

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
JEAN LECLERC**

**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**

MARS 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.

RÉSUMÉ

Dans un contexte de compétition potentielle entre espèces, nous avons étudié le comportement prédateur de ouaouarons Rana catesbeiana juvéniles et de grenouilles du Nord R. septentrionalis adultes de tailles semblables. Au moyen de tests en enclos extérieurs en milieu naturel, nous avons évalué la rapidité de prédation de ces espèces en mesurant le temps de réaction, le temps d'approche et le temps de capture lorsqu'une proie leur était offerte. Nous avons également comparé leurs taux d'alimentation en situations d'allopatrie et de sympatrie afin de vérifier l'existence d'interactions interspécifiques qui pourraient modifier leur comportement. Les temps de réaction des grenouilles du Nord ont été en moyenne inférieurs à ceux des ouaouarons alors que les temps d'approche ont été identiques pour les deux espèces. Les temps de capture des grenouilles du Nord ont été en moyenne inférieurs à ceux des ouaouarons, c'est-à-dire que les premières capturent leurs proies plus rapidement que les ouaouarons. Le taux d'alimentation des grenouilles du Nord a été plus élevé que celui des ouaouarons. Les taux d'alimentation de chaque espèce ont été identiques en situation allopatrique et sympatrique. Il ne semble pas que ces espèces modifient leur comportement prédateur lorsqu'en présence l'une de l'autre.

Un fort chevauchement des régimes alimentaires a été observé chez les ouaouarons et les grenouilles du Nord de même taille. Cependant l'utilisation de la ressource alimentaire diffère légèrement chez ces espèces. La taille des proies, le nombre de proies et la masse moyenne des contenus stomacaux variaient au cours de la saison pour les deux grenouilles. Comparée aux ouaouarons, les grenouilles du Nord semblent plus actives et leur comportement prédateur plus efficace tôt en début de saison (juin). Au mois de juillet, lorsque les températures sont plus élevées, les ouaouarons deviennent de

plus efficaces prédateurs qu'en début de saison. À cette période, la masse moyenne de leurs contenus stomacaux devient égale ou supérieure à celle des grenouilles du Nord en raison du fait que la taille moyenne des proies consommées par les ouaouarons est supérieure à celles consommées par les grenouilles du Nord. Au mois d'août, en raison de la diminution d'abondance des grenouilles du Nord, nous n'avons pu comparer les diètes des deux espèces. Nous avons toutefois observé que la masse moyenne des contenus stomacaux des ouaouarons atteint son maximum à cette époque. En fin de saison, ceux-ci atteignent des tailles leur permettant la capture de proies volumineuses. Les résultats de cette étude supportent l'hypothèse d'une ségrégation temporelle des niches alimentaires qui pourrait être reliée, du moins en partie, aux préférences thermiques spécifiques et aux conditions thermiques du milieu.

REMERCIEMENTS

Je désire remercier les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce projet de recherche. D'abord, ma reconnaissance va au directeur de cette recherche, le Professeur Raymond Leclair, pour les connaissances qu'il m'a fait partager, et pour la confiance qu'il m'a témoignée en m'offrant de travailler avec lui. Je tiens également à exprimer ma gratitude à Nancy Gélinas, Patrick Carrier, Daniel Courtois et Emmanuel Milot pour leur généreuse collaboration lors des expériences en nature.

Mes remerciements vont également aux membres du Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques de l'UQTR qui, par leurs commentaires, leur expérience et leur professionnalisme, ont influencé positivement cette recherche. J'ai également profité des judicieux conseils des Professeurs Pierre Magnan et Antoine Aubin pour l'analyse statistique des résultats

Je remercie le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec qui a facilité l'accès, le séjour et l'échantillonnage dans la Réserve faunique de Mastigouche.

Je remercie également Patricia Grégoire pour sa force, sa patience et surtout pour sa présence à mes côtés.

Enfin, je dédie cet ouvrage à mes parents, Huguette Thibodeau et Pierre Leclerc, sans qui je n'aurais pu mener ce projet à terme.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
CHAPITRE 1 - Introduction générale.....	1
CHAPITRE 2 - Étude du comportement prédateur de ouaouarons	
juvéniles <u>Rana catesbeiana</u> et de grenouilles du Nord	
adultes <u>Rana septentrionalis</u> (Anura; Ranidae)	
vivant en sympatrie.....	4
Résumé.....	5
Introduction.....	6
Matériel et méthodes.....	8
Résultats.....	12
Discussion.....	21
Remerciements.....	25
Références.....	26
CHAPITRE 3 - Étude du régime alimentaire de ouaouarons juvéniles	
<u>Rana catesbeiana</u> et de grenouilles du Nord adultes	
<u>Rana septentrionalis</u> (Anura; Ranidae) vivant en	
sympatrie.....	37
Résumé.....	38
Introduction.....	40
Matériel et méthodes.....	42
Résultats.....	45

Discussion.....	64
Remerciements.....	68
Références.....	69
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	77
ANNEXES.....	80
1- Recommandations aux auteurs.....	80
Journal Canadien de Zoologie.....	81

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Il existe actuellement un débat à propos des facteurs régissant l'organisation des communautés animales. D'une part, celles-ci sont perçues comme étant des assemblages d'espèces, étroitement reliées, entre lesquelles il y a eu coévolution (Pianka 1973; Diamond 1975; Connell 1983; Roughgarden 1983). Dans cette optique, les facteurs biotiques sont considérés comme étant les forces structurantes et les patrons observés sont souvent interprétés comme étant le résultat d'interactions interspécifiques, notamment la compétition (Schoener 1968; Pianka 1973; Cody et Diamond 1975; Diamond 1975, 1978; Jackson 1981; Patterson 1992).

D'autre part, l'organisation des communautés est perçue comme étant le résultat des réponses adaptatives des diverses espèces à l'environnement. Ces communautés ne seraient qu'un assemblage fortuit d'espèces aux stratégies variées s'étant retrouvées en même temps en un même lieu (Wiens 1973, 1977; Rotenbury 1980; Wiens et Rotenbury 1981; Gascon 1991). Selon cette hypothèse, la prédation et l'hétérogénéité de l'habitat et des ressources diminueraient l'importance de la compétition dans la structuration des communautés (e.g. Morris et Grant 1972; Dunham 1980; Connell 1983).

Vraisemblablement, ces deux visions sont plus complémentaires que contradictoires. Et l'on a tendance maintenant à considérer l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques, dont l'importance varie selon les taxons et les systèmes étudiés (Schoener 1983; Toft 1985; Barbault 1991; Sredl et Collins 1992; Bergmann et Krebs 1993), lorsque l'on étudie l'organisation des peuplements. Depuis une dizaine d'années, une

nouvelle approche, dite mécaniste, réunit les concepts de l'écologie comportementale, l'écophysiologie et l'écomorphologie dans l'interprétation de la dynamique et la structure des communautés (Schoener 1986; Barbault 1991). Cette approche tente d'expliquer les patrons d'utilisation des ressources de l'ensemble de la communauté à partir de l'écologie des individus la composant (Wiens 1984).

Un certain nombre de travaux cherchant à déterminer les mécanismes structurant les communautés naturelles ont concerné des amphibiens à l'état larvaire (Gascon 1991; Sredl et Collins 1992; Werner 1992; Gustafson 1993) ou adulte (Inger et Greenberg 1966; Toft 1980; Lizana et al. 1990; Joly et Giacoma 1992) ou des assemblages plus complexes composés de larves, de juvéniles et d'adultes d'espèces différentes (Fasola et Canova 1992; Fasola 1993).

Les anoues ont principalement été étudiés dans les écosystèmes tropicaux (Inger et Greenberg 1966; Scott et Campbell 1982; Duellman et Trueb 1986; Toft 1980, 1985). Par comparaison, il existe peu de travaux sur les communautés des régions tempérées (Stewart et Sandison 1972; Collins et Wilbur 1979; Toft 1985; McAlpine et Dilworth 1989) où l'environnement physique et la disponibilité des ressources varient de manière importante au cours de l'année (Mittelbach 1981; Magnan et FitzGerald 1982; Schmitt et Holbrook 1986; Harnois et al. 1992). Mis à part les travaux de Stewart et Sandison (1972) et McAlpine et Dilworth (1989), l'organisation des communautés de Ranidés d'Amérique du Nord demeure mal connue.

Dans les lacs du bouclier canadien, le ouaouaron (Rana catesbeiana) et la grenouille du Nord (R. septentrionalis) sont fréquemment observés vivant en sympatrie (Bleakney 1958; Schueler 1975; Courtois et al. 1995). Comme elles occupent des habitats

similaires et qu'elles peuvent potentiellement se nourrir des mêmes types de proies, les interactions entre ces deux espèces sont présumément fortes, du moins lorsqu'elles ont des tailles comparables (la taille des ouaouarons adultes peut atteindre plus du double de celle des grenouilles du Nord). Nous avons voulu vérifier si la cohabitation de ces deux espèces se traduit par un quelconque patron de partage des ressources. Dans un premier temps, nous avons comparé les aptitudes prédatrices des deux espèces. Pour ce faire, nous avons évalué la rapidité de prédation des deux grenouilles au moyen de tests en enclos extérieurs reproduisant des conditions naturelles. Par la suite nous avons déterminé quels sont les régimes alimentaires de ces deux espèces et si leur composition varie au cours de la saison. Cette partie du projet s'est échelonnée sur une période de trois mois et a été réalisée dans trois lacs abritant des populations sympatriques.

CHAPITRE 2
ÉTUDE DU COMPORTEMENT PRÉDATEUR DE OUAOUARONS
JUVÉNILES (*RANA CATESBEIANA*) ET DE GRENOUILLES DU NORD
ADULTES (*RANA SEPTENTRIONALIS*) (ANURA, RANIDAE)
VIVANT EN SYMPATRIE.

Jean Leclerc et Raymond Leclair

Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières,
C.P. 500, Trois-Rivières (Québec), G9A 5H7, Canada,
tél.: (819) 376-5053, fax: (819) 376-5084

Jean Leclerc et Raymond Leclair. 1996. **Étude du comportement prédateur de ouaouarons juvéniles (Rana catesbeiana) et de grenouilles du Nord adultes (Rana septentrionalis) (Anura, Ranidae) vivant en sympatrie.**

Résumé

Dans un contexte de compétition potentielle entre espèces, nous avons étudié le comportement prédateur de ouaouarons juvéniles et de grenouilles du Nord adultes de tailles semblables. Au moyen de tests en enclos extérieurs en milieu naturel, nous avons évalué la rapidité de prédation de ces espèces en mesurant le temps de réaction, le temps d'approche et le temps de capture (temps de réaction + temps d'approche) lorsqu'une proie leur était offerte. Nous avons également comparé leurs taux d'alimentation en situations d'allopatrie et de sympatrie afin de vérifier l'existence d'interactions interspécifiques qui pourraient modifier leur comportement. Les temps de réaction des grenouilles du Nord adultes ont été en moyenne inférieurs à ceux des ouaouarons juvéniles alors que les temps d'approche ont été identiques pour les deux espèces. Les temps de capture des grenouilles du Nord ont été en moyenne inférieurs à ceux des ouaouarons, c'est-à-dire qu'elles capturent leurs proies plus rapidement que les ouaouarons. Le taux d'alimentation de la grenouille du Nord a été plus élevé que celui du ouaouaron. Les taux d'alimentation de chaque espèce ont été identiques en situations allopatrique et sympatrique. Il ne semble pas que ces espèces modifient leur comportement prédateur lorsqu'en présence l'une de l'autre.

Introduction

Les études démographiques concernant les Ranidés d'Amérique du Nord se limitent souvent à des analyses autoécologiques (George 1940; Hedeén 1971, 1972a, b, c; Bruneau 1975; Bruneau et Magnin 1980; Licht 1986) ou à des descriptions d'associations entre espèces (Collins et Wilbur 1979). Stewart et Sandison (1972) ont étudié les régimes alimentaires et décrit les microhabitats de la grenouille du Nord (Rana septentrionalis), du ouaouaron (R. catesbeiana) et de la grenouille verte (R. clamitans) vivant en sympatrie dans l'état de New-York. Au Nouveau-Brunswick, McAlpine et Dilworth (1989) ont quantifié le chevauchement des niches spatiales et alimentaires dans une communauté composée de grenouilles léopard (R. pipiens), de grenouilles vertes et de ouaouarons. Ces travaux ont permis de relier l'organisation des communautés de grenouilles aux aspects structuraux des habitats utilisés.

Dans les lacs du bouclier canadien, le ouaouaron et la grenouille du Nord vivent fréquemment en sympatrie (Bleakney 1958; Schueler 1975; Courtois et al. 1995). Compte tenu de leur grande similitude écologique, notamment au niveau de l'habitat (Courtois et al. 1995) et de l'alimentation (Hedeén 1972b; Bruneau 1975; Kramek 1976; Bruneau et Magnin 1980), les interactions interspécifiques sont présumément fortes. Sachant que les régimes alimentaires du ouaouaron et de la grenouille du Nord présentent un important chevauchement (Leclerc et Leclair 1996), on peut penser que ces espèces sont potentiellement compétitrices dans les environnements à faible ressource alimentaire. De plus, nous supposons que c'est entre les ouaouarons juvéniles et les grenouilles du Nord adultes, qui sont transitoirement de tailles semblables, que la compétition alimentaire risque de se manifester le plus intensément (Wissinger 1992). Nous pouvons également penser que les ouaouarons juvéniles sont moins aptes à la

capture des proies que les grenouilles du Nord adultes. Cette dernière hypothèse est émise du fait que les aptitudes prédatrices peuvent varier avec la taille chez des animaux subissant d'importants changements ontogéniques (Guyétant 1967; Loman 1979; Pough et Kamel 1984; Werner 1986; Persson et Greenberg 1990; Larsen 1992) et qu'il existe une part d'apprentissage dans le comportement prédateur chez les anoures (Guyétant 1967; Heatwole et Heatwole 1968; Larsen 1992).

C'est dans ce contexte de compétition potentielle que nous avons formulé les objectifs suivants: 1) mesurer et comparer la rapidité avec laquelle les ouaouarons juvéniles et les grenouilles du Nord adultes repèrent et capturent une proie, et 2) comparer les taux d'alimentation de ces espèces lorsque retrouvées en situation d'allopatrie ou de sympatrie afin de vérifier l'existence d'interactions interspécifiques qui pourraient modifier leur comportement prédateur.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Nous avons étudié le comportement prédateur de ouaouarons juvéniles et de grenouilles du Nord adultes au moyen de tests en enclos en milieu naturel. Les enclos ont été installés au lac Mastigou situé dans la Réserve faunique de Mastigouche (lat. 46 60', long. 73 30'), à environ 100 km au nord-ouest de Trois-Rivières, Québec. Ce territoire localisé sur le bouclier canadien possède des chaînes de lacs reliés entre eux par des ruisseaux et rivières. Les lacs de cette région sont typiques de la zone tempérée quant à leur surface, profondeur moyenne, conductivité, oxygène dissous, stratification thermique et transparence (Magnan 1982, 1988). Courtois et al. (in press) ont caractérisé les habitats des Ranidés de 31 lacs de cette réserve. Les spécimens utilisés dans cette étude provenaient de populations sympatriques des lacs Mastigou (158,3 ha) et Montour (8,3 ha). Outre le ouaouaron et la grenouille du Nord, on a observé dans ces lacs la présence de la grenouille léopard (R. pipiens), de la grenouille verte (R. clamitans), du crapaud d'Amérique (Bufo americanus) et de la rainette crucifère (Pseudacris crucifer). Le ouaouaron et la grenouille du Nord sont considérés comme étant les plus aquatiques des anoures de ces milieux (Currie et Bellis 1969; Hedeon 1972b, c; Stewart et Sandison 1972, McAlpine et Dilworth 1989; Courtois et al. in press). Ces deux espèces sont fréquemment observées côte à côte parmi la végétation aquatique dans les baies abritées des écosystèmes lacustres.

Design expérimental

Au cours des étés 1992 et 1993, nous avons comparé le comportement prédateur de ouaouarons juvéniles et de grenouilles du Nord adultes de tailles semblables. Nous avons évalué: 1) la rapidité de prédation et 2) le taux de consommation de ces espèces au

moyen de tests en enclos extérieurs. Les dix enclos utilisés pour ces deux types d'expériences avaient une surface interne de 12 m² (3m x 4m). Ils étaient constitués de moustiquaire de vinyle d'une hauteur de 1m supporté par une structure de bois. Ils ont été disposés sur une rive à faible dénivellation du lac Mastigou de façon à ce que le quart de la surface des enclos soit en zone terrestre et le reste, en zone aquatique. La profondeur maximale de l'eau était environ de 50 cm. Le dessus des enclos n'était pas couvert afin de faciliter l'introduction et l'observation des spécimens et des proies et pour ne pas modifier les conditions d'éclairage.

Rapidité de prédation

Au mois de juin 1992, nous avons évalué la rapidité de prédation de ouaouarons juvéniles (longueur museau-urostyle (LMU) moyenne: $56,7 \pm 6,8$ mm, $n = 18$) et de grenouilles du Nord adultes (LMU moyenne: $56,6 \pm 6,8$ mm, $n = 18$). Cette expérience a été menée à quatre reprises, les 4, 9, 10 et 23 juin lors de journées ensoleillées et de faibles vents, entre 10:00 et 16:00. À chaque fois, excepté le 4 juin où 3 spécimens de chaque espèce ont été testés, 10 grenouilles (5 ouaouarons et 5 grenouilles du Nord) ont été réparties aléatoirement dans les 10 enclos (1 grenouille par enclos). Après une période d'acclimatation de 18 à 48 h au cours de laquelle aucune nourriture n'a été distribuée, nous avons présenté, au moyen d'une canne à pêche avec monofilament, une larve d'odonate vivante (environ 40 mm de longueur), à une distance de 75 cm et à un angle de 30 à 90° par rapport au museau de l'animal et nous avons chronométré: 1) le temps de réaction, soit le délai entre l'introduction de la proie et l'orientation de la grenouille vers celle-ci, et 2) le temps d'approche, soit le délai entre la réaction d'orientation et la première tentative de capture de la proie (Heatwole et Heatwole 1968; Kramek 1976; Duquet 1984; Wiggins 1992). Nous avons finalement déterminé: 3) le temps de capture (temps de réaction + temps d'approche) soit le délai entre

l'introduction de la proie et la première tentative de capture. Nous avons effectué ces mesures à 10 reprises, à intervalles de 3 à 5 min, pour chacun des spécimens. Afin de maintenir le plus constant possible le degré d'appétit des grenouilles au cours de l'expérience, nous ne les avons pas laissé consommer la proie offerte.

Taux d'alimentation

Aux mois de juin et juillet 1992, nous avons évalué les taux d'alimentation de ouaouarons juvéniles (LMU moyenne: $59,2 \pm 6,0$ mm, $n = 30$) et de grenouilles du Nord adultes (LMU moyenne: $56,7 \pm 7,4$ mm, $n = 30$). Pour cette expérience, nous avons introduit 5 ouaouarons et 5 grenouilles du Nord par enclos. Après une période d'acclimatation de 24 h pendant laquelle aucune nourriture n'a été distribuée, 200 proies vivantes (Hemiptera: Gerridae, longueur moyenne: 9,6 mm) ont été introduites dans chaque enclos. Ce type de proie a été choisi parce qu'il est consommé fréquemment par les deux espèces de grenouilles ainsi qu'en raison de sa disponibilité sur le site. Après 2,5 h, les grenouilles ont été retirées des enclos et les proies qu'elles avaient consommées ont été récupérées par lavage gastrique (Leclerc et Courtois 1993) et dénombrées. Nous avons conduit cette expérience: 1) de jour (entre 10:00 et 14:00) à trois reprises (les 10, 11 et 17 juin) par temps ensoleillé et sans vent, et 2) de nuit (entre 02:00 et 04:30) le 1 juillet dans trois enclos, simultanément.

À la suite des résultats de l'été 1992, nous avons mené une autre expérience le 17 juin 1993. Cette fois, nous avons voulu comparer les taux d'alimentation de chaque espèce lorsque retrouvée seule (condition "allopatric") ou en présence de l'autre espèce potentiellement compétitrice (condition "sympatric"). Pour ce faire, 9 enclos ont été utilisés; 3 contenaient chacun 5 ouaouarons (enclos allopatriques), 3 contenaient chacun 5 grenouilles du Nord (enclos allopatriques) et 3 autres enclos contenaient 5 ouaouarons

et 5 grenouilles du Nord (enclos sympatriques); nous avons ainsi conservé constant le niveau de compétition intraspécifique. Les ouaouarons utilisés mesuraient en moyenne (LMU) $58,7 \pm 7,7$ mm ($n = 30$) et les grenouilles du Nord, $60,6 \pm 5,6$ mm ($n = 28$). Après acclimatation de 24 h sans apport de nourriture, 100 proies vivantes (Hemiptera: Gerridae) ont été distribuées. Après 2,5 h, les grenouilles ont été retirées des enclos et les proies consommées ont été dénombrées tel qu'en 1992. Lors du retrait des grenouilles, nous avons constaté que deux grenouilles du Nord s'étaient échappées d'un des enclos sympatriques. Comme la densité s'y est trouvée réduite, nous n'avons pas considéré cet enclos lors de l'analyse des résultats.

Analyses statistiques

Les temps de réaction, les temps d'approche et les temps de capture ont été comparés à l'aide du test de la variable U de Mann-Whitney (test de Mann-Whitney) ou d'une analyse de variance (ANOVA) suivie du test de comparaison multiple de Tukey. Afin de conserver l'indépendance des données (et par le fait même de tenir compte de l'individualité), nous avons utilisé la moyenne des temps mesurés pour chaque individu comme unité d'échantillonnage, le degré de liberté étant déterminé à partir du nombre d'individus et non du nombre d'essais. Le test du X^2 a été utilisé pour comparer les taux d'alimentation des deux espèces. Le test de Mann-Whitney a également été utilisé pour comparer les taux de consommation diurnes et nocturnes de chaque espèce. Dans ce cas, l'unité d'échantillonnage a été le nombre de proies consommées par chaque individu. Les traitements statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel SYSTAT version 5,2,1.

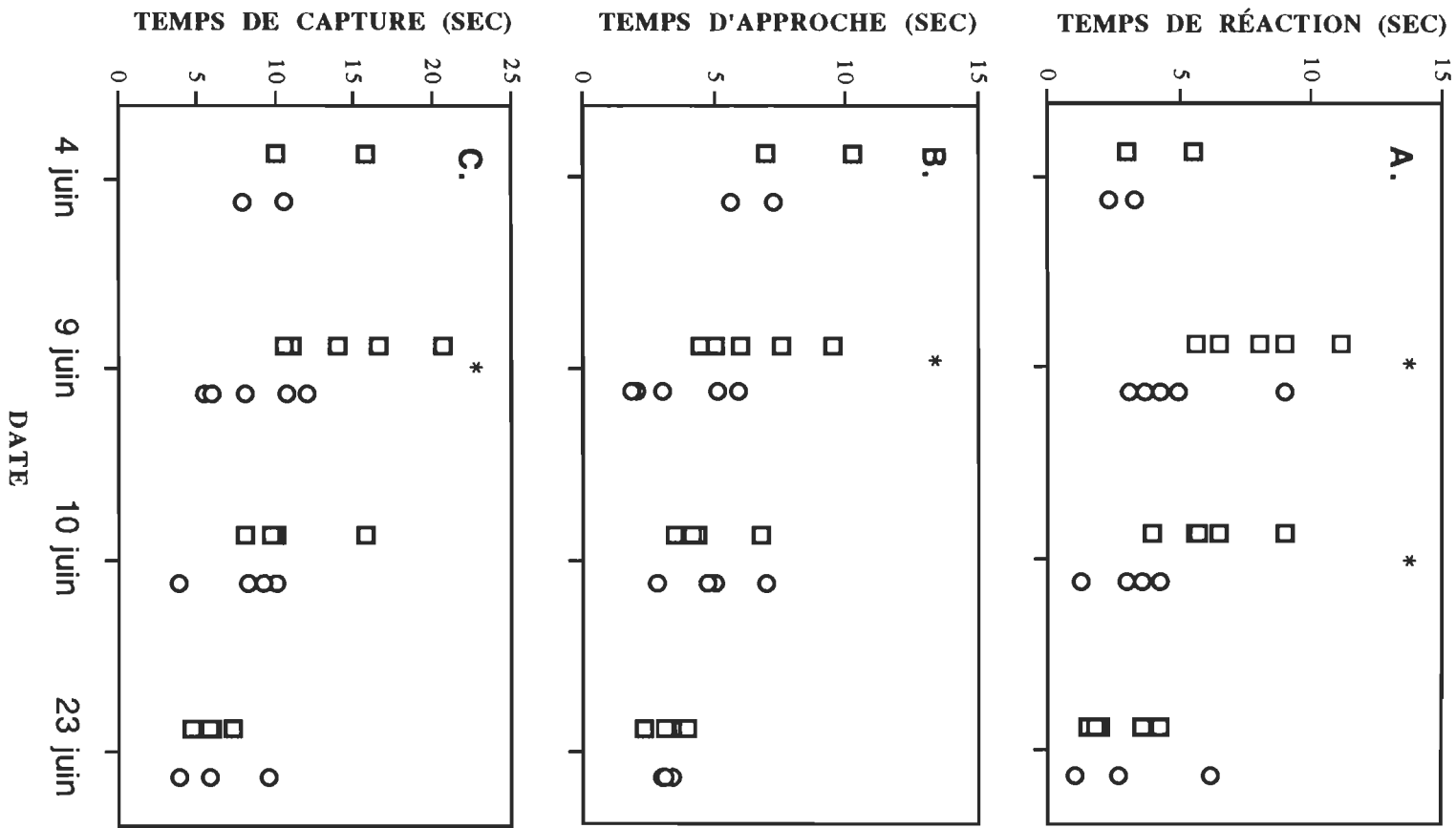
Résultats

Rapidité de prédation

Le 4 juin, 3 spécimens de chaque espèce ont été testés et lors de chacune des expériences subséquentes, 5 ouaouarons et 5 grenouilles du Nord ont été utilisés. Cependant, certains individus ont semblé être affectés dans leur comportement prédateur. Les spécimens qui n'ont pas répondu à la présentation de la proie ou dont les temps de réaction dépassaient 30 sec et ceux demeurés cachés n'ont pas été considérés lors de l'analyse des résultats. Ainsi, sur 36 individus testés, 5 ont été exclus des résultats pour ces raisons. Nous disposons donc de données récoltées sur un total de 31 grenouilles soit 17 ouaouarons et 14 grenouilles du Nord. Comme seulement deux spécimens de chaque espèce ont répondu lors des tests du 4 juin, nous n'avons pu faire de comparaison statistique de rapidité de prédation pour cette date. Ces données ont cependant été incluses lorsque nous avons comparé, toutes dates confondues, la rapidité de prédation des deux espèces.

Les temps de réaction des grenouilles du Nord adultes ont été significativement inférieurs à ceux des ouaouarons juvéniles à deux reprises, soit lors des tests des 9 et 10 juin (Mann-Whitney, $p < 0,05$) (fig. 1A). Le 23 juin, aucune différence n'a été décelée. Toutes dates confondues, les temps de réaction de la grenouille du Nord adulte restent inférieurs à ceux du ouaouaron juvénile (Mann-Whitney, $p < 0,01$), c'est-à-dire que la grenouille du Nord s'oriente vers sa proie plus rapidement (en moyenne: $3,8 \pm 2,0$ sec, $n = 14$) que le ouaouaron (en moyenne: $5,5 \pm 2,8$ sec, $n = 17$).

Fig. 1. Rapidité de prédation de ouaouarons juvéniles (□) et de grenouilles du Nord adultes (○). A: temps de réaction, B: temps d'approche et C: temps de capture. Chaque point représente la moyenne des essais réalisés pour un même individu. L'astérisque indique une différence statistiquement significative pour cette date (test de Mann-Whitney, $p < 0,05$).



Les temps d'approche des grenouilles du Nord ont été significativement inférieurs à ceux des ouaouarons seulement lors du test du 9 juin (Mann-Whitney, $p < 0,05$) (fig. 1B). Pour les autres tests, aucune différence significative n'a été décelée. Lorsque considérés dans leur ensemble, les temps d'approche des deux espèces ne diffèrent pas significativement bien que la tendance observée pour les temps de réaction se maintienne avec un temps moyen pour la grenouille du Nord de $4,3 \pm 1,8$ sec ($n = 14$) et pour le ouaouaron: $5,3 \pm 2,3$ sec ($n = 17$).

Les temps de capture des grenouilles du Nord adultes ont été significativement inférieurs à ceux des ouaouarons juvéniles lors du test du 9 juin (Mann-Whitney, $p < 0,05$) (fig. 1C). Au cours des autres tests, aucune différence statistiquement significative n'a été décelée. Lorsque considérés dans leur ensemble, les temps de capture des grenouilles du Nord adultes (moyenne: $8,0 \pm 2,6$ sec, $n = 14$) sont significativement inférieurs à ceux des ouaouarons juvéniles (moyenne: $10,7 \pm 4,5$ sec, $n = 17$) (Mann-Whitney, $p < 0,05$). La grenouille du Nord capture donc sa proie plus rapidement que le ouaouaron.

Les temps de capture des ouaouarons juvéniles ont été plus longs le 9 juin que le 23 juin ($F = 6,859$, $p < 0,005$). Ces temps ont été de $12,9 \pm 4,0$ sec ($n = 2$), $14,6 \pm 4,2$ sec ($n = 5$) et $10,7 \pm 2,9$ sec ($n = 5$) les 4, 9 et 10 juin respectivement et ont diminué radicalement le 23 juin pour atteindre $5,0 \pm 0,9$ sec. Il est possible que cette amélioration des temps de capture du ouaouaron soit reliée à l'augmentation de la température de l'eau pendant cette période qui est passée de 16°C le 4 juin à $20,5^{\circ}\text{C}$ le 23 juin. Par contre, bien que nous observions une amélioration des performances prédatrices des ouaouarons juvéniles, les temps de capture des grenouilles du Nord sont demeurés constants ($F = 0,521$, $p = 0,677$).

Taux d'alimentation

Les taux d'alimentation diurnes (nombre de proies consommées par 5 grenouilles en 2,5 h) sont significativement plus élevés chez la grenouille du Nord que chez le ouaouaron et ce, lors de chacun des 3 tests (10 juin: $X^2 = 3,85$, $p < 0,05$; 11 juin: $X^2 = 21,5$, $p < 0,005$; 17 juin: $X^2 = 28,25$, $p < 0,005$) (fig. 2A). À chaque fois, les grenouilles du Nord ont consommé plus du double du nombre de proies capturées par les ouaouarons.

De nuit, le taux d'alimentation des grenouilles du Nord a été significativement plus élevé que celui des ouaouarons dans un des trois enclos ($X^2 = 10,85$, $p < 0,005$) (fig. 2B). Dans les deux autres enclos, les taux d'alimentation sont identiques pour les deux espèces. Dans l'ensemble, les taux d'alimentation nocturnes de chaque espèce sont inférieurs aux taux d'alimentation diurnes (Mann-Whitney, $p < 0,05$ pour le ouaouaron et $p < 0,001$ pour la grenouille du Nord), indiquant un faible niveau d'activité prédatrice de ces deux espèces pendant la nuit.

Les résultats des tests en enclos effectués en 1993 viennent appuyer ceux de 1992 (fig. 3). Dans les trois enclos sympatriques les taux d'alimentation des grenouilles du Nord ont été supérieurs à ceux des ouaouarons juvéniles ($X^2 = 54,87$, 44,06 et 39,06 respectivement, $p < 0,005$ dans chaque cas). Au cours de ces tests, les grenouilles du Nord ont capturé jusqu'à 10 fois le nombre de proies consommées par les ouaouarons. Pour chacune des deux espèces, il n'y a pas de différence significative de taux d'alimentation entre les situations allopatrique et sympatrique. Il ne semble donc pas qu'elles modifient leur comportement prédateur lorsqu'en présence l'une de l'autre.

Fig. 2. Nombre total de proies consommées après 2,5 h par 5 ouaouarons juvéniles (colonnes blanches) et 5 grenouilles du Nord adultes (colonnes noires) au cours de tests en enclos réalisés en 1992. A: tests diurnes et B: tests nocturnes.

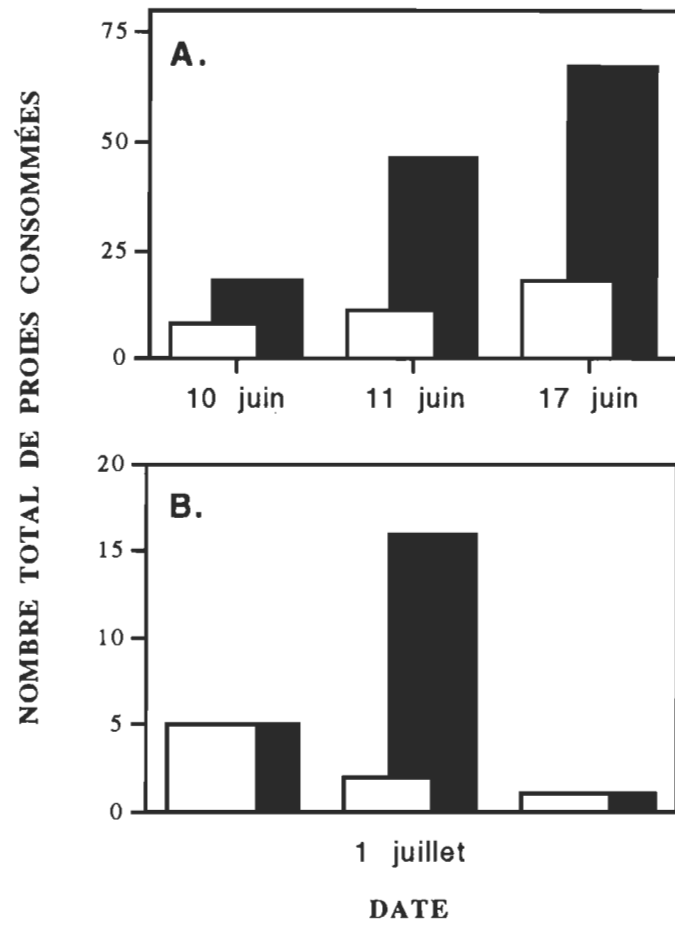
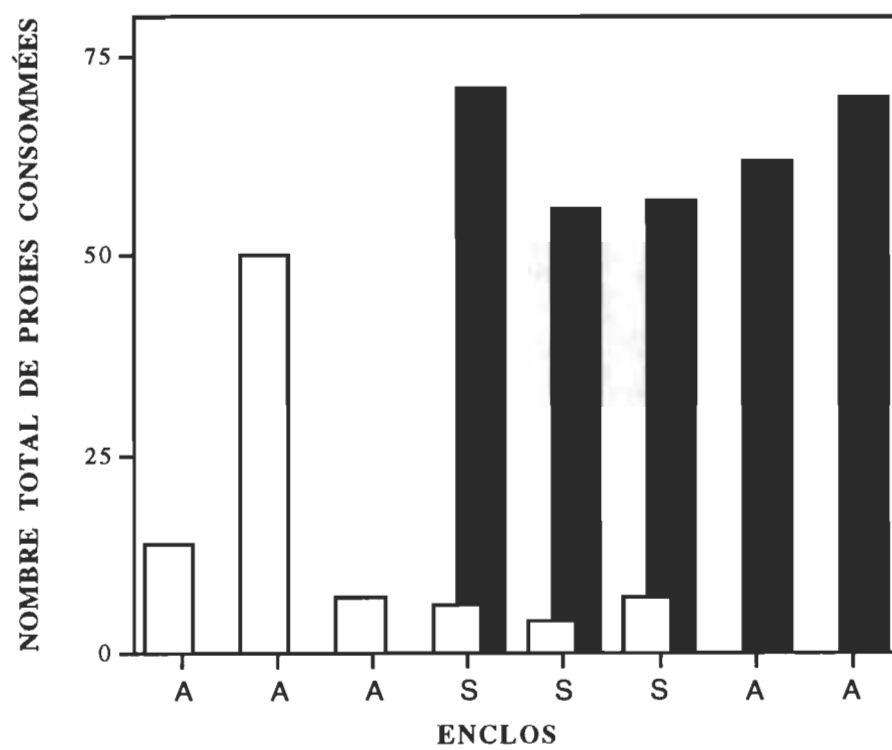


Fig. 3. Nombre total de proies consommées après 2,5 h par les ouaouarons juvéniles (colonnes blanches) et les grenouilles du Nord adultes (colonnes noires) au cours de tests en enclos réalisés en 1993. A: enclos en situation allopatrique (5 individus d'une espèce) et S: enclos en situation sympatrique (5 individus de chaque espèce).



Discussion

Les tests en enclos réalisés dans le cadre de cette étude ont révélé une plus grande rapidité de prédation de la grenouille du Nord adulte comparativement au ouaouaron juvénile en terme de temps de réaction à la présence d'une proie. Bien que la différence ne soit pas statistiquement significative entre les deux espèces, les temps d'approche montrent une tendance similaire à celle notée pour les temps de réaction et favorisent la grenouille du Nord. Par conséquent, si l'on considère les deux composantes du geste de prédation mesurées (temps de réaction + temps d'approche) soit le temps de capture, la grenouille du Nord est avantagée. De plus, venant corroborer ces observations, les taux d'alimentation diurnes de la grenouille du Nord sont plus élevés que ceux du ouaouaron juvénile.

Le taux d'alimentation d'une espèce dépend dans une certaine mesure du type de proie utilisé. Les différences de taux d'alimentation révélées par nos tests peuvent être attribuées à des différences entre les deux grenouilles au niveau de leur capacité, physiologique ou comportementale, à percevoir le type de proie utilisé. Des travaux sur les mécanismes déclencheurs du comportement prédateur chez les amphibiens ont d'ailleurs indiqué une interrelation complexe entre divers paramètres stimulants tels que la forme et la taille de la proie et la vitesse et l'orientation du mouvement de la proie (Brower et al. 1960; Heatwole et Heatwole 1968; Clarke 1974; Borchers et al. 1978; Roth 1978; Freed 1980; Cervantes-Pérez et Lara 1985; Wilczynski 1992). La contribution relative de ces paramètres au déclenchement du geste de prédation peut vraisemblablement varier d'une espèce à l'autre (Cervantes-Pérez et Lara 1985; Wilczynski 1992). Anderson (1993) a démontré chez R. pipiens la faculté d'ajustement du comportement prédateur en fonction du type de proie perçu. Ainsi, bien qu'ils soient

généralement considérés comme des prédateurs généralistes (Korschgen et Baskett 1963; Don Fulk et Whitaker 1968; Kramek 1972), les Ranidés pourraient être en mesure de percevoir assez finement le genre de proie auquel ils sont confrontés, et donc capables d'effectuer une sélection de proies.

Il est possible que les comportements prédateurs du ouaouaron et de la grenouille du Nord soient distinctement adaptés à certains genres de proies. Par exemple, les ouaouarons sont capables de capturer des proies sous l'eau (Brooks 1964; Don Fulk et Whitaker 1968; obs. pers.) alors que les grenouilles du Nord adultes ne semblent pas les détecter (obs. pers.). On doit donc considérer la possibilité d'un certain degré de spécialisation alimentaire et ce, même chez ces espèces dites opportunistes, lorsque l'on interprète les résultats de notre étude. Nos résultats indiquent que le comportement prédateur de la grenouille du Nord adulte est plus efficace que celui du ouaouaron juvénile (en terme de rapidité du geste de prédation et conséquemment en terme de nombre de proies capturées par unité de temps) sur des proies se trouvant à l'interface air-eau. Il est envisageable cependant, si l'on avait utilisé des proies sub-aquatiques pour ces expériences, que nous ayons obtenu des résultats favorisant le ouaouaron.

Comme il existe une part d'apprentissage dans le comportement prédateur des anoures (Guyétant 1967; Heatwole et Heatwole 1968; Larsen 1992), on doit considérer que les ouaouarons juvéniles sont en mesure de perfectionner leur comportement prédateur (Guyétant 1967; Persson 1986; Werner 1986; Larsen 1992). Guyétant (1967), chez R. temporaria et Kramek (1972), chez R. septentrionalis ont d'ailleurs montré une variation des aptitudes à capturer certaines proies en fonction de l'âge, les juvéniles se concentrant d'abord sur des proies lentes et plus tard, avec l'amélioration de leur habileté prédatrice, sur des proies plus rapides.

Chez les amphibiens, les stratégies alimentaires et anti-prédatrices sont intimement liées (Pough et al. 1992). Les grenouilles sont la proie d'une variété de prédateurs (Hedeen 1972c) et les risques de prédation associés au déplacement lors de la capture de proies varient d'une espèce à l'autre. Par exemple, la grenouille du Nord est capable de produire des sécrétions répulsives la protégeant de certains prédateurs, dont possiblement les ouaouarons adultes, reconnus comme d'importants prédateurs d'anoures (Brooks 1964; Don Fulk et Whitaker 1968; Stewart et Sandison 1972; Bruneau 1975, McAlpine et Dilworth 1989), alors que le ouaouaron juvénile ne produit pas de telles substances. Nous avons également observé que la grenouille du Nord effectuait fréquemment l'approche de sa proie en nageant sous l'eau, tel que l'ont décrit Hedeen (1972b) et Kramek (1976), alors que le ouaouaron juvénile approchait sa proie en nageant à la surface de l'eau. Il est possible que celui-ci conserve un niveau d'activité plus faible afin de minimiser les risques d'être repéré par un prédateur. Des vulnérabilités différentes à la prédation pourraient donc expliquer les différences mesurées au niveau des taux de consommation de ces deux espèces. Un phénomène analogue a déjà été observé chez les poissons, le comportement des jeunes stades étant grandement influencé par les risques de prédation (Persson 1986; Werner 1986).

Au cours de nos expériences de 1993, nous n'avons pas observé d'interactions entre les ouaouarons et les grenouilles du Nord dans les enclos "sympatriques". Wiggins (1992) a pourtant montré que le succès de prédation de R. pipiens diminue avec la proximité de compétiteurs éventuels en conditions naturelles. Duquet (1984) et Duquet et al. (1987) ont également mis en évidence un effet du groupement sur le comportement prédateur de R. temporaria. Boice et Williams (1971) ont observé chez R. clamitans et R. pipiens des manifestations de dominance ou de hiérarchie sociale. Dans nos

expériences, ces comportements ont probablement été limités du fait que les spécimens utilisés étaient de tailles semblables. Les résultats de nos tests en enclos n'ont révélé aucun phénomène de compétition chez ces deux espèces. Il semble que leur taux de consommation ne soit pas affecté par la présence de l'autre espèce.

L'efficacité de prédation est étroitement reliée à la température chez les ectothermes comme l'ont montré Persson (1986) et Werner (1986) chez les poissons et Pinston (1983) et Wiggins (1992) chez les grenouilles. La température affecterait leur comportement prédateur en influençant notamment les processus neurologiques et la capacité de déplacements des anoues (Shealy 1975; Snyder et Weathers 1975; Rozdzial 1980; Putnam et Bennett 1981; Hutchison et Dupré 1992; Rome et al. 1992; Wilczynski 1992). Pour chaque espèce, il existe une gamme de températures à l'intérieur de laquelle les performances sont optimales (Brattstrom 1963; Rozdzial 1980; Duquet 1984; Persson 1986; Tracy et al. 1993). Le ouaouaron semble sélectionner des températures plus élevées que ne le fait la grenouille du Nord (Brattstrom 1963; Lillywhite 1970; Hedeén 1971; N. Gélinas, comm. pers.). Cela pourrait en partie expliquer pourquoi son efficacité prédatrice s'est améliorée pour atteindre celle des grenouilles du Nord à la fin de juin. Comparée au ouaouaron, la grenouille du Nord est une espèce nordique (Moore 1952; Bleakney 1958) et elle est peut-être effectivement mieux adaptée aux basses températures que ne l'est le ouaouaron.

Par conséquent la température revêt une grande importance et peut même expliquer la coexistence de deux poïkilothermes potentiellement compétiteurs dans un écosystème où la température varie spatialement ou temporellement en agissant de façon asymétrique sur les performances prédatrices des espèces en présence (Fraser 1976; Persson 1986; Hutchison et Dupré 1992).

Remerciements

Nous remercions Nancy Gélinas, Patrick Carrier, Daniel Courtois et Emmanuel Milot pour leur assistance technique lors de la réalisation des expériences en nature. Nous avons bénéficié des conseils de Pierre Magnan et Antoine Aubin pour la réalisation des analyses statistiques. Nous apprécions également l'aide que nous a apportée le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec en nous permettant l'accès, le séjour et l'échantillonnage sur le territoire de la Réserve faunique de Mastigouche.

Références

- Anderson, C. W. 1993. The modulation of feeding behavior in response to prey type in the frog Rana pipiens. J. Exp. Biol. **179**: 1-12.
- Bleakney, J. S. 1958. A zoogeographical study of the amphibians and reptiles of eastern Canada. Nat. Mus. Canada Bull. no. 155.
- Boice, R. et Williams, R. C. 1971. Competitive feeding behavior of Rana pipiens and Rana clamitans. Anim. Behav. **19**: 548-551.
- Borchers, H.-W., Burghagen, H. et Ewert, J.-P. 1978. Key stimuli of prey for toads (Bufo bufo L.): configuration and movement patterns. J. Comp. Physiol. **128**: 189-192.
- Brattstrom, B. H. 1963. A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. Ecology, **44**: 238-255.
- Brooks, Jr., G. R. 1964. An analysis of the food habits of the bullfrog, Rana catesbeiana, by body size, sex, month, and habitat. Virginia J. Sci. **1964**: 173-186.
- Brower, L. P., Brower, J. V. Z. et Westcott, P. W. 1960. Experimental studies of mimicry. 5. The reactions of toads (Bufo terrestris) to bumblebees (Bombus americanorum) and their robberfly mimics (Mallophora bomboïdes), with a discussion of aggressive mimicry. Am. Nat. **44**: 343-355.

- 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). Mémoire de M. Sc., Université de Montréal, Montréal.
- Bruneau, M. et Magnin, E. 1980. Croissance, nutrition et reproduction des ouaouarons Rana catesbeiana Shaw (Amphibia, Anura) des Laurentides au nord de Montréal. Can. J. Zool. **58**: 175-183.
- Cervantes-Pérez, F. et Lara, R. 1985. A neural model of interactions subserving prey-predator discrimination and size preference in anuran amphibia. J. theor. Biol. **113**: 117-152.
- Clarke, R. D. 1974. Food habits of toads, genus Bufo (Amphibia: Bufonidae). Am. Midl. Nat. **91**: 140-147.
- Collins, J. P. et Wilbur, H. M. 1979. Breeding habits and habitats of the amphibians of the Edwin S. George Reserve, Michigan, with notes on the local distribution of fishes. Univ. Mich. Mus. Zool. Occ. Pap. No. 686.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. Am. Nat. **122**: 661-696.
- Courtois, D., Leclair, R., Lacasse, S. et Magnan, P. 1995. Habitats préférentiels d'Amphibiens ranidés dans des lacs oligotrophes du Bouclier laurentien, Québec. Can. J. Zool. **73**: 1744-1753.

- Currie, W. et Bellis, E. D. 1969. Home range and movements of the bullfrog, Rana catesbeiana Shaw, in an Ontario pond. *Copeia*, **1969**: 688-692.
- Diamond, J. M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Sci.* **66**: 322-331.
- Don Fulk, F. et Whitaker, Jr., J. O. 1968. The food of Rana catesbeiana in three habitats in Owen County, Indiana. *Proc. Indiana Acad. Sci.* **78**: 491-496.
- Duellman, W. E. et Trueb, L. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York.
- Duquet, M. 1984. Étude de l'influence du groupement sur le comportement prédateur et l'utilisation d'un gîte chez de jeunes grenouilles rousses (Rana temporaris L.). D.E.A. Neurosciences. Univ. Franche-Comté.
- Duquet, M., Guyétant, R., Pinston, H. et Herold, J. P. 1987. Étude de l'influence du groupement sur le comportement prédateur de jeunes grenouilles rousses, Rana temporaria L. (Anura, Ranidae). *Bull. Soc. Herp. France* **41**: 11-16.
- Durham, L. et Bennett, G. W. 1963. Age, growth, and homing in the bullfrog. *J. Wildl. Manage.* **27**: 107-123.
- Fraser, D. F. 1976. Coexistence of salamanders in the genus Plethodon: a variation of the Santa Rosalia theme. *Ecology*, **57**: 238-251.

- Freed, A. N. 1980. Prey selection and feeding behavior of the green treefrog (Hyla cinerea). *Ecology*, **61**: 461-465.
- Gascon, C. 1991. Population- and community-level analyses of species occurrences of central amazonian rainforest tadpoles. *Ecology*, **72**: 1731-1746.
- George, I. D. 1940. A study of the life history of the bullfrog, Rana catesbeiana Shaw, at Baton Rouge, Louisiana. Thèse Ph. D., Université du Michigan, Ann arbor, Michigan.
- Gustafson, M. P. 1993. Intraguild predation among larval plethodontid salamanders: a field experiment in artificial stream pools. *Oecologia*, **96**: 271-275.
- Guyétant, R. 1967. Étude de l'alimentation de jeunes batraciens anoures durant la saison estivale. *Ann. Sci. Univ. Besançon. (B) Écologie*, fasc. **3**: 69-78.
- Harnois, H., Couture, R. et Magnan, P. 1992. Variation saisonnière dans la répartition des ressources alimentaires entre cinq espèces de poissons en fonction de la disponibilité des proies. *Can. J. Zool.* **70**: 796-803.
- Heatwole, H. et Heatwole, A. 1968. Motivational aspects of feeding behavior in toads. *Copeia*, **1968**: 692-698.
- Hedeen, S. E. 1971. Body temperature of the mink frog, Rana septentrionalis Baird. *J. Herpetol.* **5**: 211-212.

- Hedeen, S. E. 1972a. Postmetamorphic growth and reproduction of the mink frog, Rana septentrionalis Baird. Copeia, **1972**: 169-175.
- Hedeen, S. E. 1972b. Food and feeding behavior of the mink frog, Rana septentrionalis Baird, in Minnesota. Am. Midl. Nat. **88**: 291-300.
- Hedeen, S. E. 1972c. Escape behavior and causes of death of the mink frog, Rana septentrionalis. Herpetologica, **28**: 261-262.
- Hutchison, V. H. et Dupré, R. K. 1992. Thermoregulation. Dans Environmental physiology of the amphibians. Éditeurs M. E. Feder et W. W. Burggren. The University of Chicago Press, Chicago. 1992. pp. 206-249.
- Inger, R. F. et Greenberg, B. 1966. Ecological and competitive relations among three species of frogs (genus Rana). Ecology, **47**: 746-759.
- Korschgen, L. J. et Baskett, T. S. 1963. Foods of impoundment and stream-dwelling bullfrogs in Missouri. Herpetologica, **19**: 89-99.
- Kramek, W. C. 1972. Food of the frog Rana septentrionalis in New York. Copeia, **1972**: 390-392.
- Kramek, W. C. 1976. Feeding behavior of Rana septentrionalis (Amphibia, Anura, Ranidae). J. Herpetol. **10**: 251-252.

- Larsen, L. O. 1992. Feeding and digestion. Dans Environmental physiology of the amphibians. Éditeurs M. E. Feder et W. W. Burggren. The University of Chicago Press, Chicago. 1992. pp. 378-394.
- Leclerc, J. et Courtois, D. 1993. A simple stomach flushing method for ranid frogs. Herpetol. Rev. **24**: 142-143.
- Leclerc, J. et Leclair, R. 1996. Étude du régime alimentaire de ouaouarons juvéniles (Rana catesbeiana) et de grenouilles du Nord adultes (Rana septentrionalis) (Anura, Ranidae) vivant en sympatrie. in prep.
- Licht, L. E. 1986. Food and feeding behavior of sympatric red-legged frogs, Rana aurora, and spotted frogs, Rana pretiosa, in southwestern British Columbia. Can. Field-Nat. **100**: 22-31.
- Lillywhite, H. B. 1970. Behavioral temperature regulation in the bullfrog, Rana catesbeiana. Copeia, **1970**: 158-168.
- Lizana, M., Pérez-Mellado, V. et Ciudad, M. J. 1990. Analysis of the structure of an amphibian community in the central system of Spain. Herpetol. J. **1**: 435-446.
- Loman, J. 1979. Food, feeding rates and prey-size selection in juvenile and adult frogs, Rana arvalis Nilss. and R. temporaria L.. Ekol. pol. **27**: 581-601.

- Magnan, P. 1982. Variation mensuelle de la physico-chimie de 22 lacs du parc National de la Mauricie. 39 p. (Disponible à l'Environnement Canada, Direction générale des eaux intérieures, Région du Québec).
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, Salvelinus fontinalis, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 999-1009.
- Magnan, P. et FitzGerald, G. J. 1982. Resource partitioning between brook trout (Salvelinus fontinalis Mitchill) and creek chub (Semotilus atromaculatus Mitchill) in selected oligotrophic lakes of southern Québec. *Can. J. Zool.* **60**: 1612-1617.
- McAlpine, D. F. et Dilworth, T. G. 1989. Microhabitat and prey size among three species of Rana (Anura: Ranidae) sympatric in eastern Canada. *Can. J. Zool.* **67**: 2244-2252.
- Mittelbach, G. G. 1981. Patterns of invertebrate size and abundance in aquatic habitats. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**: 896-904.
- Moore, J. A. 1942. Embryonic temperature tolerance and rate of development in Rana catesbeiana. *Biol. Bull.* **83**: 375-388.
- Moore, J. A. 1952. An analytical study of the geographic distribution of Rana septentrionalis. *Am. Nat.* **86**: 5-22.

- Persson, L. 1986. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach, Rutilus rutilus and perch, Perca fluviatilis: implications for coexistence between poikilotherms. *J. Anim. Ecol.* **55**: 148-160.
- Persson, L. et Greenberg, L. A. 1990. Juvenile competitive bottlenecks: the perch (Perca fluviatilis) - roach (Rutilus rutilus) interaction. *Ecology*, **71**: 44-56.
- Pinston, H. 1983. Contribution à l'étude de la croissance et des déplacements chez la grenouille rousse (Rana temporaria L.). D.E.A. Neurosciences. Université de Besançon.
- Pough, H. F. et Kamel, S. 1984. Post-metamorphic change in activity metabolism of anurans in relation to life history. *Oecologia*, **65**: 138-144.
- Pough, H. F., Magnusson, W. E., Ryan, M. J., Wells, K. D. et Taigen, T. L. 1992. Behavioral energetics. Dans *Environmental physiology of the amphibians*. Éditeurs M. E. Feder et W. W. Burggren. The University of Chicago Press, Chicago. 1992. pp. 395-436.
- Putnam, R. W. et Bennett, A. F. 1981. Thermal dependence of behavioral performance of Anuran Amphibians. *Anim. Behav.* **29**: 502-509.
- Rome, L. C., E. D. Stevens et John-Alder, H. B. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. Dans *Environmental physiology of the amphibians*. Éditeurs M. E. Feder et W. W. Burggren. The University of Chicago Press, Chicago. 1992. pp. 183-205.

- Rotenburry, J. T. 1980. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment? *Ecol. Monograph*, **50**: 93-110.
- Roth, G. 1978. The role of stimulus movement patterns in the prey catching behavior of Hydromantes genei (Schlegel). *J. Comp. Physiol.* **123**: 261-264.
- 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. *Mémoire de M. Sc.* California State University, Fullerton.
- Schmitt, R. J. et Holbrook, S. J. 1986. Seasonally fluctuating resources and temporal variability of interspecific competition. *Oecologia*, **69**: 1-11.
- Schoener, T. W. 1968. The Anolis fauna of the Biminis: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, **49**: 704-726.
- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* **70**: 586-595.
- Schueler, F. W. 1975. Geographic variation in the size of Rana septentrionalis in Québec, Ontario, and Manitoba. *J. Herpetol.* **9**: 177-185.
- Scott, N. J. et Campbell, H. W. 1982. A chronological bibliography, the history and status of studies of herpetological communities, and suggestions for future research. *U.S. Fish and Wildlife Res. Rept.* **13**: 221-239.

- Shealy, R. M. 1975. Factors influencing activity in the salamander Desmognathus ochrophaeus and D. monticola. *Herpetologica*, **31**: 94-102.
- Snyder, G. K. et Weathers, W. W. 1975. Temperature adaptations in Amphibians. *Am. Nat.* **109**: 93-101.
- Sredl, M. J. et Collins, J. P. 1992. The interaction of predation, competition, and habitat complexity in structuring an amphibian community. *Copeia*, **1992**: 607-614.
- Stewart, M. M. et Sandison, P. 1972. Comparative food habits of sympatric mink frogs, bullfrogs, and green frogs. *J. Herpetol.* **6**: 241-244.
- Toft, C. A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, **45**: 131-141.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, **1985**: 1-21.
- Tracy, C. R., Christian, K. A., O'Connor, M. P. et Tracy, C. R. 1993. Behavioral thermoregulation by Bufo americanus: the importance of the hydric environment. *Herpetologica*, **49**: 375-382.
- Werner, E. E. 1986. Species interactions in freshwater fish communities. Dans *Community Ecology*. Éditeurs J. D. Diamond and T. J. Case. New York. pp 344-358.

- Werner, E. E. 1992. Competitive interactions between wood frog and northern leopard frog larvae: the influence of size and activity. *Copeia*, **1992**: 26-35.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* **65**: 590-597.
- Wiggins, D. A. 1992. Foraging success of leopard frogs (*Rana pipiens*). *J. Herpetol.* **26**: 87-88.
- Wilczynski, W. 1992. The nervous system. Dans Environmental physiology of the amphibians. Éditeurs M. E. Feder et W. W. Burggren. The University of Chicago Press, Chicago. 1992. pp. 9-39.
- Wilson, E. O. 1975. Sociobiology. The new synthesis. Belknap Press, Cambridge.
- Wissinger, S. A. 1992. Niche overlap and the potential for competition and intraguild predation between size-structured populations. *Ecology*, **73**: 1431-1444.

CHAPITRE 3

ÉTUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DE OUAOUARONS JUVÉNILES
(*RANA CATESBEIANA*) ET DE GRENOUILLES DU NORD ADULTES
(*RANA SEPTENTRIONALIS*) (ANURA, RANIDAE)
VIVANT EN SYMPATRIE.

Jean Leclerc et Raymond Leclair

Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières,
C.P. 500, Trois-Rivières (Québec), G9A 5H7, Canada,
tél.: (819) 376-5053, fax: (819) 376-5084

Jean Leclerc et Raymond Leclair. 1996. **Étude du régime alimentaire de ouaouarons juvéniles (*Rana catesbeiana*) et de grenouilles du Nord adultes (*Rana septentrionalis*) (Anura, Ranidae) vivant en sympatrie.**

Résumé

Un fort chevauchement des régimes alimentaires a été observé chez les ouaouarons juvéniles et les grenouilles du Nord adultes de même taille. Cependant l'utilisation de la ressource alimentaire diffère légèrement chez ces espèces. La taille des proies, le nombre de proies et la masse moyenne des contenus stomacaux variaient au cours de la saison pour les deux grenouilles. Comparée au ouaouaron, la grenouille du Nord semble plus active et son comportement prédateur plus efficace tôt en début de saison (juin). À ce moment, elle consomme en moyenne un plus grand nombre de proies que les ouaouarons juvéniles pour des contenus stomacaux de masses plus importantes. Au mois de juillet, lorsque les températures sont plus élevées, les ouaouarons deviennent de plus efficaces prédateurs qu'en début de saison. À cette période, le nombre de proies consommées est égal pour les deux espèces. Cependant, la masse moyenne des contenus stomacaux des ouaouarons devient égale ou supérieure à celle des grenouilles du Nord en raison du fait que la taille moyenne des proies consommées par le ouaouaron est supérieure à celles de la grenouille du Nord. Au mois d'août, en raison de la diminution d'abondance des grenouilles du Nord, nous n'avons pu comparer les diètes des deux espèces. Nous avons toutefois observé que la masse moyenne des contenus stomacaux des ouaouarons atteint son maximum à cette époque. Cette augmentation de la masse des contenus stomacaux est en partie expliquée par la présence dans les estomacs des ouaouarons juvéniles d'anoures larvaires et nouvellement métamorphosés. En fin de saison, ceux-ci atteignent des tailles leur permettant la capture de proies

volumineuses. Les résultats de cette étude supportent l'hypothèse d'une ségrégation temporelle des niches alimentaires qui pourrait être reliée, du moins en partie, aux préférences thermiques spécifiques et à l'évolution des conditions thermiques du milieu.

Introduction

L'organisation des communautés animales est influencée par une combinaison de facteurs biotiques et environnementaux (Wiens 1977; Diamond 1978; Schoener 1982). Au sein de ces communautés, la compétition, si elle existe, est appelée à varier dans le temps en fonction de la disponibilité des ressources et des conditions environnementales (Schoener 1982). Quelques études cherchant à déterminer les mécanismes structurant les communautés naturelles se sont attardées aux amphibiens mais la plupart d'entre elles ont été réalisées dans des écosystèmes tropicaux (Inger et Greenberg 1966; Scott et Campbell 1982; Duellman et Trueb 1986; Toft 1980, 1985). Par comparaison, il existe peu de travaux sur les communautés des régions tempérées (Toft 1985) où les conditions environnementales et la disponibilité des ressources peuvent varier de manière importante au cours de l'année (Mittelbach 1981; Magnan et FitzGerald 1982; Schmitt et Holbrook 1986; Harnois et al. 1992) et où, par conséquent, la nature des interactions interspécifiques peut évoluer saisonnièrement.

De fait, mis à part les travaux de Stewart et Sandison (1972) dans l'état de New York et McAlpine et Dilworth (1989) au Nouveau-Brunswick, l'organisation et le fonctionnement des communautés de Ranidés d'Amérique du Nord restent méconnus. Dans les lacs du bouclier canadien, le ouaouaron (*Rana catesbeiana*) et la grenouille du Nord (*R. septentrionalis*) vivent fréquemment en sympatrie (Bleakney 1958; Schueler 1975; Courtois et al. 1995). Ces deux espèces occupent des habitats similaires (Courtois et al. 1995) et sont considérées comme les plus aquatiques des Ranidés de ces milieux (Currie et Bellis 1969; Hedeon 1972b, c; Stewart et Sandison 1972; McAlpine et Dilworth 1989; Courtois et al. 1995). Les données dont nous disposons indiquent également que ces deux espèces peuvent s'alimenter des mêmes types de proies (Brooks

1964; Hedeon 1972b; Stewart et Sandison 1972; Bruneau 1975; McAlpine et Dilworth 1989). Par conséquent, les interactions interspécifiques sont présumément fortes entre le ouaouaron et la grenouille du Nord et on peut penser que ces deux espèces sont potentiellement compétitrices dans les environnements à faible ressource alimentaire. Nous savons que les grenouilles du Nord adultes capturent leurs proies plus rapidement que les juvéniles du ouaouaron (Leclerc et Leclair 1996) qui sont transitoirement de tailles semblables. Comme ils sont observés fréquemment côte-à-côte, nous supposons que c'est entre ces animaux que la compétition alimentaire risque de se manifester le plus intensément (Polis et al. 1989, Wissinger 1992).

Cette étude s'intéresse donc spécifiquement à la dimension temporelle du partage des ressources alimentaires entre individus de même taille de ces deux espèces. Et c'est dans un contexte de compétition probable que nous avons formulé les objectifs suivants: 1) définir les régimes alimentaires du ouaouaron juvénile et de la grenouille du Nord adulte vivant en sympatrie afin de déterminer s'il y a chevauchement dans l'utilisation des ressources alimentaires et 2) vérifier s'il y a variation saisonnière dans la composition des régimes alimentaires et dans l'intensité du chevauchement des régimes afin de déterminer s'il y a ségrégation temporelle des niches alimentaires.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Les spécimens utilisés pour cette étude de l'alimentation ont été capturés dans trois lacs abritant des populations sympatriques de ouaouarons et de grenouilles du Nord. Les lacs Montour (8,3 ha), Lafond (43,6 ha) et Mastigou (158,3 ha) sont situés dans la Réserve faunique Mastigouche (lat 46° 60' N, long 73° 30' O), à une centaine de km au nord-ouest de Trois-Rivières, Québec. Le territoire de la réserve est situé sur le bouclier canadien et les lacs oligotrophes de cette région sont caractéristiques de la zone tempérée (Magnan 1982, 1988). Mises à part les deux espèces étudiées, ces lacs contiennent des populations de grenouilles léopard (R. pipiens), de grenouilles vertes (R. clamitans), de crapaud d'Amérique (Bufo americanus) et de rainettes crucifères (Pseudacris crucifer). Courtois et al. (1995) ont décrit les habitats de Ranidés de 31 lacs de la Réserve.

Régimes alimentaires

Les trois lacs ont été échantillonnés à trois reprises au cours de l'année 1992, soit aux mois de juin, juillet et août, permettant ainsi de suivre l'évolution saisonnière des régimes alimentaires. Au cours de chaque période d'échantillonnage l'objectif était de capturer un minimum d'une douzaine d'individus de chaque espèce bien que cela ne fut pas toujours possible en raison de variations d'abondance des grenouilles. Dans tous les lacs, les grenouilles ont été capturées au cours d'une même journée entre 10h00 et 16h00 ou, si les effectifs étaient insuffisants après une journée, au cours de deux journées consécutives pendant la même période de la journée. Les grenouilles ont été capturées à l'aide de filets troubleaux ou à la main.

Pour chaque spécimen, la longueur museau-urostyle (LMU) et le diamètre de la gueule (Dunlap 1955) ont été mesurés au 0,1 mm près au moyen d'un pied à coulisse. Les contenus stomacaux ont été prélevés par lavage gastrique (Leclerc et Courtois 1993) et conservés dans l'éthanol 70%. Les grenouilles ont ensuite été marquées par amputation de la troisième phalange du quatrième doigt de la patte arrière gauche puis relâchées près du point de capture. Au laboratoire, les organismes ingérés ont été identifiés à l'ordre ou à la famille. La longueur de toutes les proies intactes a été mesurée au 0,01 mm près à l'aide d'un oculaire gradué. Après un trempage de 30 min dans l'eau du robinet pour retirer l'éthanol des tissus (Howmiller 1972), les proies ont été épongées sur papier absorbant puis pesées individuellement au 0,001 mg près sur une balance électronique (Sartorius, modèle B120S-OKR).

L'importance de chaque catégorie de proie a été exprimée en pourcentage moyen du poids des proies (Hyslop 1980, Walsh et FitzGerald 1984). Cette méthode de représentation des régimes s'applique mieux aux échantillons de petite taille que la méthode gravimétrique (Walsh et FitzGerald 1984) tout en donnant une bonne indication de l'apport énergétique de chacune des composantes de la diète. La méthode des pourcentages moyens du poids des proies est également la plus appropriée au calcul d'indices de chevauchement (Wallace 1981). La présence de Collembolles dans les estomacs n'a pas été considérée comme reflétant une "sélection" de cette catégorie de proie. Comme les Collembolles sont de faible taille (longueur moyenne: 0,75 mm, $n = 2390$) et que leur distribution dans le milieu est contagieuse (obs. pers.), nous estimons plutôt que leur présence est accidentelle lorsqu'ils sont retrouvés en faible quantité dans l'estomac ou qu'elle est le résultat, lorsque retrouvés en grand nombre, d'une attaque sur une concentration de Collembolles perçus par la grenouille comme une proie plus volumineuse. Ainsi, comme l'ont recommandé Magnan et FitzGerald (1982), afin

d'éviter de surestimer l'importance des petites proies dans leur diète, nous n'avons pas inclu les Collemboles dans les analyses de la taille des proies consommées par chaque espèce. Ceux-ci ont cependant été conservés pour le calcul de la masse des contenus stomacaux. La présence de fragments végétaux et de pierre dans les estomacs a également été considérée comme étant accidentelle (Hedeen 1972b, Stewart et Sandison 1972) et ces items n'ont pas été inclus dans les analyses des régimes alimentaires.

L'étendue du régime alimentaire a été calculée à partir de la formule de Levins (1968): $B = 1/R \times \sum p_i^2$, où p est la proportion de la catégorie de proie i consommée par la grenouille et R le nombre total de catégories de proies. Cet indice varie de $1/R$ (étendue minimum, un seul type de proie utilisé) à 1 (tous les types de proies utilisés en égale proportion). Le chevauchement des régimes a été estimé à l'aide de l'indice de Schoener (1970): $D = 1 - 0,5 (\sum |p_{xi} - p_{yi}|)$ où p est la proportion de la ressource i utilisée par les espèces x et y . L'indice de Schoener serait le meilleur estimateur des recouvrements compris entre 7 et 85% (Linton et al. 1981) et plus adéquat comparativement à d'autres indices, dans la situation où une catégorie de proie n'est utilisée que par une des espèces (Wallace 1981). Les indices ont été calculés pour chacun des lacs, à chaque période d'échantillonnage.

Résultats

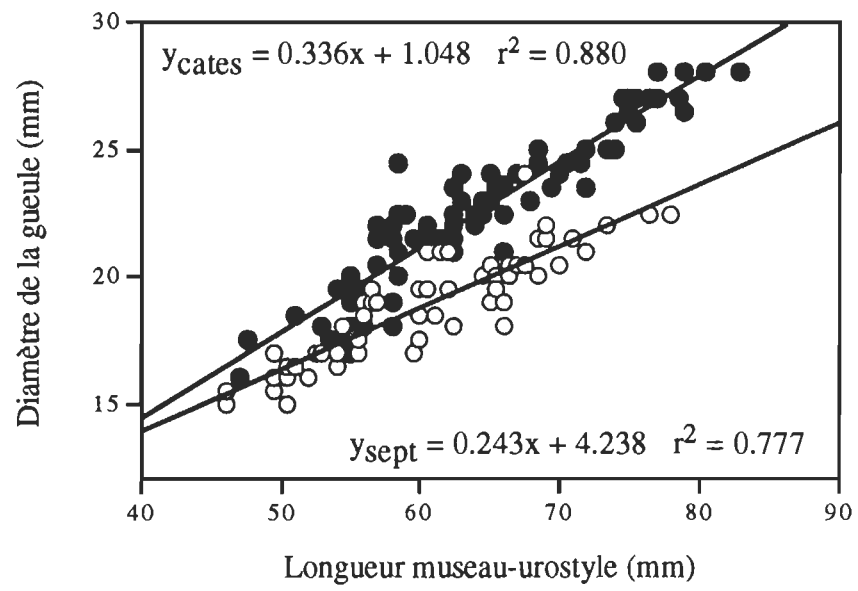
Morphologie

Au total, 139 spécimens ont été capturés (79 ouaouarons et 60 grenouilles du Nord). Au mois de juin, les deux espèces ne diffèrent pas au niveau de la longueur corporelle (T-test; $p > 0,05$) avec une moyenne de $59,7 \pm 6,3$ mm ($n = 30$) pour les ouaouarons juvéniles et $63,0 \pm 7,9$ mm ($n = 25$) pour les grenouilles du Nord adultes. Toutefois, les analyses statistiques révèlent que les jeunes ouaouarons possèdent une gueule plus large ($21,2 \pm 2,4$ mm) que celle des grenouilles du Nord ($19,4 \pm 2,1$ mm) (T-test; $p < 0,05$). À longueurs corporelles semblables, les ouaouarons ont donc une gueule plus large que celle des grenouilles du Nord (figure 1). En juillet par contre, les ouaouarons juvéniles deviennent en moyenne plus grands ($67,3 \pm 6,3$ mm, $n = 33$) que les grenouilles du Nord ($58,6 \pm 6,9$ mm, $n = 34$) (T-test; $p < 0,05$) et bien entendu, le diamètre moyen de leur gueule demeure supérieur ($23,7 \pm 2,2$ mm comparé à $18,5 \pm 2,0$ mm pour les grenouilles du Nord, T-test; $p < 0,05$). Comparativement à la grenouille du Nord, les ouaouarons semblent donc en mesure de capturer des proies plus grandes.

Régimes alimentaires

Dans les trois lacs, le ouaouaron et la grenouille du Nord ont consommé une grande variété de proies (tableau 1). Les deux espèces capturent principalement des insectes aquatiques à l'émergence. En juin, le régime alimentaire des ouaouarons est caractérisé par la prédominance de nymphes d'Odonates à l'émergence (36% du régime dans le lac Lafond), de Coléoptères aquatiques adultes et larvaires (20% du régime dans le lac Mastigou) et de nymphes d'Éphéméroptères à l'émergence (27% du régime dans le lac Mastigou). À la même époque, les grenouilles du Nord se nourrissent principalement de nymphes émergentes d'Odonates (58% du régime dans le lac Mastigou), de

Figure 1. Droites de régression du diamètre de la gueule en fonction de la longueur du corps pour le ouaouaron juvénile (●) et la grenouille du Nord adulte (○) provenant des lacs Mastigou, Montour et Lafond.



Trichoptères à l'émergence et d'Éphéméroptères à l'émergence (20 et 13% du régime respectivement dans le lac Montour). Alors qu'ils constituent un groupe important dans le régime du ouaouaron, les Coléoptères aquatiques (Dytiscidés, Gyrinidés et Hydrophilidés) sont pratiquement absents de la diète de la grenouille du Nord, tant en juin qu'en juillet.

En juillet, le ouaouaron se concentre encore sur les Coléoptères aquatiques (42% du régime dans le lac Mastigou) et les Odonates à l'émergence (31% du régime dans le lac Montour) de même que sur les Élatéridés (17% du régime dans le lac Lafond). La grenouille du Nord se nourrit principalement d'Élatéridés (28% du régime dans le lac Lafond), d'Odonates à l'émergence (17% du régime dans le lac Montour) et de Chrysomélidés (16% du régime dans le lac Mastigou).

Tableau 1. Pourcentage moyen du poids des proies retrouvées dans les contenus stomacaux du ouaouaron juvénile (R. cat.) et de la grenouille du Nord adulte (R. sep.) des lacs Mastigou, Montour et Lafond aux trois périodes d'échantillonnage, été 1992.

Taxon ^a	Mastigou		Montour		Lafond	
	R. cat.	R. sep.	R. cat.	R. sep.	R.cat.	R. sep.
Juin						
Collemboles					T ^b	T
Diptères		T		T		1,8
Arachnides		2,7	10,0	3,0	0,9	4,0
Formicidés		1,2		1,4	8,1	3,8
Hémiptères		2,5	3,3	T	8,6	6,3
Coléoptères ^c			T	4,0	2,1	6,5
Chrysomélidés				T	T	4,9
Hyménoptères			2,4			1,4
Éphéméroptères	27,0	1,5	2,5	13,4	1,7	1,2
Dytiscidés ^d	19,6	1,5	19,2	T		T
Élatéridés	10,0	4,5		1,1	2,9	9,5
Trichoptères		10,8		19,8	2,4	3,2
Lépidoptères		T		3,7	T	3,4
Odonates	4,9	57,7	16,4	6,3	35,7	8,7
Anoures			5,4			
Autres				11,0	2,7	1,2
Débris ^e	38,3	15,7	36,9	34,7	17,9	41,4
B ^f	0,17	0,08	0,14	0,23	0,09	0,53
Ng	4	4	11	12	15	9

^aLes taxons sont en ordre croissant de longueur.

^bIndique une valeur inférieure à 0,5%.

^cColéoptères terrestres.

^dIncluent Dytiscidés, Gyrinidés et Hydrophilidés, larvaires et adultes.

^eConstitués principalement de fragments non-identifiables d'arthropodes.

^fIndice de l'étendue du régime alimentaire (Levins 1968).

^gNombre de contenus stomacaux analysés.

Tableau 1 (suite)

Taxon ^a	Mastigou		Montour		Lafond	
	R. cat.	R. sep.	R. cat.	R. sep.	R. cat.	R. sep.
Juillet						
Collemboles					1,7	T ^b
Diptères	T	2,0	3,4		T	T
Arachnides	1,4	T	12,3	2,8	7,2	T
Formicidés	T	1,1		6,9	0,8	1,9
Hémiptères	2,4	9,0	8,0	3,0	1,6	0,6
Coléoptères ^c	1,8	1,1	2,3	1,1	6,0	2,9
Chrysomélidés	T	16,3		2,5		3,3
Hyménoptères					T	
Éphéméroptères	T	3,7		T	4,6	9,6
Dytiscidés ^d	44,1	T	17,0		4,9	T
Élatéridés	1,9	2,4		15,0	16,7	28,3
Trichoptères	3,6	9,6	T	11,2	3,0	4,1
Lépidoptères	4,0	4,5	4,1	4,5		
Odonates	9,2	10,2	31,3	17,2	2,5	3,0
Anoures	5,4		T		7,8	
Autres		4,4	2,9	T	T	
Débris ^e	19,1	29,1	15,4	24,4	28,9	35,6
B ^f	0,22	0,49	0,37	0,31	0,19	0,28
Ng	12	15	11	12	10	7

^aLes taxons sont en ordre croissant de longueur.

^bIndique une valeur inférieure à 0,5%.

^cColéoptères terrestres.

^dIncluent Dytiscidés, Gyrinidés et Hydrophilidés, larvaires et adultes.

^eConstitués principalement de fragments non-identifiables d'arthropodes.

^fIndice de l'étendue du régime alimentaire (Levins 1968).

gNombre de contenus stomacaux analysés.

Tableau 1 (suite et fin)

Taxon ^a	Mastigou		Montour			
	R. cat.	R. sep.	R. cat.	R. sep.	R. cat.	R. sep.
Août						
Collemboles						
Diptères	11,1					
Arachnides	T ^b				11,8	
Formicidés	T		22,0			
Hémiptères	T		T			
Coléoptères ^c	T					
Chrysomélidés		38,0				
Hyménoptères	5,9					
Éphéméroptères						
Dytiscidés ^d	8,7		7,1			
Élatéridés						
Trichoptères	T					
Lépidoptères						
Odonates			T			
Anoures	15,4		46,6		33,3	
Autres			10,2			
Débris ^e	47,8	62,0	12,4		21,5	
B ^f	0,10		0,08		0,10	
N ^g	9	1	4		3	

^aLes taxons sont en ordre croissant de longueur.

^bIndique une valeur inférieure à 0,5%.

^cColéoptères terrestres.

^dIncluent Dytiscidés, Gyrinidés et Hydrophilidés, larvaires et adultes.

^eConstitués principalement de fragments non-identifiables d'arthropodes.

^fIndice de l'étendue du régime alimentaire (Levins 1968).

^gNombre de contenus stomacaux analysés.

En août, coïncidant avec l'émergence des grenouillettes de l'année (ouaouarons et grenouilles du Nord), nous constatons la prédominance d'anoures larvaires et nouvellement métamorphosés dans les contenus stomacaux des ouaouarons (jusqu'à 47% du régime dans le lac Montour). Les Formicidés (22% du régime dans le lac Montour) et les Arachnides (12% du régime dans le lac Lafond) représentent également une part importante de l'alimentation des ouaouarons. Pour cette période nous n'avons capturé qu'une grenouille du Nord femelle dont l'estomac contenait deux chrysomèles.

Excepté pour la grenouille du Nord du lac Lafond, l'étendue du régime alimentaire des deux espèces a augmenté de juin à juillet reflétant une plus grande disponibilité et/ou diversité de proies à cette époque (tableau 1). Pour les ouaouarons, c'est au mois d'août, alors qu'ils se concentrent sur les anoures, que l'étendue de leur régime a été la plus faible (tableau 1). Pour l'ensemble des captures, la proportion d'individus n'ayant aucune proie dans l'estomac a été de 13% chez les ouaouarons (10/79) comparativement à 2% chez les grenouilles du Nord (1/60). Nous n'avons décelé aucune différence significative de la proportion d'estomacs vides entre les périodes d'échantillonnage.

Pour chacune de ces périodes, l'indice de chevauchement des niches alimentaires a été élevé (entre 0,50 et 0,73) traduisant la forte similarité des régimes des deux espèces (tableau 2). Dans chaque lac, le chevauchement maximal a été atteint en juillet.

En deux occasions, soit lors des mois de juin au lac Lafond et juillet au lac Mastigou, les ouaouarons ont consommé des proies significativement plus grandes que celles capturées par les grenouilles du Nord (tableau 3). En juillet, cette différence pourrait être attribuée à la plus grande taille des ouaouarons. Pour les autres périodes d'échantillonnage, aucune différence significative n'a été décelée (tableau 3).

Vraisemblablement, les animaux que nous avons capturés ne contenaient pas tous de grosses proies. Pour cette raison il est difficile d'établir un lien direct entre la taille moyenne des proies capturées et la grosseur des grenouilles. Néanmoins, les ouaouarons juvéniles peuvent potentiellement, en raison de leur morphologie, capturer de plus grandes proies. Dans deux des trois lacs échantillonnés (Mastigou, Montour), on observe de juin à août une tendance, bien que non significative, à l'augmentation de la longueur moyenne des proies chez les ouaouarons. Cette tendance est possiblement reliée à l'augmentation de la disponibilité de grandes proies dans le milieu à cette époque (grenouillettes à l'émergence) et à l'augmentation de la taille des ouaouarons juvéniles.

Tableau 2. Chevauchement des régimes alimentaires (indice de Schoener (1970)) du ouaouaron juvénile et de la grenouille du Nord adulte des lacs Mastigou, Montour et Lafond en juin et juillet 1992.

Date	Mastigou	Montour	Lafond
Juin	0,50	0,57	0,69
Juillet	0,52	0,59	0,73

Note: L'indice de chevauchement alimentaire a été calculé à partir des pourcentages moyens du poids des proies consommées.

Tableau 3. Longueur moyenne des proies (mm) (\pm écart-type) du ouaouaron juvénile (R. cat.) et de la grenouille du Nord adulte (R. sep.) des lacs Mastigou, Montour et Lafond.

*Différence significative entre les deux espèces pour cette date (tel que déterminé par un test de U de Mann-Whitney, $p < 0,05$).

Période	Espèce	Mastigou		Montour		Lafond	
		n ^a	moyenne ^b	n	moyenne	n	moyenne
Juin	R. cat.	4	9,64 (1,89)	9	8,10 (3,78)	13	13,01 (5,49) *
	R. sep.	4	10,49 (4,49)	12	10,92 (5,63)	9	7,15 (1,64)
Juillet	R. cat.	12	10,92 (4,30) *	11	10,22 (3,34)	8	8,29 (4,26)
	R. sep.	15	6,69 (1,85)	11	9,29 (3,82)	7	8,77 (3,85)
Août	R. cat.	6	11,68 (9,39)	4	14,58 (7,41)	2	10,60 (6,22)
	R. sep.	1	8,05		---		---

^aNombre de contenus stomacaux.

^bLongueur moyenne calculée sans les collemboles.

En juin, les grenouilles du Nord consomment un nombre significativement plus élevé de proies que ne le font les ouaouarons et ce, dans les trois lacs (Tableau 4). Cette différence disparaît en juillet alors que les nombres de proies ont tendance à diminuer chez la grenouille du Nord et à augmenter chez le ouaouaron pour devenir égaux (Tableau 4). En août, bien que statistiquement non significative, une légère diminution du nombre de proies est constatée chez les ouaouarons.

La masse moyenne des contenus stomacaux de la grenouille du Nord est statistiquement plus élevée que celle des ouaouarons en juin dans le lac Montour et une tendance semblable est observée dans le lac Mastigou (tableau 5). Par ailleurs, on constate que les masses moyennes des contenus stomacaux ont tendance à diminuer de juin à juillet chez la grenouille du Nord alors que l'inverse se produit chez le ouaouaron (tableau 5). En juillet dans le lac Mastigou, la masse moyenne des contenus stomacaux du ouaouaron devient significativement plus élevée que celle des grenouilles du Nord (tableau 5). C'est au mois d'août, dans le lac Montour que l'on obtient la plus grande masse moyenne de contenus stomacaux chez les ouaouarons juvéniles (tableau 5).

Tableau 4. Nombre moyen de proies par estomac (\pm écart-type) pour le ouaouaron juvénile (R. cat.) et la grenouille du Nord adulte (R. sep.) des lacs Mastigou, Montour et Lafond. *Différence significative entre les deux espèces pour cette date (tel que déterminé par un test de U de Mann-Whitney, $p < 0,05$).

Période	Espèce	Mastigou		Montour		Lafond	
		n ^a	moyenne ^b	n	moyenne	n	moyenne
Juin	R. cat.	4	3,8 (0,5) *	11	2,9 (1,9) *	15	2,6 (3,4) *
	R. sep.	4	13,0 (7,1)	12	12,6 (6,1)	9	6,3 (3,1)
Juillet	R. cat.	12	7,3 (6,2)	11	4,6 (2,7)	10	3,3 (3,7)
	R. sep.	15	7,0 (4,7)	12	10,9 (18,5)	7	5,4 (4,7)
Août	R. cat.	9	3,3 (4,7)	4	2,5 (1,3)	3	0,7 (0,6)
	R. sep.	1	2,0		---		---

^aNombre de contenus stomacaux examinés.

^bNombre moyen de proies calculé sans les collemboles.

Tableau 5. Masse moyenne (g) (\pm écart-type) des contenus stomacaux du ouaouaron juvénile (R. cat.) et de la grenouille du Nord adulte (R. sep.) des lacs Mastigou, Montour et Lafond. *Différence significative entre les deux espèces pour cette date (tel que déterminé par un test de U de Mann-Whitney, $p < 0.05$).

Date	Espèce	Mastigou		Montour		Lafond	
		n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne
Juin	R. cat.	4	0,18 (0,07)	11	0,16 (0,25) *	15	0,32 (0,49)
	R. sep.	4	1,42 (1,71)	12	0,59 (0,45)	9	0,25 (0,12)
Juillet	R. cat.	12	0,51 (0,45) *	11	0,26 (0,22)	10	0,18 (0,27)
	R. sep.	12	0,17 (0,17)	12	0,20 (0,12)	7	0,11 (0,05)
Août	R. cat.	9	0,53 (0,93)	4	1,26 (1,36)	3	0,04 (0,03)
	R. sep.	1	0,16				

Discussion

À la lumière des travaux revus par Toft (1985) et Barbault (1992), c'est principalement au niveau de l'habitat et de la nourriture que se fait habituellement le partage des ressources chez les Amphibiens. Dans le cas des espèces étudiées ici l'habitat ne semble pas être un facteur de ségrégation puisque le ouaouaron juvénile et la grenouille du Nord adulte occupent les mêmes habitats. D'ailleurs ces observations sont vérifiées par Courtois et al. (1995) qui ont mesuré une très forte similitude dans les paramètres descriptifs de l'habitat préférentiel de ces deux espèces.

Comme nous n'avons pas mesuré directement la disponibilité de la ressource alimentaire dans le milieu naturel, nous ne pouvons affirmer avec certitude qu'elle constitue ici un facteur de ségrégation écologique. Cependant, cette hypothèse nous semble vraisemblable. Ainsi, les indices élevés de recouvrement alimentaire que nous avons mesurés dans les trois lacs et la fréquence relativement élevée d'estomacs vides, notamment chez les ouaouarons juvéniles (jusqu'à 18% dans le lac Lafond), nous laissent croire à une limitation de la ressource alimentaire. Dans cette éventualité, les deux grenouilles concentreraient alors leur alimentation sur les mêmes proies ce qui entraînerait l'apparition de processus compétitifs entre ces espèces.

Il semble plausible que le ouaouaron et la grenouille du Nord possèdent des aptitudes prédatrices différentes (Brooks 1964; Don Fulk et Whitaker 1968; Hedeén 1972b; Kramek 1976; obs. pers.). Deux types de proies sont retrouvés presque exclusivement chez le ouaouaron: les coléoptères aquatiques (principalement des dytiques) et les anoures (têtards et grenouillettes). L'importance de ces taxons dans l'alimentation du ouaouaron laisse supposer que celui-ci est capable de capturer régulièrement des proies

sous l'eau alors que la grenouille du Nord ne capture que très rarement des proies submergées. De toute évidence aussi, la largeur de la gueule du ouaouaron juvénile lui permet de capturer des proies plus volumineuses.

On a déjà démontré cette relation entre le diamètre de la gueule et la taille des proies chez nombre d'espèces d'amphibiens et reptiles (Toft 1980; McAlpine et Dilworth 1989; Barbault 1992). La capture de grosses proies offre aux ouaouarons le double avantage de maximiser le rendement énergétique tout en réduisant les risques d'être eux-mêmes victimes de prédateurs en diminuant la fréquence de leurs déplacements.

Il est également possible que les ouaouarons perfectionnent leur comportement de chasse et qu'ils deviennent en deuxième moitié d'été de meilleurs prédateurs, plus aptes à compétitionner avec la grenouille du Nord (Guyétant 1967; Larsen 1992; Leclerc et Leclair in prep.). Effectivement, il a été mis en évidence que la grenouille du Nord de la Réserve Mastigouche réalise jusqu'à 72% de sa croissance osseuse annuelle dans la première moitié de saison soit avant le début juillet (Laurin 1994), période pendant laquelle le ouaouaron semble moins actif. Par ailleurs, Bruneau (1975) a déjà démontré, chez une autre population québécoise de ouaouarons vivant en sympatrie avec la grenouille du Nord, que la période de croissance maximale des jeunes ouaouarons se situait de la mi-juin à la mi-juillet. C'est à cette période que nous avons constaté une augmentation de la masse des contenus stomacaux des ouaouarons juvéniles. Bruneau (1975) a aussi montré qu'à cette époque de l'année le coefficient de condition relative des ouaouarons juvéniles était à son maximum. Ce même auteur propose que les variations saisonnières de taux de croissance et d'indice de condition du ouaouaron sont reliées aux fluctuations d'abondance de la ressource alimentaire et aux conditions thermiques du milieu.

On sait que la température influence nombre d'activités chez les grenouilles (Pinston 1983; Wiggins 1992) et qu'elle peut affecter leur comportement prédateur en agissant notamment sur la physiologie et la capacité de déplacement de ces animaux (Shealy 1975; Snyder et Weathers 1975; Rozdzial 1980; Putnam et Bennett 1981). Par ailleurs on a déjà démontré qu'il existait chez plusieurs espèces d'Amphibiens une gamme de températures à l'intérieur desquelles leurs performances sont optimales (Brattstrom 1963; Rozdzial 1980; Duquet 1984; Persson 1986; Tracy et al. 1993).

Incidentement, les travaux de Brattstrom (1963), Lillywhite (1970) et Hedeén (1971) suggèrent que le ouaouaron sélectionne habituellement des températures plus élevées que celles choisies par la grenouille du Nord. De plus, des observations récentes laissent supposer que les jeunes ouaouarons sélectionnent des températures légèrement plus élevées comparativement aux grenouilles du Nord. Cette tendance est la plus manifeste au mois d'août dans la Réserve Mastigouche (N. Gélinas, comm. pers.).

En laboratoire, des ouaouarons provenant de la Réserve Mastigouche ont effectivement choisi des températures en moyenne plus élevées de 4°C comparativement à celles préférées par des grenouilles du Nord de la même région (N. Gélinas, comm. pers.). Les conditions thermiques du milieu pourraient donc agir de façon asymétrique sur ces espèces ectothermes tel que l'ont suggéré Werner (1977), Mittelbach (1981) et Persson (1986) pour les poissons.

Bien qu'elles ne soient pas toujours nettement marquées, la diminution de juin à juillet du nombre de proies ingérées et de la masse moyenne des contenus stomacaux de la grenouille du Nord et, parallèlement, l'augmentation pendant cette même période de la masse moyenne des contenus stomacaux des jeunes ouaouarons viennent appuyer l'idée

d'une ségrégation temporelle. Avec la variation des températures du milieu, chacune des deux grenouilles, en raison de ses préférences thermiques différentes, serait tour à tour avantagée et profiterait ainsi présumément de périodes de compétition réduite.

Un phénomène semblable a déjà été observé au sein d'une communauté de pléthodontidés (Urodela) où l'une des espèces était active plus tôt en saison et entrait plus tard en hibernation, profitant ainsi présumément de périodes de compétition réduite (Fraser 1976). Chez les anoures, Brattstrom (1963), a suggéré que les différences observées entre les exigences thermiques de Hyla californiae et H. regilla pouvaient contribuer à créer entre ces espèces asynchrones une ségrégation temporelle de l'habitat. Il pourrait exister entre les deux espèces que nous avons étudiées une telle ségrégation temporelle qui ferait en sorte qu'en début de saison les grenouilles du Nord peuvent s'alimenter efficacement alors que les ouaouarons n'atteindraient leur efficacité de prédation optimale que plus tard au cours de l'été avec le réchauffement du milieu. L'instabilité ou la variabilité saisonnière des conditions thermiques du milieu permettraient la coexistence de la grenouille du Nord et du ouaouaron en diminuant la probabilité d'interactions compétitrices. La nature et l'intensité des interactions entre ces espèces (compétition vs. prédation) est également appelée à évoluer au cours de la saison puisque les ouaouarons juvéniles atteignent vers la fin de l'été des tailles qui les rendent moins vulnérables à la prédation et leur permettent de consommer des têtards et des grenouilles à métamorphose.

Remerciements

Nous remercions Nancy Gélinas, Patrick Carrier, Daniel Courtois et Emmanuel Milot pour leur assistance technique lors de la réalisation des expériences en nature. Nous avons bénéficié des conseils de Pierre Magnan et Antoine Aubin pour la réalisation des analyses statistiques. Nous apprécions également l'aide que nous a apportée le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec en nous permettant l'accès, le séjour et l'échantillonnage sur le territoire de la Réserve faunique de Mastigouche.

Références

- Barbault, R. 1992. Écologie des peuplements, structure, dynamique et évolution. Masson, Paris.
- Bleakney, J. S. 1958. A zoogeographical study of the amphibians and reptiles of eastern Canada. Nat. Mus. Canada Bull. no. 155.
- Brattstrom, B. H. 1963. A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. Ecology, **44**: 238-255.
- Brooks, Jr., G. R. 1964. An analysis of the food habits of the bullfrog, Rana catesbeiana, by body size, sex, month, and habitat. Virginia J. Sci. **1964**: 173-186.
- 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). Mémoire de M. Sc., Université de Montréal, Montréal.
- Courtois, D., Leclair, R., Lacasse, S. et Magnan, P. 1995. Habitats préférentiels d'Amphibiens ranidés dans des lacs oligotrophes du Bouclier laurentien, Québec. Can. J. Zool. **73**: 1744-1753.
- Currie, W. et Bellis, E. D. 1969. Home range and movements of the bullfrog, Rana catesbeiana Shaw, in an Ontario pond. Copeia, **1969**: 688-692.

- Diamond, J. M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Sci.* **66**: 322-331.
- Don Fulk, F. et Whitaker, Jr., J. 1968. The food of Rana catesbeiana in three habitats in Owen County, Indiana. *Proc. Indiana Acad. Sci.* **78**: 491-496.
- Duellman, W. E. et Trueb, L. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York.
- Dunlap, D.G. 1955. Inter- and intra-specific variation in Oregon frogs of the genus Rana. *Am. Midl. Nat.* **54**: 314-331.
- Duquet, M. 1984. Étude de l'influence du groupement sur le comportement prédateur et l'utilisation d'un gîte chez de jeunes grenouilles rousses (Rana temporaris L.). D.E.A. Neurosciences. Univ. Franche-Comté.
- Fraser, D. F. 1976. Coexistence of salamanders in the genus Plethodon: a variation of the Santa Rosalia theme. *Ecology*, **57**: 238-251.
- Guyétant, R. 1967. Étude de l'alimentation de jeunes batraciens anoues durant la saison estivale. *Ann. Sci. Univ. Besançon. (B) Écologie*, fasc. **3**: 69-78.
- Harnois, H., Couture, R. et Magnan, P. 1992. Variation saisonnière dans la répartition des ressources alimentaires entre cinq espèces de poissons en fonction de la disponibilité des proies. *Can. J. Zool.* **70**: 796-803.

- Hedeen, S. E. 1971. Body temperature of the mink frog, Rana septentrionalis Baird. J. Herpetol. **5**: 211-212.
- Hedeen, S. E. 1972b. Food and feeding behavior of the mink frog, Rana septentrionalis Baird, in Minnesota. Am. Midl. Nat. **88**: 291-300.
- Hedeen, S. E. 1972c. Escape behavior and causes of death of the mink frog, Rana septentrionalis. Herpetologica, **28**: 261-262.
- Howmiller, R. P. 1972. Effects of preservatives on weights of some common macrobenthic invertebrates. Trans. Am. Fish. Soc., **101**: 743-746.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. J. Fish Biol. **17**: 411-429.
- Inger, R. F. et Greenberg, B. 1966. Ecological and competitive relations among three species of frogs (genus Rana). Ecology, **47**: 746-759.
- Joly, P. et Giacoma, C. 1992. Limitation of similarity and feeding habits in three syntopic species of newts (Triturus, Amphibia). Ecography, **15**: 401-411.
- Kramek, W. C. 1976. Feeding behavior of Rana septentrionalis (Amphibia, Anura, Ranidae). J. Herpetol. **10**: 251-252.

- Larsen, L. O. 1992. Feeding and digestion. Dans Environmental physiology of the amphibians. Éditeurs M. E. Feder et W. W. Burggren. The University of Chicago Press, Chicago. 1992. pp. 378-394.
- Laurin, G. 1994. Démographie, morphométrie et fécondité chez deux populations québécoises de grenouilles du nord (Rana septentrionalis). Mémoire de M. Sc. Université du Québec à Trois-Rivières. 135 p.
- Leclerc, J. et Courtois, D. 1993. A simple stomach flushing method for ranid frogs. Herpetol. Rev. **24**: 142-143.
- Leclerc, J. et Leclair, R. Étude du comportement prédateur du ouaouaron juvénile (Rana catesbeiana) et de la grenouille du Nord (R. septentrionalis) (Anura; Ranidae) vivant en sympatrie. in prep.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Lillywhite, H. B. 1970. Behavioral temperature regulation in the bullfrog, Rana catesbeiana. Copeia, **1970**: 158-168.
- Linton, L. R., Davies, R. W. et Wrona, F. J. 1981. Resource utilization indices: an assessment. J. Anim. Ecol., **50**: 283-292.

- Magnan, P. 1982. Variation mensuelle de la physico-chimie de 22 lacs du parc National de la Mauricie. 39 p. (Disponible à l'Environnement Canada, Direction générale des eaux intérieures, Région du Québec).
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, Salvelinus fontinalis, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **45**: 999-1009.
- Magnan, P. et FitzGerald, G. J. 1982. Resource partitioning between brook trout (Salvelinus fontinalis Mitchill) and creek chub (Semotilus atromaculatus Mitchill) in selected oligotrophic lakes of southern Québec. Can. J. Zool. **60**: 1612-1617.
- McAlpine, D. F. et Dilworth, T. G. 1989. Microhabitat and prey size among three species of Rana (Anura: Ranidae) sympatric in eastern Canada. Can. J. Zool. **67**: 2244-2252.
- Mittelbach, G. G. 1981. Patterns of invertebrate size and abundance in aquatic habitats. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **38**: 896-904.
- Moore, J. A. 1942. Embryonic temperature tolerance and rate of development in Rana catesbeiana. Biol. Bull. **83**: 375-388.
- Persson, L. 1986. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach, Rutilus rutilus and perch, Perca fluviatilis: implications for coexistence between poikilotherms. J. Anim. Ecol. **55**: 148-160.

- Pinston, H. 1983. Contribution à l'étude de la croissance et des déplacements chez la grenouille rousse (Rana temporaria L.). D.E.A. Neurosciences. Université de Besançon.
- Polis, G. A., C. Myers et Holt, R. D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **20**: 297-330.
- Putnam, R. W. et Bennett, A. F. 1981. Thermal dependence of behavioral performance of Anuran Amphibians. *Anim. Behav.* **29**: 502-509.
- 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. Mémoire de M. Sc. California State University, Fullerton.
- Schmitt, R. J. et Holbrook, S. J. 1986. Seasonally fluctuating resources and temporal variability of interspecific competition. *Oecologia*, **69**: 1-11.
- Schoener, T. W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, **51**: 408-418.
- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* **70**: 586-595.
- Schueler, F. W. 1975. Geographic variation in the size of Rana septentrionalis in Québec, Ontario, and Manitoba. *J. Herpetol.* **9**: 177-185.

- Scott, N. J. et Campbell, H. W. 1982. A chronological bibliography, the history and status of studies of herpetological communities, and suggestions for future research. U.S. Fish and Wildlife Res. Rept. **13**: 221-239.
- Shealy, R. M. 1975. Factors influencing activity in the salamander Desmognathus ochrophaeus and D. monticola. Herpetologica, **31**: 94-102.
- Snyder, G. K. et Weathers, W. W. 1975. Temperature adaptations in Amphibians. Am. Nat. **109**: 93-101.
- Stewart, M. M. et Sandison, P. 1972. Comparative food habits of sympatric mink frogs, bullfrogs, and green frogs. J. Herpetol. **6**: 241-244.
- Toft, C. A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. Oecologia, **45**: 131-141.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia, **1985**: 1-21.
- Tracy, C. R., Christian, K. A., O'Connor, M. P. et Tracy, C. R. 1993. Behavioral thermoregulation by Bufo americanus: the importance of the hydric environment. Herpetologica, **49**: 375-382.
- Wallace, R. K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. Trans. Am. Fish. Soc., **110**: 72-76.

- Walsh, G. et FitzGerald, G. J. 1984. Biais inhérents à l'analyse de l'alimentation des poissons, cas de trois espèces d'épinoches (Gasterosteidae). *Naturaliste Can.* **111**: 193-202.
- Werner, E. E. 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *Am. Nat.* **111**: 553-578.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* **65**: 590-597.
- Wiggins, D. A. 1992. Foraging success of leopard frogs (Rana pipiens). *J. Herpetol.* **26**: 87-88.
- Wissinger, S. A. 1992. Niche overlap and the potential for competition and intraguild predation between size-structured populations. *Ecology*, **73**: 1431-1444.

CONCLUSION GÉNÉRALE

On observe fréquemment les ouaouarons juvéniles et les grenouilles du Nord adultes occupant des habitats similaires. De fait, on les rencontre souvent côte-à-côte dans les parties marécageuses de certains lacs. S'il n'y a pas d'interaction compétitive entre les deux espèces, elles pourraient donc concentrer leur alimentation sur les mêmes proies, les plus abondantes.

Nos travaux ont cependant révélé des différences au niveau du comportement prédateur et de l'alimentation. Nous avons d'abord observé une plus grande rapidité de prédation de la grenouille du Nord adulte comparativement au ouaouaron juvénile, notamment en ce qui a trait aux temps de réaction à la présence d'une proie. Les temps d'approche montrent une tendance similaire et favorisent encore la grenouille du Nord. Celle-ci semble avantagée lorsque l'on considère les deux composantes du geste de prédation mesurées (temps de réaction + temps d'approche), soit le temps de capture.

De plus, les taux d'alimentation diurnes de la grenouille du Nord sont plus élevés que ceux du ouaouaron juvénile. Il est permis de croire que la grenouille du Nord soit encore une fois avantagée en milieu naturel. Cette différence de taux d'alimentation pourrait toutefois dépendre des capacités des deux grenouilles à percevoir le type de proie utilisé.

Il est possible qu'un certain degré de spécialisation alimentaire existe chez ces espèces qui ferait en sorte de faciliter leur cohabitation. Les comportements prédateurs du ouaouaron et de la grenouille du Nord, jusqu'ici reconnus comme étant opportunistes, sont peut-être distinctement adaptés à certains genres de proies. Ainsi nos résultats

indiquent que le comportement prédateur de la grenouille du Nord adulte est plus efficace que celui du ouaouaron juvénile sur des proies se trouvant à l'interface air-eau. Par contre, en examinant les contenus stomacaux des deux espèces, on constate que deux types de proies sont retrouvés presque exclusivement dans le régime alimentaire du ouaouaron: les coléoptères aquatiques (principalement des dytiques) et les anoures (têtards et grenouillettes). L'importance de ces taxons dans l'alimentation du ouaouaron laisse supposer que celui-ci est capable de capturer régulièrement des proies sous l'eau alors que la grenouille du Nord ne le fait que très rarement. De toute évidence aussi, la largeur de la gueule du ouaouaron juvénile lui permet de capturer des proies plus volumineuses.

On doit également considérer que les ouaouarons juvéniles sont en mesure de perfectionner leur comportement prédateur. Il a déjà été démontré qu'il existe une part d'apprentissage dans le comportement prédateur des anoures. Nous avons d'ailleurs constaté une tendance à l'augmentation de la masse des contenus stomacaux et de la taille des proies des ouaouarons avec l'avancement de la saison. Ces deux indices laissent supposer que le ouaouaron devient un prédateur plus efficace à mesure que la saison progresse. Toutefois l'augmentation de la taille des ouaouarons n'est probablement pas étrangère à cette tendance.

Les conditions de température influencent fort probablement l'efficacité de prédation des espèces étudiées. Si les ouaouarons ont effectivement des préférences thermiques plus élevées que ceux de la grenouille du Nord, comme le suggèrent nos observations et la littérature, cela pourrait aussi expliquer pourquoi leur efficacité prédatrice s'est améliorée pour atteindre celle des grenouilles du Nord à la fin de juin.

Bien qu'elles ne soient pas toujours nettement marquées, la diminution de juin à juillet du nombre de proies ingérées et de la masse moyenne des contenus stomacaux de la grenouille du Nord et, parallèlement, l'augmentation pendant cette même période de la masse moyenne des contenus stomacaux des jeunes ouaouarons viennent appuyer l'idée d'une ségrégation temporelle. Ainsi, en début de saison, les grenouilles du Nord peuvent s'alimenter efficacement alors que les ouaouarons n'atteignent leur efficacité de prédation optimale que plus tard au cours de l'été avec le réchauffement du milieu.

Donc, bien que ces deux espèces occupent des habitats similaires, elles présentent des nuances dans leur régime alimentaire via leurs aptitudes distinctes à capturer des proies à l'interface air-eau ou submergées et, surtout, des différences saisonnières dans leur efficacité prédatrice et leur activité via leurs préférences thermiques différents.

ANNEXE 1**RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS**

Figurent ci-après les recommandations aux auteurs pour la Revue canadienne de zoologie (Can. J. Zool.) à laquelle seront soumis les articles constituant ce mémoire.

Recommandations aux auteurs

Revue canadienne de zoologie

La *Revue canadienne de zoologie* (Can. J. Zool.) publie, en français ou en anglais, des articles, des notes, des synthèses ou des commentaires dans les domaines généraux du comportement, de la biochimie, de la physiologie, de la biologie du développement, de l'écologie, de la génétique, de la morphologie, de l'ultrastructure, de la parasitologie, de la pathologie, de la systématique et de l'évolution. Les textes doivent faire état de nouvelles découvertes d'importance, d'un intérêt général ou fondamental en zoologie. Les textes qui ne respecteront pas ces critères seront rejetés. Les relevés et les descriptions de nouvelles espèces ne seront publiés qu'accompagnés de suffisamment de nouvelles données biologiques ou de révision taxonomique pour faire de l'article un document d'intérêt zoologique général. Nous accordons une moindre priorité aux études de confirmation, aux recherches principalement locales ou régionales, aux techniques (à moins qu'elles ne soient de vaste portée) et aux ajouts à l'aire de distribution des espèces.

Types de documents

Les **articles** sont des rapports de recherche n'excédant pas, normalement, 30 pages de texte (Résumé, Introduction, Matériel et méthode, Résultats, Discussion). Les **notes** sont de courts rapports de recherche originale d'au plus 4 pages imprimées (environ 14 pages composées); elles peuvent imiter la structure de l'article (c.-à-d. compter les mêmes divisions) ou être de structure plus simple. Les **synthèses** doivent traiter de sujets d'intérêt général ou d'actualité et être critiques plutôt qu'exhaustives. Elles sont sollicitées par le directeur scientifique ou acceptées suite à un accord préalable. Les **commentaires** sont de courtes critiques d'articles publiés antérieurement dans la *Revue canadienne de zoologie*. Les auteurs sont invités à répondre à ces critiques.

Éthique

Les auteurs doivent garantir qu'aucune partie de leur manuscrit faisant état de **travaux originaux** n'est en cours d'examen, en totalité ou en partie, par une autre revue scientifique aux fins de publication. L'auteur correspondant doit confirmer que tous les auteurs ont lu et approuvé le manuscrit.

Tous les auteurs, canadiens ou étrangers, qui décrivent des expériences sur des animaux doivent certifier, dans la section **Matériel et méthodes**, que ceux-ci ont été traités conformément aux principes et directives énoncés dans le *Manuel sur le soin et l'utilisation des animaux d'expérimentation* (vol. 1, 2^e édition, 1993, et vol. 2, 1984) du conseil canadien de protection des animaux et disponible auprès de celui-ci : édifice de la Constitution, tour 2, bureau 315, 350, rue Albert, Ottawa, ON K1R 1B1, Canada. Les études utilisant un nombre injustifié d'animaux rares ou en danger d'extinction pourraient être refusées.

Manuscrit

Pour faciliter la publication, les auteurs devraient vérifier l'exactitude, l'homogénéité et la clarté des symboles, des abréviations et des termes techniques. Le Bureau des publications se réserve le droit de veiller à la qualité technique de la Revue. L'année 1995 a marqué l'adoption d'une mise en page refondue pour la Revue. Les auteurs voudront consulter une Revue reflétant la nouvelle mise en page afin d'en connaître les détails de présentation, en particulier en ce qui a trait aux tableaux et aux bibliographies. Les textes et les illustrations qui ne satisfont pas aux exigences sous-mentionnées pourront être retournés à l'auteur pour correction avant révision.

Généralités — Toutes les parties du manuscrit, y compris la page de titre, les notes infrapaginales, les tableaux, les légendes des illustrations et la bibliographie, doivent être composées à **double interligne**, d'un seul côté de feuilles de papier de 8,5 sur 11 po, avec marges de 1 po. L'auteur ne doit se servir de majuscules que pour demander des majuscules et ne souligner que pour demander des italiques dans le texte imprimé; de préférence, il est encouragé à composer les polices en **italique** et en **caractères gras**, lorsque requis, et à éviter l'emploi excessif de la majuscule, conformément au style de la Revue. Les photocopies recto – verso ne sont pas acceptées. Chaque page du manuscrit doit être numérotée, en commençant par celle du titre, au haut de la page. Le manuscrit comprend, dans l'ordre, le résumé, suivi de sections intitulées **Introduction**, **Matériel et méthodes**, **Résultats**, **Discussion** et **Remerciements**, puis la bibliographie, les tableaux, les légendes des illustrations et les annexes. Les légendes des illustrations doivent être regroupées sur une ou plusieurs feuilles et présentées par ordre numérique. Les articles tirés de thèses doivent être aussi brefs que possible.

Les **services de repérage de l'information** utilisent les titres ainsi que les résumés dans l'élaboration de leurs bases de données; ceux-ci doivent par conséquent être brefs et informatifs. Le nom vernaculaire d'un organisme et son nom scientifique devraient être inclus dans le titre lorsque celui-ci n'est pas très bien connu, exemple : La cuticule des tryptérides (*Urophora* spp.).

L'**orthographe** doit suivre *Le Grand Robert*. Les auteurs sont responsables de l'uniformité de l'orthographe dans l'ensemble du texte. Les accents doivent être insérés sur les majuscules.

La **nomenclature**, les **abréviations** et les **symboles de grandeur et d'unités de mesure** doivent être conformes aux recommandations internationales. Il convient d'employer les **unités métriques** ou, à tout le moins, d'en indiquer les équivalents; les auteurs doivent utiliser le **Système international d'unités**. Ce système est décrit dans le *Guide de familiarisation au système métrique* publié en 1989 par l'Association canadienne de normalisation (178, boulevard Rexdale, Rexdale, ON M9W 1R3, Canada). Nous recommandons également, comme guide

général dans le domaine de la biologie, le *CBE Style Manual: A Guide for Authors, Editors, and Publishers in the Biological Sciences* (5^e édition, revue et augmentée, 1983) publié par le Council of Biology Editors, Inc. (Bethesda, MD 20814, États-Unis). Pour ce qui est de la nomenclature des enzymes, il convient de consulter la publication *Enzyme nomenclature: Recommendations (1992) of the Nomenclature Committee of the International Union of Biochemistry and Molecular Biology* (Academic Press, San Diego, Calif.). La nomenclature binomiale de langue latine des noms d'espèces doit être précédée de l'article, conformément à Richard et al. (Can. J. Bot. 70 : 443 – 445, 1992). Les abréviations et les sigles des noms de substances, de procédés, d'organisations, etc., doivent être définis la première fois qu'ils sont utilisés ou dans une note infrapaginale à la page de titre. Les abréviations à significations multiples sont à éviter. Les symboles et les caractères grecs ou d'usage peu répandu doivent être identifiés clairement; les indices supérieurs et inférieurs doivent être lisibles et correctement placés ou indiqués. La fonte choisie doit permettre une distinction entre "l" minuscule et le chiffre "un," de même qu'entre la lettre "o" et zéro.

Page de titre — La première page du manuscrit ne doit comporter que le titre, les noms des auteurs et leurs adresses respectives (celles où les travaux ont été effectués), et toute note infrapaginale qui s'impose. Les auteurs sont priés de donner les adresses immédiatement après les noms auxquels ils se rattachent, c'est-à-dire de ne pas regrouper des adresses différentes. L'adresse actuelle des auteurs, si différente, doit être indiquée en note infrapaginale pour la correspondance et les demandes de tirés à part. L'auteur correspondant doit être signalé en note infrapaginale ainsi que son adresse de courrier électronique et ses numéros de téléphone et de télécopieur.

Un **résumé** d'au plus 200 mots, sur page distincte et chapeauté du nom des auteurs et du titre de l'article (car une copie est transmise au traducteur), est requis pour chaque article. Dans la mesure du possible, il ne devrait contenir aucune abréviation. Les références y sont admises seulement si elles sont absolument essentielles et doivent être citées avec l'information bibliographique complète en omettant le titre de l'article. Les auteurs qui peuvent soumettre des résumés dans les deux langues officielles du Canada, c'est-à-dire en français et en anglais courants sont encouragés à le faire.

La section **Résultats** ne doit contenir que l'information (explication et interprétation) nécessaire au lecteur pour comprendre le but des expériences ou des observations et leur signification. La section **Discussion** ne doit contenir aucun résultat qui n'ait déjà été mentionné à la section Résultats. Les conclusions doivent être intégrées à la section Discussion; elles ne doivent pas faire l'objet d'une section séparée.

Références bibliographiques — Il incombe à l'auteur de vérifier chaque référence à partir de l'original.

Dans le texte, chaque référence doit être à l'aide des noms d'auteurs et de l'année de publication, exemples : Green (1970) ou (Green 1970), Green et Brown (1981) ou (Green et Brown 1981), selon la structure de la phrase. Lorsqu'il y a trois auteurs ou plus, le nom du premier auteur est suivi de la mention et al. : (Green et al. 1969). Lorsque le nom et l'année ne suffisent pas à distinguer deux ouvrages, les lettres a, b, c, etc. sont ajoutées après l'année (à la fois dans le texte et la bibliographie) : (Green 1983a, 1983b; Green et Brown 1978a, 1978b). À noter la ponctuation particulière.

Dans la bibliographie, les références sont classées par ordre alphabétique des noms de premiers auteurs.

Les références avec un même premier auteur sont listées selon les règles suivantes : (1) les articles avec un **seul auteur** sont donnés en premier lieu, par ordre chronologique, en commençant par le plus ancien; (2) ensuite, viennent les articles avec **deux auteurs**, en tenant compte de l'ordre alphabétique; (3) puis, se succèdent les articles de **trois auteurs et plus** en ordre chronologique.

Les références doivent adopter le style des numéros récents de la Revue; exemples :

Article de périodique :

Laforêt, C., et Laplante, D. 1988. Les phéromones et la distribution de la spongieuse. I. Structure. *Biochem. Cell Biol.* 00 : 1 – 18.

Livre :

Legendre, L., et Legendre, P. 1984. Écologie numérique. Tomes 1 et 2. Presses de l'Université du Québec, Québec.

Article tiré d'une livre ou d'une collection :

Singh, A.R. 1980. Storage proteins of legume seeds. Dans *Biochemistry of legumes*. Vol. 2. Éditeurs : S. Hall et C. Stern. Academic Press, New York. pp. 10 – 32.

Thèse :

Harvey, H.H. 1963. Pressures in the early history of the sockeye salmon. Thèse de Ph.D., University of British Columbia, Vancouver.

Compte rendu de conférence :

Robin, L. 1978. Effets d'une diète déficiente en tocophérol sur le comportement du *Mus musculus*. Dans *Compte rendu de la 10^e Conférence internationale sur la nutrition*. Paris, 8 au 16 juin 1977. Éditeur : G. Lott. Masson et C^{ie}, Paris. pp. 37 – 45.

Le titre d'un périodique doit être abrégé conformément à *CASSI* (*Chemical Abstracts Service Source Index*, Chemical Abstracts Service, P.O. Box 3012, Columbus, OH 43210, États-Unis) ou à *Serial Sources for the BIOSIS Data Base* (BioSciences Information Service, Philadelphia, PA 19103, États-Unis). En cas de doute, les auteurs doivent écrire le nom du périodique au complet. S'ils doivent citer un rapport d'expert-conseil ou un autre document dont la distribution est limitée, ils devront préciser l'endroit où l'on peut se le procurer. Les communications personnelles ne sont pas incluses en bibliographie; elles sont mentionnées entre parenthèses dans le texte, en spécifiant les noms de tous les auteurs, leurs initiales et l'année. Les ouvrages sous presse peuvent être mentionnés dans la bibliographie (avec le nom de la revue); ceux à paraître ne peuvent être mentionnés que dans le texte, entre parenthèses ou en notes infrapaginales. Les auteurs doivent confirmer, dans une lettre, que les rapports « sous presse » ont été acceptés pour publication et donner le numéro de volume et le domaine de pagination, lorsque possible, lors du renvoi des épreuves. Les références à des documents qui n'ont pas été évalués (ex., études d'impacts écologiques, rapports de comités d'étude) doivent inclure l'adresse où ils peuvent être obtenus.

Les notes infrapaginales sont numérotées de façon continue tout au long du texte. Les appels de notes sont désignés par des chiffres arabes supérieurs (sauf dans les tableaux). Chaque note doit figurer au bas de la page où elle est signalée. Les notes infrapaginales ne devraient figurer dans le texte que lorsqu'elles sont inévitables, mais leur utilisation dans les tableaux est encouragée.

Les nombres de cinq chiffres ou plus sont répartis en groupes de trois à partir du signe décimal, à gauche comme à droite, puis séparés par un espace (pas un

point, ni une virgule ou autre symbole); on aura ainsi 23 562 et non pas 23,562. Le signe décimal est une virgule (on aura donc 0,1 mL) et il est précédé d'un zéro pour les nombres entre +1 et -1, sauf pour le zéro. Les auteurs doivent s'assurer que le nombre de décimales données ne dépasse pas la précision avec laquelle une mesure peut être faite.

Les équations doivent être composées clairement, à triple interligne, et identifiées par des numéros placés entre crochets alignés sur la marge de gauche. Aucune distinction n'est faite entre la numérotation des formules mathématiques et celle des formules chimiques. Les formules développées courantes peuvent être composées et n'ont pas besoin d'être présentées comme des figures nécessitant un procédé de reproduction directe. Elles doivent toutefois être présentées clairement.

Les tableaux doivent être numérotés de façon continue en chiffres arabes, comporter un titre bref et être mentionnés dans le texte. Chaque tableau doit occuper une page distincte; ceux comprenant plus d'une page doivent être identifiés clairement sur chacune des pages. Les tableaux ne doivent pas contenir de lignes horizontales superflues, ni de lignes verticales. Les auteurs sont priés de consulter un numéro récent de la Revue pour la présentation et le lignage. Les descripteurs et les notes infratabulaires doivent être brefs. Les notes infratabulaires doivent être signalées par des symboles (*, †, ‡, §, ||, ¶, #) ou des lettres minuscules supérieures en italique. Une note descriptive qui n'est pas introduite par un appel de note peut être inscrite au bas du tableau à titre de Nota.

La documentation complémentaire, telle que les grands tableaux, les calculs détaillés et les illustrations en couleurs, est versée au Dépôt des données non publiées, ICIST, Conseil national de recherches du Canada, Ottawa, ON K1A 0S2, Canada; des copies peuvent être obtenues contre paiement. Les auteurs qui désirent utiliser ce service doivent soumettre leur document au complet et indiquer les parties dont ils demandent le dépôt. Le directeur scientifique peut exiger que certaines parties d'un manuscrit soient déposées. Toute donnée déposée fait l'objet d'une note infrapaginale à la section appropriée du document.

Les auteurs qui soumettent des travaux de type « inventaire » ou des articles de nature taxonomique sont fortement encouragés à faire don de spécimens de référence à une collection reconnue. Avant de commencer leur recherche, les auteurs devraient prendre des arrangements avec un organisme tel que le Musée canadien de la nature, C.P. 3443, Succursale D, Ottawa, ON K1P 6P4, Canada (en précisant bien à quelle division de l'organisme ils désirent s'adresser, p. ex., « à l'attention du conservateur des collections de vertébrés », « à l'attention du conservateur des collections d'invertébrés ... ») ou avec un musée provincial.

Illustrations

Chaque figure ou groupe de figures doit être préparé de manière à occuper, après réduction, une (dimensions maximales : 8,2 sur 23,7 cm; 3,25 sur 9,4 po) ou deux colonnes (17,8 sur 23,7 cm; 7,0 sur 9,4 po) du texte. Les figures sont numérotées en chiffres arabes selon leur ordre de mention et doivent être annoncées dans le texte, bien que tous leurs éléments doivent être intelligibles en eux-mêmes. Les termes, les abréviations et les symboles utilisés dans les figures doivent être les mêmes que ceux apparaissant dans le texte. Seuls les détails essentiels doivent être identifiés; l'information plus détaillée doit être donnée dans la légende. Chaque illustration doit être

identifiée par le numéro de la figure et les noms des auteurs. Les illustrations ne doivent pas être pliées lors de leur envoi. Les textes doivent être accompagnés d'ensemble de toutes les illustrations nécessaires.

Les dessins au trait originaux ou les imprimés laser (accompagnés d'une disquette, si possible) ou une série de photographies au fini glacé des dessins originaux, non montées et parfaitement mises au point, et deux séries de copies de bonne qualité sont exigés. Des photocopies ne peuvent être substituées aux originaux. De préférence, les dessins originaux devraient avoir des dimensions identiques à celles des reproductions définitives, sinon, ils ne devront pas excéder le triple de ces dimensions. Les dessins doivent être exécutés à l'encre à dessin noire sur papier blanc uni ou ligné en bleu de première qualité, de préférence du papier vélin. Toutes les lignes de coordonnées apparentes doivent être tracées à la règle. L'épaisseur des lignes doit être suffisante pour que la reproduction soit nette; tous les signes de ponctuation, symboles, pointillés, etc., doivent être proportionnés au reste des dessins et suffisamment larges pour permettre la réduction nécessaire. Les lettres, les chiffres et les symboles doivent être composés soigneusement à l'aide d'un normographe ou de feuilles de lettrage à transfert direct (pas à la machine à écrire); leurs dimensions doivent être telles, qu'après réduction, la hauteur du plus petit caractère ne soit pas inférieur à 1,5 mm. Le même type de lettrage (police et dimension) doit être utilisé pour toutes les figures de même dimension d'un manuscrit. Ne pas utiliser de caractères gras ou épais qui ont tendance à se refermer lors de la réduction, ni de symboles peu courants que l'imprimeur pourrait avoir de la difficulté à reproduire dans la légende (utiliser plutôt ●, ○, ■, □, ▲, △ et des caractères sans empattement, avec zéros sans barre oblique). Les symboles et les caractères plus complexes doivent être incorporés dans une légende concise à même l'illustration. Les illustrations électroniques doivent respecter les critères de qualité sus-mentionnés. Le lettrage produit à l'aide d'imprimantes par points est inacceptable.

Les photographies doivent être fournies en trois exemplaires : l'original monté sur bristol blanc mince et flexible, prêt pour la reproduction; les deux autres exemplaires, non montés, possiblement des reproductions photographiques de qualité de l'original monté, et servant à l'évaluation (les photocopies ne sont pas acceptables). Les épreuves doivent être de première qualité, avec contrastes bien marqués, et tirées sur du papier glacé. Les copies destinées à la reproduction doivent être rognées de façon à ne laisser paraître que les éléments essentiels et doivent être montées sur bristol blanc mince et flexible en ne laissant aucun espace entre les photographies constituant une même illustration. Une photographie ou un groupe de photographies doit être préparé de manière à occuper, sans réduction supplémentaire, une ou deux colonnes du texte. On évitera les pertes de détails et de contraste inhérentes au procédé d'imprimerie en agençant le contraste et la densité de toutes les photographies montées sur une même planche. Lorsqu'il importe de connaître les dimensions, le grandissement doit être indiqué au moyen d'une échelle graphique.

Les illustrations en couleurs doivent être montées sur bristol blanc mince et flexible. Elles pourront être imprimées en couleurs si le directeur scientifique le juge essentiel. Tous les coûts seront imputés aux auteurs; le prix actuel est de 1000 \$ pour chaque page ou partie de page. Pour obtenir de plus amples renseignements, communiquer avec le Bureau de la rédaction ou le Bureau des publications. On peut obtenir auprès du Bureau de la

rédaction la brochure *Préparation des photographies et des illustrations en vue de la reprographie*, préparée spécialement par le Bureau des publications.

Illustrating Science: Standards for publication (1988) du Council of Biology Editors, Inc. (Bethesda, MD 20814) illustre et explique clairement le processus de quadrichromie ainsi que la **préparation des illustrations** (dessins, graphiques sur ordinateur, cartes, demi-teintes) pour les revues et livre scientifiques.

Processus de publication

Soumission — Les auteurs doivent envoyer le **texte original et deux copies** de leur manuscrit aux directeurs scientifiques, à l'adresse suivante :

K.G. Davey et A.S.M. Saleuddin
Revue canadienne de zoologie
Département de biologie, pièce 312A, édifice Petrie
York University, 4700, rue Keele, North York
ON M3J 1P3, Canada
Téléphone : 416-650-8015
Télécopieur : 416-650-8016

De même, toute correspondance antérieure à l'acceptation du manuscrit se fera directement entre le directeur scientifique et l'auteur correspondant.

Tous les manuscrits sont évalués par au moins deux examinateurs; la décision du directeur scientifique est fondée sur cette évaluation. Dans certains cas, une opinion additionnelle est sollicitée auprès du Comité consultatif. La Revue accorde trois mois aux auteurs pour compléter les révisions. Si un manuscrit n'est pas retourné dans la limite de temps accordée, il est alors traité comme une nouvelle soumission nécessitant une réévaluation complète. Une fois le texte accepté, toute correspondance doit être adressée au Bureau des publications, Revues scientifiques, Conseil national de recherches du Canada, Ottawa, ON K1A 0R6, Canada.

Soumission du texte en format électronique — Les auteurs sont priés de soumettre une copie imprimée ainsi qu'une copie sur disquette de la **version approuvée de l'article seulement**. Les fichiers de texte et les fichiers d'illustration devront être soumis sur des disquettes distinctes. Le nom de l'auteur doit être indiqué clairement sur toute disquette soumise. Le texte (y compris les tableaux) devrait être soumis en format de traitement de texte (IBM ou Macintosh) et en fichier ASCII. Il importe d'indiquer le logiciel de traitement de texte, sa version, de même que le type d'ordinateur (Macintosh ou compatible à l'IBM). En ce qui a trait aux illustrations, nous accordons une préférence au programme de graphique CorelDraw!, grâce auquel nous pouvons traiter divers formats compatibles à l'IBM (p. ex. .EPS, .TIF). Le nom du programme, de la **version**, les numéros de figure, les

noms de fichier ainsi que leur suffixe doivent être clairement indiqués sur toute disquette. Utilisez les suffixes normalisés pour les programmes utilisés. Le cas échéant, il se pourrait que nous ne puissions pas afficher ou ouvrir vos fichiers.

Droits de reproduction — Les auteurs d'un article qui utilisent de la documentation (tableaux, figures, schémas, etc.) déjà publiée, et donc assujettie aux droits d'auteur, doivent obtenir une **permission écrite du titulaire des droits d'auteur**. La lettre d'autorisation doit accompagner le manuscrit soumis, sans quoi le processus de publication pourra être retardé. Cette lettre sera exigée avec toute mention du type « Tirée de ... ». Si une illustration est modifiée, de sorte qu'une telle autorisation n'est pas requise, la formulation doit être explicite : « Modifiée d'après ... »; si l'illustration est reconstituée à partir d'informations tirées d'autres auteurs, la mention doit être du même type que pour une référence.

Épreuves en placard — Une épreuve en placard, des épreuves des illustrations, une copie de l'article corrigé et un bon de commande de tirés à part sont envoyés à l'auteur correspondant. **Les épreuves en placard doivent être relues attentivement car elles ne sont pas corrigées par le Bureau des publications**. Elles doivent en outre être retournées dans les 48 heures suivant leur réception. Au stade des épreuves, il n'est plus temps d'apporter des modifications importantes ni de faire des ajouts ou des suppressions. Les frais occasionnés par des modifications excessives devront être assumés par les auteurs. Toutes questions quant aux épreuves en placard devront être adressées à Ginette Fortier (téléphone : 613-993-9117; télécopieur : 613-952-7656).

Afin de hâter le processus de publication, les auteurs peuvent opter pour un **traitement par voie rapide** au moment de l'acceptation du manuscrit; ils renoncent alors au privilège de vérifier les épreuves en placard.

Tirés à part — Pour obtenir des tirés à part, il est nécessaire de remplir le bon de commande à cet effet et de le retourner avec le paiement (chèque, numéro de carte de crédit, numéro de commande permanente ou pièce de journal) en même temps que les épreuves et l'article corrigés ou, dans le cas d'un traitement par voie rapide, dès que possible. Le tarif des tirés à part commandés après la parution du numéro de la Revue est fortement majoré. **La Revue n'offre pas de tirés à part gratuits; ceux-ci ne sont postés qu'après réception du paiement.**

Transfert des droits d'auteur — La publication d'un article fait foi du transfert volontaire, de la part des auteurs, de tous les droits d'auteur au CNRC. Toute permission de reproduction ou de republication d'une partie ou de la totalité d'un article doit être obtenue auprès du Bureau des publications du CNRC.