

Reproduction de la loutre européenne *Lutra lutra*

Par Fabrice CAPBER*

Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle et d'Ethnographie de Colmar, Vol. 67, 2006 : 35-76

Résumé

La reproduction de la loutre constitue un domaine encore peu connu. La maturité sexuelle est atteinte entre 2 et 3 ans. Le cycle oestral est du type polyoestrus non saisonnier. Des incertitudes persistent en ce qui concerne la durée du cycle. Celle-ci est estimée dans une fourchette de 30 à 45 jours, mais pourrait être inférieure à deux semaines. L'accouplement a lieu principalement dans l'eau et dure de 10 à 50 minutes. La durée de la gestation est de 58 à 60 jours. La taille des portées varie entre 1,5 et 2,8 loutrons, le ratio sexuel étant de 0,5. La parturition dure 2 à 3 heures, l'expulsion des jeunes peut prendre quelques secondes à 5 minutes, et ce toutes les 20 minutes en moyenne. L'émancipation des jeunes a lieu entre 6 et 18 mois.

Mots-clés : loutre, *Lutra, lutra*, reproduction

Abstract

Many aspects of reproduction are still poorly known. The study of the otters from the Centre de Reproduction de la Loutre d'Hunawihr (France) brought out some more information. Reproduction anatomy and physiology are described. Sexual maturity is recorded in otters over 2 years old. Females are continually polyoestrus. The periodicity of oestrus needs more investigation. It is usually put at 30 to 45 days, but observations made on sexual behaviours suggest it could be less than two weeks. Mating takes usually place in the water and lasts 10 to 50 minutes. Gestation period is 58 to 60 days. Litter sizes consist of an average of 1,5 to 2,8 cubs, whereas sexual ratio is 0.5. Birth lasts 2 to 3 hours, cubs are born within a few seconds and up to 5 minutes, at 20 minutes intervals on average. The growth and development of cubs are described. The latter become independent at the age of 6 to 18 months.

Key words : otter, *Lutra lutra*, reproduction

Zusammenfassung

Die Fortpflanzung des Fischotter ist noch weitgehend unerforscht. Die Beobachtung der Geburten im Centre de Reproduction de la Loutre d'Hunawihr (Elsaß) gab zum ersten Mal Aufschluß über dieses Gebiet. Die Anatomie und Physiologie der Fortpflanzung sind dargelegt. Die Geschlechtsreife wird mit 2 bis 3 Jahre erreicht. Der Zyklus, dessen Dauer noch nicht ganz bekannt ist, ist asaisonal polyöstrisch. Seine Länge wird auf 30 bis 45 Tage geschätzt, könnte aber kürzer als zwei Wochen sein, wenn man das Verhalten gewisser Tiere in Betracht zieht. Die Begattung findet meistens im Wasser statt und dauert 10 bis 50 Minuten. Die Tragzeit liegt zwischen 58 und 60 Tagen. Die Wurfgröße beträgt 1,5 bis 2,8 Welpen mit einem Geschlechterverhältnis von 0,5. Der Geburstverlauf wird vollständig beschrieben ; er dauert 2 bis 3 Stunden. Im Durchschnitt wird alle 20 Minuten ein Junges zur Welt gebracht, wobei die Austreibung eines Welpen wenige Sekunden bis zu 5 Minuten in Anspruch nimmt. Die Entwicklung wird detailliert beschrieben. Die Jungtiere sind mit 6 bis 18 Monaten selbständig.

Schlüsselwörter : Fischotter, *Lutra lutra*, Fortpflanzung

*Musée d'Histoire Naturelle et d'Ethnographie, 11 rue Turenne, 68000 COLMAR.

Courriel : fabrice.capber@tiscali.fr

A.Introduction

Alors que les informations quant à l'habitat, le comportement social, le régime alimentaire et les causes de la disparition de la loutre européenne (*Lutra lutra*) abondent, sa reproduction demeure une question particulièrement obscure. Les données à ce sujet sont rares. Pendant longtemps, les durées de la gestation et du cycle oestral sont restées des mystères. Avec la création de l'Otter Trust en Grande Bretagne par le couple Wayre en 1972, les premières réponses commencèrent à apparaître, les informations ne pouvant provenir que d'animaux captifs. Des accouplements se sont produits dans divers centres à travers l'Europe, mais souvent sans aucun suivi. Il est vrai qu'ils ont lieu principalement la nuit (Werner *et al.*, 1989 ; Shuter, comm. pers.). La situation est identique en ce qui concerne les mises bas qui se déroulent à l'abri des regards dans les catiches. Au centre de reproduction des loutres d'Hunawihir en Alsace, quelques accouplements ont pu être observés dans le grand bassin et la première mise bas de loutre européenne à avoir été suivie intégralement dans le monde s'y est déroulée en 1991. Cela fut rendu possible grâce à l'élaboration par Jean-Claude Renaud, directeur du parc à l'époque, d'une catiche artificielle recréant les conditions naturelles permettant ainsi d'observer, de photographier et de filmer toutes les étapes de la parturition au début du développement des loutrons.

B.Anatomie des organes reproducteurs

I.Anatomie génitale du mâle

Le tableau 1 montre les résultats de la dissection (réalisation pers.) de l'appareil génital de Nautilus, mort au centre d'Hunawihir le 26.01.96 à l'âge de 8 ans et 2 mois.

I.1.Le pénis

Il s'agit d'un pénis de type vasculaire commun aux carnivores, primates et périssodactyles. Ce type de pénis correspond à un coït lent (20 à 50 minutes). Il présente un os pénien ou baculum. Ce dernier est lisse, court mais robuste. Sa taille varie selon l'âge (figure 1). Il est pratiquement rectiligne et présente une concavité dorsale en son milieu. Il est plus mince d'avant en arrière, plus étroit vers l'extrémité distale, et sa section est triangulaire, parfois cylindrique. Sa face ventrale présente un sillon large s'amincissant vers l'avant. L'extrémité distale s'élargit et se termine par deux nodules, le gauche étant plus volumineux. La forme de ces nodules varie d'un animal à l'autre. Chez le jeune, le baculum est pratiquement rectiligne, l'extrémité distale étant simplement renflée avec une encoche en son milieu (figure 2). Divers auteurs rapportent des longueurs allant de 53 à 72.5 mm chez l'adulte, et 39 à 44 mm chez le jeune (Fairley, 1972 ; Carette-Pillot, 1947 ; Barishnikov *et al.*, 2003). Les diamètres varient de 4 mm (2 mm chez le jeune) pour l'extrémité distale, à 8.5 mm (5 mm chez le jeune) pour l'extrémité proximale. La largeur des nodules varie de 8.5 à 11 mm (4.5 à 6 mm chez le jeune). Fairley (1972) donne des poids de 1.21 à 5.37 g. L'os pénien de Nautilus (tableau 1) est bien plus gros puisqu'il mesure 76 mm, les diamètres des extrémités proximale et distale sont respectivement de 7 et 13 mm et la largeur de ses nodules est de 12 mm. Il pèse 7.5 g.

Figure 1 : baculum de la loutre européenne : 1 - vue latérale, 2 - vue dorsale, 3 - vue ventrale (Carette-Pillot, 1947).

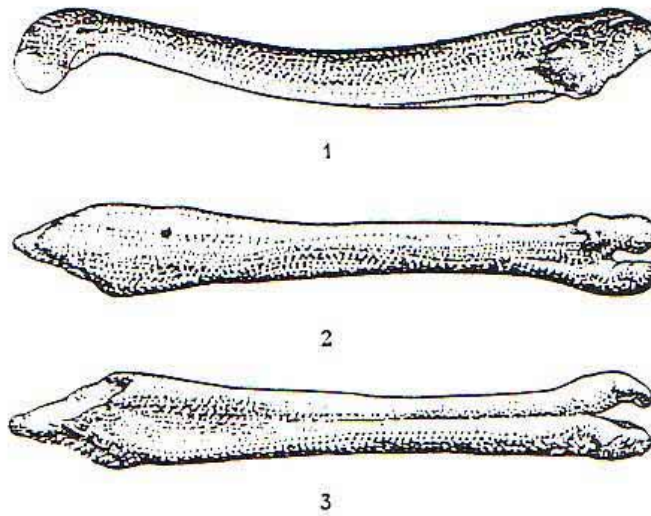
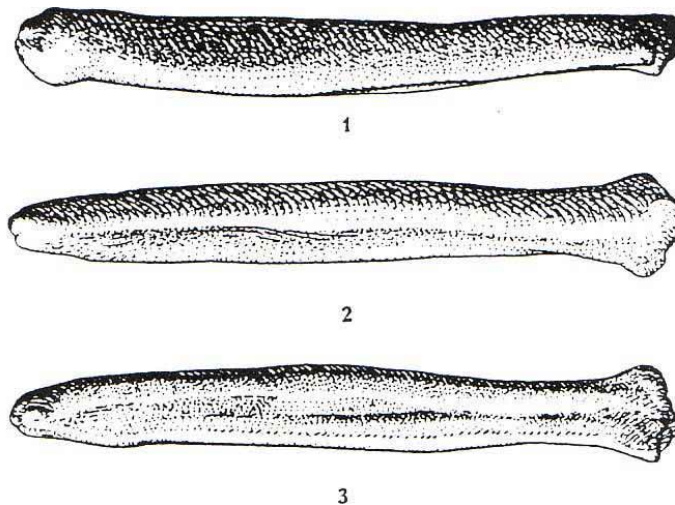


Figure 2 : baculum d'un jeune mâle : 1 - vue latérale, 2 - vue dorsale, 3 - vue ventrale (Carette-Pillot, 1947).



I.2. Les testicules et les canaux déférents

Les testicules de forme allongée se situent dans la paroi ventrale de part et d'autre du pénis. Le corps et la tête de l'épididyme sont placés respectivement dorsalement et crânialement. Les canaux déférents ont une paroi de 2 mm d'épaisseur et mesurent

environ 25 cm de long. Ils traversent l'anneau inguinal, passent en regard de l'arcade ischiatique et se dirigent crânio-dorsalement vers la vessie. Chez les animaux de moins de 2 ans ils ne dépassent pas 1.8 g. Après cette taille, leur poids augmente graduellement. Les testicules de Nautilus - âgé de plus de 8 ans - pèsent entre 4 et 5 g (tableau 1). Ils sont extra-abdominaux en permanence. Mais Sidorovich & Tumanov (1994) ont remarqué d'après l'analyse de 22 animaux de plus de 2 ans, que le poids des testicules varie selon la saison. C'est en été qu'il est le plus bas.

I.3. Les glandes annexes

Les canaux déférents (figure 3) se terminent par deux ampoules déférentielles réduites à de petits renflements de 17 mm de long avec une paroi de 3 mm d'épaisseur. La prostate est rudimentaire. Elle se situe dorsalement à l'urètre, entre les ampoules déférentielles. Elle mesure 10 mm de long et 5 mm de large. Les glandes bulbo-urétrales sont absentes.

Figure 3 : appareil uro-génital mâle de la loutre
(dessin E. Capber d'après la dissection de Nautilus).

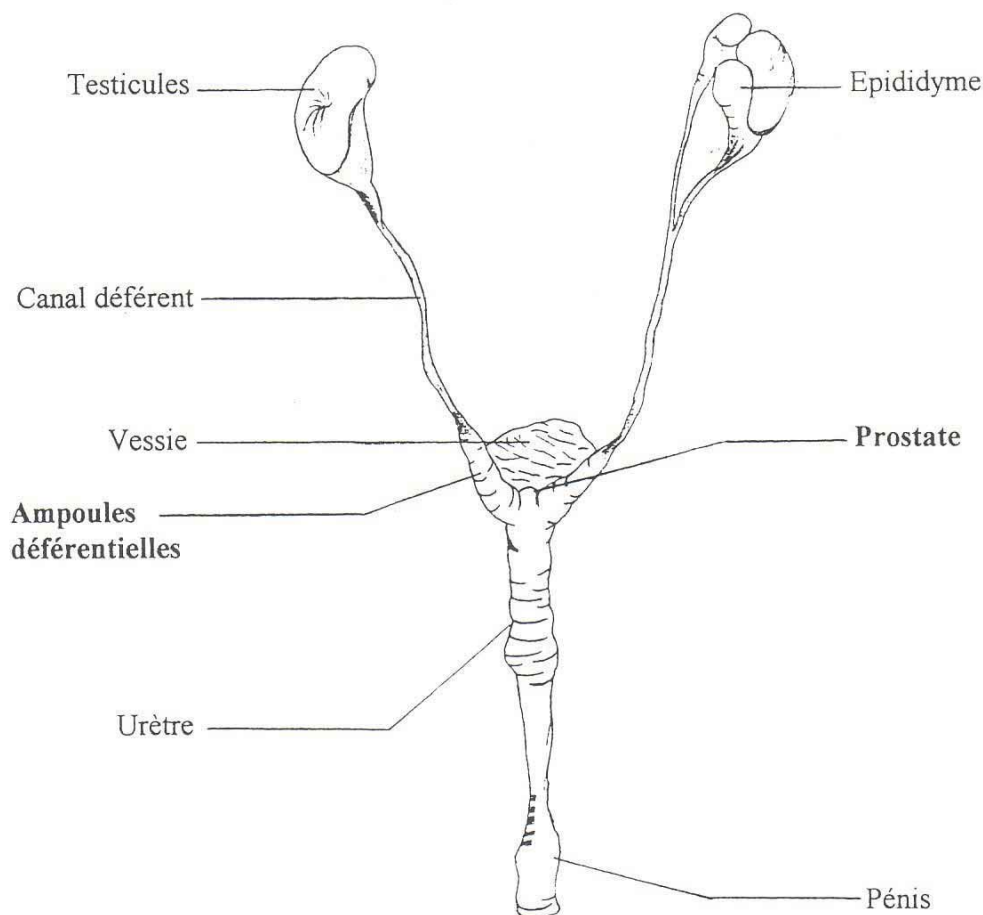


Tableau 1 : résultats de la dissection de l'appareil génital de Nautilus (8 ans et 2 mois).

	Os pénien	Testicules	Canaux déférents
Poids (g)	7,5	4-5 (avec les épididymes)	-
Longueur (mm)	76	19-21	250
Diamètre (mm)	7-13	14-15	35-40

N.B. Les dimensions des ampoules déférentielles et la prostate, trop petites, n'ont pas été évaluées.

II. Anatomie génitale de la femelle

II.1. Le clitoris

Le clitoris est doté d'un os très petit, courbe en son milieu et renflé à sa base. Cet os mesure environ 11 mm chez l'adulte et 7 mm chez le jeune (Van Bree & Chanudet, 1966). La dissection de Moustache (réalisation pers.) - morte au centre d'Hunawihir le 19.02.95 à l'âge de 7 ans et 3 mois - montrait un clitoris mesurant 13 mm (tableau 2). Son diamètre (à sa base) est d'environ 3 mm.

II.2. La vulve et le vagin

Les lèvres externes et internes de la vulve sont espacées de 5 à 6 mm et se referment en rosace. Le vagin débute par le vestibule et sa muqueuse présente de nombreux plis longitudinaux. Il mesure en moyenne 50 mm (Heggberget, 1988). Celui de moustache (tableau 2) mesure 65 mm.

II.3. L'utérus

C'est un utérus de type « bicornis subseptus ». Les cornes utérines sont aplaties dorso-ventralement et se rejoignent avant le corps utérin en une cavité utérine commune subdivisée par un septum médian (figure 4). Elles représentent 75% de la longueur totale de l'organe.

Selon les données obtenues par Heggberget (1988), elles mesurent entre 26 et 81 mm chez les femelles matures, 17 à 57 mm chez les autres. L'épaisseur de la paroi varie de 0.2 à 1.4 mm chez les immatures (moins de 2 ans), de 1.7 à 4.3 mm chez celles qui sont matures et actives (oestrus, ovulation récente, gestation), et de 0.9 à 2.8 mm chez celles qui sont inactives. Le diamètre externe varie en conséquence et mesure (Sidorovich & Tumanov, 1994) de 3.2 à 4.2 mm chez les impubères alors qu'il peut atteindre 5.2 mm après la puberté et 8.5 mm en période de reproduction. Le poids de l'utérus peut alors

passer de 440 g à plus de 3000 g. le corps utérin mesure de 8 à 21 mm (Zogall, 1992). Les tableaux 2 et 3 donnent les mesures obtenues sur différents animaux.

II.4. Les ovaires et les trompes utérines

Les ovaires se situent de part et d'autre de la colonne vertébrale en région lombaire (L5) caudalement par rapport aux reins. Ils sont logés dans une bourse ovarique riche en tissus adipeux. Le ligament ovarien propre étant très court, les ovaires sont proches de la corne utérine. L'infundibulum, l'ampoule et l'isthme ne sont pas visibles macroscopiquement. Le poids et la taille varient selon l'activité sexuelle. Ainsi, leurs dimensions s'échelonnent entre 4 et 11 mm pour la longueur, 3 et 5 mm pour la largeur et 2 et 4 mm pour la hauteur. Les ovaires des femelles immatures ne dépassent pas 100 mg. Chez les autres femelles, ils peuvent atteindre plus de 200 mg. L'ovaire gauche est fréquemment plus volumineux (Heggberget, 1988 ; Zogall, 1992).

Figure 4 : appareil uro-génital femelle de la loutre
(dessin E. Capber d'après la dissection de Moustache).

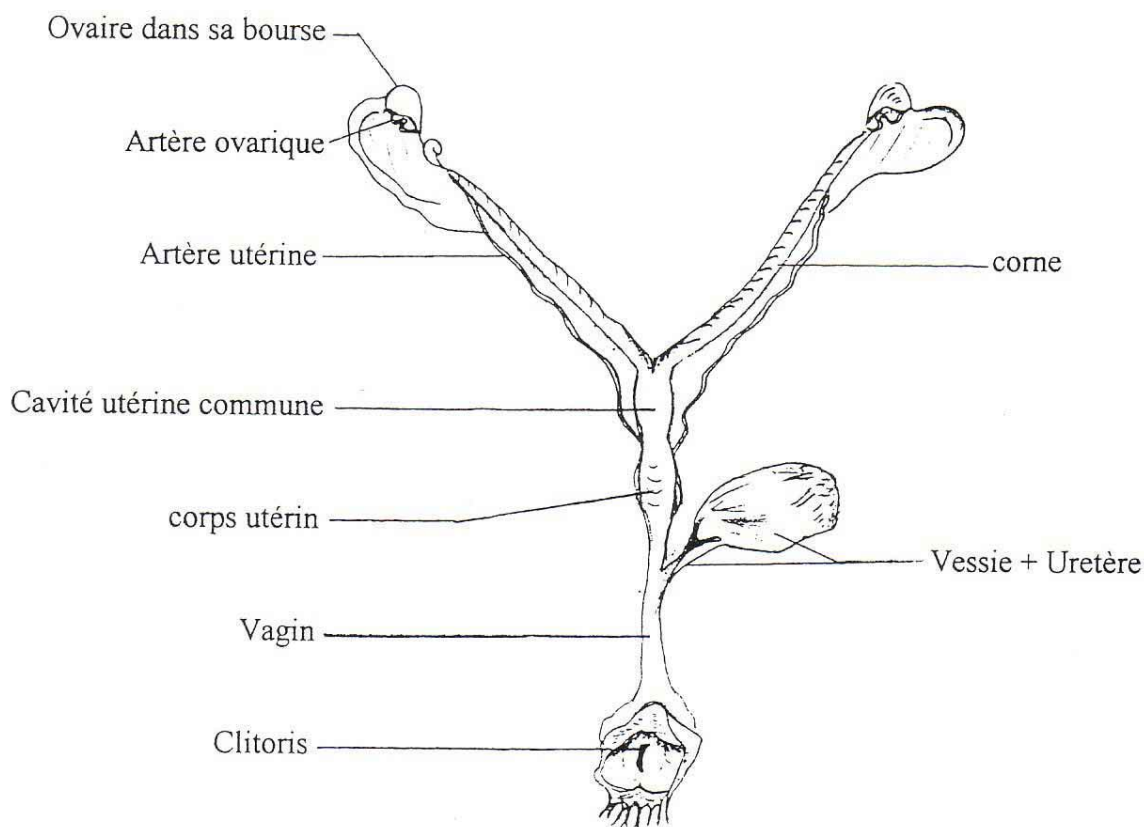


Tableau 2 : résultats de la dissection de l'appareil génital de Moustache (7 ans et 3 mois).

	Longueur (mm)	Diamètre (mm)
Ovaires	10	5
Cornes utérines	75	5
Corps utérin	20	8
Vagin	65	-
Clitoris	13	3

Tableau 3 : mesures des cornes et corps utérins de 5 loutres (Zogall, 1992).

Numéro de l'animal	Longueur des cornes utérines (mm)	Longueur du corps utérin (mm)
2	55	10
5	70	9
6	40	9
9	62	21
10	24	8

C. Le dimorphisme sexuel

Les loutres mâles sont plus grandes et plus lourdes que les loutres femelles (photo 1). On retrouve cette particularité chez tous les mustélidés. Les loutres femelles ont un poids inférieur à celui des mâles d'environ 28% (Robin, 1991). Moors (1980) propose deux hypothèses quant à la finalité du dimorphisme sexuel. La première est celle selon laquelle il réduirait la concurrence alimentaire. Les animaux de sexes opposés se nourriraient à partir de proies de tailles différentes, les femelles ayant tendance à manger celles de petite taille. Le type de proies ne change pas forcément. Mais cela n'a jamais été prouvé. On ne le considère donc pas comme un avantage primaire du dimorphisme. La seconde hypothèse repose sur l'économie d'énergie. Les femelles plus petites dépenseraient moins d'énergie pour se déplacer ou chasser. Cela est d'autant plus important qu'elles élèvent seules leur progéniture et peuvent alors y consacrer plus d'énergie. Les loutres ne vivant pas longtemps, il faut que chaque chance de reproduction soit un succès. De plus, seuls les mâles les plus grands et les plus forts gagnent les combats pour les femelles. Ce sont eux qui sont naturellement sélectionnés pour assurer la reproduction avec des chances de réussite beaucoup plus grandes. Le dimorphisme sexuel et la stratégie de reproduction sont intimement liés.

Photo 1 : jeune loutre mâle au parc d'Hunawihl (photo F. Capber).



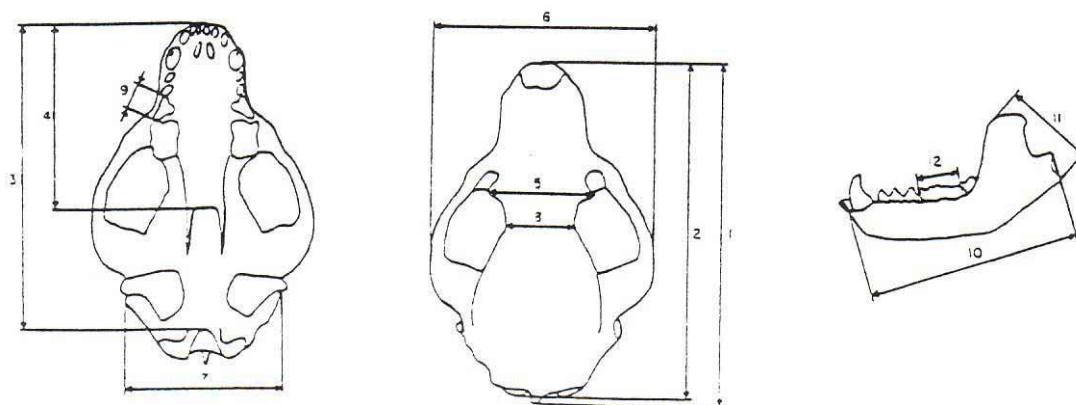
On a également beaucoup comparé les crânes dans le cadre de l'étude de ce dimorphisme. Le crâne des loutres (figure 5) est large. Son rétrécissement post-orbitaire est important (figure 6). Wiig (1986) a utilisé 12 mesures sur des crânes de loutres européennes et de blaireaux pour étudier le pourcentage de variation existant entre mâles et femelles. Ces mesures sont décrites sur la figure 6. Il en ressort que le rétrécissement post-orbitaire (8) est plus grand chez la loutre femelle. En fait, toute la région post-orbitaire est plus développée chez cette dernière. Les largeurs zygomatique (6) et mastoïdienne (7), plus importantes chez le mâle, sont en relation avec la longueur des carnassières, qui est plus grande. Les mâchoires inférieures (10) et les longueurs condylo-basale (2) et basilaire (3) sont également plus grandes chez le mâle. Le dimorphisme

sexuel au niveau du crâne est donc davantage dû à la taille qu'à la forme de ce dernier chez la loutre, le crâne des mâles étant plus grand (Zejda & Voskar, 1987). Cela est surtout lié au développement plus important des muscles masticateurs et du cou chez les mâles. Ils ont une musculature masticatrice très puissante à l'instar de nombreux carnivores aquatiques. Cette différence est plus significative dans la prise de nourriture que dans le comportement reproducteur. Elle va dans le sens de la première hypothèse de Moors, les mâles peuvent dévorer des proies plus coriaces.

Figure 5 : crâne de la loutre européenne *Lutra lutra*.



Figure 6 : différentes mesures du crâne illustrées à partir d'un crâne de blaireau (*Meles meles*) : 1 - longueur du profil, 2 - longueur condylo-basale, 3 - longueur basilaire, 4 - longueur palatine, 5 - largeur post-orbitale, 6 - largeur zygomatique, 7 - largeur mastoïdienne, 8 - rétrécissement post-orbitaire, 9 - longueur de PM4, 10 - longueur mandibulaire, 11 - hauteur mandibulaire, 12 - longueur de M1 (Wiig, 1986).



D. La physiologie de la reproduction

I. La sexualité du mâle

I.1. L'âge moyen de la puberté

La plupart des auteurs s'accordent pour dire que les mâles sont pubères à partir de l'âge de 2 ans (Jenkins & Harper, 1982 ; Bouchardy, 1986 ; Sidorovich, 1994 ; Tumanov, 1994). Certains sont plus précoces. Wayre a rapporté, à l'Otter Trust, un jeune

mâle mature à l'âge de 17 mois seulement (Jefferies, 1987). Au centre d'Hunawihhr, le plus jeune mâle fécond était âgé de 2 ans et 9 mois (tableau 4). Avant cet âge, des accouplements sont observés, mais ils ne sont jamais féconds. En fait, il faut souvent attendre jusqu'à 2 ans et demi voire 3 ans pour atteindre une pleine activité sexuelle. Dans la nature, il est très rare de trouver des mâles matures jeunes en raison de la dominance de ceux plus âgés.

La puberté est marquée par le début de la spermatogénèse avec l'apparition de spermatozoïdes dans la lumière des tubes séminifères. D'autres phénomènes sont également remarquables. Les glandes anales, qui jouent un rôle important dans le comportement sexuel, voient leur taille croître jusqu'à l'âge d'environ 22 mois (Jenkins & Harper, 1982). De même, le baculum dépasse 53 mm et prend à sa forme définitive incurvée (cf. supra) à partir de cette période. Enfin, la puberté coïncide avec un poids moyen supérieur à 5,5 kg (Fairley, 1972) ou 7 kg (Jefferies, 1987).

Tableau 4 : âge des mâles à leur premier accouplement fécondant au centre d'Hunawihhr.

	Rex	Hardy	Nautilus
Age	2 ans 9 mois	2 ans 10 mois	5 ans 3 mois*

*Non significatif, il n'avait pas été mis en présence d'une femelle plus tôt.

I.2.La spermatogénèse

Les testicules ne sont pas développés chez les loutres de moins de 1 an. Les tubes séminifères sont peu développés, ils n'ont qu'un seul rang composé de cellules de Sertoli et de spermatogonies de type I. A partir de 2 ans, les mitoses sont plus importantes dans l'épithélium germinale des tubules. Des spermatocytes de type I et II sont présents. Puis, la spermatogénèse s'intensifie, des spermatides sont formés et des spermatozoïdes envahissent la lumière des tubes séminifères (Sidorovich & Tumanov, 1994). A partir de 2 ans, les mâles sont prêts à une activité sexuelle à tout moment.

I.3.Les variations de l'activité sexuelle

La martre, la fouine, le vison et le putois présentent une activité saisonnière avec une période fécondante courte (Audy, 1974). La loutre, comme la belette, le blaireau et la genette, a une activité sexuelle permanente (Fairley, 1972 ; Cabrit, 1984 ; Sidorovich, 1994). Mais, si le mâle est apte à se reproduire quelle que soit l'époque de l'année, il ne l'est pas avec la même intensité. Sidorovich & Tumanov (1994) ont remarqué que chez certains mâles, les tubes séminifères sont remplis de spermatozoïdes, alors que chez d'autres, ces derniers sont rares et l'épithélium germinale est en régression. Il existe donc des périodes de repos sexuel. Aucun lien n'a été établi entre ce repos sexuel et une

quelconque période de l'année. Pechlaner & Thaler (1983) avaient remarqué que les scrotums et testicules des mâles, retirés des enclos des femelles avant la mise bas, avaient diminué de moitié. Ils avaient retrouvé leur taille initiale au bout de quelques jours après le retour dans l'enclos. Aussi longtemps que mâles et femelles restent ensemble, la taille demeure inchangée. Il semblerait que l'influence de la présence ou non de la femelle soit primordiale pour expliquer les variations de l'activité sexuelle observée chez le mâle.

I.4. Les mécanismes de contrôle

Les mécanismes de contrôle font intervenir l'axe hypothalamo-hypophysaire et les hormones impliquées (F.S.H., L.H., Gn.R.H.), ainsi que la fonction endocrine des testicules (androgènes). Chez la martre, la fouine et le vison, l'augmentation de la durée du jour induit une reprise d'activité (Audy, 1974). Comme nous avons vu précédemment qu'il n'y a pas de variation saisonnière dans la sexualité de la loutre mâle, il est fort probable qu'il n'existe aucun mécanisme de photorégulation avec des substances du type de la mélatonine. Le mâle subit également l'influence des phéromones sécrétées par la femelle (cf. infra).

II. La sexualité de la femelle

II.1. L'âge moyen de la puberté

Selon de nombreux auteurs (Pechlaner & Thaler, 1983 ; Bouchardy, 1986 ; Heggberget, 1988 ; Mohr, 1990 ; Tumanov, 1994...), les femelles atteignent la puberté entre 2 et 3 ans. Au centre d'Hunawühr, la plus jeune femelle mature avait 2 ans, 7 mois et 11 jours (Mercier, comm. pers.), alors qu'à l'Otter Trust (Jefferies, 1987), elle avait 1 an et 10 mois. Cependant, à l'instar des mâles, c'est seulement après 3 ans qu'elles atteignent leur pleine activité sexuelle. Leur poids moyen est alors de 3,8 kg (Fairley, 1972). Les glandes anales ont atteint leur développement maximal, et à part le comportement d'oestrus, aucune autre modification n'est visible. La durée de vie reproductrice est de 7 ans en moyenne, la femelle reproductrice la plus vieille connue avait 11,5 ans (Wayre, 1995). Au parc d'Hunawühr, la plus vieille reproductrice avait 9 ans, 3 mois et 8 jours (Mercier, comm. pers.).

II.2. L'ovogénèse

Avant l'âge de 2 ans, les ovaires sont immatures. L'épithélium germinatif est fin et le tissu interstitiel compact. Des follicules primordiaux, primaires et secondaires sont présents dans une bande étroite près de la surface des ovaires. Leurs tailles varient de 0,1 à 0,9 mm. Il existe également des follicules tertiaires (cavitaires) pouvant atteindre 2,1 mm. Les ovaires des femelles matures sont plus gros. Ils présentent un tissu interstitiel vacuolé avec de nombreux vaisseaux. Des follicules tertiaires et des follicules de De Graaf entourés d'une thèque ainsi que des follicules en régression sont présents. Les plus grands follicules peuvent atteindre 3,6 mm (Fairley, 1972 ; Heggberget, 1988 ; Sidorovich & Tumanov, 1994). Le tableau 5 résume la taille des follicules en fonction de leur stade.

Tableau 5 : taille (en mm) des follicules ovariens en fonction de leur stade.

	Follicules primordiaux	Follicules immatures	Follicules matures (maximum)	Follicules en régression
Fairley, 1972	-	0,40-0,60	1,16-1,86 (3,3)	-
Heggberget, 1988	0,10	0,10-0,80	0,80-2,10 (3,6)	-
Sidorovich & Tumanov, 1994	0,15-0,20	0,50-0,90	1,10-1,70	<0,45

II.3. Le cycle oestral

II.3.1. La description du cycle

Le prooestrus est caractérisé par la maturation des follicules. Ceux-ci ont des tailles allant de 1,1 à 2,1 mm. L'épithélium vaginal comporte 6 à 8 rangées de cellules. Seules les rangées superficielles présentent des cellules kératinisées. Les lumières du corps et des cornes de l'utérus sont visibles. Les parois sont épaissies et du sang en petite quantité est présent (Sidorovich & Tumanov, 1994).

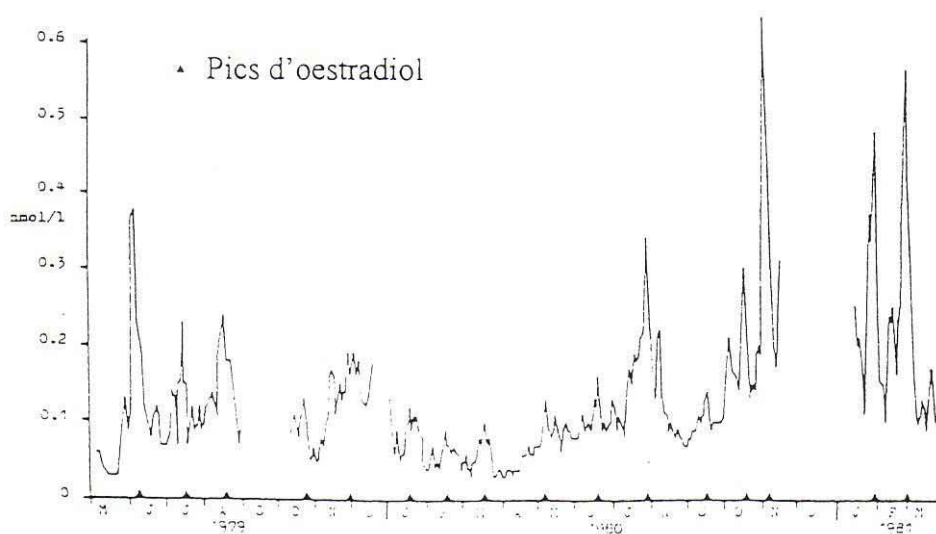
Au cours de l'oestrus, l'épithélium germinatif a plus de 5 mm d'épaisseur. Des follicules de De Graaf prêts à ovuler et des follicules ovulés au stade initial de corps jaune sont présents. Ils ont tous une taille supérieure à 3 mm. L'épithélium vaginal comporte 10 à 12 rangées de cellules, celles kératinisées étant prêtes à se détacher. La cavité utérine est étalée, les parois très épaissies et du sang mélangé à des sécrétions glandulaires présent (Heggberget, 1988 ; Sidorovich & Tumanov, 1994). Selon Herbert (1981) l'ovulation serait provoquée par le coït. Mais cela a été uniquement prouvé chez d'autres mustélidés tels le vison et la belette (Cabrit, 1984 ; Finck, 1992). Enfin, selon Heggberget (1994), 65% des ovules finiraient par la mort des oeufs ou des embryons.

Les corps jaunes, au nombre de 1 à 5, se développent au cours du posteoestrus et persistent tout au long de la gestation. Ils mesurent 2,5 à 4,3 mm sur 3 à 3,9 mm. Ils sont entourés de tissu fibreux et se situent plutôt vers le centre de l'ovaire. Certains ont une forme de haricot, d'autres sont irréguliers. Après la parturition, ils dégénèrent rapidement en corps blancs. Ces derniers, pauvres en cellules et en tissus fibreux (contrairement à ceux de la loutre de mer), sont entourés de nombreuses artérioles (Heggberget, 1988).

II.3.2. La durée du cycle

Les données sur la durée du cycle sont rares. Il est difficile de suivre le cycle d'un animal sauvage sans le perturber. Wayre (1979) estime la durée du cycle entre 40 et 45 jours avec des chaleurs durant 14 jours, alors que Gorman *et al.* (1983 "in" Mason & Macdonald, 1986), l'évalue entre 30 et 40 jours. Les observations faites au centre d'Hunawihir laissent supposer que l'oestrus dure 1 à 2 jours maximum (cf. infra § III.L'accouplement). Mais la seule véritable étude faite à ce sujet est celle de Trowbridge de l'Université d'Aberdeen en 1983. Il a dosé quotidiennement les taux de 17 bêta-oestradiol dans les urines d'une loutre pendant plusieurs mois. Ces taux reflètent l'activité sécrétrice ovarienne. Il a relevé 16 pics d'oestradiol en 23 mois (figure 7) et évalué la durée du cycle à 36 jours, plus ou moins 10 jours, avec des valeurs extrêmes de 17 et 51 jours. La durée du cycle la plus probable évolue dans la fourchette de 30 à 40 jours.

Figure 7 : taux de sécrétion de 17 bêta-oestradiol dans les urines d'une loutre au cours de plusieurs mois (Trowbridge, 1983).



II.4. Les variations de l'activité sexuelle

Le travail de Trowbridge montre clairement qu'il n'existe aucune variation saisonnière dans la production d'oestradiol. Actuellement, tous les auteurs s'accordent à dire que la loutre est une espèce à polyoestrus non saisonnier (Jenkins & Harper, 1982 ; Pechlaner & Thaler, 1983 ; Mason & Macdonald, 1986 ; Hainard, 1987 ; Sidorovich, 1991 ; Tumanov, 1994...). Brehm écrivait déjà en 1878 : " les loutres n'ont pas de saison

de rut bien déterminée : à toute saison de l'année, on trouve des petits ». Mais si les accouplements peuvent avoir lieu toute l'année, il semble que les naissances n'aient lieu que lorsque la nourriture est abondante. Les naissances en hiver sont plus rares dans la nature. Cela avait d'ailleurs amené certains à penser que la loutre pouvait avoir un cycle saisonnier. Selon Heggberget (1988), la présence de glace repousse les reproductions au printemps et à l'été, alors que là où il n'y a pas de glace, les naissances sont réparties tout au long de l'année. Il ne s'agit pas d'une nidation différée qui n'existe pas chez la loutre européenne comme nous le verrons par la suite (cf. infra), mais d'une adaptation de la reproduction à la disponibilité des proies. Ruiz-Olmo (1994) fait les mêmes observations en Espagne et souligne que les loutres sont en mauvaise condition en hiver avec peu de réserves en graisse, et ont de ce fait des taux de reproduction faibles. En effet, la reproduction nécessite des matières grasses comme source d'énergie et pour la fabrication du lait. Ce phénomène est confirmé par Barus & Zejda (1981) en République Tchèque et par Prigioni (1994) en Italie. On le retrouve également en Suède, en Norvège et aux Pays-Bas (Kruuk *et al.*, 1987).

Ce lien entre le pic saisonnier des naissances et la quantité de nourriture n'est pas évident partout. En Grande Bretagne (figure 8), les naissances sont réparties régulièrement au cours de l'année alors qu'aux Iles Shetland, elles se regroupent en été (Hewson, 1969 ; Kruuk *et al.*, 1987). Dans les régions côtières des Iles Shetland, 85% des naissances ont lieu en été alors que le poisson est présent toute l'année. Cela peut s'expliquer par le fait qu'en été, la biomasse de poisson plus importante satisfait aux besoins importants pour la lactation de la mère. Les jeunes seront capables de se nourrir seuls, dès l'automne, même si les poissons sont moins nombreux. En plus, en hiver les poissons marins ont tendance à disparaître dans les profondeurs. Les naissances réparties tout au long de l'année en Grande Bretagne peuvent s'expliquer quant à elles, soit par le fait qu'il n'y a pas de problème de source de nourriture (absence de glace par exemple), soit que ce problème existe mais que les loutres ont trouvé une solution, mais laquelle? Ce qui est certain, c'est que la stratégie du polyoestrus continu répond aux variations saisonnières de différentes manières et diminue ainsi les risques. Tout est alors possible. Cependant, la majorité des populations se reproduit quand la situation est favorable. C'est une véritable synchronisation dont on ignore le mécanisme. Est-ce directement lié aux proies? S'agit-il d'une mortalité des œufs, des embryons ou des loutrons? Cette dernière hypothèse a été soulevée par Jenkins (1980). Il pense qu'une grande majorité des jeunes nés en hiver ne survivent pas. Quoi qu'il en soit, on ne devrait donc pas retrouver ce phénomène en captivité contrairement à ce que tend à démontrer le cas du centre d'Hunawihl (tableau 6). En fait, le nombre de naissances n'est pas significatif puisqu'à L'Otter Trust, où plus de 180 loutres sont nées, la répartition est plus équitable.

Figure 8 : répartition des naissances dans divers pays (abscisse : % des naissances, ordonnée : mois) (Kruuk *et al.*, 1987).

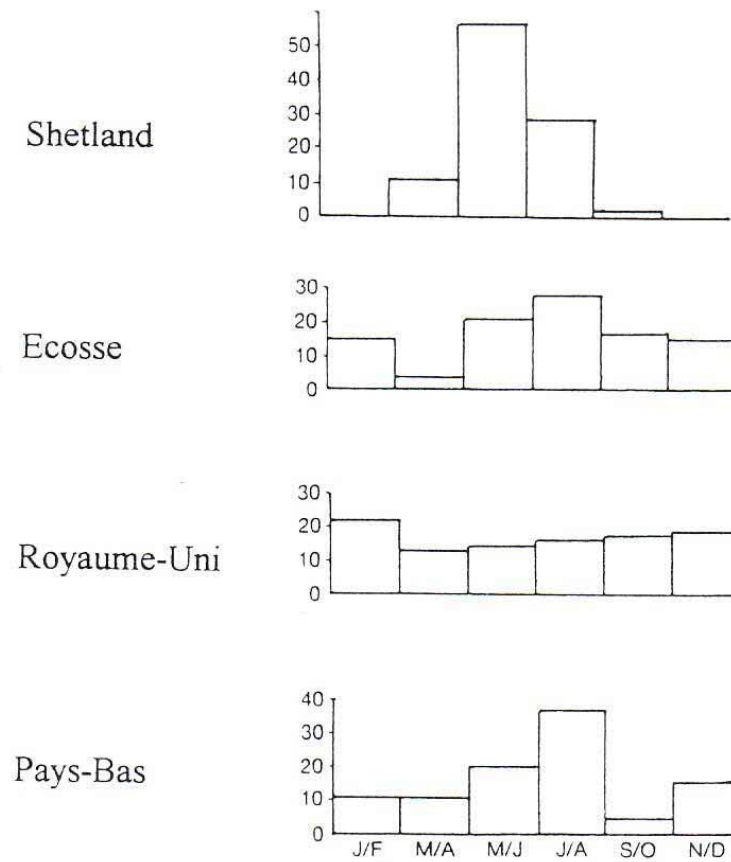


Tableau 6 : périodes des mises bas au centre d'Hunawihhr (1991 à 2004).

Mois	Nombre de mises bas
Janvier	0
Février	0
Mars	0
Avril	6
Mai	1
Juin	4
Juillet	1
Août	1
Septembre	4
Octobre	4
Novembre	2
Décembre	2

II.5. Les mécanismes de contrôle

L'axe hypothalamo-hypophysaire et ses hormones (F.S.H., L.H., Gn.R.H) ainsi que l'oestradiol et la progestérone sont à la base des mécanismes de contrôle de l'activité sexuelle. L'oestradiol, sécrétée par les ovaires sous l'action de la F.S.H. sur les cellules de la granulosa, est responsable de la manifestation de l'oestrus. Son rythme de sécrétion détermine la durée du cycle oestral (Trowbridge, 1983). Des phéromones, comme chez le mâle, jouent un rôle dans la régulation du cycle. Pendant la lactation, la femelle ne revient pas en chaleur même si on enlève les petits. Mais si on la met en présence d'un mâle, la maturation folliculaire s'accélère, et un accouplement peut se produire 50 jours après la mise bas. Il n'existe aucune photorégulation, mais les pics de naissances saisonniers dans certaines régions laissent à penser qu'il s'exerce une influence du milieu. Les poissons libèrent, lors du frai, des hormones qui pourraient avoir un effet direct sur le cycle des loutres (Pechlaner & Thaler, 1983). On ne connaît pas l'influence de la température.

III. L'accouplement

III.1. Les parades amoureuses

Tout accouplement est précédé de parades amoureuses. Celles-ci peuvent se dérouler sur terre ou dans l'eau. Mâles et femelles vivent séparément le reste du temps. Selon le cas la femelle qui prend en premier la possession des lieux, peut accepter le mâle dès la première rencontre ou seulement après une période de refus, mais parfois le refus est total. Tout d'abord, le mâle est attentif à la femelle, il reste près de la catiche et l'appelle. Parfois, il inspecte cette dernière sans y rester trop longtemps. La femelle se roule dans l'herbe ou dans sa catiche. Puis, les animaux engagent de véritables jeux nuptiaux. Ils débutent avec de l'agressivité de la part de la femelle qui, menaçante, tente de mordre son partenaire. Ils se poursuivent et se cachent dans l'enclos ou dans le bassin. Ils poussent des gémissements, des cris forts et des sifflements aigus. Ils s'attrapent par les pattes avant, roulent ensemble, se lèchent ou se frottent les museaux l'un contre l'autre. Ils se nettoient la tête et le cou mutuellement, invités par l'un ou par l'autre, ou simultanément. Dans l'eau, ils s'enlacent, nagent et ondulent ensemble. Parfois, ils prennent des positions d'accouplement. Des sécrétions des glandes anales se produisent chez les deux animaux. Le mâle sent la région génitale de sa partenaire. Ils ne paraissent pas dérangés par les visiteurs, ni par les autres loutres ou loutrons présents parfois. Il arrive cependant qu'un bruit arrête toute activité. La plupart du temps, les jeux se prolongent jusqu'au crépuscule. La femelle pousse alors des cris plus doux. Tous ces jeux sont entrecoupés par de véritables accouplements. Cependant, si les partenaires passent trop de temps ensemble, s'ils dorment dans le même abri, le jeu l'emporte et les accouplements restent inféconds. Il est souvent nécessaire de les séparer plusieurs mois, leur remise en contact s'avérant alors généralement fructueuse. C'est donc un problème pour les animaux maintenus captifs, car faute de place, ils restent ensemble et s'habituent les uns aux autres.

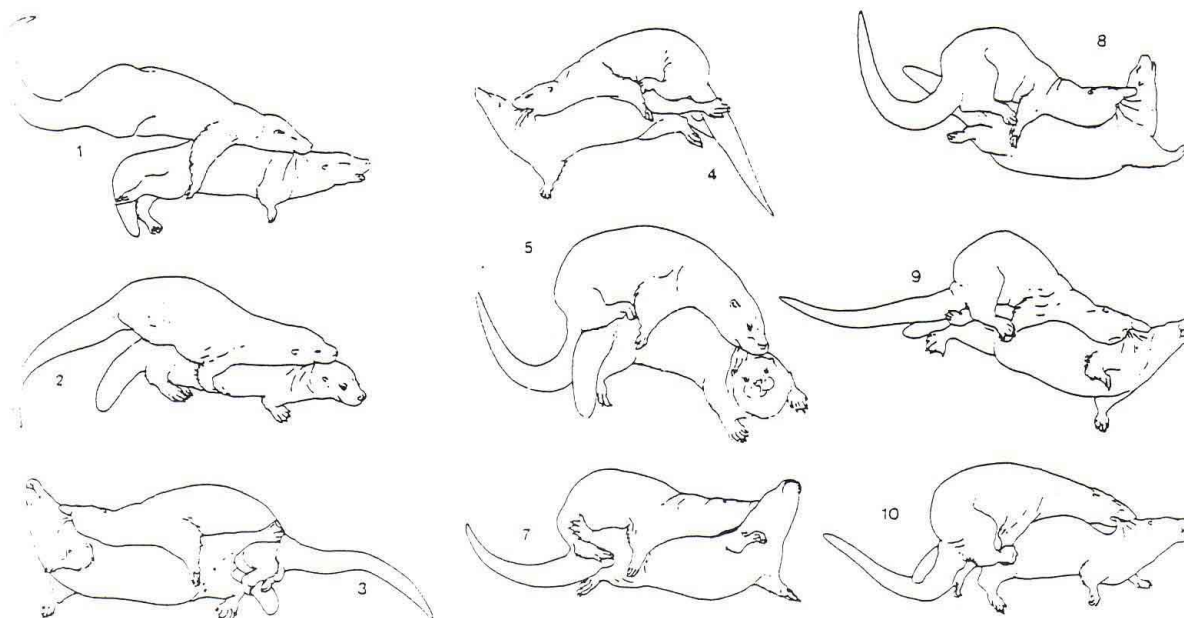
Dans la nature, même pendant les périodes de rut, les animaux ne partagent pas le même gîte. Le mâle reste dans un rayon de 500 m autour de la femelle qui se cantonne à une centaine de mètres d'un cours d'eau (Green *et al.*, 1984). On peut voir les animaux se poursuivre dans la végétation, la femelle pouvant suivre le mâle sur de longues distances (Cabrit, 1984). On entend des ronronnements, des grognements, des cris aigus et des sifflements (Brehm, 1878).

III.2.L'accouplement proprement dit

III.2.1.Sur terre

Contrairement aux parades amoureuses, les accouplements sur terre sont rares. On peut penser que le manque de place dans des enclos exigus en soit à l'origine. Pechlaner & Thaler (1983) ont décrit un tel accouplement observé au zoo d'Innsbruck (Figure 9). Le mâle saisit des dents sa partenaire au cou pour ne plus la lâcher (1). Il lui serre le thorax de ses membres antérieurs (2). Les deux animaux roulent d'un côté puis de l'autre. Au bout d'un moment, la femelle ne cherche plus à fuir. Puis, l'intromission a lieu, le mâle balance ses membres postérieurs sur les hanches de la femelle, pendant que celle-ci rampe sur le sol (3-4). Ils roulent et font des tours entiers, la femelle se retrouve alors par moment sur son partenaire (5-7). Avec des mouvements violents des hanches, le mâle se cramponne plus en avant, s'aidant de ses doigts pour s'agripper (8-10).

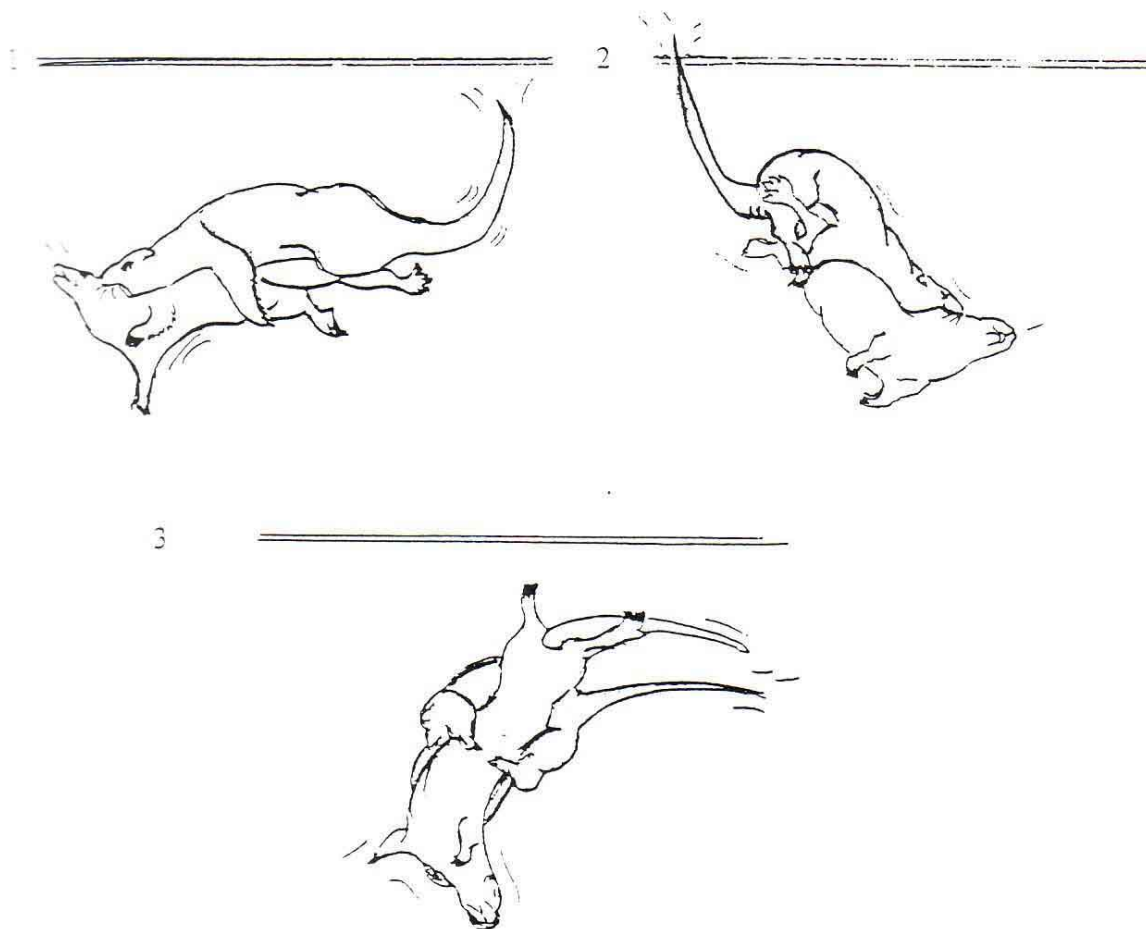
Figure 9 : accouplement sur terre (Pechlaner & Thaler, 1983).



III.2.2. Dans l'eau

Les accouplements observés dans l'eau ont été nombreux au centre d'Hunawihr (figure 10). Ils ne se produisent que lorsque la femelle fait le premier pas, et non l'inverse. Elle invite le mâle par des couinements. Puis ce dernier, comme lors de l'accouplement sur terre, monte sur son dos, lui mord la nuque et l'enserme avec ses membres antérieurs (1). Ils ne font qu'un, le mâle entraînant continuellement sa partenaire sous l'eau pendant de longues secondes (2). Cette dernière cherche à remonter pour respirer. Lorsqu'ils ressortent, elle pousse des cris forts et aigus, manifestant ainsi son mécontentement pour avoir été maintenue trop longtemps sous l'eau. Elle se débat beaucoup, elle rejette le mâle de coups de pattes violents, mais celui-ci ne lâche pas prise. Puis, au bout d'un moment, tout se calme, le mâle place sa queue à la droite de celle de la femelle le plus souvent, projette ses membres postérieurs vers l'avant pour s'agripper et l'intromission a lieu (3). La femelle se laisse faire sans toutefois rester immobile. Le mâle perd le contact à plusieurs reprises sans jamais lâcher prise. La fin de l'accouplement est marquée par les débats violents et les cris aigus de la femelle. Après leur séparation, ils se remettent à jouer.

Figure 10 : accouplement dans l'eau observé au centre d'Hunawihr (dessin E. Capber).



III.2.3. La copulation

Le coït se traduit par 10 à 30 mouvements de bassin. Il peut être réitéré plusieurs fois d'affilé, le mâle perdant le contact avec la partie génitale de la femelle entre chaque occasion. Harper & Jenkins (1981) ne pensent pas que l'éjaculation a lieu à chacune de ces occasions. Sur terre, le mâle a de la peine à garder le contact génital en permanence au cours du coït, alors que dans l'eau, il n'est jamais perdu.

III.3. La durée et la fréquence des accouplements

La durée de l'accouplement varie de 10 à 50 minutes (Tableau 7). Au centre d'Hunawihhr, la durée record est de 65 minutes (Rex et Schpoune le 09.08.96). L'accouplement sur terre dure généralement moins longtemps.

Tableau 7 : durée de l'accouplement chez la loutre.

Source	Durée
Grassé, 1969	environ 50 minutes
Harper & Jenkins, 1981	10 à 25 minutes
Pechlaner & Thaler, 1983	47 à 50 minutes
Cabrit, 1984	environ 20 minutes
Centre d'Hunawihhr (de 1991 à 1996)	10 à 45 minutes (record : 65 minutes)

Plusieurs accouplements peuvent avoir lieu dans une même journée. Ils se succèdent à des intervalles allant de quelques minutes à quelques heures. On peut en observer du matin jusqu'au soir. Entre chaque accouplement, les parades reprennent. De nouveaux accouplements peuvent se produire le lendemain. La période de réceptivité de la femelle semble donc durer 1 à 2 jours maximum. Des accouplements peuvent aussi se succéder avec des intervalles de 11 à 13 jours (tableau 8) jusqu'à ce qu'ils soient féconds. Lorsqu'ils sont féconds, la femelle refuse le mâle définitivement, malgré l'intérêt qu'il continue à lui porter. La durée des accouplements inféconds n'est pas significativement différente de celle des autres. L'intervalle précédent peut s'expliquer par le fait qu'il n'y ait pas eu ovulation, que le coït ait eu lieu ou non, ou bien, que l'ovulation n'ait pas été suivie d'une fécondation par défaut d'éjaculation ou mauvaise qualité du sperme. De plus, cela suppose que la durée du cycle serait beaucoup plus courte que ce qui a été énoncé précédemment (rappel : 30 à 40 jours). Cependant, le mâle en question (Rex) est très entreprenant, et nous avons vu (cf. supra) que la présence d'un mâle peut accélérer la maturation folliculaire et donc influencer sur la durée du cycle. Mais ce qui s'est passé avec ce mâle ne se serait peut-être pas produit avec un animal plus calme.

Tableau 8 : intervalle entre deux accouplements, le premier étant infécond, pour 2 couples (1 : Rex et Moustache, 2 : Rex et Schpoune), au centre d'Hunawihir.

Numéro du couple	Intervalle (en jours)
1	13
1	11
1	12
2	11
2	12

Les nouveaux accouplements ne surviennent pas directement après la parturition. En moyenne (tableau 9), ils interviennent 10 mois après la mise bas, soit 12 mois après l'accouplement fécond précédent (la gestation dure environ deux mois). Ce phénomène, que l'on retrouve dans la nature (Jenkins, 1986), n'autorise qu'une portée par an. Pendant ces 10 mois, la femelle élève ses petits et refuse le mâle. Les petits restant plus d'un an auprès de leur mère, les accouplements suivants ont lieu en leur présence sans que cela ne pose de problèmes. Mais si les petits disparaissent prématurément, un autre accouplement peut avoir lieu dans les 50 jours suivant la mise bas.

Tableau 9 : intervalle entre la mise bas et le premier accouplement suivant pour 3 femelles au centre d'Hunawihir.

Nom	Intervalle
Moustache	7 mois et 20 jours 11 mois et 20 jours 10 mois et 20 jours
Rowena	10 mois 12 mois 11 mois et 5 jours
Schpoune	11 mois 9 mois et 15 jours 12 mois

III.4. Le rôle des phéromones

La rencontre est favorisée par le marquage du territoire par les urines dans les épreintes et surtout les sécrétions visqueuses des glandes anales plus développées lors du rut. Les deux individus s'informent ainsi sur leur état. La périodicité de sécrétion coïncide avec le cycle oestral (cf. supra), le mâle alors stimulé, sécrète également (Bouchardy, 1986 ; Struyf, 1987). L'information donnée par les urines est de courte durée. Les phéromones produites par les glandes anales, mais aussi par les sécrétions vaginales, agissent plus longtemps. Ces phéromones, responsables de l'attraction sexuelle, ne sont pas les mêmes que celles responsables de la synchronisation des cycles ou de la relation mère-petit (Wilson "in" Demontoy-Bomsel, 1983).

IV. La gestation

IV.1. La nidation

Contrairement à ce que certains ont pu penser (Herter, 1972 et Jürgensen, 1974 ; Danilov & Tumanov, 1975), il n'y a pas de nidation différée chez la loutre européenne, alors qu'elle existe chez d'autres mustélidés tels la martre, l'hermine, le blaireau, le vison ou la fouine (Cabrit, 1984), mais également chez la loutre canadienne (*Lutra canadensis*) et la loutre de mer (*Enhydra lutris*) (Walker, 1964 ; Kruuk *et al.*, 1987 ; Chabat, 1995). Chez la loutre canadienne par exemple, les petits naissent en mars quelle que soit la date d'accouplement, la gestation pouvant dépasser 350 jours (Best, 1962). Mais chez la loutre européenne, on n'a jamais trouvé, ni de corps jaunes au repos comparables à ceux décrits chez la loutre canadienne, ni de blastocytes chez des femelles en périodes pré-implantatoires (Heggberget, 1988).

IV.2. La placentation

Il s'agit d'une placentation zonaire, endothélio-choriale, déciduée (Bonnin-Lafargue, 1964 "in" Rio, 1992 ; Cabrit, 1984). L'expulsion est donc suivie d'hémorragies. Chaque loutron est à l'origine d'une cicatrice placentaire (Fairley, 1972). Les embryons sont portés équitablement dans chacune des cornes (Sidorovich & Tumanov, 1994).

IV.3. La durée de la gestation

Différents auteurs ont donné une durée de gestation allant de 51 à 74 jours (tableau 10). Mais on sait désormais que cette fourchette peut largement être réduite. En effet, la durée réelle est de 58 à 60 jours. Des gestations de durées supérieures ou inférieures sont rares. Les erreurs d'évaluation sont certainement dues au fait qu'il est difficile de déterminer avec précision le moment exact de la fécondation, les accouplements se succédant souvent pendant 48 heures.

IV.4. Les signes de la gestation

Après 20 jours de gestation, les 4 mamelles abdominales sont bien visibles, la paire thoracique restant souvent cachée dans la fourrure. A 25 jours, la femelle commence à tapisser la catiche avec de l'herbe. A 40 jours, la vulve est gonflée et les tétines qui ont grossi, sont bien apparentes. A 45 jours, le ventre est légèrement arrondi, les mamelles sont grosses et les tétines très nettement visibles, notamment lorsque la loutre va dans l'eau, car le poil est collé à la peau.

Tableau 10 : durée de la gestation de la loutre européenne (en jours).

Source	Durée
Cocks, 1881 “in” Broyer & Erome, 1982	61 à 63
Ognew, 1959	63 à 70
Walker, 1964	60 à 61
Wayre, 1979	61 à 74
Reuther, 1980	environ 62
Pechlaner & Thaler, 1983	58 à 60
Nowak & Paradiso, 1983	60 à 63
Bouchardy, 1986	environ 60
Shilo, 1989	51 à 72
Centre d’Hunawihhr, 2004	58 à 60

IV.5.La taille des portées

La taille des portées varie suivant les auteurs (tableau 11) de 1 à 6, la fourchette de 2 à 4 étant le plus couramment citée. En moyenne, il naît 1,5 à 2,8 loutrons par portée. Au centre d’Hunawihhr, le chiffre actuel est de 1,96 (Mercier, comm. pers.) comparable à celui de l’Otter Trust qui est de 1.95 (Shuter, comm. pers.). Kruuk *et al.* (1987) corrélent

le nombre moyen de loutrons par portée à la disponibilité des proies qui aurait une influence directe sur la gestation et la mortalité embryonnaire. Là où la nourriture est peu abondante, ce nombre ne dépasse pas 1,9, alors qu'il est toujours supérieur à 2,3 ailleurs. Cela nous amène à nous demander pourquoi les valeurs sont aussi faibles dans les centres d'élevage où la nourriture est abondante. Peut-être est-ce dû au fait que les loutres qui y sont nombreuses autorégulent leur population? Ou bien est-ce la conséquence d'un environnement particulier?

Tableau 11 : nombre et moyenne de loutrons par portée.

Source	Nombre	Moyenne
Ognew, 1959	2-5	-
Hainard, 1961	2-4	-
Walker, 1964	1-5	-
Van Wijngaarden & Van De Peppel, 1970	2-5	2,79
Fairley, 1972	1-4	-
Stubbe, 1977	1-4	2,30
Barus & Zejda, 1981	1-6	2,44
Broyer & Erome, 1982	2-3	-
Mason & Macdonald, 1986a	2-3	2,3-2,8
Robin, 1989	1-4	2,09
Werner <i>et al.</i> , 1989	1-4	1,9-2
Mohr, 1990	2-4	-
Sidorovich, 1991	1-4	2,1-2,4
Sidorovich & Tumanov, 1994	2-4	2,6
Prigioni, 1994	-	2,2
Shuter, Otter Trust 1995, comm. pers.	2-3	1,95
Centre d'Hunawühr 1991-2004	1-3	1,96

IV.6. Le ratio sexuel

Le ratio sexuel est un mâle pour une femelle dans la nature (Van Wijngaarden & Van De Peppel, 1970 ; Robin, 1989 ; Sidorovich, 1991). Cependant, il est légèrement en faveur des mâles. En captivité, cela est encore plus marqué comme tendent à le montrer les valeurs du centre d'Hunawihhr et de l'Otter Trust.

Tableau 12 : ratio sexuel chez la loutre européenne.

Source	Ratio sexuel (% de mâles)
Van Wijngaarden & Van De Peppel, 1970	50,67
Sidorovich, 1991	52,7
Shuter, Otter Trust 1995, comm. pers.	55-60
Centre d'Hunawihhr, 1991-2004	66,67

V. La parturition

V.1. La catiche

La parturition a lieu dans une catiche (figures 11 et 12). Il s'agit d'un abri, le plus souvent souterrain, que la loutre choisit le plus sécurisant et le plus calme possible. Les catices peuvent se situer dans des racines (aulne, saule, sycomore, frêne, chêne...), entre des rochers, dans des fossés, des buissons, des troncs creux ou des terriers parfois. La loutre ne creuse pas son terrier, mais utilise ceux de lapins, blaireaux, renards... Les catices sont la plupart du temps proches de l'eau (rivière, étang). Elles sont hautes et situées plutôt au bord de petits cours d'eau afin d'éviter les risques d'inondation (Jenkins, 1980 ; Green *et al.*, 1984). Il existe de rares catices plus éloignées des rives (à plus de 50m) lorsque celles-ci ne sont pas propices. Bouchardy (1986) rapporte même avoir découvert une catiche " sous une vieille charrette effondrée [...] et dans la cave d'un ancien moulin ". Il existe généralement un accès sous l'eau conduisant à la chambre, un ou plusieurs accès donnant sur la berge, et des ouvertures d'aération (Harper, 1981 ; Cabrit, 1984 ; Bouchardy, 1986). La femelle tapisse le fond de branchages, d'herbe, de racines, d'algues ou de roseaux. Elle en interdit l'entrée au mâle, mais ce dernier reste dans les environs (Struyf, 1987). Les centres d'élevage essaient de reproduire le plus

fidèlement les conditions d'une catiche, sans oublier de fournir à la future mère de quoi faire son nid (cf. supra).

Figure 11 : représentation d'une catiche montrant une entrée sous l'eau et une cheminée d'aération (Bouchardy, 1986).

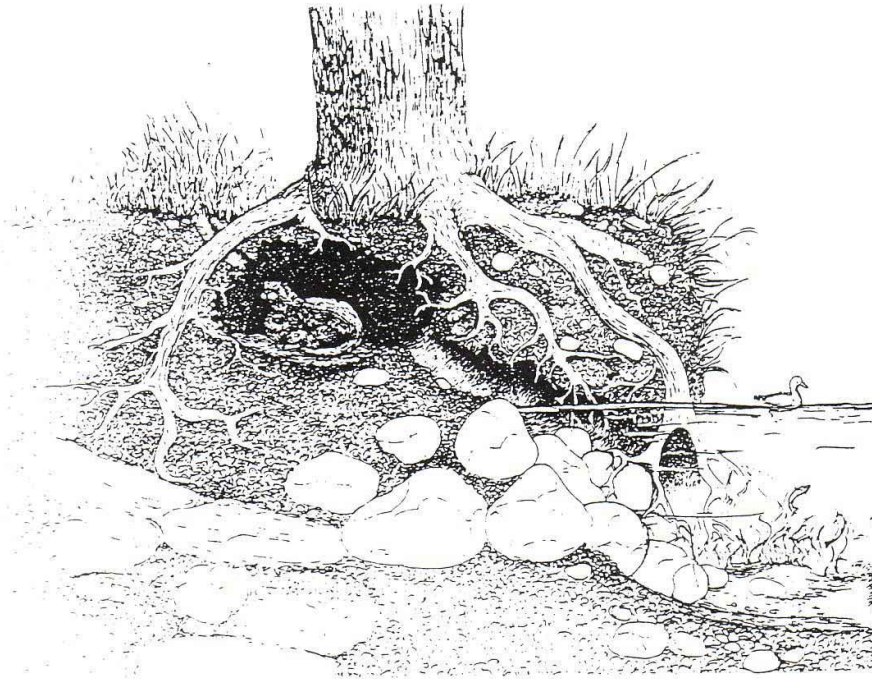
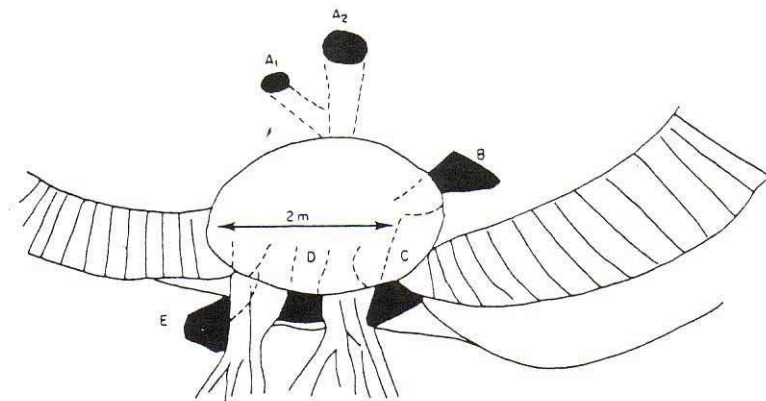


Figure 12 : schématisation d'une catiche montrant les entrées sur la berge (A₁, A₂ et B), au niveau de l'eau (C et D) et sous l'eau (E) (Harper, 1981).



V.2.L'accouchement foetal

Le tableau 13 résume les étapes des deux mises bas par la loutre Moustache au centre d'Hunawihir.

V.2.1. Les prodromes

Au cours de la semaine précédent la mise bas, le ventre est plus distendu, la vulve et les mamelles sont gonflées, les tétines proéminentes. Les premières douleurs prodromiques sont visibles, la femelle est agitée et respire vite, elle rentre et sort souvent de sa catiche, va se baigner. Elle fait des toilettes fréquentes, se lèche la vulve et les tétines. Elle se repose de plus en plus souvent sur le dos. Elle rapporte des végétaux frais dans le nid, et ce, d'autant plus fréquemment que la mise bas est imminente. Environ 1h30 à 2h30 avant la mise bas, des écoulements visqueux clairs, correspondant à la fonte du bouchon muqueux, apparaissent à la vulve.

V.2.2. L'expulsion foetale

Les contractions visibles au niveau du ventre s'intensifient, la respiration et la fréquence cardiaque accélèrent, et les yeux s'humidifient. La loutre est très agitée, se lèche constamment la vulve et renifle aux alentours (photo 2). Elle est couchée sur le côté ou sur le dos. Les poches des eaux se rompent, laissant s'écouler un liquide blanchâtre, parfois teinté de sang, et le premier loutron apparaît. La mère le lèche tout au long de son expulsion, s'aidant de sa bouche et de ses membres antérieurs parfois, puis arrache le cordon. La mise bas d'un petit peut durer de quelques secondes à 4 ou 5 minutes, les naissances étant espacées de 20 minutes en moyenne. Les loutrons peuvent sortir en présentation antérieure ou postérieure. Ceux qui sont en présentation postérieure sont expulsés moins rapidement. Leur taille varie de 12 à 19 cm, pour un poids de 70 à 100 g. Ils ont les yeux fermés, leur dos est gris clair et leur ventre, pattes, museau et oreilles sont roses. Ils se mettent à crier dans les secondes qui suivent leur naissance.

Photo 2 : mise bas au centre d'Hunawihhr (photo J.-C. Renaud).



V.3. La délivrance

L'expulsion des annexes peut avoir lieu entre quelques secondes et une dizaine de minutes suivant la naissance de chaque loutron. La mère les mange aussitôt.

V.4. Comportement de la mère immédiatement après la mise bas

La mise bas dure 2 à 3 heures au cours desquelles la mère n'est totalement immobilisée qu'une trentaine de minutes si elle met bas deux loutrons. Dans les heures qui suivent, elle lèche vigoureusement ses petits qu'elle ramène constamment vers elle (photo 3). Parfois, elle les monte sur son ventre, s'aidant de ses pattes avant comme de véritables mains. Elle leur lèche l'arrière-train pour stimuler la défécation et la miction. Elle sort moins souvent, et chaque sortie est écourtée. Elle laisse moins d'épreintes sur terre préférant les laisser dans l'eau et ne marque plus le territoire près de la catiche. Elle mène alors une vie principalement aquatique. C'est peut-être pour éviter d'attirer une quelconque attention (Green *et al.*, 1984 ; Mason & Macdonald, 1986a). Si le mâle est présent, elle le chasse énergiquement. Mais parfois, elle se met à jouer avec lui dès la seconde semaine suivant la mise bas (Östman *et al.*, 1984). Enfin, elle ramène des végétaux frais avec lesquels elle recouvre ses petits.

Tableau 13 : étapes des mises bas de Moustache au centre d'Hunawihir.

Observation	Mise bas 1 (26.06.92)		Mise bas 2 (05.09.94)	
	Description	Temps écoulé	Description	Temps écoulé
Premiers écoulements	muqueux	0 h	muqueux	0 h
Contractions	bas-ventre	1 h 15	bas-ventre	2 h 01
Seconds écoulements	teintés de sang	1 h 25	blanchâtres	2 h 23
Première naissance	siège, 3 min	1 h 39	tête, 55 s	2 h 28
Deuxième naissance	siège, 4 min	1 h 57	tête, 3 s	2 h 55
Durée entre les naissances	18 min	-	27 min	-
Première tétée	-	4 h 15	-	3 h 25
Immobilisation totale	32 min	-	35 min	-

Photo 3 : la loutre prend soin de ses petits immédiatement après la mise bas (photo J.-C. Renaud).



VI. La lactation

VI.1. La composition du lait

Les loutres, comme tous les animaux qui passent du temps dans l'eau, ont un lait très concentré avec un taux de matières grasses élevé (tableau 14). Ce lait apporte l'énergie suffisante aux jeunes et leur permet de lutter contre le froid.

Tableau 14 : composition du lait (en %) de la loutre européenne. Le détail des minéraux et vitamines n'est pas inclus (Ben Shaul, 1962).

Eau	Lipides	Protides	Glucides	Cendres
62	24	11	0,10	0,75

VI.2. La lactation naturelle

Un quart d'heure après leur venue au monde, les jeunes se dirigent vers les tétines ou y sont ramenés par la mère. Seules les quatre mamelles abdominales sont fonctionnelles (photo 4). La tétée débute 30 minutes à 2 heures après la naissance. Elle se répète toutes les 2 à 4 heures et dure 10 à 20 minutes. Après quelques jours, les jeunes se disputent les tétines, mais la mère s'assure qu'ils y aient tous accès. Parfois, ils s'endorment à la tétine. Même s'ils commencent à manger des aliments solides à partir de 6 à 8 semaines, ils sont complètement sevrés entre 10 et 16 semaines. Le pic de lactation se produit à 8 semaines environ (Heggberget, 1994). Selon Ziems (1973), les jeunes peuvent manger dès l'âge de 3 semaines et téter jusqu'à 24 semaines.

Photo 4 : la tétée, les quatre mamelles sont bien visibles (photo J.-C. Renaud).



VI.3. La lactation artificielle

On est parfois amené à élever une loutre au biberon pour de multiples raisons. Ces raisons peuvent être la mort de la mère, le rejet du jeune par cette dernière ou le manque de lait, comme cela est arrivé au centre d'Hunawihl à plusieurs reprises. Le lait de vache ne convient pas, il provoque des maux de ventre et est insuffisant pour le développement (Ziems, 1973). Le lait en poudre pour chiots et chatons est souvent utilisé (Wayre, 1979 ; Samuelsen, 1987 ; Renaud, comm. pers.), mais comme il n'est pas assez riche en lipides, il est bon d'y ajouter quelques gouttes d'huile. Il faut le préparer extemporanément en veillant scrupuleusement aux règles élémentaires d'hygiène. Le lait artificiel n'étant cependant pas parfaitement adapté, il vaut mieux provoquer, progressivement, un sevrage précoce. L'ajout de vitamines est aussi conseillé. La fréquence des biberons est de 8 à 12 fois par jours jusqu'à 3 semaines d'âge, 5 à 6 fois par jour jusqu'à 6 ou 8 semaines, et enfin, 1 fois par jour associé à 3 ou 4 repas solides jusqu'au sevrage

complet entre 10 et 14 semaines. Une diarrhée est généralement associée à ce type de régime. Du chauffage et la stimulation de la défécation à l'aide d'une serviette ou d'une éponge humide chaude sont indispensables.

Photo 5 : Allaitement au biberon d'un loutron né le 09/11/2004 au parc d'Hunawihhr suite à la mort de la mère (photo F. Capber).



E.LE DEVELOPPEMENT DES LOUTRONS

I.L'élevage

I.1.La croissance

La croissance des loutrons est rapide. Elle dépend d'un apport suffisant de lait à raison de 100 à 200 ml par jour jusqu'à l'âge de 4 semaines, et de 200 à 300 ml jusqu'à 8 semaines. Le gain moyen quotidien est de 20 à 30 g les 4 premières semaines, puis de 30 à 50 g les 4 semaines suivantes (tableau 15, figure 13). Ils continuent à grandir jusqu'à au moins 2 à 3 ans. Selon Jefferies (1987) cependant, la courbe de croissance ne s'arrêterait pas à 2-3 ans, elle continuerait jusqu'à 9 ans avant d'amorcer un déclin. Après 2-3 ans cependant, la croissance ralentit nettement comme le montre le tableau 16. De plus, selon les individus d'un même sexe, il existe des variations génétiques qui font que des animaux peuvent atteindre un certain poids à l'âge de 1 an, alors que d'autres mettront 2 ans pour arriver au même poids (Struyf, 1987 ; Jefferies, 1987). L'environnement et l'alimentation entrent également en jeu. Au centre d'Hunawihhr, les mâles atteignent 9-10 kg en 1,5 à 2,5 ans, les femelles atteignant un poids adulte de 5 à 6,6 kg moins rapidement. D'après Scheffler & Thaler (1986), les animaux sauvages grandissent plus rapidement.

Tableau 15 : développement d'un loutron mâle jusqu'à l'âge de 19 mois au centre d'Hunawihhr.

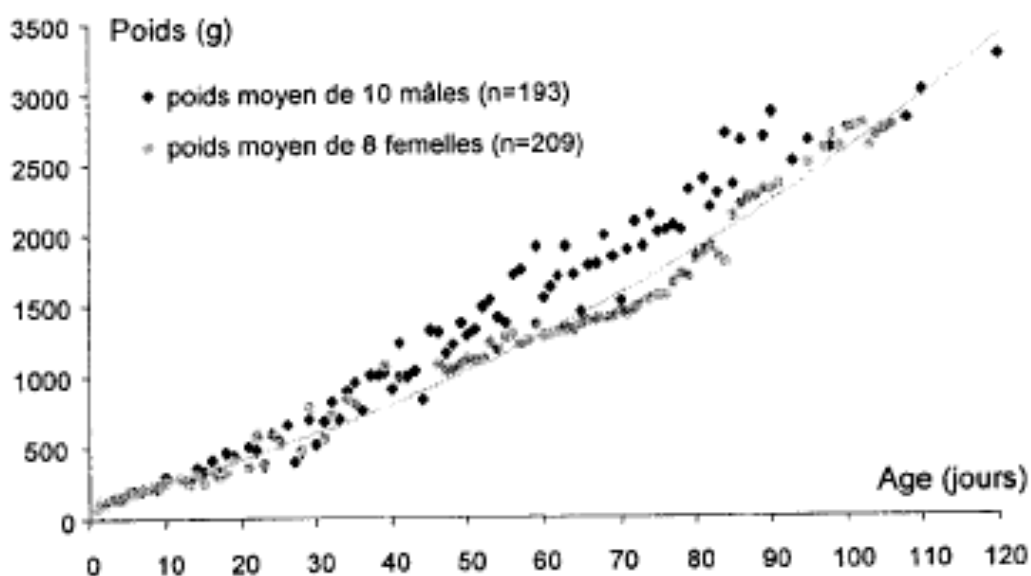
Age (jours)	Taille (cm)	Poids (g)	Gain pondéral (g)
22		260	
23		272	12
24		282	10
25	31	297	15
26		317	20
27		342	25
28		377	35
29		397	20
30		432	35
31	35	467	35
32		502	35
33		537	35
34		562	25
35		597	35
36	40	637	40
37		667	30
38		702	35
39		727	25
40		772	45
41	47	802	30
42		842	40
43		892	50
44		942	50
45		982	40
46		1012	30
47		1067	55
48		1097	30
49		1137	40
50		1177	40
51		1207	30
52		1227	20
53		1257	30
54		1307	50
55		1357	50
56		1377	20
57-59		1417	40
60		1472	55
61		1574	102
62*	57	1584	10
63*		1584	0
64		1654	70
65-77*		2018	364
77-80	58	2340	332
90		2450	110
180	70	4850	2400
575		7000	2150

*L'animal a eu de la diarrhée et des vomissements.

Tableau 16 : poids et taille en fonction de l'âge d'après les données recueillies au centre d'Hunawihir et celles de Van Wijngaarden & Van De Peppel (1970), Ziems (1973), Mason & Macdonald (1986a), Samuelsen (1987) et Jefferies (1987).

Age (mois)	Mâle		Femelle	
	poids (g)	taille (cm)	poids (g)	taille (cm)
1	450-800	30-35	380-1000	28-32
2	1000-1600	50-57	1000-1500	50
3	1600-2300	70-75	1500-1800	-
4	2400-3300	-	1800-2500	-
5	3600-4000	-	2600-2900	-
6	4500-5000	-	2900-3500	-
7	5000-6000	-	3500-4600	-
8	5600-6500	-	4600-4800	-
12	6500-7600	-	4800-5000	103
18	7300-8400	-	5000-5500	-
24	8400-9500	114	5500-6300	110-116
36	9500-	103-117	6400-6800	-
>60	10000 jusqu'à 15000	jusqu'à 160	jusqu'à 12000	jusqu'à 130

Figure 13 : croissance pondérale de loutrons jusqu'à l'âge de 120 jours au centre d'Hunawihir (Mercier, 2005).



I.2.L'éducation

Les 2 à 3 premières semaines, les jeunes peuvent à peine se déplacer. Ils jouissent d'une importante protection de la part de leur mère, celle-ci crachant à l'instar des chats et allant même parfois jusqu'à attaquer l'homme s'il se rapproche trop près de la catiche. D'ailleurs, Brehm écrivait en 1878 : " son affection est si grande, que souvent elle se fait tuer plutôt que d'abandonner sa progéniture ". Elle se met en boule autour d'eux, veillant à ce qu'aucun ne s'éloigne. Si l'un d'entre eux rampe à l'écart, elle garde toujours un contact avec sa queue. Le mâle semble au courant des naissances, il reste aux environs de la catiche sans contact direct et est souvent chassé par la mère (Green *et al.*, 1984). S'il ne s'implique pas dans l'élevage des jeunes, il lui arrive de jouer avec ces derniers lorsqu'ils sont plus grands et de leur ramener parfois de la nourriture (Broyer & Erome, 1982 ; Vogt, 1987).

Leurs yeux s'ouvrent entre 21 et 40 jours (tableau 17). La perception de la luminosité mettra encore quelques jours à être effective. Après 60 jours, ils peuvent suivre des yeux un objet à plusieurs mètres (Scheffler & Thaler, 1986). La couleur de leur fourrure devient alors plus sombre et plus dense, elle se rapproche de celle de l'adulte (photo 6). Les poils sensitifs n'auront leur longueur maximale qu'à l'âge adulte. La pigmentation sur le nez et les pattes, propre à chaque individu, est acquise. Les premières dents apparaissent entre 17 et 37 jours et poussent jusqu'à 70 à 90 jours. Les femelles ont un développement dentaire plus long (Scheffler & Thaler, 1986). Les dents définitives font éruption derrière et à côté des dents de lait à partir de 70 à 120 jours. La bouche est faite entre 120 et 130 jours.

Photo 6 : jeune loutron, né le 09/11/2004 au centre d'Hunawihir, lors de la pesée (photo F. Capber).



La sortie de la catiche s'effectue entre 30 et 90 jours (tableau 17). Les jeunes sortent de leur propre gré ou sont transportés par leur mère qui les tient fermement dans sa gueule par le cou. Ils se déplacent toujours à ses côtés. Leur démarche est encore mal assurée, mais ils cherchent à courir et jouer continuellement. Leur mère leur apporte des poissons au début afin qu'ils s'habituent à cette odeur. Ils sifflent pour l'alerter à la moindre occasion, que ce soit la peur ou la faim.

Le premier bain à lieu entre 40 et 90 jours. Rares sont ceux qui y vont sans hésiter, les loutrons ayant une peur panique de l'eau. En effet, c'est la mère qui les force à se jeter dans l'eau en les poussant et les tirant. Si cela ne suffit pas, elle les plonge directement sous l'eau. Selon la température, elle va les y laisser plus ou moins longtemps. Les petits poussent des cris montrant leur refus catégorique de l'eau. Une fois qu'ils y sont plongés, leurs premiers mouvements sont maladroits, mais certains d'entre eux s'éloignent aussitôt de la mère. Par conséquent, s'ils ont peur de l'eau, ils s'y débrouillent très rapidement. Les exemples de loutres élevées par l'homme (Wayre, 1979 ; Renaud, comm. pers.) qui mises à l'eau précocement, nageaient avant de pouvoir marcher et parfois même voir, corroborent ce fait. En sortant de l'eau, les loutrons bâillent souvent, il semblerait qu'ils cherchent de la sorte à se déboucher les oreilles dont les membranes ne sont pas encore adaptées au milieu aquatique.

Peu à peu, les petits commencent à attraper des proies. Ils chassent et saisissent avec efficacité des poissons, même de grosse taille. Leur mère, tout en leur apprenant à pêcher, continue à leur apporter de la nourriture et à stimuler leur défécation. Elle essaie d'éviter toute concurrence entre eux et ne montre aucun favoritisme. Les jeunes vont attraper de plus en plus de proies par eux-mêmes, ils perdent de plus en plus le goût pour le lait et se sevrant ainsi progressivement. Ils font leur toilette plus régulièrement, alors qu'avant, ils ne se lavaient que lorsque leurs poils étaient mouillés. Ils déposent leurs épreintes autour de la catiche, et à partir de 100 jours, commencent à marquer leur territoire (Scheffler & Thaler, 1986).

Ils développent immédiatement un goût prononcé pour le jeu. Ils jouent entre eux ou avec leur mère. Il arrive également de les voir jouer seuls avec leur queue ou avec tout ce qu'ils trouvent (pierre, escargot, bout de bois...). Ces jeux ont lieu dans l'eau et sur terre. Ils sont par moment semblables à des comportements d'adulte. Ainsi, les jeunes mâles montrent des mouvements de copulation et les jeunes femelles adoptent des attitudes proches de celles de la mère après la mise bas. Elles peuvent tenir un objet entre leurs pattes arrières comme la mère le ferait avec un bébé. (Scheffler & Thaler, 1986). Avec leur mère cependant, aucune différence n'existe dans la manière de jouer entre les différents sexes. Parfois, du jeu on passe à de l'agressivité entre les jeunes. La mère intervient alors pour les séparer.

I.3.L'émancipation

Les jeunes restent entre 6 et 18 mois, et plus généralement 12 mois, aux côtés de leur mère (tableau 17). En captivité, cette période est plus courte puisqu'elle dure en moyenne 6 mois seulement. Cette longue dépendance ne permet qu'une portée par an. Lorsqu'ils quittent leur mère, les jeunes deviennent très vulnérables et sont sujets à une forte mortalité. Les conditions climatiques et alimentaires deviennent alors primordiales (Jenkins, 1980). Il arrive que les jeunes restent avec leur mère jusqu'à la mise bas suivante, des frères et sœurs d'un an d'écart peuvent alors se côtoyer quelques temps.

Tableau 17 : développement des jeunes. Les données sont en jours, sauf la dernière colonne où il s'agit de mois*. Les chiffres entre parenthèses indiquent qu'il y a eu intervention humaine.

Source	Ouverture des yeux	Apparition des dents	Sortie de la catiche	Premier bain	Séparation de la mère*
Brehm, 1878	9-10?	-	-	56	6
Ziems, 1973	21-24	-	-	84	-
Wayre, 1972 + 1979	28-33	-	-	(12)-72	-
Jenkins, 1980	-	-	90	-	-
Broyer et Erome, 1982	-	-	-	42	12
Pechlaner & Thaler, 1983	25-38	21	-	57	-
Mason & Macdonald, 1986	30-35	-	30-60	30-60	12-14
Scheffler & Thaler, 1986	26	17-26	45-52	50-60	-
Vogt, 1987	-	-	-	70	-
Hainard, 1987	35	-	-	56	6
Struyf, 1987	30	-	-	90	-
Kruuk <i>et al.</i> , 1987	-	-	56-70	-	-
Mohr, 1990	28-35	-	-	-	6-9
Sidorovich, 1991+1994	-	-	75-90	-	12-18
Centre d'Hunawihr	30-40	35-37	50-75	(40)-60	6-7

II.L'apprivoisement

La loutre, comme la plupart des carnivores, s'apprivoise facilement. Wayre a élevé chez lui une loutre qu'il avait trouvée orpheline à l'âge de 6 semaines. Cette expérience a été tout à fait concluante (Wayre, 1979). Au centre d'Hunawihir, deux loutres ont été apprivoisées (photo 7). Elles adoptent un comportement similaire à celui des chiens, suivent partout leur maître et chassent le poisson en sa compagnie. Elles sont très agréables et jouent avec l'homme ou d'autres animaux (chiens...) sans aucune distinction. L'imprégnation peut être telle, qu'une loutre ne reconnaîtra plus ses congénères (Renaud, comm. pers.) L'apprivoisement est extrêmement enrichissant puisqu'il permet de connaître avec beaucoup de précision et de facilité le comportement de cet animal.

Photo 7 : premier bain d'un loutrou apprivoisé au centre d'Hunawihir (photo J.-C. Renaud).



III.Les taux de mortalité

Le taux de mortalité est faible aussi longtemps que les jeunes restent avec leur mère. Il résulte d'animaux mort-nés, rejetés ou malades. Sidorovich (1991) l'évalue à 8% pour des jeunes de moins de trois mois. Il est de 20.41% au centre d'Hunawihir (sur 25 mises bas de 1991 à 2004). Mais ce dernier taux est augmenté par une seule femelle qui, manquant de lait, perd systématiquement un petit par portée. Robin (1989), qui a rassemblé les données concernant les 125 naissances qui ont eu lieu dans divers centres en Europe entre 1973 et 1986, avance une valeur de 39,2% en ce qui concerne le nombre de jeunes ne dépassant pas un mois! Dans la nature, les risques liés au climat, à l'alimentation et aux prédateurs dont l'homme qui représente un facteur incontournable, se rajoutent. Selon l'évaluation de Kruuk (1995) près de 80% des loutrons n'atteignent pas l'âge adulte. Tenant compte de ce fait et considérant qu'une loutre se reproduit en moyenne 7 ans durant, à raison de 2,15 petits par an, elle aura permis, au cours de sa vie, un renouvellement de la population de 3 individus seulement.

F. Conclusion

Les informations sur la reproduction de la loutre européenne se précisent d'année en année. Des lacunes subsistent cependant, notamment en ce qui concerne la physiologie sexuelle et les contrôles hormonaux. Il est néanmoins clair que la loutre européenne est une espèce peu prolifique, elle en est d'autant plus vulnérable. Les populations se renouvellent très lentement. Ce faible taux de reproduction a malheureusement desservi cet animal attachant qui, comme les 12 autres espèces de loutres à travers le monde, a vu ses effectifs diminuer principalement en raison de la chasse excessive, de la destruction de son habitat, de la pollution et du dérangement par l'Homme.

A lire aussi

Mercier L., 2004. Bilan de la réintroduction de la loutre *Lutra lutra* (Linné, 1758) en Alsace, France. Bulletin de la SHNE de Colmar Vol.65 : 117-134.

Bibliographie

- Audy M.-C., 1974. Etude morphologique et expérimentale de la fonction génitale mâle des Mustélidés européens. Thèse Doc. ès Sci. Nat., Bordeaux.
- Barus V. & Zejda J., 1981. The European otter (*Lutra lutra*) in the Czech Socialist Republic. Acta SC. Nat. Brno, 15(2) : 1-41.
- Baryshnikov G., Bininda-Emonds O. & Abramov A., 2003. Morphological variability and evolution of the baculum (os penis) in Mustelidae (Carnivora). Journal of Mammalogy, 84(2) : 673-690.
- Ben Shaul M., 1962. The composition of the milk of wild animals. Int. Zoo. Yb. 4 : 333-341.
- Best A., 1962. The canadian otter, *Lutra canadensis*, in captivity. Int. Zoo. Yb. 4 : 42-44.
- Bouchardy C., 1986. La loutre. Le sang de la Terre éditeurs. Paris.
- Brehm A.-E., 1878. Merveilles de la Nature. Librairie J.-B. Baillière et fils, Paris.
- Broyer J. & Erome G., 1982. Eléments d'écologie de la loutre *Lutra lutra* (L.). Premières données bibliographiques. Le Bièvre, 4(1) : 33-55.
- Cabrit F., 1984. Mustélidés et Viverridés de France. Thèse Doc. Vet. Toulouse.
- Carette-Pillot, 1947. Etude systématique de l'os pénien des mammifères. Mammalia, 11 : 139-152.
- Danilov P.I. & Tumanov I.L., 1975. Reproductive cycles of the females in some Mustelidae species (translated from Russian by Visa R., 1983). Bull. Moscow Soc. Nat. Res. Sect. Biol. 80 : 35-47.
- Demontoy-Bonsel M.-C., 1983. Influence des différents facteurs sur la reproduction des animaux sauvages vivant en parc zoologique. Prat. Méd. Chir. Ani. Comp. 18(2) : 67-70.

Reproduction de la loutre européenne *Lutra lutra* - F. Capber

- Fairley J.S., 1972. Food of otters (*Lutra lutra*) from CO. Galway, Ireland, and notes on other aspects of their biology. J. Zoo. Lond. 166(4) : 469-474.
- Finck J.P., 1992. Contribution à l'étude du piégeage des populations dites nuisibles : application au département du Rhône. Thèse Doc. Vet. Lyon.
- Grassé P.P., 1969. Traité de zoologie. Anatomie - Systématique - Biologie. Tome XVI, fascicule VI. Mason & Cie éditeurs, Paris.
- Green J., Green R. & Jefferies D.J., 1984. A radio-tracking survey of otters *Lutra lutra* on a Perthshire river system. Lutra, 27(1) : 85-145.
- Hainard R., 1961. Les mammifères sauvages d'Europe. Delachaux & Niestlé s.a., Neuchâtel.
- Hainard R., 1987. Les mammifères sauvages d'Europe. Delachaux & Niestlé s.a., Neuchâtel-Paris.
- Harper R.J., 1981. Sites of three otters (*Lutra lutra*) breeding holts in fresh water habitat. J. Zool. Lond., 195 : 554-556.
- Harper R.J. & Jenkins D., 1981. Mating behaviour in the European otter (*Lutra lutra*). J Zoo. Lond. 195 : 556-557.
- Heggberget T.M., 1988. Reproduction in the female European otter in central and northern Norway. J. Mamm. 69(1) : 164-167.
- Heggberget T.M., 1994. Reproductive seasonality of the eurasian otter (*Lutra lutra* L.) in Norway. In : Séminaire sur la protection de la loutre européenne. Leeuwarden, Pays-Bas, 7-11 juin. Council of Europe. Strasbourg : 107-113.
- Herter K., 1972. Die Marder. In Grzimeks Tierleben. Bd. 12, Zürich.
- Hewson R., 1969. Couch building by otters *Lutra lutra*. J. Zoo. Lond. 159 : 524-527.
- Jefferies D.J., 1987. Dimensions and weights of some known-aged otters *Lutra lutra*, with notes on continuous growth during maturity, the largest weights achieved and a possible recent reduction in longevity. Otters, 2 : 10-18.
- Jenkins D., 1980. Ecology of otters in northern Scotland. I. Otter (*Lutra lutra*) breeding and dispersion in Mid-Deeside, Aberdeenshire in 1974-79. Journal of Animal Ecology, 49 : 713-735.
- Jenkins D. & Harper R.J., 1982. Fertility in European otter (*Lutra lutra*). J. Zoo. Lond. 197 : 299-300.
- Kruuk H., 1995. Wild otters : predation and populations. Oxford University Press.
- Kruuk H., Conroy J.W.H. & Moorhouse A., 1987. Seasonal reproduction, mortality and food of otters (*Lutra lutra* L.) in Shetland. Symp. Zool. Soc. Lond. 58 : 263-278.
- Mason C.F. & Macdonald S.M., 1986. Otters : ecology and conservation. Cambridge University Press. Cambridge.

Reproduction de la loutre européenne *Lutra lutra* - F. Capber

- Mercier L., 2005. Croissance et élevage de jeunes loutres d'Europe (*Lutra lutra* L.) au centre de reproduction de Hunawihhr, Alsace. *Arvicola*, XVII,1 : 17-21.
- Mohr E., 1990. Mammifères. Collection de documents d'Histoire Naturelle. Société Française du Livre, Paris. Planche 105.
- Moors P.J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora) : the roles of food habits and breeding systems. *Oikos*, 34 : 147-158.
- Nowak R.M. & Paradiso J.L., 1983. Walker's mammals of the world (4th edn). Baltimore & London : The Johns Hopkins University Press.
- Ognew S., 1959. Säugetiere und Ihre Welt. Berlin.
- Östman J., Hillegaard V. & Sandgren F., 1984. Behavioural changes in captive female otters (*Lutra lutra* L.) around parturition. *Otters*, 1 : 58-63.
- Pechlaner H. & Thaler E., 1983. Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des europäixchen Fischotters (*Lutra l. lutra*). *Zool. Garten*, 53 : 49-58.
- Prigioni C., 1994. Advance in research on the otter *Lutra lutra* in Italy. In : “ Séminaire sur la protection de la loutre européenne ”. Leeuwarden, Pays-Bas, 7-11 juin. Council of Europe. Strasbourg : 27-37.
- Reuther C. & Festetics A., 1980. Der Fischotter in Europa - Verbreitung, Bedrohung, Erhaltung. Oderhaus-Göttingen.
- Rio C., 1992. La loutre d'Europe. Etude particulière en Bretagne. Thèse Doc. Vet. Nantes.
- Robin C., 1989. Haltung und Zucht des Fischotters *Lutra lutra* in zoologischen Garten : ein Überblick. *Wiss. Beitr. Univ. Halle.*, Populationsökologie marderartiger Säugetiere : 181-192.
- Robin C., 1991. La loutre (première partie). *Chasse Nature*, 11 : 14-19.
- Ruiz-Olmo J., 1994. Influence of food availability on the otter distribution and abundance. In : “ Séminaire sur la protection de la loutre européenne ”. Leeuwarden, Pays-Bas, 7-11 juin. Council of Europe. Strasbourg : 114-116.
- Samuelson T.J., 1987. European otter (*Lutra lutra* L.) in the Bergen Aquarium. *Vie Marine hors série*, 8 : 16-22.
- Scheffler E. & Thaler E., 1986. Zur Postembryonalentwicklung des Europäischen Fischotters (*Lutra lutra* L.). *Zool. Garten*, 56 : 271-288.
- Shilo R.A. & Nemshilova J.V., 1989. Otter activity in captivity. In : *Zoos and their importance in the protection of wild animals*, V.E. Flint ed, Kainar, Alma-Ata : 136-143.
- Sidorovich V.E., 1991. Structure, reproductive status and dynamics of the otter population in Byelorussia. *Acta Theriologica*, 36 (1-2) : 153-161.
- Sidorovich V.E., 1994. Reproduction of the otter population in Belarus : sexual cycles, fecundity, influence of factors. In : “ Séminaire sur la protection de la loutre européenne ”. Leeuwarden, Pays-Bas, 7-11 juin. Council of Europe. Strasbourg : 97-98.

Reproduction de la loutre européenne *Lutra lutra* - F. Capber

- Sidorovich V.E. & Tumanov I.L., 1994. Reproduction in otters in Belarus and north-western Russia. *Acta Theriologica*, 39(1) : 59-66.
- Struyf K., 1987. Biologie de la loutre. *Zoo Anvers Plackendael*, 52^{ème} année, 3 : 27-33.
- Stubbe M., 1977. Der Fischotter *Lutra lutra* (L., 1758) in den Nordbezirken der D.D.R.. *Archiv der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg*, 17 : 61-94.
- Trowbridge, 1983. Olfactory communication in the European otter. Ph. D. Thesis, University of Aberdeen.
- Tumanov I.L. & Sidorovich V.E., 1994. Reproduction features and demography of the river otter (*Lutra lutra* L.). In : Séminaire sur la protection de la loutre européenne. Leeuwarden, Pays-Bas, 7-11 juin. Council of Europe. Strasbourg : 99-101.
- Van Bree P.J.H. & Chanudet F., 1966. Over het os clitoridis bi de Otters (*Lutra lutra* L.). *Publicaties van Het Natuur. Genootschap in Limburg*, 18(3) : 49.
- Van Wijngaarden A. & Van De Peppel J., 1970. De otter, *Lutra lutra* (L.), in Nederland. *Lutra*, 12(1-2) : 3-72.
- Vogt P., 1987. Breeding European otters. *Zool. Soc. Lond.* 58 : 157-160.
- Walker E.P., 1964. *Mammals of the World*, vol II. The Johnes Hopkins Press. Baltimore.
- Wayre P., 1972. Breeding the Eurasian otter at the Norfolk Wildlife Park. *Int. Zoo. Yb.* 12 : 116-117.
- Wayre P., 1979. *The Private Life of the Otter*. Batsford, London.
- Wayre P., 1995. *The Otter Trust Fact Sheet*. Earsham near Bungay, Suffolk.
- Werner J., Stubbe A. & Schipke R., 1989. Beitrag zur Reproduktion und Aktivität des Fischotters *Lutra lutra* im Tiergarten Hoyerswerda und im Lausitzer Teichgebiet. *Wiss. Beitr. Univ. Halle., Populationsökologie marderartiger Säugetiere* :155-180.
- Wiig O., 1986. Sexual dimorphisme in the skull of minks, badgers and otters. *Zoo. J. Linn. Soc.* 87 : 163-179.
- Zejda J. & Voskar J., 1987. Taxonomy of the European otter (*Lutra lutra*) in Czechoslovakia. *Fol. Zool.* 36(2) : 11-120.
- Ziems H., 1973. Erfahrungen und Beobachtungen bei der mutterlosen Aufzucht von Fischottern (*Lutra lutra* L. 1758). *Zool. Garten*, 43 : 305-318.
- Zogall A., 1992. Morphologie und topographische Anatome der Brust-, Bauch- und Beckenhöhlenorgane des Europäischen Fischotters (*Lutra lutra* L. 1758). *Dissertation Hannover, Tierärztl. Hochschule*.