

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
NANCY GÉLINAS

RÔLE DU COMPORTEMENT THERMORÉGULATEUR CHEZ LA
GRENOUILLE DU NORD (Rana septentrionalis, Baird) ADULTE ET LE
OUAOUARON (Rana catesbeiana, Shaw) JUVÉNILE EN RAPPORT AVEC
LE BESOIN ALIMENTAIRE

SEPTEMBRE 1996

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

Ce document est dédié à la douce
mémoire de mon père Roger.

RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude était de voir, de façon comparative, dans quelles mesures les besoins alimentaires et le comportement thermorégulateur de la grenouille du Nord adulte et du ouaouaron juvénile sont ajustés pour satisfaire, à priori, une utilisation optimale de l'énergie alimentaire. De plus, cette recherche tente d'étudier ces deux espèces à répartition géographique différente dans un contexte d'une éventuelle compétition dans les lacs au Québec. Des mesures de température corporelle en milieu naturel ont été effectuées chez les deux espèces. Des expériences en laboratoire nécessitant ou non un gradient de température sont effectuées dans des bassins alors que les expériences à températures fixes (10°C, 15°C, 25°C et 30°C) sont réalisées dans des chambres environnementales. Dans la présente étude, l'étendue des températures cloacales déterminées en nature a été de 14.7 à 29°C chez la grenouille et de 15.8 à 30°C chez le ouaouaron. La température des grenouilles en milieu naturel était plus fortement corrélée à celle de l'eau qu'à celle de l'air. Chez la grenouille du Nord, la température moyenne de l'eau sélectionnée en laboratoire (19.7°C) est plus faible que la température cloacale moyenne enregistrée en nature (22.4°C) alors que chez le ouaouaron l'inverse est observé avec des valeurs de température moyenne de l'eau de 24.0°C pour les expériences en laboratoire et de 22.0°C pour les relevés de température cloacale en milieu naturel. En l'absence de gradient thermique, la grenouille du Nord recherche les extrémités du bassin avec 77% d'occupation alors que le ouaouaron recherche une extrémité avec 34% d'occupation. En présence de gradient thermique, les grenouilles

nourries (sauf pour la grenouille du Nord femelle dans l'expérience de sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour) sélectionnent une température de l'eau plus chaude que les individus en période de jeûne; ces derniers abandonnent l'eau chaude et assument une température cloacale plus basse. Dans les expériences de sélection de température en gradient thermique, la température de l'eau sélectionnée des grenouilles du Nord et des ouaouarons nourris est entre 17.5 et 21.5°C (moyenne 19.8°C) et entre 23.9 et 27.4°C (moyenne 25.2°C) respectivement, les animaux à jeun restent entre 16.6 et 24.6°C (moyenne 19.7°C) et entre 18.5 et 26.5°C (moyenne 22.8°C) respectivement; les différences n'étant pas toujours significatives. Les deux espèces à l'étude dépérissent plus rapidement à des températures élevées cependant le ouaouaron paraît plus sensible aux écarts de température que la grenouille. Pour chacune des espèces, les taux d'évacuation gastrique sont des relations linéaires de la masse sèche du bol alimentaire en fonction du temps. L'évacuation gastrique est beaucoup plus lente à 15°C qu'à 25°C. Approximativement 50% du repas est évacué de l'estomac après 10 heures et 85% après 20 heures lorsque les individus sont maintenus à 25°C. L'étude des temps de transit intestinal montre que la grenouille a des temps toujours plus courts que ceux du ouaouaron sauf à 10°C pour 70% de la matière excrétée. Dans ces études, la grenouille paraît plus sensible que le ouaouaron pour un écart de température situé entre 10 et 15°C alors que le ouaouaron paraît plus sensible que la grenouille pour un écart de température situé entre 15 et 25°C. Ainsi donc, chez les grenouilles et les ouaouarons, une augmentation de la température accélère le taux de dépérissement, le taux d'évacuation gastrique, le temps de transit intestinal mais ne semble pas affecter le rendement d'assimilation.

REMERCIEMENTS

J'aimerais particulièrement remercier mon directeur de thèse, Dr Raymond Leclair Jr., pour ses judicieux conseils, son appui et sa disponibilité durant toute la durée de mon projet d'étude. Sa patience et sa gaiété ont été appréciées tout au long du projet. Il a su également me transmettre la rigueur scientifique et le désir de la perfection.

Je tiens sincèrement à remercier MM. Emmanuel Milot et Patrick Carrier pour leur participation active, leur aide technique autant sur le terrain qu'en laboratoire et leur bon sens de l'humour dans les moments imprévisibles. Je remercie M. Jean Leclerc pour son aide sur le terrain et ses conseils techniques sur la méthode de lavage gastrique ainsi que M. Daniel Courtois pour son assistance au laboratoire, ses bons conseils et ses encouragements.

Je remercie MM. Alain Maire D. Sc. et Pierre Magnan Ph. D. pour les commentaires pertinents qu'ils ont fournis et pour le matériel de laboratoire qu'ils m'ont permis d'utiliser. Je voudrais remercier M. Jean-Louis Benoît pour le matériel fourni aux expériences en laboratoire. Je remercie aussi les préposés de la réserve Mastigouche à l'accueil Pins-Rouges pour leur gentillesse et leur collaboration. J'aimerais également souligner et remercier le Ministère de l'Environnement et de la Faune pour les permis scientifiques de captures.

J'aimerais remercier les correcteurs de mon mémoire M. Richard Couture de l'Université du Québec à Trois-Rivières et Mme Jocelyne Pellerin-Massicotte de l'Université du Québec à Rimouski.

Également, je tiens à remercier les membres du Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques pour leur soutien, leurs conseils et l'esprit de camaraderie qui s'est développé entre nous.

En dernier lieu, je tiens à offrir un merci particulier à mon époux Marcel pour son aide lors de la prise des données des relevés de nuit, son support moral et sa patience à mon égard. Un merci à tous mes proches, leurs encouragements m'incitent à me surpasser et à me permettre de toujours aller plus loin.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	vi
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES FIGURES	xiv
 1. INTRODUCTION	 1
1.1 Problématique et objectifs généraux	1
 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	 13
2.1 Site d'échantillonnage	13
2.2 Méthodes de capture.	13
2.2.1 Mesure de température corporelle en milieu naturel.	 14
2.3 Expériences en laboratoire	16
2.3.1 Sélection de température en gradient thermique	 18
2.3.1.1 Sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour	 20
2.3.1.2 Sélection de température en gradient thermique d'une durée de sept jours	 21

2.3.1.3	Sélection de température en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours .	22
2.3.2	Expérience d'interaction sans gradient thermi- que d'une durée de huit jours	22
2.3.3	Taux de dépérissement	23
2.3.4	Taux d'évacuation gastrique	24
2.3.5	Temps de transit intestinal et assimilation	25
2.4	Analyses statistiques	28
3.	RÉSULTATS	30
3.1	Mesure de température corporelle en milieu naturel . . .	30
3.2	Sélection de température en gradient thermique	41
3.2.1	Sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour	41
3.2.2	Sélection de température en gradient thermique d'une durée de sept jours	47
3.2.3	Sélection de température en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours	53
3.3	Expérience d'interaction sans gradient thermique d'une durée de huit jours	61
3.4	Taux de dépérissement	63
3.5	Taux d'évacuation gastrique	65
3.6	Temps de transit intestinal et assimilation	70
4.	DISCUSSION	78
4.1	Mesure de température corporelle en milieu naturel . . .	78

4.2	Sélection de température en gradient thermique	83
4.2.1	Aspects comportementaux	83
4.2.2	Aspects fondamentaux.	84
4.3	Taux de dépérissement	88
4.4	Taux d'évacuation gastrique	90
4.5	Temps de transit intestinal et assimilation	91
4.6	Paramètres physiologiques	94
4.7	Conclusion.	95
5.	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	101

LISTE DES TABLEAUX

Tableaux	Page
1. Répartition des effectifs, de la durée et des dates de chacune des expérimentations effectuées à l'été 1993 chez les grenouilles du Nord adultes et les ouaouarons juvéniles capturés dans la réserve faunique Mastigouche	15
2. Températures environnementales et conditions climatiques générales pour les différents lacs de la réserve faunique Mastigouche à l'été 1993. Les températures sont notées lors de la capture des grenouilles	31
3. Statistiques descriptives des variables thermales pour <u>Rana septentrionalis</u> adulte provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche à différents mois de l'été 1993	33
4. Statistiques descriptives des variables thermales pour <u>Rana catesbeiana</u> juvénile provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche à différents mois de l'été 1993	34

5. Variables thermales chez Rana septentrionalis adulte et R. catesbeiana juvénile provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche au mois de juin 1993 36
6. Variables thermales chez Rana septentrionalis adulte et R. catesbeiana juvénile provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche au mois d'août 1993 37
7. Variables thermales pour Rana septentrionalis adulte et R. catesbeiana juvénile provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche pendant toute la période d'échantillonnage (du 27 mai au 11 août 1993) 38
8. Températures moyennes de l'eau pour Rana septentrionalis à jeun et nourris chez les mâles et les femelles maintenus pendant une journée dans des bassins à gradient thermique contrôlé 44
9. Températures moyennes de l'eau pour les expériences en gradient thermique d'une durée d'un jour et de sept jours chez des individus mâles et des individus femelles de R. septentrionalis adultes et des individus juvéniles de R. catesbeiana à jeun et nourris 45

10. Températures moyennes de l'eau pour les expériences en gradient thermique d'une durée d'un jour et de sept jours chez R. septentrionalis adulte mâles et femelles réunis et R. catesbeiana juvénile à jeun et nourris 46

11. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau des observations bi-quotidiennes en gradient thermique d'une durée de sept jours chez R. septentrionalis adulte à jeun 49

12. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau des observations bi-quotidiennes en gradient thermique d'une durée de sept jours chez R. septentrionalis adulte nourrie 50

13. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau des observations bi-quotidiennes en gradient thermique d'une durée de sept jours chez R. catesbeiana juvénile à jeun 51

14. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau des observations bi-quotidiennes en gradient thermique d'une durée de sept jours chez R. catesbeiana juvénile nourri 52

15. Températures moyennes de l'eau pour l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez des individus mâles et femelles réunis, des individus femelles de R. septentrionalis adulte et des individus juvéniles de R. catesbeiana à jeun et nourris 54

16. Températures moyennes de l'eau pour l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez des individus à jeun et nourris de R. septentrionalis adulte mâles et femelles réunis et R. catesbeiana juvénile 55

17. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau pour chaque journée de l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez R. septentrionalis adulte à jeun 57

18. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau pour chaque journée de l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez R. septentrionalis adulte nourrie 58

19. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau pour chaque journée de l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez R. catesbeiana juvénile à jeun 59

20. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau pour chaque journée de l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez R. catesbeiana juvénile nourri 60

21. Températures cloacales pour Rana septentrionalis adulte et R. catesbeiana juvénile en milieu naturel et températures de l'eau pour les expériences de sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour, de sept jours et de dix-neuf jours et dont les états à jeun et nourri sont groupés. . 62

22. Temps de transit intestinal du premier excrément à quatre températures distinctes chez R. septentrionalis et R. catesbeiana 72

23. Temps de transit intestinal de 70% de la matière excrétée à quatre températures distinctes chez R. septentrionalis et R. catesbeiana 73

24. Valeurs de Q_{10} pour le temps de transit intestinal du premier excrément et de 70% de la matière excrétée à quatre températures distinctes chez Rana septentrionalis et R. catesbeiana. 75

25. Pourcentage du rendement d'assimilation à quatre températures distinctes chez R. septentrionalis et R. catesbeiana . . 77

LISTE DES FIGURES

Figures	Page
1. Répartition géographique de la grenouille du Nord, <u>Rana septentrionalis</u> et du ouaouaron, <u>Rana catesbeiana</u> ainsi que la zone de chevauchement de la répartition géographique des deux espèces	10
2. Les expériences de sélection de température en gradient thermique ont eu lieu au sous-sol de l'Université du Québec à Trois-Rivières. Le bassin était constitué de façon à obtenir une extrémité chaude (35°C) (bas de la photo) et une extrémité froide (10°C) (haut de la photo); à l'intérieur du bassin, un gradient de température s'établissait	19
3. Relations entre la température cloacale et les températures de l'eau et de l'air chez <u>Rana septentrionalis</u> adulte pour les mois de mai, juin et août 1993	39
4. Relations entre la température cloacale et les températures de l'eau et de l'air chez <u>Rana catesbeiana</u> juvénile pour les mois de juin, juillet et août 1993	40

5. Corrélations entre la température cloacale et la température
de l'eau chez Rana septentrionalis adulte et R. catesbeiana
juvénile à jeun et nourris pour l'expérience en gradient
thermique d'une durée d'un jour 42

6. Distribution de fréquence de la position de cinq grenouilles
du Nord adultes et de cinq ouaouarons juvéniles observés
durant huit jours dans le bassin sans gradient thermique 64

7. Effet de la température sur le taux de dépérissement: perte de
masse des grenouilles du Nord adultes et des ouaouarons
juvéniles en fonction du temps 66

8. Comparaison des deux espèces au niveau du taux de
dépérissement: perte de masse des grenouilles du Nord adultes
et des ouaouarons juvéniles en fonction du temps 67

9. Effet de la température sur l'évacuation gastrique: perte de
masse du grillon qui a été offert comme proie aux grenouilles
du Nord et aux ouaouarons en relation avec le temps 69

10. Temps de transit intestinal du premier excrément et de 70%
de la matière excrétée à quatre températures distinctes:
10°C, 15°C, 25°C et 30°C pour chacune des espèces 71

11. Effet de la température sur le rendement d'assimilation en
pourcentage chez R. septentrionalis adulte et R. catesbeiana
juvénile nourris de grillons 76

1. INTRODUCTION

1.1 Problématique et objectifs généraux.

Les vertébrés poïkilothermes sont capables de comportements thermorégulateurs qui leur permettent, par chaleur de conduction ou de radiation, de maintenir une température corporelle optimale. Ces comportements thermorégulateurs peuvent se manifester sur une base quotidienne (jour-nuit) et sur base annuelle (variations saisonnières) (Lillywhite 1970, Huey et Pianka 1977, Avery 1978, autres références in Duellman et Trueb 1986, Mateos et Pérez-Mellado 1989). Toutefois, selon Brown (1992) et Tracy et al. (1993), les comportements thermorégulateurs ne sont pas toujours mis à contribution dans le processus global de la thermorégulation; cela vient du fait que ce processus entraîne des coûts (en temps et énergie) et des risques (exposition à la prédation durant les phases de réchauffement, déshydratation) (Tracy 1976, Bundy et Tracy 1977) aussi bien que des bénéfices (augmentation de l'ingestion de nourriture due à une plus grande activité, digestion, croissance linéaire, masse corporelle, emmagasinage des lipides, processus reproductif; Huey 1974, Huey 1982, Hutchison et Dupré 1992). À ce chapitre, les amphibiens ont reçu moins d'attention que les poissons ou les reptiles, en raison probablement de la complexité de la thermorégulation chez ces animaux à peau humide qui ne sont ni strictement aquatiques, comme les poissons, ni strictement terrestres comme les reptiles (Hutchison et Dupré 1992).

Selon Brattstrom (1963), les amphibiens anoures ne tolèrent pas des températures environnementales supérieures à 36°C. Les études de Lillywhite (1971) effectuées en Californie montrent qu'en nature, le ouaouaron juvénile affiche un comportement thermorégulateur et maintient une température corporelle moyenne de 29.6°C. Les études de Hedeon (1971) chez la grenouille du Nord au Minnesota, montrent que celle-ci affiche un comportement thermorégulateur en maintenant une température cloacale située entre 16.2 et 27.1°C et supérieure de 2 à 6° à la température de l'air ambiant. Pearson et Bradford (1976) ont démontré que le crapaud Bufo spinulosus maintient une température cloacale supérieure à la température de l'air ambiant durant le jour. À l'inverse, Sinsch (1984) a démontré, chez trois espèces de Ranidés, que durant le jour la température corporelle est plus basse que la température de l'air ambiant mais ne diffère pas de la température de l'eau. La nuit, les grenouilles ont des températures corporelles qui sont supérieures aux températures environnantes lorsque celles-ci sont faibles (Sinsch 1984). Afin de conserver un cycle d'activité normal, les individus doivent maintenir un thermopréférendum qui est influencé par le milieu et les différentes conditions climatiques.

Quoique les comportements thermorégulateurs des ectothermes aient fait l'objet de maints travaux (réf. citées en p. 1), leurs répercussions sur l'alimentation, la digestion, la croissance, le métabolisme ou encore la reproduction restent méconnues. Toutefois, plusieurs travaux abordent ces relations comme l'étude de ouaouarons juvéniles en croissance qui tendent à être plus héliothermiques que les adultes (Lillywhite 1970) ou celle des crapauds (Lillywhite et al. 1973)

dont la croissance est maximale à 27°C. Chez les jeunes crapauds, une croissance maximale (favorisée par l'utilisation des radiations solaires) peut conférer nombre d'avantages, notamment d'échapper aux pressions de prédation associées à une petite taille et de contribuer rapidement au pool reproductif de la population (Lillywhite et al. 1973). D'autres travaux existent qui illustrent les répercussions immédiates du comportement thermorégulateur sur la reproduction, notamment une étude de Fitzpatrick (1973a) effectuée en Ohio chez la salamandre Desmognathus ochrophaeus.

Il ressort de ces travaux que le stade de développement des animaux, les conditions physiologiques ou leur état reproducteur peuvent conditionner l'adoption de comportements thermorégulateurs qui, en définitive, devraient optimiser les fonctions biologiques qui prévalent lors de ces états particuliers. Il en est ainsi du comportement thermorégulateur en rapport avec l'alimentation comme l'ont démontré Regal (1966) et Moll et Legler (1971) chez des reptiles. L'importance du comportement thermorégulateur en rapport avec le besoin alimentaire a été également démontré chez les crapauds Bufo boreas (Lillywhite et al. 1973); ceux-ci montrent en effet une tendance à se chauffer sous les lampes incandescentes en laboratoire peu de temps après avoir absorbé de la nourriture. Une seule portion de nourriture était suffisante pour entraîner une réponse de choix de température autour de 26-27°C favorisant la digestion (Lillywhite et al. 1973). Habituellement, ce comportement peut se produire à l'intérieur d'une heure et dans quelques cas après seulement trente minutes. Les crapauds à jeun toutefois évitent la source de chaleur et assument une

température corporelle plus basse (15-20°C) qui a pour effet d'abaisser le métabolisme et de permettre un temps de survie plus allongé (Lillywhite et al. 1973). Regal (1966) et Bustard (1967) ont montré une réponse thermophilique après alimentation chez plusieurs espèces de reptiles dans un gradient thermique. Les lézards et les tortues, après avoir mangé, ont des températures corporelles qui sont supérieures de 2 à 5°C aux températures corporelles des individus à jeun (Bradshaw et al. 1980, Moll et Legler 1971 respectivement). Chez Rana esculenta, Cabanac et Jeddi (1971) ont montré que la température sélectionnée correspondrait à un optimum physiologique. C'est en effet à leur thermopréférendum que les amphibiens sont plus efficaces à conduire leur cycle d'activité normal comme l'alimentation et la reproduction (Rozdzial 1980). Toutefois, d'après Hadfield (1966) et Regal (1966), les ectothermes peuvent préférer différentes températures à différents temps selon leur état physiologique et leur motivation.

De tels travaux ne sont pas assez nombreux et ne couvrent pas suffisamment de taxons pour permettre une généralisation à l'effet que les vertébrés poïkilothermes adoptent une température corporelle élevée pour favoriser, par exemple, leur digestion. Une étude récente de Brown (1992) montre au contraire que les tortues (Chelydra serpentina) nourries ne se chauffent pas au soleil, ni ne sélectionnent des températures plus élevées que les tortues à jeun; les tortues nourries se retirent presque aussitôt après l'ingestion dans des eaux peu profondes et s'enterrent dans le substrat pour une période de 48 heures. Cette dernière étude a été effectuée en Ontario près de la limite nord de l'aire de distribution de l'espèce. Lillywhite (1971) en Californie, a

montré que des ouaouarons juvéniles, à qui sont offerts un gradient thermique, sélectionnaient une température élevée qu'ils soient nourris ou à jeun contrairement aux études de Lillywhite et al. (1973) effectuées chez B. boreas. Dans l'étude de Lillywhite (1971), les deux groupes de ouaouarons juvéniles étaient acclimatés auparavant à des conditions identiques de température et de photopériode.

Riddle (1909) est un pionnier des études sur la digestion des poissons et des amphibiens anoures; il a déterminé l'influence de la saison et de la température sur le taux d'évacuation. Plusieurs auteurs (Fitzpatrick 1973a et 1973b, Whitford 1973, Fitzpatrick et Atebara 1974, Pitkin 1977) ont montré que le métabolisme des amphibiens est proportionnellement dépendant de la température. Cette constatation a été enregistrée chez un nombre d'amphibiens anoures incluant Bufo boreas, Rana catesbeiana et Rana pipiens (Lillywhite et al. 1973, Lillywhite 1970, Brattstrom 1963 respectivement) ainsi que chez les crapaud B. debilis, B. canorus et B. woodhousi (Seymour 1972, Mullally et Cunningham 1956, Hadfield 1966 respectivement). Chez toutes ces espèces de même que chez Natrix maura (Hailey et Davies 1987), l'exposition au soleil aide à la digestion. Fitzpatrick (1973a) a démontré que la salamandre Desmognathus ochrophaeus ne se nourrit pas lorsqu'elle est à des températures sous 10°C.

Jusqu'à présent, très peu d'études ont tenté d'examiner l'effet de la température sur la digestion des amphibiens anoures. Rozdzial (1980) chez quatre amphibiens anoures (dont Bufo boreas et Rana pipiens) a démontré qu'il existait une relation étroite (fonction exponentielle

négative) entre le temps de transit intestinal (décrit comme étant l'intervalle de temps entre le moment de l'ingestion et l'apparition des premières fèces) et la température. De même, Greenwald et Kanter (1979) ont établi une corrélation négative entre le moment du premier excrément et la température chez les serpents. Selon Mackay (1968) et Waldschmidt et al. (1986), la température influence grandement la motilité intestinale et le temps de passage de la nourriture. Le taux auquel l'énergie peut être assimilé et utilisé pour le maintien, la croissance et la reproduction a aussi été directement corrélié avec les fluctuations de températures chez les ectothermes (Fitzpatrick 1973a, Harlow et al. 1976). Rozdzial (1980) est un de ceux qui ont démontré l'existence d'une fonction exponentielle positive entre le rendement d'assimilation et la température chez les anoues.

Certains auteurs (Jones 1974, Steigenberger et Larkin 1974, Windell et Sarokon 1976, Corse et Metter 1980) ont trouvé que l'importance de la ration alimentaire causait des changements dans le taux d'évacuation intestinale (une petite proie est évacuée plus rapidement qu'une grande proie) alors que d'autres auteurs ont trouvé l'effet inverse c'est-à-dire qu'une grande proie est évacuée plus rapidement qu'une petite proie (Hunt 1960, Kitchell et Windell 1968, Tyler 1970, Elliott 1972, Jobling et al. 1977, Jobling et Davies 1979, Persson 1979).

Des modèles exponentiels de taux d'évacuation gastrique en fonction du temps ont été retrouvés chez des amphibiens (Joly 1958, Smith 1976, Freed 1980), des reptiles (Cowles et Bogert 1944,

Regal 1966, Skoczylas 1970, Windell et Sarokon 1976, Greenwald et Kanter 1979) et des poissons (Molnar et Tolg 1962, Edwards 1971, Elliott 1972, Persson 1979 et 1982, Ryer et Boehlert 1983, Amundsen et Klemetsen 1988).

Le comportement d'évitement des extrêmes thermiques de l'environnement est probablement le plus important mécanisme thermorégulateur chez les amphibiens (Brattstrom 1963, Licht et Brown 1967). Riddle (1909) a conclut qu'à de très hautes et de très basses températures, les taux de digestion sont retardés à cause d'un plus petit ensemble d'enzymes produits par la muqueuse gastrique ou à cause de la destruction réelle des enzymes à ces températures extrêmes. Des études effectuées chez les serpents ont démontré dans des conditions extrêmes (hautes ou basses températures) que la digestion est incomplète et la nourriture est regurgitée (Naulleau 1983, Hailey et Davies 1987). Carr et al. (1976) ont montré que les basses températures encouragent la survie des bactéries pathogènes dans le tractus intestinal de Rana catesbeiana. Aux hautes températures, la sécrétion gastrique augmente (Smith 1976). Mais les mécanismes de disfonctionnement opérant à ces hautes températures ne sont pas clairs parce que l'activité de tous les enzymes digestifs continue d'augmenter, comme la motilité gastrique (Rome et al. 1992).

Les buts de ce travail sont d'essayer de voir de façon comparative, premièrement, à quelles températures se tiennent réellement les animaux en nature, comparativement aux températures sélectionnées en gradient thermique au laboratoire; deuxièmement, si l'ingestion de

nourriture a une influence sur la température sélectionnée (ou si l'animal adopte un préférendum thermique variable selon qu'il est alimenté ou non) et finalement de comparer indirectement le besoin en énergie, à différentes températures, en mesurant des taux de dépérissement d'animaux à jeun, des taux d'évacuation gastrique et des temps de transit intestinal. Ces buts sont énoncés pour tenter de comprendre comment le comportement thermorégulateur chez la grenouille du Nord et le ouaouaron, en laboratoire et en nature, est ajusté pour satisfaire, à priori, une utilisation optimale de l'énergie alimentaire. Ces buts sont formulés à l'égard de deux espèces d'anoures qui cohabitent dans des lacs de nature oligotrophe comme à la réserve Mastigouche, et pour lesquelles il nous faut des façons d'apprécier la direction, symétrique ou asymétrique, d'une présumée ou éventuelle compétition alimentaire.

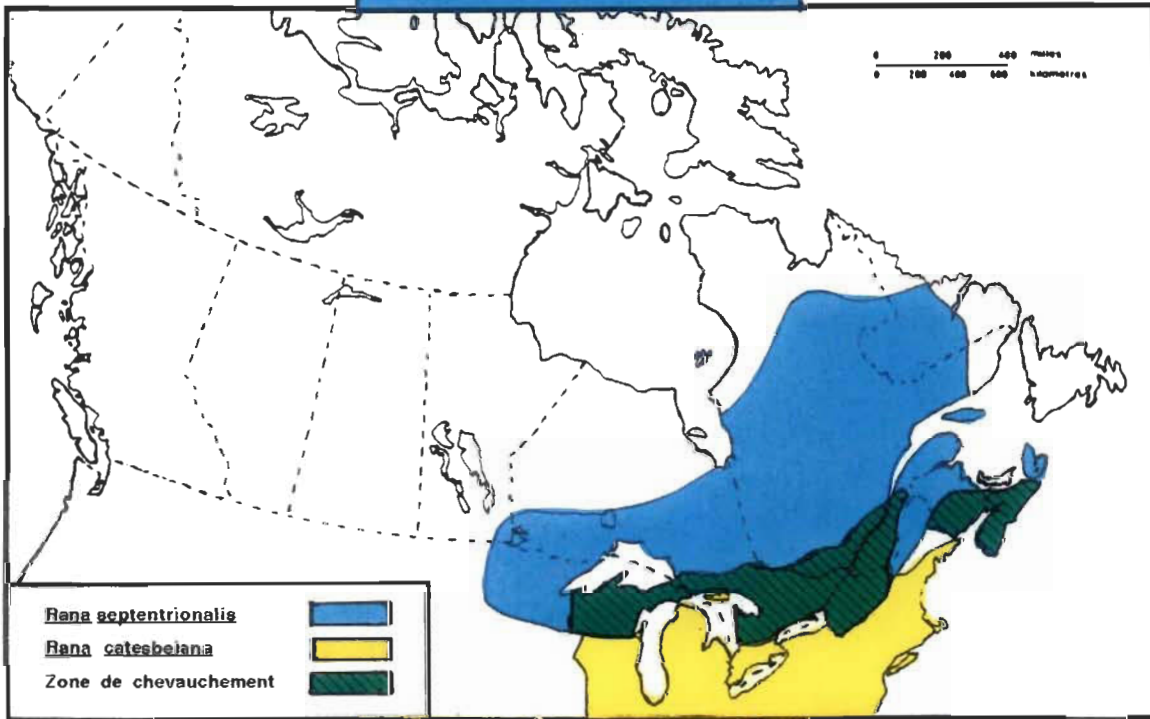
Les connaissances actuelles sur la thermorégulation ont permis de montrer qu'il peut exister des répercussions du comportement thermorégulateur sur le bilan énergétique des espèces. De même, les connaissances de la physiologie de digestion ont permis d'établir des liens avec le comportement thermorégulateur particulièrement lorsque les animaux sont placés dans un contexte écologique. Des travaux comme ceux de Turner et al. (1976) chez le lézard Uta stansburiana analysent les bilans énergétiques en tenant bien compte des températures corporelles quotidiennes et saisonnières mais sans que ces animaux soient placés dans un contexte de compétition alimentaire où les écologies thermiques spécifiques seraient impliquées. D'autre part, quelques travaux, bien que traitant de la niche écologique

thermique dans un contexte d'interférence interspécifique, comme ceux de Schoener et Schoener (1971) sur les lézards, ne font pas les liens avec les besoins alimentaires, le métabolisme ou encore, les possibilités de croissance. À cet égard, les amphibiens anoures peuvent présenter des situations intéressantes en regard avec leur distribution géographique. La grenouille du Nord Rana septentrionalis occupe les milieux tempérés froids alors que le ouaouaron Rana catesbeiana habite les milieux tempérés chauds; une zone de chevauchement est retrouvée à leur limite de distribution. Les deux espèces à l'étude, Rana septentrionalis et Rana catesbeiana se retrouvent, au niveau de leur zone de chevauchement, cohabitant dans des lacs au Québec.

La grenouille du Nord occupe surtout l'est du Canada, soit une bonne partie du Labrador, du Québec, de l'Ontario et des Provinces Maritimes. Aux États-Unis, on la retrouve jusqu'au Wisconsin et au Minnesota à l'ouest, ainsi qu'au nord des États de New York et à l'est de la Nouvelle-Angleterre (Figure 1) (Hedeen 1977, DeGraaf et Rudis 1983, Cook 1984, Conant et Collins 1991). Cette espèce se limiterait aux milieux tempérés froids à cause d'un problème de diffusion d'oxygène à l'intérieur de la masse d'oeufs. Cette diffusion est ralentie en eau chaude et rend l'approvisionnement en oxygène difficile pour les embryons. Les embryons, dans la masse d'oeufs, seraient capables de survivre seulement dans les régions où la température mensuelle moyenne est autour de 21°C ou moins (Hedeen 1986).

Figure 1

Répartition géographique de la grenouille du Nord, Rana septentrionalis et du ouaouaron, Rana catesbeiana ainsi que la zone de chevauchement de la répartition géographique des deux espèces.



Le ouaouaron est répandu en Nouvelle-Écosse, dans la moitié sud du Nouveau-Brunswick ainsi que dans le sud du Québec et de l'Ontario. Il a une répartition assez vaste dans le centre et l'est des États-Unis, de la Nouvelle-Angleterre jusqu'à la Floride ainsi qu'à l'ouest des Rocheuses où il a été introduit (Figure 1) (Cook 1984, Conant et Collins 1991). Le ouaouaron a réussi, grâce à son adaptation aux conditions climatiques et à la présence d'habitats favorables, à étendre sa distribution au Québec jusqu'à la hauteur de Rivière du Loup (rive sud) et de la Malbaie (rive nord), jusqu'au sud du Témiscamingue en passant par le Parc de la Réserve Mastigouche. Le ouaouaron et la grenouille du Nord ayant une préférence pour les plans d'eau permanents (Cook 1984), et les paramètres de l'environnement ne paraissant pas discriminants dans le choix de l'habitat (Courtois et al. 1995), ils se retrouveront fréquemment en cohabitation dans de nombreux lacs dont ceux de la réserve faunique Mastigouche (Figure 1).

L'interférence, en raison de la cohabitation des deux espèces, amènera sans doute des phénomènes de prédation et de compétition alimentaire (Stewart et Sandison 1972, Bruneau 1975). Lorsqu'ils sont à taille adulte, les ouaouarons mangent de grosses proies comme des têtards, des jeunes ouaouarons et aussi d'autres petites grenouilles (Stewart et Sandison 1972, Bruneau 1975). La prédation s'effectue donc des gros spécimens de ouaouarons sur les plus petits. Selon Stewart et Sandison (1972), le régime alimentaire des grenouilles du Nord consiste principalement d'Hémiptères mais aussi de Coléoptères (dytiques et gyrins). Quant au ouaouaron juvénile, celui-ci mange en grande partie des insectes représentés principalement par les

Coléoptères, les Diptères et les Hémiptères. La grenouille du Nord adulte et le ouaouaron juvénile ont des tailles similaires se situant entre 45 et 70 mm de longueur; ils ont également les mêmes préférences au niveau de leur régime alimentaire (Leclerc 1996). Dans des habitats peu productifs ou en condition de pénurie alimentaire, ces deux espèces risquent d'entrer en compétition puisqu'elles s'alimentent des mêmes ressources (Brooks 1964, Stewart et Sandison 1972, Bruneau 1975).

À tailles égales, les ouaouarons juvéniles et les grenouilles du Nord adultes n'ont probablement pas les mêmes exigences énergétiques. Dans un cas, il s'agit d'une grenouille adulte dont les besoins énergétiques visent principalement à assurer le maintien de l'organisme et la fonction de reproduction; dans l'autre c'est un ouaouaron juvénile chez qui l'énergie doit être investie prioritairement dans la croissance. Nos connaissances des besoins énergétiques de ces animaux ne permettent pas de quantifier l'importance relative de ces besoins orientés vers le maintien de l'organisme et la fonction de reproduction ou encore vers la croissance.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Site d'échantillonnage.

Cette étude a été réalisée à l'été 1993, les grenouilles du Nord et les ouaouarons ont été capturés dans 10 lacs de la réserve faunique Mastigouche, à environ 100 km au nord de Trois-Rivières, au Québec (46° 60' N, 73° 30' O). Le choix des dix lacs est basé sur une connaissance partielle que nous avons de la répartition des Ranidés à la réserve Mastigouche (Courtois et al. 1995). Les lacs contenaient soit uniquement des grenouilles du Nord, soit uniquement des ouaouarons (lacs allopatriques), ou les deux espèces à la fois (lacs sympatriques).

2.2. Méthodes de capture.

Les spécimens sont repérés au chant (mâles) ou visuellement et sont capturés à la main ou au filet troubleau. La longueur du corps de chaque animal, du bout du museau jusqu'à la pointe de l'urostyle, est mesurée à l'aide d'un pied à coulisse Bel-Art. Les spécimens sont ensuite pesés vivants au moyen d'une balance portative de type Pesola (50 g). Le sexe des grenouilles du Nord adultes est déterminé à l'aide des critères suivants: un mâle adulte se reconnaît par la présence de callosités nuptiales aux pouces et par le diamètre de son tympan qui est plus grand que celui de l'oeil; les femelles n'ont pas ces caractères et sont généralement plus grandes (Smith 1982, Conant et Collins 1991). Le sexe des ouaouarons juvéniles n'est pas déterminé.

2.2.1 Mesure de température corporelle en milieu naturel.

Nous avons voulu vérifier les comportements thermorégulateurs et déterminer si les animaux maintenaient une température corporelle optimale, à priori, par rapport aux températures environnementales. Pour ce faire, des prises de températures cloacales et environnementales ont été effectuées chez deux espèces, la grenouille du Nord et le ouaouaron, afin de déterminer s'il existe des différences interspécifiques au niveau des comportements thermorégulateurs et des températures corporelles.

Les mesures de température corporelle en milieu naturel se sont déroulées du 27 mai au 11 août 1993 (Tableau 1). Le mois d'août a été divisé en deux parties soient les données de jour et les données de nuit afin de dégager davantage les différences pouvant exister entre ces deux "cycles".

Comme bon nombre d'auteurs (Hedeen 1971, Bowker 1984, Nagy et al. 1984, Mateos et Pérez-Mellado 1989), nous avons utilisé un thermomètre Schultheis pour mesurer la température cloacale des grenouilles. Ce thermomètre a l'avantage de pouvoir effectuer des enregistrements rapides. Des lectures de la température de l'air (mesurée à l'ombre et à environ 5 cm au-dessus du spécimen) et de l'eau (mesurée à l'emplacement du spécimen) ont aussi été notées avec ce même thermomètre.

Tableau 1. Répartition des effectifs, de la durée et des dates de chacune des expérimentations effectuées à l'été 1993 chez les grenouilles du Nord adultes (GN) et les ouaouarons juvéniles (OUA) capturés dans la réserve faunique Mastigouche.

Expériences	Effectifs		Durée (jours)	Date
	GN	OUA		
<u>En nature:</u>				
1. Température corporelle	116	114	19	27 mai au 11 août
<u>En laboratoire:</u>				
*1. Gradient thermique 1 jour	30	30	3	28 au 30 juillet
*2. Gradient thermique 7 jours	10	0	7	11 au 18 sept.
Gradient thermique 7 jours	0	10	7	18 au 25 sept.
*3. Gradient thermique 19 jours	10	10	19	23 août au 11 sept.
4. Sans gradient thermique	5	5	8	12 au 20 octobre
*5. Taux de dépérissement à 15°C et (25°C)	16 (16)	16 (16)	56	13 août au 18 oct.
*6. Taux d'évacuation gastrique à 15°C et (25°C)	20 (20)	20 (20)	2	22 au 24 juillet
*7. Transit intestinal et assimilation à 15°C et (25°C)	10 (10)	10 (10)	7	21 au 28 juin
Transit intestinal et assimilation à 10°C et (30°C)	10 (10)	10 (10)	10	5 au 15 juillet

* Individus ayant 3 à 4 jours de période de jeûne.

Lors de la capture des spécimens, la longueur corporelle du museau au cloaque (mm) et la masse (g), ainsi que le sexe de l'animal lorsque ce fut possible, ont été notés. Pour l'ensemble des expérimentations, les grenouilles du Nord adultes avaient une masse corporelle située entre 6 et 31 g et une longueur variant de 46 à 74 mm alors que les ouaouarons juvéniles avaient une masse corporelle située entre 6 et 30 g et une longueur variant de 47 à 71 mm.

Tous les spécimens capturés lors des mesures de température corporelle en milieu naturel sont amenés et gardés dans des bassins pour les études en laboratoire. Tous les animaux sont nourris abondamment et les bassins sont nettoyés régulièrement.

2.3 Expériences en laboratoire.

Pour chacune des expériences effectuées en laboratoire, nous avons voulu vérifier s'il existe des différences interspécifiques. Pour les expériences de sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour (Tableau 1) l'objectif spécifique est de vérifier, pour chacune des espèces, si l'ingestion d'aliments entraîne le choix d'un microenvironnement thermique particulier par rapport aux animaux restés à jeun. Ces expériences de sélection de température en gradient thermique permettent de vérifier si les températures sélectionnées en nature sont comparables aux températures sélectionnées en laboratoire. Dans les expériences à plus long terme de sélection de température en gradient thermique (7 et 19 jours), nous avons vérifié si les grenouilles nourries maintenaient toujours des températures supérieures à celles

des grenouilles à jeun. Également, nous avons vérifié si les ouaouarons nourris maintenaient toujours des températures supérieures à celles des grenouilles. Finalement, les expériences d'interaction d'une durée de huit jours ont permis d'observer la position des grenouilles afin de déterminer s'il y avait présence ou non d'interaction.

Les expérimentations nécessitant ou non un gradient de température sont effectuées dans des bassins au sous-sol de l'Université du Québec à Trois-Rivières alors que les expériences à températures fixes s'effectuent dans des chambres environnementales de marque Conviron au local d'herpétologie. La photopériode est réglée à 16 heures de lumière et 8 heures de noirceur (16L : 8N) pour toutes les expériences en laboratoire. Les spécimens servant aux expérimentations sont pesés à l'aide d'une balance analytique de type Basic Sartorius, mesurés grâce au pied à coulisse et le sexe, lorsque possible, est déterminé.

Notre choix de température provient des expériences décrites dans la littérature et des écarts thermiques dans lesquels les animaux se retrouvent en nature. Les températures fixes utilisées pour les expérimentations réalisées dans des chambres environnementales sont 10°C, 15°C, 25°C et 30°C. De façon générale, en nature, ces animaux sont confrontés à ces diverses températures.

2.3.1 Sélection de température en gradient thermique.

Pour réaliser toutes les expériences de sélection de température en gradient thermique, deux grands bassins en fibre de verre (0.76 m de large; 2.44 m de long et 0.45 m de haut) sont aménagés. Un premier bassin est à la température de la pièce ($T^{\circ} = 22.9^{\circ}\text{C}$) et reçoit les grenouilles qui sont en période d'acclimatation de 4-6 jours. Ce bassin est séparé de façon à recevoir d'un côté les grenouilles du Nord adultes et de l'autre les ouaouarons juvéniles. Un second bassin est constitué de façon à obtenir un gradient de température ($10\text{-}35^{\circ}\text{C}$). Une extrémité est refroidie par un système de serpentín d'aluminium, dans lequel circule un liquide réfrigéré à 5°C , relié à un bain thermostatique Haake. L'autre extrémité est réchauffée par un système de serpentín de cuivre, dans lequel circule de l'eau chauffée à 40°C , relié à un bain thermostatique (Figure 2). La profondeur d'eau est maintenue à 2.5 cm, les bassins sont nettoyés (eau changée) tous les trois jours. Le gradient thermique maintenu à l'intérieur du bassin s'établit après 6 heures. Les bassins sont recouverts d'un moustiquaire. Les spécimens sont identifiés individuellement à l'aide d'un bout de laine de couleur différente attaché à la patte postérieure.

Au départ, les grenouilles du Nord et les ouaouarons sont dans le bassin d'acclimatation. Ils sont en période de jeûne de 3-4 jours afin de permettre l'élimination intestinale. Cinq grenouilles du Nord prises au hasard parmi 75 individus sont nourries (ver de terre) alors que 5 autres grenouilles restent en période de jeûne; par la suite, elles sont toutes transférées dans le bassin à gradient vis-à-vis la température



Figure 2. Les expériences de sélection de température en gradient thermique ont eu lieu au sous-sol de l'Université du Québec à Trois-Rivières. Le bassin était constitué de façon à obtenir une extrémité chaude (35°C) (bas de la photo) et une extrémité froide (10°C) (haut de la photo); à l'intérieur du bassin, un gradient de température s'établissait.

correspondant à celle de la pièce pour éviter un choc thermique. Après une attente minimale d'une heure et demie, la température cloacale des grenouilles de même que la température de l'eau au site où se tient l'animal (pour les expériences de gradient thermique d'une durée d'un jour) sont notées. Les spécimens retournent au bassin d'acclimatation après l'expérience. Des nuances méthodologiques sont apportées à ce protocole selon la durée des tests.

2.3.1.1 Sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour.

Cette expérience s'est effectuée du 28 au 30 juillet 1993 (Tableau 1). Le 28 juillet, 10 grenouilles du Nord (5 spécimens nourris, 5 à jeun) sont prises au hasard parmi les grenouilles en acclimatation (série 1). Elles sont déposées dans le bassin à gradient. Après deux heures et demie (il en est de même pour la série 2) la température cloacale et la température de l'eau au site où les animaux se tiennent sont notées. Par la suite, les individus sont retirés du bassin à gradient et déposés dans un endroit de façon à ne pas être réutilisés. Les individus se déplacent rapidement lorsque nous prenons la température cloacale d'un spécimen. Ainsi, pour toutes les séries suivantes, chaque spécimen est recouvert d'un petit filet à poisson avant la prise des températures cloacales. Ce filet permet aux individus d'être immobiles ce qui empêche une augmentation de leur température cloacale causée par les déplacements (Hedeen 1971, Hutchison et Dupré 1992). Étant donné la lourdeur de travailler avec dix individus à la fois, nous avons procédé à deux séquences de cinq individus. La seconde série

d'expérimentation s'est effectuée avec des ouaouarons juvéniles ($n = 5$) de tailles semblables; trois spécimens étant nourris, deux restant à jeun. L'expérience est répétée avec cinq autres spécimens (deux nourris, trois ouaouarons à jeun). La température de l'air au laboratoire est notée à chaque expérimentation (sauf pour la première série). Le 29 juillet 1993, l'expérience est effectuée pour 10 ouaouarons suivie de 10 grenouilles du Nord et finalement le 30 juillet, 10 grenouilles du Nord succédées de 10 ouaouarons pour un total de 30 spécimens de chaque espèce (Tableau 1).

2.3.1.2 Sélection de température en gradient thermique d'une durée de sept jours.

L'expérience du gradient thermique d'une durée d'un jour ayant démontré une très forte corrélation entre la température de l'eau et la température cloacale des individus, nous avons utilisé uniquement les températures de l'eau correspondant à la position des grenouilles à l'intérieur du bassin pour estimer la température cloacale et ce, afin de ne pas déranger inutilement les animaux. De cette façon, seul la position des grenouilles dans le bassin à gradient est notée; les relevés ont été effectués deux fois par jour. Si une grenouille se situe entre deux points de repère, la température moyenne correspondante est notée. La température de l'air au laboratoire est notée journallement. Le bassin à gradient thermique est marqué en 12 points de repère espacés de 20 cm. La température de l'eau correspondant à ces points de repère est notée et vérifiée régulièrement. Cette expérience a été réalisée du 11 au 18 septembre 1993 avec 10 grenouilles du Nord adultes et du

18 au 25 septembre 1993 avec 10 ouaouarons juvéniles (5 spécimens nourris et 5 spécimens à jeun dans chaque cas) (Tableau 1). Les grenouilles qui doivent être nourries durant les expériences de sélection de température en gradient thermique d'une durée de 7 et 19 jours sont alimentées quotidiennement avec des vers de terre.

2.3.1.3 Sélection de température en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours.

Cette expérience a été réalisée du 23 août au 11 septembre 1993 avec 10 grenouilles du Nord adultes et 10 ouaouarons juvéniles (5 spécimens nourris et 5 spécimens à jeun dans chaque cas) (Tableau 1). Les grenouilles du Nord et les ouaouarons cohabitent dans le bassin à gradient. Cette expérience suit les mêmes directives que l'expérience en gradient thermique d'une durée de sept jours.

2.3.2 Expérience d'interaction sans gradient thermique d'une durée de huit jours.

L'expérience d'interaction sans gradient thermique s'est déroulée du 12 au 20 octobre 1993 (Tableau 1). Cinq grenouilles du Nord adultes et cinq ouaouarons juvéniles cohabitent dans le bassin sans gradient thermique. La position des individus est notée quotidiennement. Les spécimens sont nourris tous les jours avec des vers de terre. La température moyenne de l'air au laboratoire est de 18.5°C et la température moyenne de l'eau dans le bassin est de 18.2°C.

2.3.3 Taux de dépérissement.

L'objectif immédiat des expériences sur le taux de dépérissement est de mesurer la vitesse et le niveau relatif d'affectation physique par le jeûne des grenouilles des deux espèces à différentes températures. Il s'agit d'une mesure indirecte des besoins alimentaires de chacune et des répercussions éventuelles d'une pénurie alimentaire en milieu naturel. Une expérience de ce genre faite par Lillywhite et al. (1973) montre que la masse humide est un indice inefficace de dépérissement puisqu'elle varie beaucoup même chez des animaux d'apparence émaciée, présumément à cause d'une rétention ou d'une absorption d'eau plus ou moins importante selon les sujets. C'est pourquoi quelques individus, tout au long de cette expérimentation, seront sacrifiés afin d'en prendre la masse sèche, mesure plus fiable que la masse humide.

L'expérience des taux de dépérissement s'est déroulée du 13 août au 18 octobre 1993 dans deux incubateurs à températures stabilisées à 15°C et à 25°C respectivement (Tableau 1). L'humidité relative moyenne à l'intérieur des chambres environnementales est de 75% pour l'incubateur réglé à 15°C et de 81% pour l'incubateur réglé à 25°C. Pour chaque température, 16 spécimens de chaque espèce sont utilisés (Tableau 1). Afin de s'assurer que l'ensemble du système digestif est vidangé, 3-4 jours d'acclimatation dans les bassins en fibre sont requis (Corse et Metter 1980, Taylor et al. 1985). Initialement, tous les spécimens sont nourris avec un grillon ou un ver de terre puisque la masse de nourriture donnée n'est pas importante. Une grenouille du Nord adulte et un ouaouaron juvénile cohabitent dans un petit bassin

cylindrique (21 cm de diamètre par 25 cm de haut) dont le fond grillagé est couvert d'un papier brun mouillé, ce dernier étant changé tous les deux jours environ. Chaque petit bassin cylindrique repose dans une assiette de plastique couverte d'un film d'eau. L'expérimentation débute en prenant la masse humide au temps zéro et en sacrifiant aussitôt quatre spécimens de chaque espèce afin d'obtenir la masse sèche initiale. Les animaux sont sacrifiés par injection d'éthanol à 100% directement au cerveau à l'aide d'une seringue introduite dans le foramen magnum (stylex 10 cc). La masse humide est mesurée tous les six jours environ. Le 25 août 1993, soit 12 jours après le sacrifice initial, quatre autres spécimens de chaque espèce sont sacrifiés et le 8 octobre (56 jours plus tard, fin de l'expérience) tous les spécimens restant sont sacrifiés. Les individus retrouvés morts en cours d'expérimentation sont pesés à l'état frais et à l'état sec. Tous les spécimens sont séchés pendant 48 heures à 60°C dans un four Despatch YSI (modèle 72).

2.3.4 Taux d'évacuation gastrique.

Il s'agira dans les expériences des taux d'évacuation gastrique d'établir un modèle mathématique de la masse sèche du bol alimentaire en fonction du temps pour les deux espèces. Un autre objectif fixé est de vérifier l'influence de la température sur le modèle d'évacuation gastrique. L'expérience des taux d'évacuation gastrique chez deux espèces de grenouilles s'est déroulée du 22 au 24 juillet 1993 dans deux incubateurs à températures stabilisées à 15°C et à 25°C (Tableau 1). Un effectif de 20 individus pour chaque espèce et ce, à chacune des températures a été utilisé pour effectuer cette

expérimentation (Tableau 1). Une grenouille du Nord adulte et un ouaouaron juvénile cohabitent dans un petit bassin cylindrique tel que décrit précédemment. Au départ, les individus sont en période de jeûne de 3-4 jours (Windell et Sarokon 1976, Persson 1982). Par la suite, chacun des spécimens est nourri avec un grillon de masse humide connue et dont l'équivalent en masse sèche aura été estimé selon une relation masse humide/masse sèche établie à partir de 29 spécimens de grillon allant de 59 à 355 mg. Après une heure environ, sur quatre spécimens de chaque espèce un lavage gastrique est effectué (Leclerc et Courtois 1993); le contenu stomacal en masses humide et sèche est déterminé. Le lavage a lieu au moins sur deux spécimens de chaque espèce pour obtenir des masses humides et sèches de contenus stomacaux. À 15°C, le lavage a lieu environ toutes les 6 heures, pour chacune des espèces, mais après 35 heures d'expérimentation, le lavage s'effectue à toutes les heures sur deux individus (un individu de chaque espèce) et ce, jusqu'à la fin de l'expérience (39 heures et 23 minutes). À 25°C, pour les deux espèces, le lavage s'effectue aux 2 heures environ et se termine après 20 heures et 18 minutes d'expérimentation. Afin de déterminer la masse sèche, le contenu stomacal est déposé dans des cupules d'aluminium et séché à 60°C pendant 24 heures.

2.3.5 Temps de transit intestinal et assimilation.

L'objectif de cette expérience est de vérifier l'influence de la température sur le temps de transit intestinal et sur le degré d'assimilation de la matière ingérée. Les liens entre taux de déperissement, modèle d'évacuation gastrique, temps de transit

intestinal et degré d'assimilation sont vérifiés chez les deux espèces.

Les expériences sur le temps de transit intestinal chez deux espèces de grenouilles se sont déroulées à quatre températures différentes dans deux chambres environnementales Conviron à températures contrôlées: du 21 au 28 juin 1993 pour les expériences à 15 et 25°C; du 5 au 15 juillet 1993 pour les expériences à 10 et 30°C (Tableau 1). Dix individus de chaque espèce pour chaque température ont été utilisés (Tableau 1). Afin de pouvoir récolter les fèces sans ambiguïté, chaque individu est isolé dans un bassin cylindrique tel que détaillé auparavant. Initialement, les individus sont en période de jeûne durant 3-4 jours. Par la suite, chaque individu est nourri avec un grillon vivant dont la masse humide est précisément relevée sur balance Mettler AE 163. Le temps de transit correspond à ce qui est compris entre le moment de l'ingestion de la proie et le moment de la défécation d'un résidu non digéré (Lucas 1993). Le moment des premières fèces est surveillé aux quatre heures et est noté. Les fèces sont recueillies, déposées dans des piluliers de verre et congelées. L'analyse de ces résidus est réalisée sous la loupe binoculaire (40 X). Les morceaux d'exuvie et les petits fragments de pierres qui de toute évidence n'appartiennent pas au grillon, sont retirés des excréments. Les parties restantes sont séchées à 60°C pendant 24 heures et la masse sèche est notée.

Tous les excréments solides sont recueillis jusqu'à une évacuation complète, ce qui correspond à une partie de la valeur de l'excrétion dans l'équation suivante (1).

$$A = I - E \quad (1)$$

où A est l'assimilation, I, l'ingestion et E, l'excrétion (E = Fèces + Urine) (Fitzpatrick 1973b). L'ingestion est mesurée à l'aide de la quantité de nourriture (grillon) offerte aux spécimens. L'excrétion est connue grâce aux récoltes des fèces solides, qui sont séchées. Il est impossible, selon nos moyens de recueillir l'urine en totalité chez les animaux aquatiques puisque les déchets azotés diffusent dans le milieu ambiant; nous ne pourrions alors établir qu'une approximation de la valeur attribuée pour l'assimilation (Lucas 1993).

Par la suite, le rendement d'assimilation (R.A.) est déterminé par l'équation suivante (Fitzpatrick 1973b, Merker et Nagy 1984, Cui et Wootton 1988):

$$R.A. = 100 \times A/I \quad (2)$$

Nous serons donc en mesure de faire un lien entre le rendement d'assimilation (en pourcentage) et le temps de transit intestinal. Les rendements d'assimilation seront surévalués, en raison des masses d'urine non récupérées, mais de façon présumément équivalente chez les deux espèces.

2.4 Analyses statistiques.

Dans les relevés en milieu naturel, les températures moyennes des grenouilles du Nord et des ouaouarons au mois de juin et au mois d'août 1993 ont été comparées à l'aide d'un test de t ($p < 0.05$). L'homogénéité des variances était préalablement vérifiée à l'aide d'un test de F max (Zar 1984). Lorsque les variances n'étaient pas homogènes, un test de t modifié a été utilisé (Sokal et Rohlf 1981). De même, les variables thermales pour Rana septentrionalis et Rana catesbeiana du 27 mai au 11 août 1993 ont été comparées à l'aide d'un test de t ($p < 0.05$). Des relations entre la température cloacale et les températures de l'eau et de l'air ont été effectuées chez la grenouille et le ouaouaron; pour les équations de régression significatives ($p < 0.05$), le coefficient de détermination est mentionné.

Des corrélations entre la température cloacale et la température de l'eau ont été effectuées chez la grenouille du Nord et le ouaouaron pour l'expérience en gradient thermique d'une durée d'un jour. Dans les comparaisons suivantes, seul les températures de l'eau sont prises en compte. Cependant, les mêmes tendances sont trouvées pour les températures cloacales.

Dans les expériences de sélection de température en gradient thermique, des tests de t ont été effectués entre: les individus mâles et les femelles de la grenouille du Nord adulte; les états à jeun et nourris pour chacune des espèces et finalement entre les espèces. Dans les expériences de sélection de température en gradient thermique d'une

durée de 7 jours et de 19 jours consécutifs, nous avons voulu vérifier, à long terme, l'effet du jeûne et des périodes de nourriture chez les deux espèces à l'étude à l'aide d'un test des rangs de Spearman (Zar 1984).

Une distribution de fréquence a été effectuée pour l'expérience d'interaction sans gradient thermique d'une durée de huit jours. Afin de déterminer si la position des grenouilles dans le bassin est significativement différente ($p < 0.05$) de la position des ouaouarons, un test de χ^2 des échantillons indépendants est effectué.

Nous avons effectué des tests de régression linéaire simple pour les expériences sur le taux de dépérissement et les expériences sur le taux d'évacuation gastrique. Une analyse de covariance (Sokal et Rohlf 1981) a ensuite été utilisée pour comparer les pentes des taux de dépérissement et les pentes des taux d'évacuation gastrique d'une même espèce à deux températures différentes (15°C et 25°C). Nous avons aussi utilisé une analyse de covariance pour comparer les pentes des taux de dépérissement et les pentes des taux d'évacuation gastrique d'une seule température donnée (15°C; ensuite 25°C) pour les deux espèces étudiées.

Finalement des tests de t sont effectués aux différentes températures (10°C, 15°C, 25°C et 30°C) entre les espèces pour les expériences sur le temps de transit intestinal et sur l'assimilation.

3. RÉSULTATS

3.1 Mesure de température corporelle en milieu naturel.

Les travaux de cette étude ont eu lieu dans dix lacs de la réserve Mastigouche à quatre périodes au cours de l'année: à la fin mai, en début juin, en juillet et en août. Les conditions climatiques générales qui prévalent à l'été 1993 sont montrées au tableau 2. Pour effectuer des mesures de température corporelle en milieu naturel, un échantillonnage diurne a été exécuté pour chaque espèce. En mai, les ouaouarons étant absents des lacs étudiés, l'échantillon est composé uniquement de grenouilles du Nord adultes ($n = 12$). C'est en juin que l'échantillon est le meilleur: il comprend 63 grenouilles du Nord adultes et 53 ouaouarons juvéniles. En juillet, l'échantillon est composé uniquement de ouaouarons juvéniles ($n = 10$). Au mois d'août, suite à la croissance estivale et à la reproduction des espèces, des grenouilles du Nord adultes ($n = 32$) et des ouaouarons juvéniles récemment métamorphosés ($n = 12$) ont été capturés. À cette période (août), les ouaouarons appartenant à la cohorte de l'année précédente sont rendus à des tailles supérieures à celles des grenouilles du Nord adultes; ils n'ont pas été considérés pour cette raison. Des mesures de températures ont été effectuées de nuit sur un nombre plus restreint de spécimens: quatre spécimens de chaque espèce en juin, et neuf grenouilles du Nord adultes et 39 ouaouarons juvéniles au mois d'août.

Tableau 2. Températures environnementales et conditions climatiques générales pour les différents lacs de la réserve faunique Mastigouche à l'été 1993. Les températures de l'eau (T_e) et les températures de l'air (T_a) moyennes sont exprimées en °C. Les températures sont notées lors de la capture des grenouilles.

Lacs	Mois	T_e	T_a	Conditions climatiques
Mastigou	Mai	18.6	13.9	Nuageux, percées de soleil, vent fort, pluie intermittente.
Mastigou Jones Rose Montour	Juin	22.7	21.2	Nuageux, ensoleillé, vent nul, précipitation nulle.
Jouet Mastigou Pissenlit	Juillet	22.7	20.3	Nuageux, percées de soleil, vent nul, vent léger, précipitation nulle.
Lafond Smith Minette	Août (jour)	23.5	22.8	Nuageux, ensoleillé, percées de soleil, vent nul, vent léger, pluie intermittente.
Vert Minette	Août (nuit)	21.8	16.3	Vent nul, pluie intermittente, brouillard.

Au mois de mai, les températures diurnes moyennes de l'eau étaient plus basses (18.6°C) qu'aux autres mois de l'année (22.7 - 23.5°C). La température moyenne de l'air était aussi relativement faible au mois de mai (13.9°C; Tableau 2). Pour les nuits du mois d'août, la température moyenne de l'air a baissé à 16.3°C mais celle de l'eau est restée à 21.8°C.

Pour la grenouille du Nord, la température cloacale (T_c) moyenne (de jour) était de 18.1°C au mois de mai mais de 23°C en juin ainsi qu'en août (Tableau 3). Les températures moyennes de l'eau (T_e) sont très similaires aux T_c enregistrées, elles ne varient que d'une fraction de degré sauf en août la nuit. Les températures moyennes de l'air (T_a) sont généralement plus faibles que les T_c pour chaque mois excepté pour les journées d'août (Tableau 3). Une variation dans les valeurs thermiques entre les mois de mai, juin et août était notée; ainsi, au mois de juin, la valeur maximale de T_c individuelle enregistrée était de 29.0°C et la valeur minimale était de 14.7°C.

Pour le ouaouaron juvénile, la température cloacale moyenne (de jour) était de 21.9°C au mois de juin mais de 22.2°C en juillet et de 24.4°C en août (Tableau 4). Les températures moyennes cloacale et de l'eau sont très semblables ne variant que d'une fraction de degré. Les T_a moyennes sont inférieures aux températures cloacale et de l'eau. Les températures cloacales pour les différents mois variaient entre 15.8°C (valeur minimale) et 30.0°C (valeur maximale) à l'été 1993.

Tableau 3. Statistiques descriptives des variables thermales pour *Rana septentrionalis* adulte (sexes groupés) provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche à différents mois de l'été 1993. T_c: Température cloacale; T_e: Température de l'eau; T_a: Température de l'air. Toutes les températures sont exprimées en °C.

Mois		Moyenne ± 1 écart-type	Minimum	Maximum	Effectif (n)
Mai	T_c	18.1 ± 1.3	15.9	20.0	12
	T_e	18.6 ± 1.4	16.2	20.2	12
	T_a	13.9 ± 1.6	11.0	15.4	12
Juin	T_c	23.0 ± 2.9	14.7	29.0	63
	T_e	23.2 ± 3.1	15.8	29.5	59
	T_a	21.6 ± 4.0	12.0	28.0	63
Août (jour)	T_c	23.4 ± 1.0	22.0	25.8	32
	T_e	23.2 ± 0.7	22.0	25.6	30
	T_a	23.4 ± 1.7	18.8	25.6	32
Août (nuit)	T_c	20.2 ± 1.3	18.0	21.8	9
	T_e	21.4 ± 0.9	19.7	22.2	8
	T_a	17.6 ± 0.8	16.5	18.9	9

Tableau 4. Statistiques descriptives des variables thermales pour Rana catesbeiana juvénile provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche à différents mois de l'été 1993. T_c: Température cloacale; T_e: Température de l'eau; T_a: Température de l'air. Toutes les températures sont exprimées en °C.

Mois		Moyenne \pm 1 écart-type	Minimum	Maximum	Effectif (n)
Juin	T _c	21.9 \pm 5.0	15.8	30.0	53
	T _e	22.1 \pm 5.2	15.5	32.0	52
	T _a	20.8 \pm 5.2	12.0	28.4	53
Juillet	T _c	22.2 \pm 2.0	18.5	24.6	10
	T _e	22.7 \pm 2.1	19.2	25.6	10
	T _a	20.3 \pm 2.2	15.6	22.2	10
Août (jour)	T _c	24.4 \pm 1.5	22.1	26.8	12
	T _e	24.4 \pm 1.5	22.5	27.0	12
	T _a	21.0 \pm 1.3	18.5	23.0	10
Août (nuit)	T _c	21.3 \pm 0.8	19.4	23.4	39
	T _e	21.9 \pm 0.3	21.0	22.4	37
	T _a	16.0 \pm 0.9	14.0	17.8	39

Pour les données du mois de juin, il n'existe pas de différence significative (test de t de Student) au niveau des températures cloacales moyennes entre la grenouille du Nord adulte ($23.0 \pm 2.9^{\circ}\text{C}$) et le ouaouaron juvénile ($21.9 \pm 5.0^{\circ}\text{C}$) (Tableau 5). De même, il n'existe pas de différence significative pour les températures de l'eau et de l'air entre les deux anoues (Tableau 5). Au mois d'août (jour-nuit), le ouaouaron maintient une T_c supérieure de 1°C à celle de la grenouille du Nord, la différence est petite mais significative ($p < 0.01$; Tableau 6). Les T_e moyennes et les T_a moyennes obtenues au moment de la prise des T_c diffèrent de façon significative entre ces espèces sauf pour les T_e moyennes des relevés de nuit où un test de t modifié a été appliqué en raison de l'inégalité des variances (Tableau 6).

Toutes données confondues, les T_c moyennes sont très similaires chez la grenouille (22.4°C) et le ouaouaron (22.0°C). La T_e moyenne est de 22.6°C chez la grenouille et de 22.3°C chez le ouaouaron alors que les T_a moyennes diffèrent légèrement, 21.0°C chez la grenouille contre 19.1°C chez le ouaouaron (Tableau 7). Il n'existe pas de différence significative entre les deux espèces et ce, autant pour les T_c que pour les T_e ($p > 0.05$). Par contre, une différence significative est montrée au niveau des T_a ($t = 3.40$; $dl = 226$; $p < 0.001$; Tableau 7).

Des corrélations sont effectuées entre T_c - T_e et T_c - T_a chez la grenouille du Nord et le ouaouaron (Figures 3 et 4). Une ligne est ajustée pour ces données (Figure 3, sauf 2 et figure 4, sauf 6) par la méthode des moindres carrés où l'équation de régression et le coefficient de détermination (R^2) sont mentionnés. Pour les mesures

Tableau 5. Variables thermales (°C) chez Rana septentrionalis mâles et femelles réunis et R. catesbeiana juvénile provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche au mois de juin 1993. T_c : Température cloacale; T_e : Température de l'eau; T_a : Température de l'air. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses.

Juin					
	<u>R. septentrionalis</u>	<u>R. catesbeiana</u>	<i>t</i>	dl	p
T_c	23.0 (2.9)	21.9 (5.0)	1.44	114	NS
T_e	23.2 (3.1)	22.1 (5.2)	1.44	109	NS
T_a	21.6 (4.0)	20.8 (5.2)	0.98	114	NS

NS signifie que le test est non significatif, $p > 0.05$.

Tableau 6. Variables thermales (°C) chez Rana septentrionalis (R. sept.) mâles et femelles réunis et R. catesbeiana juvénile (R. cates.) provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche au mois d'août 1993. T_c: Température cloacale; T_e: Température de l'eau; T_a: Température de l'air. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses.

	Août (jour)					Août (nuit)				
	R. sept.	R. cates.	t	dl	p	R. sept.	R. cates.	t	dl	p
T _c	23.4 (1.0)	24.4 (1.5)	2.60	42	< 0.01	20.2 (1.3)	21.3 (0.8)	3.33	46	< 0.01
T _e	23.2 (0.7)	24.4 (1.5)	3.45	40	< 0.001	21.4 (0.9)	21.9 (0.3)	1.54	7	NS
T _a	23.4 (1.7)	21.0 (1.3)	4.09	40	< 0.001	17.6 (0.8)	16.0 (0.9)	4.94	46	< 0.0001

NS signifie que le test de t modifié est non significatif, p > 0.05.

Tableau 7. Moyennes \pm 1 écart-type des variables thermales pour Rana septentrionalis adulte (sexes groupés) et R. catesbeiana juvénile provenant des lacs de la réserve faunique Mastigouche pendant toute la période d'échantillonnage (du 27 mai au 11 août 1993). T_c: Température cloacale; T_e: Température de l'eau; T_a: Température de l'air. Toutes les températures sont exprimées en °C.

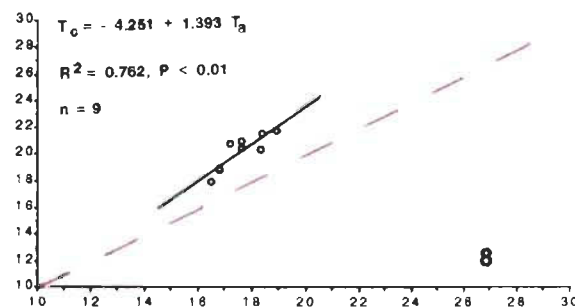
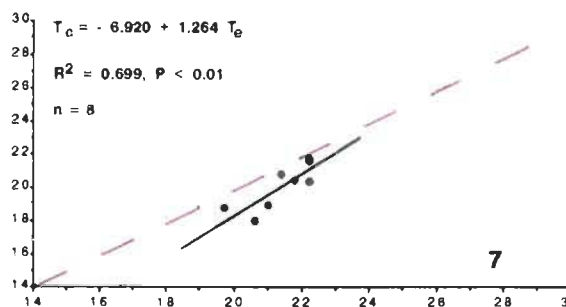
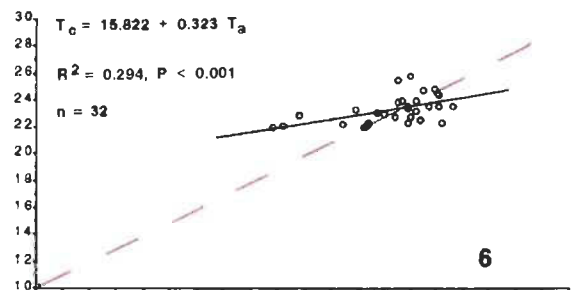
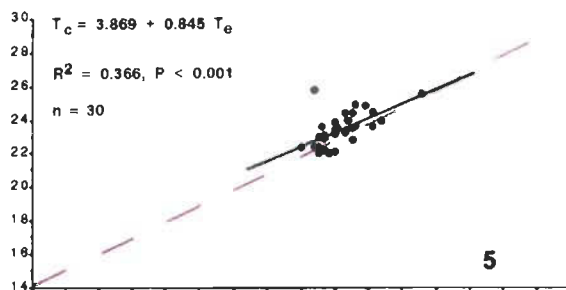
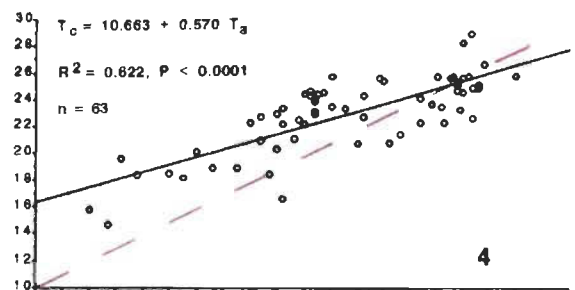
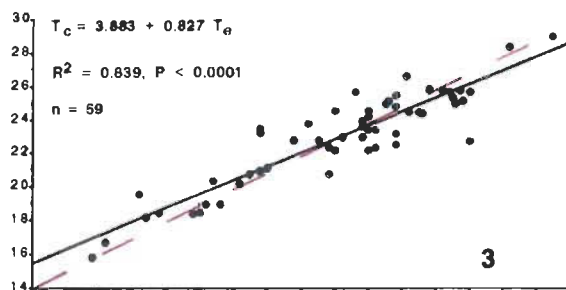
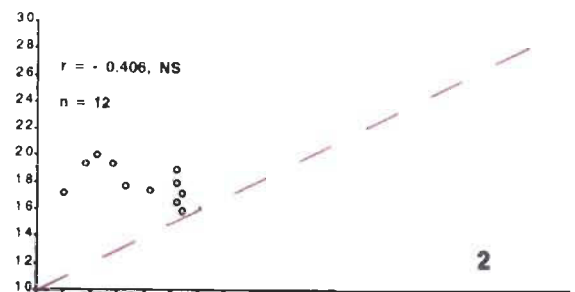
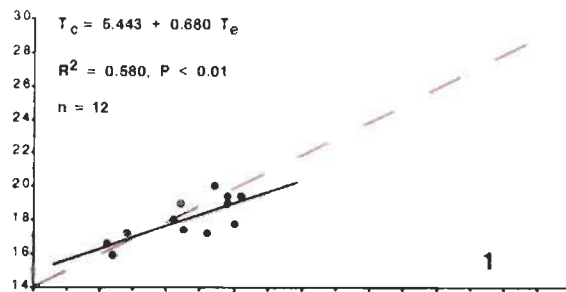
Espèce		Moyenne \pm 1 écart-type	Effectif (n)
<u>R. septentrionalis</u>	T _c	22.4 \pm 2.8 ^a	116
	T _e	22.6 \pm 2.8 ^b	109
	T _a	21.0 \pm 4.2 ^c	116
<u>R. catesbeiana</u>	T _c	22.0 \pm 3.6 ^a	114
	T _e	22.3 \pm 3.7 ^b	111
	T _a	19.1 \pm 4.3 ^d	112

Note: Une lettre identique indique aucune différence significative ($p > 0.05$). Une lettre contraire montre une différence très hautement significative ($p < 0.001$).

Figure 3

Relations entre la température cloacale (T_c) et les températures de l'eau (T_e) et de l'air (T_a) chez Rana septentrionalis adulte (sexes groupés). 1-2: mois de mai; 3-4: mois de juin; 5-6: mois d'août (jour); 7-8: mois d'août (nuit) 1993. Chaque cercle représente une mesure par individu. La ligne pointillée représente une poïkilothermie parfaite (égalité entre les $T_c - T_e$ et/ou entre $T_c - T_a$). R^2 = coefficient de détermination pour les équations de régression, r = coefficient de corrélation; n = effectif.

Température cloacale (°C)



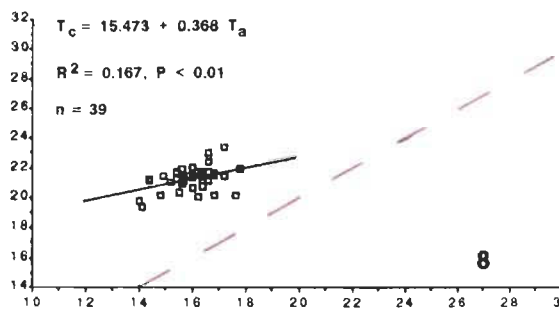
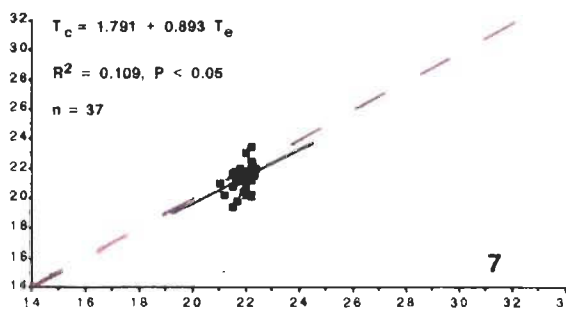
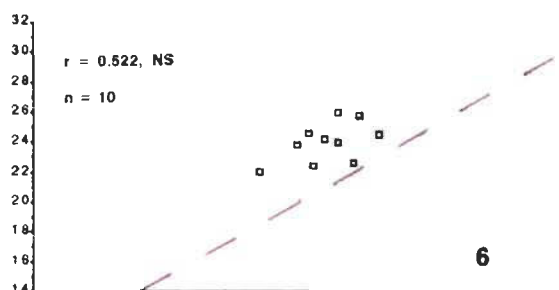
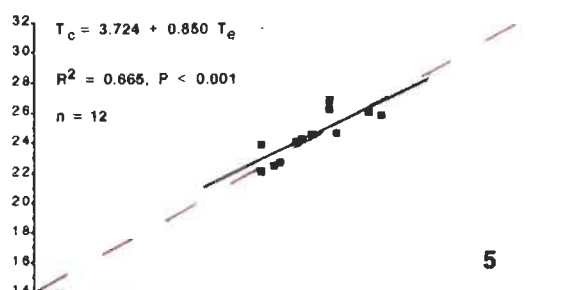
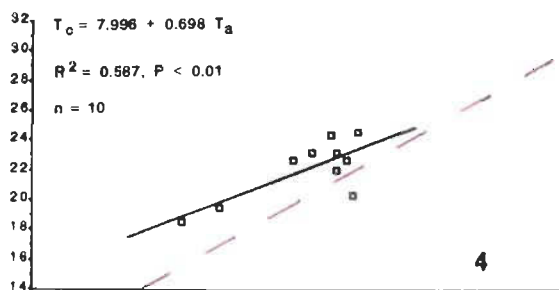
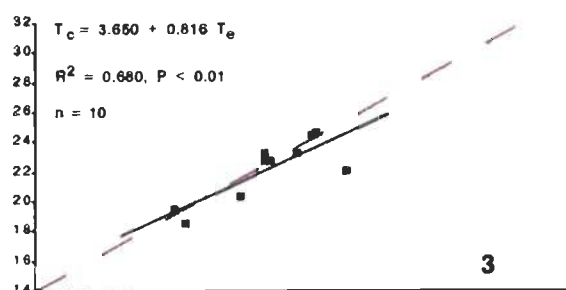
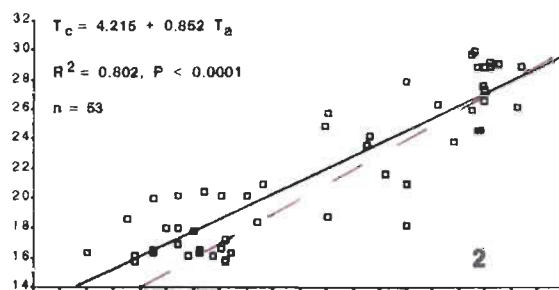
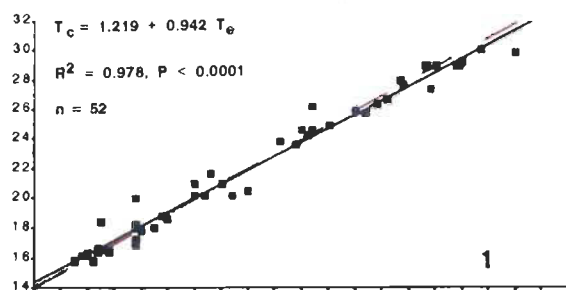
Température de l'eau (°C)

Température de l'air (°C)

Figure 4

Relations entre la température cloacale (T_c) et les températures de l'eau (T_e) et de l'air (T_a) chez Rana catesbeiana juvénile. 1-2: mois de juin; 3-4: mois de juillet; 5-6: mois d'août (jour); 7-8: mois d'août (nuit) 1993. Chaque carré représente une mesure par individu. La ligne pointillée représente une poïkilothermie parfaite (égalité entre les $T_c - T_e$ et/ou entre $T_c - T_a$). R^2 = coefficient de détermination pour les équations de régression, r = coefficient de corrélation; n = effectif.

Température cloacale (°C)



Température de l'eau (°C)

Température de l'air (°C)

diurnes et chez les deux espèces, la T_c est plus fortement corrélée à celle de l'eau (T_e) qu'à celle de l'air (T_a). Chez les deux espèces, lorsque les T_a sont froides les animaux ont des T_c plus élevées que les T_a parce qu'elles restent dans l'eau où la T_e est supérieure à la T_a (Figure 3, #4 - #8 et surtout #2 et figure 4, #2 et surtout #8). Au-delà d'une T_a égale à 25-26°C, la grenouille du Nord a tendance à prendre une T_c inférieure à la T_a (Figure 3, #4 et 6); ce phénomène n'est pas évident pour le ouaouaron (Figure 4, #2). La droite de régression (#4) chez la grenouille du Nord (Figure 3) coupe franchement la ligne de poïkilothermie; ce n'est pas le cas chez le ouaouaron à la même période (Figure 4, #2). De même, la corrélation T_c - T_a est plus forte chez le ouaouaron que chez la grenouille du Nord en juin, l'hypothèse avancée ici est que le ouaouaron laisserait peut-être monter sa T_c avec celle de l'air s'il le pouvait mais que la grenouille ne le ferait pas.

3.2 Sélection de température en gradient thermique.

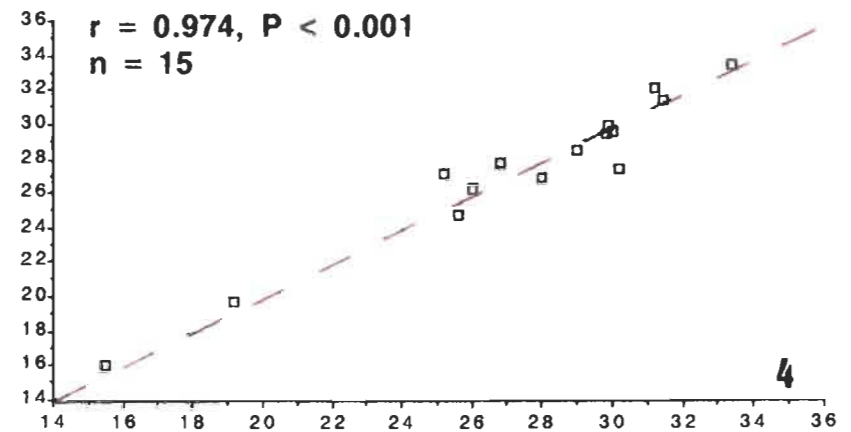
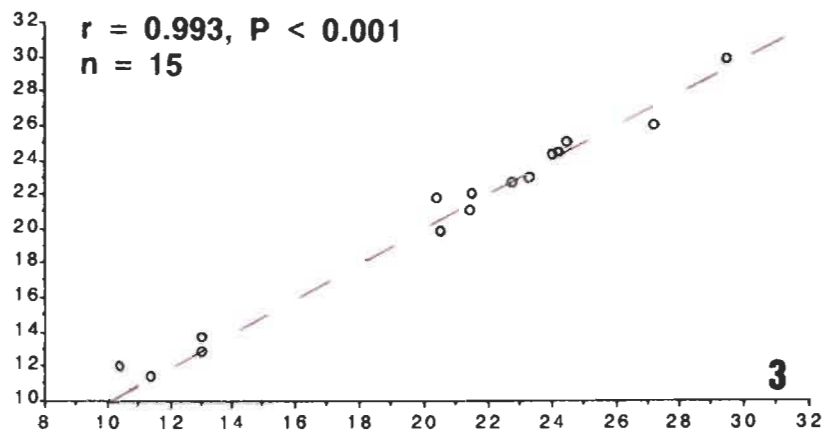
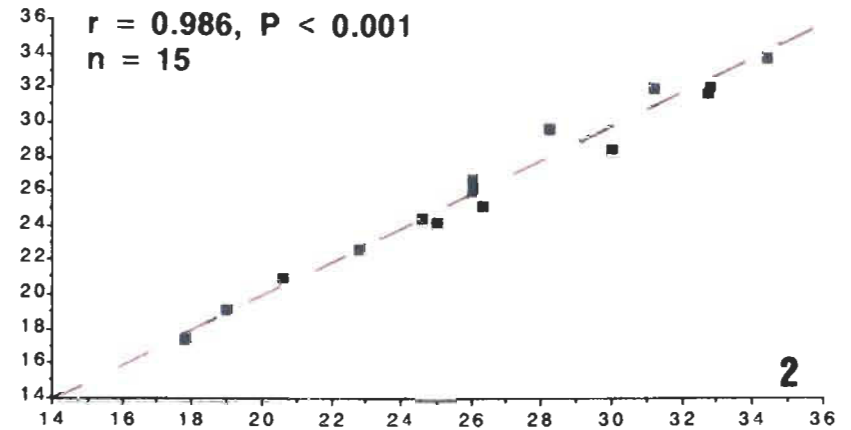
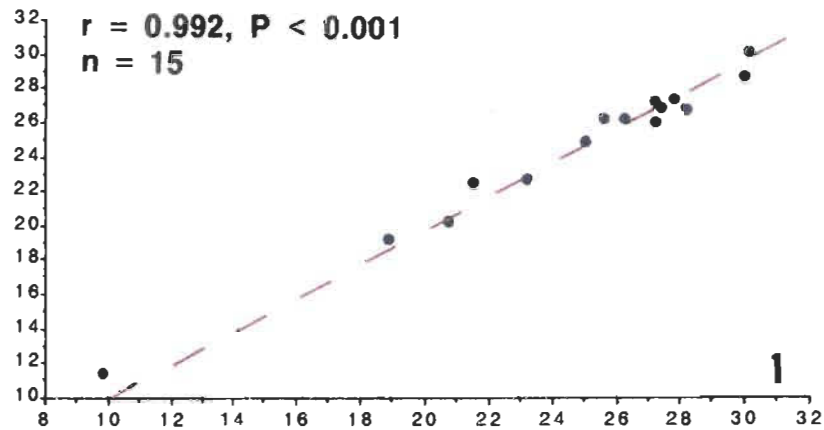
3.2.1 Sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour.

L'expérience de la sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour s'est déroulée en laboratoire et a permis de vérifier qu'il existe de très fortes corrélations ($p < 0.001$) entre le choix de la température de l'eau et la température de l'animal chez les deux espèces à l'étude (Figure 5). Les corrélations sont aussi fortes ($r > 0.97$) chez les grenouilles et les ouaouarons à jeun que chez les animaux nourris. En conséquence, pour l'expérience de sélection de

Figure 5

Corrélations entre la température cloacale (T_c) et la température de l'eau (T_e) chez Rana septentrionalis adultes mâles et femelles réunis (GN) et R. catesbeiana juvénile (Oua) pour l'expérience en gradient thermique d'une durée d'un jour. 1: GN à jeun; 2: Oua à jeun; 3: GN nourrie; 4: Oua nourri. Chaque symbole représente une mesure par individu. La ligne pointillée représente une poïkilothermie parfaite (égalité entre les T_c et les T_e). r = coefficient de corrélation; n = effectif.

Température cloacale (°C)



Température de l'eau (°C)

température en gradient thermique d'une durée de sept jours, seul la T_e où l'animal se positionnait dans le bassin a été notée afin de ne pas déranger inutilement les animaux. Dans les comparaisons suivantes, incluant l'expérience d'une durée d'un jour, seul les températures de l'eau sont prises en compte.

Chez la grenouille du Nord, il n'y a pas de différences significatives entre les mâles et les femelles pour la T_e sélectionnée, que les animaux soient nourris ou à jeun (Tableau 8). Chez les mâles, aucune différence significative n'est trouvée entre les états à jeun et nourris. Par contre, les femelles à jeun ont adopté une T_e (25.9°C) significativement plus élevée que celle (20.1°C) des femelles nourries. Lorsque les sexes sont groupés, la différence entre à jeun et nourris persiste quand même (Tableau 9).

Chez le ouaouaron, il n'y a pas de différence significative de température entre les individus à jeun (26.5°C) et les individus nourris (27.4 °C) (Tableau 9). Par contre, nourris ou à jeun, les ouaouarons ont choisi une T_e plus élevée que celle des grenouilles; la différence est significative ($p < 0.001$) pour les animaux nourris. L'écart reste significatif ($p < 0.01$) lorsque les états (nourris et à jeun) sont groupés (Tableau 10).

Tableau 8. Températures moyennes de l'eau (°C) pour Rana septentrionalis à jeun et nourris chez les mâles et les femelles maintenus pendant une journée dans des bassins à gradient thermique contrôlé. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses.

	1 jour				
	Mâles	Femelles	t	dl	p
À jeun	22.0 (7.7)	25.9 (3.4)	1.39	13	N S
Nourris	23.0 (2.2)	20.1 (6.2)	0.63	13	N S

NS signifie que le test est non significatif, $p > 0.05$.

Tableau 9. Températures moyennes de l'eau (°C) pour les expériences en gradient thermique d'une durée d'un jour et de sept jours chez des individus mâles (M) et des individus femelles (F) de R. septentrionalis adultes (R. sept.) et des individus juvéniles de R. catesbeiana (R. cates.) à jeun et nourris. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses.

1 jour						7 jours				
	À jeun	Nourris	t	dl	p	À jeun	Nourris	t	dl	p
R. sept.:										
M	22.0 (7.7)	23.0 (2.2)	0.16	5	N S	18.3 (4.1)	22.7	-----	--	-----
F	25.9 (3.4)	20.1 (6.2)	2.65	21	< 0.01	17.7 (3.1)	21.2 (2.1)	1.79	5	N S
MF	24.6 (5.3)	20.5 (5.9)	2.02	28	< 0.05	17.9 (3.0)	21.5 (2.0)	2.22	8	N S
R. cates.:										
	26.5 (5.1)	27.4 (4.7)	0.51	28	N S	18.5 (4.2)	24.4 (2.4)	2.74	8	< 0.05

NS signifie que le test est non significatif, $p > 0.05$.

Tableau 10. Températures moyennes de l'eau (°C) pour les expériences en gradient thermique d'une durée d'un jour et de sept jours chez R. septentrionalis adulte (R. sept.) mâles et femelles réunis et R. catesbeiana juvénile (R. cates.) à jeun et nourris. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses.

1 jour					7 jours				
R. sept.	R. cates.	t	dl	p	R. sept.	R. cates.	t	dl	p
À jeun:									
24.6 (5.3)	26.5 (5.1)	1.01	28	NS	17.9 (3.0)	18.5 (4.2)	0.25	8	NS
Nourris:									
20.5 (5.9)	27.4 (4.7)	3.57	28	< 0.001	21.5 (2.0)	24.4 (2.4)	2.09	8	NS
Groupés:									
22.5 (5.9)	27.0 (4.9)	3.19	58	< 0.01	19.7 (3.0)	21.5 (4.5)	1.02	18	NS

NS signifie que le test est non significatif, $p > 0.05$.

3.2.2 Sélection de température en gradient thermique d'une durée de sept jours.

Chez la grenouille du Nord, la T_e choisie par les individus mâles est plus élevée que celle des femelles pour les états à jeun et nourris. De même, les mâles et les femelles nourris choisissent généralement une T_e plus élevée que les individus à jeun. Un test de t n'a pu être réalisé que dans le cas des femelles entre les T_e moyennes des individus nourris (21.2°C) qui sont supérieures à celles des individus à jeun (17.7°C), la différence n'étant pas significative toutefois (Tableau 9). Lorsque les sexes sont groupés, les grenouilles nourries (21.5°C) choisissent une T_e plus élevée que celle des individus à jeun (17.9°C) mais encore une fois la différence n'est pas significative (Tableau 9).

Les ouaouarons nourris (24.4°C) ont des T_e qui sont plus élevées que celles des ouaouarons à jeun (18.5°C) et cette différence est significative ($p < 0.05$) (Tableau 9).

La comparaison entre les T_e moyennes des grenouilles du Nord à jeun (17.9°C) (sexes groupés, $n = 5$) et des ouaouarons à jeun (18.5°C) ($n = 5$) montre aucune différence significative (Tableau 10). Pour les animaux nourris, le ouaouaron choisit une T_e plus élevée que celle de la grenouille, comme c'était le cas dans l'expérience d'un jour, mais la différence n'est pas significative cette fois (Tableau 10). Pour les animaux dont les états ont été groupés, le ouaouaron (21.5°C) choisit une T_e plus élevée que celle de la grenouille (19.7°C) mais cette

différence n'est pas significative (Tableau 10).

Puisque l'expérience en gradient thermique s'est déroulée sur sept jours consécutifs, nous avons pu vérifier la variation dans le temps au niveau du jeûne et des périodes de nourriture, chez les deux espèces à l'étude, à l'aide d'un test des rangs de Spearman (Zar 1984). Chez la grenouille du Nord, en période de jeûne, le coefficient de corrélation obtenu ($r_s = 0.65$) permet d'établir une relation significative ($p < 0.05$; $n = 14$) entre la T_e moyenne à chacune des observations et le rang d'observation dans le temps (Tableau 11). Ce qui signifie, pour une période de sept jours consécutifs, que la grenouille a tendance à adopter une T_e qui est plus élevée. Cependant, si les observations 13 et 14 (jour 7) sont enlevées du test, cette tendance n'est plus significative et pour cette raison, la grenouille du Nord à jeun ne sélectionne pas une T_e plus élevée. Chez la grenouille du Nord nourrie, le coefficient de corrélation obtenu ($r_s = 0.14$) n'est pas significatif ($p > 0.05$) donc pour une durée d'expérimentation d'une semaine les individus ne montrent pas de tendance à choisir une eau plus chaude (Tableau 12). Des tests de rangs de Spearman ont aussi été réalisés pour les ouaouarons à jeun et les ouaouarons nourris. Pour les individus en période de jeûne, le coefficient de corrélation obtenu ($r_s = 0.70$; $n = 14$; $p < 0.01$) permet de conclure que le ouaouaron a tendance à adopter une T_e de plus en plus basse au cours de l'expérimentation (Tableau 13). Les ouaouarons nourris, quant à eux ne montrent pas de tendance particulière en regard de la température; le coefficient de corrélation obtenu ($r_s = 0.02$) n'étant pas significatif (Tableau 14).

Tableau 11. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau (T_e) des observations (obs.) bi-quotidiennes en gradient thermique d'une durée de sept jours chez R. septentrionalis adulte (sexes groupés) à jeun.

	T_e par obs.	Rang de position	Rang d'obs. dans le temps	Écart de rang au carré
<u>R. septentrionalis</u>				
À jeun:	15.45	2	1	1
	16.64	3	2	1
	16.72	4	3	1
	19.34	10	4	36
	17.45	5	5	0
	18.53	8	6	4
	18.63	9	7	4
	14.52	1	8	49
	19.40	11	9	4
	19.50	12	10	4
	18.00	7	11	16
	17.56	6	12	36
	23.56	14	13	1
	20.58	13	14	1

Note : $\sum d^2 = 158$; $n = 14$; $r_s = 0.65$; $p < 0.05$.

Tableau 12. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau (T_e) des observations (obs.) bi-quotidiennes en gradient thermique d'une durée de sept jours chez R. septentrionalis adulte (sexes groupés) nourrie.

	T_e par obs.	Rang de position	Rang d'obs. dans le temps	Écart de rang au carré
<u>R. septentrionalis</u>				
Nourrie:	19.00	1	1	0
	22.45	10	2	64
	20.95	7	3	16
	22.95	12	4	64
	20.25	4	5	1
	20.60	6	6	0
	21.58	9	7	4
	21.46	8	8	0
	24.20	13	9	16
	19.20	2	10	64
	25.10	14	11	9
	19.60	3	12	81
	20.58	5	13	64
	22.92	11	14	9

Note : $\sum d^2 = 392$; $n = 14$; $r_s = 0.14$; $p > 0.05$.

Tableau 13. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau (T_e) des observations (obs.) bi-quotidiennes en gradient thermique d'une durée de sept jours chez R. catesbeiana juvénile à jeun.

	T_e par obs.	Rang de position	Rang d'obs. dans le temps	Écart de rang au carré
<u>R. catesbeiana</u>				
À jeun:	19.78	3	1	4
	19.35	5	2	9
	20.36	2	3	1
	19.01	7	4	9
	21.70	1	5	16
	18.40	9	6	9
	17.80	10	7	9
	19.02	6	8	4
	17.62	11	9	4
	18.66	8	10	4
	16.91	12	11	1
	19.55	4	12	64
	14.61	14	13	1
	16.20	13	14	1

Note : $\sum d^2 = 136$; $n = 14$; $r_s = 0.70$; $p < 0.01$.

Tableau 14. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau (T_e) des observations (obs.) bi-quotidiennes en gradient thermique d'une durée de sept jours chez R. catesbeiana juvénile nourri.

	T_e par obs.	Rang de position	Rang d'obs. dans le temps	Écart de rang au carré
<u>R. catesbeiana</u>				
Nourri:	24.07	9	1	64
	23.08	12	2	100
	25.06	6	3	9
	20.98	14	4	100
	25.72	4	5	1
	27.53	1	6	25
	25.30	5	7	4
	25.90	3	8	25
	24.17	8	9	1
	24.51	7	10	9
	23.27	10	11	1
	26.48	2	12	100
	23.16	11	13	4
	22.59	13	14	1

Note : $\sum d^2 = 444$; $n = 14$; $r_s = 0.02$; $p > 0.05$.

Au terme de l'expérience en gradient thermique d'une durée de sept jours, on constate que les résultats des ouaouarons nourris et des ouaouarons à jeun s'orientent toujours dans le même sens que l'expérience en gradient thermique d'une durée d'un jour. Les ouaouarons nourris ont des températures moyennes de l'eau supérieures aux températures des ouaouarons à jeun. Dans l'expérience en gradient thermique d'une durée de sept jours, les grenouilles nourries sélectionnent des températures moyennes de l'eau supérieures aux grenouilles à jeun alors que l'inverse est observé dans l'expérience en gradient thermique d'une durée d'un jour.

3.2.3 Sélection de température en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours.

Les grenouilles du Nord femelles en période de jeûne ont choisi une T_e ($15.7 \pm 2.8^\circ\text{C}$; $n = 5$) qui n'est pas significativement différente de celle des individus femelles nourries ($18.0 \pm 4.4^\circ\text{C}$; $n = 3$) (Tableau 15). L'addition de deux spécimens mâles à l'effectif ne change pas la conclusion (Tableau 15). Les ouaouarons nourris et à jeun ont choisi des T_e très voisines (approximativement 23°C) (Tableau 15) contrairement à l'expérience de sélection de température en gradient thermique d'une durée de 7 jours où une différence significative ($p < 0.05$) était trouvée entre ces deux états.

Pour les individus à jeun et les individus nourris, les ouaouarons sélectionnent toujours une T_e supérieure de 6°C à celle des grenouilles et ce, de façon significative (Tableau 16). Les T_e moyennes des individus

Tableau 15. Températures moyennes de l'eau (°C) pour l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez des individus mâles et femelles réunis, des individus femelles de R. septentrionalis adulte et des individus juvéniles de R. catesbeiana à jeun et nourris. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses.

19 jours					
	À jeun	Nourris	t	dl	p
<u>R. septentrionalis:</u>					
MF	16.6 (3.4)	17.5 (3.7)	0.42	8	NS
F	15.7 (2.8)	18.0 (4.4)	0.94	6	NS
<u>R. catesbeiana:</u>					
	23.3 (1.3)	23.9 (1.6)	0.57	6	NS

NS signifie que le test est non significatif, $p > 0.05$.

Tableau 16. Températures moyennes de l'eau (°C) pour l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez des individus à jeun et nourris de R. septentrionalis adulte mâles et femelles réunis et R. catesbeiana juvénile. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses.

19 jours					
	<u>R. septentrionalis</u>	<u>R. catesbeiana</u>	<i>t</i>	dl	p
À jeun	16.6 (3.4)	23.3 (1.3)	4.14	9	< 0.01
Nourris	17.5 (3.7)	23.9 (1.6)	2.75	5	< 0.05
Groupés	17.0 (3.3)	23.5 (1.3)	5.19	16	< 0.0001

à jeun et nourris sont groupées puisqu'aucune différence significative n'est trouvée (Tableau 15). Les ouaouarons (23.5°C) sélectionnent des T_e moyennes supérieures à celles des grenouilles (17.0°C) et cette différence est très significative ($p < 0.0001$; Tableau 16) contrairement aux résultats de l'expérience de la sélection de température en gradient thermique d'une durée de 7 jours où de telles différences n'existaient pas (Tableau 10). Toutefois, dans l'expérience d'un jour, il y a une différence significative ($p < 0.01$; Tableau 10). Il faut cependant mentionner, pour l'expérience de 19 jours, que les espèces sont ensemble tandis qu'elles sont séparées dans les expériences d'une durée d'un jour et de 7 jours.

Le coefficient de corrélation obtenu ($r_s = 0.56$; Tableau 17) dans le test des rangs de Spearman, chez la grenouille du Nord en période de jeûne, permet d'établir une relation significative ($p < 0.05$; $n = 19$) entre la T_e moyenne notée à chaque jour et le rang dans le temps (en jours). À l'inverse de ce qui a été trouvé dans l'expérience d'une durée de sept jours, la grenouille à jeun a tendance ici à adopter une T_e de plus en plus faible. Aux tableaux 18, 19 et 20, les coefficients de corrélation obtenus pour les grenouilles nourries et les ouaouarons à jeun et nourris (respectivement de 0.22, 0.25 et 0.18) ne sont pas significatifs. Dans l'expérience d'une durée de sept jours (Tableau 13), les ouaouarons à jeun avaient tendance à adopter une T_e de plus en plus basse; dans la présente expérience, cette tendance n'est pas démontrée.

Tableau 17. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau (T_e) pour chaque journée de l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez R. septentrionalis adulte à jeun.

	T_e par jour	Rang de position	Rang dans le temps en jours	Écart de rang au carré
<u>R. septentrionalis</u>	16.74	12	1	121
À jeun:	15.82	13	2	121
	20.50	4	3	1
	18.04	9	4	25
	22.89	1	5	16
	19.84	6	6	0
	20.93	3	7	16
	19.53	7	8	1
	19.08	8	9	1
	20.38	5	10	25
	21.44	2	11	81
	17.50	10	12	4
	13.50	15	13	4
	11.88	18	14	16
	15.43	14	15	1
	11.63	19	16	9
	12.00	17	17	0
	17.65	11	18	49
	12.12	16	19	9

Note : $\sum d^2 = 500$; $n = 19$; $r_s = 0.56$; $p < 0.05$.

Tableau 18. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau (T_e) pour chaque journée de l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez R. septentrionalis adulte nourrie.

	T_e par jour	Rang de position	Rang dans le temps en jours	Écart de rang au carré
<u>R. septentrionalis</u>	17.20	6	1	25
Nourrie:	15.90	2	2	0
	16.58	3	3	0
	15.88	1	4	9
	22.70	16	5	121
	27.00	17	6	121
	20.10	9.5	7	6.25
	21.50	13	8	25
	21.37	12	9	9
	22.05	14	10	16
	27.03	18	11	49
	20.00	8	12	16
	16.75	4	13	81
	22.10	15	14	1
	28.75	19	15	16
	20.65	11	16	25
	18.00	7	17	100
	20.10	9.5	18	72.25
	17.05	5	19	196

Note : $\sum d^2 = 888.5$; $n = 19$; $r_s = 0.22$; $p > 0.05$.

Tableau 19. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau (T_e) pour chaque journée de l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez R. catesbeiana juvénile à jeun.

	T_e par jour	Rang de position	Rang dans le temps en jours	Écart de rang au carré
<u>R. catesbeiana</u>	24.82	3	1	4
À jeun:	24.26	5	2	9
	23.50	10	3	49
	24.54	4	4	0
	21.70	16	5	121
	21.72	15	6	81
	23.94	7	7	0
	21.45	17	8	81
	23.87	8	9	1
	23.55	9	10	1
	24.19	6	11	25
	18.90	19	12	49
	22.56	14	13	1
	25.10	2	14	144
	26.33	1	15	196
	23.21	12	16	16
	23.42	11	17	36
	20.56	18	18	0
	22.70	13	19	36

Note : $\sum d^2 = 850$; $n = 19$; $r_s = 0.25$; $p > 0.05$.

Tableau 20. Test des rangs de Spearman pratiqué sur les températures moyennes de l'eau (T_e) pour chaque journée de l'expérience en gradient thermique d'une durée de dix-neuf jours chez R. catesbeiana juvénile nourri.

	T_e par jour	Rang de position	Rang dans le temps en jours	Écart de rang au carré
<u>R. catesbeiana</u>	23.64	13	1	144
Nourri:	26.97	1	2	1
	25.17	5	3	4
	22.15	15	4	121
	25.22	4	5	1
	23.75	12	6	36
	25.17	6	7	1
	21.57	16	8	64
	24.12	10	9	1
	23.77	11	10	1
	24.31	9	11	4
	20.77	18	12	36
	19.98	19	13	36
	26.17	2	14	144
	24.45	8	15	49
	25.30	3	16	169
	24.50	7	17	100
	21.42	17	18	1
	22.73	14	19	25

Note : $\sum d^2 = 938$; $n = 19$; $r_s = 0.18$; $p > 0.05$.

Bref, dans les expériences de sélection de température en gradient thermique, le ouaouaron sélectionne toujours une T_e plus élevée que celle de la grenouille; la différence est significative pour les expériences d'une durée d'un jour et de 19 jours (Tableau 21). Nous avons trouvé, lors des mesures de température corporelle en milieu naturel, que les ouaouarons, au mois d'août, avaient des températures plus élevées que celles des grenouilles et ce, même si les moyennes générales étaient semblables. En juin, nous avons aussi montré que le ouaouaron pouvait laisser monter sa T_c avec celle du milieu, ce que la grenouille ne ferait pas. Chez la grenouille du Nord, les T_e des relevés effectués en laboratoire sont plus faibles que les relevés de T_c en milieu naturel sauf pour l'expérience en gradient thermique d'une durée d'un jour. Chez le ouaouaron, seul les données de T_e pour les expériences en gradient thermique d'une durée de sept jours sont plus faibles que les données de T_c en milieu naturel (Tableau 21).

3.3 Expérience d'interaction sans gradient thermique d'une durée de huit jours.

Dans les expériences de sélection de température en gradient thermique d'une durée de 19 jours, les deux espèces sont ensemble c'est pourquoi l'expérience sans gradient thermique est effectuée afin de vérifier s'il y a interaction au niveau de l'emplacement des individus. Par cette expérience, nous avons également voulu vérifier s'il y a une interaction au niveau de l'alimentation. Afin d'effectuer des tests statistiques valables, six portions d'égale longueur dans le bassin sont considérées.

Tableau 21. Moyennes \pm 1 écart-type de la température cloacale (T_c) pour Rana septentrionalis adulte (sexes groupés) et R. catesbeiana juvénile en milieu naturel (du 27 mai au 11 août 1993) et les moyennes de la température de l'eau (T_e) pour les expériences de sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour, de sept jours et de dix-neuf jours et dont les états à jeun et nourri sont groupés. Les températures sont exprimées en °C.

Espèce	Moyenne \pm 1 écart-type	Effectif (n)
Milieu naturel:		
<u>R. septentrionalis</u>	T_c 22.4 \pm 2.8 ^a	116
<u>R. catesbeiana</u>	T_c 22.0 \pm 3.6 ^a	114
Gradient thermique:		
1 jour:		
<u>R. septentrionalis</u>	T_e 22.5 \pm 5.9 ^b	30
<u>R. catesbeiana</u>	T_e 27.0 \pm 4.9 ^c	30
7 jours:		
<u>R. septentrionalis</u>	T_e 19.7 \pm 3.0 ^d	10
<u>R. catesbeiana</u>	T_e 21.5 \pm 4.5 ^d	10
19 jours:		
<u>R. septentrionalis</u>	T_e 17.0 \pm 3.3 ^e	10
<u>R. catesbeiana</u>	T_e 23.5 \pm 1.3 ^f	8

Note: Une lettre identique indique aucune différence significative ($p > 0.05$). Une lettre différente montre une différence hautement significative ($p < 0.01$).

Les grenouilles du Nord se retrouvent au niveau des deux extrémités du bassin avec 77% des relevés d'occupation (30 cas sur 39). Les ouaouarons sont retrouvés, quant à eux, dans une seule extrémité avec un pourcentage de 34 (section 6) en ayant une fréquence décroissante vers l'autre extrémité du bassin (Figure 6). Lorsqu'un test de khi carré (χ^2) des échantillons indépendants est effectué, la valeur calculée 18.93 est supérieure à la valeur critique de $\chi^2_{0.05(5)} = 11.07$. Ainsi, la position des grenouilles dans le bassin est significativement différente de la position des ouaouarons malgré l'absence de gradient thermique.

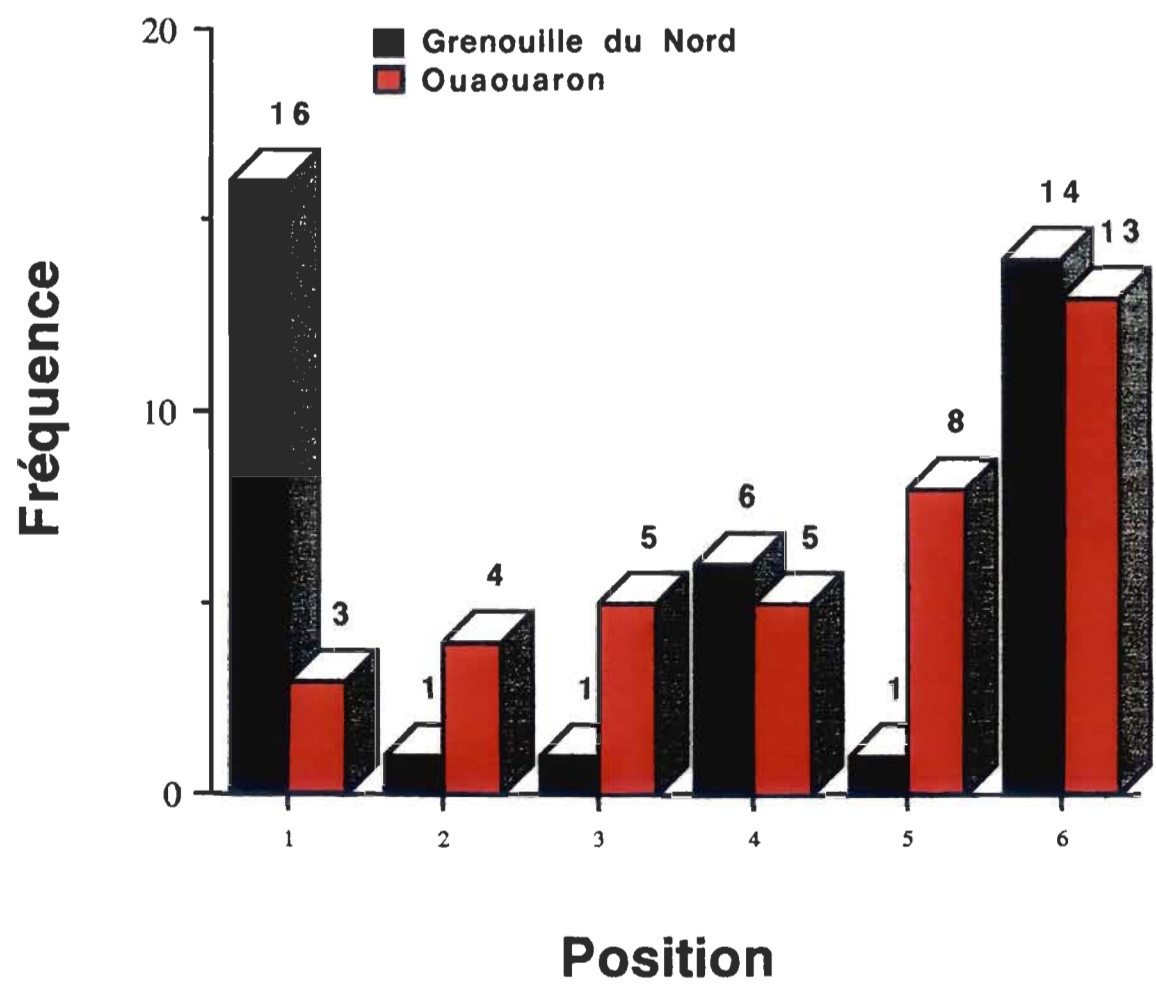
3.4 Taux de dépérissement.

Le taux de dépérissement des animaux privés de nourriture a été étudié à 15 et à 25°C pour les deux espèces. La masse humide finale (19.10 g) d'un ouaouaron maintenu à 15°C a été enlevée de l'analyse des résultats cependant, les autres valeurs de ce ouaouaron sont conservées. Ce ouaouaron était le seul à avoir une masse corporelle finale qui soit plus élevée que sa masse corporelle initiale. La masse humide ne sera pas retenue puisque malgré l'apparence émaciée des individus, des pertes et des gains de poids sont régulièrement rencontrés. La masse humide étant, par le fait même, moins révélatrice que la masse sèche dans la démonstration des tendances ou des différences, seul la masse sèche sera retenue.

Les taux de dépérissement sont exprimés en pourcentage de masse sèche perdue sur la masse sèche initiale. Cette masse sèche

Figure 6

Distribution de fréquence de la position de cinq grenouilles du Nord adultes et de cinq ouaouarons juvéniles observés durant huit jours (une observation / jour) dans le bassin sans gradient thermique.



initiale a été estimée grâce à des relations masse sèche (MS)/masse fraîche (MF) préalablement déterminées chez les deux espèces d'anoures. Pour les grenouilles du Nord, la relation était: $MS = - 0.574 + 0.223 \text{ MF}$ ($R^2 = 0.920$; $n = 8$); pour le ouaouaron: $MS = - 0.198 + 0.194 \text{ MF}$ ($R^2 = 0.916$; $n = 8$). Le taux de dépérissement de la grenouille du Nord est plus élevé à 25°C (0.941 g/g/j) qu'à 15°C (0.779 g/g/j) (Figure 7) mais la différence n'est pas significative selon l'analyse de covariance ($F = 0.950$; $dl = 29$; $p > 0.05$). Le taux de dépérissement du ouaouaron est plus élevé à 25°C (1.125 g/g/j) qu'à 15°C (0.545 g/g/j) (Figure 7) et la différence est significative ($F = 7.060$; $dl = 27$; $p < 0.01$). Le taux de dépérissement des individus maintenus à 15°C chez la grenouille du Nord est plus élevé (0.779 g/g/j) que chez le ouaouaron (0.545 g/g/j) (Figure 8) mais la différence n'est pas significative selon l'analyse de covariance ($F = 1.150$; $dl = 27$; $p > 0.05$). Pour les individus maintenus à 25°C, le taux de dépérissement est plus élevé chez le ouaouaron (1.125 g/g/j) que chez la grenouille du Nord (0.941 g/g/j) (Figure 8); la différence n'est pas significative toutefois ($F = 1.001$; $dl = 29$; $p > 0.05$). La comparaison des taux de dépérissement aux deux températures donne les valeurs de Q_{10} de 1.21 pour les grenouilles et de 2.06 pour les ouaouarons; ces derniers paraissent donc plus sensibles aux écarts de température que les grenouilles du Nord.

3.5 Taux d'évacuation gastrique.

Les expériences sur le taux d'évacuation gastrique ont été effectuées chez la grenouille du Nord adulte et le ouaouaron juvénile à deux températures distinctes: 15°C et 25°C. Étant donné que

Figure 7

Effet de la température sur le taux de dépérissement: perte de masse (exprimée en pourcentage de la masse sèche finale, MSF, sur la masse sèche initiale, MSI) des grenouilles du Nord adultes (cercles) et des ouaouarons juvéniles (carrés) en fonction du temps. Une température de 15°C est représentée par les symboles pleins et une température de 25°C est représentée par les symboles vides. R^2 = coefficient de détermination pour les équations de régression, n = effectif. * $p < 0.001$ et ** $p < 0.0001$.

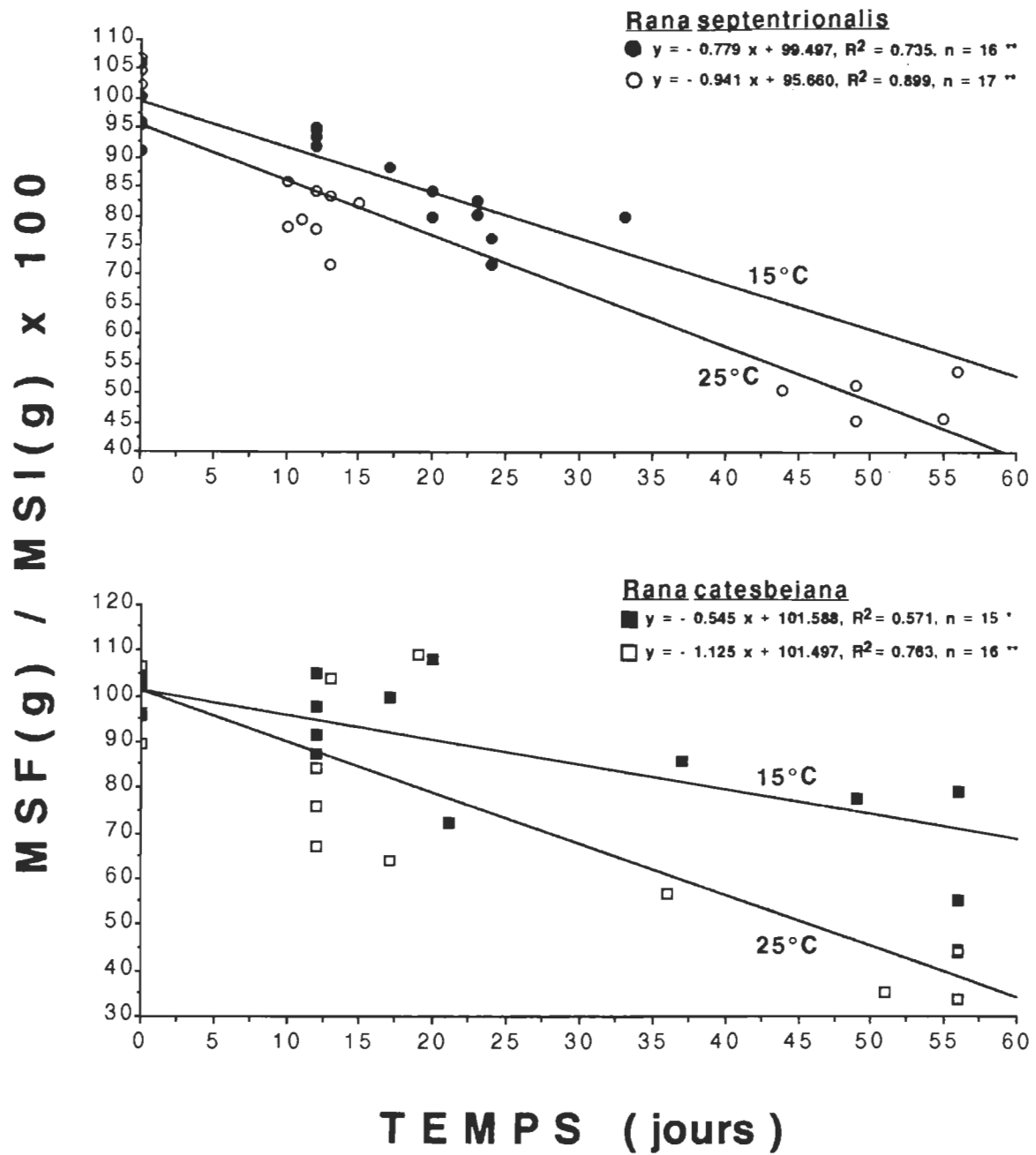
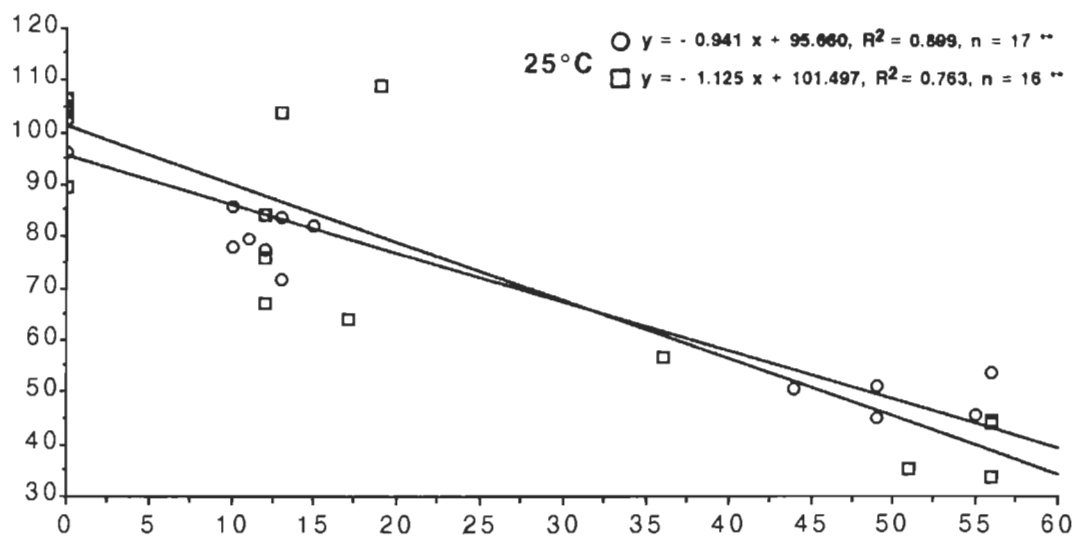
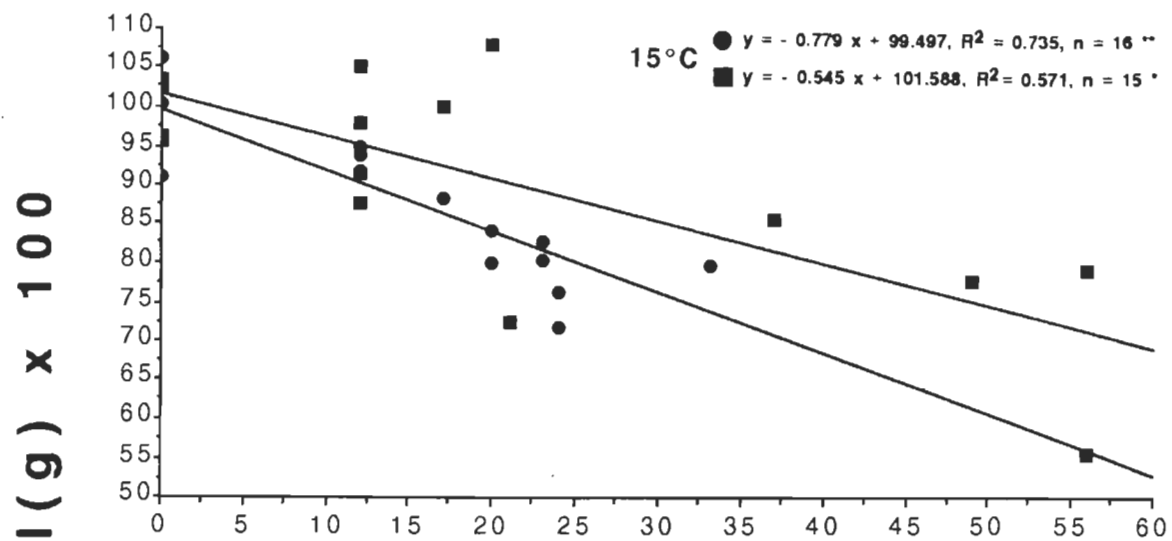


Figure 8

Comparaison des deux espèces au niveau du taux de dépérissement: perte de masse (exprimée en pourcentage de la masse sèche finale, MSF, sur la masse sèche initiale, MSI) des grenouilles du Nord adultes (cercles) et des ouaouarons juvéniles (carrés) en fonction du temps. Une température de 15°C est représentée par les symboles pleins et une température de 25°C est représentée par les symboles vides. R^2 = coefficient de détermination pour les équations de régression, n = effectif. * $p < 0.001$ et ** $p < 0.0001$.



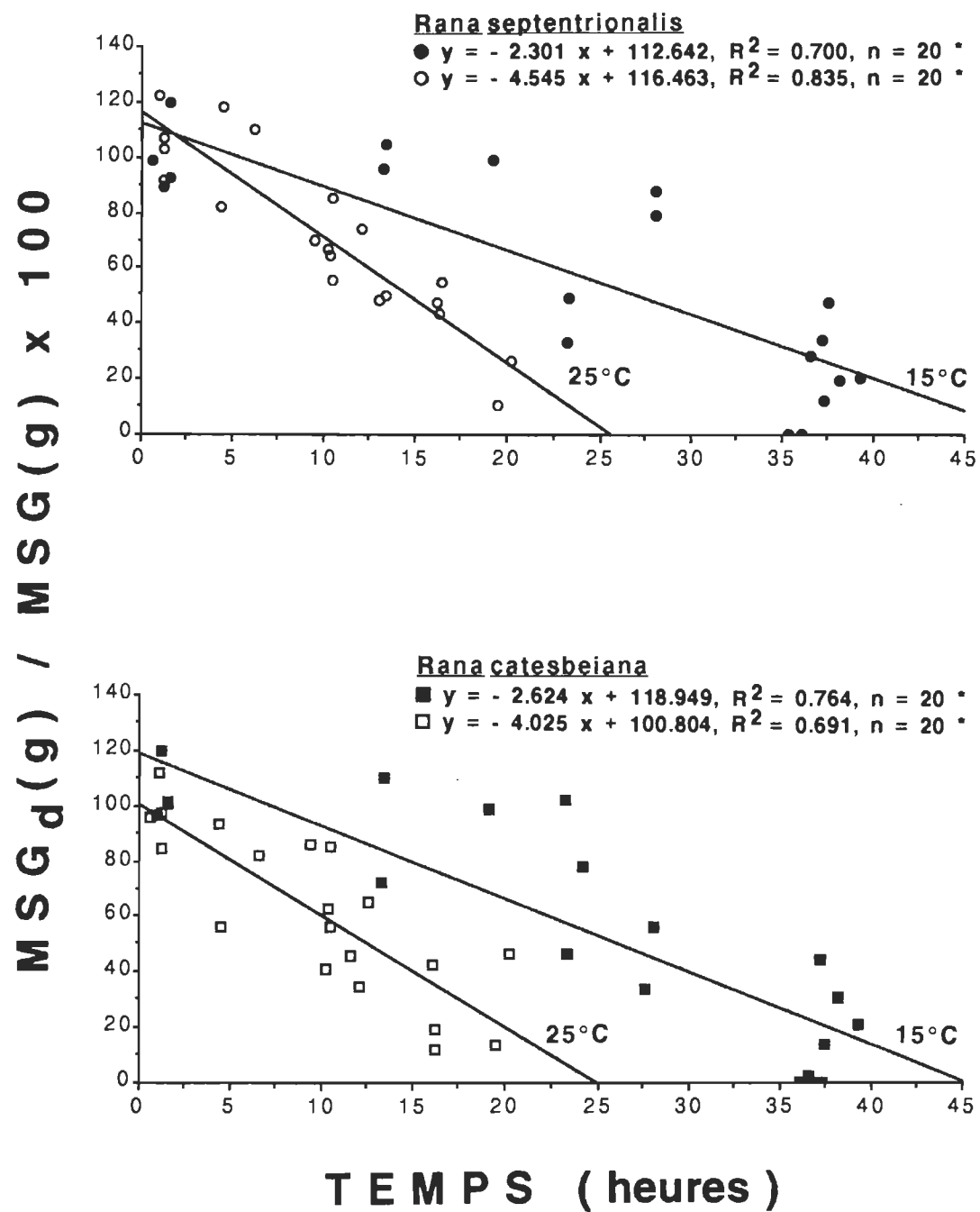
TEMPS (jours)

les portions de grillons extraites des estomacs étaient régulièrement engluées de mucus, seul les masses sèches ont été considérées. Les évacuations gastriques sont exprimées en pourcentage de masse sèche du grillon digéré par les grenouilles sur la masse sèche du grillon. Cette masse sèche du grillon a été estimée grâce à des relations masse sèche (MS)/masse fraîche (MF) établies à partir de 29 spécimens de grillons allant de 59 à 355 mg. L'équation de régression ainsi que le coefficient de détermination correspondant à cette relation sont les suivants: $MS = - 0.001 + 0.260 MF$, ($R^2 = 0.938$; $p < 0.0001$). Les droites de régression retrouvées chez les deux anoures sont toutes des relations linéaires. Lorsque les grenouilles du Nord et les ouaouarons sont maintenus à 25°C, approximativement 50% du repas est évacué après 10 heures alors que pour la même période de temps alloué seulement 15% du repas est évacué à 15°C. Alors qu'approximativement 85% du repas est évacué après 20 heures chez les deux espèces à l'étude maintenues à 25°C, seulement 50% est évacué à 15°C après le même temps (Figure 9). Chez les deux espèces, l'évacuation gastrique est donc plus rapide à 25°C qu'à 15°C (Figure 9); la différence est significative chez R. septentrionalis ($F = 9.435$; $dl = 36$; $p = 0.004$) mais pas chez R. catesbeiana ($F = 3.230$; $dl = 36$; $p = 0.081$). La comparaison des pentes aux deux températures donne les valeurs de Q_{10} de 1.53 pour les ouaouarons et de 1.97 pour les grenouilles; ces dernières paraissent donc plus sensibles aux écarts de température que les ouaouarons à l'inverse de ce qui a été observé pour les taux de dépérissement. La comparaison des droites de régression entre les deux espèces maintenues à 15°C ($F = 0.400$; $dl = 36$; $p = 0.531$) et à 25°C ($F = 0.406$; $dl = 36$; $p = 0.528$) ne montre toutefois pas de différence significative entre les pentes.

Figure 9

Effet de la température sur l'évacuation gastrique: perte de masse du grillon (exprimée en pourcentage de la masse sèche du grillon digéré par les grenouilles, MSG_d , sur la masse sèche du grillon, MSG) qui a été offert comme proie en relation avec le temps. Une température de 15°C est représentée par les symboles pleins et une température de 25°C est représentée par les symboles vides. Les cercles représentent R. septentrionalis adulte (sexes groupés) et les carrés R. catesbeiana juvénile. R^2 = coefficient de détermination pour les équations de régression, n = effectif.

* $p < 0.0001$.



3.6 Temps de transit intestinal et assimilation.

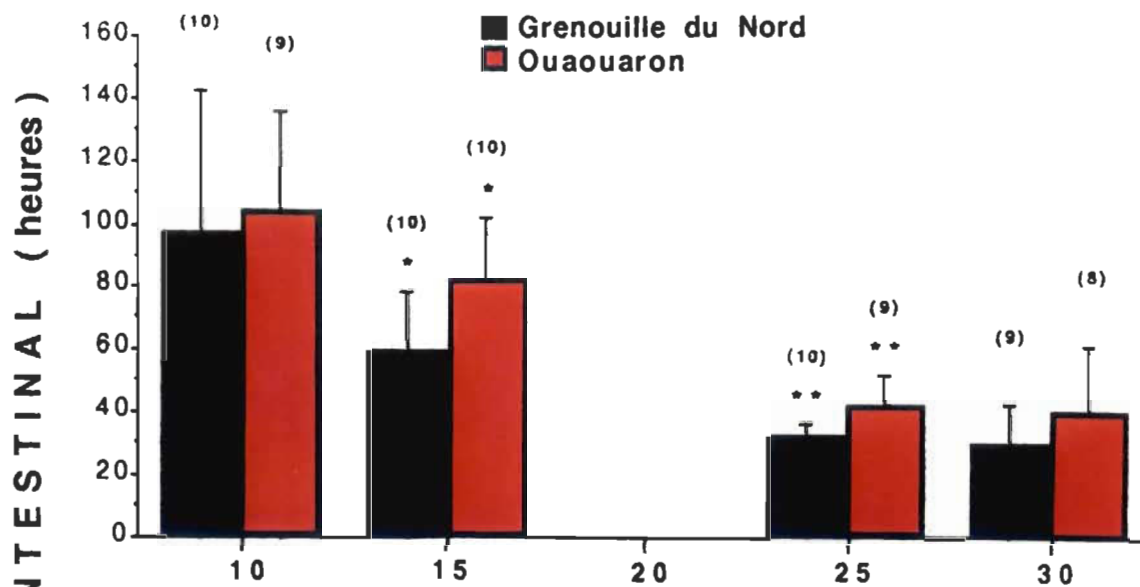
Le temps de transit intestinal des grenouilles et des ouaouarons a été étudié à quatre températures distinctes: 10, 15, 25 et 30°C. Les données initiales ont été compilées de façon à considérer le moment (en heures écoulées depuis l'ingestion) du premier excrément ainsi que les moments correspondants au rejet de 50, 60, 70, 80 et 90% de la masse totale des excréments récoltés. Comme les résultats allaient toujours dans le même sens, nous avons conservé uniquement le moment du premier excrément ainsi que le moment où 70% des excréments ont été récoltés. Chez les ouaouarons maintenus à 30°C, les valeurs de 140.25 et 238.13 heures (lors du premier excrément) ont été enlevées des analyses car ils étaient les deux seuls spécimens à avoir mis autant de temps à excréter comparativement aux autres spécimens (40 heures). De cette façon, l'homogénéité des variances a pu être respectée.

Pour le moment du premier excrément, le temps de transit est toujours plus court pour la grenouille du Nord que pour le ouaouaron (Figure 10A); les différences sont significatives à 15 et à 25°C (Tableau 22). Des tests de *t* ont également été effectués entre la grenouille et le ouaouaron à différentes températures pour le temps de transit intestinal de 70% de la matière excrétée. Le temps reste significativement plus court pour la grenouille du Nord à 15 et 25°C; par contre, la grenouille est plus lente à 10°C mais de façon non significative (Tableau 23).

Figure 10

Temps de transit intestinal (heures) (A) du premier excrément et (B) de 70% de la matière excrétée à quatre températures distinctes: 10°C, 15°C, 25°C et 30°C pour chacune des espèces. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

A



B

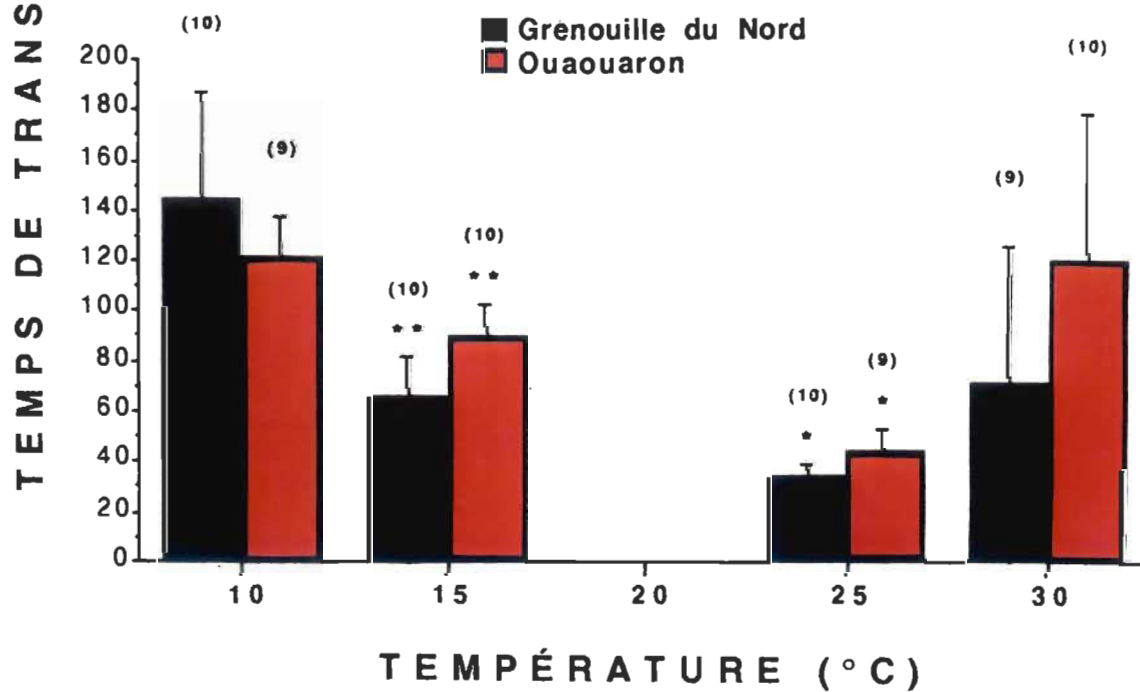


Tableau 22. Temps de transit intestinal du premier excrément à quatre températures distinctes chez R. septentrionalis et R. catesbeiana. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses. n = effectif.

Température (°C)	Temps de transit intestinal du premier excrément (heures)		t	dl	p
	<u>R. septentrionalis</u>	<u>R. catesbeiana</u>			
10	97.06 (45.04) n = 10	104.24 (31.48) n = 9	0.398	17	NS
15	59.53 (19.38) n = 10	82.04 (20.06) n = 10	2.552	18	< 0.05
25	32.06 (4.32) n = 10	42.18 (10.59) n = 9	2.783	17	< 0.01
30	29.34 (13.35) n = 9	39.87 (21.93) n = 8	1.212	15	NS

NS signifie que le test est non significatif, $p > 0.05$.

Tableau 23. Temps de transit intestinal de 70% de la matière excrétée à quatre températures distinctes chez R. septentrionalis et R. catesbeiana. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses. n = effectif.

Température (°C)	Temps de transit intestinal pour 70% de la matière excrétée (heures)		t	dl	p
	<u>R. septentrionalis</u>	<u>R. catesbeiana</u>			
10	144.71 (42.63) n = 10	121.53 (16.80) n = 9	1.53	17	NS
15	65.28 (16.36) n = 10	89.32 (13.11) n = 10	3.63	18	< 0.01
25	33.87 (5.41) n = 10	43.23 (9.94) n = 9	2.58	17	< 0.05
30	71.21 (55.89) n = 9	120.54 (60.53) n = 10	1.84	17	NS

NS signifie que le test est non significatif, $p > 0.05$.

Pour les résultats du premier excrément, la comparaison des temps de transit intestinal aux quatre températures donne des valeurs de Q_{10} , pour le ouaouaron, inférieures aux valeurs de Q_{10} de la grenouille du Nord pour un écart de température situé entre 10 et 15°C; ces dernières paraissent donc plus sensibles aux écarts de température que les ouaouarons (Tableau 24). Cependant, le ouaouaron semble plus sensible que la grenouille du Nord aux écarts de température situés entre 15 et 25°C. Les résultats observés vont dans le même sens lorsqu'il s'agit du temps de transit intestinal de 70% de la matière excrétée (Tableau 24). Pour un écart de température situé entre 25 et 30°C, la température ne paraît pas affecter le moment du premier excrément mais elle étire de façon inattendue le passage de 70% de la matière excrétée (Figure 10B).

Il n'y a pas de différence significative ($p > 0.05$) au niveau des pourcentages du rendement d'assimilation (R.A.) entre la grenouille et le ouaouaron aux différentes températures de 10, 15, 25 et 30°C (Figure 11 et Tableau 25). Chez les deux espèces à l'étude, le rendement d'assimilation ne semble pas varier avec la température; des tests de t ont été appliqués et aucune différence significative n'est montrée.

Finalement, pour les deux espèces, une augmentation de la température accélère le taux de dépérissement, le taux d'évacuation gastrique et la vitesse de passage des aliments dans le tractus digestif. Une différence interspécifique est significative seulement pour le temps de transit intestinal.

Tableau 24. Valeurs de Q_{10} pour le temps de transit intestinal du premier excrément et de 70% de la matière excrétée à quatre températures distinctes chez Rana septentrionalis et R. catesbeiana.

Espèce	Écart de température (°C)	Q_{10}
Premier excrément:		
<u>R. septentrionalis</u>	10-15	3.26
	15-25	1.86
<u>R. catesbeiana</u>	10-15	2.54
	15-25	1.95
70% de la matière excrétée:		
<u>R. septentrionalis</u>	10-15	4.43
	15-25	1.93
<u>R. catesbeiana</u>	10-15	2.72
	15-25	2.07

Figure 11

Effet de la température sur le rendement d'assimilation (R.A.) en pourcentage chez R. septentrionalis adulte et R. catesbeiana juvénile nourris de grillons. Les barres verticales représentent l'écart-type. Le chiffre entre parenthèses représentent l'effectif.

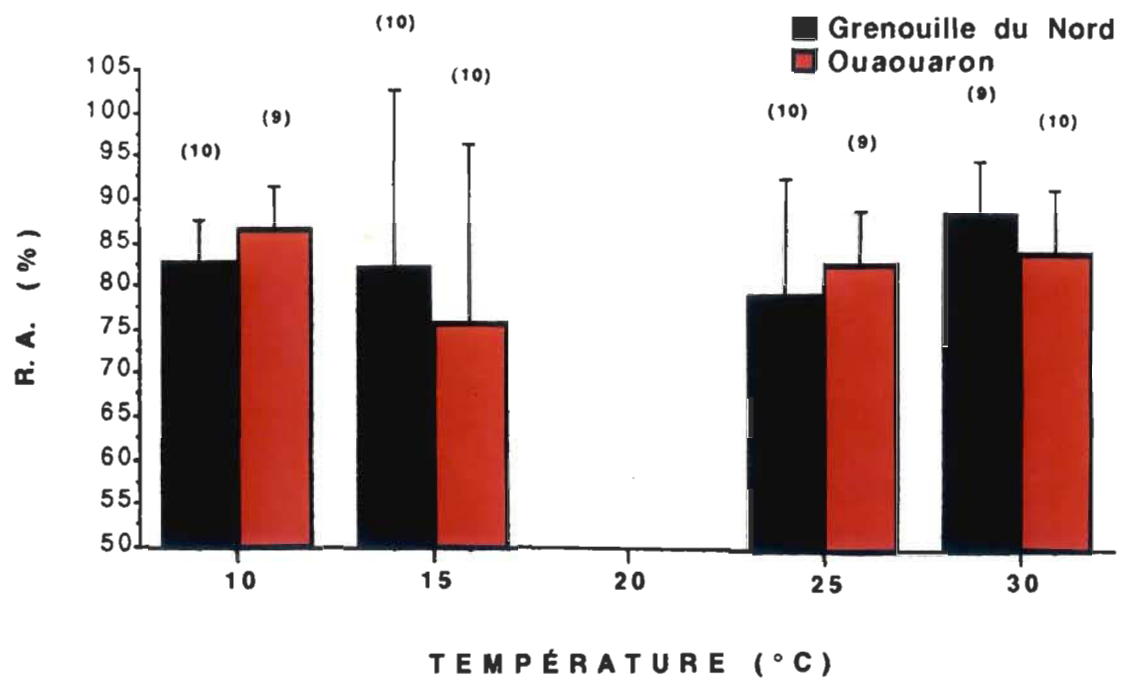


Tableau 25. Pourcentage du rendement d'assimilation à quatre températures distinctes chez R. septentrionalis et R. catesbeiana. Moyennes \pm 1 écart-type entre parenthèses. n = effectif.

Température (°C)	Rendement d'assimilation (%)		t	dl	p
	<u>R. septentrionalis</u>	<u>R. catesbeiana</u>			
10	82.9 (5.0) n = 10	86.5 (4.7) n = 9	1.66	17	NS
15	82.3 (20.6) n = 10	75.7 (20.4) n = 10	0.72	18	NS
25	79.5 (13.3) n = 10	83.2 (6.0) n = 9	0.77	17	NS
30	88.7 (6.0) n = 9	84.4 (7.2) n = 10	1.42	17	NS

NS signifie que le test est non significatif, $p > 0.05$.

4. DISCUSSION

4.1 Mesure de température corporelle en milieu naturel.

Dans notre étude, la température des grenouilles était plus fortement corrélée à celle de l'eau qu'à celle de l'air ce qui va de pair avec les observations de Sinsch (1984) effectuées chez Rana lessonae et R. ridibunda. Lorsque les T_a sont froides, les grenouilles ont des T_c plus élevées que les T_a parce qu'elles restent dans l'eau; c'est surtout le cas pour R. septentrionalis en mai et pour R. catesbeiana durant les nuits d'août. Sinsch (1984) a observé que les grenouilles, la nuit, ont une température cutanée plus élevée que celle de leur environnement (air ou eau) quand les températures ambiantes sont faibles. Hedeon (1971) a remarqué pendant les journées ensoleillées que les T_c de la grenouille du Nord excèdent les températures environnementales (eau et air). Nous avons constaté le même résultat dans notre étude mais de façon moins prononcée que dans les études de Hedeon (1971) puisque les belles journées ensoleillées se faisaient plutôt rares. Cependant, au-delà d'une T_a égale à 25-26°C, la grenouille du Nord a tendance à prendre une T_c inférieure à la T_a . Ce phénomène n'est pas observé pour le ouaouaron. La corrélation T_c - T_a est plus forte chez le ouaouaron que chez la grenouille au mois de juin, ce qui pourrait signifier que le ouaouaron laisse monter sa T_c parallèlement à celle de l'air à une limite qui dépasserait les préférences de la grenouille du Nord. Dans cette étude, les animaux ne semblent pas maintenir une température

corporelle optimale par rapport aux températures environnementales.

La région géographique a peut-être une influence puisqu'au Québec les températures environnementales estivales sont inférieures aux températures environnementales des régions du Sud. Ainsi, la région géographique peut avoir un impact sur les espèces au Québec, ne leur permettant pas la hausse de leur température cloacale. La limite de distribution de ces deux espèces est peut-être un facteur possible pouvant expliquer le comportement de la grenouille: cette dernière espèce, plus nordique que le ouaouaron, adopte une T_C plus faible. Mais à l'été 1993, les conditions climatiques rencontrées ne sont pas "idéales" puisque très souvent, il y a présence de nuages qui empêchent la thermorégulation chez les grenouilles. Ces dernières n'ont peut-être pas pu élever leur T_C comme elles l'auraient souhaité. La température maximale de l'eau enregistrée a été de 32°C mais généralement les T_C ne dépassent pas 36°C (Brattstrom 1968). L'étendue des températures cloacales enregistrées a été de 15.8 à 30°C chez le ouaouaron et de 14.7 à 29°C chez la grenouille. La T_C enregistrée au Colorado, chez le ouaouaron, variait entre 11.5 et 30°C (Brattstrom 1963) et de 26 à 33°C chez le ouaouaron juvénile au sud de la Californie (Lillywhite 1970). La T_C moyenne enregistrée au Colorado au mois de juin 1957 était de 19.5°C ce qui est inférieur, de 2°C près, à notre valeur (21.9°C). De plus, dans l'étude de Brattstrom (1963), les T_C minimales (16.0) et maximales (30.0) retrouvées au mois de juin sont les mêmes que celles de notre étude à quelques fractions de degré près. Dans une région géographique plus chaude (Californie), le ouaouaron semble maintenir une T_C plus élevée. Selon Hedeon (1971), la température minimale

volontaire enregistrée au mois de mai 1967, chez la grenouille du Nord au Minnesota, était de 16.2°C ce qui est très semblable au résultat de notre étude (15.9°C). La T_c moyenne enregistrée au Michigan chez R. septentrionalis est de 28.8°C (Brattstrom 1963) et seulement de 22.4°C chez les grenouilles du Nord ramassées à l'été 1993 dans la réserve Mastigouche.

En août (nuit) mais surtout en mai, les T_a sont faibles ce qui a pour effet une diminution des T_e et par le fait même, d'entraîner chez la grenouille du Nord, une T_c faible. Lorsqu'un réchauffement des températures survient aux mois de juin et août (jour), nous avons enregistré des T_c plus élevées. Les variations de températures (air et eau) sont plus manifestes en juin possiblement à cause du début de la saison estivale et des périodes de clarté plus allongées permettant aux individus d'augmenter leur T_c . Des variations de températures (air et eau) plus manifestes sont retrouvées durant les journées d'août, lors de la capture des ouaouarons. C'est aussi à cette période que les températures moyennes de l'air (22.8°C) et de l'eau (23.5°C) sont plus élevées (Tableau 2). Le ouaouaron, espèce plus acclimatée aux températures chaudes, a pu élever davantage sa T_c durant ce mois qu'aux autres mois de l'été 1993. Durant les nuits d'août, la T_a chute à 16.0°C entraînant une diminution de la T_e et par le fait même, une diminution de la T_c .

Au mois d'août, une comparaison des données de T_c des grenouilles et des ouaouarons est effectuée à l'aide des tests de t de Student. Nous remarquons dans ces comparaisons, des différences

significatives chez le ouaouaron même si celui-ci n'a qu'un seul degré centigrade plus élevé que la grenouille.

Bowker et Johnson (1980) ont montré, chez trois espèces de lézards, que la T_c moyenne mesurée dans un gradient thermique est plus élevée que la T_c enregistrée en nature. De même, Smits (1984) a montré chez le crapaud Bufo boreas halophilus, que la T_c mesurée dans un gradient thermique est de 2 à 4°C supérieure à la T_c enregistrée en nature. Ce phénomène serait lié à des risques de prédation (Huey 1974) ou de déshydratation (Tracy 1976, Bundy et Tracy 1977). Ainsi la thermorégulation est employée dans quelques circonstances et non dans d'autres (Tracy et al. 1993). Les expériences de sélection de température en gradient thermique ont permis de vérifier que les températures sélectionnées en nature ne sont pas comparables, à quelques degrés près, aux températures sélectionnées en laboratoire. Ainsi, lorsque les données des expériences de sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour, de 7 jours et de 19 jours sont groupées pour les états nourris et non nourris confondus, nous remarquons que les grenouilles du Nord, maintenues dans des bassins en laboratoire, sélectionnent des T_e (19.7°C) inférieures de 3°C près aux T_c (22.4°C) enregistrées en nature; comme les résultats de Lillywhite (1971). À l'inverse, le ouaouaron sélectionne des T_e (24.0°C) au laboratoire qui sont supérieures de 2°C aux T_c (22.0°C) enregistrées en nature; ce qui va de pair avec les résultats de Bowker et Johnson (1980) et Smits (1984). Il semblerait, selon DeWitt (1967) qu'aucune différence significative ne soit observée entre les enregistrements de T_c effectués en laboratoire et ceux effectués en nature sous des

conditions printanière ou automnale. Dans les expériences en gradient thermique, le ouaouaron avait un choix de température et sélectionnait toujours des températures moyennes de l'eau supérieures à celles de la grenouille. En milieu naturel, pour le mois de juin, le ouaouaron avait une température cloacale moyenne de 21.9°C et montrait une forte tendance à laisser monter sa T_C avec celle du milieu. En comparant ces deux dernières expérimentations, nous remarquons que le ouaouaron aurait effectivement pu augmenter sa T_C avec celle du milieu car en laboratoire, il sélectionnait des températures plus élevées laissant ainsi monter sa T_C . Au mois d'août, les T_a sont plus chaudes qu'aux autres mois de l'été 1993 et favorisent donc l'augmentation des T_C chez les ouaouarons et les grenouilles. En laboratoire, les individus font face à une température de l'air constante de 22.9°C. Le ouaouaron semble tirer davantage profit de cette T_a constante du laboratoire comparativement aux T_a variables du milieu naturel. Griffiths (1986) a constaté que la photopériode en laboratoire habituellement diffère du cycle naturel (L : N) en qualité et en intensité de lumière; ce qui peut entraîner un comportement "anormal" (thermorégulation différente) chez l'animal en captivité. Cette dernière constatation semble être véridique puisqu'une thermorégulation différente est retrouvée entre les valeurs de température corporelle du milieu naturel et les valeurs de température corporelle des expériences effectuées en laboratoire chez les deux espèces à l'étude.

4.2 Sélection de température en gradient thermique.

4.2.1 Aspects comportementaux.

Les observations que nous avons effectuées indiquent que les spécimens se déplacent vers les extrémités, dès la mise à l'eau à l'intérieur du bassin, avant leur phase exploratoire puis se stabilisent à une température de leur choix. Ce comportement en deux étapes permet de supposer que l'animal prend le temps d'intégrer l'information. D'après Cabanac et Jeddi (1971), l'évolution du choix de température de R. esculenta, dans les 45 minutes après l'introduction dans le bassin, montre que le lieu d'entrée dans le gradient n'influence pas le choix ultérieur. Le choix s'établit en deux temps: a) pendant les 5 premières minutes, l'animal fuit loin des températures les plus agressives (phase exploratoire); b) par la suite, il y a stabilisation des choix vers une température définitive. Selon Hutchison et Dupré (1992), les grenouilles transférées dans un bassin à gradient ont un comportement exploratoire ou se retirent dans un coin, avant de manifester un comportement normal de déplacement. Il a déjà été démontré par Cabanac et Jeddi (1971) que les comportements de choix de R. esculenta en gradient thermique sont les mêmes, que les animaux soient utilisés isolément ou en groupe de cinq. L'expérience décrite par Cabanac et Jeddi (1971) avait été effectuée afin de mettre en évidence un éventuel "effet de groupe". Dans les expériences de sélection de température en gradient thermique, nous n'avons pas étudié l'"effet de groupe". Cependant comme Cabanac et Jeddi (1971) l'ont démontré par leurs expériences, nous supposons l'absence d'un "effet de

groupe” chez nos deux espèces à l’étude. En l’absence de gradient thermique, l’introduction de R. esculenta est suivie par la recherche des extrémités du bac. Ce comportement peut être interprété comme la recherche d’un abri, l’extrémité du bac constituant un cul-de-sac fermé sur trois faces. Il rend d’autant plus significative l’expression d’un thermopréférendum: le choix de l’ambiance thermique s’effectue en effet contre la tendance naturelle à rechercher le coin (Cabanac et Jeddi 1971).

4.2.2 Aspects fondamentaux.

Plusieurs auteurs ont constaté que les animaux nourris adoptaient une T_c plus élevée que les individus à jeun. Ces études ont été effectuées entre autres chez les crapauds Bufo boreas (Lillywhite et al. 1973), les lézards Lialis burtonis (Bradshaw et al. 1980), les tortues Pseudemys scripta (Moll et Legler 1971) et chez les serpents Constrictor constrictor et T. s. parietalis (Regal 1966, Lysenko et Gillis 1980, respectivement). Dans les expériences en gradient thermique, seul les T_e moyennes chez les ouaouarons maintenus dans les bassins pendant sept jours consécutifs sont significatives ($p < 0.05$) et montrent bien que les individus nourris sélectionnent une T_e plus élevée que les individus à jeun. Les T_e moyennes des grenouilles du Nord et des ouaouarons, dans les expériences en gradient thermique d’une durée d’un jour (exception faite pour les grenouilles femelles et les grenouilles dont les sexes sont groupés), de 7 jours (exception chez le ouaouaron) et d’une durée de 19 jours, ne montrent pas de différence significative (Tableaux 9 et 15) entre les états à jeun et nourris, toutefois les valeurs

moyennes des T_e demeurent plus élevées chez les individus nourris.

Chez les grenouilles du Nord femelles et les grenouilles mâles et femelles réunis, lors des expériences en gradient thermique d'une durée d'un jour, les T_e moyennes sélectionnées chez les individus nourris sont inférieures à celles des individus à jeun et de façon significative (Tableau 9); ce qui est à l'inverse de nos prévisions. Théoriquement, nous aurions cru que les deux espèces, après une ingestion de nourriture, auraient augmenté leur T_c afin d'accélérer leur processus digestif pour en soutirer l'énergie le plus rapidement possible et ce, de façon significative. Nous aurions également pensé que les individus à jeun auraient diminué significativement leur T_c afin de conserver l'énergie acquise de la nourriture offerte auparavant et étirer son utilisation le plus longtemps possible. L'absence d'augmentation significative de la T_c après une ingestion de nourriture est également signalée dans les travaux de Lillywhite (1971) chez le ouaouaron juvénile. Aussi, Brown (1992) montre que Chelydra serpentina se retire dans des eaux peu profondes et s'enterre dans le substrat peu de temps après avoir mangé. Les tortues nourries ne sélectionnent pas des températures plus chaudes que les tortues à jeun. Le ouaouaron sélectionne toujours une T_e plus chaude après une ingestion de nourriture. Ce dernier adopte peut-être la première stratégie puisqu'il est à la limite nord de son aire de distribution. Selon Lysenko et Gillis (1980), l'avantage de chercher des températures plus chaudes après l'ingestion chez le serpent T. s. parietalis est particulièrement prononcée chez la sous-espèce occupant la portion nord de l'aire de distribution. Pour étendre sa distribution plus au nord, une espèce

devrait profiter au maximum des températures chaudes du milieu afin de maximiser sa digestion et d'augmenter son taux de survie. C'est peut-être ce qui se produit ici chez le ouaouaron qui se retrouve à la latitude du Québec. Cependant, cette stratégie n'est pas signalée en Californie par Lillywhite (1971). La grenouille du Nord, quant à elle, ne semble pas adopter l'une ou l'autre de ces stratégies. Quoique, de façon majoritaire, elle sélectionne une T_e plus chaude lorsqu'elle est nourrie. Il faut toutefois tenir compte des états puisque dans un cas il s'agit d'une grenouille adulte alors que dans l'autre c'est un ouaouaron juvénile dont les énergies sont principalement investies dans la croissance. La comparaison entre les deux espèces à l'étude montre que le ouaouaron, à jeun ou nourri, sélectionne toujours une T_e plus chaude que la grenouille lorsqu'il est placé dans un bassin à gradient thermique. La différence est significative dans les expériences de sélection de température en gradient thermique d'une durée d'un jour (exception pour les états à jeun) et de 19 jours (Tableaux 10 et 16).

Nos tests de rang de Spearman ont montré que le ouaouaron à jeun avait tendance à adopter une température de plus en plus basse dans l'expérience de la sélection de température en gradient thermique d'une durée de 7 jours alors que cette tendance n'est pas manifestée dans l'expérience d'une durée de 19 jours. Pour la grenouille du Nord à jeun, les tests de rangs de Spearman, dans l'expérience en gradient thermique d'une durée de 7 jours, ont montré une tendance à sélectionner une T_e de plus en plus élevée alors que dans l'expérience d'une durée de 19 jours, la grenouille tend à sélectionner une T_e de plus en plus faible. Dans l'expérience d'une durée de sept jours (où les

espèces sont séparées), le ouaouaron juvénile sélectionne une T_e plus faible au fil des jours possiblement pour ne pas se consumer inutilement. Le ouaouaron juvénile est peut-être soumis à un stress beaucoup plus grand ou à des exigences métaboliques plus importantes que chez la grenouille du Nord déjà parvenue à taille adulte. L'interprétation par contre, ne semble pas s'appliquer pour l'expérience de 19 jours quoique pendant les 7 premiers jours, le ouaouaron tendait légèrement à sélectionner une T_e de plus en plus faible; cependant, dans cette expérience les deux espèces cohabitaient. Nous supposons qu'un phénomène d'interaction puisse être survenu: la grenouille du Nord à jeun qui a sélectionné une température de plus en plus faible au fil des jours dans cette expérience de 19 jours a pu nuire au ouaouaron dans le bassin l'empêchant de sélectionner des T_e plus fraîches à l'extrémité froide. Comme il est bien montré dans les expériences sans gradient thermique d'une durée de huit jours, la grenouille du Nord recherche les extrémités du bassin avec 77% d'occupation alors que le ouaouaron occupe une extrémité avec 34% d'occupation (Figure 5). D'autres études seront nécessaires ici pour démontrer la présence d'interaction ou non. Il faudrait entre autres un test comparable isolément pour chaque espèce et constater si elles se répartissent différemment. Lillywhite (1971) a proposé l'utilisation d'appareil circulaire afin d'éviter cet effet coin ou refuge.

La grenouille du Nord à jeun n'a pas sélectionné une température de plus en plus froide dans l'expérience d'une durée de sept jours peut-être à cause de ses exigences métaboliques qui diffèrent chez les spécimens adultes contrairement aux juvéniles. Ainsi, nous croyons que

la grenouille du Nord (espèce plus nordique que le ouaouaron) est capable de bien fonctionner aux températures plus fraîches. Lors de l'étude des taux de dépérissement, il a été démontré que les ouaouarons étaient plus thermosensibles que les grenouilles ce qui peut entraîner chez ces dernières, une non-nécessité à sélectionner une température de plus en plus froide lorsqu'elles sont en privation de nourriture. Afin d'assurer le maintien de l'organisme, la grenouille recherche peut-être la nourriture et se déplace vers les températures plus chaudes au fil des jours dans l'expérience d'une durée de sept jours. Nous pensons également qu'une période de sept jours consécutifs sans nourriture n'est pas suffisante pour permettre à la grenouille du Nord de sélectionner des températures plus fraîches alors que pour le ouaouaron ceci est beaucoup plus important parce qu'il est en période de croissance et devrait éviter les pertes de poids. D'ailleurs, ce dernier dépérit plus rapidement lorsque les températures sont élevées. Lors des expériences d'une durée de 19 jours, la grenouille du Nord à jeun montre effectivement une tendance dans les 7 premiers jours (Tableau 17) vers une T_e de plus en plus élevée alors qu'à la fin de l'expérimentation (19 jours) la grenouille a tendance à sélectionner une T_e de plus en plus faible.

4.3 Taux de dépérissement.

Le dépérissement des animaux à jeun est plus rapide lorsque les températures sont plus élevées chez les deux espèces à l'étude mais de façon significative uniquement chez le ouaouaron. La quantification de cette sensibilité donne les valeurs de Q_{10} de 2.06 chez le ouaouaron et

de 1.21 chez la grenouille du Nord pour un écart de température entre 15 et 25°C. Ces valeurs de Q_{10} sont situées de part et d'autre du 1.67 trouvé par Gatten et al. (1992) pour la sensibilité thermique du métabolisme chez 137 anoues. La température d'acclimatation peut influencer les valeurs de Q_{10} . Comme l'ont démontré Fitzpatrick et Atebara (1974), les crapauds Bufo woodhousei acclimatés à 25°C montrent une valeur de Q_{10} de 1.2 alors qu'une valeur de 2.0 correspond aux individus acclimatés à 20°C. Dans le cas de la différence retrouvée entre les valeurs de Q_{10} pour la grenouille et le ouaouaron, l'acclimatation n'est pas en cause. Cependant, l'adaptation générale aux températures selon leur distribution géographique pourrait être un facteur expliquant les différences interspécifiques. Le ouaouaron est une espèce habituée aux températures chaudes, d'ailleurs sa distribution géographique le situe principalement dans le centre et l'est des États-Unis. Ainsi, le ouaouaron semble plus confortable que la grenouille du Nord aux températures élevées.

Quoique la différence entre les deux espèces de notre étude n'était significative, la grenouille dépérissait 42.9% plus rapidement que le ouaouaron à 15°C. Puisque la grenouille est une espèce nordique, elle devrait être habituée aux basses températures. Son métabolisme devrait être adapté à ces conditions de températures et fonctionner relativement bien. Si le ouaouaron est moins habitué aux basses températures, son métabolisme décroît à 15°C et théoriquement devrait dépérir moins rapidement à 15°C. Les résultats sur le taux de dépérissement sont en accord avec ce raisonnement. À 25°C, c'est le ouaouaron qui semble dépérir plus rapidement mais la différence

interspécifique est faible (19.6%). Toutefois, en milieu naturel, nous avons enregistré des T_c de 22.4°C chez la grenouille du Nord et de 22.0°C chez le ouaouaron (Tableau 7). Les individus des deux espèces sont probablement confortables à ces températures puisqu'ils occupent des eaux aux températures près de 22.0°C et maintiennent des T_c autour de ces températures. Cependant, en laboratoire, lorsque la grenouille du Nord est soumise à un choix de température, elle va sélectionner une T_e plus fraîche (autour de 19.7°C) que celle du ouaouaron (24.0°C).

4.4 Taux d'évacuation gastrique.

De nombreuses études effectuées chez les poissons (Elliott 1972, Persson 1979 et 1982, Ryer et Boehlert 1983, Amundsen et Klemetsen 1988) et quelques travaux effectués chez les amphibiens (Joly 1958, Rozdzial 1980) et les reptiles (Fox et Musacchia 1959, Windell et Sarokon 1976) ont démontré que la température modifie de façon proportionnelle la vitesse de passage de la nourriture dans le tractus digestif. Nos données indiquent que les taux d'évacuation gastrique sont plus rapides à 25°C qu'à 15°C chez les deux anoues conformément aux résultats des études décrites précédemment. Toutefois, la grenouille a un degré de sensibilité plus élevé ($Q_{10} = 1.97$) entre ces écarts thermiques que les ouaouarons ($Q_{10} = 1.53$) mais aucune différence significative n'est trouvée entre les deux espèces pour les taux d'évacuation gastrique des individus maintenus à 15°C ou à 25°C. Les différences interspécifiques dans le taux d'évacuation sont de l'ordre de 12% seulement.

Un des objectifs de cette étude était d'établir un modèle mathématique. Le modèle qui prévaut ici est un modèle linéaire de la masse sèche du bol alimentaire en fonction du temps pour les deux espèces. Les droites de régression de l'effet de la température sur l'évacuation gastrique sont des relations linéaires dans lesquelles le temps explique 53 à 98% des variations de masse de contenus stomacaux. Les études de Leclair et al. (1984) chez l'urodèle Notophthalmus v. viridescens sont également des relations linéaires. Un modèle exponentiel a communément été utilisé pour décrire l'évacuation gastrique chez les poissons (Elliott 1972, Persson 1979 et 1982). Alors qu'une fonction linéaire est trouvée après une transformation logarithmique dans les études chez les poissons (Elliott 1972, Persson 1979 et 1982), les résultats de cette étude et ceux retrouvés chez les amphibiens (Leclair et al. 1984), montrent une fonction linéaire dès le départ (sans aucune transformation).

4.5 Temps de transit intestinal et assimilation.

Rozdzial (1980) a montré chez des spécimens de R. pipiens nourris de ténébrions que le temps de transit intestinal était une relation inverse de la température. Nos analyses du temps de transit intestinal (premier excrément et 70% de la matière excrétée), pour le ouaouaron et la grenouille du Nord montrent aussi une relation inverse de la température entre 10 et 25°C. D'après Rozdzial (1980), pour un écart de température entre 15 et 25°C, des Q_{10} de 2.50 et 1.87 sont montrés chez R. pipiens et B. boreas respectivement. Gatten et al. (1992) ont montré que le ouaouaron avait un Q_{10} de 3.6 pour un écart de

température entre 10 et 20°C alors que le Q_{10} chute à 1.4 pour un écart de température entre 20 et 30°C. Nos résultats du temps de transit intestinal du premier excrément chez le ouaouaron indique également une chute de Q_{10} entre les écarts de température 10-15°C et 25-30°C mais de façon moins évidente que dans les études de Gatten et al. (1992). Pour les temps de transit mesurés entre 10 et 15°C, la grenouille du Nord a des valeurs de Q_{10} plus élevées que celles du ouaouaron. Ceci indique un taux de changement métabolique plus élevé avec une augmentation de la température chez R. septentrionalis que chez R. catesbeiana. À l'inverse, le ouaouaron a un taux de changement métabolique plus élevé que celui de la grenouille pour une augmentation de température située entre 15 et 25°C. Les valeurs de Q_{10} moyennes, pour une température située entre 15 et 25°C, sont de 2.01 pour le ouaouaron et de 1.90 pour la grenouille. La grenouille du Nord a une évacuation intestinale plus rapide que le ouaouaron pour toutes les températures étudiées (sauf à 10°C pour 70% de la matière excrétée) et sa sensibilité thermique est manifeste à basse température en accord avec une adaptation aux zones froides. Chez les deux espèces, l'étiement inattendu du temps de transit intestinal, entre 25 et 30°C lors du passage de 70% de la matière excrétée, pourrait découler du fait que ces températures surpassent les préférences des spécimens étudiés. Les températures environnementales (air et eau) maximales retrouvées au mois de juin 1993, dans la réserve Mastigouche, se situent entre 28°C (T_a) et 32°C (T_e); quelques individus seulement (grenouilles et ouaouarons) montrent une T_c autour de 30°C alors que la T_c moyenne enregistrée chez les deux espèces se situent autour de 22-23°C. Donc, il n'y a que quelques grenouilles et quelques ouaouarons qui sélectionnent

des températures autour de 30°C. Ces spécimens se sont peut-être maintenus quelques heures par jour à cette température en milieu naturel et, cette température fut notée au moment de la capture des individus.

D'après Rozdzial (1980), les rendements d'assimilation augmentent avec des temps de passages intestinaux plus courts. Cet auteur a enregistré des rendements d'assimilation de 78% à 10°C et de 95% à 30°C. Nos résultats montrent des rendements d'assimilation qui ne semblent pas varier avec la température. Les rendements d'assimilation dans notre étude sont intermédiaires par rapport aux valeurs montrées par Rozdzial (1980). Une indépendance de la température sur les rendements d'assimilation est aussi montrée chez la salamandre Eurycea bislineata bislineata (Fitzpatrick, 1973b). Hailey et Davies (1987) ont montré, chez les serpents, que la température affecte davantage le temps de transit que le rendement d'assimilation.

Selon Ryer et Boehlert (1983), les poissons maximiseraient la prise de nourriture durant les périodes de haute disponibilité de proie mais maximiseraient l'assimilation durant les périodes de basse disponibilité de proie. D'après nos résultats, les individus ont toujours maintenu des rendements d'assimilation élevés; nos spécimens étaient alimentés avec une faible ration. Il semblerait, selon Rozdzial (1980) que les ectothermes qui peuvent digérer plus rapidement la nourriture devraient potentiellement manger plus de nourriture et assimiler plus d'énergie que les individus plus lents à digérer leur prise initiale. Comme il est bien montré par Rozdzial (1980), le passage intestinal est

en relation avec la taille de l'individu. Ainsi, la ration et la taille du spécimen peuvent affecter le rendement d'assimilation. Nous n'avons pas mesuré la longueur de l'intestin (qui devrait être plus long chez des grands animaux) chez les spécimens à l'étude, il serait peut-être intéressant de le faire éventuellement dans une autre étude.

D'après Corse et Metter (1980), les parties dures de la nourriture ingérée sont retenues plus longtemps (ex. griffe) et sont digérées plus lentement; nous avons observé ce phénomène avec les deux anoures à l'étude. Des morceaux de cuticules de grillons étaient retrouvés dans les excréments à la toute fin de l'expérimentation et n'étaient même pas digérés.

4.6 Paramètres physiologiques.

Les expériences effectuées en laboratoire dans des chambres environnementales à températures fixes de 10°C, 15°C, 25°C et 30°C ont permis de démontrer qu'une augmentation de la température a pour effet d'accroître le taux de dépérissement, le taux d'évacuation gastrique et d'accélérer le temps de transit intestinal. Selon les valeurs de Q_{10} observées, les ouaouarons, dans les expériences sur le taux de dépérissement, sont plus sensibles aux écarts de température que les grenouilles. À 15°C, les grenouilles dépérissent plus rapidement que les ouaouarons puisqu'elles fonctionnent relativement bien et sont adaptées aux basses températures. À 25°C, ce sont les ouaouarons qui dépérissent plus rapidement que les grenouilles. Les ouaouarons semblent fonctionner relativement bien aux hautes températures. Dans les

expériences sur le taux d'évacuation gastrique, les grenouilles sont plus sensibles aux écarts de température que les ouaouarons. Nous croyons que les grenouilles adultes sont plus affectées par la température que les ouaouarons juvéniles. Dans le même ordre d'idée, le temps de transit intestinal est plus court chez la grenouille que chez le ouaouaron et la différence est significative à 15 et 25°C. Puisque la grenouille du Nord est rendue à l'état adulte, la nourriture qu'elle ingère sert principalement à assurer le maintien de l'organisme alors que le ouaouaron est à l'état juvénile et doit retenir la nourriture ingérée plus longtemps afin de gagner du poids et assurer une bonne croissance. Toutefois, l'étude des rendements d'assimilation ne montre pas des assimilations plus importantes chez le ouaouaron que chez la grenouille. La grenouille est plus sensible que le ouaouaron aux écarts de température entre 10 et 15°C (de façon générale, elle fonctionne bien à ces températures) alors que le ouaouaron est plus sensible que la grenouille aux écarts de température entre 15 et 25°C (en général, il fonctionne relativement bien à ces températures).

4.7 Conclusion.

En milieu naturel, les grenouilles du Nord ont des T_c moyennes de 22.4°C alors qu'en laboratoire, elles sélectionnent des T_e moyennes de 19.7°C. C'est donc dire que les grenouilles se tiennent dans un environnement généralement plus froid qu'en milieu naturel lorsqu'elles sont soumises à un choix de température. À l'inverse, les ouaouarons maintiennent des T_c moyennes de 22.0°C en milieu naturel et sélectionnent des T_e moyennes de 24.0°C lorsqu'ils sont placés dans

un bassin à gradient thermique. Dans les expériences à températures fixes réalisées dans des chambres environnementales, les grenouilles dépérissent plus rapidement à 15°C que les ouaouarons alors qu'à 25°C, ce sont les ouaouarons qui dépérissent plus rapidement que les grenouilles. Ainsi, les grenouilles semblent fonctionner plutôt bien à 15°C comparativement à une température de 25°C alors que l'inverse est observé chez les ouaouarons. Ceci est en accord avec les résultats retrouvés en laboratoire puisque la grenouille tend à se maintenir dans un milieu où les températures sont plus fraîches alors que le ouaouaron se maintient dans un environnement généralement plus chaud. Ce qui expliquerait pourquoi ces individus, au métabolisme différent, dépérissent à des températures différentes. Dans les expériences sur le taux d'évacuation gastrique, la grenouille est plus sensible que le ouaouaron aux écarts de température situés entre 15°C et 25°C (températures qui ressemblent légèrement aux températures sélectionnées par la grenouille en milieu naturel et en laboratoire). Le ouaouaron recherche possiblement des températures plus chaudes que celles de la grenouille afin d'accélérer son processus digestif et permettre une croissance rapide alors que la grenouille n'a, entre autres, qu'à assurer le maintien de l'organisme. Cette dernière serait plus sélective que le ouaouaron dans le choix de température favorisant la digestion. La grenouille a des temps de transit plus courts que ceux du ouaouaron possiblement à cause de son état adulte. La grenouille ne semble pas avoir besoin de conserver la nourriture aussi longtemps que le ouaouaron. Chez le ouaouaron juvénile, nous supposons que le développement de l'activité des enzymes digestives n'est pas encore achevé puisqu'il n'y a pas de différence d'assimilation et que l'animal a

des temps de transit intestinal plus longs que ceux retrouvés chez la grenouille du Nord. Ainsi, le ouaouaron, étant en période de croissance, doit retenir la nourriture plus longtemps que la grenouille afin de maximiser l'énergie soutirée de la nourriture. Encore une fois, la grenouille montre un degré de sensibilité plus élevé que celui du ouaouaron pour des températures situées entre 10°C et 15°C. La grenouille semble vraiment plus adaptée aux basses températures que le ouaouaron. En laboratoire, la grenouille a tendance à sélectionner des températures plus fraîches alors que le ouaouaron ne le ferait pas. Le ouaouaron a un degré de sensibilité plus élevé que celui de la grenouille pour des écarts de température situés entre 15°C et 25°C, montrant ainsi une meilleure adaptation aux températures plus élevées.

Après l'analyse de nos résultats, nous remarquons que le ouaouaron préfère les températures plus chaudes probablement à cause de sa distribution géographique qui diffère de celle de la grenouille du Nord. Ainsi, le ouaouaron a une répartition dans le centre et l'est des États-Unis où les températures environnementales sont plus élevées que les températures environnementales retrouvées dans la réserve Mastigouche. La grenouille toutefois, a une répartition plus au nord; cette espèce est donc plus habituée aux températures plus fraîches que le ouaouaron. La grenouille du Nord semble plus thermosensible que le ouaouaron aux températures situées entre 10°C et 15°C alors que le ouaouaron demeure une espèce plus thermosensible que la grenouille pour des écarts de température situés entre 15°C et 25°C.

Ainsi, les deux espèces de Ranidés habitant la réserve Mastigouche se retrouvent sensiblement dans les mêmes aires de distribution (Courtois et al. 1995). En occupant la même niche spatiale, ces deux espèces aquatiques doivent partager la nourriture qui s'y trouve. D'après Leclerc (1996), les niches alimentaires se chevauchent largement mais la grenouille du Nord réalise ses activités plus tôt en saison. Sachant que la grenouille du Nord a une préférence pour les plans d'eau froide (démontré par les expériences de sélection de température en gradient thermique) et manifestant une sensibilité thermique aux basses températures dans les expériences sur le taux de déperissement et le temps de transit intestinal, cette espèce pourrait difficilement étendre sa distribution plus au sud. En effet, au-delà d'une T_a égale à 25-26°C en milieu naturel, la grenouille du Nord a tendance à prendre une T_c inférieure à la T_a . Pour ce qui est du ouaouaron, ce dernier semble davantage tirer profit des températures chaudes de l'été. Effectivement, les ouaouarons sont absents des lacs étudiés au mois de mai où les températures environnementales sont plus fraîches qu'aux autres mois de l'été. Le ouaouaron montre donc une préférence pour les plans d'eau chaude (démontré également par les expériences de sélection de température en gradient thermique) et manifeste une sensibilité thermique aux hautes températures dans les expériences sur le taux de déperissement et le temps de transit intestinal. De plus, en milieu naturel, le ouaouaron a tendance à laisser monter sa T_c avec la T_a . Dans les études du taux d'évacuation gastrique, le ouaouaron recherche possiblement les températures élevées afin d'accélérer sa croissance.

Puisque la saison estivale est variable d'une année à l'autre, il est difficile d'établir un patron fixe des événements (compétition, prédation) pouvant survenir entre ces deux espèces et, des répercussions éventuelles d'une pénurie alimentaire en milieu naturel. Cependant, quatre conditions potentielles du milieu naturel sont définies ci-dessous. Premièrement, en présence d'abondance des ressources alimentaires et de températures environnementales froides, la grenouille du Nord est capable de réaliser ses activités (Leclerc 1996) et d'être performante au frais (bien démontré par les résultats des expériences de sélection de température en gradient thermique). Toutefois, les températures environnementales ne doivent pas s'élever trop car les grenouilles du Nord supportent mal les températures élevées. De plus, le ouaouaron profite de ces températures élevées pour croître et occuper davantage l'espace, ce qui en fait un prédateur potentiel (Bruneau 1975). Lorsque la nourriture est suffisante et que les températures environnantes sont élevées, le ouaouaron est bien adapté et fonctionne relativement bien à la chaleur; d'ailleurs, les résultats des expériences de sélection de température en gradient thermique le démontrent bien. Le ouaouaron pourrait profiter davantage de cette période pour se nourrir et permettre une croissance rapide et ce, afin d'éviter d'être lui-même la proie d'un plus fort. En présence de conditions environnementales fraîches et de faible disponibilité de nourriture persistant durant tout un été à la réserve Mastigouche, les grenouilles du Nord devraient éventuellement souffrir plus que les ouaouarons puisqu'elles maintiennent des taux métaboliques plus élevés que ceux-ci. Cette dernière constatation est bien démontrée par les résultats des expériences sur le taux de dépérissement effectuées à

15°C. Dans ces circonstances, le ouaouaron pourrait davantage abaisser son métabolisme et mieux supporter la disette. À l'inverse, en cas d'un réchauffement des températures environnantes, les deux espèces devraient être défavorisées puisque dans un cas la grenouille du Nord ne supportent pas les températures élevées et dans l'autre cas, le ouaouaron, qui maintient des taux métaboliques élevés, devrait dépérir à de telles températures. Toutefois, il faut noter que le peu de nourriture absorbée durant les autres mois de l'été, pour l'une ou l'autre espèce, doit permettre de compenser, dans une certaine mesure, les pertes énergétiques faibles à ces températures. Les pertes énergétiques devraient être moins importantes chez la grenouille du Nord; pour qui les besoins énergétiques visent principalement à assurer le maintien de l'organisme et la fonction de reproduction, que chez le ouaouaron où l'énergie est prioritairement investie dans la croissance. Cependant, le ouaouaron ayant une durée de vie autour de 6 à 10 ans (Bruneau et Magnin 1980) pourrait davantage récupérer face à une alimentation de disette que la grenouille du Nord qui ne vit généralement pas plus de 3 ans (Leclair et Laurin 1996).

5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Amundsen, P.A. et A. Klemetsen. 1988. Diet, gastric evacuation rates and food consumption in a stunted population of Arctic charr, Salvelinus alpinus L., in Takvatn, northern Norway. J. Fish Biol. **33**: 697-709.
- Avery, R.A. 1978. Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric lizard species (Podarcis muralis and P. sicula) from central Italy. J. Anim. Ecol. **47**: 143-158.
- Bowker, R.G. 1984. Precision of thermoregulation of some african lizards. Physiol. Zool. **57** (4): 401-412.
- Bowker, R.G. et O.W. Johnson. 1980. Thermoregulatory precision in three species of whiptail lizards (Lacertilia: Teiidae). Physiol. Zool. **53**: 176-185.
- Bradshaw, S.D., C. Gans et H. Saint Girons. 1980. Behavioral thermoregulation in a pygopodid lizard, Lialis burtonis. Copeia, 1980: 738-743.
- Brattstrom, B.H. 1963. A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. Ecology, **44**: 238-255.

- Brattstrom, B.H. 1968. Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comp. Biochem. Physiol.* **24**: 93-111.
- Brooks, G.R., Jr. 1964. An analysis of the food habits of the bullfrog, Rana catesbeiana, by body size, sex, month, and habitat. *Virginia J. Sci.* **15**: 173-186.
- Brown, G.P. 1992. Thermal and spatial ecology of a northern population of snapping turtles, Chelydra serpentina. *CAH/ACH Bulletin*. Vol. 7, 1(1993): 14.
- Bruneau, M. 1975. Bio-écologie des ouaouarons, Rana catesbeiana (Shaw), têtards et adultes, dans la région de la station de biologie de Saint-Hippolyte (Comté de Terrebonne, Québec). M. Sc. sciences de l'environnement, UDM. 145 pp.
- Bruneau, M. et E. Magnin. 1980. Croissance, nutrition et reproduction des ouaouarons Rana catesbeiana Shaw (Amphibia, Anura) des Laurentides au nord de Montréal. *Can. J. Zool.* **58**: 175-183.
- Bundy, D. et C.R. Tracy. 1977. Behavioral response of American toads (Bufo americanus) to stressful thermal and hydric environments. *Herpetologica*, **33**: 455-458.
- Bustard, H.R. 1967. Activity cycle and thermoregulation in the Australian gecko Gehyra variegata. *Copeia*, 1967: 753-758.

- Cabanac, M. et E. Jeddi. 1971. Thermopréférendum et thermorégulation comportementale chez trois poïkilothermes. *Physiol. Behav.* **7**: 375-380.
- Carr, A.H., R.L. Amborski, D.D. Culley, Jr. et G.F. Amborski. 1976. Aerobic bacteria in the intestinal tracts of bullfrogs (Rana catesbeiana) maintained at low temperatures. *Herpetologica*, **32**: 239-244.
- Conant, R. et J.T. Collins. 1991. A field guide to reptiles and amphibians, eastern and central North America. Houghton Mifflin company, Boston. 450 pp.
- Cook, F.R. 1984. Introduction aux amphibiens et reptiles du Canada. Musée nationaux du Canada. Ottawa. 211 pp.
- Courtois, D., R. Leclair, Jr., S. Lacasse et P. Magnan. 1995. Habitats préférentiels d'amphibiens ranidés dans des lacs oligotrophes du Bouclier laurentien, Québec. *Can. J. Zool.* **73** (9): 1744-1753.
- Corse, W.A. et D.E. Metter. 1980. Economics, adult feeding and larval growth of Rana catesbeiana on a fish hatchery. *J. Herpetol.* **14**: 231-238.
- Cowles, R.B. et C.M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **83**: 261-269.

- Cui, Y. et R.J. Wootton. 1988. Bioenergetics of growth of a cyprinid, Phoxinus phoxinus: the effect of ration, temperature and body size on food consumption, faecal production and nitrogenous excretion. J. Fish Biol. **33**: 431-443.
- DeGraaf, R.M. et D.D. Rudis. 1983. Amphibians and reptiles of New England. Habitats and natural history. The University of Massachusetts Press, Amherst. 85 pp.
- DeWitt, C.B. 1967. Behavioral thermoregulation in the desert iguana. Science, **158**: 809-810.
- Duellman, W.E. et L. Trueb. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill, New York. 670 pp.
- Edwards, D.J. 1971. Effect of temperature on rate of passage of food through the alimentary canal of the plaice Pleuronectes platessa L. J. Fish Biol. **3**: 433-439.
- Elliott, J.M. 1972. Rates of gastric evacuation in brown trout Salmo trutta L. Freshwat. Biol. **2**: 1-18.
- Fitzpatrick, L.C. 1973a. Energy allocation in the Allegheny Mountain salamander, Desmognathus ochrophaeus. Ecol. Monogr. **43**: 43-58.

- Fitzpatrick, L.C. 1973b. Influence of seasonal temperatures on the energy budget and metabolic rates of the northern two-lined salamander, Eurycea bislineata bislineata. Comp. Biochem. Physiol. A, **45**: 807-818.
- Fitzpatrick, L.C. et M.Y. Atebara. 1974. Effects of acclimation to seasonal temperatures on energy metabolism in the toad, Bufo Woodhousei. Physiol. Zool. **47**: 119-129.
- Fox, B.V.M. et X.J. Musacchia. 1959. Notes on the pH of the digestive tract of Chrysemys picta. Copeia, 1959: 337-339.
- Freed, A.N. 1980. Prey selection and feeding behavior of the green treefrog (Hyla cinerea). Ecology, **61**: 461-465.
- Gatten, R.E., Jr., K. Miller et R.J. Full. 1992. Energetics at rest and during locomotion. In: Environmental Physiology of the Amphibians. M.E. Feder and W.W. Burggren éditeurs. Chicago and London: The University of Chicago Press. pp. 206-249.
- Greenwald, O.E. et M.E. Kanter. 1979. The effects of temperature and behavioral thermoregulation on digestive efficiency and rate in corn snakes (Elaphe guttata guttata). Physiol. Zool. **52**: 398-408.
- Griffiths, R.A. 1986. Natural environmental cues and circadian rhythms of behaviour - A perspective. Chronobiology International, **3**: 247-253.

- Hadfield, S. 1966. Observations on body temperature and activity in the toad Bufo woodhousei fowleri. Copeia, 1966: 581-582.
- Hailey, A. et P.M.C. Davies. 1987. Digestion, specific dynamic action, and ecological energetics of Natrix maura. Herpetol. J. **1**: 159-166.
- Harlow, H.J., S.S. Hillman et M. Hoffman. 1976. The effect of temperature on digestive efficiency in the herbivorous lizard, Dipsosaurus dorsalis. J. Comp. Physiol. B, **111**: 1-6.
- Hedeen, S.E. 1971. Body temperatures of the mink frog, Rana septentrionalis Baird. J. Herpetol. **5** (3-4): 211-212.
- Hedeen, S.E. 1977. Rana septentrionalis. Catalogue of American Amphibians and Reptiles, 202.1 - 202.2.
- Hedeen, S.E. 1986. The southern geographic limit of the mink frog, Rana septentrionalis. Copeia, 1986(1): 239-244.
- Huey, R.B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: Importance of associated costs. Science, **184**: 1001-1003.
- Huey, R.B. 1982. Temperature physiology, and the ecology of reptiles. In: Biology of the Reptilia. Vol. 12. C. Gans and F.H. Pough éditeurs. Academic Press, New York. pp. 25-91.

- Huey, R.B. et E.R. Pianka. 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, **58**: 1066-1075.
- Hunt, B.P. 1960. Digestion rate and food consumption of Florida gar, warmouth, and largemouth bass. *Trans. Am. Fish. Soc.* **89**: 206-210.
- Hutchison, V.H. et R.K. Dupré. 1992. Thermoregulation. In: *Environmental Physiology of the Amphibians*. M.E. Feder and W.W. Burggren éditeurs. Chicago and London: The University of Chicago Press. pp. 206-249.
- Jobling, M., D. Gwyther et D.J. Grove. 1977. Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab Limanda limanda (L.). *J. Fish Biol.* **10**: 291-298.
- Jobling, M. et P.S. Davies. 1979. Gastric evacuation in plaice, Pleuronectes platessa L.: effects of temperature and meal size. *J. Fish Biol.* **14**: 539-546.
- Joly, J. 1958. Influence des basses températures sur le cycle alimentaire de quelques tritons français. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **83**: 128-131.

- Jones, R. 1974. The rate of elimination of food from the stomachs of haddock Melanogrammus aeglefinus, cod Gadus morhua and whiting Merlangius merlangus. J. Cons. Internat. Explor. Mer. **35**: 225-243.
- Kitchell, J.F. et J.T. Windell. 1968. Rate of gastric digestion in pumpkinseed sunfish Lepomis gibbosus. Trans. Am. Fish. Soc. **97**: 489-492.
- Leclair, R., D. Gélinas et J.-P. Bourassa. 1984. Evacuation rate of mosquito-fed newts, Notophthalmus v. viridescens. Mosq. News, **44**: 70-71.
- Leclair, R. et G. Laurin. 1996. Growth and body size in populations of mink frogs Rana septentrionalis from two latitudes. Ecography, **19**: 296-304.
- Leclerc, J. 1996. Étude du comportement prédateur et du régime alimentaire de ouaouarons juvéniles (Rana catesbeiana) et de grenouilles du Nord adultes (Rana septentrionalis) (Anura, Ranidae) vivant en sympatrie. M. Sc. sciences de l'environnement, UQTR. 79 pp.
- Leclerc, J. et D. Courtois. 1993. A simple stomach flushing method for ranid frogs. Herpetol. Rev. **24**: 142-143.

- Licht, P. et A.G. Brown. 1967. Behavioral thermoregulation and its role in the ecology of the red-bellied newt, Taricha rivularis. Ecology, **47**: 598-611.
- Lillywhite, H.B. 1970. Behavioral temperature regulation in the bullfrog, Rana catesbeiana. Copeia, 1970: 158-168.
- Lillywhite, H.B. 1971. Temperature selection by the bullfrog, Rana catesbeiana. Comp. Biochem. Physiol. A, **40**: 213-227.
- Lillywhite, H.B., P. Licht et P. Chelgren. 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, Bufo boreas. Ecology, **54**: 375-383.
- Lucas, A. 1993. Bioénergétique des animaux aquatiques. Masson éditeur, Paris. 179 pp.
- Lysenko, S. et J.E. Gillis. 1980. The effect of ingestive status on the thermoregulatory behavior of Thamnophis sirtalis sirtalis and Thamnophis sirtalis parietalis. J. Herpetol. **14**: 155-159.
- Mackay, R.S. 1968. Observations on peristaltic activity versus temperature and circadian rhythms in undisturbed Varanus flavescens and Ctenosaura pectinata. Copeia, 1968: 252-259.

- Mateos, C.P. et V. Pérez-Mellado. 1989. Activity and thermoregulation in three mediterranean species of Lacertidae. *Herpetol. J.* **1**: 343-350.
- Merker, G.P. et K.A., Nagy. 1984. Energy utilization by free-ranging Sceloporus virgatus lizards. *Ecology*, **65** (2): 575-581.
- Moll, E.O. et J.M. Legler. 1971. The life history of a neotropical slider turtle, Pseudemys scripta (Schoepff), in Panama. *Bull. Los Angeles Co. Museum Nat. Sci.* **11**: 1-102.
- Molnar, G. et I. Tölg. 1962. Relation between water temperature and gastric digestion of largemouth bass (Micropterus salmoides Lacépède). *J. Fish. Res. Board Can.* **19**: 1005-1012.
- Mullally, D.P. et J.D. Cunningham. 1956. Aspects of the thermal ecology of the Yosemite toad. *Herpetologica*, **12**: 57-67.
- Nagy, K.A., R.B. Huey et A.F. Bennett. 1984. Field energetics and foraging mode of Kalahari Lacertid lizards. *Ecology*, **65** (2): 588-596.
- Naulleau, G. 1983. The effects of temperature on digestion in Vipera aspis. *J. Herpetol.* **17**: 166-170.
- Pearson, O.P. et D.F. Bradford. 1976. Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia*, 1976: 155-170.

- Persson, L. 1979. The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (Perca fluviatilis). Freshwat. Biol. **9**: 99-104.
- Persson, L. 1982. Rate of food evacuation in roach (Rutilus rutilus) in relation to temperature, and the application of evacuation rate estimates for studies on the rate of food consumption. Freshwat. Biol. **12**: 203-210.
- Pitkin, R.B. 1977. Effects of temperature on respiration of Notophthalmus viridescens the Red-spotted newt. Comp. Biochem. Physiol. A, **57**: 413-416.
- Regal, P.J. 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. Copeia, 1966: 588-590.
- Riddle, O. 1909. The rate of digestion in cold-blooded vertebrates. The influence of season and temperature. Am. J. Physiol. **24**: 447-458.
- Rome, L.C., E. DonStevens et H.B. John-Alder. 1992. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. In: Environmental Physiology of the Amphibians. M.E. Feder and W.W. Burggren éditeurs. Chicago and London: The University of Chicago Press. pp. 183-205.

- Rozdzial, M.M. 1980. Digestive assimilation and biomass production efficiencies, and gut evacuation rate, as a function of temperature in four anuran amphibians: A bioenergetic approach. Ph. D. diss., California State University, Fullerton. 104 pp.
- Ryer, C.H. et G.W. Boehlert. 1983. Feeding chronology, daily ration, and the effects of temperature upon gastric evacuation in the pipefish, Syngnathus fuscus. Env. Biol. Fish. **9**: 301-306.
- Schoener, T.W. et A. Schoener. 1971. Structural habitats of West Indian Anolis lizards I. Lowland Jamaica. Breviora. **368**: 1-53.
- Seymour, R.S. 1972. Behavioral thermoregulation by juvenile green toads, Bufo debilis. Copeia, 1972 (3): 572-574.
- Sinsch, U. 1984. Thermal influences on the habitat preference and the diurnal activity in three European Rana species. Oecologia (Berl.), **64**: 125-131.
- Skoczylas, R. 1970. Influence of temperature on gastric digestion in the grass snake Natrix natrix L.. Comp. Biochem. Physiol. **33**(4): 793-804.
- Smith, G.C. 1976. Ecological energetics of three species of ectothermic vertebrates. Ecology, **57**: 252-264.

- Smith, H.M. 1982. Guide des batraciens de l'Amérique du Nord; Guide d'identification sur le terrain. Marcel Broquet Inc. (ed.). Québec. 165 pp.
- Smits, A.W. 1984. Activity patterns and thermal biology of the toad Bufo boreas halophilus. Copeia, 1984: 689-696.
- Sokal, R.R. et F.J. Rohlf. 1981. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 2nd ed.. W.H. Freeman and Co., San Francisco, CA. 859 pp.
- Steigenberger, L.W. et P.A. Larkin. 1974. Feeding activity and rates of digestion of northern squawfish (Ptychocheilus oregonensis). J. Fish. Res. Board Can. **31**: 411-420.
- Stewart, M.M. et P. Sandison. 1972. Comparative food habits of sympatric mink frogs, bullfrogs, and green frogs. J. Herpetol. **6** (3-4): 241-244.
- Taylor, P.M., M.J. Tyler et D.J.C. Shearman. 1985. Gastric emptying and intestinal transit in Bufo marinus and the actions of E prostaglandins. Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci. **63**: 223-230.
- Tracy, C.R. 1976. A model of the dynamic exchanges of water and energy between a terrestrial amphibian and its environment. Ecol. Monogr. **46**: 293-326.

- Tracy, C.R., K.A. Christian, M.P. O'Connor et C.R. Tracy. 1993. Behavioral thermoregulation by Bufo americanus: The importance of the hydric environment. *Herpetologica*, **49**: 375-382.
- Turner, F.B., P.A. Medica et B.W. Kowalewsky. 1976. Energy utilization by a desert lizard (Uta stansburiana). Utah State University Press. Logan. 57 pp.
- Tyler, A.V. 1970. Rate of gastric emptying in young cod. *J. Fish. Res. Board Can.* **27**: 1177-1189.
- Waldschmidt, S.R., S.M. Jones et W.P. Porter. 1986. The effect of body temperature and feeding regime on activity, passage time, and digestive coefficient in the lizard Uta stansburiana. *Physiol. Zool.* **59**: 376-383.
- Whitford, W.G. 1973. The effects of temperature on respiration in the Amphibia. *Amer. Zool.* **13**: 505-512.
- Windell, J.T. et J.A. Sarokon. 1976. Rate of gastric evacuation in the lizard, Anolis carolinensis (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica*, **32**: 18-23.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2nd ed.. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.