du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (Mme Abitbol), ainsi qu'à la Direction Régionale de l'Environnement Auvergne (Mme Auroux), pour m'avoir rapidement délivré les autorisations de transport et de capture scientifiques d'animaux, me permettant de réaliser ce travail en toute légalité.

Un grand merci également, à toutes celles et tous ceux du laboratoire de Biologie des Protistes, qui m'ont fait découvrir quelques aspects du métier d'« apprenti » chercheur et d'enseignant, depuis le printemps 2001 (tout de même). Merci aux anonymes qui ont supporté, sans trop hurler, le contenu parfois...atypique des congélateurs du labo. Merci à Denis Sargos pour son aide de statisticien et sa patience d'informaticien-internetologue, à Nathalie Fruquière (d'en bas) pour la gestion administrative de mon contrat.

Merci à tous les autres membres du « bureau bleu », titulaires ou remplaçants, historiques ou l'ayant colonisé récemment. Bureau d'étudiants, salle de spectacle, de rédaction nocturne, défouloir, lieu d'expérimentations très intéressantes, siège temporaire de jeunes maîtres de conférences nostalgiques de leurs études, d'une couleur que la communauté scientifique entière nous envie, cette pièce est bien particulière. N'hébergeant au début que « Charlie et ses Drôles de Dames », apprentis chercheurs et peintres, le bureau s'est ensuite enrichi de nouveaux membres. J'y ai trouvé de solides amitiés, alors merci à tous, en particulier Anne-Hélène, Anne-Catherine, Manu, Alex, Aurélie et Manon, merci aussi à Jonathan, le plus sérieux de nous tous, à Stéphane, et à ceux arrivés récemment ou nous ayant quitté pour d'autres cieux, Aurélie, Marion, Emilie et Véronique.

Remerciements

Merci aussi à toute l'équipe du jeune Groupe Mammalogique d'Auvergne. Je suis très fier d'avoir participé à sa création, d'observer sa montée en puissance et en considération. Pourvu que ça dure !!

Merci encore à l'ensemble des organismes et personnes suivantes, fournisseurs d'informations naturalistes, techniques ou pratiques de premier ordre : Yvan Martin d'abord, « granducologue » expert, qui fut également mon initiateur à la recherche d'indices de la présence de notre naïade, puis, sans hiérarchie, la LPO Auvergne (J.-J. Lallemant, L. Maly, R. Riols et l'équipe du centre de soins d'Aubière), le Parc Naturel Régional Livradois-Forez (E. Sourp et C. Proust), la FRANE (J.-P. Dulphy), la SFEPM (H. Jacques et F. Moutou), H. Verne, B. Gilard, S. Esnouf, S. Erard, P. Devroye, R. Dohogne, les Frères M. et Th. Bernard, J. Chevarin, Y. Boulade, N. Gouilloux...

Merci à Téléphone, aux Red Hot Chili Peppers, à Serge Gainsbourg, Led Zeppelin, Sainclair ou Jacques Brel, liste non exhaustive, merci également à Guinness, Nikon, Fuji, aux diverses productions de la biscuiterie LU, pour leur soutien constant.

Merci aussi à Robert Redford. Je crois en effet qu'une partie de l'idée du sujet de cette thèse m'est venue en voyant et revoyant son adaptation filmée du livre de Norman MacLean « Et au milieu coule une rivière »... Maintenant que j'ai un peu de temps, je vais enfin pouvoir me mettre à la pêche à la mouche, de la part d'un gaucher ça risque d'être drôle.

Merci à l'Auvergne d'exister.

Merci enfin à l'ensemble de mes proches, à mes parents, ma famille et mes amis, pour leur soutien et leur confiance face à mes diverses orientations. Merci à toi Aurélie, pour tout, pour hier, pour ce soir, et pour demain...

Résumé

Etude de l'habitat de la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) en région Auvergne (France) : relations entre le régime alimentaire et la dynamique de composés essentiels et d'éléments toxiques.

RESUME : L'habitat et le régime alimentaire de la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) ont été étudiés en région Auvergne, en relation avec la dynamique d'acides gras essentiels et d'éléments toxiques. Le mouvement de recolonisation naturelle de l'espèce l'amène à fréquenter des milieux aquatiques dégradés et non dégradés. Le régime alimentaire, dominé par les poissons, est plus diversifié dans ces derniers. Les proies d'origine aquatique constituent une source majeure d'acides gras essentiels dans les tissus de la loutre, et le rapport DHA/LA constitue un outil d'évaluation de l'origine terrestre ou aquatique des proies. Des pesticides organochlorés, des PCBs, des éléments traces et des anticoagulants ont été détectés dans les épreintes, les tissus, et les proies principales de la loutre. Les concentrations de ces éléments, dans les tissus, augmentent selon un gradient amont aval, au sein des bassins hydrographiques, en raison du transfert des composés toxiques des proies vers le prédateur.

MOTS CLES : Loutre d'Europe, régime alimentaire, acides gras essentiels, pesticides organochlorés, PCBs, éléments traces, anticoagulants, bassins hydrographiques.

Study of the European otter's (*Lutra lutra*) habitat in the Auvergne region (France) : relationships between diet and essential compounds and toxic elements dynamics.

ABSTRACT: Habitat main characteristics and diet of the European otter (*Lutra lutra*) were studied in the Auvergne region in France, and related to the dynamics of essential compounds (fatty acids) and toxic elements. A natural expansion movement of the otter is noted, and the species lives now in both degraded and non degraded habitats. Otter's diet was more diversified in non degraded habitats. Preys of aquatic origin were a major source of essential fatty acids in adipose tissue of the otter, and we suggest that DHA/LA ratio is a good tool for the evaluation of the terrestrial or aquatic origin of the main preys. Organochlorine pesticides, PCBs, heavy metals and rodenticides were found in otters' spraints, tissues and main preys. Concentrations of those chemical toxic compounds tended to increase by going downstream of the main river catchments, due to the transfer of toxic compounds from preys to predator.

KEY WORDS: European Otter, diet, essential fatty acids, organochlorine pesticides, PCBs, heavy metals, rodenticides, river catchments.

Prologue

3 septembre 2002, Toulouse. J'achève mon DEA par l'exposé oral des résultats devant le jury. Dernier jour d'une 5^e année universitaire longue, difficile mais très riche d'enseignements, de rencontres et d'expériences diverses.

Depuis quelques temps déjà, j'ai pris un peu de recul sur mon sujet de recherche. La biodiversité bactérienne associée aux microparticules organiques détritiques en milieu lacustre est un sujet fort intéressant, qui m'a énormément apporté sur bien des aspects, mais je n'envisage pas d'orienter ma thèse, suite *théorique* d'un DEA, sur cette thématique.

Février 2003, Clermont-Ferrand. Je viens de rencontrer Christian Bouchardy, écrivain et réalisateur, spécialiste de la loutre d'Europe. Voilà quelques jours, j'ai vu un documentaire de la BBC consacré à cette espèce, qui a résonné comme un déclic. J'ai toujours été fasciné par la prédation, et mes préférences naturalistes s'orientent nettement vers les mammifères carnivores, les rapaces diurnes et nocturnes, ainsi que les reptiles, doublées d'un coup de cœur pour le tichodrome échelette. Ma formation universitaire me permet de disposer de certaines connaissances sur le fonctionnement des milieux aquatiques, notamment concernant la structure des réseaux trophiques et le transfert de certaines molécules. Enfin, un module suivi en Maîtrise m'a profondément sensibilisé aux problèmes liés à la qualité de l'eau.

Le déclic est là : je vais tenter de monter mon propre sujet de thèse, qui sera consacré aux conséquences potentielles du transfert de molécules toxiques présentes dans l'eau à un mammifère super-prédateur, la loutre, arlésienne des naturalistes, ombre furtive rêvée au bord de l'eau en refermant les livres de Robert Hainard. Le tout en Auvergne, région d'adoption dont je suis amoureux depuis 1990.

La motivation et l'enthousiasme de Christian s'ajoute aux miens, je ressors de cet entretien confiant. Après tout, il ne reste plus à trouver que l'encadrement scientifique, la structure d'accueil, le financement, à définir le type d'analyses et leurs modalités. Une formalité, quoi...

Je n'ai, à ce moment, aucune idée de l'aventure dans laquelle je me lance.

Table des matières

Recommandations

Remerciements

Résumé

Prologue

Table des matières 1

Introduction 5

Chapitre I : La Loutre d'Europe : présentation de l'espèce, de la qualité de l'habitat et de son régime alimentaire dans le bassin de l'Allier

1. La loutre d'Europe : présentation générale de l'espèce	9
1.1 Systématique, évolution et répartition	9
1.1.1 Systématique	9
1.1.2 Evolution	9
1.1.3 Répartition	11
1.1.3.1 En Europe	11
1.1.3.2 En France	11
1.2 Causes de disparition	13
1.3 La protection de l'espèce	16
1.4 Morphologie et anatomie	16
1.4.1 Allure générale	16
1.4.2 Caractéristiques biométriques	17
1.4.3 Caractéristiques anatomiques	19
1.4.3.1 Appareil digestif	19
1.4.3.2 Appareil cardiorespiratoire	19
1.4.3.3 Particularités et adaptations anatomiques	20
1.5 Ecoéthologie et reproduction	21
1.5.1 Ecoéthologie	21
1.5.2 Reproduction	27
1.6 Régime alimentaire	28
1.6.1 Généralités	28
1.6.2 Composition du régime alimentaire de la loutre	29
1.7 Interactions trophiques et écologiques avec les autres mustélidés semi-aquatiques	34
1.8 Les enjeux de la conservation de la loutre	35

1.8.1 Le « coût » de la loutre	35
1.8.2 Le <i>surplus killing</i>	39
2. Qualité de l'habitat et présence de la loutre, régime alimentaire dans le bassin de l'Allier	41
2.1 Matériel et méthodes	41
2.1.1 Choix et localisation des sites d'études	41
2.1.2 La qualité de l'habitat dans les sites d'études	43
2.1.2.1 Descripteurs du milieu aquatique	43
2.1.2.2 Descripteurs du milieu terrestre	46
2.1.3 Méthodologie de prospection	47
2.1.4 Collecte et traitement des échantillons	49
2.1.5 Expression des résultats	49
2.1.6 Analyses statistiques des données	50
2.2 Résultats et discussion	50
2.2.1 La qualité de l'habitat dans les sites d'études	50
2.2.2 Relations entre la qualité de l'eau, de l'habitat et la présence de la loutre	55
2.2.3 Régime alimentaire de la loutre dans les 5 sites d'études	57
2.2.3.1 Approche globale du régime alimentaire	59
2.2.3.2 Approche par sites du régime alimentaire	62
3. Conclusion	76

Chapitre II : Les acides gras, des éléments biomarqueurs du régime alimentaire de la loutre. Comparaison avec d'autres mammifères carnivores.

1. Contexte bibliographique	79
1.1 Les acides gras : généralités, importance physiologique et nutritionnelle	79
1.2 Utilisation des acides gras comme biomarqueurs	80
1.3 Les acides gras, biomarqueurs des réseaux trophiques	81
2. Matériels et méthodes	82
2.1 Choix, origine et statut des animaux utilisés	82

2.2 Analyses des échantillons	85
2.3 Analyses statistiques	89
3. Résultats et discussion	89
3.1 Distribution des acides gras	89
3.2 Relations entre le régime alimentaire et la composition en acides gras	92
3.3 Le rapport DHA/LA, un outil d'évaluation du degré de prédation en milieu aquatique	94
 Chapitre III : Etude des composés chimiques toxiques présents dans les tissus et les principales proies de la loutre, et variabilité géographique en région Auvergne	
1. Territoire d'étude et échantillons utilisés	101
1.1 Le territoire d'étude	101
1.2 Collecte des échantillons	103
1.2.1 Collecte des épreintes	103
1.2.2 Collecte des cadavres	103
1.2.3 Collecte et préparation des proies	104
1.3 Résultats de la collecte des échantillons	105
1.3.1 Collecte des épreintes	105
1.3.2 Collecte des cadavres	107
1.3.2.1 Etude démographique	107
1.3.2.2 Caractéristiques morphométriques	111
1.3.3 Collecte des proies	114
2. Contamination de la loutre par divers éléments toxiques	117
2.1 Contexte bibliographique	117
2.1.1 Les pesticides organochlorés et les polychlorobiphényles	117
2.1.1.1 Définitions et toxicologie	117
2.1.1.2 Contamination des loutres	125
2.1.1.3 Contamination des proies, transfert à la loutre	131
2.1.2 Les éléments traces	135
2.1.2.1 Définition et toxicologie	135
2.1.2.2 Contamination des loutres	141
2.1.3 Les anticoagulants	145
2.1.3.1 Définition et toxicologie	145

2.1.3.2 Contamination de la faune	145
2.2 Matériels et méthodes	147
2.2.1 Méthodologie du dosage des composés organochlorés	147
2.2.2 Méthodologie du dosage des éléments traces	148
2.2.2.1 Dosages du Plomb, du Cadmium et du Cuivre	149
2.2.2.2 Dosage du Mercure	150
2.2.2.3 Dosage de l'Arsenic	151
2.2.3 Dosage des anticoagulants	151
2.2.4 Expression des résultats : poids sec, poids de lipides ou poids frais ?	152
2.2.5 Analyses statistiques	153
2.3 Résultats	155
2.3.1 Contamination par les pesticides et les PCBs	155
2.3.1.1 Etude des épreintes de loutres	155
2.3.1.2 Etude des tissus de loutres	159
2.3.1.3 Etude des proies de la loutre	165
2.3.2 Contamination par les éléments traces	171
2.3.3 Contamination par les anticoagulants	177
2.4 Discussion générale	178
2.4.1 Etude des épreintes	178
2.4.2 Etude des tissus	179
2.4.3 Toxicité des proies	183
2.4.4 Variations géographiques de la contamination	185
2.4.5 Etudes des éléments traces et des anticoagulants	187
2.4.5 Conclusion	189
Conclusions générales et perspectives	192
Références bibliographiques	200
Valorisation des résultats	216
Annexes	
Annexe 1. Autorisation de transport de loutres, délivrée par le MEDD	
Annexe 2. Convention signée avec le CNERA-PAD concernant la fourniture d'échantillons de carnivores	
Annexe 3. Autorisation de capture scientifique d'amphibiens et de reptiles, délivrée par la DIREN Auvergne	
Epilogue	

Introduction

Les milieux aquatiques, comme l'ensemble des milieux naturels de la biosphère, sont soumis à différents types de perturbations d'origine humaine. Parmi celles-ci, la dégradation des habitats des espèces, et les conséquences toxicologiques des rejets de polluants, de différentes natures et d'origines variées, dans l'environnement, sont incriminées dans le déclin de nombreuses espèces. Dans le but de quantifier ces rejets et d'évaluer leur impact sur l'environnement, certaines espèces peuplant ces milieux aquatiques ont été choisies comme bioindicateurs, au sein de plusieurs groupes taxonomiques (bryophytes, insectes, poissons...), dans le cadre d'études *in situ* ou expérimentales.

En raison de leur position dans les réseaux trophiques, les super-prédateurs constituent des modèles intéressants, dans la mesure où leur présence est dépendante de l'impact de ces perturbations sur leurs proies et sur eux-mêmes. Pour les milieux aquatiques, la loutre d'Europe (*Lutra lutra*), mammifère carnivore de la famille des mustélinés, est un super-prédateur remarquable à plusieurs titres. L'espèce exploite, en effet, une très large diversité d'habitats et de proies, et chaque individu dispose d'un vaste territoire. La loutre, espèce patrimoniale en expansion dans certaines régions de France, et notamment en Auvergne, suite à sa protection légale, pourrait donc constituer un modèle intégrateur du fonctionnement des milieux aquatiques et de leurs bassins versants, soumis à ces perturbations.

Dans ce contexte général, plusieurs questions spécifiques se posent :

- Quelles peuvent être les conséquences des perturbations de l'habitat sur la présence et le maintien de la loutre en région Auvergne ?
- Quel est le régime alimentaire de la loutre, dans différents types d'habitats ? Peut-on mettre en évidence des variations de ce régime en fonction du degré de dégradation des milieux ?
- Quelles menaces pour la loutre, et, par extension, pour les autres prédateurs, constituent la présence dans les milieux aquatiques d'éléments chimiques toxiques ?

Le présent mémoire, synthèse d'une étude de l'espèce menée durant trois années en région Auvergne, propose des éléments de réponse à ces différentes questions, en plusieurs chapitres distincts :

Le premier chapitre présente, dans un premier temps, les caractéristiques de la biologie et de l'écologie générale de la loutre, à partir des études existantes relatives à ces aspects. L'impact éventuel de la dégradation de l'habitat sur la présence et le maintien de la loutre est ensuite étudié, pour un ensemble de cinq sites distincts appartenant au bassin de l'Allier, de caractéristiques générales et de niveau de dégradation différents. Au sein de chacun de ces sites, une étude de 14 mois du régime alimentaire de la loutre est présentée, et comparée avec les effectifs recensés des différentes proies, afin d'améliorer la connaissance du mode local d'exploitation des proies, en relation avec le degré de dégradation de chacun de ces cinq sites.

Le second chapitre est consacré à l'étude du transfert à la loutre de composés essentiels, les acides gras, depuis ses proies principales. Ce transfert est ensuite comparé avec celui existant chez d'autres espèces de mammifères carnivores. Certains de ces acides gras, essentiels au développement et au fonctionnement physiologique de l'organisme, ne peuvent être synthétisés en quantité suffisante pour couvrir les besoins des prédateurs, et doivent donc être fournis par l'alimentation. Compte tenu de cette importance physiologique, ces acides gras sont des composés de haute qualité nutritionnelle, considérés comme un facteur écologique limitant, au même titre que la disponibilité d'un habitat favorable, ou une ressource alimentaire suffisante. Les relations existant entre les régimes alimentaires de ces espèces et la distribution des acides gras dans leurs tissus sont ensuite présentées.

Le troisième chapitre de cette étude est consacré à la distribution d'éléments chimiques toxiques dans les déjections et les tissus de loutres, ainsi que dans leurs proies principales. Dans un premier temps, les zones géographiques de suivi et les mesures biométriques des loutres analysées sont présentées. Les caractéristiques chimiques, toxicologiques, ainsi que les concentrations des tissus et des proies principales de la loutre en composés organochlorés, d'éléments traces et d'anticoagulants sont ensuite présentées. L'objectif est d'évaluer le transfert de ces xénobiotiques à la loutre par voie trophique, les variations géographiques de la contamination, et leurs conséquences toxicologiques sur les populations.

Enfin, les principales conclusions de cette étude sont présentées, et des éléments de perspectives sont ensuite proposés.

I.

La loutre d'Europe (*Lutra lutra*) :
présentation de l'espèce, de la qualité
de l'habitat et de son régime
alimentaire dans le bassin de l'Allier.



Loutre d'Europe (*Lutra lutra*). Photo Christian Bouchardy. Ile d'Hascosay, Ecosse.

Tableau I.1. Différentes espèces de loutres actuellement décrites dans le monde. Les loutres appartenant à la faune sauvage de France, métropolitaine ou d’outre-mer, sont soulignées.

Noms vernaculaires français	Noms scientifiques	Noms vernaculaires anglais
Loutre de mer	<i>Enhydra lutris</i>	<i>Sea otter</i>
Loutre de rivière	<i>Lontra canadensis</i>	<i>North American river otter</i>
<u>Loutre néotropicale</u>	<u><i>Lontra longicaudis</i></u>	<i>Neotropical otter</i>
Loutre du Chili	<i>Lontra provocax</i>	<i>Southern river otter</i>
Loutre marine	<i>Lontra felina</i>	<i>Marine otter</i>
<u>Loutre géante du Brésil</u>	<u><i>Pteonura brasiliensis</i></u>	<i>Giant otter</i>
Loutre à joues blanches	<i>Aonyx capensis</i>	<i>Cape clawless otter</i>
Loutre à joues blanches du Congo	<i>Aonyx congicus</i>	<i>Congo clawless otter</i>
Loutre cendrée ou loutre naine	<i>Aonyx cinereus</i>	<i>Small-clawed otter</i>
Loutre à cou tacheté	<i>Lutra maculicollis</i>	<i>Spotted-necked otter</i>
<u>Loutre d’Europe</u>	<u><i>Lutra lutra</i></u>	<i>Eurasian otter</i>
Loutre de Sumatra	<i>Lutra sumatrana</i>	<i>Hairy-nosed otter</i>
Loutre d’Asie	<i>Lutra perspicillata</i>	<i>India smooth coated otter</i>

1. LA LOUTRE D'EUROPE : PRESENTATION GENERALE DE L'ESPECE

1.1 SYSTEMATIQUE, EVOLUTION ET REPARTITION

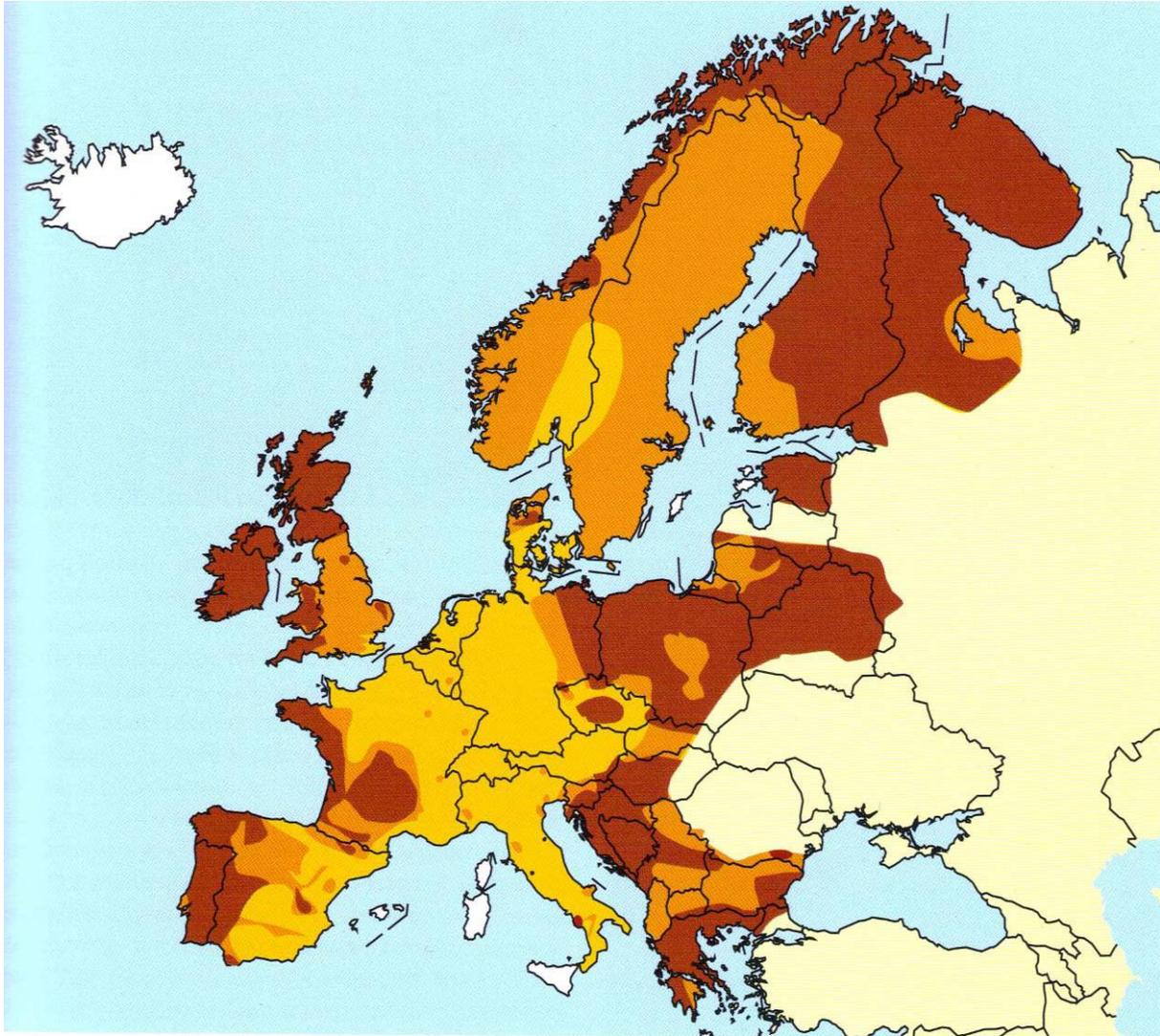
1.1.1 SYSTEMATIQUE

La loutre d'Europe, *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758), est un mammifère appartenant à l'ordre des Carnivores, et à la famille des Mustélinés. Cette famille, la plus vaste de l'ordre avec 67 espèces, rassemble en Europe des espèces de corpulence variable, allant d'une centaine de grammes (belette *Mustela nivalis*), à plus de 20 kilos (glouton *Gulo gulo*). Les loutres peuplant la planète sont rassemblées au sein de la sous-famille des Lutrinés, dont la classification a été quelque peu controversée. L'utilisation des outils moléculaires a, récemment, permis d'améliorer la connaissance de la phylogénie des loutres, qui sont réunies en 5 genres et 13 espèces (Koepfli & Wayne, 1998 ; Bininda-Emonds *et al.* 1999 ; Cassens *et al.* 2000 ; Koepfli & Wayne, 2003 ; Marmi *et al.* 2004) (tableau I.1).

1.1.2 EVOLUTION

Les premiers ancêtres de la loutre sont apparus à l'Ere Tertiaire, à la fin du Miocène Moyen, il y a environ 17 millions d'années. Le genre *Lutra* semble apparaître vers la fin du Pléistocène supérieur (Pereira & Salotti, 2000), il y a environ 15 à 20.000 ans. Cette période est marquée, sous nos latitudes, par la succession de périodes glaciaires et inter glaciaires, la dernière glaciation, le Würm, ayant pris fin il y a environ 10.000 ans. Les études génétiques récentes montrent qu'à l'exception de la population des Iles britanniques et d'un noyau situé en Europe centrale, les loutres du continent Ouest-européen se caractérisent par une très grande homogénéité de leur ADN mitochondrial, semblable à la souche ancestrale. Les dernières glaciations ont, très probablement, longuement isolé de petites populations de loutres réfugiées dans des zones géographiques restreintes, qui ont ensuite recolonisé le continent à la période post-glaciaire (Effenberger & Suchentrunk, 1999 ; Cassens *et al.* 2000 ; Dallas *et al.* 2002 ; Randi *et al.* 2003 & *sous presse* ; Arrendal *et al.* 2004). Le cas n'est pas isolé, d'autres espèces, parfois abondamment répandues, sont marquées également par de faibles variabilités génétiques, de façon naturelle (renard roux *Vulpes vulpes*, vison d'Europe *Mustela lutreola*, guépard *Acinonyx jubatus*), ou suite à la pression anthropique (éléphant de mer boréal *Mirounga angustirostris*, bouquetin des Alpes *Capra ibex ibex*). Cette particularité semble assez répandue chez les carnivores (Henry, 2001).

Même si la viabilité des populations ne semble pas systématiquement compromise à court terme, ce goulot d'étranglement génétique peut cependant entraîner une réduction des



Aire de répartition de la loutre (*Lutra lutra*) en Europe

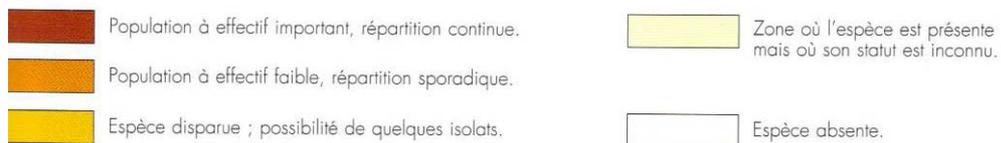


Figure I.1. Répartition Européenne de *Lutra lutra*. Extrait de Rosoux et De Bellefroid (2007).

capacités immunitaires face aux pathologies, et rendre vulnérables des populations souvent déjà fragilisées par l'action humaine directe ou indirecte (England *et al.* 2003). Ainsi, le virus de la maladie aléoutienne fragilise fortement les visons d'Europe (De Bellefroid & Rosoux, 2005), et les effets délétères de la consanguinité (malformations, épidémies) ont contribué à provoquer l'extinction du Bouquetin des Pyrénées (*Capra ibex pyr.*) (Catusse *et al.* 1996).

1.1.3 REPARTITION

1.1.3.1 EN EUROPE

Des 13 espèces de loutres du monde, *Lutra lutra* occupe, de loin, l'aire de répartition la plus vaste. Jusque vers 1950, celle-ci s'étendait de l'Ecosse au Japon, du cercle polaire arctique au Maghreb, au Golfe Persique et aux îles Indo-Malaises. Elle a depuis lors largement régressé, notamment en Europe occidentale, frôlant l'extinction ou ayant disparu de l'ouest de l'Allemagne, de Suisse, du nord de l'Italie ou du Benelux. La péninsule ibérique, les Iles britanniques et l'Europe centrale abritent les populations les plus abondantes et les mieux réparties. La figure I.1 représente l'aire de répartition actuelle de l'espèce en Europe Occidentale (Macdonald, 1995 ; Rosoux et De Bellefroid, 2007).

1.1.3.2 EN FRANCE

Au début du XXe siècle, la loutre occupait la totalité du territoire, et donc le bassin de la Loire et de l'Allier. Dès le début des années 30, l'espèce va entamer un rapide déclin, disparaissant d'abord du Nord et de l'Est du pays, puis du Centre et du Sud-Est après la Seconde Guerre Mondiale. En 1984, le Groupe Loutre de la Société Française d'Etude et de protection des mammifères (SFEPM) mène une enquête nationale préalable à la réalisation de l'Atlas des Mammifères de France. La synthèse de cette vaste prospection de terrain (Bouchardy, 1984) montre que la loutre n'est plus présente que dans une douzaine de départements, situés le long de la façade atlantique et dans le Massif Central.

A partir de la fin des années 1980, des suivis plus fins sur le terrain, menés par un réseau de naturalistes et de professionnels, permettent de montrer que la loutre, à partir de ces noyaux isolés de populations, entame un lent processus de recolonisation. L'espèce étend son aire de répartition le long de la façade atlantique et dans le Massif Central, particulièrement sur les têtes de bassin de la Dordogne, de l'Allier et de leurs affluents pour ce secteur (Bouchardy *et al.* 2001). A partir des années 1990, la loutre est de nouveau présente dans les bassins de l'Allier et de la Dordogne, en Haute-Loire et dans le Puy-de-Dôme.

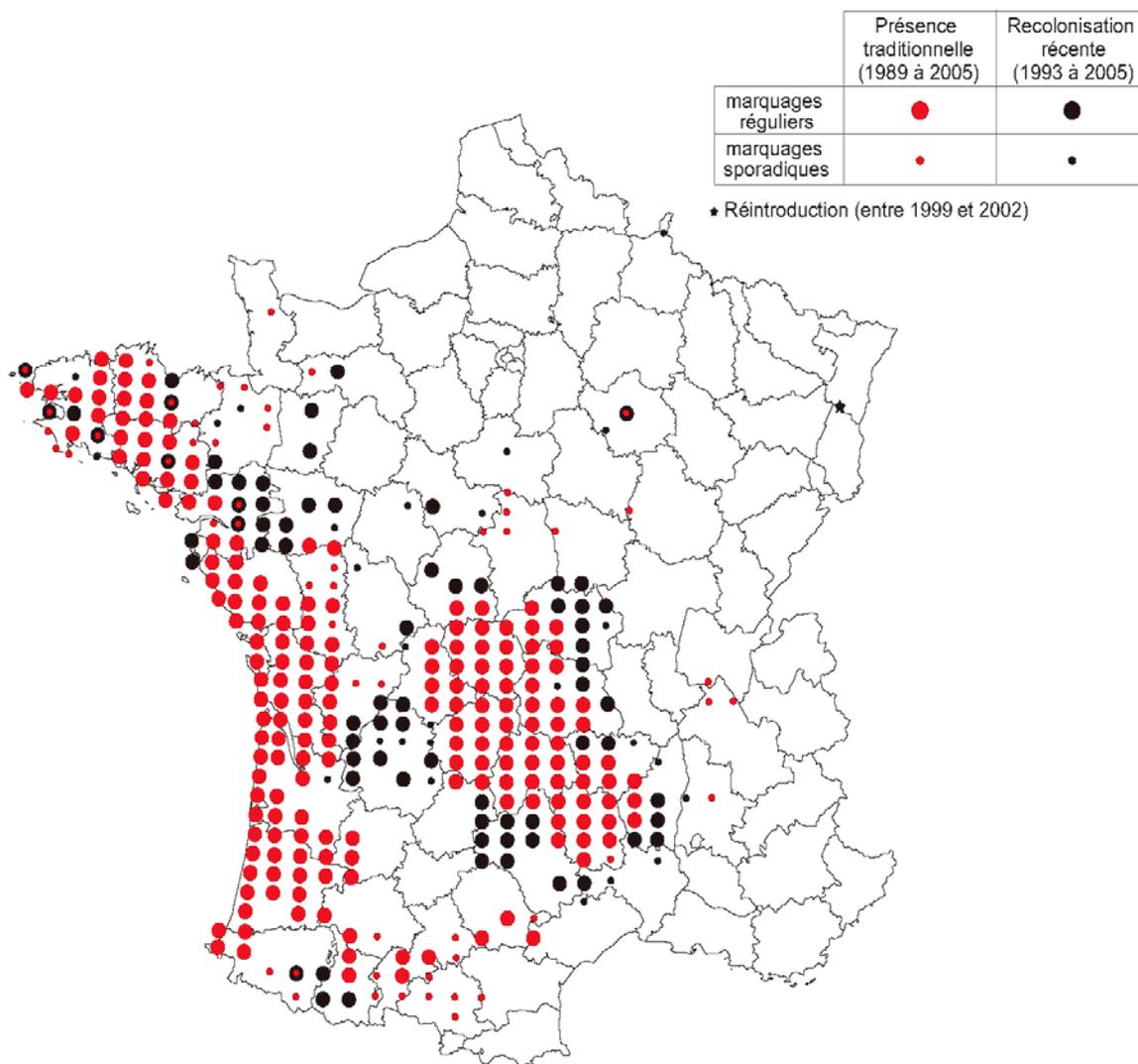


Figure I.2. Répartition actuelle de la loutre en France. Actualisation 2005. Source : groupe Loutre SFEPM- MNHN- IEGB.

Le mouvement se poursuit toujours actuellement : la loutre occupe désormais la majeure partie de l'Auvergne et du Limousin, et étend son aire de répartition. Les années 2000 ont vu les populations atlantiques et du Massif Central se rejoindre, par les départements de Dordogne et de Charente, évènement déterminant pour la conservation de la diversité génétique de l'espèce (Rosoux et Bouchardy, 2002). La figure I.2 représente l'état actuel de la répartition de la loutre en France.

1.2 CAUSES DE DISPARITION

Le **piégeage** et la **chasse** ont été, au moins localement, la principale cause de disparition de l'espèce. Considérée comme une concurrente directe des pêcheurs, dotée d'une fourrure très prisée des pelletiers, la loutre a fait l'objet en France d'une campagne de destruction comparable à celle du loup. Il existait même une commission nationale, la Loutrerie Française, et la destruction de l'animal était largement subventionnée par le Ministère de l'Agriculture durant l'Entre Deux Guerres (Bouchardy *et al.* 2001). Les techniques utilisaient souvent des pièges destinés à noyer l'animal sans abîmer la fourrure, pour lui conserver sa valeur, qui atteignait le revenu mensuel d'un ouvrier dans les années 1940. Plusieurs équipages ont par ailleurs utilisé des chiens courants pour la chasse à la loutre.

La **destruction et la dégradation de la qualité des milieux aquatiques** ont également contribué à la disparition ou à la régression de populations de loutres, en France comme dans le reste du monde. La destruction des zones humides (tourbières, prés humides, bras morts...), le recalibrage des rivières, la destruction des ripisylves, la construction de barrages et de micro-centrales ont fortement perturbé et banalisé le biotope de la loutre (Chanin, 2003a, b).

L'espèce ne trouve alors plus les zones propices au repos ou à l'élevage des jeunes dans une zone donnée, certaines de ces proies diminuent ou disparaissent (amphibiens, crustacés et mollusques). La figure I.3 représente des exemples de telles perturbations physiques.

La **contamination chimique chronique** des milieux aquatiques, de la loutre et de ses proies fera l'objet d'un développement spécifique dans le chapitre III.

Les **destructions accidentelles** sont également citées comme des facteurs localement très importants de régression de l'espèce. Les collisions routières sont fréquentes, cette cause de mortalité peut représenter plus de 80 % des animaux retrouvés morts (Philcox *et al.* 1999 ; Simpson, 2000 ; Hauer *et al.* 2002).



Figure I.3. Canalisation, recalibrage et suppression de la végétation rivulaire sur un cours d'eau (à gauche), drainage de zones humides (à droite) banalisent le biotope et provoquent la régression ou la disparition des proies de la loutre. Photos C. Lemarchand.



Figure 1.4. Détail d'un cadavre de loutre découvert en avril 2004 dans le Cantal. La cause de la mort apparaît clairement sous la forme d'un impact de balle. Photo C. Lemarchand.

Dans les marais de l'Ouest de la France, entre 1980 et 1993, l'analyse des causes de mortalité chez la loutre d'Europe, à partir de plus d'une centaine de cadavres, a démontré que 77,4 % des cas recensés étaient dus au trafic routier. Plus localement, dans le Marais Poitevin, pendant la même période, 71,1 % des cas de mortalité étaient imputables aux collisions avec des véhicules à moteur (Rosoux et Tournebize, 1995). Les auteurs considèrent que la conjugaison de certains facteurs affectant la santé (contamination par les biocides, pathologies diverses...) ou la quiétude des animaux, pourrait indirectement accroître les risques de mortalité routière (capacités physiques amoindries, perte de vigilance, troubles du comportement...). Cette augmentation de la mortalité provoquée par les activités humaines pourrait sérieusement compromettre la survie des populations de loutres, indépendamment de leur densité (Erlinge, 1978 ; Rosoux et Tournebize, 1995). La fréquentation du réseau routier, par rapport à celle du réseau hydrographique, constitue cependant un biais de collecte évident. L'impact des marées noires peut, localement, gravement affecter certaines populations (Garshelis et Jonhson, 2001). La noyade dans des installations de pêche (nasses à anguilles), est également évoquée, de même que des cas de capture dans des pièges non sélectifs, (contrôle des ragondins *Myocastor coypus*) (Lodé, 1993). Enfin, des cas de braconnage sont également signalés (figure I.4).

A partir de 194 cadavres autopsiés entre 1979 et 1993, Bo Madsen *et al.* (2000) se sont focalisés sur la recherche de **parasites** externes et internes, de **maladies** et d'**infections**. Selon ces auteurs, il semble que la loutre soit relativement peu touchée par des infections sérieuses. Il n'y a généralement pas ou très peu de parasites externes, sans doute en raison de l'épaisseur de la fourrure et du temps passé dans l'eau. Des maladies oculaires sont signalées (Williams *et al.* 2000), des pneumonies, parfois des péritonites. L'infection la plus commune semble être due à un champignon, *Emmonsia parva*, qui occasionne l'adiaspiramycose, des lésions dans les poumons plus ou moins sérieuses, n'entraînant que rarement la mort de l'animal mais pouvant diminuer son état général. Des cas de tuberculose ont été signalés, et les individus âgés présentent souvent des calculs rénaux. Les blessures ou les morsures que s'infligent les individus (pendant le rut ou en cas de compétition) s'infectent parfois (*Staphylococcus aureus*, *S. lutrae* et *Streptococcus sp.*), mais, s'avèrent rarement mortelles. Ces morsures, souvent localisées sur la région génito-anale, peuvent entraîner la castration ou la rupture du *baculum* (os pénien) chez le mâle, des infections de la vulve chez la femelle. 20 % des individus portent de telles cicatrices de morsures, qui touchent plus les mâles que les femelles (Simpson, 2000). Au niveau digestif, on signale aussi des infections à *Salmonella binza*, à certains nématodes (Sidorovich et Anisimova, 1999), des gastroentéropathies hémorragiques,

souvent consécutives à l'ingestion d'hydrocarbures (Simpson, 2000). De récentes études ont isolé dans les tissus de loutres une Coccidie, *Isoospora lutrae* (Torres *et al.* 2000), ainsi que la douve *Pseudoamphistomum truncatum*, issue de poissons exotiques (Simpson *et al.* 2005).

1.3 LA PROTECTION DE L'ESPECE

Les années 1970 marquent un tournant dans l'histoire de la loutre en France et en Europe, c'est en effet lors de cette décennie que les mesures légales de protection vont être engagées. En France, l'interdiction de chasse et de destruction est décrétée en 1972, l'arrêté ministériel du 17 avril 1981 décrète sa protection intégrale. La loutre figure à l'annexe I de la convention de Washington (CITES) de 1973 sur le commerce des espèces en déclin, ainsi qu'à l'annexe II des espèces strictement protégées de la convention de Berne de 1979, qui la choisit de plus comme emblème. Enfin, la Directive Européenne « Habitats-Faune-Flore » de 1992 (92/43/EC) sera la première à décréter la double protection de l'espèce (Annexe IV) et de ses habitats (Annexe II) dans un même texte.

Parés de cet arsenal législatif, libérés de l'intense pression de piégeage, les derniers survivants, cantonnés dans 2 noyaux de populations (Massif Central et Marais de l'Ouest), vont entamer un lent processus de recolonisation (voir ci-dessus). La protection légale a donc sauvé l'espèce *in extremis*. Tandis que de nombreux pays d'Europe (Espagne, Grande-Bretagne) choisissaient d'accompagner ou de provoquer la recolonisation par des opérations de renforcement de populations ou de réintroductions, la France a choisi de ne pas intervenir dans ce processus entièrement naturel (Rosoux et Bouchardy, 1990 ; Bouchardy *et al.* 1992 ; White *et al.* 2003). Seule, une expérience de réintroduction et de suivi télémétrique de quelques individus a été tentée en Alsace, interrompue par la suite en raison du risque de flux de gènes allochtones vers la souche sauvage française (Mercier, 2004).

1.4 MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

1.4.1 ALLURE GENERALE

La morphologie de la loutre d'Europe, comme d'ailleurs celle des 12 autres espèces de loutres de par le monde, est particulièrement adaptée à son mode de vie semi aquatique : le corps est allongé, fusiforme, les pattes sont courtes et palmées, lui permettant un déplacement rapide dans l'eau, la queue longue et épaisse lui servant de gouvernail. Le crâne est aplati, les yeux et les oreilles sont de petite taille et situés au sommet du crâne : la loutre peut être, ainsi, presque totalement immergée, tout en continuant à voir, entendre et respirer (Rosoux, 1998).



Figure I.5. La tête de la loutre est aplatie, les oreilles sont petites, et de longues vibrisses ornent la lèvre supérieure. Photo C.Lemarchand.

L'oreille et la narine se ferment automatiquement, lors de la plongée. De longues vibrisses, situées de part et d'autre du *rhinarium*, au dessus des yeux, et sur l'articulation des pattes avant, augmentent l'efficacité de la chasse et du repérage, particulièrement en eaux turbides, marécageuses ou tourbeuses, où le sens tactile est le principal mode de repérage de la loutre (figure I.5) (Bouchardy, 1986 ; Hainard, 1997). La couleur de la fourrure varie du marron foncé à la couleur chamois clair, et présente parfois une zone plus claire, éventuellement marquée de taches blanches, sur le ventre, le menton et le cou. Très dense, constituée de 35 à 50.000 poils par cm^2 , la fourrure est organisée en poils de bourre, denses et courts (10 à 15 mm), qui retiennent près de la peau une mince couche d'air, et assurent ainsi une bonne isolation thermique, et en poils de jarre, plus longs (25 mm) sur lesquels l'eau glisse. Ces derniers sont plus solides, résistent à l'abrasion et sont recouverts d'une sécrétion issue des glandes cutanées, améliorant l'hydrodynamisme de l'animal, et conférant à la fourrure des propriétés hydrofuges temporaires (figure I.6).

1.4.2 CARACTERISTIQUES BIOMETRIQUES

En France, la taille moyenne totale est de 118,5 cm pour les mâles, et 104,3 cm pour les femelles, dont 30 à 40 cm de queue. Le poids moyen est de 8,6 kg pour les mâles, et 6,8 kg pour les femelles (Bouchardy, 1986 ; Rosoux, 1998). Un poids record de 11,2 kg a été noté en juillet 2006, pour un mâle adulte issu du Marais Poitevin (Rosoux et Lemarchand, *Obs. Pers*).



Figure I.6. La fourrure de la loutre, ici en face ventrale, se compose de longs poils de jarre recouvrant une bourre épaisse. Photo C. Lemarchand.



Figure I.7. Crâne de loutre, montrant l'aplatissement antéro-postérieur, les orbites décalées vers l'avant, et la denture propre aux carnivores. La loutre dispose de 36 dents, organisées selon la formule 3.1.4.1./3.1.3.2. Photo C. Lemarchand.

Les données disponibles pour le reste de l'Europe sont comparables (Kruuk, 2006). Les mâles sont plus trapus, le *rhinarium*, le front et la lèvre supérieure sont plus larges que ceux des femelles.

L'éventail de taille au sein d'un même sexe, ainsi que le dimorphisme sexuel, toujours assez marqués, semblent être étroitement liés à l'état des populations. Les populations prospères et saines présentent un spectre de dimensions plus large et un dimorphisme sexuel plus marqué que les populations en déclin (Pertoldi *et al.* 2000). Les individus sont généralement plus grands et de masse moyenne plus élevée dans les populations prospères. De même, il semble exister un gradient de taille et de masse décroissant du nord et du centre de l'aire de répartition vers le sud. Ce phénomène, courant chez les mammifères, semble permettre d'assurer un rapport surface/volume du corps optimal pour l'homéothermie (Phillips et Heat, 1995).

1.4.3 CARACTERISTIQUES ANATOMIQUES

1.4.3.1 APPAREIL DIGESTIF

La denture est typique des carnivores, organisée en incisives, canines, prémolaires et molaires. Les carnassières (4^e prémolaire du maxillaire et 1^{re} molaire de la mandibule) sont très développées. Le comptage des stries d'accroissement du cément des dents permet d'estimer l'âge des animaux (odontochronologie). En pratique, leur aspect (nombre, usure générale, présence de tartre), permet une classification entre individus jeunes, âgés ou d'âge intermédiaire sans préparation préalable des dents (figure I.7).

Le tube digestif est de type monogastrique (œsophage, estomac, intestin grêle et côlon) et mesure environ 3 m. Le temps de transit est court, avec une moyenne de 3 heures (Kruuk, 1995, 2006). Le foie et le rein sont polylobés, fait unique chez les mustélidés pour ce dernier organe. Cette particularité prédispose l'espèce aux lithiases rénales (Cassereau, 2001).

1.4.3.2 APPAREIL CARDIORESPIRATOIRE

La loutre possède 4 lobes au poumon droit et 2 au poumon gauche. La plupart des mammifères ne disposent que de 3 lobes au poumon droit, et cette particularité constitue peut-être une adaptation à l'apnée, si ce lobe supplémentaire permet une augmentation de la capacité respiratoire totale (Cassereau, 2001). La capacité totale d'apnée de la loutre, souvent surestimée, ne dépasse guère une trentaine de secondes, parfois une minute, à des profondeurs généralement inférieures à 10 m, éventuellement sous la glace si la loutre peut la briser.

Le cœur présente un aspect globuleux, presque sphérique, et ses parois sont épaisses. Le rythme cardiaque est ralenti pendant toute la phase de plongée, comme dans le cas des mammifères marins. Il existe un système de stockage du sang, le sinus hépatique, situé sur le trajet de la veine cave, entre le foie et le diaphragme ; le sang contenu dans ce sinus constitue une réserve d'oxygène (Cassereau, 2001).

1.4.3.3 PARTICULARITES ET ADAPTATIONS ANATOMIQUES

Comme pour les Pinnipèdes et les Cétacés, les narines et les oreilles se ferment pendant la plongée, évitant ainsi l'entrée d'eau et les pertes de chaleur. La réduction du pavillon de l'oreille tend également à limiter les pertes de chaleur.

La température corporelle est de l'ordre de 38°C. Pour la maintenir, la loutre passe d'autant moins de temps dans l'eau que celle-ci est froide, et soigne particulièrement sa fourrure, y consacrant une part importante de son activité, de façon à maintenir l'intégrité de la couche isolante d'air piégée à la base des poils. Contrairement aux Pinnipèdes et aux Cétacés, il n'y a pas d'accumulation particulière de graisse chez la loutre, probablement pour ne pas perturber les déplacements au sol (Kruuk, 2006).

La loutre dispose d'une autre adaptation remarquable dans la régulation thermique, le *rete mirabile*. Il s'agit d'un réseau très dense de veines et d'artères de faible diamètre, situé juste sous le derme. La proximité entre les deux réseaux permet au sang veineux d'être réchauffé par le sang artériel, de limiter la perte de chaleur et la vasoconstriction lors de stations prolongées dans l'eau froide, et d'assurer une bonne vascularisation, particulièrement à l'extrémité des membres (Rosoux, 1998).

La loutre ne dispose pas d'une bonne acuité visuelle, qui, dans l'air, est inférieure à celle de l'homme. Au niveau de l'œil, le corps ciliaire, en permettant la contraction du muscle ciliaire, autorise la déformation du cristallin, et, ainsi, améliore l'acuité visuelle sous l'eau. Comme chez la majorité des carnivores, il existe, en arrière de l'œil, une couche de cellules réfléchissantes, le *tapetum lucidum*, améliorant la vision nocturne.

Selon Pfeiffer et Culik (1998), le métabolisme énergétique de base de la loutre est supérieur à celui des autres mammifères terrestres : le niveau d'énergie disponible à tout moment est plus important, ce qui permet de répondre aux contraintes énergétiques en milieu aquatique (lutte contre le courant, homéothermie).

Enfin, les muscles des pattes sont modifiés (par rapport aux mustélidés terrestres, comme la Martre *Martes martes* par exemple), pour réguler la tension de la membrane

interdigitale. La loutre, dont l'agilité dans l'eau est proverbiale, peut également se mouvoir fort lestement au sol, courir ou sauter par bonds, grimper aux arbres, sauter 1,5 m en hauteur ou en longueur, et plonger d'une hauteur de plusieurs mètres. Son endurance physique est très importante (Rosoux, 1998 ; Williams *et al.* 2002).

1.5 ECOETHOLOGIE ET REPRODUCTION

1.5.1 ECOETHOLOGIE

Animal amphibie, la loutre partage son temps entre le milieu aquatique (marin ou dulcicole), où elle chasse et se déplace, et le milieu terrestre, où ont lieu les phases de repos, la consommation des proies les plus grosses, la toilette, la mise bas et l'élevage des jeunes.

L'animal, discret et farouche, est territorial et individualiste. Le domaine vital est de taille variable selon la disponibilité alimentaire, la géographie, la topographie et le climat local, et la concurrence avec d'autres individus. Au sein de ce domaine vital, espace nécessaire à l'individu pour satisfaire l'ensemble de ses besoins, se trouve le territoire, espace physiquement défendu face aux congénères. Pour un mâle, la taille du domaine vital est comprise entre 20 et 40 km de linéaire en rivière, et atteint 25 km de diamètre pour une zone de lacs ou de marécages. Celui des femelles est nettement plus restreint, 10 à 20 km de linéaire de rivière (Mason et Macdonald, 1986 ; Kruuk, 1995, 2006 ; Rosoux, 1998).

Pour mieux visualiser l'occupation de l'espace par l'*individu*, nous pouvons appliquer l'image de l'œuf au plat, initialement définie par Breitenmoser pour le lynx boréal (*In* : Raydelet, 2006). Le domaine vital correspond au périmètre du blanc, le territoire est constitué par le jaune, et ne se trouve pas forcément au centre. Une poêle à frire remplie d'œufs au plat schématise bien l'occupation d'un espace donné par une *population*. Une partie des blancs (domaines vitaux) peuvent se recouper, les jaunes (territoires) restant bien individualisés.

Le domaine vital d'un mâle peut ainsi recouper celui de plusieurs femelles, et les densités locales de populations sont variables, en fonction de l'utilisation des domaines vitaux (Kruuk et Moorhouse, 1991). Plusieurs études ont ainsi tenté d'estimer la densité de loutres sur des rivières, et les valeurs s'échelonnent de 6 loutres, pour 100 km de linéaire en Grande-Bretagne (Kruuk, 1995), à 20 loutres par 100 km de linéaire en Suède (Erlinge, 1967).

Tant que chaque loutre peut conserver une zone qui lui est spécifique, les luttes physiques restent rares (Kruuk, 1995). Des clans matriarcaux ont parfois été observés, les femelles et leurs jeunes de l'année partageant avec d'autres loutres des territoires de chasse sans conflit apparent (Rosoux & Green, 2004 ; Kruuk, 2006).



Figure I.8a et b. Empreinte (à gauche) et empreintes de pas de loutre (2 pieds arrière). Au sein des carnivores, la trace de la griffe est attenante à la pelote digitale seulement chez la loutre. Photos C. Lemarchand.



Figure I.8c et I.8d. Place de ressui (à gauche) de la loutre à la sortie de l'eau et grattis caractéristique sur un banc de sable au bord de l'Allier. Photos C. Lemarchand.

Certaines femelles peuvent au contraire se montrer très territoriales vis-à-vis de leurs congénères, notamment lors des phases d'élevage des jeunes (Rosoux, 1998). Les mâles peuvent entrer en compétition pour un même territoire de chasse et l'accès aux femelles, et des luttes ont parfois lieu entre rivaux.

La loutre parcourt son domaine vital en plusieurs jours, et le jalonne de ses excréments (Rosoux, 1995, 1998). Ces derniers portent le nom d'*épreinte* (figure I.8a), terme provenant du vieux français « épreindre », qui signifie « faire en petits paquets, en se forçant » (Bouchardy, 1986). L'animal défèque en effet fréquemment, plusieurs dizaines de fois par jour, avec de faibles quantités émises à chaque fois (Prigioni *et al.* 1995; Rostain *et al.* 2004).

Les épreintes constituent bien souvent pour l'observateur la seule preuve tangible de la présence de l'animal (Kruuk *et al.* 1986), avec les empreintes de pas (figure I.8b), visibles sur des substrats favorables (sable mou, limon, vase, neige). Les coulées, les places de ressui, où la loutre sèche sa fourrure en se roulant dans la végétation, et les grattis, vastes surfaces de sable ou de vase marquées de longues traces de griffes constituent d'autres signes de la présence de l'espèce à rechercher sur le terrain (figures I.8c et I.8d).

La loutre utilise pour ses marquages tous les postes remarquables de son territoire, comme les pierres proéminentes, les souches, les méandres, les grèves, les seuils, les confluents ou le dessous des ponts (figure I.9a). Le dépôt de laissées est caractérisé par des variations saisonnières, le pic de marquage ayant lieu d'octobre à mars dans nos contrées (Bouchardy, 1986 ; Delibes *et al.* 1991 ; Chanin, 2003 *a, b*). Une variation dans la fréquence de renouvellement des épreintes peut correspondre à une modification du secteur d'activité (Lodé, 1995), à la volonté de discrétion de certains individus (femelles suitées) ou à un dérangement. Outre l'aspect purement digestif, le dépôt des épreintes a un rôle territorial et social important, comme chez tous les autres mustélidés (à l'exception du Blaireau *Meles meles*, qui les dépose dans des latrines). La laissée s'accompagne d'une sécrétion des glandes anales, situées de part et d'autre de l'anus. Cette sécrétion, très odorante, transmet de nombreuses informations, comme l'état de réceptivité sexuelle des femelles, l'éventuelle présence de jeunes, l'exploitation d'un territoire de chasse ou la présence d'un mâle territorial (Kruuk, 2006). La découverte d'une épreinte « étrangère » par un individu autochtone peut engendrer ou non un marquage en réponse (Kruuk, 1995). Le marquage est donc un moyen indirect de communication pour les loutres.

L'essentiel de l'activité de la loutre a lieu, sous nos latitudes, sur une période allant du crépuscule à l'aube. Cette phase d'activité rassemble l'exploration du territoire, la chasse et la consommation des proies, ainsi que le dépôt des marquages territoriaux.



1. Recoupement de méandres
2. Confluences, entrées d'étangs
3. Vannes de vidange d'étangs
4. Arbres creux de la ripisylve
5. Enrochements, pierres émergentes
6. Végétation basse (joncs, carex)
7. Végétation semi immergée
8. Buissons et arbustes
9. Bancs de sables et de limon, vase
10. Base des piles de ponts

Figure I.9a. Sites de marquages territoriaux de la loutre. Dessin Noël Guillaoux. Extrait de Bouchardy *et al.* (2001).

La pleine journée et plusieurs courtes périodes nocturnes sont consacrées aux phases de repos, constituées par le sommeil bien sûr, mais aussi par l'entretien de la fourrure ou l'allaitement des jeunes (Rosoux, 1998). De ce schéma général, des exceptions peuvent être constatées : des observations de loutres en pleine journée sont régulièrement rapportées (*Obs. Pers.*), et certaines populations d'Europe ont même une activité essentiellement diurne (Iles Shetland, Ecosse). En fait, comme pour de nombreuses espèces, l'activité nocturne de la loutre est consécutive aux persécutions de l'Homme, et constitue donc une adaptation. Dans les zones préservées de la pression humaine, l'animal peut modifier ce patron d'activité.

Chaque loutre dispose au sein de son domaine vital de plusieurs dizaines de places de repos, qu'elle utilise successivement au fil de l'exploration des différents habitats et de l'exploitation de leurs ressources (Rosoux et Libois, 1996). Ces gîtes de repos ou de sieste peuvent être de simples couches à l'air libre et à l'abri du dérangement, sur la végétation ou les rochers, ou bien se trouver dans des anfractuosités, naturelles (éboulis, arbres creux) ou non (enrochements, terriers de rongeurs, ou creusés par la loutre elle-même). La fluctuation du niveau des eaux est déterminante dans la recherche de nouveaux gîtes (Rosoux, 1998).

Un troisième type de gîte est la catiche, qui est le nom donné au gîte de mise bas. La catiche, dont le nom vient du vieux français *se catir*, qui signifie « se cacher », doit se trouver à l'écart des prédateurs, des concurrents et du dérangement, et est d'une très haute valeur écologique pour l'espèce (Andrews, 1989 ; Durbin, 1998 ; Robitaille et Laurence, 2002 ; Rosoux & Green, 2004) (figure I.9b).



Figure I.9b. Catiche d'une loutre, vue en coupe. Dessin Noël Guillaud. Extrait de Bouchardy *et al.* (2001).



Figure I.10. La loutre femelle dispose de 4 mamelles fonctionnelles. Photo C.Lemarchand.



Figure I.11. Jeune loutroune femelle quelques jours avant la mise bas. La fourrure n'est qu'un fin duvet, les membres et la queue sont bien formés. Les yeux ne s'ouvrent qu'après 30 à 35 jours. Photo C.Lemarchand.



Figure I.12. Loutroune mâle âgé d'environ 1 mois. Les yeux sont alors ouverts et les premières dents apparaissent. Photo C.Lemarchand.

1.5.2 REPRODUCTION

Fait rare chez les carnivores, et unique parmi les mustélidés, la reproduction de la loutre peut avoir lieu à n'importe quel moment de l'année. Un secteur favorable, comportant des gîtes à l'abri du dérangement, ainsi qu'une source d'alimentation suffisante semblent être les facteurs déterminants, sans relation avec une saison particulière (Chanin, 2003a).

Le mâle est en activité sexuelle une grande partie de l'année, tandis que l'oestrus de la femelle, d'une durée de deux semaines environ, intervient tous les 40 à 45 jours (Wayre, 1979). La maturité sexuelle est atteinte à 18 mois environ pour les mâles, au cours de la troisième année pour les femelles. Les femelles en chaleur attirent les mâles en déposant des épreintes et des sécrétions vaginales en des zones bien précises (Bouchardy, 1986 ; Rosoux & Green, 2004).

Le mâle investit le territoire de la femelle, le couple reste ensemble quelques jours seulement, au cours desquels ils vont passer de longs moments à courir et s'ébattre dans l'eau et sur les berges, en émettant de nombreuses manifestations sonores (Mason & Macdonald, 1986 ; Rosoux, 1998). Peu d'études ont été menées sur les critères de choix des partenaires, mais il a été suggéré que les femelles de petite taille étaient privilégiées pour la reproduction, car elles mobilisent moins d'énergie à leur propre maintenance (métabolisme de base), et donc plus d'énergie à l'élevage des jeunes (Erlinge, 1972). La copulation a lieu dans l'eau, la femelle repousse ensuite le mâle, qui regagne son domaine vital. Au cours de la gestation, la femelle restreint la taille de son domaine d'activité et limite ses déplacements. La fréquence et le nombre de ses marquages diminuent également (Wayre, 1979 ; Liles, 2003). Elle choisit ou aménage alors sa catiche, qui dispose souvent de plusieurs chambres de niveaux différents, pour éviter la noyade en cas de montée des eaux. Une cheminée naturelle assure la communication avec l'air extérieur, et il existe généralement deux entrées, l'une située sous le niveau de l'eau, l'autre accessible par voie terrestre, mais bien à l'abri des risques d'intrusion.

La gestation dure de 60 à 62 jours (Wayre, 1979 ; Mason et Macdonald, 1986 ; Capber, 1997), le phénomène d'ovo-implantation différée, fréquent chez les mustélidés et d'autres espèces de loutres, n'existe pas chez *Lutra lutra* (Ferguson *et al.* 2006). La femelle met bas de un à deux loutrons (rarement trois, exceptionnellement quatre) (figure I.10) et va assurer, seule, leur élevage, jusqu'à leur émancipation. A la naissance, les jeunes pèsent moins de 100g, leurs yeux sont fermés, leur fourrure très fine (figures I.11 et I.12). La mère ne quitte pas la catiche pendant quelques jours, le temps que les jeunes puissent conserver par eux-mêmes leur température. Ils ouvrent les yeux vers 30 à 35 jours, époque à laquelle

apparaissent les dents de lait (Rosoux & Green, 1998). Leur croissance est rapide, mais leur éducation s'avère fort longue. A l'âge de 2 mois, ils s'aventurent hors de la catiche, et apprennent à nager le mois suivant. Contrairement à une idée reçue, la nage est loin d'être une formalité pour les jeunes (Bouchardy, 1986 ; Rosoux, 1998). La mère est souvent obligée de pousser à l'eau ses jeunes, terrorisés par l'élément liquide. Elle leur apporte ensuite des proies encore gesticulantes pour leur apprendre progressivement les gestes de la mise à mort, de façon concomitante avec le sevrage, qui intervient après environ 4 mois. Il arrive que le plus faible d'une portée meure de faim, cette forme de sélection naturelle favorisant les chances de survie du reste de la fratrie (Kruuk, 2006). L'apprentissage et la maîtrise de la nage et de la chasse sont particulièrement longs. Ce n'est que vers l'âge de 8 à 10 mois que les loutrons seront réellement autonomes (Rosoux, 1998 ; Kruuk, 2006). Le comportement des erratiques et les modalités de dispersion des jeunes ont été très peu étudiés. Selon Sjoasen (1996), les individus en dispersion recherchent en priorité des territoires vierges de leurs congénères ou occupés par des individus de sexe opposé, ce qui semble logique. Ensuite, l'acquisition de la maturité sexuelle entraîne généralement une augmentation de la surface du territoire.

Comme dans le cas d'autres super-prédateurs, les pertes sont très importantes à tous les âges de la vie. 42 % des jeunes loutres meurent au cours de leur première année, 33 % survivent deux ans, 25 % atteignent un âge supérieur à deux ans, et 15 % seulement se reproduiront. Comme chez la plupart des mammifères, et particulièrement chez les carnivores, la période critique est celle de l'émancipation (Mason et Macdonald, 1986). L'espérance de vie en nature dépasse rarement 5 ans, plus du double en captivité (Rosoux, 1998 ; Bouchardy *et al.* 2001). Compte tenu du caractère tardif de la maturité sexuelle et de la durée d'élevage des jeunes, les femelles n'auront ainsi qu'une à trois portées au cours de leur vie.

1.6 REGIME ALIMENTAIRE

1.6.1 GENERALITES

L'étude du régime alimentaire d'une espèce permet généralement de mieux définir certaines grandes lignes de sa niche écologique. En effet, la connaissance du régime, en identifiant les espèces servant de ressource, nous éclaire sur les relations prédateurs-proies, les principaux facteurs biotiques ou abiotiques limitants ou les phénomènes de compétition inter- ou intra- spécifiques (Frontier et Pichod-Viale, 1998).

Les loutres figurent parmi les espèces de Carnivores dont le régime a été le plus et le mieux documenté. Selon Kruuk (1995, 2006), le régime alimentaire est l'aspect de l'écologie

« lutrine » le plus facile à étudier, nettement plus que la densité de population ou le comportement, par exemple. Cette facilité d'étude vient du fait que l'étude du régime alimentaire de la loutre est le plus souvent basée sur l'examen des épreintes, qui elles-mêmes ne sont pas difficiles à trouver pour le pisteur disposant d'un minimum de connaissances et d'expérience d'un habitat fréquenté par l'espèce (Mason & Macdonald, 1986 ; *Obs. Pers.*).

Contrairement aux restes contenus dans les pelotes de réjection d'oiseaux, les restes de proies de la loutre sont fragmentés, mais peu dégradés, et restent donc assez facilement identifiables dans les épreintes. Avec un minimum de précautions dans l'interprétation des données, cette méthode permet d'obtenir une bonne estimation du régime alimentaire. Il est cependant difficile, voire impossible, de collecter la *totalité* des épreintes émises par un individu, ce qui peut constituer un biais de collecte (Jacobsen et Hansen, 1996). L'analyse du contenu stomacal de cadavres, autre méthode répandue d'étude du régime, nécessite un grand nombre de spécimens, nettement plus difficiles à obtenir, pour être réellement représentative.

La loutre chasse selon la loi du moindre effort : l'énergie retirée de la consommation d'une proie doit être supérieure à celle nécessaire pour la chasser (Bouchardy, 1986). Ce principe paraît évident, il est d'ailleurs applicable à l'ensemble des prédateurs, mais évite souvent bien des spéculations dans l'étude du régime. Les proies chassées ne seront pas forcément les plus grosses, mais les plus nombreuses et/ou les plus faciles à attraper (Lanszki *et al.* 2001). L'alimentation représente, en moyenne, 10 à 15% du poids corporel par jour, soit donc de l'ordre d'un kilogramme. Cette proportion augmente par temps froid ou dans le cas de femelles allaitantes, qui peuvent alors consommer plus du quart de leur poids par jour (Rosoux & Green, 2004).

La loutre ne pratique pas l'affût. Elle chasse « à vue », par exemple en attaquant les poissons par l'arrière et le dessous, utilisant ainsi leur faible champ visuel vers le bas (Bouchardy, 1986). Lorsque les eaux sont troubles, les vibrisses lui serviront à détecter les ondulations de l'eau, provoquées par ses proies.

1.6.2 COMPOSITION DU REGIME ALIMENTAIRE DE LA LOUTRE

Une des difficultés majeures dans l'étude du régime alimentaire de la loutre réside dans l'expression des résultats. La méthode la plus souvent utilisée dans la bibliographie est l'expression en *fréquence d'occurrence relative*, qui consiste à exprimer le pourcentage d'occurrence d'un taxon en fonction du nombre total d'occurrences de tous les taxons d'un échantillon. Cette méthode est la plus simple à mettre en œuvre, mais présente l'inconvénient

de sous- ou de surestimer certaines proies, et surtout n'apporte pas d'informations quant aux biomasses totales et relatives des proies consommées, qui nécessitent en complément l'utilisation des abondances relatives de chaque taxon (Jacobsen et Hansen 1996 ; Rosoux, 1998). Les données chiffrées figurant ci-dessous correspondent à des fréquences d'occurrence, sauf mention contraire.

La quasi-totalité des études, depuis Gaston Phoebus dans son « *Livre de la chasse* », rédigé entre 1387 et 1389, jusqu'à Kruuk (2006), soulignent le caractère ichtyophage du régime alimentaire de la loutre. Les poissons constituent 50 à 90 % de la fréquence d'occurrence dans les 37 études du régime alimentaire de la loutre en Europe occidentale synthétisées par Clavero *et al.* (2003). Le reste se compose d'amphibiens, d'oiseaux, de mammifères, de reptiles, de crustacés, d'autres invertébrés et de matières végétales. De fait, la loutre est le carnivore consommant le plus d'animaux ectothermes (Clavero *et al.* 2003). Cette liste très diversifiée de proies correspond bien au statut trophique de l'espèce : la loutre est un super-prédateur des milieux aquatiques, des proies appartenant à l'ensemble des biocénoses de ceux-ci peuvent donc faire partie de son régime. Pour Erlinge (1967), Mason & Macdonald (1986), ou Rosoux (1998), cette diversité de proies potentielles fait de la loutre un prédateur de type généraliste. Paradoxalement, en partant du même constat, Kruuk (2006) arrive à la conclusion que la loutre est un animal « hautement spécialisé ». Si l'on peut admettre que l'Evolution a fait des Lutrinés en général, et de *Lutra lutra* en particulier, des prédateurs « spécialisés » dans l'exploitation des milieux aquatiques, et plus particulièrement des poissons, il n'en demeure pas moins qu'une fraction non négligeable du régime alimentaire est soumise à d'importantes variations spatio-temporelles de sa diversité taxonomique.

Plusieurs auteurs ont étudié le régime de l'espèce, particulièrement dans la partie centrale et occidentale du continent européen. Les études du régime dans la partie orientale du continent (à l'est du Caucase et en Asie) sont, en revanche, beaucoup plus rares. Taastrøm et Jacobsen (1999) ont étudié le régime alimentaire de la loutre au Danemark, en milieu lacustre et en rivière. Parallèlement, les populations de poissons ont été estimées par des campagnes de pêches électriques. La proportion de poissons a atteint 76 à 99% (en fréquence d'occurrence) du régime alimentaire total de poissons dans cette étude, et toutes les espèces présentes dans le milieu sont apparues dans le régime alimentaire. La loutre a montré des préférences, privilégiant les cyprinidés (gardon *Rutilus rutilus*) aux salmonidés (truite fario *Salmo trutta fario*) en milieu lacustre, les percidés (perche commune *Perca fluviatilis*, grémille *Gymnocephalus cernuus*) en rivière. La difficulté de capture des salmonidés semble ici vérifiée. L'autre type de proie majoritaire est constitué par les amphibiens,

particulièrement les anoues (grenouilles *Rana sp.*), dont la proportion dans le régime atteint 4 à 23%, particulièrement de janvier à avril. La loutre les chasse dans les sites d'hivernage, puis lors de la migration des amphibiens vers les sites de reproduction.

En Hongrie, Lanzski et Molnar (2003) ont comparé le régime dans trois habitats différents du bassin du Danube. De fortes différences sont apparues, mais dans tous les cas, les proies majoritaires dans le milieu le sont aussi dans le régime alimentaire. Les carpes (*Cyprinus carpio*), sandres (*Stizostedion lucioperca*), perches et poissons-chat (*Ictalurus nebulosus*) représentent ainsi jusqu'à 94% de la fréquence d'occurrence dans une zone d'étangs de production, 93 % dans le cas du brochet (*Esox lucius*) et de la perche dans les annexes hydrauliques naturelles. Enfin, dans une partie du lac Balaton, les amphibiens sont souvent majoritaires. En effet, leur fréquence d'occurrence est comprise entre 15 et 68 % du régime, particulièrement en automne et en hiver. Celle des poissons n'atteint ici que 17 à 27 %. Ces auteurs soulignent ainsi les grandes capacités d'adaptation des individus dans l'exploitation de leurs proies et ce, dans l'espace géographique relativement restreint d'une même population.

Dans une étude menée en Irlande, Ottino et Giller (2004) ont mis en évidence un régime alimentaire plus diversifié. En effet, si les poissons restent majoritaires (leur fréquence d'occurrence moyenne annuelle atteint 56 %), les amphibiens, les oiseaux, les mammifères, les mollusques et les insectes sont également bien représentés. Les grenouilles rousses (*R. temporaria*) ont une fréquence d'occurrence de 17 %, particulièrement au cours de leur période de reproduction, comme Taastrøm et Jacobsen (1999) l'ont également observé. Les oiseaux identifiés (4,5 %) correspondent à des Rallidés communs (foulque macroule *Fulicula atra*, poule d'eau *Gallinula chloropus*), et sont principalement consommés en hiver. Les mammifères consommés sont des rongeurs (rat surmulot *Rattus norvegicus*, mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* et campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus*), ils atteignent 3 % de la fréquence d'occurrence en hiver. De fortes proportions d'invertébrés ont également été retrouvées, leur fréquence d'occurrence moyenne annuelle atteint près de 40%. Parmi ceux-ci, les vers de terre (*Lombricus sp.*), les coléoptères aquatiques (*Dytiscus sp.*), les libellules (*Odonata*) et crustacés (*Gammarus sp.*) ont été identifiés. Les auteurs interprètent cette importante diversité de proies comme le signe d'un habitat local globalement préservé et équilibré, où aucune proie ne domine particulièrement la ressource disponible. L'ensemble des proies potentielles présentes peut donc logiquement figurer au menu du prédateur.

Copp et Roche (2003) ont utilisé le régime alimentaire comme méthode indirecte de suivi d'une population réintroduite dans le sud-ouest de l'Angleterre. Au cours de la décennie

1990-2000, trois campagnes d'études du régime alimentaire, associées au suivi des populations de poissons présentes ont été réalisées. Les auteurs ont ainsi montré que les loutres réintroduites ont, dans un premier temps, augmenté progressivement la surface de leur domaine vital et la diversité de leurs proies. Par la suite, l'arrivée et la concurrence d'autres individus, issus cette fois de l'accroissement naturel des populations et non de réintroductions, a, d'une part, provoqué la diminution de la surface des domaines vitaux des loutres préalablement suivies, et, d'autre part, diminué l'éventail des proies prélevées par cette population réintroduite.

Les travaux de Ruiz-Olmo *et al.* (1999) se sont focalisés sur l'occupation de l'espace et sur le régime alimentaire de la loutre (et du vison d'Europe) en Espagne, dans des zones à climat de type méditerranéen. Ces milieux sont potentiellement très contraignants pour certaines des proies, comme les poissons, les amphibiens et les crustacés, par le caractère temporaire de la présence de l'eau, l'irrégularité des débits, les températures extrêmes, et l'impact des aménagements humains (Magalhaes *et al.* 2002). Les résultats montrent que la dynamique des populations de loutres et de leurs aires de répartition sont très influencées par le régime hydrique de ces milieux. Lors des années humides, la taille des domaines vitaux, la longévité et la fécondité des loutres sont supérieures à ce qui est observé lors d'années sèches, durant lesquelles les loutres peuvent migrer partiellement, à la recherche de zones encore en eau. Le régime alimentaire, majoritairement composé de poissons les années humides, s'oriente, lors des sécheresses, vers les amphibiens, reptiles, insectes et crustacés (écrevisses) piégés dans les rivières en cours d'assèchement. Les facteurs abiotiques régulant les populations de proies ont ainsi une influence sur la répartition de la loutre et la prospérité de ses populations (Cortez *et al.* 1998 ; Ruiz-Olmo *et al.* 2001). Les rapides capacités d'adaptation de la loutre sont ici soulignées, mais également la problématique de la présence de l'eau et sa gestion pour la pérennité de l'espèce.

En France, plusieurs études du régime alimentaire de la loutre ont été réalisées, essentiellement dans le Massif Central (Bouchardy, 1986 ; Libois, 1997) et dans les Marais de l'Ouest (Libois & Rosoux, 1989, 1991 ; Libois *et al.* 1991). La synthèse de certains de ces travaux, effectuée par Libois (1995), permet de réaliser un comparatif à l'échelle nationale, pour des milieux de niveaux trophiques différents. Par ailleurs, ces auteurs ont pu déterminer la contribution relative et la biomasse des différentes proies identifiées, à l'aide d'une méthode détaillée au paragraphe 2.1.5. Dans les milieux oligotrophes, les salmonidés sont les proies les plus importantes de la loutre, tant au niveau de leur fréquence d'occurrence dans les échantillons que de leur biomasse, qui atteint plus de 80 % de la biomasse totale ingérée dans

certains cas. Le régime est complété par des vertébrés homéothermes (mammifères et oiseaux). Dans les zones mésotrophes, les cyprinidés sont préférentiellement consommés, leur proportion atteint 75 à 80 % de la biomasse totale ingérée. Enfin, dans les milieux eutrophes, le régime se compose principalement d'anguilles (*Anguilla anguilla*), qui représentent à elles seules la moitié de la biomasse ingérée, de jeunes brochets et de cyprinidés.

Cette étude nationale confirme les grandes lignes du régime alimentaire de la loutre, mises en évidence dans le reste de l'Europe :

- la loutre est principalement ichtyophage, et complète son menu par d'autres types de proies (amphibiens, mammifères, oiseaux et reptiles) ;
- la composition du régime est fortement dépendante des ressources locales disponibles, et présente d'importantes variations spatio-temporelles ;
- aucune sélection particulière d'espèces n'apparaît, et la loutre exploite préférentiellement les individus de taille petite et moyenne, numériquement majoritaires dans les ichtyocénoses non perturbées.

Au-delà de ce schéma général, certaines études ont particulièrement souligné l'opportunisme de l'animal. Ainsi, Conroy et Calder (2000) rapportent de fréquents cas de prédation du lièvre variable (*Lepus timidus*) par la loutre. Dans ce site d'étude, situé dans les landes Ecossoises, 67 à 84 % des épreintes contiennent des restes de mammifères, dont des lagomorphes, pourtant considérées comme difficiles à capturer pour la loutre, selon la bibliographie. Phénomène très localisé, il semble que la loutre utilise, à son profit, la trop grande confiance du lièvre en son pelage hivernal, les capturant à découvert sur la neige.

Une étude récente, effectuée en Europe centrale, cite de nombreux cas de prédation sur la cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) dans un étang de production de carpes, ces dernières restant la proie principale (Lanszki *et al.* 2006). La proportion de tortues consommées augmente lors des périodes froides, pour atteindre plus de 14% de la biomasse totale ingérée. En hiver, lorsque les poissons et les amphibiens sont plus difficiles à capturer en raison du gel des étangs, la loutre recherche les tortues léthargiques, regroupées dans la vase. Seules les pattes et la tête sont consommées, la loutre ne pouvant briser la carapace des chéloniens. Il semble par ailleurs qu'à biomasse égale, l'apport en protéines de la chair reptilienne soit supérieur à celui des poissons (Lanszki *et al.* 2006).

Selon Blanchet (1994), les jeunes castors (*Castor fiber*) sont également susceptibles de figurer au menu de la loutre. Il en va de même pour les jeunes ragondins et les rats musqués (*Ondratra zibethicus*). La somme de leurs contributions relatives au régime alimentaire est

généralement faible (moins de 3% de la fréquence d'occurrence), mais peut augmenter significativement lors de périodes très froides, durant lesquelles le gel des rivières et des lacs rend plus difficile l'accès aux poissons (Bouchardy, 1986 ; Bouchardy *et al.* 2001). Les ragondins et castors adultes, dont la masse atteint ou dépasse celle de la loutre, subissent beaucoup plus rarement sa prédation (Bouchardy, 1986).

Tout comme le ragondin et le rat musqué, d'autres espèces allochtones, introduites volontairement par l'homme ou échappées d'élevages, ont rapidement figuré au menu de la loutre. C'est le cas par exemple de l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*), l'une des espèces américaines qui tendent, actuellement, à supplanter l'espèce européenne autochtone (l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes*). Dans la péninsule Ibérique, Delibes et Adrian (1987) et Beja (1996) ont souligné que les écrevisses ont été chassées par la loutre dès leur introduction, et que leur proportion dans le régime est très rapidement devenue significative, voire majoritaire dans certains cas. Les mêmes observations ont été effectuées dans le cas de poissons introduits. En Ecosse, un percidé de petite taille, la grémille (*Gymnocephalus cernuus*), a été introduit dans le Loch Lomond en tant qu'espèce fourrage pour les brochets, activement pêchés. La grémille a fait souche et s'est activement développée, au détriment de certaines espèces comme le corégone (*Coregonus lavaretus*), dont elle consomme les œufs. Au cours de la période précédant l'introduction de la grémille, le régime alimentaire de la loutre se composait en majorité de salmonidés et d'anguilles. Quelques années après leur introduction, les grémilles étaient présentes dans près de 70 % des épreintes de loutre et représentaient la proie principale de la loutre, mais également du brochet et du héron cendré, démontrant ainsi l'opportunisme des prédateurs et la rapide intégration de l'espèce introduite dans le réseau trophique (McCafferty, 2005).

1.7 INTERACTIONS TROPHIQUES ET ECOLOGIQUES AVEC LES AUTRES MUSTELIDES SEMI-AQUATIQUES

Les zones d'Europe où vivent, à l'état sauvage et en sympatrie, l'ensemble des mustélidés semi-aquatiques (loutre, visons d'Europe et d'Amérique, putois) sont rares, et se trouvent essentiellement dans le sud ouest de la France, dans la péninsule ibérique et dans certaines régions d'Europe centrale. Sidorovich *et al.* (1998) ont étudié le régime alimentaire de ces quatre espèces en Biélorussie. Il ressort de cette étude qu'il existe des différences significatives dans les proportions des principaux types de proies entre les espèces. Il y a donc peu ou pas de concurrence entre ces quatre espèces pour l'accès à leur source principale de

nourriture. Dans cette zone d'étude, la fréquence d'occurrence des poissons dans le régime alimentaire de la loutre atteint 61%, celle des amphibiens 45%, et celle des crustacés 14%.

Dans les cas de recolonisation de secteurs désertés, ou d'augmentation importante et rapide de ses effectifs, l'activité de chasse et de prédation de la loutre peut cependant avoir des conséquences sur l'écologie générale des autres mustélidés présents. Ainsi, Bonesi *et al.* (2004), et Bonesi & Macdonald (2004a), ont montré que le renforcement des populations de loutres dans le Devon (Grande-Bretagne) a d'abord provoqué une diminution des effectifs des visons d'Amérique (*Mustela vison*) par concurrence et prédation directe, puis une modification du régime des visons restants, dont la proportion de proies d'origine terrestre a augmenté suite au retour des loutres. La population de visons a, par ailleurs, été fractionnée, et à terme les deux espèces, d'abord sympatriques, ont tendance à nettement se séparer, les loutres excluant les visons des rivières. Les habitats semi aquatiques ou terrestres servant de refuges à ces visons victimes d'exclusion compétitive étant généralement dégradés, la ressource trophique disponible s'avère insuffisante pour permettre leur maintien à long terme (Bonesi & Macdonald, 2004b). La compétition interspécifique entre les deux prédateurs de la même guilda tourne donc à l'avantage de la loutre dans l'exploitation du milieu aquatique, et pourrait ainsi, selon ces auteurs, constituer une limitation naturelle de l'expansion du vison d'Amérique, espèce introduite et « indésirable » (Bonesi *et al.* 2006).

Dans le cas de populations établies de longue date, la compétition pour la ressource alimentaire est par contre très faible entre la loutre et les autres mustélidés, et les autres carnivores en général. Ainsi, les loutres, les visons d'Europe et/ou d'Amérique cohabitent durablement en Europe centrale, en Espagne et dans le sud-ouest de la France (Sidorovich *et al.* 1998 ; Jedrzejewska *et al.* 2001 ; Mcdonald, 2002 ; De Bellefroid et Rosoux, 2005). Le renard roux (*Vulpes vulpes*) ou le blaireau d'Eurasie (*Meles meles*) sont très fréquemment notés sur le domaine vital de loutres (*Obs. pers.*). Des cas de prédatons mutuelles ont été observés, mais restent anecdotiques.

1.8 LES ENJEUX DE LA CONSERVATION DE LA LOUTRE

1.8.1 LE « COÛT » DE LA LOUTRE

Pendant de longues décennies, la quasi-disparition de la loutre de nombreux pays d'Europe a fortement limité la concurrence avec l'homme dans l'exploitation piscicole des milieux aquatiques. Peu après les premiers constats du retour de l'espèce, certaines études ont tenté de chiffrer son impact de prédation sur l'activité de pisciculture (Bodner, 1995). Le plus

souvent, les pertes sont calculées de manière globale, pour l'ensemble des prédateurs impliqués : la loutre, mais aussi le grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*), le héron cendré (*Ardea cinerea*), voire dans certains cas le martin pêcheur (*Alcedo atthis*), accusé de chasser les jeunes alevins, et le balbuzard pêcheur (*Pandion haliaetus*), qui exploite parfois les anciennes gravières transformées en zones de pêche récréative. L'enjeu est la conservation même de ces espèces face aux impératifs économiques (White *et al.* 1997), puisque de plus en plus de demandes de déclassement de ces espèces de la liste des espèces protégées sont déposées en Préfectures par des professionnels, et que des cas de destruction de loutres sont assez régulièrement signalés (Dohogne et Leblanc, 2005, et *Obs. pers.*). Une enquête ethnozoologique, menée en France par Richard-Mazet (2005), a pourtant montré que la communauté des pêcheurs associait souvent la loutre à des rivières de bonne qualité et poissonneuses. Nous allons aborder ici les résultats des études spécifiques à la loutre.

Jacobsen (2004) a réalisé une étude d'impact de prédation de la loutre sur la truite de mer (*Salmo trutta trutta*), poisson migrateur en voie de disparition en Europe. Des truites issues d'élevages ont été déversées dans deux rivières différentes, l'une dominée par les salmonidés, l'autre par les cyprinidés. Les peuplements piscicoles et le régime alimentaire de la loutre ont été étudiés avant le déversement, et très régulièrement durant le mois suivant. La proportion des truites dans le régime de la loutre est passée durant cette période de 8 à 33% dans la rivière dominée par les salmonidés, et n'a pas significativement évolué dans la rivière dominée par les cyprinidés. La longueur des truites chassées correspondait à celle des truites déversées, ce qui signifie que la loutre a ici significativement préféré ces dernières aux poissons sauvages. 42 % des poissons réintroduits ont disparu, dont semble-t-il une bonne partie en raison de la prédation par la loutre. La triple problématique de la conservation d'un prédateur, d'une de ses proies et du maintien d'une activité économique est ici illustrée.

Cette étude confirme par ailleurs les données de Erlinge (1967) et de Kruuk *et al.* (1993), et constitue une application de la loi du moindre effort. D'une part, la loutre peut montrer des préférences pour les poissons les plus faciles à attraper (la « préférence négative »), et, d'autre part, des proies issues d'élevages peuvent être préférentiellement chassées.

Britton *et al.* (2005), ont évalué la prédation et les déprédations des loutres sur les étangs de pêche récréative en Grande-Bretagne. Le gardon (*Rutilus rutilus*) et surtout désormais la carpe (*Cyprinus carpio*), ont les préférences des pêcheurs, et donc des propriétaires d'étangs. Ces étangs affichent une biomasse piscicole moyenne de 1500 kg/ha, avec des valeurs maximales de plus de 14000 kg/ha, pour des carpes de 1 à 10 kg. Selon les

pisciculteurs, les carpes de plus de 5 kg retrouvées blessées ou mortes dans ces étangs ont été tuées par la loutre, et des indemnisations ont ensuite été demandées. Au total, 100000 Livres Sterling (environ 150000 euros) ont été versées aux piscicultures affectées, suite à ces plaintes. Dans le même temps, les auteurs ont étudié le contenu de 96 estomacs de loutres tuées sur les routes dans la zone d'étude. Des restes de carpes ont été trouvés dans 2 cas seulement. Les 94 autres contenaient des espèces typiques des milieux aquatiques naturels de la zone d'étude, mais pas de restes de carpe. La prédation de la loutre dans ces zones de production aurait donc été très nettement surestimée par les pisciculteurs.

Adamek *et al.* (2003) ont également évalué les pertes occasionnées par la prédation de la loutre sur les carpes communes destinées à la pêche récréative, dans des étangs situés en République Tchèque. Dans une moindre mesure, les sandres et les carpes chinoises (*Ctenopharyngodon idella*) font également l'objet de la prédation de la loutre. Les auteurs soulignent principalement que la loutre ne consomme qu'environ 25 à 40 % de la biomasse des poissons chassés, privilégiant les viscères et la chair les entourant. Par ailleurs, ces pertes directes par prédation s'accompagnent souvent en hiver de pertes indirectes : de nombreuses carpes sont en effet retrouvées mortes après le passage de la loutre, sans avoir subi d'attaque. Il semble que la présence de la loutre interrompe la « léthargie » hivernale des carpes, et que la dépense d'énergie provoquée par ce « réveil » entraîne la mort d'un grand nombre d'individus. Les pertes financières consécutives à cette prédation atteignent environ 200000 dollars (153000 euros) pour la zone considérée, et 1300000 dollars (1000000 d'euros) pour l'ensemble du pays. Compte tenu de l'accroissement rapide des populations de loutres, et du caractère insuffisant des mesures compensatoires prévues, les auteurs soulignent, d'une part, le besoin d'études complémentaires du comportement de prédation de la loutre dans ce type de milieu artificiel, et, d'autre part, celui du développement de moyens de protection.

En France, les conséquences de la prédation de la loutre sur certaines activités économiques sont également évoquées. En Auvergne, un président d'Association Agréée pour la Pêche et la Protection des Milieu Aquatiques (AAPPMA) a officiellement émis une demande de déclassement du héron, du martin-pêcheur et de la loutre de la liste des espèces protégées (Bouchardy, *comm. pers.*). Dans un tract destiné aux pêcheurs, le nombre de 1000 truites capturées par loutre et par an est évoqué, expliquant ainsi la diminution de la population de poissons. A notre connaissance, aucune étude locale du régime alimentaire de la loutre n'a été effectuée, et ce nombre vient probablement d'un calcul simpliste : si on considère qu'une loutre consomme 1 kg de nourriture par jour, et que cette nourriture est exclusivement composée de truites de 300 g (ce qui correspond à une fort belle prise), le total



Figure I.13. Grillage de protection de l'ensemble du périmètre de la pisciculture de Bugeat (19). La hauteur du grillage est de 2m, avec un retour de 30 cm électrifié. L'ensemble est serti dans un muret de béton s'enfonçant à 50 cm sous terre. Photo C.LEMARCHAND.

annuel atteindrait les 1000 individus. Les études montrant une quelconque exclusivité dans le régime de la loutre sont cependant rarissimes, et la truite représente rarement plus de 50% de la biomasse totale ingérée.

En région Limousin, une expérience de protection de pisciculture contre la prédation a récemment été menée avec succès (Leblanc, 2003). Un pisciculteur du département de la Corrèze a évalué à 30% du chiffre d'affaires annuel le montant des pertes, attribuées à la loutre, mais aussi au cormoran, au héron et au martin-pêcheur. Une collaboration a été organisée entre l'association Limousin Nature Environnement, le pisciculteur, la Région et la Direction Régionale de l'Environnement (DIREN) du Limousin. Dans un premier temps, des techniques simples de protection ont été appliquées, comme l'utilisation de projecteurs et d'alarmes sonores nocturnes, reliés à des détecteurs à infrarouge. Ces mesures se sont rapidement révélées inefficaces. Une protection efficace n'a été obtenue qu'en entourant totalement la structure d'un grillage électrifié (figure I.13), doté de dispositifs anti-franchissement et anti-creusement, et en protégeant les biefs d'entrée et de sortie d'eau.

L'inconvénient majeur de cette structure, outre les difficultés techniques de sa mise au point, est son coût, prohibitif pour nombre de professionnels. La conservation durable de la loutre devra donc très probablement passer par des mesures d'accompagnement technique et financier des professionnels, comme dans le cas du loup (*Canis lupus*), de l'ours (*Ursus arctos*) ou du lynx (*Lynx lynx*). La problématique est complexe, puisqu'elle concerne également la conservation durable de certaines de ses proies (poissons migrateurs, amphibiens, reptiles et crustacés autochtones) et de leurs habitats.

1.8.2 LE SURPLUS KILLING

Le *surplus killing* est une expression anglo-saxonne qui désigne la mise à mort par un prédateur de beaucoup plus de proies que les besoins immédiats n'en nécessitent (Kruuk, 1972). Ce type de comportement est généré par la présence d'un grand nombre de proies disponibles dans un espace facilement accessible et généralement restreint. Le renard roux ou la fouine (*Martes foina*) en sont souvent accusés et parfois coupables dans des élevages aviaires ou des dortoirs d'oiseaux au sol (Short *et al.* 2002), ce qui « justifie » en France le classement de ces espèces comme « nuisibles », selon leurs détracteurs.

La loutre peut effectuer ce type de déprédations en pisciculture ou en étang, où l'abondance et la facilité de capture de proies n'ont plus rien à voir avec le milieu naturel. Le qualificatif de « pilleuse de rivière », qui lui colle à la fourrure depuis près d'un siècle

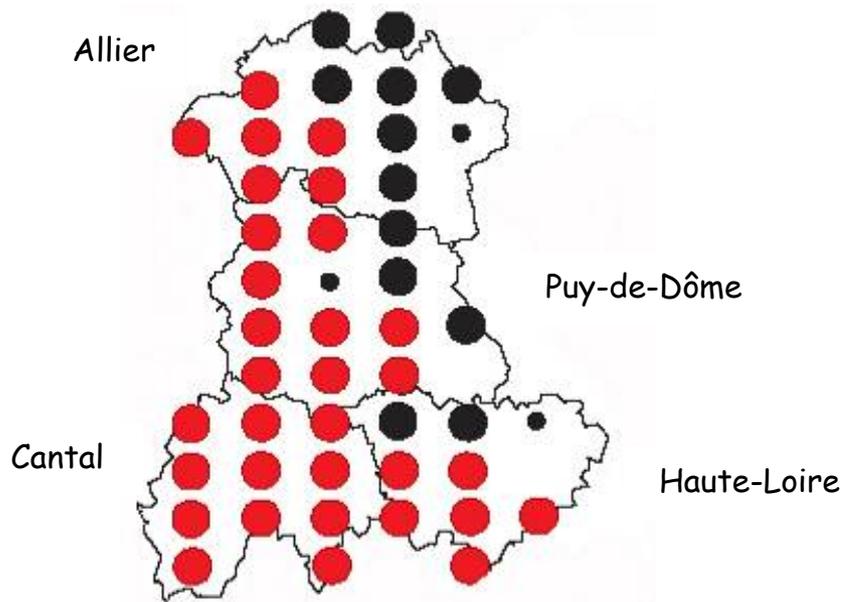


Figure I.14. Répartition de la loutre en Auvergne (Actualisation 2005). Les zones de présence continue de 1989 à la période actuelle figurent en rouge, les zones où l'espèce a été redécouverte depuis 1993 figurent en noir. Source : groupe Loutre SFPEM- MNHN- IEGB (extrait).

viennent de ce comportement, pourtant rare pour l'espèce (Bouchardy, 1986 ; Rosoux, 1998 ; Kruuk, 2006). Aucune des études citées ci-dessus ne le mentionne.

Par ailleurs, le *surplus killing* engendre à terme une perte sèche pour l'animal, puisque la majorité de ces proies ne seront pas consommées, et ne seront plus disponibles dans l'espace de chasse (Kruuk, 2006). En effet, la loutre ne met pas de nourriture en réserve, et ne consomme qu'exceptionnellement des charognes (Mason & Madonald, 1986).

2. QUALITE DE L'HABITAT ET PRESENCE DE LA LOUTRE, REGIME ALIMENTAIRE DANS LE BASSIN DE L'ALLIER

2.1 MATERIEL ET METHODES

2.1.1 CHOIX ET LOCALISATION DES SITES D'ETUDE

Comme nous l'avons souligné dans le chapitre précédent, la loutre est désormais bien présente en Auvergne, même si l'effectif total reste difficile à évaluer. Le mouvement de recolonisation a permis une reconquête récente du nord et de l'est de la région, à partir des «bastions historiques» du Cantal et du Puy-de-Dôme, limitrophes de la région Limousin (Bouchardy, 1986) (Figure I.14).

Ces données de répartition ont guidé notre choix des sites d'études du régime alimentaire. Pour des raisons pratiques, nous avons limité au seul département du Puy-de-Dôme les sites de suivi, choisis dans les bassins versants de l'Allier ou de ses affluents. L'objectif étant d'obtenir, avec un nombre de sites relativement restreint, une bonne représentation du régime de l'espèce, nous avons choisi des sites situés en plaine et en montagne, de pentes, de substrats géologiques et de peuplements piscicoles potentiels différents. Les sites retenus sont soit inclus dans les « bastions » de l'espèce, soit dans les nouvelles zones recolonisées. La qualité de l'habitat étant un paramètre majeur dans l'occupation du territoire par l'espèce (Rosoux, 1998), certains sites ont été choisis dans des secteurs dégradés, d'autres au contraire dans des secteurs préservés, tant au niveau de la qualité physique de l'habitat (présence de ripisylve, état des berges et du fond) que de la qualité physico-chimique de l'eau. Les 5 sites d'étude choisis, replacés dans le bassin versant de l'Allier sur la figure I.15, sont les suivants :

- L'Allier, près de l'étang des Martailles, sur la commune des Martres d'Artière, (coordonnées géographiques du point de référence : 45°49'54''N, 03°17'22''E, altitude 300m). Ce site se distingue par la présence d'une autoroute, de gravières aménagées et fréquentées pour la pêche récréative, par une fragmentation de la ripisylve et par l'aménage-

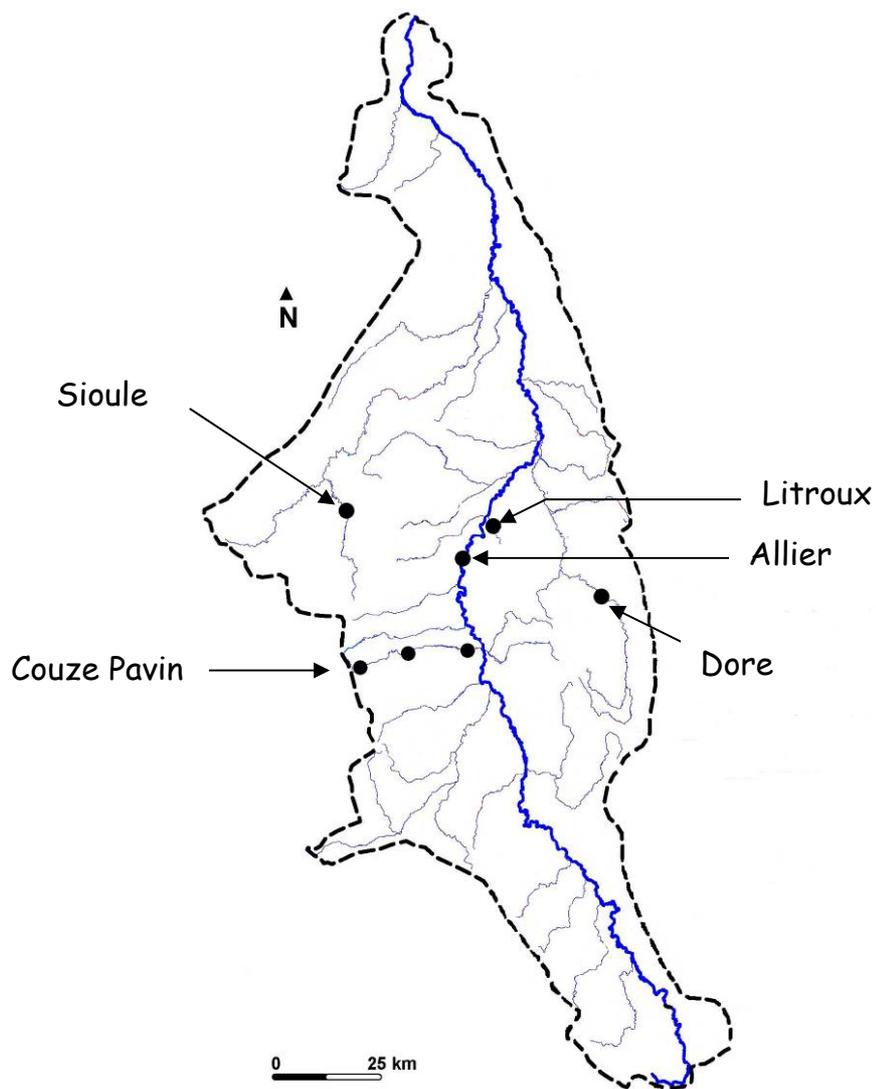


Figure I.15. Positionnement géographique des sites de suivi du régime alimentaire de la loutre dans le bassin de l'Allier. Fond de carte : Conservatoire des Espaces et Paysages d'Auvergne.

-gement des berges (enrochements). Cette partie du bassin de l'Allier a été recolonisée récemment par la loutre (Bouchardy *et al.* 2001).

- Le Litroux, au niveau de la commune de Culhat (coordonnées géographiques du point de référence : 45°51'42''N, 03°20'04''E, altitude 299m). Le Litroux est une petite rivière de plaine, affluent de l'Allier en rive droite. Le bassin de cette rivière, totalement artificialisé pour les besoins de l'agriculture a également été recolonisé récemment par la loutre (Bouchardy *et al.* 2001).

- La Couze Pavin, entre ses sources, à plus de 1000m d'altitude, et la zone de confluence en rive gauche de l'Allier, située en zone de plaine. Trois sites représentatifs ont été choisis sur cette rivière, de manière à étudier les variations spatio-temporelles pouvant exister sur un même cours d'eau : près des sources, au niveau de la commune de Besse-en-Chandesse (45°30'52''N, 02°55'55''E, altitude 1008m), dans un secteur de gorges rocheuses et boisées, au niveau de la commune de Saurier (45°32'23''N, 03°02'42''E, altitude 554m), et enfin à proximité de la confluence, sur la commune de Meilhaud (45°32'58''N, 03°09'43''E, altitude 446m). La loutre n'a probablement jamais disparu de la partie amont du bassin de cette rivière encore globalement préservée, mais sa présence régulière près du confluent avec l'Allier semble beaucoup plus récente (Bouchardy *et al.* 2001).

- La Sioule, dans une zone de gorges rocheuses sur la commune de Pontgibaud (coordonnées géographiques du point de référence : 45°49'59''N, 02°50'57''E, altitude 663m). La Sioule est l'un des trois affluents principaux de l'Allier, elle prend sa source dans la partie nord du massif du Sancy, à 1200m d'altitude et se jette dans l'Allier en rive gauche en amont de Moulins. Le haut bassin de la Sioule est également globalement préservé, et constitue un des bastions historiques de la loutre, qui ont permis la reprise des populations (Bouchardy *et al.* 2001).

- La Dore, sur la commune de Saint Gervais sous Meymont (coordonnées du point de référence : 45°41'21''N, 03°36'38''E, altitude 403m). La Dore est l'affluent principal de l'Allier en rive droite, elle draine l'ensemble des Monts du Livradois et la partie ouest des Monts du Forez. Le site choisi se trouve dans la moitié supérieure du parcours total de la rivière, dans un secteur de gorges boisées. La présence de la loutre dans le bassin de la Dore est récente : entre 1999 et 2001, des individus, préalablement présents sur l'Allier, près du confluent avec la Dore, ont remonté le cours de cette dernière vers l'amont, mouvement qui se poursuit actuellement (Bouchardy *et al.* 2001 ; Bouchardy et Lemarchand, *Obs Pers.*).

2.1.2 LA QUALITE DE L'HABITAT DANS LES SITES D'ETUDES

2.1.2.1 DESCRIPTEURS DU MILIEU AQUATIQUE

Concernant le milieu aquatique, lieu de chasse privilégié de la loutre, nous avons choisi d'utiliser les valeurs de descripteurs de la qualité physico-chimique de l'eau, d'indices biologiques et d'inventaires piscicoles les plus couramment utilisés (Réseau de Bassin de Données sur l'Eau (RBDE), 2002 ; Fédération de pêche du Puy-de-Dôme, *non publié*).

Tableau I.2. Descriptif des 5 classes du système d'évaluation de la qualité (SEQ).

Note indicielle	Couleur	Caractéristiques
4		<p>Richesse spécifique correcte</p> <p>Toutes les espèces potentielles du milieu sont présentes</p> <p>Pas de perturbation</p>
3		<p>Richesse spécifique inférieure à celle attendue, disparition progressive des espèces sténoèces, déséquilibre léger de la composition trophique. Cet état correspond à l'objectif minimum de qualité des eaux à l'horizon 2015, fixé par la Directive Cadre Européenne sur l'Eau</p>
2		<p>Les espèces sténoèces ont disparu, le peuplement est instable, déséquilibre de la composition trophique</p>
1		<p>Richesse spécifique et abondance faibles, peuplement dominé par des espèces euryèces, peu ou pas de prédateurs</p>
0		<p>Richesse spécifique très faible, seules sont présentes les espèces euryèces, en abondance très faible, peuplements totalement déstructurés</p>

Les résultats des mesures de ces paramètres physico-chimiques et des indices biologiques sont exprimés schématiquement, en utilisant la grille définie par le Système d'Evaluation de la Qualité de l'eau (SEQ Eau). 5 classes de qualité sont définies pour chaque paramètre, associées à une note indicielle et une couleur, représentées ci-contre dans le tableau I.2.

Les **descripteurs de la qualité physico-chimique de l'eau** ou des sédiments ont été choisis en fonction de la disponibilité de données et des conséquences potentielles de la dégradation de ces descripteurs sur le maintien de la loutre et de ses proies. Nous avons retenu :

- Les *matières organiques et oxydables* (MOOX), dont la dégradation en conditions aérobies par des microorganismes (bactéries) consomme l'oxygène du milieu et perturbe donc l'ensemble des biocénoses aquatiques ;

- Les *matières azotées hors nitrates* (AZOT) et les *nitrates* (NITR), nutriments dont les fortes concentrations accélèrent le développement des producteurs primaires et peuvent, dans le cadre du processus d'eutrophisation des eaux, perturber les systèmes aquatiques, notamment par l'augmentation de la charge organique et la perturbation du cycle nyctéméral de l'oxygène. La loutre s'accommode fort bien des eaux eutrophes (Marais Poitevin), néanmoins, dans certains processus particuliers d'eutrophisation, des proies peuvent disparaître et la productivité des systèmes aquatiques eutrophes peut diminuer ;

- Les *matières phosphorées* (PHOS), nutriments rares et limitants dans les milieux non perturbés, et dont l'accumulation peut également accélérer le développement des producteurs primaires, favoriser l'eutrophisation des eaux et donc également perturber le fonctionnement des systèmes aquatiques ;

- Les *micropolluants minéraux* rassemblent entre autres les métaux lourds et les éléments proches ; nombre d'entre eux ont des effets toxiques sur les communautés animales et végétales. Cet aspect sera abordé plus en détail dans le chapitre III ;

- Les *pesticides*, ou produits phytosanitaires, utilisés pour la protection des cultures, ou l'entretien des réseaux routiers et ferrés. Leurs effets toxiques peuvent se transmettre à des espèces non cibles, aspect également abordé en détail dans le chapitre III.

Les **indices biologiques**, basés sur la composition spécifique de certaines communautés, permettent d'appréhender la qualité et la diversité de leurs habitats. Nous avons retenu :

- L'*Indice Biologique Global Normalisé* (IBGN) : la valeur de cet indice traduit la qualité et la diversité des habitats des macroinvertébrés benthiques du cours d'eau ;

- L'*Indice Biologique Diatomique* (IBD) : cet indice est basé sur l'abondance et la diversité des peuplements d'algues brunes (diatomées), espèces sensibles aux perturbations organiques, acides, salines et thermiques ;

- L'*Indice Poissons* (IP), également dénommé IPR (indice poissons rivière), cet indice est basé sur la comparaison de la composition des peuplements piscicoles d'un site donné et d'un site de référence, exempt de perturbations dues aux activités humaines.

Les **inventaires piscicoles** sont généralement réalisés par pêche électrique. Cette technique non invasive permet d'évaluer la diversité spécifique et la composition des peuplements de poissons d'un cours d'eau. Les résultats cités dans la présente étude ont été fournis par la Fédération de Pêche du Puy-de-Dôme, et correspondent à des valeurs moyennes issues d'inventaires réalisés de 2000 à 2005 (2 à 6 inventaires selon les sites, sur au moins une station proche de nos sites d'étude). Ils seront directement comparés avec les résultats du régime alimentaire.

2.1.2.2 DESCRIPTEURS DU MILIEU TERRESTRE

A l'échelle du domaine vital d'un individu, ou d'une petite population, il nous paraissait également intéressant de disposer d'une information relative à la qualité du milieu terrestre, dans lequel la loutre se repose, ou choisit ses sites de mise bas et d'élevage des jeunes, entre autres. Aucun descripteur, aucun indice précis n'existe cependant pour ce paramètre. A partir des nombreuses prospections de terrain réalisées dans le cadre de cette étude, et selon les descriptions de l'habitat de l'espèce disponibles dans la bibliographie, j'ai donc développé et proposé un « **indice de dégradation de l'habitat terrestre de la loutre** ».

Cet indice, le plus objectif possible, tient compte, au sein du domaine vital théorique d'une loutre ou de petites populations dans un bassin versant, d'un certain nombre de critères. Ainsi, la présence et la continuité de la ripisylve, l'aménagement des berges ou du fond (enrochements, opérations de canalisation ou de draguage) ou le dérangement humain direct ou indirect (urbanisation) ont figuré parmi les critères définissant cet indice, qui comporte trois niveaux, correspondant à trois types de milieux, pouvant être décrits de la manière suivante :

- *Milieu de type 1* : sur au moins 80% du linéaire hydrographique et de la surface du territoire, l'habitat est peu ou n'est pas dégradé. La ripisylve est présente, de même que des buissons, arbustes et/ou roselières. Il n'y a pas d'aménagement des rives, les cavités naturelles rocheuses ou sous la végétation sont abondantes. Les gîtes et les catiches potentiels

sont nombreux. Le dérangement humain est faible ou nul. Le corridor biologique est donc de qualité optimale pour les mouvements des individus en recherche de territoire (Rosoux, 1998). Ce type d'habitat sera figuré par la couleur bleue, par homologie avec le code de couleurs du SEQ.

- *Milieu de type 2* : l'habitat est dégradé. Sur environ 50% du linéaire hydrographique ou de la surface du territoire, la ripisylve et les berges ont été partiellement perturbées ou aménagées, certaines espèces végétales ont disparu. Les gîtes et les catiches potentiels sont plus rares et de moins bonne qualité. Les embâcles sont supprimés, et la fréquentation humaine est importante. Les zones les plus favorables sont discontinues et éparées. Ce type d'habitat sera figuré par la couleur jaune, par homologie avec le code de couleurs du SEQ.

- *Milieu de type 3* : l'habitat est très fortement dégradé. Sur 80% du linéaire hydrographique ou de la surface du territoire, la ripisylve est totalement absente, remplacée éventuellement par des plantes invasives, les berges et le fond sont bétonnés, empierrés, ou colmatés par la vase, le dérangement humain est omniprésent. Les gîtes et les catiches potentiels sont rares, perturbés, et de qualité médiocre. Ce type d'habitat est peu compatible avec les exigences connues de l'espèce. Ce type d'habitat sera figuré par la couleur rouge, par homologie avec le code de couleurs du SEQ.

2.1.3 METHODOLOGIE DE PROSPECTION

Pour chaque site d'étude, un point de référence a été retenu. Il s'agit généralement d'un pont routier sur le cours d'eau, choisi pour différentes raisons. En premier lieu, les ponts et les rivières qu'ils franchissent sont généralement faciles d'accès, ce qui permet un gain de temps non négligeable lors des visites successives. Les coordonnées géographiques des ponts sont ensuite aisément identifiables, et peuvent donc être intégrées dans des bases de données utilisant des Systèmes d'Informations Géographiques (SIG). Enfin, il semble que les berges de rivières sous la plupart des ponts routiers soient considérées par les loutres comme des points remarquables de leur territoire, puisque des épreintes y sont presque systématiquement présentes (Bouchardy *et al.* 2001 ; Chanin, 2003b ; Lemarchand, 2005).

A partir de chaque point, le protocole de prospection appliqué est celui utilisé par l'Union Internationale de Conservation de la Nature (UICN). Défini par Reuther *et al.* (2000) d'après Macdonald (1983), ce protocole préconise une inspection sur les deux rives de la rivière, sur une distance de 300m en amont et en aval du point de référence. 1200m de berges sont ainsi inspectés pour chaque point. La prospection a été réalisée tous les 8 à 10 jours, sauf lors des épisodes de crues. Ce protocole impose également de limiter les sources de perturbation de l'habitat, en évitant, par exemple, de piétiner les roselières, ou de traverser les

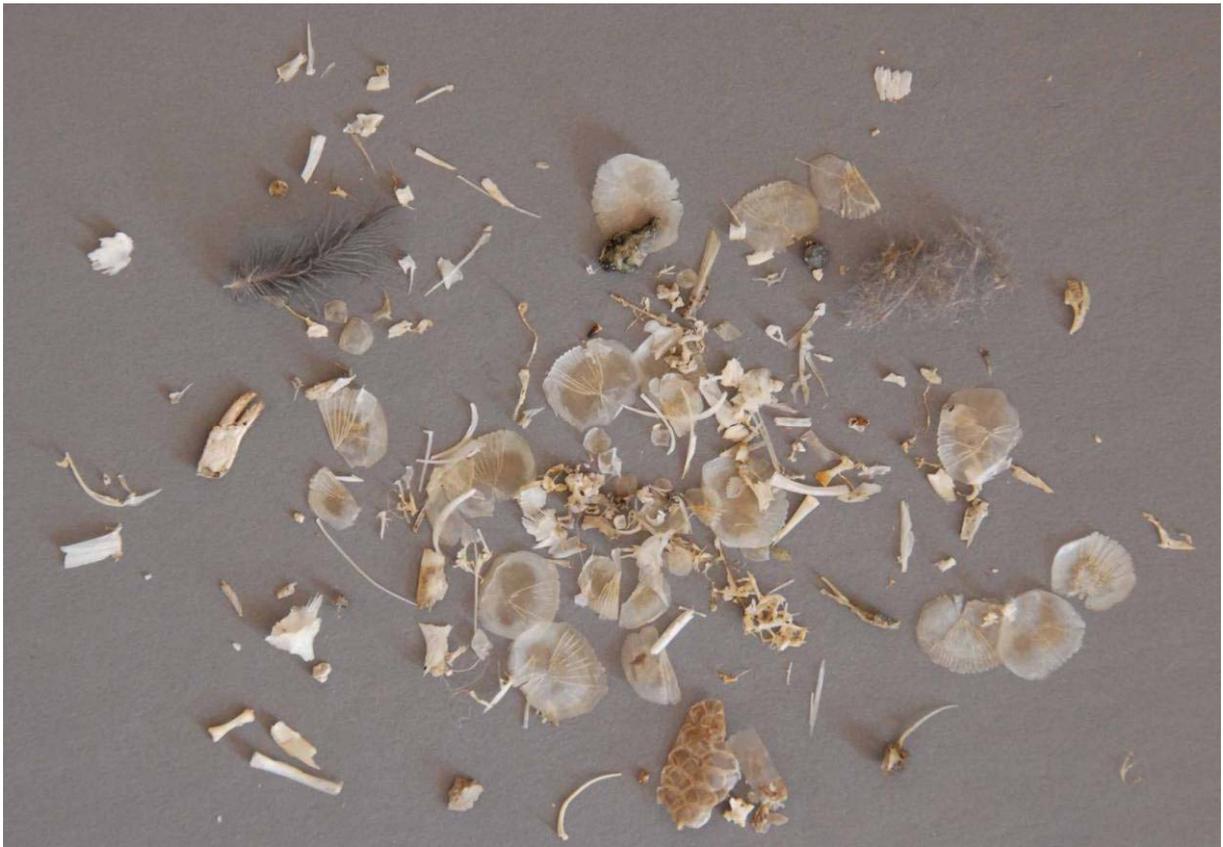


Figure I.16. Restes de proies visibles après le lavage d'épreintes. Des écailles de poissons, des pinces de crustacés, des plumes et des fragments de peau de reptile sont identifiables. Photo C.Lemarchand.

buissons. Des remarques ont été émises quant à l'impact du prélèvement des épreintes, et donc de l'information territoriale qu'elles représentent, sur la dynamique de la recolonisation (Deliry, *comm. pers.*). On peut objecter à cette remarque que des phénomènes naturels, comme les crues, peuvent effacer les marquages sans apparemment constituer de perturbation particulière. Par ailleurs, dans la mesure où les épreintes que nous avons collecté ont été systématiquement « remplacées » par les loutres, nous concluons que ce protocole, lorsqu'il est convenablement respecté, n'a pas d'influence sur cet aspect de l'écoéthologie de l'espèce.

2.1.4 COLLECTE ET TRAITEMENT DES ECHANTILLONS

L'ensemble des épreintes découvertes au cours d'une même prospection sur un même site est rassemblé en un échantillon unique. Chaque échantillon frais est pesé, étiqueté et placé au congélateur jusqu'à son analyse. Du fait du transit très rapide chez la loutre, les restes non digérés de proies sont remarquablement conservés dans les épreintes. Leur identification est possible après une phase de lavage, destinée à débarrasser l'échantillon des restes de matière organique. De bons résultats sont obtenus en laissant tremper l'échantillon durant une semaine dans une solution de détergent (nettoyant pour appareil dentaire Steradan®, Ottino et Giller, 2004). Les échantillons sont ensuite rincés à l'eau claire sur un tamis (maille 450 µm) puis séchés à l'étuve à 70°C pendant 1h. Les restes obtenus seront ensuite analysés sous une loupe binoculaire. La figure I.16 présente des éléments restant après le lavage d'échantillons.

Les éléments identifiables (pièces céphaliques, écailles de certains poissons, vertèbres, os caractéristiques, poils, élytres) sont classés par taxon (poissons, amphibiens, crustacés, insectes...), puis identifiés jusqu'au genre ou à la famille, à l'aide de clés de détermination et d'une collection de référence constituée de photographies (Spillman, 1961 ; Wise, 1980 ; Debrot *et al.* 1982 ; Camby, 1984 ; Baglinière & Le Louarn 1987 ; Libois *et al.* 1987 ; Libois *et al.* 1988). Pour chaque catégorie d'espèces proies, le nombre d'individus est estimé par la présence de restes en doublons (demi mâchoires par exemple). Chaque taxon identifié est ensuite pesé précisément, pour obtenir la masse sèche des éléments non dégradés.

2.1.5 EXPRESSION DES RESULTATS

Comme nous l'avons vu précédemment (paragraphe 1.6.2), l'expression des résultats d'études du régime alimentaire en *fréquence d'occurrence relative*, que nous utilisons ici, peut constituer un risque non négligeable de sur- ou de sous-estimation de certaines proies.

Pour éviter ce problème, certains auteurs, comme Libois *et al.* (1987), Libois et Hallet-Libois (1988), Libois (1995), ou Copp & Kovac (2003) entre autres, ont mis en relation la taille de certains ossements caractéristiques retrouvés dans les proies avec la taille et la biomasse de celles-ci. Il existe en effet une corrélation très nette, chez les poissons, d'une part entre la longueur de certains os et celle de l'individu entier, et d'autre part entre sa longueur totale et sa masse (Philippart, 1975). A partir de la mesure des restes de proies, il est alors possible d'en estimer la biomasse et ainsi d'affiner les résultats. Cette conversion nécessite cependant des systèmes de mesures de longueur des ossements très précis, dont nous ne disposons malheureusement pas dans le cadre de cette étude.

A partir d'échantillons de référence, Jedrzejewska et Jedrzejewski (1998), ou Lanszki *et al.* (2006), ont établi des coefficients de calcul, permettant de traduire la valeur de la masse sèche non dégradée en biomasse relative des différents types de proies. Cette méthode d'estimation de la biomasse, nettement plus approximative que celle décrite ci-dessus, entraîne également des risques de sur- ou de sous-estimations de la biomasse de certaines proies (Rosoux et Libois, *comm. pers.*). Cependant, et afin d'affiner notre perception de la prédation de la loutre par l'établissement de valeurs de biomasse chassée, nous avons également retenu, à titre indicatif, cette méthode d'expression des résultats, en complément de l'expression en fréquence d'occurrence relative utilisée dans la bibliographie.

2.1.6 ANALYSES STATISTIQUES DES DONNEES

L'analyse de la variance à un facteur (ANOVA), ainsi que le test non paramétrique de Wilcoxon ont été utilisés pour la comparaison des différents jeux de données.

2.2 RESULTATS ET DISCUSSION

2.2.1 LA QUALITE DE L'HABITAT DANS LES SITES D'ETUDE

Les résultats de mesure de la **qualité physicochimique des eaux de surface**, pour les 5 sites d'études, sont représentés sur la figure I.17. Le nombre encore insuffisant de points de mesures, au sein du Réseau de Bassin de Données sur l'Eau, explique l'absence de certaines données concernant les micropolluants minéraux.

D'une manière générale, les eaux de surface de l'**Allier** sont de qualité «passable» à «bonne», sauf pour les teneurs en micropolluants minéraux, qui correspondent à la qualité dite «mauvaise» (figure I.17). Au niveau du site d'étude, la qualité des eaux de l'**Allier** est influencée par l'ensemble des activités humaines sur son vaste bassin versant, qui rassemblent

les rejets de nombreuses communes et les rejets des activités industrielles et agricoles. Ce site d'étude, situé à mi-parcours entre les sources de l'Allier et l'embouchure avec la Loire, est représentatif du gradient général de dégradation de l'amont vers l'aval de la qualité des eaux (Mathevet, 2005).

Les eaux du **Litroux**, selon pratiquement l'ensemble des descripteurs utilisés (à l'exception des matières organiques oxydables), sont de «très mauvaise» ou de «mauvaise» qualité, au mieux de qualité «passable» (figure I.17). L'agriculture intensive, omniprésente sur le bassin versant de cette petite rivière de plaine, l'épuration insuffisante des rejets des communes de ce bassin versant expliquent en grande partie ces résultats (Mathevet, 2005).

Les eaux de surface de la **Couze Pavin** sont, en ce qui concerne les matières organiques oxydables, de «très bonne» qualité, et plus globalement, de «bonne» qualité, à l'exception notable de la teneur en pesticides dans les eaux, qualifiée de «très mauvaise». Les analyses ont été effectuées à mi-parcours de la rivière, sauf celles correspondant à la teneur en pesticides, effectuées à l'aval du cours d'eau, à proximité de la confluence avec l'Allier (figure I.17). Cette partie du bassin versant est soumise à une utilisation importante de pesticides, d'origine agricole (fruiticulture) et domestique. Le débit moyen de la rivière, relativement faible, entraîne des phénomènes de concentration de ces produits.

L'ensemble des paramètres liés à la qualité de eaux de surface de la **Sioule** indique une « bonne » qualité des eaux (figure I.17). La proximité des sources, l'impact agricole, domestique et industriel globalement faibles sur le bassin versant au niveau du site d'étude expliquent en grande partie ce résultat.

Enfin, les eaux de surface de la **Dore** sont de qualité « passable » pour les matières azotées, et « très mauvaise » pour les micropolluants minéraux (figure I.17). Ce dernier résultat est d'une part lié à la nature géologique du bassin versant, dont le lessivage est source de certains éléments (arsenic), naturellement présents, dans les eaux, et, d'autre part, à l'important bassin industriel (coutellerie) de la vallée de la Dore (Berthoulat, 2003). Les eaux de surface de la Dore sont de « bonne » ou de « très bonne » qualité pour les autres paramètres testés (Mathevet, 2005).

Les résultats correspondants aux calculs d'**indices biologiques** pour les différents sites d'études sont représentés sur la figure I.18.

Pour l'**Allier**, au niveau du site d'étude, les valeurs de l'Indice Biologique Global Normalisé (IBGN) et l'Indice Biologique Diatomique (IBD) sont représentatives de milieux

	Allier	Litroux	Couze Pavin	Sioule	Dore
MOOX	3	3	4	3	3
AZOT	2	1	3	3	2
NITR	3	2	3	3	3
PHOS	2	0	3	3	3
Micropolluants					
Minéraux	1	Absence de données	Absence de données	Absence de données	0
Pesticides	2	0	0	3	4

Figure I.17. Représentation schématique de la qualité des eaux de surface des 5 sites d'étude pour 6 descripteurs : MOOX : matières organiques oxydables ; AZOT : matières azotées hors nitrates ; NITR : nitrates seuls ; PHOS : matières phosphorées ; micropolluants minéraux et pesticides. Code de couleurs du SEQ-Eau (0 (rouge) : très mauvaise qualité ; 1 (orange) : mauvaise qualité ; 2 (jaune) : qualité passable ; 3 (vert) : bonne qualité ; 4 (bleu) : très bonne qualité) (RBDE, 2002).

	Allier	Litroux	Couze Pavin	Sioule	Dore
IBGN	2	1	3	3	3
IBD	2	1	3	3	3
IP	3	0	4	4	3

Figure I.18. Résultats de calculs d'indices biologiques effectués sur les 5 sites d'études. IBGN : Indice Biologique Global Normalisé ; IBD : Indice Biologique Diatomique ; IP : Indice Poissons. Résultats exprimés selon le code de couleurs SEQ-Eau (0 (rouge) : très mauvaise qualité ; 1 (orange) : mauvaise qualité ; 2 (jaune) : qualité passable ; 3 (vert) : bonne qualité ; 4 (bleu) : très bonne qualité) (RBDE, 2002).

qualifiés de «passables» (figure I.18). Cela signifie que les habitats des macroinvertébrés et les peuplements de diatomées sont perturbés, que l'on note une disparition des espèces sensibles, et un déséquilibre de la composition trophique. En revanche l'Indice Poissons (IP) est « bon ». La composition des peuplements correspond globalement au référentiel théorique du site d'étude, c'est à dire à la zone à barbeau selon la classification de Huet (1949). Cette zone piscicole se caractérise par la présence d'espèces relativement tolérantes aux perturbations d'origine anthropique.

Les indices biologiques du **Litroux** sont «mauvais», voire «très mauvais» (figue I.18). Les habitats de macroinvertébrés, les peuplements de diatomées et de poissons sont gravement altérés, de nombreuses espèces ont disparu, seules subsistent les espèces les plus tolérantes et les plus ubiquistes, dont les effectifs sont faibles, et la composition trophique du milieu est instable.

Les indices biologiques de la **Sioule**, de la **Dore** et de la **Couze Pavin** sont « bons », voire « très bons » en ce qui concerne l'indice poissons de la Sioule et de la Couze Pavin (figure I.18). Globalement, les habitats des macroinvertébrés, les peuplements de diatomées et de poissons sont peu ou ne sont pas perturbés, la richesse spécifique et l'abondance d'individus sont peu ou ne sont pas altérées par des perturbations d'origine anthropique.

Pour chaque site d'étude, la **dégradation de la partie terrestre de l'habitat de la loutre** (paragraphe 2.1.2.2) est représentée sur la figure I.19. Le **Litroux** est le site d'étude pour lequel la partie terrestre de l'habitat de la loutre est le plus dégradé (milieu de type 3) : le cours d'eau est entièrement artificialisé pour les besoins de l'agriculture. La ripisylve a été presque totalement éliminée, les berges sont envahies par des espèces invasives (renouée du Japon *Fallopia japonica*), de vase et de limon. Aucun embâcle n'est présent, ni de cavités sur les berges ou à proximité du cours d'eau. Le débit est artificiellement affaibli en été en raison des prélèvements destinés à l'irrigation, et augmenté en hiver et au printemps par les opérations de drainage des sols agricoles, le fond du cours d'eau est calibré. Le dérangement humain est très important sur l'ensemble du cours d'eau.

Au niveau des sites d'étude, les parties terrestres de l'habitat de la loutre sur la **Dore** et l'**Allier** sont comparables (milieux de type 2) (figure I.19). Une partie des berges et du fond ont été artificialisés, généralement par des enrochements destinés à la protection du réseau routier contre les crues. Ces enrochements, même s'ils sont artificiels, présentent des cavités exploitables par l'animal. La ripisylve est présente mais discontinue sur les parties non enrochées des berges. A l'écart du réseau routier, le dérangement humain est assez limité.

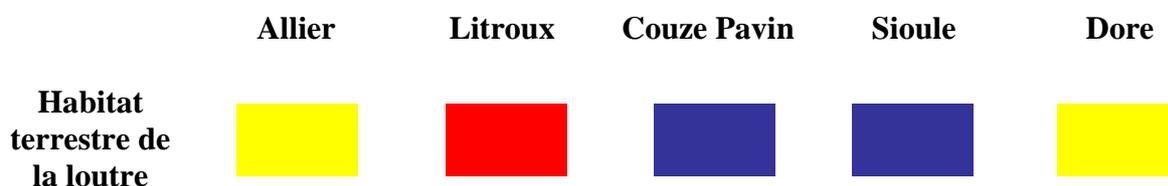


Figure I.19. Représentation schématique de la dégradation de la partie terrestre de l'habitat de la loutre. Code de couleur inspiré de celui du SEQ Eau (rouge : habitat très fortement dégradé ; jaune : habitat dégradé ; bleu : habitat peu ou pas dégradé).

Tableau I.3. Synthèse des résultats des prospections d'épreintes destinées à l'étude du régime alimentaire.

Sites	Nombre total de prospections	Nombre de prospections avec récolte d'épreintes	Fréquence (%)
Allier	44	36	82
Litroux	43	32	74
Couze Pavin	41	38	93
Sioule	43	41	95
Dore	42	36	86

Enfin, au niveau de leurs sites d'étude respectifs, les parties terrestres de l'habitat de la loutre sur la **Sioule** et la **Couze Pavin** sont très peu dégradées (milieu de type 1) (figure I.19). Les berges et le fond n'ont pas été modifiées, ou de manière très ponctuelle pour la protection du réseau routier, et présentent des cavités naturelles et des embâcles. La ripisylve est présente de façon presque continue. Mise à part la circulation au niveau des ponts et quelques exploitations agricoles, le dérangement humain est très faible.

Concernant l'ensemble de ces sites, la comparaison des données figurant ci-dessus avec les résultats d'analyses antérieures, mettent en évidence, dans la plupart des cas, une stagnation, voire une légère amélioration des résultats de mesures de qualité physico-chimique des eaux, et des indices biologiques, témoignant d'une lente amélioration de la qualité de l'eau et des habitats (RBDE, 2002). Cependant, la prise en compte de nouveaux paramètres, ou de nouveaux sites de mesures, imposée par une législation plus stricte (Directive Cadre Européenne sur l'Eau), est parfois à l'origine du déclassement de certains secteurs, particulièrement à proximité des zones fortement anthropisées, comme les grandes agglomérations et les secteurs d'agriculture intensive.

2.2.2 RELATIONS ENTRE LA QUALITE DE L'EAU, DE L'HABITAT ET LA PRESENCE DE LA LOUTRE

Pour chacun des sites d'étude, les prospections destinées à la collecte d'épreintes pour l'étude du régime alimentaire ont été effectuées tous les 8 à 10 jours, de janvier 2005 à février 2006 inclus. Le tableau I.3 synthétise les résultats de ces 14 mois de prospection.

D'une manière globale, les prospections sur les sites d'études ont permis de récolter des épreintes pour l'étude du régime alimentaire dans plus de 80% des cas, à l'exception du Litroux, pour lequel la fréquence de prospections favorables s'est avérée légèrement inférieure (74%) (tableau I.3). Pour ce cours d'eau, la plupart des prospections infructueuses ont eu lieu lors des mois de juillet et d'août 2005, caractérisés par un assèchement quasi-total. Pour les autres cours d'eau, aucune variation saisonnière significative dans la fréquence de prospections fructueuses n'a pu être mise en évidence (ANOVA, $p=0,05$).

Par ailleurs, il n'existe aucune différence significative dans la fréquence de prospections fructueuses en fonction du site au cours de la période d'étude (Test de Wilcoxon, $p=0,05$). Dans la mesure où la découverte répétée d'épreintes aux mêmes endroits au cours d'une longue période peut être interprétée comme une manifestation territoriale d'un individu ou d'une population (Kruuk, 2006), nous pouvons en déduire que les 5 sites hébergeaient des

loutres cantonnées, et que ces sites faisaient bien partie de leur domaine vital, au cours des 14 mois de suivi, et même précédemment, si on se réfère aux cartes de présence de l'espèce figurant ci-dessus (figure I.14) et à la bibliographie (Bouchardy *et al.* 2001).

Les 5 milieux d'étude se caractérisent, comme nous l'avons montré dans le paragraphe 2.2.1, par d'importantes différences liées à :

- la qualité physico-chimique de l'eau,
- la qualité et la diversité des habitats des espèces aquatiques qui les occupent,
- la diversité de ces espèces et leur nombre d'individus,
- l'état général du milieu terrestre et la fréquentation humaine.

Dans la mesure où ces 5 sites ont constitué une partie du domaine vital de loutres sur une période relativement longue, nous pouvons en déduire que la qualité générale des milieux, définie par les différents descripteurs utilisés, ne semble pas constituer un obstacle majeur à la présence de la loutre, ni un frein significatif à son mouvement de recolonisation. Ces observations ont également été effectuées dans d'autres pays d'Europe. Ainsi, en Espagne ou au Royaume-Uni, le retour de la loutre a été provoqué ou accompagné par des opérations de réintroductions ou de soutien de populations. Les zones les moins dégradées, comme les parcs nationaux des zones montagneuses d'Espagne, ou les comtés préservés de Grande-Bretagne, ont été choisies pour les lâchers des loutres, qui ont ensuite recolonisé l'ensemble des bassins hydrographiques, jusqu'aux embouchures des fleuves et aux zones périurbaines, où, comme dans le cas du bassin de l'Allier, les dégradations de la qualité de l'eau et de l'habitat de la loutre sont importantes (Mateo, 1999 ; Chanin, 2003 ; White, 2003 ; Guitart, 2005). Il semblerait donc, heureusement ou malheureusement, que la loutre, à l'instar d'autres espèces, dispose de capacités d'adaptation à la dégradation anthropique de ses habitats.

Cette déduction va à l'encontre d'une notion généralement admise, qui associe la présence de la loutre à des milieux préservés et d'eaux de bonne qualité, et qui fait de la loutre un « bioindicateur », une espèce révélatrice de la qualité des cours d'eau. Cette association entre la présence de la loutre et des milieux de bonne qualité est en fait probablement la conséquence indirecte de l'intense pression de piégeage et de chasse que l'espèce a subi. En effet, ces persécutions ont concerné l'ensemble de l'aire de répartition de la loutre, à l'exception de zones peu étendues, contraignantes (conditions météorologiques, difficultés d'accès...), souvent situées en têtes de bassin ou dans les grands marais, qui sont devenues des refuges pour la loutre et bien d'autres espèces. Ces mêmes contraintes ont, par ailleurs, limité l'implantation humaine, et donc la dégradation générale des milieux associée à cette dernière. Dans les années 1980, les premières études nationales de répartition de la loutre

faisant suite à la protection légale de l'espèce ont révélé sa présence dans ces zones préservées, et son absence dans les zones les plus dégradées (Bouchardy, 1984, 1986 ; Bourand, 1988). Les auteurs ont donc logiquement mis en relation directe la qualité de l'eau et de l'habitat avec la présence de la loutre. La recolonisation naturelle par la loutre de ses anciens territoires a ensuite été suivie par de nombreux observateurs de terrain (voir synthèse de Bouchardy *et al.* 2001), jusqu'à la situation actuelle, où la loutre occupe désormais également des zones dégradées.

Cependant, nous manquons probablement de recul pour conclure sur le caractère *durable et définitif* de la présence de la loutre, dans ces zones anthropisées. En effet, le contexte actuel de recolonisation naturelle est un phénomène particulier dans l'écoéthologie de l'espèce, et des super-prédateurs en général. Les loutres utilisent le réseau hydrographique comme corridor écologique dans leur recherche de territoires, à partir des bastions historiques de l'espèce, situés dans des habitats préservés, qui constituent des *sources* d'individus. Les secteurs les plus favorables sont occupés en priorité, puis, au fur et à mesure de l'arrivée de nouveaux individus, les zones de moins en moins favorables sont ensuite colonisées. Les individus en quête de territoire peuvent alors être contraints d'adapter leurs exigences écologiques à l'habitat disponible. Le cycle biologique (alimentation et reproduction) et, à terme, le maintien de l'espèce, peuvent, en conséquence, être affectés, les zones défavorables apparaissant alors comme des *puits* (Pulliam, 1988 ; Kruuk, 2006). Dans ces perspectives, l'étude du flux de gènes au sein des populations en recolonisation s'avère particulièrement intéressante (Jenssens, 2006). Par ailleurs, les descripteurs utilisés peuvent s'avérer insuffisamment discriminants, face, d'une part, aux exigences de l'espèce quant à la ressource trophique disponible dans les zones dégradées, et, d'autre part, aux conséquences potentielles, à long terme, de la présence de composés toxiques dans l'eau. Ces deux aspects font l'objet, respectivement, de la suite du présent chapitre et du chapitre III de cette étude.

2.2.3 REGIME ALIMENTAIRE DE LA LOUTRE AU NIVEAU DES 5 SITES D'ETUDE

Grâce aux données acquises sur nos 5 sites d'études concernant le régime alimentaire de la loutre, il nous a été possible de présenter nos données sous deux formes :

- une approche globale du régime, tous sites confondus, sur le territoire considéré ;
- une approche par site d'étude, afin de mettre en évidence les variations géographiques ou saisonnières existant entre eux, ou au sein d'un même site.

Tableau I.4. Régime alimentaire global de la loutre dans le Puy-de-Dôme au cours de la période d'étude. Fréquences d'occurrence relatives moyennes et biomasses relatives moyennes (B%) des différentes proies. Les taxons sont classés selon un ordre décroissant de contribution à la biomasse totale ingérée (* : hors crustacés).

Espèces Proies	Fréquence d'occurrence relative (%)	Biomasse relative (%)
Poissons	78,6	88,3
Cyprinidés	38,3	40,3
<i>Gobio gobio</i>	4,6	13,7
<i>Leuciscus cephalus</i>	8,1	9,9
<i>Barbus barbus</i>	16,8	8,7
<i>Phoxinus phoxinus</i>	3,4	2,0
<i>Tinca tinca</i>	2,3	1,2
Autres + non id.	3,1	4,8
Salmonidés	26,4	32,0
<i>Salmo trutta fario</i>	26,4	32,0
Cottidés	6,8	8,1
<i>Cottus gobio</i>	6,8	8,1
Percidés	5,5	6,1
<i>Perca fluviatilis</i>	5,5	6,1
Centrarchidés	0,8	0,9
<i>Lepomis gibbosus</i>	0,8	0,9
Cobitidés	0,7	0,8
<i>Barbatula barbatula</i>	0,7	0,8
Esocidés	0,2	0,2
<i>Esox lucius</i>	0,2	0,2
Amphibiens	4,0	3,5
Crustacés	6,6	3,2
Oiseaux	3,9	1,8
Mammifères	2,9	1,5
Reptiles	1,6	1,1
Invertébrés*	1,5	0,4
Végétaux	1,0	0,2

2.2.3.1 APPROCHE GLOBALE DU REGIME ALIMENTAIRE

Les 5 milieux étudiés rassemblent des zones hydrographiques de conditions hydrologiques et de niveaux trophiques très différents. Considérés dans leur globalité, ils regroupent pratiquement l'ensemble des habitats potentiels (à l'exception des grands marais, des milieux côtiers et des estuaires), et donc des proies potentielles de la loutre d'Europe. Le tableau I.4 présente les fréquences d'occurrence relatives et les biomasses relatives moyennes des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre, au cours de la période d'étude. Les figures I.20 et I.21, sous forme de disques compartimentés, présentent respectivement les fréquences d'occurrences et les biomasses relatives des groupes taxonomiques principaux du régime alimentaire de la loutre.

D'une manière globale, les poissons constituent la ressource alimentaire principale de la loutre : leur fréquence d'occurrence relative atteint près de 80%, et ils représentent près de 90% de la biomasse totale ingérée (tableau I.4 ; figure I.21). Ce résultat n'est en rien surprenant, et confirme l'ensemble des résultats disponibles dans la bibliographie (Clavero *et al.* 2003). Pratiquement toutes les catégories de proies disponibles dans les différents milieux sont représentées dans le régime, ce qui constitue là encore une confirmation et une précision par rapport aux résultats antérieurs, et, d'autre part, souligne l'éclectisme et le caractère opportuniste du comportement de prédation de l'animal (Erlinge, 1972 ; Mason et Macdonald, 1986). Parmi les poissons, les cyprinidés et les salmonidés sont les deux familles les plus représentées, à la fois en termes de fréquence d'occurrence relative (respectivement 38,3 et 26,4%) et en biomasse ingérée (respectivement 40,3 et 32,0%) (tableau I.4 ; figure I.21).

Parmi les cyprinidés, le goujon (*Gobio gobio*), le chevaine (*Leuciscus cephalus*) et le barbeau (*Barbus barbus*) sont les espèces les plus consommées, la somme de leurs proportions respectives dans le régime alimentaire atteint plus de 80% de la biomasse totale de cyprinidés consommés. Le goujon représente 13,7% de la biomasse totale ingérée par la loutre, et est, par ailleurs, le seul cyprinidé systématiquement présent dans le régime pour l'ensemble de nos sites d'étude (tableau I.4). Parmi les salmonidés, la truite commune *Salmo trutta fario* représente le tiers (32,4%) de la biomasse totale ingérée par la loutre pour l'ensemble de la zone d'étude (figure I.21). Ce résultat souligne l'importance de cette espèce pour la loutre dans la zone d'étude considérée, et va à l'encontre de la « préférence négative » de la loutre vis-à-vis de la truite, mise en évidence par certains auteurs (Erlinge, 1967 ; Taastrøm et Jacobsen, 1999) en raison de sa difficulté de capture. Le bon état de conservation des populations de truites et les alevinages sur les bassins de la Sioule, de la Couze Pavin, et

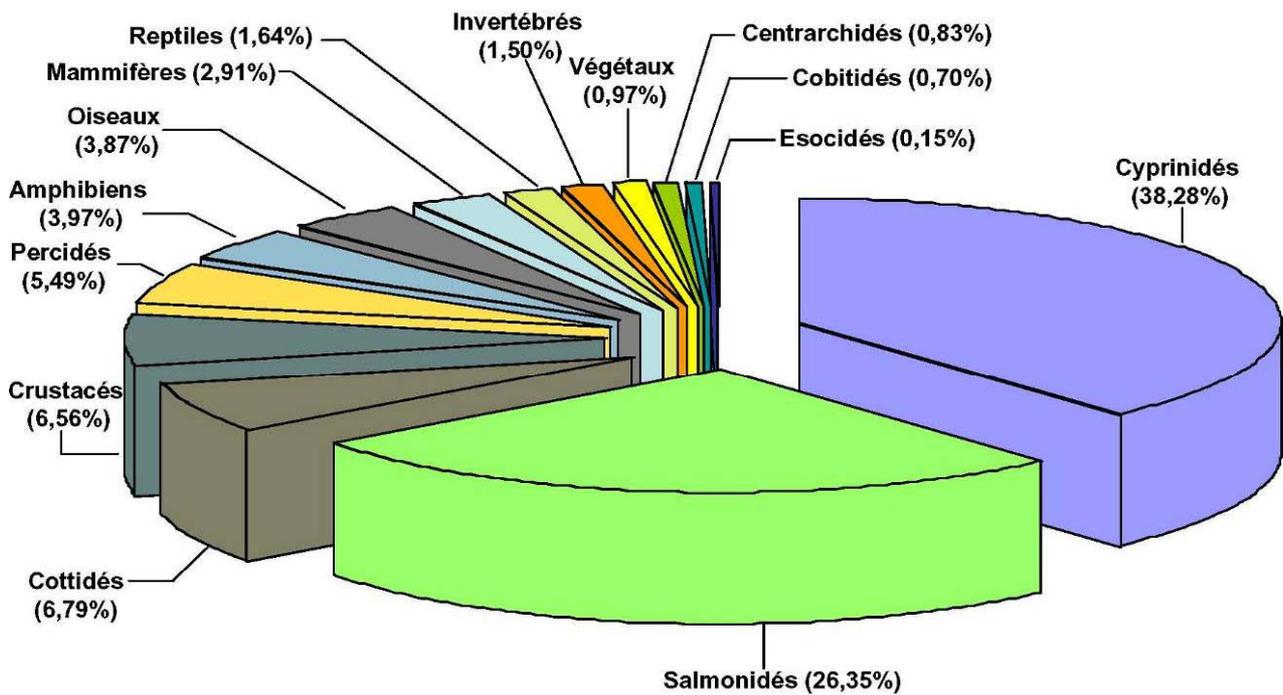


Figure I.20. Fréquence d'occurrence relative décroissante des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre.

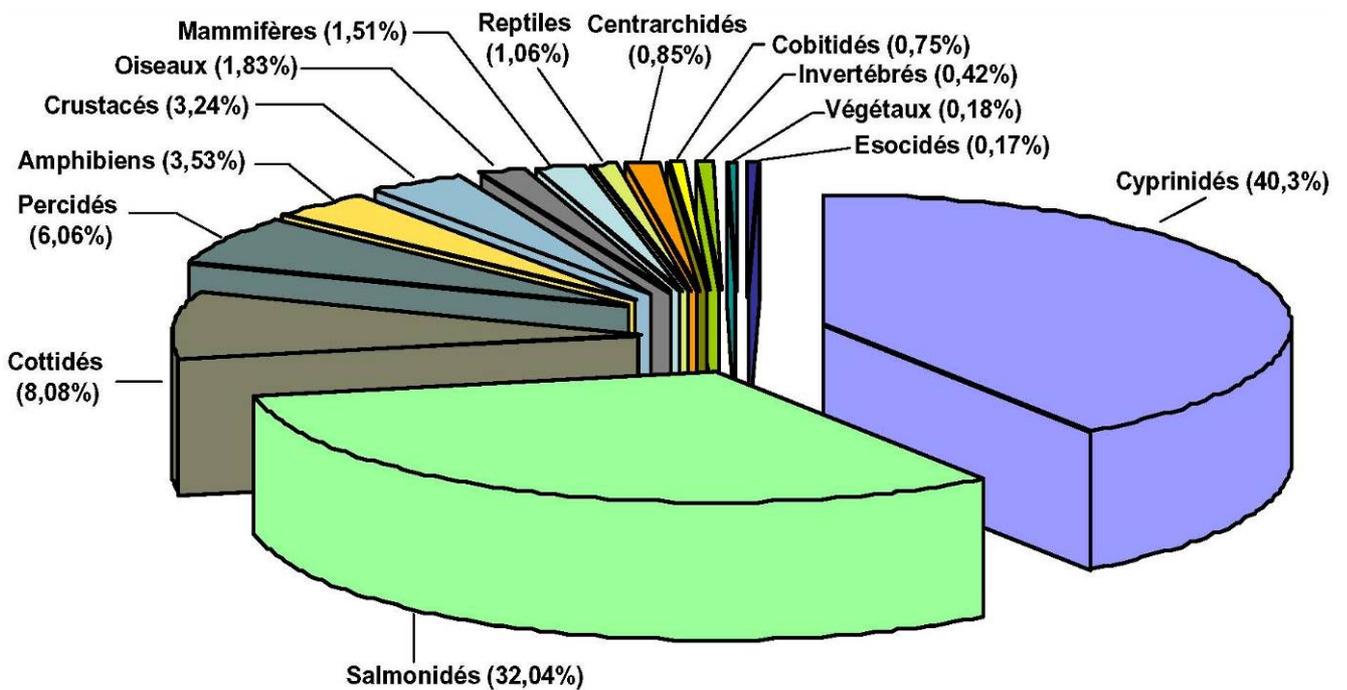


Figure I.21. Biomasse relative décroissante des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre dans le bassin de l'Allier.

dans une moindre mesure de la Dore (Fédération de pêche du Puy-de-Dôme, *non publié*), constituent une explication probable de ce résultat. Aucun salmonidé de grande taille, comme le saumon Atlantique (*Salmo salar*), espèce migratrice présente dans l'Allier, mais aussi la Dore et la Sioule, ou la truite de mer (*Salmo trutta trutta*), espèce rarissime dans le bassin de l'Allier, n'a été identifié parmi les proies de la loutre (tableau I.4). Parmi les autres espèces de poissons identifiés, le chabot (*Cottus gobio*) et la perche commune (*Perca fluviatilis*) constituent 8,1% et 6,1% de la biomasse totale ingérée, respectivement. D'importantes variations spatiales de la contribution de ces espèces au régime alimentaire ont été notées, et seront décrites pour chaque site d'étude (voir ci-dessous).

Enfin, la perche-soleil (*Lepomis gibbosus*), la loche franche (*Barbatula barbatula*) et le brochet (*Esox lucius*) ont également été identifiés, en proportions nettement plus modestes (0,9%, 0,8% et 0,2% de la biomasse totale ingérée, respectivement).

Les amphibiens et les crustacés représentent 3,5% et 3,2% de la biomasse ingérée par la loutre au cours de la période d'étude, respectivement (tableau I.4 ; figure I.21). Les biomasses ingérées de ces deux taxons sont donc comparables, même si les crustacés figurent plus fréquemment que les amphibiens dans les épreintes, et que le nombre d'individus identifiés est nettement en faveur des crustacés (données non représentées). Des variations spatio-temporelles de la contribution de ces taxons au régime alimentaire global de la loutre ont été observées, et seront développées pour chaque site. Ces résultats soulignent l'importance de ces proies complémentaires pour l'espèce, particulièrement à certaines périodes, également mise en évidence par Ruiz-Olmo *et al.* (1999, 2001). D'après nos observations, les restes découverts sur le terrain et l'examen du contenu stomacal des cadavres de loutres récupérés, les espèces d'amphibiens capturées ont principalement été le crapaud commun (*Bufo bufo*), la grenouille rousse (*Rana temporaria*) et la grenouille verte (*Rana sp.*). Les crustacés capturés sont les écrevisses allochtones dites Américaine (*Orconectes limosus*) et de Louisiane (*Procambarus clarkii*). Aucun reste appartenant à l'écrevisse à pieds blancs (*Austropotamobius pallipes*), présente sur les bassins d'affluents de la Sioule et de la Couze Pavin, n'a pu être mis en évidence. Des restes de crustacés de petite taille (*Asellus sp.*, *Gammarus sp.*) ont également parfois été retrouvés, mais en biomasses très faibles. Ce type de proie peut être capturé directement par la loutre, lors de la recherche de proies cachées sous les pierres, ou provenir du contenu stomacal d'un poisson consommé.

Les oiseaux, les mammifères et les reptiles ont constitué respectivement 1,8%, 1,5% et 1,1% de la biomasse totale ingérée par la loutre (tableau I.4 ; figure I.21). Il existe une variation temporelle significative de la contribution de ces proies complémentaires au régime

alimentaire, qui seront précisées, le cas échéant, pour chaque site. En effet, les mammifères et les oiseaux ont été chassés préférentiellement au cours de la période la plus froide (janvier-février 2005 et 2006), les reptiles ont quant à eux été préférentiellement chassés au cours de l'été (test de Student, $p=0,05$). Les mammifères chassés étaient des rongeurs (*Arvicola sp.*, *Rattus sp.*, *Ondatra zibethicus*), et les oiseaux identifiés étaient des Gallidés (*Gallinula chloropus*). Ces résultats confirment le caractère opportuniste de l'animal, qui adapte son régime alimentaire à la variabilité de l'abondance des proies et à leur facilité de capture (Lanszki et Molnar, 2003).

Comme l'avaient observé Rosoux (1998) et Lanszki et Molnar (2003), hormis les écrevisses, des restes d'autres invertébrés ont également été retrouvés, notamment des crustacés de petite taille (voir ci-dessus), des restes de coléoptères (*Dytiscus sp.*) et des fragments de cuticule d'odonates, soulignant à nouveau le caractère opportuniste de l'animal.

Enfin, nous avons parfois remarqué la présence de restes d'éléments végétaux, comme des graines, des pépins et des restes de graminées. A la suite des hypothèses formulées par Bouchardy (1986) et Rosoux (1998), nous pensons que la loutre peut occasionnellement consommer des fruits, et que les graminées, dont la biomasse est très faible, sont accidentellement absorbées lors de l'entretien de la fourrure ou du renouvellement de la litière. Ces résultats concernant les végétaux ont été intégrés dans le tableau I.4 et dans les figures I.20 et I.21 pour une vision exhaustive des résultats.

Selon notre étude, conduite à une large échelle spatiale, le régime alimentaire de la loutre dans le Puy-de-Dôme semble donc particulièrement diversifié. L'indice de diversité spécifique H (indice de Shannon et Weaver), calculé à partir des biomasses spécifiques consommées, le confirme. Il atteint la valeur de 3,4 bits/ind., signe de la présence de communautés globalement diversifiées (Faurie *et al.* 1998). Cette valeur doit néanmoins n'être appréciée qu'à titre indicatif, dans la mesure où cet ensemble territorial d'étude ne peut être considéré comme un *écosystème*, au sens écologique du terme. Une approche par site est susceptible d'affiner les données relatives à la diversité de ce régime.

2.2.3.2 APPROCHE PAR SITE DU REGIME ALIMENTAIRE

Quel que soit le site d'étude, on peut remarquer que des données concernant l'abondance relative de certaines des proies de la loutre dans ces milieux ne figurent pas dans les résultats ci-dessous. Ces proies sont les amphibiens, les oiseaux, les mammifères, les reptiles et les insectes, dont la somme représente en moyenne environ 12% de la biomasse

totale ingérée (tableau I.4). Ces espèces sont pourtant localement étudiées, essentiellement par le réseau naturaliste associatif (Ligue de Protection des Oiseaux, Groupe Mammalogique d'Auvergne, Société d'Histoire Naturelle d'Auvergne, Société d'Histoire Naturelle Alcide d'Orbigny, Société Entomologique d'Auvergne, entre autres), mais des données précises, issues de protocoles standardisés concernant les effectifs ou les densités de populations de ces espèces, au sein des sites d'études, ne sont pas disponibles.

Site sur L'Allier

Le tableau I.5 présente les espèces de poissons de l'Allier, identifiées lors de campagnes de pêches électriques, et les taxons présents dans le régime alimentaire de la loutre au niveau du site d'étude, exprimés en fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes pour l'ensemble de la période d'étude. Pour ce site, aucune variation saisonnière significative de la contribution des poissons à la biomasse totale capturée par la loutre n'a été mise en évidence.

Les cyprinidés sont les proies les plus consommées, leur fréquence d'occurrence relative atteint près de 70%, et ils représentent 76,6% de la biomasse ingérée par la loutre. Le barbeau (*Barbus barbus*), le goujon (*Gobio gobio*) et le chevaine (*Leuciscus cephalus*) sont les trois espèces les plus consommées, leurs proportions respectives atteignent 24,9%, 21,3% et 18,2% de la biomasse totale ingérée par la loutre. Les cyprinidés non identifiés et la tanche (*Tinca tinca*) représentent 12,2% de la biomasse totale ingérée par la loutre (tableau I.5). Certaines espèces apparaissent comme étant nettement sous- ou sur- représentées dans le régime de la loutre par rapport à leur proportion dans la rivière d'étude. Ainsi la loche franche (*Barbatula barbatula*) représente plus de 15% des poissons identifiés dans l'Allier, mais sa contribution à la biomasse ingérée par la loutre ne représente que 0,3%. *A contrario*, la truite fario (*Salmo trutta fario*), qui ne constitue que 0,2% des poissons identifiés par pêche électrique, représente 10,3% de la biomasse totale ingérée par le prédateur. Le chevaine (*Leuciscus cephalus*) constitue 3,9% des poissons de l'Allier au niveau du site d'étude, et 18,2% de la biomasse ingérée (tableau I.5). La perche (*Perca fluviatilis*), le brochet (*Esox lucius*) ou la perche soleil (*Lepomis gibbosus*), espèces non échantillonnées lors de la pêche électrique, apparaissent dans le régime alimentaire de la loutre. Ces derniers résultats expriment les différences de peuplements de poissons existant entre la surface échantillonnée lors de la pêche électrique, de l'ordre de quelques centaines à quelques milliers de mètres carrés et celle, plus importante, exploitée par la loutre en action de chasse, pouvant correspon-

Tableau I.5. Abondances relatives des espèces piscicoles de l'Allier révélées par pêche électrique, fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre pour l'Allier au cours de la période d'étude (n.p: non pêché).

Taxons identifiés	Abondance relative dans l'Allier (%)	Fréquence d'occurrence relative dans le régime (%)	Biomasse relative dans le régime (%)
Poissons			
Salmonidés (Total)		9,3	10,3
<i>Salmo salar</i>	3,5	-	-
<i>Salmo trutta fario</i>	0,2	9,3	10,3
Cyprinidés (Total)	80,9	69,3	76,6
<i>Phoxinus phoxinus</i>	4,6	-	-
<i>Gobio gobio</i>	5,4	17,4	21,3
<i>Barbus barbus</i>	53,4	21,6	24,9
<i>Leuciscus cephalus</i>	3,9	19,7	18,2
<i>Alburnus alburnus</i>	0,1	-	-
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	8,2	-	-
<i>Chondrostoma nasus</i>	0,9	-	-
<i>Chondrostoma toxonoma</i>	1,6	-	-
<i>Rhodeus cericeus</i>	2,6	-	-
<i>Rutilus rutilus</i>	0,2	-	-
<i>Tinca tinca</i>	n.p.	4,3	5,1
Non identifiés	-	6,3	7,1
Cobitidés			
<i>Barbatula barbatula</i>	15,25	0,2	0,3
Percidés			
<i>Perca fluviatilis</i>	n.p.	0,4	0,4
Esocidés			
<i>Esox lucius</i>	n.p.	0,6	0,7
Centrarchidés			
<i>Lepomis gibbosus</i>	n.p.	0,7	0,8
Amphibiens	Données absentes	5,3	4,2
Mammifères	Données absentes	2,1	0,8
Reptiles	Données absentes	1,2	1,0
Oiseaux	Données absentes	8,6	4,6
Insectes	Données absentes	0,5	0,1
Végétaux	Données absentes	1,8	0,2

-dre à l'intégralité de son domaine vital, et qui comprend ici notamment les gravières environnantes. Dans le cas de la truite, les déversements destinés à la pêche récréative ou aux repeuplements peuvent accroître substantiellement les effectifs, et expliquer leur abondance dans le régime alimentaire (Jacobsen, 2004).

Enfin, à la suite de différentes études (voir synthèse de Clavero *et al.* 2003), nos travaux montrent que la loutre complète son régime essentiellement piscivore par des proies complémentaires variées : les oiseaux et les amphibiens constituent 4,6% et 4,2% de la biomasse totale ingérée, respectivement. Les amphibiens n'ont pas été retrouvés dans les épreintes entre janvier et mars 2005 et entre décembre 2005 et février 2006.

Les oiseaux identifiés sont le plus souvent des Rallidés (*Gallinula* poule d'eau *Gallinula chloropus*) ou des anatidés (Canard colvert *Anas platyrhynchos*). Des restes de crapauds communs (*Bufo bufo*) ont été retrouvés sur le site. Dans une moindre mesure, les reptiles et les mammifères contribuent également à l'alimentation de la loutre, leurs biomasses respectives atteignent 1,0% et 0,8%. Les mammifères identifiés sont des rongeurs (*Arvicola sp.* et *Ondatra zibethicus*). Les restes de reptiles, trop dégradés, n'ont pu être identifiés.

Site sur le Litroux

Le tableau I.6 présente les espèces de poissons du Litroux, identifiées lors des campagnes de pêches électriques, et les taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre au niveau du site d'étude, exprimés en fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes pour l'ensemble de la période d'étude. Comme dans le cas de l'Allier, aucune variation saisonnière significative de la contribution des espèces piscicoles à la biomasse totale capturée par la loutre n'a été mise en évidence pour ce site d'étude.

Les cyprinidés constituent la majorité des proies consommées par la loutre au sein de ce site d'étude. Leur fréquence d'occurrence relative et leur biomasse relative dans le régime atteignent, en effet, respectivement 88,1 et 92,7%. Le goujon, espèce la plus abondante du site selon les résultats de la pêche électrique, représente 61,5% de la biomasse totale consommée. Ce résultat souligne la forte dépendance de la loutre vis-à-vis de cette espèce, dans une rivière au peuplement instable, peu diversifié, et soumise à l'assèchement estival, donc à la disparition de cette proie principale. Le chevaine et les cyprinidés non identifiés complètent la biomasse totale de cyprinidés capturés, à hauteur de 17,3% et de 13,9%, respectivement. Les épreintes de ce site, souvent exposées au soleil en raison de l'absence de couvert végétal, étaient souvent dégradées et desséchées, rendant l'identification des espèces plus difficile. D'autres espèces non dénombrées lors de l'inventaire piscicole, ont été identifiées, comme la

Tableau I.6. Abondances relatives des espèces piscicoles du Litroux révélées par pêche électrique, fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre pour le Litroux au cours de la période d'étude (n.p: non pêché).

Taxons identifiés	Abondance relative dans le Litroux (%)	Fréquence d'occurrence relative dans le régime (%)	Biomasse relative dans le régime (%)
Poissons			
Salmonidés			
<i>Salmo trutta fario</i>	n.p.	1,0	1,0
Cyprinidés (Total)	77,9	88,1	92,7
<i>Phoxinus phoxinus</i>	1,1	-	-
<i>Gobio gobio</i>	53,7	45,4	61,5
<i>Barbus barbus</i>	0,1	-	-
<i>Leuciscus cephalus</i>	14,9	30,9	17,3
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0,1	-	-
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	0,4	-	-
<i>Pseudorasbora parva</i>	0,1	-	-
<i>Chondrostoma toxonoma</i>	0,3	-	-
<i>Rhodeus cericeus</i>	2,6	-	-
<i>Carassius sp.</i>	4,6	-	-
<i>Tinca tinca</i>	0,1	-	-
Non identifiés	-	11,8	13,9
Cobitidés			
<i>Barbatula barbatula</i>	16,1	0,3	0,3
Percidés			
<i>Perca fluviatilis</i>	0,1	2,0	2,2
Gastérostéidés			
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,1	-	-
Centrarchidés			
<i>Lepomis gibbosus</i>	5,9	-	-
Amphibiens	Données absentes	0,2	0,1
Mammifères	Données absentes	1,2	0,8
Reptiles	Données absentes	-	-
Oiseaux	Données absentes	5,7	2,9
Insectes	Données absentes	-	-
Végétaux	Données absentes	1,5	0,1

truite et la perche. Ces dernières proviennent probablement des étangs proches du site d'étude sur le bassin du Litroux. Par ailleurs, les truites n'ayant été trouvées qu'au cours du mois d'avril 2005, nous supposons que ces individus proviennent de repeuplements, dans la mesure où la qualité du cours d'eau au point d'étude semble incompatible avec la survie de la truite (paragraphe 2.2.1).

Comme dans le cas de l'Allier, la loche franche semble dédaignée par la loutre : l'abondance relative de cette espèce atteint 16,1% dans le Litroux, alors qu'elle reste anecdotique, comme la perche soleil, dans le régime du prédateur. La proportion d'amphibiens est également restée très faible. Enfin, les oiseaux et les mammifères (2,9 et 0,8% de la biomasse totale ingérée, respectivement), complètent le menu de la loutre.

Au niveau des sites d'études, l'Allier et le Litroux sont deux rivières de plaine, dont les valeurs des différents descripteurs de la qualité de l'eau, des habitats d'espèces bioindicatrices et de celui de la loutre sont globalement «passables» à «bons» pour l'Allier, et «mauvais» pour le Litroux (paragraphe 2.2.1). Pour ces deux premières rivières, le comportement opportuniste et généraliste du prédateur est ici confirmé. En effet, les cyprinidés, qui représentent l'essentiel de la faune piscicole de ces deux rivières, constituent également les proies majoritaires ingérées par la loutre. Le régime est complété par les autres proies disponibles dans le milieu, et s'avère plus diversifié dans le cas de l'Allier. L'indice de diversité H atteint, en effet, 1,3 bits/ind. pour l'Allier, et seulement 0,5 bit/ind. pour le Litroux, en raison de la forte dépendance vis-à-vis du goujon, et du faible nombre de taxons capturés au total. L'impact de la dégradation des milieux sur la diversité du régime alimentaire de la loutre, ainsi que les risques liés à un régime alimentaire ne dépendant que d'un faible nombre de taxons, suggérés par Ottino et Giller (2004), semble ici se vérifier.

Site sur la Couze Pavin

Le tableau I.7 présente les espèces de poissons de la Couze Pavin, identifiées lors des campagnes de pêches électriques, et les taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre au niveau des sites d'étude, exprimés en fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes pour l'ensemble de la période d'étude. Pour cette rivière, les seules données relatives au peuplement piscicole concernent le secteur de Saurier, et indiquent un peuplement uniquement composé de truites fario. D'autres espèces sont très certainement présentes dans la rivière, mais il ne nous a pas été possible de collecter de données supplémentaires.

Sur la Couze Pavin, trois sites différents ont fait l'objet de l'étude du régime alimentaire de la loutre, à proximité des sources, en montagne, (Besse), dans un secteur de

Tableau I.7. Abondances relatives des espèces piscicoles de la Couze Pavin révélées par pêche électrique, fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre dans la Couze Pavin au cours de la période d'étude pour les sites de : Besse (B), Saurier (S) et Meilhaud (M) (n.p: non pêché).

Taxons identifiés	Abondance relative dans la Couze Pavin (%) à Saurier	Fréquence d'occurrence relative dans le régime (%)			Biomasse relative dans le régime (%)		
		B	S	M	B	S	M
Poissons							
Salmonidés							
<i>Salmo trutta fario</i>	100	71,3	44,8	23,3	83,1	47,2	25,2
Cyprinidés (Total)							
<i>Phoxinus phoxinus</i>	-	5,6	10,0	32,0	4,1	11,4	34,7
<i>Gobio gobio</i>	-	3,1	3,6	5,6	2,1	2,1	0,6
<i>Leuciscus cephalus</i>	-	2,4	4,6	12,6	2,0	6,9	13,4
Non identifiés	-	-	-	7,4	-	-	12,5
	-	-	1,8	6,4	-	2,4	8,1
Cottidés							
<i>Cottus gobio</i>	-	3,2	17,7	17,7	3,3	21,1	19,2
Cobitidés							
<i>Barbatula barbatula</i>	-	-	0,9	2,5	-	1,1	2,7
Percidés							
<i>Perca fluviatilis</i>	-	1,0	8,1	9,3	1,1	9,6	10,1
Esocidés							
<i>Esox lucius</i>	-	0,4	-	-	0,5	-	-
Centrarchidés							
<i>Lepomis gibbosus</i>	-	0,8	-	-	0,9	-	-
Amphibiens	Données absentes	5,8	2,4	7,1	5,1	2,3	5,7
Mammifères	Données absentes	2,6	2,5	2,1	1,1	1,1	0,6
Reptiles	Données absentes	-	8,8	1,1	-	5,1	0,8
Oiseaux	Données absentes	0,2	-	-	0,1	-	-
Insectes	Données absentes	2,5	3,7	1,6	0,6	0,9	0,4
Végétaux	Données absentes	0,7	1,2	3,3	0,1	0,2	0,6

gorges de moyenne altitude (Saurier) et dans une zone de plaine (Meilhaud), à proximité du confluent avec l'Allier (paragraphe 2.1.1).

Pour le secteur de **Besse**, la truite fario est la proie la plus consommée par la loutre, la fréquence d'occurrence relative de cette espèce atteint 71,3%, et la truite représente 83,1% de la biomasse totale ingérée. Cette valeur importante, comparable à celles citées par Libois (1995) pour des cours d'eau bretons, souligne l'importance de cette espèce pour la loutre dans les zones salmonicoles à faible diversité spécifique. Parmi les autres espèces de poissons identifiées, le vairon (*Phoxinus phoxinus*) et le goujon sont les seuls cyprinidés identifiés, ils représentent 2,1% et 2,0% de la biomasse totale ingérée, respectivement. Le chabot (*Cottus gobio*) a également été identifié, cette espèce représente 3,3% de la biomasse totale ingérée. Nous avons également noté la présence de la perche, de la perche soleil et du brochet, qui constituent 1,1%, 0,9% et 0,5% de la biomasse ingérée, respectivement. Ces trois espèces ne se trouvent très probablement pas dans ce secteur de la Couze Pavin, typique de la zone à truite selon la classification de Huet (1949). Par contre, le secteur de Besse, dans le massif montagneux du Sancy, se caractérise par la présence de lacs glaciaires ou volcaniques, dans lesquels ces espèces sont connues : la perche dans le lac Pavin, distant de moins de 4 km de Besse, le brochet dans le lac-tourbière de Bourdouze, distant d'environ 5km. Une même loutre peut donc tout à fait exploiter ces espèces lacustres et les truites de la Couze Pavin sur le secteur de Besse. Les amphibiens ont été trouvés en avril et mai, ils constituent jusqu'à 45% de la biomasse totale ingérée à cette période (données non représentées), et 5,1% en moyenne pour ce secteur. Il existe d'ailleurs une différence significative dans la contribution relative des différents taxons à la biomasse totale ingérée entre le printemps et les autres saisons d'étude (ANOVA, $p=0,05$), liée essentiellement à la variabilité temporelle de la contribution des amphibiens. Les zones humides d'Europe non encore drainées abritent d'importantes populations d'amphibiens, activement exploitées au printemps par différents prédateurs dont la loutre, comme de nombreux auteurs l'ont souligné (Sidorovich *et al.* 1998 ; Lanszki et Molnar, 2003 ; Kruuk, 2006). Enfin, les mammifères (*Arvicola sp.*) et les insectes (*Dytiscidae*) représentent 1,1% et 0,6% de la biomasse consommée, respectivement. Ces derniers ont été trouvés au cours de la période estivale (de juin à septembre).

Pour le secteur de **Saurier**, la truite fario constitue également la proie principale de la loutre, mais sa contribution au régime, exprimée en fréquence d'occurrence relative (44,8%) ou en biomasse totale ingérée (47,2%) diminue nettement par rapport au secteur de Besse. Le chabot est l'autre proie principale de la loutre pour ce secteur, cette espèce représente, en effet, 21,1% de la biomasse totale ingérée. La contribution des cyprinidés au régime augmente par

rapport au secteur de Besse, et atteint 11,4% de la biomasse totale ingérée. Le goujon est l'espèce la plus consommée, cette espèce atteint 6,9% de la biomasse ingérée. La perche atteint quant à elle 9,6% de la biomasse consommée, en nette augmentation également par rapport au secteur de Besse. Aucune de ces trois dernières espèces n'a pourtant été identifiée lors de l'inventaire piscicole, effectué à proximité de la zone d'étude. La perche est d'ailleurs sans doute très rare dans cette partie de la rivière. Ces résultats de prédation sur les poissons illustrent la variabilité existant entre la diversité et l'abondance *théoriques* des proies, révélées par les inventaires, et la diversité *réelle* du régime alimentaire d'un prédateur, pour un milieu donné (Jedrzejewska et Jedrzejewski, 1998). La contribution des amphibiens au régime alimentaire diminue également par rapport à Besse, et ne représente plus que 2,3% de la biomasse ingérée. Ces espèces ont, par contre, été retrouvées plus régulièrement qu'à Besse, du mois d'avril jusqu'en septembre. Les reptiles ont été consommés entre les mois de juin et septembre, ils constituent jusqu'à 20% de la biomasse totale ingérée à cette période (données non représentées), et 5,1% en moyenne pour ce secteur. Ce secteur de gorges rocheuses, aux pentes sèches et chaudes en été, semble particulièrement favorables aux reptiles, et explique sans doute leur contribution au régime de prédateurs comme la loutre. Il existe une différence significative au niveau de la contribution relative des différents taxons à la biomasse totale ingérée entre l'été et les autres saisons d'étude pour ce secteur (ANOVA, $p=0,05$). Enfin, les proportions d'insectes et de mammifères dans le régime restent globalement constantes et faibles.

Pour le secteur de **Meilhaud**, les cyprinidés sont les proies principales de la loutre. Leur fréquence d'occurrence relative atteint 32%, et ils constituent 34,7% de la biomasse totale ingérée. Les espèces identifiées sont le vairon, le goujon et le chevaine, ces deux dernières espèces étant les cyprinidés les plus consommés (13,4% et 12,5% de la biomasse ingérée, respectivement). La truite constitue un quart (25,2%) de la biomasse consommée, et, comme nous l'avons constaté à Saurier, le chabot, et dans une moindre mesure la perche, constituent également des proies privilégiées (19,2% et 10,1% de la biomasse ingérée, respectivement). Les amphibiens représentent 5,7% de la biomasse consommée, cette proportion est la plus élevée des trois sites d'études. Ces espèces ont par ailleurs été retrouvées de mars à octobre dans nos échantillons. Les températures globalement plus clémentes et la proximité de l'Allier, où les grenouilles vertes sont très abondantes (*obs. pers.*) expliquent probablement ces résultats. Les reptiles, les mammifères et les insectes ne représentent plus qu'une fraction très faible du régime (0,8%, 0,6% et 0,4% de la biomasse consommée, respectivement) qui s'explique probablement par une prédation accrue de prédation sur les amphibiens.

Ces trois sites d'études, géographiquement proches, le long d'une rivière de moins de 50 km de long et concernant donc un nombre d'individus probablement peu élevé, ont permis de mettre en évidence des variations temporelles et surtout spatiales des proportions relatives des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre. La figure I.22 représente, pour chaque site d'étude, la contribution de chaque taxon à la biomasse totale ingérée par le prédateur. La somme des valeurs des 6 taxons représentés constitue plus de 95% de la biomasse ingérée par la loutre, pour les trois sites d'étude.

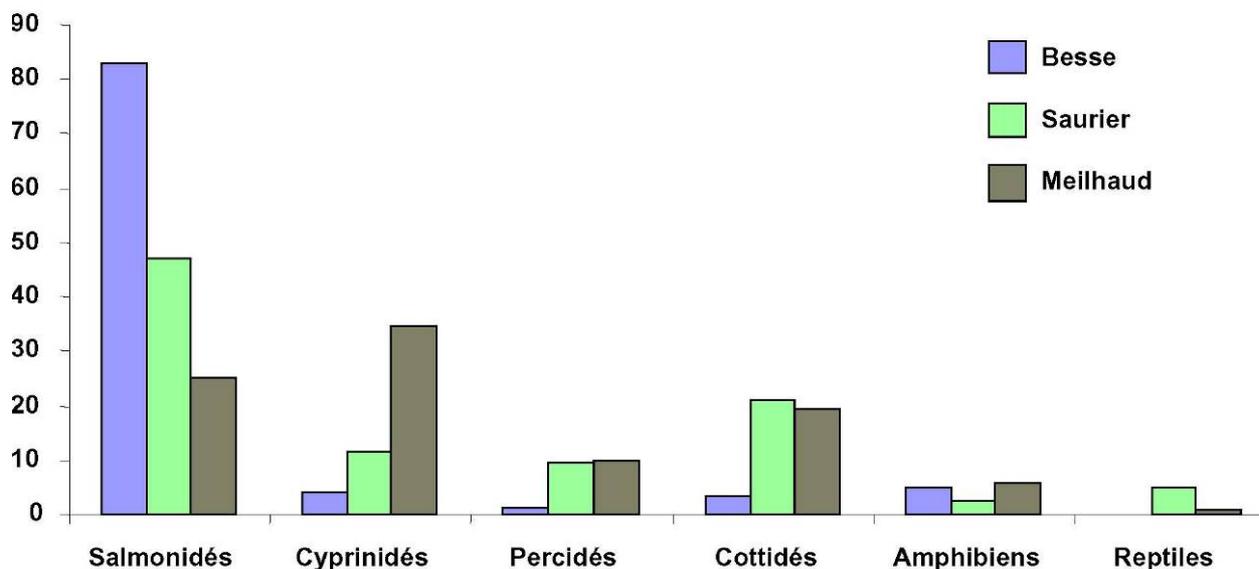


Figure I.22. Contribution de chaque taxon identifié à la biomasse totale ingérée par la loutre sur la Couze Pavin, pour les 3 sites d'étude.

On note, d'une part, une décroissance progressive de la contribution des salmonidés (truite) à la biomasse totale ingérée, et, d'autre part, une croissance corrélative de la contribution des cyprinidés à cette biomasse ingérée de l'amont (Besse) vers l'aval (Meilhaud). Ces variations sont significatives (ANOVA, $p=0,05$) et très logiques, elles correspondent en effet à l'évolution de la distribution de ces espèces le long du gradient trophique amont aval d'un cours d'eau (Amoros et Petts, 1993). La prédation effectuée sur certaines proies est fortement dépendante de leur disponibilité géographique et/ou saisonnière (amphibiens, reptiles). Enfin, on observe une augmentation de la diversité du régime alimentaire de la loutre de l'amont vers l'aval du cours d'eau. L'indice H varie en effet de 1,1 bit/ind. à Besse, à 2,2 bits/ind. à Saurier et 2,4 bits/ind. à Meilhaud. La faible valeur observée à Besse est sans doute à relier à la contrainte naturelle de la proximité des sources et de la faible variabilité des habitats, tandis que celles observées à Saurier

Tableau I.8. Abondances relatives des espèces piscicoles de la Sioule révélées par pêche électrique, fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre dans la Sioule au cours de la période d'étude (n.p: non pêché).

Taxons identifiés	Abondance relative dans la Sioule (%)	Fréquence d'occurrence relative dans le régime (%)	Biomasse relative dans le régime (%)
Poissons			
Salmonidés			
<i>Salmo trutta fario</i>	82,3	19,2	31,6
Cyprinidés (Total)	7,3	6,1	10,8
<i>Phoxinus phoxinus</i>	6,9	-	-
<i>Gobio gobio</i>	0,3	4,9	6,7
<i>Tinca tinca</i>	0,1	-	-
Non identifiés	-	1,2	4,1
Cobitidés			
<i>Barbatula barbatula</i>	0,7	0,1	0,1
Percidés			
<i>Perca fluviatilis</i>	-	4,3	7,5
Cottidés			
<i>Cottus gobio</i>	9,8	5,7	10,0
Centrarchidés			
<i>Lepomis gibbosus</i>	-	0,6	1,8
Crustacés	Données absentes	45,8	22,6
Amphibiens	Données absentes	6,3	8,0
Mammifères	Données absentes	10,1	6,4
Reptiles	Données absentes	0,5	0,7
Oiseaux	Données absentes	0,0	0,0
Insectes	Données absentes	0,8	0,3
Végétaux	Données absentes	0,5	0,2

et à Meilhaud sont caractéristiques de milieux diversifiés et globalement peu perturbés. Cette diversification du régime de la loutre correspond à la diversification progressive des taxons présents dans un cours d'eau, dans un gradient amont aval (Amoros et Petts, 1993), soulignant là encore le caractère opportuniste du comportement de prédation de la loutre.

Site sur la Sioule

Le tableau I.8 présente les espèces de poissons de la Sioule, identifiées lors des campagnes de pêches électriques, et les taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre, exprimés en fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes pour l'ensemble de la période d'étude. Pour ce site, la truite, espèce largement majoritaire dans le cours d'eau selon l'inventaire piscicole, constitue 31,6% de la biomasse totale ingérée par la loutre, la fréquence d'occurrence relative de cette espèce est de 19,2%. Parmi les cyprinidés, le goujon est l'espèce la plus consommée (6,7% de la biomasse totale ingérée). Les cyprinidés, dont l'ensemble ne représente que 10,8% de la biomasse totale ingérée, semblent d'ailleurs plutôt dédaignés par rapport aux sites d'étude dont la zonation piscicole est comparable. On note une assez forte contribution de la perche, non identifiée lors de l'inventaire piscicole, et du chabot. Ces deux espèces représentent 7,5% et 10,0% de la biomasse totale ingérée, respectivement. Comme dans le cas de la Couze Pavin à Saurier, la perche est probablement rare dans cette partie de la Sioule, sa présence peut s'expliquer par l'exploitation par la loutre de milieux aquatiques proches (retenues, étangs) abritant cette espèce. Ce site d'étude se caractérise par une forte contribution des crustacés au régime alimentaire : la fréquence d'occurrence relative des écrevisses atteint 45,8%, et leur biomasse représente 22,6% de la biomasse totale ingérée par la loutre (tableau I.8). Ce taxon n'a pas été identifié parmi les proies de la loutre sur les autres sites d'étude. Il semble que la loutre utilise ici la forte croissance des écrevisses allochtones, dont la prolifération est liée à l'augmentation de la quantité de matière organique détritique dans l'eau. Les amphibiens et les mammifères sont également bien représentés, ces deux taxons représentent 8,0% et 6,4% de la biomasse totale ingérée par le prédateur, respectivement (tableau I.8). Ces trois dernières valeurs sont les plus élevées pour l'ensemble de nos sites d'étude. Aucune variation saisonnière significative dans la contribution de chaque taxon à la biomasse totale consommée n'a pu être mise en évidence. Les biomasses relatives de chaque taxon consommé sont plus homogènes que dans les autres sites d'études, et de fait, l'indice de diversité H du régime est ici le plus élevé de l'étude, avec une valeur de 2,7 bits/ind. Cette valeur tend à confirmer la relation entre la bonne qualité de l'habitat sur la Sioule (paragraphe 2.2.1) et la diversité du régime du prédateur (Ottino et Giller, 2004).

Tableau I.9. Abondances relatives des espèces piscicoles de la Dore révélée par pêche électrique, occurrence et biomasse relatives moyennes des taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre dans la Dore au cours de la période d'étude (n.p: non pêché).

Taxons identifiés	Abondance relative dans la Dore (%)	Fréquence d'occurrence relative dans le régime (%)	Biomasse relative dans le régime (%)
Poissons			
Salmonidés			
<i>Salmo trutta fario</i>	11,9	26,4	22,8
Cyprinidés (Total)			
<i>Phoxinus phoxinus</i>	10,9	8,2	4,5
<i>Gobio gobio</i>	29,8	21,7	24,8
<i>Barbus barbus</i>	0,5	-	-
<i>Leuciscus cephalus</i>	9,9	-	-
<i>Alburnus alburnus</i>	1,1	-	-
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	3,5	-	-
<i>Abramis brama</i>	2,3	-	-
<i>Rutilus rutilus</i>	19,7	17,4	12,2
Non identifiés	-	11,4	9,2
Cobitidés			
<i>Barbatula barbatula</i>	5,3	0,9	0,8
Ictaluridés			
<i>Ictalurus melas</i>	0,4	-	-
Percidés			
<i>Perca fluviatilis</i>	0,4	13,5	11,6
Cottidés			
<i>Cottus gobio</i>	1,6	3,6	3,1
Centrarchidés			
<i>Lepomis gibbosus</i>	1,4	3,7	3,2
Pétromyzontidés			
<i>Lampetra fluviatilis</i>	0,2	-	-
Amphibiens	Données absentes	3,2	2,0
Mammifères	Données absentes	0,4	0,1
Reptiles	Données absentes	-	-
Oiseaux	Données absentes	12,6	5,2
Insectes	Données absentes	0,6	0,5
Végétaux	Données absentes	0,6	0,1

Site sur la Dore

Le tableau I.9 présente les espèces de poissons de la Dore, identifiées lors des campagnes de pêches électriques, et les taxons identifiés dans le régime alimentaire de la loutre, exprimés en fréquence d'occurrence et biomasse relatives moyennes pour l'ensemble de la période d'étude.

Comme pour l'ensemble des autres sites, le poisson constitue la proie principale de la loutre. La truite, qui ne représente que 11,9% des poissons présents dans la Dore selon l'inventaire piscicole, constitue 22,8% de la biomasse consommée par la loutre, sa fréquence d'occurrence relative étant de 26,4%. Les cyprinidés sont majoritaires, à la fois dans le cours d'eau selon les résultats de l'inventaire piscicole, et dans le régime du prédateur. Le goujon et le gardon sont les deux cyprinidés les plus consommés, leurs proportions respectives atteignent 24,8% et 12,2% de la biomasse totale ingérée, pour des fréquences d'occurrences relatives de 21,7 et de 17,4%, respectivement (tableau I.9). En revanche, certaines espèces, présentes dans le cours d'eau selon l'inventaire scientifique, consommées par la loutre dans certains de nos sites d'étude, comme le chevaine, n'ont pas été identifiées dans le régime sur la Sioule.

La présence du gardon, espèce de zones lenticules et de l'aval des cours d'eau (Keith et Allardi, 2001), peut probablement s'expliquer par la présence d'étangs et de barrages sur les affluents du bassin de la Dore, et ce résultat illustre, ici encore, l'exploitation par la loutre de l'ensemble des milieux aquatiques présents au sein de son domaine vital. Ces aménagements peuvent être également à l'origine de l'abondance de la perche, espèce rare selon l'inventaire piscicole, dans la biomasse consommée (11,6%). La perche-soleil et le chabot complètent le régime, leur proportion atteint 3,2% et 3,1% de la biomasse totale ingérée, respectivement (tableau I.9). Par ailleurs, aucune variation saisonnière significative dans la contribution de chaque taxon à la biomasse totale consommée n'a pu être mise en évidence.

Parmi les proies complémentaires sur ce site, les oiseaux représentent 5,2% de la biomasse totale ingérée par la loutre, valeur la plus élevée de tous nos sites d'études pour ce taxon. Les espèces identifiées sont essentiellement des poules d'eau. La proportion des amphibiens est restée anecdotique dans le régime, malgré la présence de populations en bon état relatif de conservation (Parc Naturel Régional Livradois-Forez, *comm. pers.*).

L'indice de diversité H du régime alimentaire est assez élevé, il atteint 2,1 bits/ind., une valeur comparable à celle observée à Saurier sur la Couze Pavin, malgré ici un milieu sensiblement plus dégradé (voir paragraphe 2.2.1).

3. CONCLUSION

Au terme de cette étude, consacrée, d'une part, aux relations entre la présence de la loutre et la qualité de son habitat, et d'autre part à son régime alimentaire sur différents sites d'études, nous pouvons retenir les principaux points notés ci-dessous :

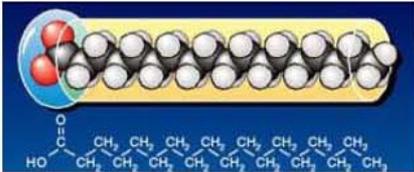
Si les ressources trophiques sont suffisantes, la dégradation de la *qualité de l'eau*, identifiée à partir des descripteurs physico-chimiques, de la présence de pesticides ou de micropolluants minéraux, de même que la dégradation de la *qualité de l'habitat* d'espèces indicatrices, comme les invertébrés benthiques, les diatomées, ou celui de la loutre elle-même, ne semblent pas constituer un obstacle majeur à la présence de la loutre, au moins à court terme, dans le contexte actuel de reconquête de territoires.

Le régime alimentaire de la loutre est fortement dépendant de la ressource piscicole présente : les proies les plus disponibles et les plus abondantes au sein du domaine vital le sont également dans le régime alimentaire. Par ailleurs, aucune spécialisation particulière n'est observée. Certaines proies, comme les amphibiens ou les crustacés, peuvent contribuer de façon importante à la biomasse totale ingérée, pour certains types d'habitats et/ou certaines périodes, soulignant ainsi leur importance dans le régime alimentaire du prédateur. Ce régime alimentaire est plus diversifié dans les milieux non dégradés, où aucune proie ne domine particulièrement le régime. *A contrario*, dans les milieux dégradés ou pionniers, la ressource trophique est dépendante d'un faible nombre d'espèces, et peut donc s'avérer instable dans le temps. La présence à court ou moyen terme de la loutre dans un habitat donné semble donc davantage liée à la ressource trophique qu'à la qualité générale de celui-ci.

Enfin, la comparaison du régime alimentaire de la loutre, établi sur plusieurs kilomètres, avec des résultats d'inventaires plus ponctuels, illustre, au-delà des différences de surfaces exploitées, le mode d'exploitation des systèmes aquatiques par la loutre, et donc sa dépendance vis-à-vis, d'une part, d'un corridor biologique fonctionnel, et d'autre part, de proies complémentaires issues d'autres milieux aquatiques au sein de son domaine vital, particulièrement en milieux oligotrophes.

II.

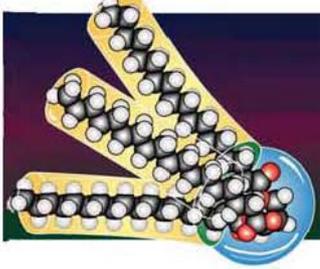
**Les acides gras, des éléments
biomarqueurs du régime alimentaire de
la loutre. Comparaison avec d'autres
mammifères carnivores.**



Acides gras : constituants de base des lipides, formés d'une chaîne carbonée linéaire comprenant entre 8 et 30 atomes de carbones

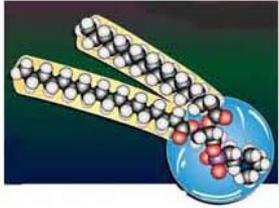
On distingue :

- les acides gras saturés (**AGS**) à chaîne carbonée sans double liaison
- les acides gras monoinsaturés (**AGMI**) possédant une seule double liaison
- les acides gras polyinsaturés (**AGPI**) possédant plusieurs doubles liaisons



Triglycéride

Les acides gras sont estérifiés à du glycérol (mono, di et triglycérides), à des stérols (esters de stérols) et à des alcools gras (cérides) : molécules de grandes tailles ou lipides de réserves stockant à l'excédent d'énergie provenant de l'alimentation



Phospholipide

Les phospholipides sont des lipides complexes membranaires comprenant deux acides gras estérifiés.

La nomenclature des acides gras est basée sur le nombre d'atomes de carbone, l'existence des doubles liaisons, leur nombre et leur localisation. On utilisera la nomenclature en ω sous formulation suivante : **x:y ω z**

où **x = nombre d'atomes de carbone sur la chaîne,**
y = nombre de doubles liaisons,
z = localisation de la 1ère liaison double par rapport au CH₃ terminal. Ainsi l'acide 5,8,11,14,17-eicosapentaénoïque sera noté 20:5 ω 3.

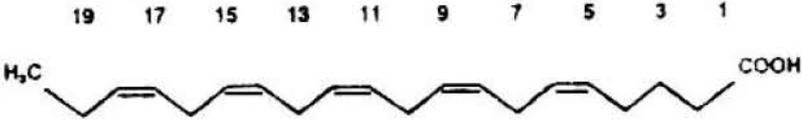


Figure II.1. Document d'informations sur les acides gras et les lipides. D'après Henderson et Tocher, 1987 ; Christie, 1989 ; Arts *et al.* 2001, Sargent *et al.* 1995).

1. CONTEXTE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1 LES ACIDES GRAS : GENERALITES, IMPORTANCE PHYSIOLOGIQUE ET NUTRITIONNELLE

Les acides gras, ou acides carboxyliques, sont des composés très fréquemment rencontrés dans le monde vivant, ils sont les constituants de base des lipides. Non solubles dans l'eau, les lipides le sont par contre dans les solvants polaires, ils rassemblent une grande diversité de structures et de fonctions. On distingue les lipides neutres, principales formes de stockage des lipides, et donc sources d'énergie métabolique chez les animaux et les végétaux, et les lipides polaires, constituants essentiels des membranes cellulaires. Les acides gras sont constitués pour la plupart d'une longue chaîne carbonée linéaire, le nombre d'atomes de carbone peut varier de 2 à 80. On parlera d'acides gras saturés si la chaîne carbonée ne comporte pas de doubles liaisons, d'acides gras mono- ou poly-insaturés si la chaîne carbonée comporte respectivement une ou plusieurs doubles liaisons. La nomenclature des acides gras est effectuée selon le nombre d'atomes de carbone, de l'existence, du nombre et de la localisation des doubles liaisons. Au cours de cette étude, nous utiliserons la nomenclature dite en ω (Oméga), suivant la forme : $x:y \omega z$, où x est le nombre d'atomes de carbone de la chaîne, y le nombre de doubles liaisons et z la localisation de la première double liaison par rapport au groupement méthyl terminal de la chaîne. La figure II.1 résume ces généralités concernant les acides gras et leur nomenclature.

Les lipides et les acides gras sont des composants indispensables au vivant. Les acides gras poly-insaturés jouent un rôle très important dans la fluidité, la perméabilité et la flexibilité membranaire, phénomènes physiologiques importants dans le métabolisme énergétique des organismes ectothermes (Pruit, 1990). Ces acides gras poly-insaturés sont également impliqués dans la production d'œufs, le fonctionnement du système immunitaire, l'activité neurophysiologique, ou bien encore l'activité physiologique des tissus oculaires et cérébraux des jeunes mammifères et des larves de poissons (Brett et Müller-Navara, 1997).

Parmi ces acides gras, certains ne peuvent être synthétisés en quantités suffisantes par un organisme pour subvenir à ses besoins, qui doit alors se les procurer par le biais de son alimentation. Ces acides gras sont dénommés acides gras *essentiels*. Actuellement, deux séries d'acides gras essentiels ont été décrites chez les animaux, la série dite des « Oméga 6 » ($\omega 6$), dérivée de l'acide linoléique (LA, 18:2 $\omega 6$), et la série dite des « Oméga 3 » ($\omega 3$), dérivés de l'acide α -linoléique (ALA, 18:3 $\omega 3$).

Leurs dérivés à longue chaîne carbonée, allongés et désaturés sont, du strict point de vue physiologique, plus importants que le LA et le ALA eux-mêmes (Cunnane, 1996). Dans la plupart des cas, seuls les organismes phototrophes disposent de l'équipement enzymatique nécessaire à la production du ALA, du LA et de leurs dérivés EPA, AA et DHA (acide eicosapentanoïque, 20:5 ω 3, acide arachidonique, 20:4 ω 6 et acide docosahexanoïque, 22:6 ω 3, respectivement). Compte tenu de leur importance physiologique, ces acides gras auront alors tendance à être hautement conservés dans les réseaux trophiques, au fil des prédatons successives (Arts, 1998 ; Arts *et al.* 2001). Ces acides gras poly-insaturés, par leur origine et leur caractère essentiel, sont donc des composés de haute qualité nutritionnelle, et doivent être considérés comme des facteurs écologiques limitants, au même titre que la disponibilité d'un habitat favorable, ou une ressource alimentaire suffisante.

1.2 UTILISATION DES ACIDES GRAS COMME BIOMARQUEURS

Un biomarqueur peut être défini comme un composé organique stable sur une échelle de temps donnée, dont la structure peut être assignée à une origine biologique définie (Mudge et Norris, 1997 ; Véra, 2005). Ces composés doivent être spécifiques d'un organisme ou d'un groupe d'organismes précis.

Les acides gras ne sont pas dégradés par les processus de digestion, et passent intacts dans la circulation sanguine. Malgré les réactions métaboliques qu'ils peuvent subir ensuite, il est souvent possible d'identifier ceux qui sont d'origine alimentaire. Ces réactions métaboliques entraînent des différences dans la composition en acides gras d'un prédateur par rapport à ses proies, mais d'une façon générale, les acides gras des proies sont stockés dans les tissus adipeux du prédateur sans trop de modifications (Iverson *et al.* 2004). Par ailleurs, le nombre d'acides gras biosynthétisés par les animaux reste limité (Cook, 1991). Plusieurs auteurs ont démontré un transfert d'acides gras des producteurs vers les consommateurs primaires, sans modifications majeures (Bourdier et Amblard, 1987 ; Sargent *et al.* 1988 ; Bec *et al.* 2003a, b). En ce qui concerne les mammifères, Iverson *et al.* (1993, 2004) se sont servis des compositions en acides gras de la graisse et du lait de certains pinnipèdes afin d'estimer leur régime alimentaire et de détecter des changements au sein de celui-ci.

Ces traits particuliers de leur dynamique de transfert font des acides gras d'excellents marqueurs pour le suivi des flux de matière et d'énergie dans les écosystèmes. Ils peuvent par ailleurs s'avérer des outils précieux pour la compréhension fine des régimes alimentaires des organismes.

1.3 LES ACIDES GRAS, BIOMARQUEURS DES RESEAUX TROPHIQUES

Pour un grand nombre de prédateurs, l'observation directe de l'action de chasse et l'identification immédiate de la proie s'avèrent particulièrement difficiles, en raison de leur rareté, de leur accessibilité ou du risque de dérangement, entre autres (Kruuk, 2002). L'étude de leur régime alimentaire est donc souvent indirecte, par l'intermédiaire de l'examen de leurs fèces, comme nous l'avons fait nous-mêmes dans cette étude (voir chapitre I), ou bien encore de leur contenu stomacal. Ce type d'étude, à moins d'être menée au cours de longues périodes et à de vastes échelles géographiques, n'offre qu'une vision partielle du régime total d'une espèce, à l'échelle de son aire de répartition. Notre étude du régime alimentaire de la loutre (chapitre I), pourtant menée sur plus d'une année complète et à l'échelle d'un département, n'est ainsi pas réellement représentative du régime de *Lutra lutra*, tel que Kruuk (2006) peut le décrire. De plus, nous l'avons également constaté, les différentes méthodes d'échantillonnages, d'expression des résultats, les variations dans les taux et l'efficacité de digestion des proies peut amener à des sous- ou des surestimations de certaines proies (Jedrzejewska & Jedrzejewski, 1998).

Ces différentes limites ont mené au développement de techniques plus indépendantes de l'identification complète des proies et des biais d'estimation. L'une de ces méthodes est basée sur l'étude du profil d'acides gras du prédateur (Iverson *et al.* 2001, 2004). Puisque certains acides gras en provenance des proies sont stockés dans le tissu adipeux des prédateurs sans modifications importantes (voir ci-dessus), en fonction de leur spécificité, ces acides gras pourront être reliés à un certain type de proies et ainsi servir de biomarqueurs. De plus, dans la mesure où un cycle saisonnier d'utilisation des réserves adipeuses existe (Rouvinen et Kiiskinen, 1989 ; Pond et Ramsey, 1992), l'analyse du profil d'acides gras de ces tissus est susceptible de fournir une indication concernant l'évolution du régime sur une longue période (Rouvinen et Kiiskinen 1989; Wamberg *et al.* 1992; Colby *et al.* 1993; Pond *et al.* 1995; Iverson *et al.* 2004).

Les lipides issus des producteurs aquatiques et terrestres montrent des signatures d'acides gras différentes (Napolitano, 1998). Les microalgues phytoplanctoniques produisent des quantités importantes d'acides gras poly-insaturés de la série des $\omega 3$ (Alghren *et al.* 1992; Desvillettes *et al.* 1997; Napolitano 1998; Volkman *et al.* 1998). A l'opposé, peu de plantes terrestres (Ericacées, Rosacées, des arbres comme l'olivier) contiennent des quantités importantes d'ALA (18: 3 $\omega 3$), alors que nombre d'entre elles synthétisent et renferment des

concentrations élevées de LA (18:2 ω 6) (Malainey *et al.* 1999). Les acides gras poly-insaturés, et particulièrement ceux à longue chaîne carbonée, comme le DHA, l'EPA ou le AA (22:6 ω 3, 20:5 ω 3 et 20:4 ω 6, respectivement), étant des acides gras essentiels, seront conservés des proies vers les prédateurs, dans leurs réseaux trophiques de synthèse respectifs. Ces réseaux trophiques montreront donc des profils caractéristiques (Henderson et Tocher, 1987; Olsen, 1998). Dans les réseaux trophiques marins, les acides gras poly-insaturés de la série des ω 3 dominant ceux de la série des ω 6 d'un facteur 5 à 20 (Skjervold, 1992). L'inverse est vrai en milieu terrestre, où les acides gras poly-insaturés de la série des ω 6 sont plus abondants que ceux de la série des ω 3 (Skjervold, 1992). Les milieux aquatiques d'eau douce, à l'interface entre les deux précédents, montrent un profil intermédiaire d'acides gras, dans lequel les acides gras poly-insaturés de la série des ω 6 ne dominant que légèrement ceux de la série des ω 3 (Henderson et Tocher, 1987 ; Ahlgren *et al.* 1994).

Pour cette partie de l'étude, nous nous proposons donc d'analyser le profil d'acides gras de la loutre, mais aussi celui d'autres espèces, afin de mettre en relation ces molécules avec le régime alimentaire de ces espèces et leur comportement de prédation, et ainsi de mieux appréhender le fonctionnement des réseaux trophiques auxquelles elles appartiennent.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1 CHOIX, ORIGINE ET STATUT DES ANIMAUX UTILISES

L'objectif de cette partie de l'étude étant d'utiliser des molécules biologiques, les acides gras, pour la caractérisation de relations prédateurs proies, ainsi que pour l'évaluation de la qualité et de la diversité de la ressource trophique, l'idéal était de disposer d'un nombre relativement important d'espèces, appartenant à diverses familles de l'ordre des Carnivores (*Mammalia, Carnivora*), pour une bonne représentativité de l'étude.

Nous avons donc contacté divers partenaires institutionnels et associatifs, pour identifier les carnivores pour lesquels des échantillons étaient disponibles. Les 6 espèces retenues appartiennent majoritairement à la famille des Mustélidés (*Mustelidae*), pour leur proximité taxonomique avec la loutre, espèce centrale de cette étude. Par ailleurs, cette famille, avec ses 67 espèces, est la plus diversifiée de l'ordre des Carnivores, et rassemble des espèces d'habitat et de régime alimentaire très différents, critères ici déterminants. Parmi ces mustélidés, outre la loutre d'Europe (*Lutra lutra*), nous avons retenu le vison d'Europe (*Mustela lutreola*), le vison d'Amérique (*Mustela vison*), le putois d'Europe (*Mustela putorius*) et la fouine (*Martes foina*).

Nous avons également retenu une autre espèce, appartenant à la famille des Félidés (*Felidae*), le chat forestier, communément nommé chat sauvage (*Felis silvestris*). Le tableau II.1 résume la position systématique des espèces étudiées et leurs effectifs.

Tableau II.1. Position systématique et effectifs des espèces étudiées pour l'étude de la distribution des acides gras.

Familles	Espèces	Effectifs (n=)
<i>Mustelidae</i>	<i>Lutra lutra</i>	17
	<i>Mustela vison</i>	13
	<i>Mustela lutreola</i>	17
	<i>Mustela putorius</i>	13
	<i>Martes foina</i>	13
<i>Felidae</i>	<i>Felis silvestris</i>	14

Parmi les espèces retenues, la loutre, le chat forestier et le vison d'Europe sont des espèces protégées par les lois françaises et européennes (Loi sur la protection de la Nature, 1976 ; Convention de Berne, 1979 (annexe II) ; Directive Habitats 92/43/EC, 1992 (annexes I et II) ; convention CITES, 1973 (annexe I). L'éthique naturaliste et scientifique, la loi nous interdisent de capturer et/ou évidemment de tuer ces animaux pour les besoins de notre étude. Même dans le cas de piégeages non destructeurs, au cours desquels l'animal est temporairement capturé, puis relâché après prélèvements, il existe un risque non négligeable de décès. Ce type d'échantillonnage s'avère par ailleurs délicat à organiser (notamment sur les plans administratifs et techniques), long et fort coûteux. Nous avons donc décidé de collaborer avec les scientifiques et les institutions ayant organisé les réseaux de collecte, de conservation et d'étude de ces animaux protégés retrouvés morts le long des routes, ou menant des études sur les espèces piégées. Ainsi, des prélèvements de chats forestiers et de fouines ont été collectés grâce à une collaboration avec l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, par le Centre National d'Etudes et de Recherches Appliquées (CNERA) « Prédateurs et Animaux Déprédateurs » (Mme S. Ruetter, MM. M. Albaret et P. Puissauve, Convention CNERA-PAD 2005-02, annexe 2). Des échantillons de visons d'Europe, de visons d'Amérique et de putois ont été fournis par le Groupe de Recherche et d'Etude pour la Gestion de l'Environnement (GREGE, C. et P. Fournier). Enfin, les loutres collectées pour le

volet toxicologique de cette étude (voir chapitre III) ont également fait l'objet de prélèvements pour l'étude de la distribution des acides gras. Les transports d'espèces protégées ont été effectués sous couvert d'informations à l'ONCFS, et d'autorisations délivrées par le Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (MEDD), document figurant à l'annexe 1. Ces diverses collaborations ont permis une récupération rapide, et une conservation efficace des échantillons. Chaque échantillon, chaque animal est répertorié, afin de respecter une « traçabilité » maximum lors des analyses et d'éviter toute perte d'information. Les effectifs et la provenance des animaux sont détaillés dans le tableau II.2.

Tableau II.2. Provenance et effectifs des carnivores utilisés pour l'étude de la distribution des acides gras.

Espèce	Effectif	Provenance (départements)	Organismes partenaires
<i>Lutra lutra</i>	17	15-16-17-19-23-33-40-63	GREGE-ONCFS-CSP
<i>Mustela vison</i>	13	16-24-32-33-40-47-64	GREGE
<i>Mustela lutreola</i>	17	16-17-24-33-40-64	GREGE
<i>Mustela putorius</i>	13	16-24-32-33-40-64-65	GREGE
<i>Martes foina</i>	13	01-39-71	CNERA-PAD
<i>Felis sylvestris</i>	14	01-08-39-67	CNERA-PAD

Comme nous l'avons vu au chapitre I, la dynamique de population nationale de loutres semble actuellement favorable, et il en serait de même, quoique dans une moindre mesure, pour le chat forestier (F. Léger, *comm. pers.*), avec par exemple, la découverte de la première donnée certaine pour l'espèce dans le département du Cantal (M. Bernard). Ces deux espèces restent néanmoins rares et dispersées à l'échelle nationale, et des perspectives de conservation durable ne sont pas assurées. Les autres espèces étudiées ici ont des statuts différents, et de surcroît variable entre les régions et les années. La fouine et le putois sont toutes deux classées « espèces nuisibles », sans relation avec les dynamiques de populations, peu étudiées dans l'Hexagone, mais pour leur effet déprédateur, c'est-à-dire essentiellement la concurrence de ces espèces sur le gibier : ainsi la plupart du temps, le putois est classé nuisible uniquement à proximité des garennes de repeuplement ou des élevages avicoles. Le cas du vison d'Amérique est plus problématique : introduit en France au siècle dernier pour la pelleterie, des individus (évadés ou relâchés des fermes d'élevages) ont formé des populations férales dans plusieurs régions de l'ouest du pays. L'animal a ensuite été accusé de concurrencer le

vison d'Europe (Camby, 1990), dont le déclin alarmant, en termes d'aire de répartition et d'effectifs, fait de cette dernière espèce l'un des carnivores les plus menacés de disparition à court terme, en France métropolitaine comme au niveau européen. L'éradication par piégeage de l'espèce allochtone a donc été décidée dans plusieurs régions de France et plusieurs pays d'Europe. De récentes études (synthétisées par De Bellefroid et Rosoux, 2005) ont ensuite mis en évidence d'une part, que la disparition du vison d'Europe était probablement la conséquence d'une conjonction de facteurs défavorables (agents pathogènes, faible variabilité génétique et éventuelle concurrence avec l'espèce vicariante américaine), agissant à des degrés divers et avec une chronologie spécifique, et d'autre part que le piégeage massif du vison d'Amérique pouvait entraîner, par confusion d'espèces ciblées, des pertes importantes en effectifs de l'espèce autochtone.

Pour résumer, seules les deux espèces de visons, la loutre et le chat forestier font l'objet de suivis scientifiques nationaux. Si leur aire de répartition est globalement bien connue, en revanche leurs effectifs sont difficiles à estimer avec précision.

2.2 ANALYSES DES ECHANTILLONS

Pour ce volet de l'étude, le tissu retenu est la graisse intra péritonéale. Ce type de tissu riche en lipides est en effet le plus fréquemment retrouvé. La graisse caudale ou la graisse sous-cutanée ne sont pas systématiquement présentes, en particulier dans le cas des visons d'Europe, souvent carencés (P. Fournier, *comm. pers.*). La graisse intra péritonéale est par ailleurs le tissu adipeux de stockage « à court terme » chez les mammifères, c'est-à-dire s'accumulant rapidement, et étant susceptible d'être immédiatement métabolisée, et donc de disparaître, en cas de besoin. L'ensemble des échantillons est conservé à - 40°C.

Extraction des lipides totaux

L'extraction est réalisée selon la méthode de Folch *et al.* (1957) (figure II.2). L'échantillon est dans un premier temps broyé dans un mélange chloroforme/méthanol (2:1, v/v), afin de réaliser la rupture des liaisons protéines/lipides, puis il subit une sonication et un passage au bain-marie afin d'optimiser cette rupture. Après l'ajout d'une solution de NaCl (0,9%) puis après une centrifugation, l'extrait lipidique total est récupéré par évaporation sous flux d'azote et conservé dans de l'hexane (1 ml) à - 40°C.

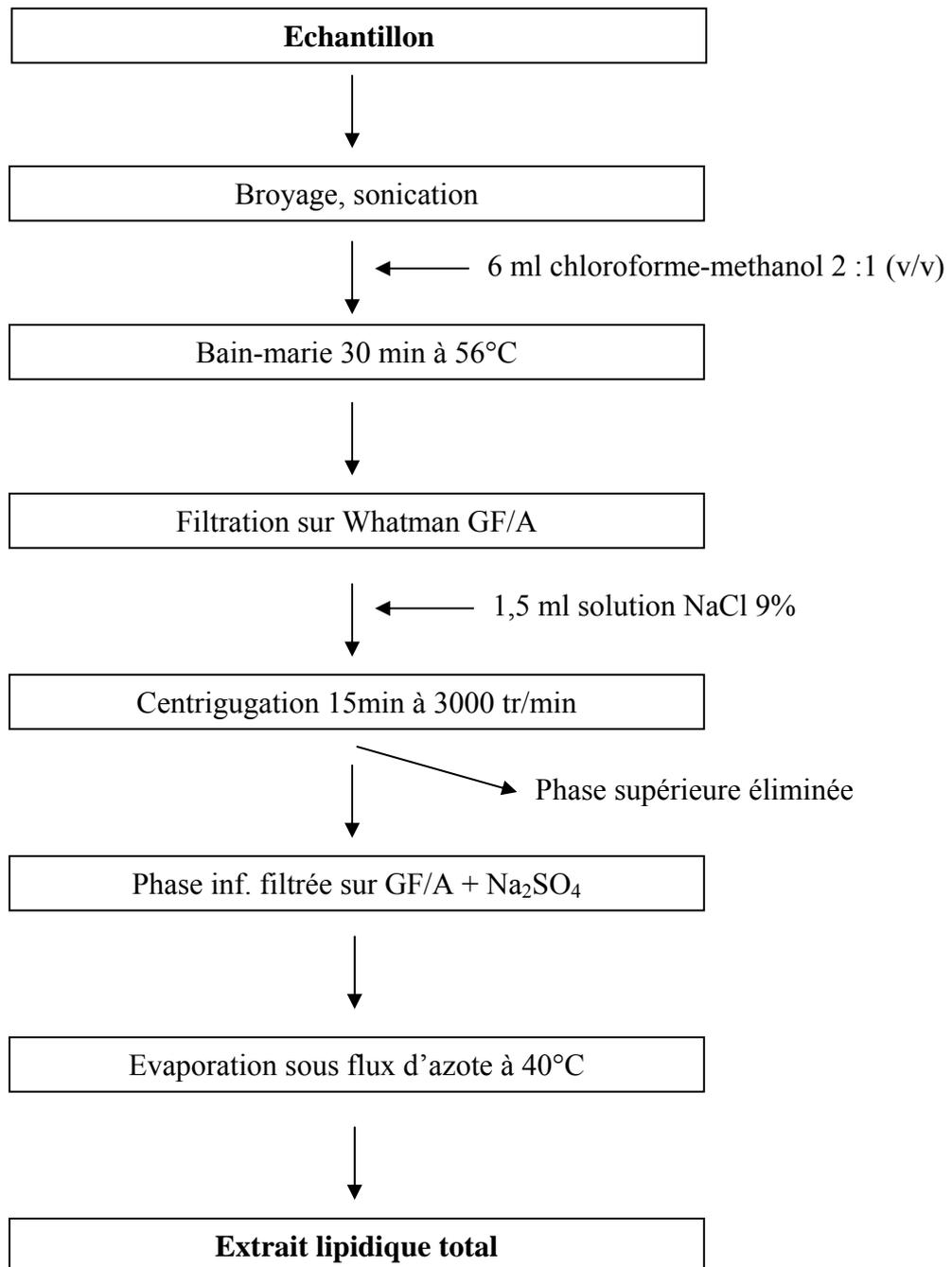


Figure II.2 Protocole d'extraction des lipides totaux.

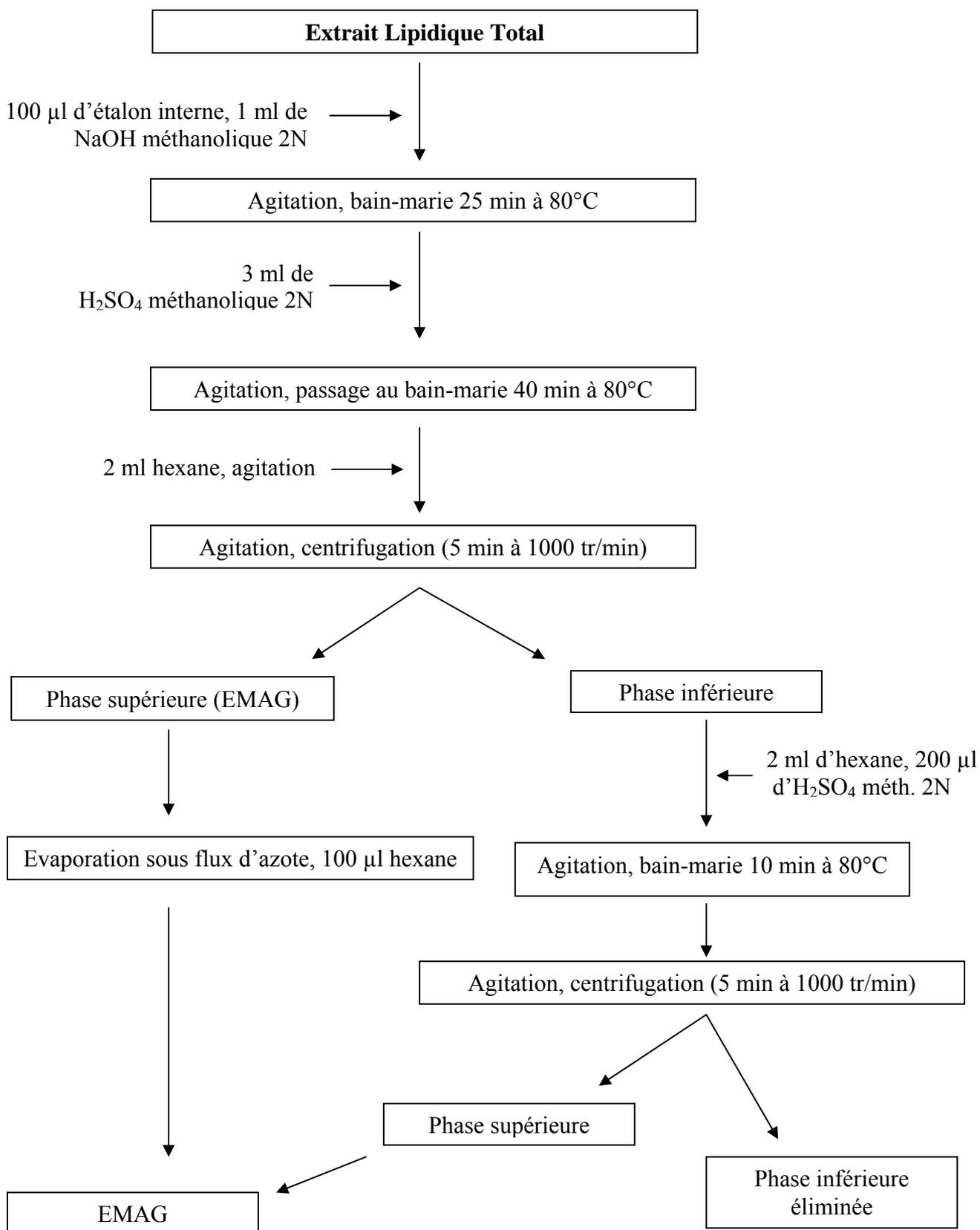


Figure II.3. Protocole d'obtention des esters méthyliques d'acides gras (EMAG).

Préparation des esters méthyliques d'acides gras (EMAG)

Afin d'identifier les acides gras par chromatographie, il est nécessaire de les convertir en molécules plus légères non polaires, les EMAG. Les lipides totaux sont hydrolysés par la soude méthanolique et leurs acides gras sont libérés sous forme de sels sodiques (saponification). L'adjonction d'acide sulfurique méthanolique et le traitement des échantillons à 80°C permet leur conversion en EMAG. Ceux-ci sont séparés des substances insaponifiables par centrifugations et lavages consécutifs à l'hexane (figure II.3). Ces EMAG sont récupérés par à 40°C sous flux d'azote, puis stockés à - 40°C.

Analyse des EMAG par chromatographie en phase gazeuse (CPG)

La CPG permet la séparation des différents EMAG selon leur coefficient de partage entre une phase stationnaire et une phase mobile (gaz vecteur). Chacun est élué séparément à un moment précis, qui correspond à son temps de rétention. La CPG est une méthode facile et rapide à mettre en œuvre, elle est précise car elle permet l'analyse de composés présents en faibles quantités, ce qui est le cas des acides gras dans certains tissus analysés. Les analyses sont effectuées avec un Chromatographe Chrompack modèle CP 9001 dans les conditions opératoires suivantes :

- Colonne capillaire : Supelco® OMEGAWAX™, L = 30m, Ø=0,32mm, phase stationnaire polaire FFAB CB, épaisseur du film = 0,25µm.
- Injecteur : mode SPLIT
- Détecteur à ionisation de flamme (DIF) ; gaz vecteur : Hélium (He)
- Conditions de température : injecteur = 300°C, détecteur = 260°C
- Programmation de température : 140°C à 3°C/min.

L'intégration des pics est réalisée par le programme Varian CP-Maître®, alors que l'identification des acides gras est effectuée par comparaison avec un mélange d'acides gras connus (Supelco France, Larodan chemicals, Suède). En cas de doute sur la nature d'un composé, la méthode d'identification basée sur les LEC (longueur équivalente de chaîne) a pu être ponctuellement employée. La quantité d'acides gras de l'échantillon est estimée à partir d'un étalon interne. Celui-ci doit être absent dans les échantillons, se comporter de la même façon que les acides gras de l'échantillon analysé et présenter un pic chromatographique proche mais distinct de ceux des acides gras contenus dans l'échantillon. Nous avons choisi comme étalon interne l'acide tridécanoïque (13:0), satisfaisant à ces différents critères. L'étalon interne doit être incorporé dans l'échantillon avant la conversion en EMAG afin d'estimer les pertes éventuelles pouvant survenir pendant cette conversion.

2.3 ANALYSES STATISTIQUES

La distribution des acides gras a été analysée et comparée entre les différentes espèces de carnivores en utilisant les tests non paramétriques de Wilcoxon et de Mann-Whitney, pour les comparaisons deux à deux et multiples, respectivement.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1 DISTRIBUTION DES ACIDES GRAS

87 individus ont donc été utilisés pour cette étude concernant la distribution des acides gras, dont une partie provient de l'étude de Koussoroplis (2005). La composition en acides gras du tissu adipeux intra péritonéal des espèces étudiées figure dans le tableau II.3. La figure II.4 représente des exemples de chromatogrammes, permettant de visualiser les variations d'abondance relative des acides gras d'une espèce à l'autre.

La quantité totale d'acides gras saturés (AGS) a varié entre 29,3% et 55,3% de la masse totale des acides gras (MTAG). Ces deux valeurs extrêmes ont été observées pour la loutre et la fouine, respectivement. Comme d'autres auteurs ont pu le souligner (Iverson *et al.* 2004 ; Grahl-Nielsen *et al.* 2005), les acides gras saturés sont largement dominés par le 16:0 (17,2% et 31,4% de la MTAG pour la loutre et la fouine, respectivement), et dans une moindre mesure, par le 18:0 (4,9% et 22,8% de la MTAG, respectivement pour la loutre et la fouine). La quantité totale d'acides gras mono insaturés (AGMI) a varié de 21,4% à 45,0% de la MTAG. Ces deux valeurs extrêmes ont été observées pour la fouine et le vison d'Europe. Comme dans le cas d'autres études de distribution des acides gras au sein de mammifères carnivores (Käkelä et Hyvärinen 1998; Iverson *et al.* 2004; Grahl-Nielsen *et al.* 2005), le 18:1 ω 9 est l'acide gras dominant parmi ces acides gras mono insaturés. Il représente en effet 20,0% à 40,6% de la MTAG, respectivement de la fouine au vison d'Europe. Des abondances substantielles, voire relativement élevées, ont également été observées pour le 16:1 ω 7, s'échelonnant respectivement de 1,4% à 8,3% de la MTAG, pour la fouine et la loutre (tableau II.3).

Enfin, la quantité totale d'acides gras poly insaturés (AGPI) a varié de 20,1% à 29,7% de la MTAG. Ces deux valeurs extrêmes ont été respectivement observées pour le vison d'Amérique et le putois. D'une façon générale, quelle que soit l'espèce considérée, ces acides gras poly insaturés sont dominés par la série des acides gras en ω 6, ces derniers représentent en effet entre 52,4% et 89,1% du total des AGPI (données non représentées).

Tableau II.3. Composition en acides gras du tissu adipeux intra péritonéal des carnivores étudiés. Les valeurs exprimées sont des pourcentages moyens de la masse totale des acides gras. AGS: somme des acides gras saturés (r : ramifiés) ; AGMI: somme des acides gras mono insaturés ; AGPI: somme des acides gras poly insaturés ; Tr: traces (<0,5% de la masse totale d'acides gras) ; -: non détectés ; n.i.: non identifiés.

	<i>Lutra lutra</i> (n=17)	<i>Mustela vison</i> (n=13)	<i>Mustela lutreola</i> (n=17)	<i>Mustela putorius</i> (n=13)	<i>Martes foina</i> (n=13)	<i>Felis sylvestris</i> (n=14)
14:0	4,0 ± 1,8	3,8 ± 1,8	2,5 ± 0,8	2,9 ± 0,8	1,1 ± 1,2	1,5 ± 1,2
15:0	1,0 ± 0,5	3,5 ± 3,0	Tr	0,6 ± 0,3	Tr	2,1 ± 1,9
16:0	17,2 ± 3,6	18,4 ± 8,6	20,5 ± 3,5	18,8 ± 3,4	31,4 ± 10,5	19,3 ± 4,7
17:0	0,8 ± 0,3	0,6 ± 0,3	0,5 ± 0,3	0,8 ± 0,5	Tr	1,1 ± 1,4
18:0	4,9 ± 1,9	8,5 ± 1,2	8,9 ± 2,9	16,3 ± 16,1	22,8 ± 7,3	10,6 ± 4,4
20:0	Tr	Tr	Tr	Tr	-	Tr
AGS r	1,4 ± 1,1	Tr	Tr	Tr	-	Tr
AGS	29,3 ± 5,3	34,8 ± 4,9	32,4 ± 5,0	39,4 ± 14,5	55,3 ± 9,3	34,6 ± 8,7
16:1 ω7	8,3 ± 3,2	3,7 ± 1,5	3,4 ± 1,8	2,1 ± 1,1	1,4 ± 1,1	2,0 ± 0,6
18:1 ω7	1,6 ± 2,2	-	Tr	Tr	Tr	Tr
18:1 ω9	28,4 ± 2,7	37,6 ± 7,2	40,6 ± 10,1	27,0 ± 9,7	20,0 ± 7,1	38,5 ± 14,0
20:1ω11+ω9	1,7 ± 1,0	1,1 ± 0,7	1,0 ± 0,7	Tr	Tr	0,6 ± 0,5
AGMI	40,0 ± 4,9	42,4 ± 7,4	45,0 ± 9,2	29,1 ± 10,9	21,4 ± 7,3	41,1 ± 14,3
16:2 ω4	Tr	-	-	-	-	-
16:3 ω4	0,9 ± 0,6	Tr	Tr	Tr	-	Tr
18:2 ω6	10,6 ± 2,8	15,2 ± 5,5	14,8 ± 4,4	18,2 ± 4,4	11,1 ± 3,3	15,9 ± 5,1
18:3 ω6	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr
18:3 ω3	4,0 ± 2,2	1,8 ± 1,2	1,7 ± 1,1	7,3 ± 7,9	Tr	2,6 ± 2,8
18:4 ω3	Tr	-	-	-	-	-
20:2 ω6	0,8 ± 0,4	Tr	Tr	0,6 ± 0,5	Tr	Tr
20:3 ω6	0,6 ± 0,4	Tr	Tr	Tr	1,0 ± 0,9	Tr
20:4 ω6	2,2 ± 1,0	1,0 ± 0,6	1,1 ± 0,6	1,2 ± 1,0	5,5 ± 4,3	2,3 ± 3,8
20:3 ω3	Tr	Tr	Tr	Tr	-	Tr
20:4 ω3	Tr	Tr	-	-	-	-
20:5 ω3	1,2 ± 0,9	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr
22:4 ω6	0,9 ± 0,5	Tr	0,6 ± 0,4	0,5 ± 0,3	1,3 ± 1,3	Tr
22:5 ω6	Tr	Tr	0,6 ± 0,4	Tr	Tr	Tr
22:5 ω3	2,7 ± 0,7	0,9 ± 0,5	0,8 ± 0,6	1,3 ± 0,8	2,5 ± 1,9	1,6 ± 1,5
22:6 ω3	4,4 ± 1,2	1,2 ± 0,8	1,1 ± 0,7	0,6 ± 0,3	Tr	Tr
AGPI	28,3 ± 4,6	20,1 ± 6,8	20,7 ± 6,4	29,7 ± 9,3	21,4 ± 7,3	22,4 ± 9,2
n.i.	0,9 ± 0,8	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr
Somme ω3	12,3 ± 2,4	3,9 ± 2,2	3,6 ± 2,3	9,2 ± 8,4	2,5 ± 2,1	4,2 ± 4,3
Somme ω6	15,1 ± 3,9	16,2 ± 6,1	17,1 ± 5,2	20,3 ± 5,2	18,9 ± 6,3	18,2 ± 6,6
22:6/18:2	0,46 ± 0,22	0,09 ± 0,07	0,08 ± 0,06	0,04 ± 0,02	0,01 ± 0,02	0,02 ± 0,04

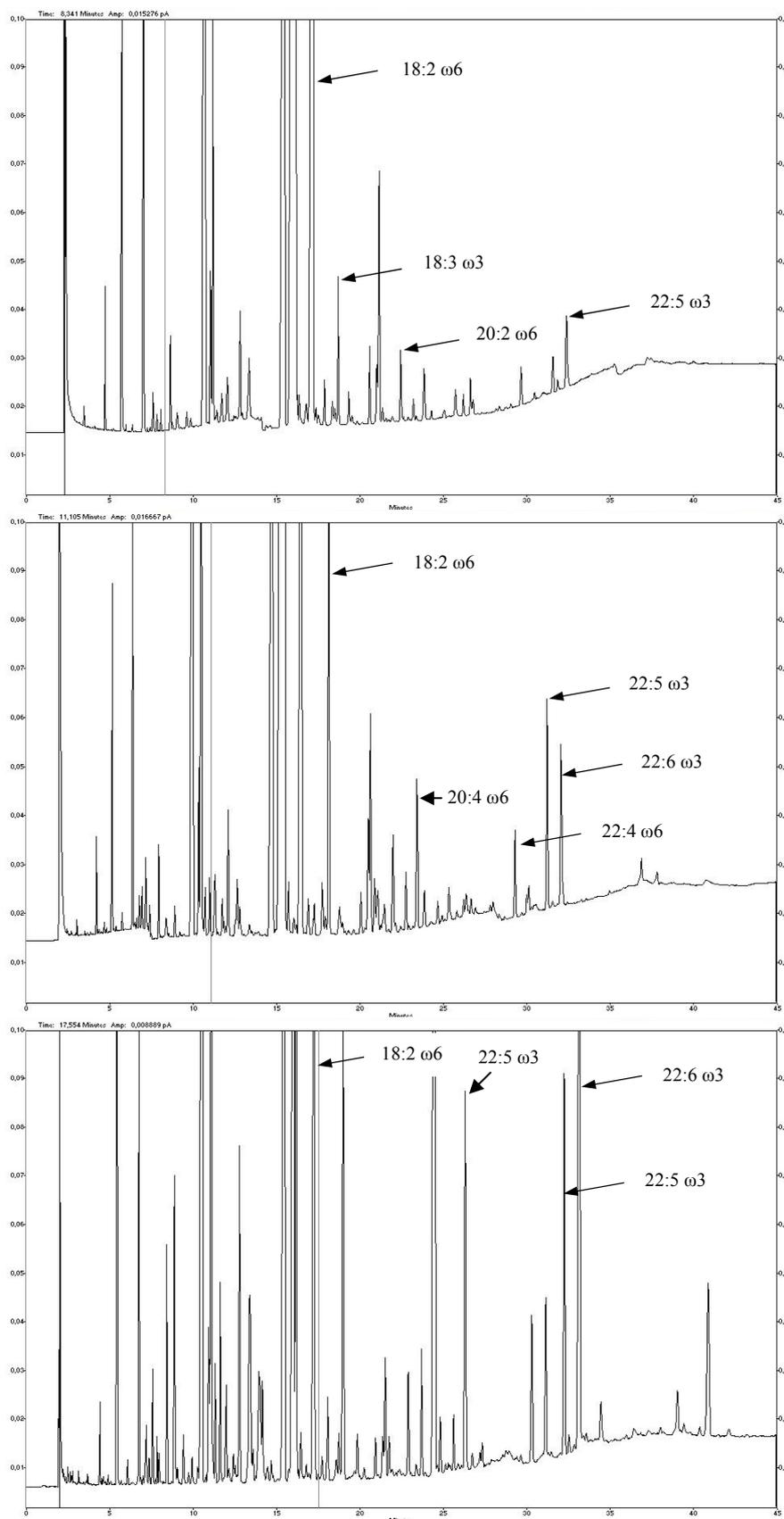


Figure II.4. Exemples de chromatogrammes d'acides gras de chat forestier (haut), de vison d'Europe (milieu) et de loutre (bas), dont la taille des pics visualise les variations relatives d'abondance des acides gras d'une espèce à l'autre.

Pour l'ensemble des espèces étudiées, l'acide linoléique (LA, 18:2 ω 6), représente plus de la moitié de l'abondance totale des acides gras de la série des ω 6 (figure II.4). Il représente par ailleurs 10,6% à 18,2% de la MTAG pour la loutre et le putois, respectivement (tableau II.3). Ces valeurs importantes pour cet acide gras ont également été soulignées par Iverson *et al.* (2004), ou par Mustonen et Nieminen (2006), et illustrent probablement l'abondance de cet acide gras dans les réseaux trophiques terrestres (Olsen, 1998 ; Malainey *et al.* 1999). Par contre, les acides gras de la série des ω 3 se caractérisent par d'importantes variations suivant l'espèce considérée (figure II.4). Leur abondance a varié de 10,9% à 42,5% de l'abondance totale des AGPI (données non représentées) pour la fouine et la loutre, respectivement. Ces acides gras de la série des ω 3 sont dominés par l'acide α -linoléique (ALA, 18:3 ω 3), et par l'acide docosahexanoïque (DHA, 22:6 ω 3), ainsi que, dans une moindre mesure, par l'acide docosapentanoïque (22:5 ω 3) (tableau II.3).

3.2 RELATIONS ENTRE LE RÉGIME ALIMENTAIRE ET LA COMPOSITION EN ACIDES GRAS

A partir des études du régime alimentaire des espèces étudiées disponibles dans la bibliographie (Waechter, 1975 ; Goszcznski, 1976 ; Roger *et al.* 1988 ; Camby, 1990 ; Kozena, 1990 ; Maizeret, 1990 ; Libois et Waechter, 1991 ; Stahl et Léger, 1992 ; Libois *et al.* 1998 ; Sidorovitch *et al.* 1998 ; Clavero *et al.* 2003 ; Rosoux et Green, 2004), nous avons réalisé sur la figure II.5 un schéma de l'origine de leur ressource alimentaire, montrant leur gradient décroissant d'exploitation des réseaux trophiques aquatiques. La figure II.6 représente quant à elle les valeurs moyennes de 4 acides gras poly insaturés, pour chacune des 6 espèces étudiées, en fonction des réseaux trophiques exploités. Les espèces dont le régime alimentaire est basé sur des proies aquatiques, comme la loutre (figure II.5), affichent des concentrations en DHA près de 10 fois supérieures à celles observées dans le tissu adipeux d'espèces ne chassant que des proies d'origine terrestre, comme la fouine et le chat forestier (figure II.6). Les loutres montrent les concentrations en DHA les plus élevées de cette étude, la différence avec les autres espèces est significative (Mann-Whitney, $p < 0,05$). Par ailleurs, les deux espèces de visons affichent des concentrations en DHA significativement supérieures à celles observées pour les fouines et les chats forestiers, et significativement inférieures à celle des loutres (Mann-Whitney, $p < 0,05$). Une influence du régime alimentaire sur les concentrations en DHA et EPA, reliée à la consommation de poissons, est soulignée par Iverson *et al.* (2004), au cours d'une étude utilisant de jeunes visons captifs dont le régime avait été enrichi d'huile de poisson.

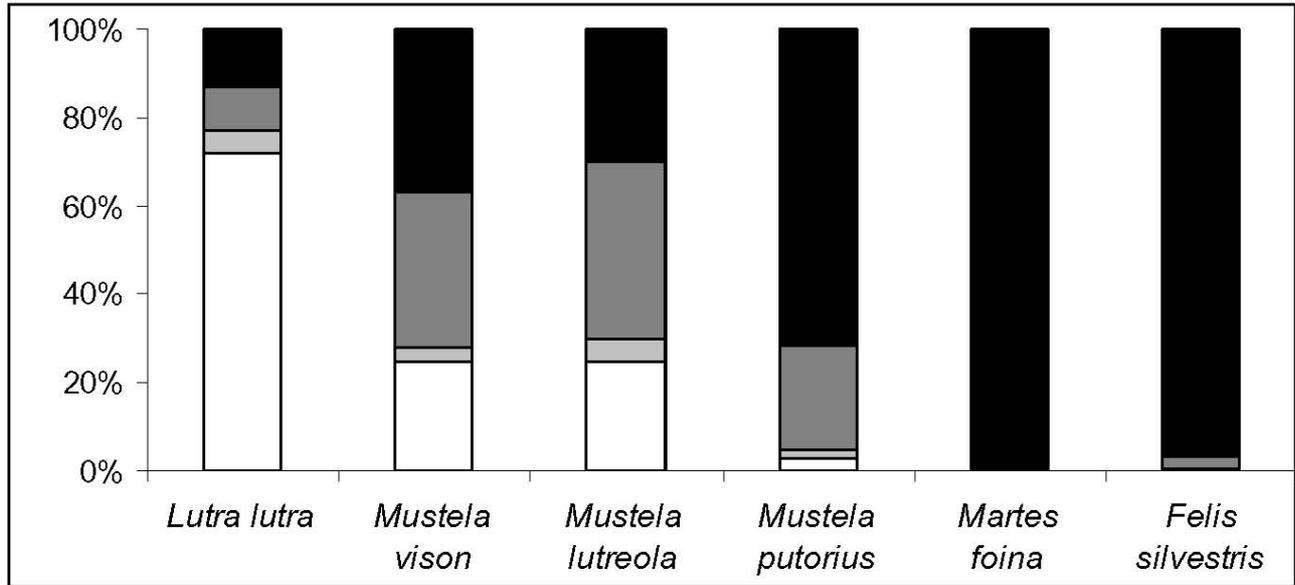


Figure II.5. Représentation schématique des principales composantes du régime alimentaire des espèces étudiées, montrant leur gradient décroissant d'exploitation des milieux aquatiques. Les poissons sont figurés en blanc, les amphibiens en gris foncé, les crustacés en gris clair, les sources de nourriture d'origine terrestre (e.g. fruits, invertébrés ou rongeurs) en noir. Sources : voir texte.

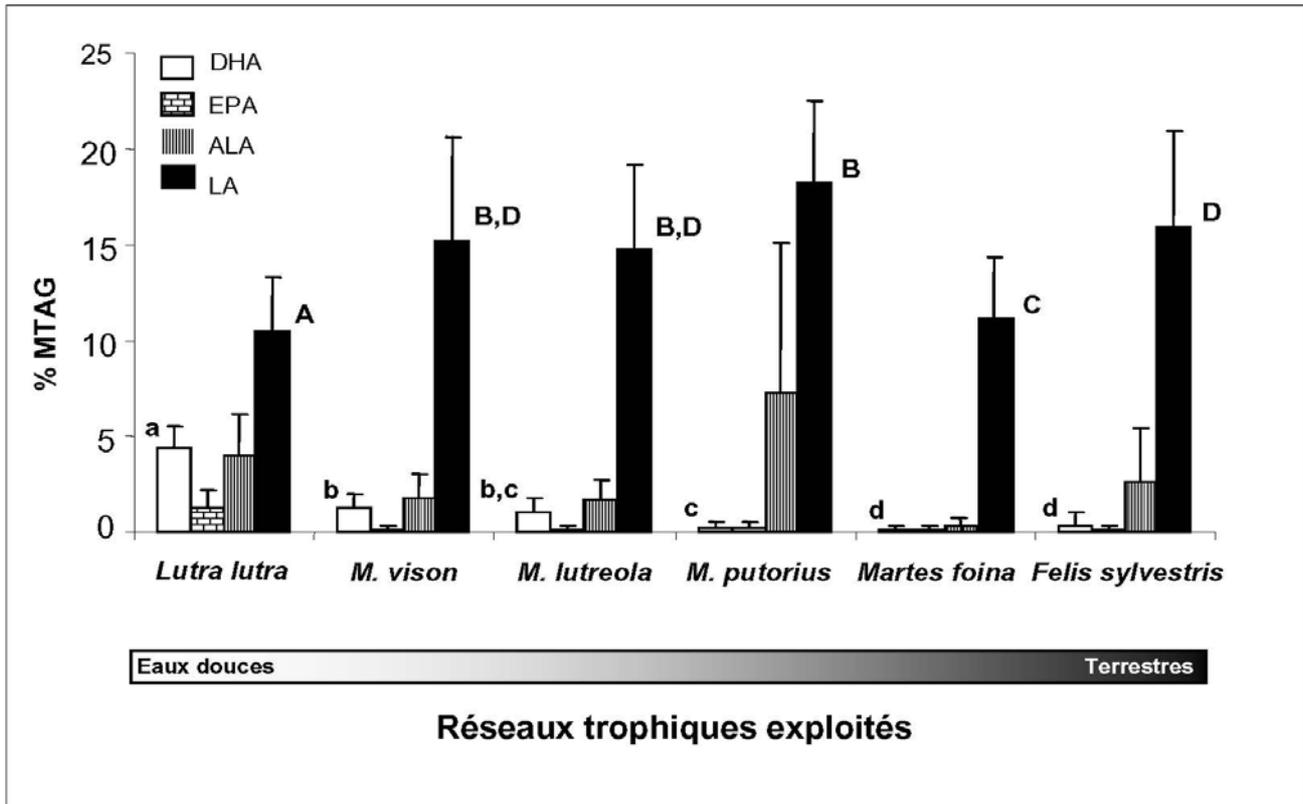


Figure II.6. Abondances moyennes (en % de la MTAG) de 4 acides gras polyinsaturés pour chacune des 6 espèces étudiées, en fonction des réseaux trophiques exploités. Pour le DHA et le LA, les différences significatives sont indiquées par des lettres différentes (Mann-Whitney, $p < 0,05$).

Le DHA est par ailleurs abondant à la fois dans les espèces marines et dulcicoles de poissons (Sargent *et al.* 1993 ; Ahlgren *et al.* 1994). Le DHA étant d'origine aquatique, sa concentration diminue logiquement dans les tissus des prédateurs au fur et à mesure de la diminution de leur degré d'exploitation des réseaux trophiques aquatiques (figure II.6). Les concentrations en DHA du putois se sont avérées significativement supérieures à celles observées pour la fouine et le chat sauvage (Mann-Whitney, $p < 0,05$). En revanche, aucune différence n'a pu être mise en évidence entre le putois et le vison d'Europe.

Bien que, selon certains auteurs, les poissons d'eau douce puissent constituer une source d'ALA (Käkelä *et al.* 1995; Smith *et al.* 1996; Napolitano, 1998), les concentrations élevées de cet acide gras, observées pour le putois (7,3% de la MTAG) ne sont probablement pas entièrement dues à la consommation de poissons par cette espèce. En effet, des taux élevés d'ALA issus de la consommation de poissons devraient être, chez le putois, associés à des concentrations également importantes en DHA, comme nous l'observons pour les deux espèces de visons (tableau II.3). De plus, le putois ne consomme qu'assez rarement du poisson (figure II.5 ; Sidorovich *et al.* 1998). Par contre, les teneurs élevées d'ALA observées chez le putois pourraient provenir de la consommation de fruits et de baies, riches en cet acide gras (Malainey *et al.* 1999), et que le putois consomme relativement régulièrement (figure II.5). On remarque enfin qu'à l'opposé du DHA, il existe une tendance à l'augmentation des concentrations en LA dans les tissus des carnivores avec l'augmentation de l'exploitation des réseaux trophiques terrestres. En effet, la concentration de cet acide gras dans les tissus de la loutre est significativement inférieure à celle des autres espèces utilisées (Mann-Whitney, $p < 0,05$) (figure II.6).

3.3 LE RAPPORT DHA/LA, UN OUTIL D'EVALUATION DU DEGRE DE PREDATION EN MILIEU AQUATIQUE

La diminution des concentrations en DHA, tout comme l'augmentation de celles du LA depuis les réseaux trophiques aquatiques vers les réseaux trophiques terrestres, semble se confirmer lorsque nous comparons nos résultats avec ceux disponibles dans la bibliographie. Nous avons représenté, sur la figure II.7, la valeur du rapport DHA/LA dans le tissu adipeux de mammifères carnivores, exploitant des réseaux trophiques différents, allant des milieux marins aux milieux terrestres, en passant par les milieux d'eau douce.

Nous pouvons remarquer que les espèces chassant strictement dans les réseaux trophiques aquatiques, comme les dauphins ou les phoques, se caractérisent par les ratios

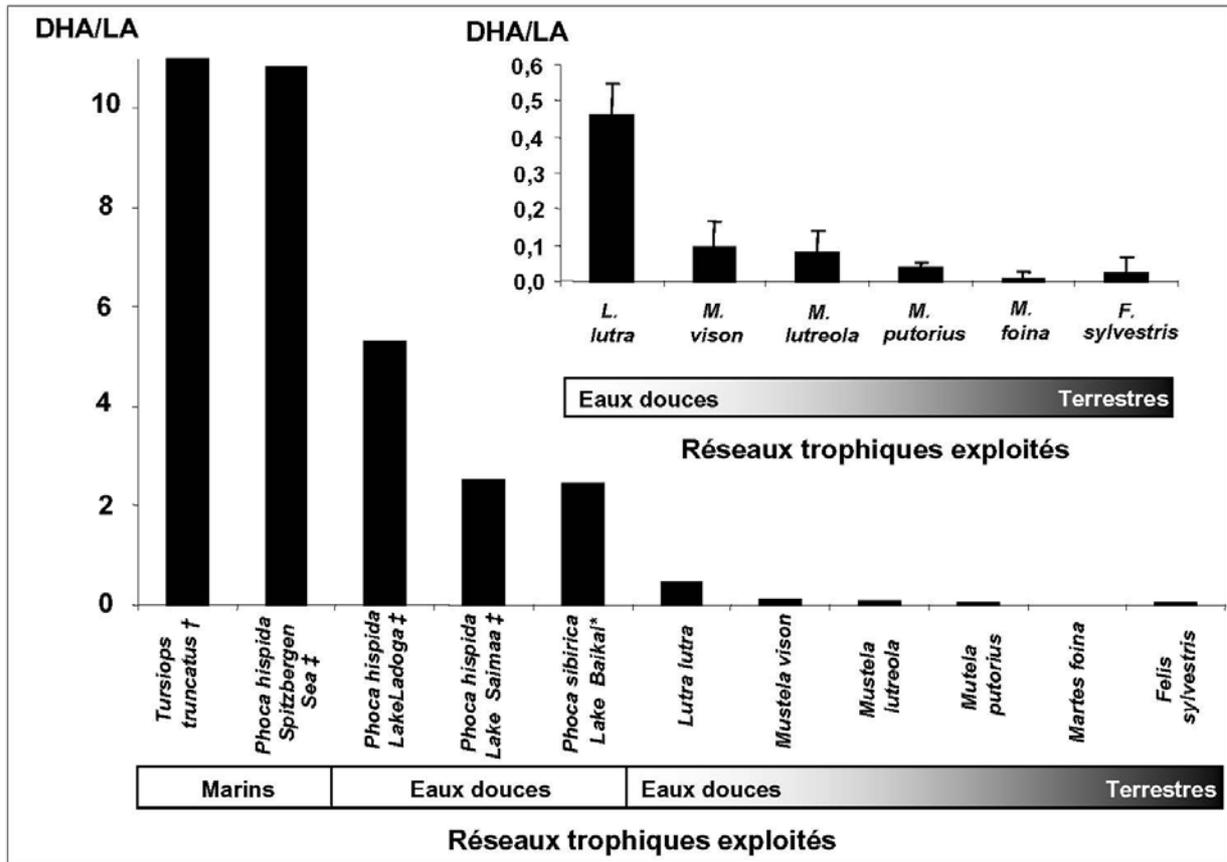


Figure II.7. Ratio DHA/LA du tissu adipeux de mammifères carnivores appartenant à des réseaux trophiques différents. † Réseaux trophiques marins: données estimées à partir de Samuel et Worthy (2005); ‡ Réseaux trophiques marins et d'eau douce : données estimées à partir de Käkälä et Hyvärinen (1998); * Réseaux trophiques d'eau douce: données estimées à partir de Grahl-Nielsen *et al.* (2005). Les données sans symbole correspondent à cette étude et ont été représentées en médaillon à plus grande échelle, pour une meilleure lisibilité.

DHA/LA les plus élevés (figure II.7). Cependant, lorsqu'on les compare avec les espèces marines, les phoques exploitant les réseaux trophiques d'eau douce ont des rapport DHA/LA plus faibles. Dans ces milieux d'eau douce, les concentrations en LA, et par extension en acides gras de la série des ω_6 , seraient donc plus importantes. Des études antérieures (Smith *et al.* 1996 ; Iverson *et al.* 1997 ; Käkälä et Hyvärinen, 1998) ont utilisé ce rapport ω_3/ω_6 pour distinguer les populations marines des populations d'eaux douces de phoques génétiquement très proches.

Selon Olsen (1998), cette forte abondance d'acides gras de la série des ω_6 dans les réseaux trophiques d'eaux douces serait due à un apport de matière organique d'origine terrestre, relativement riche en ω_6 , par le bassin versant. En effet, ces réseaux trophiques d'eaux douces sont souvent basés sur l'utilisation de matière organique végétale détritique d'origine terrestre par les macroinvertébrés benthiques (Wallace et Webster, 1996 ; Sushchik *et al.* 2003). Ceci pourrait expliquer nos résultats concernant le rapport DHA/LA des loutres de cette étude, lorsqu'on les compare au rapport des phoques du lac Baïkal. Les deux espèces exploitent des milieux aquatiques d'eaux douces, mais l'apport en matière détritique d'origine terrestre est certainement plus faible dans cette mer intérieure d'eau douce qu'est le Baïkal par rapport aux rivières où ces loutres prospèrent. Dans les lacs, une étude récente (Pace *et al.* 2004) a suggéré que 22 à 25% du carbone assimilé par les daphnies (*Daphnia sp.*), composantes majeures du compartiment « herbivore », est dérivé de matière organique terrestre, riche en LA selon Bec *et al.* (2003).

Ainsi, le transfert et l'accumulation du LA dérivé de cette matière organique terrestre dans les réseaux trophiques aquatiques pourrait partiellement expliquer l'abondance des acides gras poly insaturés de la série des ω_6 dans les réseaux trophiques d'eaux douces. Cependant, cette influence terrestre pourrait également se manifester par l'intermédiaire des flux de phosphore d'origine terrestre, et de l'impact de ceux-ci sur le niveau trophique des milieux. Il a en effet été récemment montré que la concentration du seston (microorganismes et matières particulaires incapables de s'opposer au courant) en acides gras poly insaturés à longue chaîne de la série des ω_3 (comme le DHA ou l'EPA) diminuait suivant un gradient de niveau trophique, depuis les milieux oligotrophes vers les milieux eutrophes (Müller-Navara *et al.* 2004). Dans les lacs eutrophes, la composition du phytoplancton est souvent dominée par les *Chlorophyceae* ou les *Cyanobacteria*, qui ne produisent pas de DHA mais peuvent contenir des concentrations relativement importantes de LA (Ahlgren *et al.* 1992 ; Bec *et al.* 2006). Ainsi, l'influence de la matière organique terrestre pourrait directement ou indirectement mener à une diminution du rapport DHA/LA dans les réseaux trophiques

d'eaux douces. Dans une moindre mesure, qui reste d'ailleurs à préciser, cette diminution du rapport DHA/LA pourrait être également due à des processus internes aux organismes, régulant les modalités d'accumulation des acides gras poly insaturés dans les réseaux trophiques d'eaux douces. Kainz *et al.* (2004) ont ainsi démontré que l'accumulation des acides gras essentiels varie en fonction de l'acide gras considéré.

En raison de l'influence des milieux terrestres et des processus spécifiques se produisant dans les réseaux trophiques d'eaux douces, l'utilisation du rapport DHA/LA constitue un outil dans la distinction des prédateurs marins ou d'eaux douces. Les dauphins et les phoques exploitant les réseaux trophiques marins ont des rapports DHA/LA compris entre 11 (grand dauphin *Tursiops truncatus*) et 11,82 (phoque marbré *Phoca hispida*), tandis que les phoques exploitant les réseaux trophiques d'eaux douces ont des rapports DHA/LA nettement plus faibles, de 2,5 à 5,29 (figure II.7). Les mammifères continentaux, exploitant de façon totale ou partielle les réseaux trophiques terrestres se caractérisent par des rapports encore plus faibles, de 0,46 à 0,01, respectivement pour les loutres et les fouines de cette étude. Nous avons observé une diminution significative du rapport DHA/LA du tissu adipeux des 6 espèces étudiées, selon un gradient décroissant d'exploitation des milieux aquatiques (Mann-Whitney, $p < 0,05$). En effet, la loutre, super prédateur des réseaux trophiques aquatiques, se caractérise par le rapport DHA/LA le plus élevé de cette étude (0,46). Les deux espèces de visons étudiées, pour lesquelles l'exploitation des réseaux trophiques aquatiques (notamment concernant les poissons) est plus faible que dans le cas de la loutre (figure II.5), se caractérisent par des rapports DHA/LA comparables (0,08 et 0,09, respectivement pour les visons d'Europe et d'Amérique), et significativement inférieurs à celui des loutres (Mann-Whitney, $p < 0,05$). Les fouines et les chats forestiers, qui exploitent *a priori* les réseaux trophiques terrestres de façon majoritaire, affichent les rapports DHA/LA les plus faibles de cette étude (respectivement 0,01 et 0,02). Ces rapports sont significativement inférieurs à ceux des loutres et des deux espèces de visons (Mann-Whitney, $p < 0,05$). Enfin, le rapport DHA/LA observé pour les putois est de 0,04 ; cette valeur intermédiaire par rapport aux autres espèces étudiées tend à confirmer une contribution relativement faible des poissons au régime alimentaire de cette espèce.

La diminution du rapport DHA/LA, depuis les réseaux trophiques aquatiques vers les réseaux trophiques terrestres, nous amène à considérer ce rapport dans le tissu adipeux de mammifères carnivores comme un indicateur de leur degré de prédation relative dans ces différents réseaux trophiques. Cependant, les valeurs moyennes du rapport DHA/LA observées pour les individus de cette étude se caractérisent par des variations

interindividuelles relativement importantes (figures II.6 et II.7). Dans la mesure où ces animaux ont été collectés dans des régions et à des périodes différentes, cette variabilité pourrait refléter des différences géographiques et/ou saisonnières du comportement de recherche de proies, et des réseaux trophiques exploités. D'autres paramètres, comme l'âge, le sexe ou l'état physiologique d'un individu, pourraient également expliquer ces variations (Samuel et Worthy, 2004 ; Grahl-Nielsen *et al.* 2005). Certains auteurs ont enfin avancé l'hypothèse que la perturbation anthropique des milieux, ou la compétition avec des espèces allochtones de la même niche écologique pourraient également provoquer ces modifications de régime alimentaire, difficiles à évaluer *in situ* dans un contexte de faible densité d'individus (Clode et Macdonald, 1995 ; Kruuk, 2002 ; Bonesi *et al.* 2004 ; Bonesi et Macdonald, 2004a, b ; Bonesi *et al.* 2006 ; voir aussi chapitre I, paragraphe 1.7).

Des études complémentaires s'avèrent probablement nécessaires pour mieux appréhender les modalités d'accumulation des acides gras essentiels, en relation avec le régime alimentaire des espèces. Le taux et les modalités de renouvellement du tissu adipeux de stockage devront notamment faire l'objet d'une attention particulière, de manière à préciser les liens existant entre l'évolution du rapport DHA/LA dans les tissus et les modifications du régime alimentaire, naturelles ou induites par des sources diverses de perturbation.

Néanmoins, nous suggérons par cette étude que le calcul du rapport DHA/LA est un outil intéressant pour la connaissance de la plasticité du régime alimentaire des mammifères carnivores. L'utilisation de cette méthode dans des études à long terme révélerait non seulement ces variations de régime, mais pourrait permettre de relier ces variations aux dynamiques de populations, pour des espèces menacées, invasives, ou d'étude délicate en milieu naturel, dans des zones géographiques différentes.