

# La loutre, bio-indicatrice de la richesse des milieux aquatiques

## Étude dans le bassin de l'Arnon (Cher)



© R. Rosoux

▲ La Loutre d'Europe recolonise progressivement la région Centre – Val de Loire depuis le début des années 2000.

**ROLAND LIBOIS<sup>1</sup>,**  
**CHRISTOPHE RENAUD<sup>2</sup>,**  
**ÉRIC HANSEN<sup>3</sup>, RENÉ ROSOUX<sup>4</sup>**

<sup>1</sup> Unité de Recherches zoogéographiques,  
 Bât. B22, Université de Liège – Liège.

roland.libois@ulg.ac.be

<sup>2</sup> ONCFS, Service départemental du Cher  
 – Bourges.

<sup>3</sup> ONCFS, Délégation interrégionale  
 Centre – Île-de-France – Orléans.

<sup>4</sup> Muséum des sciences naturelles –  
 Orléans.

fauneconnexion@orange.fr

*Depuis le début de la reconquête des milieux aquatiques par la loutre d'Europe, les scientifiques s'intéressent de près à son comportement alimentaire, soucieux de mieux comprendre les relations entre ce prédateur et ses proies dans les écosystèmes aquatiques. Son régime alimentaire a ainsi fait l'objet de nombreuses recherches dans plusieurs régions de l'ouest de la France et du massif Central, mais n'avait pas encore été étudié en région Centre – Val de Loire. Un nouveau programme de recherches a été lancé en 2011 par le Muséum d'Orléans, en collaboration avec l'ONCFS, dans le cadre du Plan Loire Grandeur Nature sur trois types d'habitats aquatiques distincts, dont le bassin de l'Arnon dans le Cher. Cet hydrosystème, largement occupé par la loutre, se montre particulièrement riche en faune aquatique et très propice à l'espèce.*



**A**u cours du XX<sup>e</sup> siècle, la population de loutre d'Europe (*Lutra lutra*) a subi un net déclin dans la plupart des pays européens (Mason & Macdonald, 1986). La France n'a pas échappé à ce phénomène de régression généralisé. Les causes de raréfaction de l'espèce étant essentiellement liées à l'action de l'homme (piégeage, chasse au fusil, pollution des eaux de surface, destruction des habitats, trafic routier...), c'est incontestablement sa protection légale<sup>1</sup> et l'interdiction d'usage des pièges à mâchoires<sup>2</sup> qui l'ont sauvée de l'extinction et, par-delà, lui ont permis de reconstituer progressivement ses effectifs sur certains réseaux hydrographiques (Rosoux, 1998 ; Lemarchand & Bouchardy, 2011).

La reconquête des zones humides et des cours d'eau a d'abord été mise en évidence dans le Limousin au début des années 1990 ; puis elle s'est poursuivie sur les marges du Massif central (Lemarchand & Bouchardy, 2011).

C'est lors des prémices de cette reconquête que les naturalistes et les scientifiques ont vraiment commencé à s'intéresser à l'écologie et à l'éthologie de l'espèce. Ainsi les habitudes alimentaires et les modes d'occupation de l'espace de la loutre ont-ils fait l'objet de plusieurs programmes de

recherches à partir de 1984, en Bretagne, dans les Marais de l'ouest, sur les îles du Ponant, en Aquitaine, dans le Massif central et, plus récemment, dans le bassin de la Loire (Libois *et al.*, 1987 ; Libois & Rosoux, 1991 ; Libois *et al.*, 1991 ; Libois, 1995 ; Libois, 1997 ; Rosoux, 1998 ; Hurel, 2015), ainsi qu'au Maghreb (Libois *et al.*, 2015). Certains de ces programmes sont encore en cours, notamment dans la région Centre – Val de Loire. Dans la même démarche, il convient également de mentionner une étude archéozoologique singulière, réalisée dans des grottes de la vallée de la Cure (Bourgogne) sur des fèces de loutre datant de l'époque médiévale (Rosoux *et al.*, 2015).

L'étude du régime alimentaire de la loutre sur le bassin de l'Arnon fait partie intégrante d'un programme pluridisciplinaire (répartition géographique diachronique, génétique des populations, études du régime alimentaire, relations homme-faune sauvage...) piloté par l'ONCFS et le Muséum des sciences naturelles d'Orléans, et dont les résultats ont été portés à l'actif du Plan régional d'action sur la loutre d'Europe (Sarat & Rosoux, 2012) coordonné par la DREAL Centre – Val de Loire. Le programme d'étude sur la consommation de proies par la loutre a été mené de front sur plusieurs sites du bassin de la Loire, en fonction d'une typologie spécifique, prenant en considération les

différents systèmes aquatiques (des petits ruisseaux collinéens jusqu'au cours moyen du fleuve, en passant par les milieux lacustres...), les habitats caractéristiques de la loutre et les spécificités du gisement de proies (essentiellement le peuplement piscicole). Trois types de milieux ont été sélectionnés : le système fluvial et ses connexions affluents directes, les étangs et cours d'eau de la Brenne et, enfin, le réseau hydrographique de l'Arnon, affluent du Cher. C'est ce dernier qui fait l'objet de la présente étude.

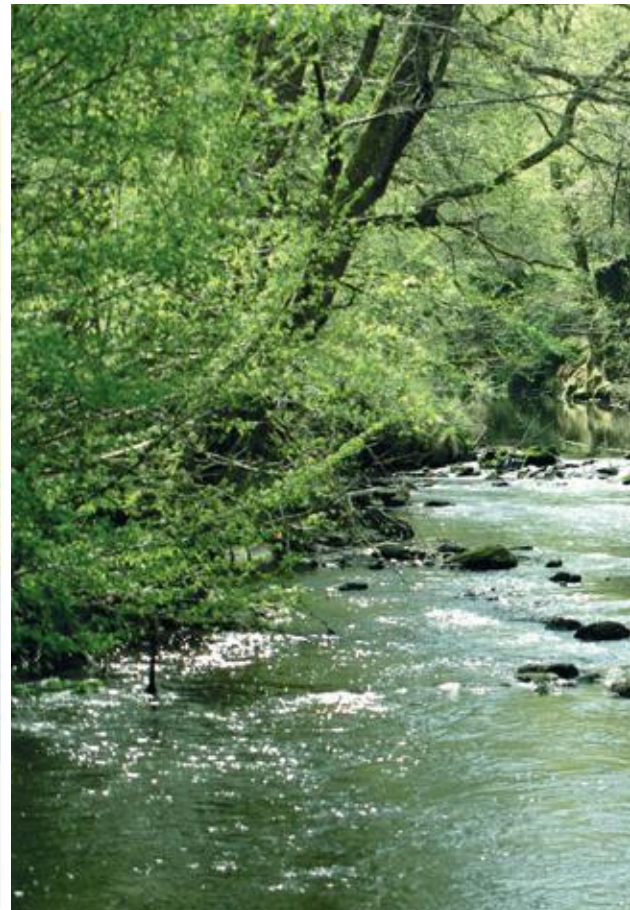
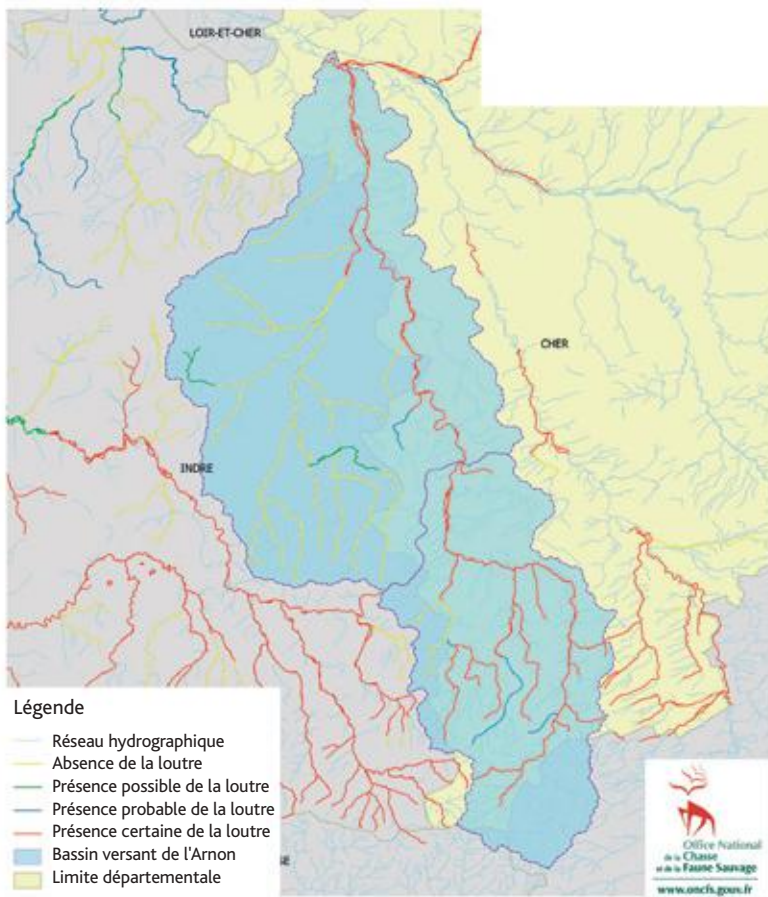
### L'Arnon, un système hydrographique complexe

L'Arnon a été retenu pour la diversité de son système hydrographique et de ses milieux aquatiques. Il prend sa source dans le département de la Creuse et conflue avec le Cher en aval de Vierzon, passant ainsi du Massif central au Bassin parisien (*figure 1*). Ses eaux sont retenues par le barrage de Sidiailles aux confins du Cher, en limite départementale avec l'Allier. En amont, elles sont destinées à l'alimentation en eau potable. Le barrage ne possède aucun système de régulation des débits de crues et est soumis à des régimes variés ; la rivière connaît donc un marnage important au cours des saisons. Dans le Berry, la haute vallée de

<sup>1</sup> Arrêté ministériel du 17 avril 1981.

<sup>2</sup> Arrêté ministériel du 16 décembre 1994.

**Figure 1** Répartition de la loutre sur le bassin de l'Arnon d'après les indices de présence.





l'Arnon s'inscrit dans un relief de type collinéen, qui repose essentiellement sur un socle cristallin constitué de roches métamorphiques de type micaschistes et gneiss. La basse vallée de l'Arnon chemine au travers des roches calcaire-marneuses des régions naturelles du Boischaud et du plateau de la Champagne-Berrichonne. Elle présente une pente assez douce, de l'ordre de 1 ‰, alors que le haut Arnon et ses affluents sont plus rapides : de l'ordre de 2 à 5 ‰. Ainsi alternent, selon le profil de la rivière, les retenues collinaires et les affluents au courant plus rapide, des milieux cyprinicoles inférieurs, supérieurs et salmonicoles. Il faut aussi noter la présence d'étangs de pêche et d'agrément qui hébergent, outre des espèces de poissons élevés ou introduits, des populations d'amphibiens anoures.

### Une étude fondée sur l'analyse des épreintes

Le matériel d'étude consiste en crottes de loutres (épreintes), collectées sur les berges des cours d'eau et des étangs. Leur identification est relativement simple et les risques de confusion avec les fèces d'autres mammifères semi-aquatiques sont très faibles. Plus d'une centaine d'épreintes a été collectée sur plusieurs tronçons accessibles de la vallée de l'Arnon depuis Préveranges

▼ *Vue du cours supérieur de l'Arnon (rivière à salmonidés).*



© C. Renaud/ONCFS, SD 18



© R. Rosoux

▲ *Epreinte de loutre.*

(46,436°N ; 2,25° E) jusqu'à Reuilly (47,075°N ; 2,055° E), entre novembre 2011 et mai 2013, et sur les sous-bassins de ses principaux affluents : la Joyeuse, le Portefeuille et la Sinaise ; mais aussi sur quelques étangs qui ont été prospectés en novembre 2011, au printemps et en automne 2012, ainsi qu'en mai 2013.

L'analyse a consisté à identifier et dénombrer les restes de proies non digérés contenus dans les épreintes. Pour ce faire, une méthode standardisée de traitement des épreintes a été suivie (Libois *et al.*, 1987). Comme celles-ci étaient souvent mélangées sur le même site et contenues dans les mêmes récipients, nous disposons des fréquences d'occurrence par site et non par épreinte.

### Comment les espèces-proies sont-elles identifiées et quantifiées ?

L'analyse des épreintes requiert beaucoup d'expérience et de minutie. Une fois l'échantillon prélevé, il doit être lavé à l'eau claire puis filtré sur un tamis à mailles fines (0,3 x 0,3 mm), qui permet de récupérer tout le matériel osseux ainsi que les éventuels restes chitineux d'invertébrés. Quand il est sec, le matériel est réparti par petits tas sur un papier noir et les pièces caractéristiques des différentes proies sont prélevées pour identification et comptage.

Les téléostéens (poissons osseux) ont été déterminés grâce aux pièces osseuses caractéristiques, en se basant sur des collections de référence et des travaux antérieurs (Libois *et al.*, 1987 ; Libois & Hallet-Libois, 1988 ; Desse & Desse-Berset, 1990 – **encadré**). Des collections de référence ont été constituées pour les crustacés décapodes et les amphibiens. Les collections de référence du Muséum d'Orléans ont été utilisées pour l'identification des plumes d'oiseaux décelées parmi les proies.

Pour optimiser l'exploitation des données, deux méthodes ont été utilisées : l'abondance relative et la biomasse relative, comme le préconisent les auteurs (Libois *et al.*, 1987 et 1991 ; Libois, 1995 et 1997). La méthode s'est révélée pertinente et fiable, sauf pour certains mollusques. En effet, d'après une étude menée par Erlinge (1968), la presque totalité des poissons consommés par la loutre se retrouvent à l'état de restes osseux dans les épreintes : les os ne subissent aucune attaque chimique lors du transit intestinal (Libois *et al.*, 1991 ; Libois, 1995). Les pièces osseuses, pour l'estimation de la taille et de la biomasse des poissons, ont été mesurées en se basant sur les travaux de Wise (1980) pour les vertèbres, Libois *et al.* (1987) et Libois & Hallet (1988) pour les pièces céphaliques (**encadré**). Quant aux batraciens, essentiellement des grenouilles, leur masse a été estimée à 5, 10, 15 ou 20 g suivant l'appréciation de la taille. Nous avons attribué un poids moyen aux petits mammifères (microtidés : 30 g), oiseaux (50 g), reptiles (100 g), écrevisses (15 g) et insectes (1 g).

► Encadré • Zoom sur l'analyse des restes de poissons

Pour l'identification des restes de poissons trouvés dans les épreintes, les pièces céphaliques sont les plus caractéristiques (figure 2), notamment les dents pharyngiennes des cyprinidés. D'autres pièces peuvent également être utilisées pour l'identification de certaines familles, comme les vertèbres ou les écailles.

Ces pièces sont ensuite mesurées sous loupe binoculaire et la longueur des poissons capturés est déduite de ces mesures. Il existe en effet de bonnes corrélations entre les dimensions des os pour

la longueur du maxillaire et la longueur totale du poisson, de même qu'entre la longueur du poisson et sa masse. C'est ainsi qu'au moyen d'un simple os maxillaire de goujon commun, il est possible d'estimer la masse et la taille du poisson consommé (figure 3). Répété pour chaque poisson de l'échantillon, ce travail peut permettre d'avoir une idée très fidèle des proportions, non seulement en abondance mais aussi en biomasse, de chaque espèce de poisson dans le régime.

Figure 2 Pièces céphaliques de référence de quelques espèces de poissons d'eau douce.

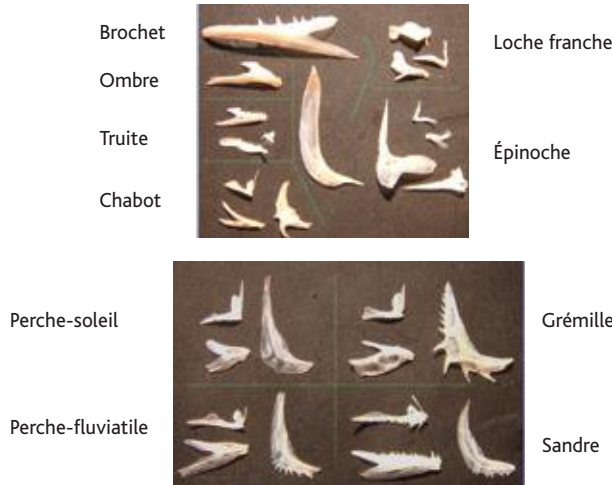
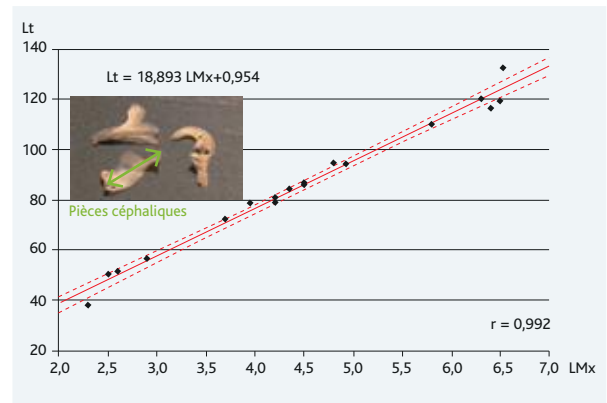


Figure 3 Corrélation entre longueur du maxillaire (LMx en mm) et longueur totale du poisson (Lt en mm) chez le goujon commun.



Résultats

Une diversité de proies remarquable

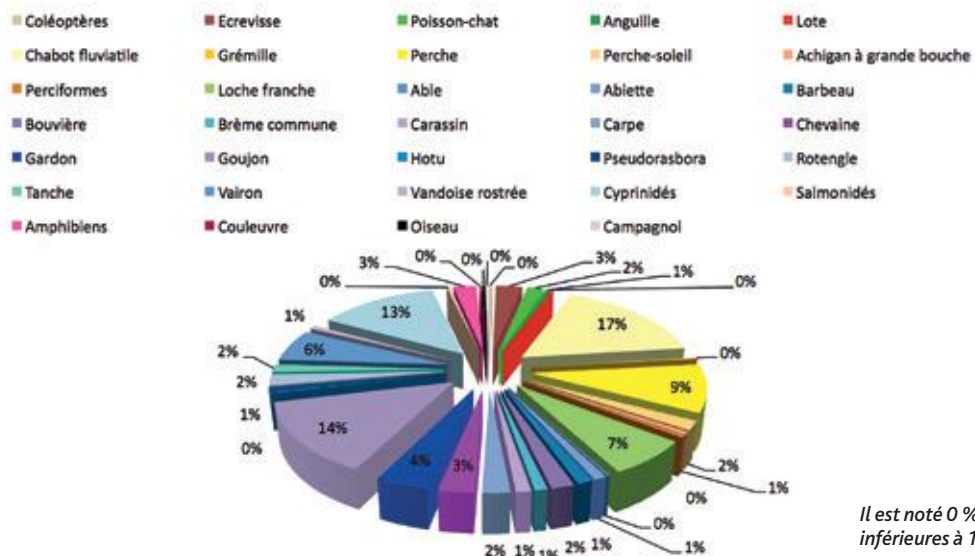
Le peuplement de poissons du bassin de l'Arnon est particulièrement riche, ce qui se traduit dans la diversité des proies des loutres : 27 taxons, dont les cyprinidés (qui regroupent notamment la carpe, le chevesne, le gardon, le goujon commun et le vairon) sont les représentants les plus abondants. Plus de 500 proies ont été identifiées (figure 4) : les plus nombreuses

sont le chabot fluviatile (*Cottus perifretum*, 17 %), le goujon commun (*Gobio gobio*, 14 %), les cyprinidés indéterminés (13 %) et la perche (*Perca fluviatilis*, 9 %). Comme dans la plupart des études de régime alimentaire réalisées en France, et c'est particulièrement démonstratif dans le cas de l'Arnon, aucune spécialisation n'a été mise en évidence.

Une nette dominance des cyprinidés

Le régime alimentaire de la loutre sur le bassin de l'Arnon montre son caractère nettement piscivore, puisque les poissons constituent 94 % de la biomasse ingérée. Les cyprinidés dominent largement : quelque 30 % des proies sont des cyprinidés indéterminés et 26 % quatre espèces de

Figure 4 Abondance relative des proies de la loutre dans le bassin de l'Arnon (n = 512)



Il est noté 0 % pour les valeurs inférieures à 1 %.





© R. Rosoux

▲ La loutre consomme généralement les grosses proies sur la berge.

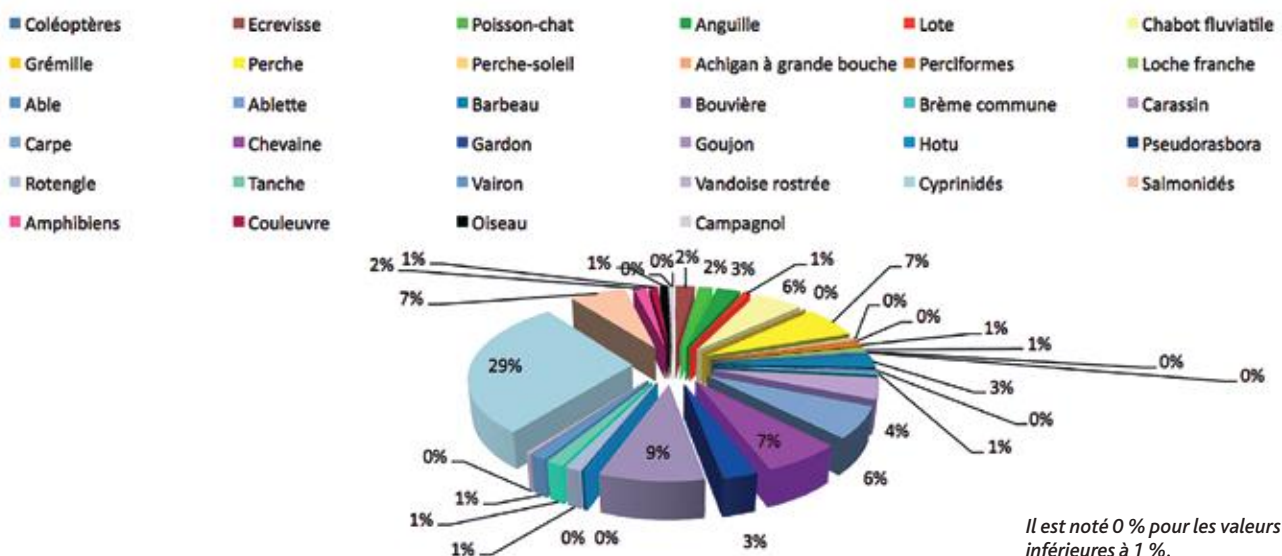
cyprinidés prédominantes (le goujon commun, le chevesne, la carpe et le carassin commun). Viennent ensuite deux autres taxons de poissons carnassiers, la perche fluviatile et des salmonidés, avec un score de 13,6 % (figure 5). Malheureusement, plusieurs cyprinidés de grande taille n'ont pas pu être identifiés au rang de l'espèce en l'absence de pièces céphaliques déterminantes.

La diversité de la biomasse est plus faible que celle de l'abondance, mais elle reste très

importante. Quand la diversité des poissons est importante et que les espèces sont disponibles en toutes saisons et en quantité suffisante, les autres taxons apparaissent en moins grande quantité dans le régime alimentaire des loutres, notamment les crustacés décapodes et les amphibiens anoues ; ce principe se confirme sur le bassin de l'Arnon. De nombreux autres taxons (serpents, oiseaux et mammifères) sont également présents, mais avec un nombre d'individus très réduit.

La singularité des résultats, par rapport aux autres régions de France étudiées, est qu'il n'apparaît aucune espèce prédominante en nombre (espèce « fourrage »). Mais le faible échantillon étudié ne nous permet pas de tirer des conclusions définitives sur ce point. Il serait donc intéressant d'approfondir l'étude, en abordant les variations saisonnières des proies dans le régime et en comparant les résultats aux proies disponibles dans le milieu.

Figure 5 Biomasses relatives des proies de la loutre dans le bassin de l'Arnon (10 kg).



## Comparaison entre les zones d'eaux courantes et les étangs

Les échantillons provenant des étangs et ceux du cours de l'Arnon et de ses affluents ont été comparés pour mettre en évidence des différences éventuelles, bien que les étangs soient relativement proches des cours d'eau (tableau 1). La richesse spécifique des proies des étangs se révèle relativement pauvre, avec 13 taxons, et la diversité est moindre par rapport à celle de l'Arnon et ses affluents. La perche domine dans le régime (43 % des proies) et les écrevisses sont également importantes (10 %). Par contre, on trouve peu de chabots et de goujons. En fait, les connexions entre rivières et étangs sont particulièrement nombreuses dans le Berry, et il est probable que certaines espèces de poissons de cours d'eau proviennent d'étangs et inversement : le chabot fluviatile et le goujon commun sont inféodés aux eaux courantes, mais ils se retrouvent aussi dans certaines épreintes des étangs. Dans les épreintes de rivières, des espèces de poissons d'étang sont également présentes, tels l'achigan à grande bouche ou black-bass (*Micropterus salmoides*), la carpe, le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*), la tanche (*Tinca tinca*)...

En tout état de cause, cette analyse par type de milieu doit être considérée avec certaines réserves car, chez la loutre, le transit digestif dure entre 1 heure et 2 heures et demie (Libois *et al.*, 1995). Ainsi, certaines proies capturées dans les étangs ont fort bien pu être retrouvées dans des épreintes déposées sur les berges d'une rivière proche une ou deux heures plus tard.

Contrairement aux zones d'étangs, l'Arnon comporte de nombreuses espèces-proies (32 taxons) et se révèle particulièrement riche en poissons (25 espèces). Le goujon commun (19 %), les cyprinidés indéterminés (15 %) et le chabot fluviatile (15 %) dominent le régime. On trouve aussi des poissons de cours d'eau lents : l'ablette (*Alburnus alburnus*), la brème commune (*Abramis brama*), le hotu (*Chondrostoma nasus*) et le gardon (*Rutilus rutilus*).

La richesse en proies des affluents est moins importante : 27 taxons, dont 19 espèces de poissons, avec une diversité qui reste importante. C'est le chabot fluviatile (26 %), le goujon commun (13 %) et la loche franche (*Barbatula barbatula*, 10 %) qui sont les plus abondants dans les épreintes. Le gardon y est rare.

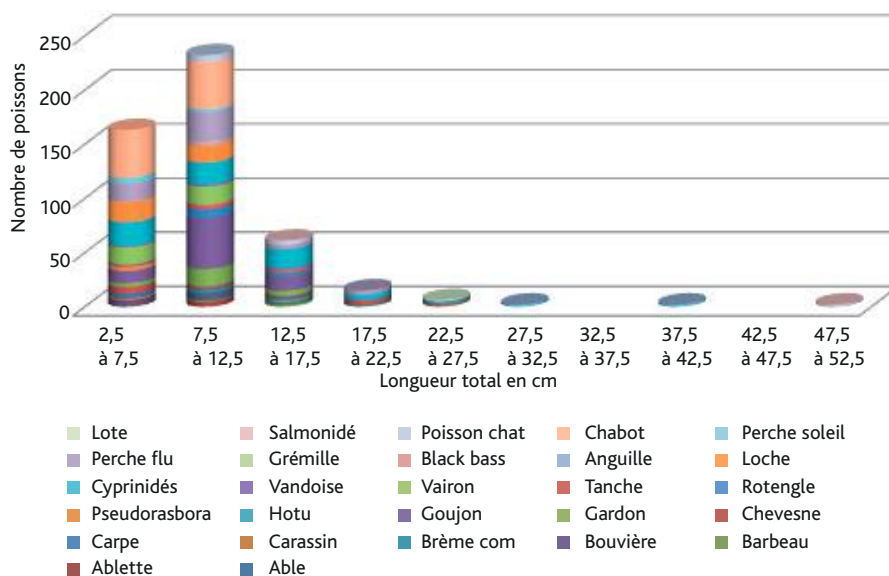
### Essentiellement des petites proies

L'analyse des classes de taille des poissons consommés montre que les loutres du bassin de l'Arnon capturent essentiellement des petites espèces et des jeunes d'espèces de grande taille ; la majorité des poissons

**Tableau 1** Analyse quantitative des proies dans les épreintes de loutre en fonction des types de sites. Un Gtest a été réalisé pour les données à partir de 15. Les chiffres en gras sont significatifs.

Taxons	Étangs	Arnon	Affluents	Significativité
Coléoptères			2	
Écrevisses	<b>8</b>	5	2	p < 0,005
Poisson-chat	1	5	3	
Anguille		2	1	
Lote		1		
Chabot fluviatile	5	31	<b>52</b>	p < 0,005
Grémille		1		
Perche fluviatile	<b>35</b>	<b>6</b>	7	p < 0,001
Perche soleil		3	6	
Achigan à grande bouche			3	
Perciformes		1	1	
Loche franche	5	10	20	ns
Brème commune		5		
Ablette		5		
Barbeau fluviatile		3	3	
Carassin commun		5	1	
Hotu		1		
Carpe commune	1	7	3	
Goujon commun	<b>5</b>	39	27	p < 0,05
Able de Heckel		1		
Vandoise rostrée		2	2	
Vairon commun	3	17	12	ns
Pseudorasbora		4		
Bouvière		8	1	
Gardon	3	16	2	p < 0,01
Rotengle	3	7	1	
Chevesne		7	7	
Tanche	1	3	4	
Cyprinidés	5	7	17	ns
Cypr. os pharyngien à 2 rangées	4	25	10	
Salmonidés		1	1	
Amphibiens anoures	1	5	7	
Couleuvre		1		
Oiseau		1	1	
Campagnol			1	
<b>Total</b>	<b>80</b>	<b>235</b>	<b>197</b>	
Diversité (H')	2,92	4,23	3,73	
Équitabilité (E')	0,77	0,85	0,79	

**Figure 6** Distribution de fréquence des tailles des poissons (LT, en cm) dans les épreintes de loutre dans le bassin de l'Arnon (n = 485).





consommés (+ de 80 %), surtout des cyprinidés, sont compris entre 2,5 cm et 17,5 cm (**figure 6**). Ceci correspond à la structure démographique générale des populations de poissons en termes d'abondance.

Les quelques espèces de grande taille (> 22 cm) identifiées sont respectivement des cyprinidés indéterminés (n = 4), des anguilles (n = 3), le carassin commun (n = 1), la carpe (n = 1), le chevesne (n = 1) et la lote (n = 1). Notons toutefois que quelques grands cyprinidés n'ont pas pu être déterminés et intégrés dans les classes de taille ; mais ils ont été trouvés en nombre réduit et ne sont donc pas susceptibles de modifier les proportions relatives des classes de taille. Par ailleurs, il est intéressant de constater que la plupart des espèces consommées ne présentent guère d'intérêt commercial.

## En conclusion

Les loutres du bassin de l'Arnon opèrent leur prédation sur une importante gamme de proies (27), la plus grande enregistrée depuis les premières études réalisées en France au début des années 1980. Cette diversité des proies est incontestablement due à la variété des milieux présents et à la richesse des écosystèmes aquatiques. Le bassin de l'Arnon peut être considéré comme un ensemble écologique très favorable à la loutre, et probablement parmi les plus propices, sur les marges du Massif central. En effet, l'avenir de cette espèce rare en région Centre-Val de Loire et en phase de reconquête dépend étroitement de deux types de milieux complémentaires, bien présents dans le secteur : des milieux aquatiques et palustres variés riches en proies disponibles et des habitats rivulaires naturels présentant des zones refuges où elle peut en toute quiétude assurer son repos quotidien et élever sa progéniture.

## Remerciements

Cette étude a pu être réalisée grâce aux soutiens techniques et financiers du Muséum des sciences naturelles d'Orléans et de l'ONCFS. Nous remercions chaleureusement Emmanuelle Sarat, alors chargée de mission mammifères semi-aquatiques du bassin de la Loire à l'ONCFS, pour sa participation technique et administrative à la présente étude, et Paul Hurel, qui a pris le relai du programme de recherche et assuré le suivi de la publication.

Merci également à Dominique Royer, agent technique du Service départemental du Cher de l'ONCFS, pour sa collaboration efficace aux prospections de terrain et à la collecte des épreintes. Nous exprimons également toute notre gratitude à Marie-des-Neiges de Bellefroid pour ses remarques critiques et son travail de relecture. ●



▲ Loutre mâle marquant son territoire (dépôt d'épreinte).

## Bibliographie

- ▶ Desse, J. & Desse-Berset, N. 1990. L'ostéométrie de la lote d'eau douce, *Lota lota* (Linné, 1758). *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Sér. A. n° 6. CRA-CNRS. Valbonne, 20 p.
- ▶ Erlinge, S. 1968. Food studies on captive otters (*Lutra lutra* L.). *Oikos*, 19: 259-270.
- ▶ Hurel, P. (Coord.). 2015. Le castor et la loutre sur le bassin de la Loire. Synthèse des connaissances 2014. Réseau Mammifères du bassin de la Loire, ONCFS, Plan Loire Grandeur Nature. 84 p.
- ▶ Lemarchand, C. & Bouchardy, C. 2011. La loutre d'Europe. Histoire d'une sauvegarde. Catiche Productions, Nohanent. 31 p.
- ▶ Libois, R.-M., Hallet-Libois, C. & Rosoux, R. 1987. Eléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. I. Anguilliformes, Gastérostéiformes, Cyprinodontiformes, Perciformes. *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Sér. A. n° 3. CRA-CNRS. Valbonne. 15 p.
- ▶ Libois, R.-M. & Hallet-Libois, C. 1988. Eléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. II. Cypriniformes. *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Sér. A. n° 4. CRA-CNRS. Valbonne. 24 p.
- ▶ Libois, R. M., Rosoux, R. & Delooz, E. 1991. Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin. III. Variation du régime et tactique alimentaire. *Cahiers Ethol.* 11 : 31-50.
- ▶ Libois, R. M. 1995. Régime et tactique alimentaire de la loutre (*Lutra lutra*) en France : synthèse. *Cahiers Ethol.* 15 : 251-274.
- ▶ Libois, R. 1997. Régime et tactique alimentaire de la loutre (*Lutra lutra*) dans le massif Central. *Vie et Milieu*, 47 : 33-45.
- ▶ Libois, R., Fareh, M., Brahimi, A. & Rosoux, R. 2015. Régime alimentaire et stratégie trophique saisonnière de la loutre d'Europe, *Lutra lutra*, dans le Moyen Atlas (Maroc). *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)*, Vol. 70 (4) : 314-327.
- ▶ Mason, C.F. & Macdonald, S.M. 1986. *Otters: ecology and conservation*. Cambridge University Press. 267 p.
- ▶ Rosoux, R. 1998. Etude des modalités d'occupation de l'espace et d'utilisation des ressources trophiques chez la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) dans le marais Poitevin. Thèse Doct., Univ. Rennes I. 186 p. + annexes.
- ▶ Rosoux, R., de Bellefroid, M.N. & Libois, R. 2015. Le mystère des loutres d'Arcy-sur-Cure. *Revue scientifique Bourgogne-Nature* 21-22 : 99-108.
- ▶ Sarat, E. & Rosoux, R. 2012. Déclinaison du Plan national d'Action en faveur de la loutre d'Europe en région Centre Val de Loire. DREAL Centre Val de Loire. 37 p.
- ▶ Wise, M.H. 1980. The use of fish vertebrae in scats for estimating prey size of otters and mink. *J. Zool. Lond.* 192: 25-31.