

ARTICLE ORIGINAL

Le comportement de mise en réserve alimentaire des proies chez le putois (*Mustela putorius*)*

par
Thierry LODÉ**

SUMMARY : Prey Storing in the Polecat (*Mustela putorius*)

An examination of food reserves kept by **Polecat** (*Mustela putorius*) in a wetland in the west of France reveals an intensive seasonal exploitation of some periodically available trophic resources.

The food reserves are mainly composed of Amphibians (*Bufo* and *Rana sp.*) and we noted that seasonal variations of Amphibians in the caches are correlated with the abundance of this category in the diet.

This storing behaviour reveals some temporal degree of specialization upon temporarily abundant prey and a delayed consumption of available resources that stress the plasticity and the opportunism of the feeding behaviour of the Polecat.

RESUME

L'examen des réserves alimentaires constituées par des **putois** (*Mustela putorius*) dans une zone humide de l'ouest de la France met en évidence une exploitation saisonnière intensive de quelques ressources trophiques périodiquement disponibles dans le milieu.

Les réserves alimentaires sont principalement composées d'amphibiens (*Bufo* et *Rana sp.*) et il existe une corrélation entre les variations saisonnières des amphibiens mis en réserve et l'abondance de cette catégorie alimentaire dans le régime.

Le comportement de mise en réserve révèle ainsi un certain degré de spécialisation temporelle sur des proies temporairement abondantes et une consommation différée des ressources disponibles qui soulignent la plasticité et l'opportunisme du comportement alimentaire du putois.

* Manuscrit reçu le 13 décembre 1988; accepté le 23 mars 1989.

** Université de Rennes I, U.E.R. des Sciences de la Vie et de l'Environnement, C.N.R.S. U.R.A. 0373, Laboratoire Ethologie, Campus de Beaulieu, Av. du Gén. Leclerc, 35042 RENNES CEDEX, France.

INTRODUCTION

Chez un certain nombre de carnivores, la découverte d'une ressource trophique peut ne pas être immédiatement suivie d'une prise alimentaire. Après la capture, le prédateur diffère la consommation de sa ou de ses proies et manifeste un comportement d'amassage de nourriture, le plus souvent dans une cache proche du gîte. On attribue à ces caches une fonction de conservation alimentaire; on les interprète, en général, comme des réserves constituées par le carnivore (BROSSET, 1974; GRZIMEK, 1974; SUEUR, 1981; MAC DONALD, 1983).

Si ce trait comportemental a été de nombreuses fois souligné chez les mustélidés (ROBERT, 1979 chez la belette; WAECHTER, 1975 chez la fouine; BAUDOUIN, 1980 chez l'hermine; SUEUR, 1981 chez l'hermine et la belette; OKSANEN, 1983 chez l'hermine et la belette), il est encore plus souvent observé chez le putois (DANILOV et RUSSAKOV, 1969; BROSSET, 1974; SADO, 1976).

Le **putois** (*Mustela putorius*) est un petit carnivore nocturne qui semble très éclectique dans le choix de sa nourriture (WALTON, 1966; BRUGGE, 1977; HERREN-SCHMIDT *et al.*, 1983; MERMOD *et al.*, 1983; LODÉ, 1985; WEBER, 1987; LODÉ, 1988). Son spectre alimentaire relativement large le place parmi les prédateurs généralistes (ERLINGE *et al.*, 1982). La part des végétaux dans son alimentation apparaît cependant presque nulle (MOUCHES *et al.*, 1982; LODÉ, 1988).

Le putois garde une prédilection pour le bocage humide (LIBOIS, 1984; LODÉ, 1988), où l'abondance de ses proies le rend particulièrement compétitif (WALTON, 1968). En revanche, les arrasements de talus et destructions des haies en pays de bocage entraînent une réduction importante des populations (SAINT-GIRONS, 1973). Le putois peut s'établir dans les habitats les plus variés mais fréquente volontiers le bord des eaux (SAINT-GIRONS, 1973; BAUMGART, 1977; LIBOIS, 1984; LODÉ, 1988), où il exploite préférentiellement les amphibiens (WALTON, 1966; DANILOV et RUSSAKOV, 1969; BROSSET, 1974; GRZIMEK, 1974; BRUGGE, 1977; WEBER, 1987) et parfois même les poissons (DANILOV et RUSSAKOV, 1969).

Au printemps, période favorable à la reproduction des amphibiens, ce petit carnivore capture quantité d'anoues (GRZIMEK, 1974; SADO, 1976; LODÉ, 1988), souvent beaucoup plus que ne le nécessitent ses besoins énergétiques immédiats. Cette exploitation intensive le conduit à aménager des cachettes où l'animal conserve, parfois plus d'un mois (DANILOV et RUSSAKOV, 1969), les proies capturées.

Cette apparente anomalie du comportement de prédation, qui se traduit par un massacre de toutes les proies rencontrées sans rapport avec les besoins immédiats, existe également chez de nombreux carnivores (GOETHE, 1956; KRÜUK, 1972; OKSANEN, 1983; BOUCHARDY, 1986). Cependant, il n'est pas toujours établi de relation entre les « carnages » et le comportement d'amassage.

1. Le comportement d'amassage du putois

Nous nous sommes plus particulièrement intéressé à l'examen de caches constituées par des putois habitant une zone humide de l'ouest de la France, le lac de Grand-Lieu.

Le lac de Grand-Lieu est une vaste dépression de 6 300 ha située à 13 km au sud-ouest de Nantes. Autour d'une zone d'eau libre d'environ 800 ha, le lac est bordé d'un ensemble palustre. Le régime marqué des crues hivernales y favorise une végétation hygrophile où dominent les associations *Scirpetum* et *Phragmitetum* (MARION et MARION, 1975). Le site bénéficie d'un climat océanique doux.

1.1. Situation et composition des caches

Seize caches à nourriture ont été examinées sur le site. Les réserves étaient aménagées sous des paillers, des fagots ou des chablis. Une seule cache se dissimulait entre les racines d'un frêne. La plupart des réserves étaient recouvertes d'un amas végétal (paille, mousse, feuilles et parfois terre) et formaient une très légère excavation au niveau du sol.

L'ensemble des seize caches avait été constitué et exploité au cours d'une période s'étendant de septembre 1985 à juin 1986. Les réserves d'automne et d'hiver ne constituaient que le quart des réserves mises à jour (4 sur 16), les putois présents sur le site ayant aménagé douze réserves alimentaires, entre le milieu de février et la fin du mois de juin. Il a été impossible de découvrir d'autres caches au cours des prospections de l'été 1986. Les conditions climatiques apparemment favorables ne peuvent donc pas expliquer, à elles seules, l'amassage effectué par le putois, contrairement à l'interprétation de JOHNSEN (1969) sur l'accumulation de proies chez l'hermine dans la toundra arctique.

L'ensemble des proies conservées dans ces 16 réserves représente 334 animaux, dont 9,3 % (n = 31) étaient encore vivantes lors du premier examen. Les proies paralysées avaient subi de multiples morsures et souvent (n = 22, soit 71 % des animaux vivants) étaient en partie consommées. Le putois avait prélevé un morceau des pattes, parfois jusqu'à la cuisse. Les proies vivaces étaient représentées, pour 71,3 %, par des **crapauds communs** (*Bufo bufo*) et, 38,7 %, par des **grenouilles agiles** (*Rana dalmatina*). Il semble que le prédateur provoque la paralysie des anoues par une morsure qui atteint la moëlle épinière (GOSSOW, 1970; GRZIMEK, 1974).

Au total, 246 animaux (dont 9 vivaces) restaient intacts, soit 73,6 %, et 88 proies avaient été en partie consommées, soit 26,4 %. Deux réserves seulement ne contenaient aucun amphibien (caches n° 7 et 14) et regroupaient 82 % des mammifères découverts au cours de l'étude.

1.2. Distribution spécifique des proies mises en réserve

L'examen du contenu des caches ne révèle qu'un petit nombre d'espèces (n = 8) mais représentées à chaque fois par une grande quantité d'individus (23 *Microtus agrestis* dans la cache n° 14; 142 *Rana dalmatina* dans la cache n° 11). Le calcul de l'indice de diversité standard à partir de l'indice de SIMPSON (1949) :

$$E = (A - 1) / (S - 1) \quad \text{d'après } A = 1 / P_i^2$$

souligne encore cette relative pauvreté spécifique puisque $E = 0,05$ (tous amphibiens confondus) dans la composition des réserves alors que l'amplitude du régime alimentaire du putois donne $E = 0,6$!

Ces résultats concordent avec les observations de KRUUK (1972) sur le renard (31 lapins tués), de JOHNSEN (1969) sur l'hermine (153 lemmings et 1 musaraigne), de GRZIMEK sur le putois (1974) (jusqu'à 100 grenouilles), et de DANILOV ET RUSSAKOV (1969) toujours sur le putois (47 grenouilles).

Sur le site que nous avons étudié, les amphibiens prédominent largement dans la composition des réserves examinées avec 89,5 % de la totalité des animaux dissimulés dans les caches. Les provisions mammaliennes ne correspondent qu'à 10,2 % des proies amassées et un seul oiseau (*Anthus pratensis*) représente dans les caches aménagées la prédation du putois sur l'avifaune.

Le **tableau 1** résume la distribution spécifique des proies mises en réserve sur le site par le petit prédateur.

Tableau 1. Distribution spécifique des proies mises en réserve et estimation de la biomasse prélevée.

	n	Fréquence relative	Poids moyen	Biomasse prélevée
<i>Bufo bufo</i>	55	16,5 %	26 g	20,2 %
<i>Rana dalmatina</i>	215	64,4 %	16 g	48,5 %
<i>Rana esculenta</i>	29	8,7 %	19 g	7,7 %
<i>Microtus sp.</i>	23	6,8 %	36 g	12,3 %
<i>Clethrionomys gl.</i>	6	1,8 %	30 g	2,5 %
<i>Rattus norvegicus</i>	3	0,9 %	110 g	4,7 %
<i>Oryctolagus cun.</i>	2	0,6 %	130 g	3,7 %
<i>Anthus pratensis</i>	1	0,3 %	20 g	0,3 %

Un examen minutieux des animaux amassés a permis de préciser la taille des proies stockées et d'évaluer la biomasse prélevée par le putois. La comparaison des deux fréquences montre l'importance du prélèvement sur les anoures, lors de la constitution des caches. Cependant, si les caches sont composées pour 89,5 % d'amphibiens, cette provision ne représente que 76,4 % de la biomasse accumulée.

1.3. Comparaison entre la composition des caches et le régime alimentaire

Les réserves constituées par le putois ne reflètent guère son régime alimentaire sur le même site.

En Loire-Atlantique, le putois exerce une forte pression de prédation sur la petite faune mammalienne, qui représente près de 70 % de son régime alimentaire sur l'année (LODÉ, 1988). L'analyse plus particulière de 324 fèces prélevées à Grand-Lieu a permis l'identification d'une dizaine de catégories alimentaires en s'appuyant sur la détermination des vestiges non digérés présents (CHALINE *et al.*, 1974; RAGE, 1974; DEBROT *et al.*, 1982; EROME et AULAGNIER, 1982; LODÉ et LE JACQUES, 1988). Sur le site, le régime alimentaire du putois ne révèle qu'une fréquence relative de 22,3 % pour les amphibiens (toutes espèces confondues) contre 89,5 % dans les caches. Le calcul de l'indice de diversité E n'a pas pu être effectué en tenant compte de la fréquence de chaque espèce d'anoures car l'identification spécifique dans les fèces reste délicate. Les quelques éléments non digérés présents dans les fèces pour lesquels nous avons pu obtenir une identification spécifique ont montré l'importance relative de *Rana dalmatina* par rapport à *Bufo bufo* (17 *Rana* pour 6 *Bufo*).

Dans le régime alimentaire du prédateur, les oiseaux restent rares et ne représentent que 3,3 % des catégories (fig. 1).

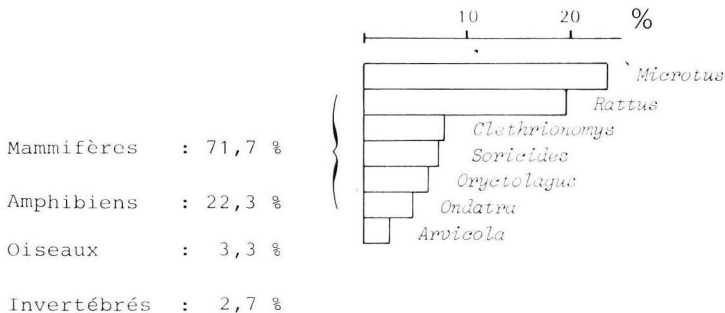


Fig. 1. Régime alimentaire du putois. Fréquence relative des catégories alimentaires estimée à partir de l'analyse de 324 fèces.

La comparaison des distributions dans le régime et dans les caches met en évidence la pauvreté spécifique des réserves constituées. La composition des caches semble amplifier la distribution des proies les plus courantes dans le régime alimentaire et minimiser encore les proies les plus accidentelles.

2. Variations saisonnières

L'opportunisme alimentaire du putois, confirmé par d'autres travaux (DANILOV et RUSSAKOV, 1969; MERMOD *et al.*, 1983; WEBER, 1987), n'est guère mis en valeur par l'étude de la composition des caches. Le prélèvement et l'amassage des proies n'apparaissent cependant pas homogènes tout au long de l'année. La composition spécifique des réserves est soumise à des fluctuations saisonnières et semble coïncider avec la disponibilité en proies du milieu exploité. Ainsi, 80 % des amphibiens sont amassés sur une période de trois mois de printemps (mars, avril et mai) et 9 % sont accumulés au cours de la fin février et du mois de juin (fin de l'hiver et fin du printemps). Les 11 % d'amphibiens restant sont amassés de manière plus homogène entre septembre et novembre (**tableau 2**).

Tableau 2. Abondance relative en pourcentage.

	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin
<i>Bufo</i>					4,5	6,3	5,4		
<i>Rana dal.</i>	2,7	3,6	2,7			15,9	23,0	13	3,3
<i>Rana esc.</i>	0,9							7,8	
<i>Microtus</i>									6,9
<i>Clethrion.</i>		1,8							
<i>Rattus n.</i>				0,9					
<i>Oryctol.</i>				0,6					
<i>Anthus sp.</i>									0,3

Les mammifères ne sont présents que dans 3 caches : 6 campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus*) accompagnés de grenouilles agiles en octobre; 3 surmulots (*Rattus norvegicus*) et 2 lapins de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) dans la même cache, en décembre et 23 campagnols (*Microtus agrestis*) en juin, tous dissimulés au même endroit.

L'amassage des mammifères capturés se répartit sur 3 mois (en octobre, décembre et juin), quoique le stockage des proies se poursuive toute l'année. On note que les mammifères capturés ont les vertèbres cervicales et l'arrière du crane brisés, ce qui correspond à la technique de prédation mise en oeuvre par les mustélidés (WÜSTEHUBE, 1960). Parfois, les animaux sont même décapités (n = 6 soit 17,6 % des mammifères conservés). Il ne semble pas que la mise en réserve d'animaux vivants soit recherchée dans ce cas.

Il est difficile d'établir un lien entre l'amassage des proies mammaliennes et les fluctuations de leur disponibilité. Cependant, une relation semble exister entre l'accessibilité des amphibiens et leur conservation dans les caches. C'est en effet au printemps que les anoues se rassemblent sur les sites de ponte et c'est à cette même période que le prélèvement du putois s'amplifie. Cette prédation régulière, exercée sur les amphibiens, révèle un important synchronisme entre leur abondance et leur exploitation.

Les crapauds communs sont rencontrés dans les caches dès février, ce qui semble coïncider avec la précocité de la reproduction de l'espèce. Cette prédation sur une proie venimeuse apparaît assez remarquable. Le putois sait retourner la peau verru-

queue de l'amphibien pour éviter l'ingestion des glandes épidermiques qui sécrètent une substance toxique (la bufotoxine). Cette adaptation comportementale est mentionnée également chez la loutre (BOUCHARDY, 1986) et le blaireau (HENRY, 1984).

La reproduction tardive de la grenouille verte peut expliquer le prélèvement effectué sur l'espèce en mai. Pourtant, il semble que la grenouille verte soit disponible plus tôt sur le site. L'espèce n'est cependant jamais aussi abondante que la grenouille agile.

La grenouille agile est capturée, dès le mois de mars, en assez grande quantité et la mise en réserve se poursuit jusqu'en novembre.

La distribution spécifique des animaux amassés peut en grande partie expliquer les variations de taille des amphibiens exploités (tableau 3). La taille moyenne des individus disponibles sur le site n'apparaît pas significativement différente de la taille des animaux capturés ($P < 0,05$).

Tableau 3. Répartition des tailles des amphibiens stockés.

	Moyenne	Ecart-Type			Maxi	Mini
Total	6,38	2,49			13,4	3,2
	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	
Moyenne	11,2	6,84	6,23	5,74	5,6	
Diversité E (A - 1) / (S - 1)			0,67	0,44	0,88	

3. L'amassage : un mode d'exploitation du milieu

3.1. Disponibilité des proies

La plupart des auteurs (DANILOV et RUSSAKOV, 1969; GRZIMEK, 1974; SADO, 1976; OKSANEN, 1983) notent régulièrement la pauvreté spécifique de la composition des caches.

Une comparaison de l'exploitation des amphibiens pour leur amassage et de la fréquence de cette catégorie dans le régime alimentaire du putois sur le même site met en évidence l'existence d'une corrélation entre la quantité de captures conservées et l'abondance relative des amphibiens dans le menu du prédateur (fig. 2).

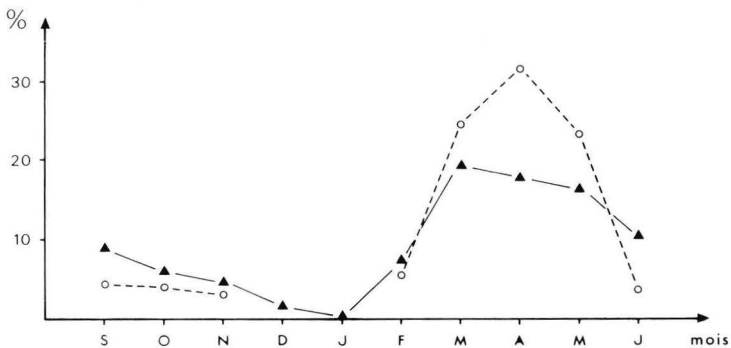


Fig. 2. Fréquence des amphibiens dans les réserves alimentaires (O-O) et leur abondance relative dans le régime alimentaire du putois (▲-▲) (en pourcentage de la totalité des amphibiens consommés)

L'augmentation de la fréquence des amphibiens consommés au printemps est accompagnée d'un très net accroissement de la proportion d'amphibiens mis en réserve. Cependant, les deux courbes ne suivent pas un parallélisme parfait. D'une part, la consommation d'anoures se situe toujours au-dessus de la proportion stockée au cours des mois de septembre, octobre, novembre, février et juin. Pourtant, au printemps, c'est exactement l'inverse qui se produit : la fréquence des amphibiens mis en réserve s'accroît même, en avril, tandis que la consommation s'infléchit.

L'augmentation des fréquences semble coïncider avec la disponibilité des anoures sur le site (période de reproduction). La stratégie d'amassage paraît alors étroitement liée à l'exploitation intensive d'une ressource trophique soudainement accessible dans le milieu. HERRENSCHMIDT (1982) interprète l'apparent stationnement d'un putois femelle autour de bâtiments agricoles comme l'exploitation assidue d'une zone fortement attractive (prolifération de surmulots). Pourtant, le putois accroît sa pression sur les amphibiens bien au-delà de ses propres besoins énergétiques.

3.2. L'excitation du prédateur

L'accessibilité d'un grand nombre de proies déclenche, chez certains carnivores, une tuerie immédiate (GOETHE, 1956; KRUK, 1972; OKSANEN, 1983). Il semble que la séquence de mise à mort ne soit pas inhibée par des facteurs endogènes comme la satiété. C'est le cas chez la fouine (WAECHTER, 1979). En captivité, le putois réagit très vivement à un surcroît de nourriture. Douze souris mortes, présentées à l'un de nos putois en enclos, sont en quelques minutes prélevées et transportées dans le gîte. Tous les putois (13 individus) que nous avons détenus en captivité ont présenté ce comportement d'amassage, aussi bien avec de grosses proies (poulets, lapins, rats) qu'avec des plus petites mais en surnombre. Par contre, l'induction d'une séquence de mise à mort continue sans inhibition n'a pu être obtenue qu'une seule fois, lors de la présentation de poussins d'un jour. L'excitation du putois devant la disponibilité des anoures au printemps peut cependant constituer un facteur déterminant dans le comportement d'amassage. Selon KRUK (1972), les proies qui seraient victimes de « massacres » présenteraient une anomalie comportementale qui réduirait leur vigilance. Les prédateurs joueraient un rôle de sélection sur cette base éthologique. Durant la période de reproduction, il est probable que les amphibiens relâchent leur vigilance. Le comportement d'anti-prédation et son relâchement pourraient ainsi s'inscrire dans ces manifestations.

Le comportement d'amassage inclut aussi une séquence de **transport** de la proie. La consommation sur le site même de la capture n'est pas la règle chez les mustélidés (ROBERT, 1979; WAECHTER, 1979; SUEUR, 1979; OKSANEN, 1983). Le plus souvent, la proie est transportée vers un secteur assurant une parfaite quiétude. Le gîte remplit habituellement cette fonction mais il peut être fort éloigné de la zone exploitée. Le transport de la proie est couramment observé chez les putois captifs. L'animal s'assure auparavant de l'immobilité de sa proie. Aussi, pourrait-on interpréter les mutilations constatées sur les animaux amassés comme une technique évitant le risque de fuite.

3.3. Fréquentation des caches

Le prélèvement sur les amphibiens excède de beaucoup les besoins immédiats du putois. Mais, paradoxalement, l'exploitation intensive et l'accumulation des anoures dans les caches ne constituent pas nécessairement un accroissement de la pression de prédation exercée. Les réserves sont exploitées régulièrement. Le recueil des indices et l'utilisation d'un piège photographique ont montré qu'une réserve était fréquentée quatre à cinq jours après sa constitution. DANILOV et RUSSAKOV (1969) constatent l'exploitation des réserves durant plus d'un mois. Sur le site d'étude, quinze caches sur seize avaient été visitées à la fin du mois d'août.

La fréquence des amphibiens dans l'alimentation du prédateur peut s'expliquer par cette exploitation différée des caches constituées au printemps. KRUIK (1972) explique aussi les « carnages » de carnivores par la constitution de réserves et estime que l'impact de ces tueries reste extrêmement faible sur les populations de proies.

En captivité, le putois ne redécouvre pas ses caches au hasard. Nos expériences semblent montrer que la prospection par l'odorat n'interviendrait qu'au dernier moment. Dans 85 % des cas, le putois se dirige directement vers la cache. Mais 12 % des caches constituées en captivité ne sont pas exploitées. Tout se passe comme si le petit carnivore associait un élément remarquable de son environnement avec la présence d'une cache. Il est toutefois difficile de distinguer l'élément pertinent.

Cependant, nous avons pu mettre en évidence une nette augmentation de l'activité de marquage des « bornes » territoriales. Ainsi, l'activité moyenne des putois captifs se situe aux environs de 4,34 marquages par semaine, alors que nous avons constaté une moyenne de 4,91 marquages, lorsque l'animal dispose de réserves (étude effectuée sur les mois de mars et d'avril) (fig. 3).

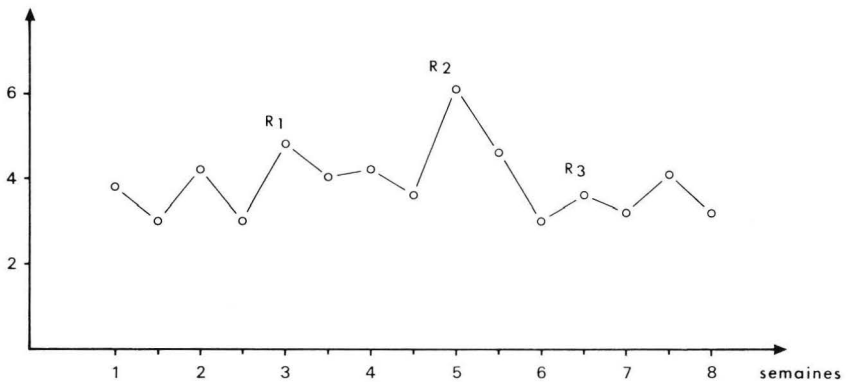


Fig. 3. Renouvellement de la moyenne des marquages chez trois putois mâles en captivité entre le 27 février et le 30 avril 1987. R = mise en réserve de proies.

En captivité, la disponibilité trophique que constituent les réserves accumulées limite le comportement de chasse. S'il dispose de provisions, un putois peut rester plusieurs jours au gîte, sans sortir.

Le prélèvement d'une grande quantité de proies et leur amassage semblent permettre à l'animal de répartir autrement une catégorie alimentaire disponible dans l'immédiat et d'en tirer profit plus longuement que ne l'autoriserait une prédation continue. Ce comportement d'amassage traduit un mode d'exploitation différé des ressources.

CONCLUSION

DANILOV et RUSSAKOV (1969) mentionnent l'exploitation de réserves alimentaires durant plus d'un mois. Le comportement d'amassage d'une ressource trophique momentanément disponible la rend ainsi accessible pendant une assez longue période. Il est cependant difficile d'évaluer comment cette activité particulière peut s'intégrer dans l'écologie trophique du petit mustélide. Le comportement de mise en réserve réalise une **dévi**ation temporelle de l'impact de prédation. La constitution de ces provisions de nourriture périssable souligne la capacité d'ajustement du comportement de prédation du putois à la disponibilité immédiate du milieu. Ce comportement est d'autant plus surprenant que le climat et la saison se prêtent moins à la conservation de la nourriture accumulée.

Le putois manifeste un comportement exploratoire dirigé apparemment au hasard qui peut amener l'animal à effectuer d'importants déplacements nocturnes. NILSSON (1978) signale un parcours de plus de 7,5 km sans retour au gîte. Ce nomadisme intradomanial entraîne l'aménagement de nombreux gîtes provisoires (LODÉ, 1988). Mais il semble que la découverte d'une ressource accessible détermine la fréquentation intensive d'une microzone pendant une durée relativement longue (NILSSON, 1978; HERRENSCHMIDT, 1982).

La constitution des caches et la pauvreté spécifique de leur composition confirment cette stratégie d'exploitation intensive de zones fortement attractives. Le prélèvement d'une catégorie de proies souligne l'existence d'un certain degré de spécialisation temporaire. SUEUR (1981), pour l'hermine et LABRID (1987), pour la martre, inclinent aussi vers l'hypothèse d'une sélectivité temporaire.

Les proies disponibles doivent cependant présenter un net relâchement de leur vigilance pour offrir une telle accessibilité au prédateur. Cette anomalie comportementale des proies paraît être un facteur d'importance dans le déterminisme de la séquence d'amassage.

La consommation d'animaux poïkilothermes confère au putois une place à part parmi les petits prédateurs. Cependant, la position du putois dans les réseaux trophiques le situe à proximité de beaucoup d'autres mustélidés (BAUMGART, 1977; MOUCHES *et al.*, 1982; POWELL et ZIELINSKI, 1983; SANTES REIS, 1983; MOORS, 1984; WEBER, 1987). Le régime alimentaire varie en proportion de la taille des prédateurs (POWELL et ZIELINSKI, 1983). Ces variations limitent la réponse prédatrice vers un minimum de compétition interspécifique : cependant, les petits mustélidés conservent un degré important de chevauchement des régimes alimentaires. Dans une étude menée en Brière, un peu au nord du présent site d'étude, le recouvrement du régime de l'hermine, de la fouine et du putois, calculé à l'aide de la formule de SCHOENER (1971) : $C_{jk} = 0,5 (P_{ij} - P_{ik})$, donne un indice de 0,374 pour l'hermine et de 0,585 pour la fouine et le putois (LODÉ, 1988, non publié).

En soustrayant des proies accessibles aux éventuels compétiteurs, le comportement d'amassage s'inscrit comme une réponse comportementale particulière dans le complexe de la concurrence interspécifique.

La constitution de réserves semble répondre aux pressions exercées par l'environnement, à travers une accessibilité des proies (relâchement de la vigilance et concentration des animaux) et une concurrence partielle (recouvrement des régimes alimentaires), en complétant la séquence comportementale ordinaire de la prédation : capture de la proie, transport, dissimulation dans un lieu tranquille.

La composition presque monospécifique des réserves vient confirmer une certaine spécialisation temporaire, qui nuance l'opportunisme alimentaire du putois.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUDOIN, G., 1980. — Prédation de l'hirondelle de rivage (*Riparia riparia*) par une hermine. *Alauda*, **48** : 153-154.
- BAUMGART, G., 1977. — Densité et distribution de quelques carnivores d'Alsace en zone forestière. Centre Initiation Nat. Env. RIED, 22 p.
- BOUCHARDY, C., 1986. — La loutre. Ed. Sang de la Terre, Paris, 174 p.
- BROSSET, A., 1974. — Mammifères sauvages de France et d'Europe de l'ouest. Ed. Nathan, Paris, 167 p.
- BRUGGE, T., 1977. — Prey selection of weasel, stoat and polecat in relation to sex and size. *Lutra*, **19** : 39-49.
- CHALINE, J., H. BAUDVON, P. JAMMOT, M.C. SAINT-GIRONS, 1974. — Les proies des rapaces. Ed. Doin, Paris, 141 p.
- DANILOV, P.I., O.S. RUSSAKOV, 1969. — Peculiarities of the ecology of *Mustela putorius* in north west districts of the european of USSR. *Zool. Zhur*, **48** : 1383-1394.
- DEBROT, S., C. MERMOD, G. FIVAZ, J.M. WEBER, 1982. — Atlas des poils de mammifères d'Europe. Ed. Institut Zool. Univ. Neuchatel, 208 p.
- ERLINGE, S., G. GORANSON, G. HOGSEDT, O. LIBERG, J. LOMAN, I. NILSSON, T.V.-SCHANTZ, M. SYLVEN, 1982. — Factors limiting numbers of vertebrate predators in a predator prey community. *XIV Cong. Game Biol.*, **14** : 261-268.
- EROME, G., S. AULAGNIER, 1982. — Contribution à l'identification des proies des rapaces. *Bièvre*, **4** : 129-135.
- GOETHE, F., 1956. — Fuchs, *Vulpes vulpes* Linné 1758, reibt Schlafgesellschaft von etwa sechzig jugendlichen Silbermöven (*Larus argentatus*). *Saugetierk Mitt.*, **4** : 58-60.
- GOSSOW, H., 1970. — Vergleichende Verhaltensstudien an Marderartigen. 1) Über Lautausserungen und zeim Beuteverhalten. *Z. Tierpsychol.*, **27** : 405-480.
- GRZIMEK, B., 1974. — Le monde animal. Tome XII Mammifères 3. Ed. B. Grzimek, Stauffacter Zurich, 34-86.
- HENRY, C., 1984. — Adaptation comportementale du blaireau européen (*Meles meles*) à la prédation d'une proie venimeuse le crapaud (*Bufo bufo*). *La Terre et la Vie*, **39** : 291-296.
- HERRENSCHMIDT, V., 1982. — Note sur les déplacements et le rythme d'activité d'un Putois (*Mustela putorius*) suivi par radiotracking. *Mammalia*, **46** : 554-556.
- HERRENSCHMIDT, V., P. AUPETIT, P. HAFFNER, M. JEANNET, R. LIBOIS, M.A. PHILIPPE, R. ROSOUX, M.A. SAINT-GIRONS, F. TURPIN, 1983. — Les mammifères du Marais Poitevin : le régime des carnivores. *Ann. Soc. Sc. Nat. de Charente Maritime*, **7** : 101-104.
- JOHNSEN, S., 1969. — Royskatten. In : FRISLID, R. & A. SEMB JOHANSSON, Norges dyr I patte-dyr, 128-137, In : Oksanen 1983.
- KRUUK, H., 1972. — Surplus killing by carnivores. *J. Zool. London*, **166** : 233-244.
- LABRID, M., 1987. — Evolution annuelle du régime alimentaire et de l'espace utilisé par la Martre (*Martes martes*) en forêt de Chizé : rôle des disponibilités alimentaires. *Ciconia*, **11** : 160.
- LIBOIS, R., 1984. — Atlas des mammifères de Wallonie : le genre *Mustela* L. en Belgique. *Cahiers d'Ethol. Appl.*, **4** : 279-288.
- LODE, T., 1985. — Une approche des stratégies alimentaires d'un putois en Brière. Non publié. Dépôt Univ. Toulouse, 46 p.
- LODE, T., 1988. — Trois petits carnivores en Brière : un exemple d'exploitation interspécifique des ressources alimentaires. Non publié.
- LODE, T., 1988. — Note préliminaire sur la biologie du comportement du putois (*Mustela putorius* L.) dans les bocages de l'ouest de la France. *Bull. Soc. Sc. Nat. de l'Ouest de la France*, **10** : 59-64.
- LODE, T., D. LE JACQUES, 1988. — Le régime alimentaire des petits carnivores. Contribution à l'identification des proies d'après l'analyse des fèces. *Suppl. Bull. Liaison 6 Erminea*.

- MAC DONALD, D., 1983. — In : *Les prédateurs et leurs proies*, M. CHINERY, éd. Delachaux et Niestlé, 224 p.
- MARION, L., P. MARION, 1979. — Contribution à l'étude écologique du Lac de Grand Lieu. *Suppl. Bull. Soc. Sc. Nat. de l'Ouest de la France*, 591 p.
- MERMOD, C., S. DEBROT, P. MARCHESI, J.M. WEBER, 1983. — Le putois (*Mustela putorius*) en Suisse romande. *Rev. Suisse Zool.*, **90** : 847-856.
- MOORS, P.J., 1984. — Coexistence and interspecific competition in the carnivore genus *Mustela*. *Acta Zool. Fennica*, **172** : 37-40.
- MOUCHES, A., G. NAULIAU, J. BOISSIN, 1982. — Etude de la dynamique de trois Mustélidés (Martre, Fouine, Putois). Application dans la gestion de la faune sauvage. Régime alimentaire et tendance évolutive des espèces. Ed. C.B.A.S., Chizé, 15 p.
- NILSSON, T., 1978. — Home range utilisation and movements in polecat *Mustela putorius* during the autumn. *Cong. Theriol. Int.* 173.
- OKSANEN, T., 1983. — Prey catching in the hunting strategy of small mustelids. *Acta Zool. Fennica*, **174** : 197-199.
- POWELL, R.A., W.J. ZIELINSKI, 1983. — Competition and coexistence in mustelid communities. *Acta Zool. Fennica*, **174** : 223-227.
- RAGE, J.C., 1974. — Les batraciens des gisements quaternaires européens : détermination ostéologique. *Bull. Soc. Linnéenne de Lyon*, **8** : 276-289.
- ROBERT, J.C., 1979. — La belette *Mustela nivalis*, prédatrice de l'hirondelle de rivage. *Alauda*, **47** : 213-214.
- SADO, V., 1976. — Les petits fauves en Bretagne. *Penn Ar Bed*, **48** : 21-24.
- SAINT-GIRONS, M.C., 1973. — Les mammifères de France et du Benelux. Ed. Doin, Paris, 255-258.
- SANTOS-REIS, M., 1983. — Status and distribution in the Portuguese Mustelids. *Acta Zool. Fennica*, **174** : 213-216.
- SCHOENER, T.W., 1971. — Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2** : 369-404.
- SIMPSON, E.H., 1949. — Measurement of diversity. *Nature*, **163** : 688.
- SUEUR, F., 1981. — Spécialisation et mise en réserve des proies chez l'Hermine (*Mustela erminea*) et la Belette (*Mustela nivalis*). *Mammalia*, **45** : 510-511.
- WAECHTER, A., 1975. — Ecologie de la fouine en Alsace. *La Terre et la Vie*, **29** : 399-457.
- WALTON, K.C., 1966. — Polecats. *Nature in Wales*, **10** : 65-68.
- WALTON, K.C., 1968. — The distribution of the polecat (*Putorius putorius*) in Great Britain 1963-67. *J. Zool. London*, **155** : 237-240.
- WEBER, D., 1987. — Zur Biologie des Iltisses (*Mustela putorius* L.) und den Ursachen seines Rückganges in der Schweiz. *Naturhistorisches Museum Basel*, 194 p.
- WÜSTEHUBE, B., 1960. — Beiträge zur Kenntnis besonders des Spiel und Beuteverhaltens einheimischer Musteliden. *Z. Tierpsychol.*, **17** : 579-613.

