

UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE PRESENTE A
UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS-RIVIERES

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

PAR
NORMAND BEAUREGARD

ETUDE STRUCTURALE DES HABITATS TERRESTRES PREFERENTIELS
FREQUENTES PAR LA GRENOUILLE LEOPARD (Rana pipiens),
SUR LA RIVE NORD DU LAC SAINT-PIERRE, QUEBEC.

SEPTEMBRE 1988

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.

RESUME

La détérioration et la perte des habitats essentiels aux Amphibiens Anoures consécutives aux activités humaines sont parmi les causes expliquant les chutes notables de populations de grenouilles en maints endroits d'Amérique du Nord. La classification et la conservation des habitats humides répondant aux besoins variés de cette faune (reproduction, alimentation) s'avèrent nécessaires à leur survie. Cependant, les facteurs environnementaux qui mènent à la sélection d'un habitat en milieu terrestre par les grenouilles sont peu connus. L'objectif premier de ce mémoire est alors de modéliser à l'aide d'un nombre minimal de descripteurs environnementaux, l'habitat estival préférentiel de la grenouille léopard (Rana pipiens), dans la plaine d'inondation longeant la rive nord du lac Saint-Pierre et accessoirement ceux de la grenouille verte (R. clamitans), de la grenouille des bois (R. sylvatica) et du crapaud d'Amérique (Bufo americanus).

Trente stations représentant les différents types d'habitats du secteur d'étude (marais riverains, marécages arbustifs ou arborescents, prairies humides, champs abandonnés ouverts ou buissonnants) ont été échantillonnées périodiquement à l'aide d'un système de clôtures de dérive et de pièges-tunnels et caractérisées, par la mesure de 39 descripteurs biotiques et abiotiques.

L'analyse discriminante montre que les habitats à forte densité de grenouilles léopards, en plus d'être situés près du marais riverain, se distinguent, avec 90 % de succès, par un recouvrement muscinal faible et une strate herbacée haute et relativement diversifiée. L'espèce occupe également, mais de façon moindre, les marécages arborescents. Nos résultats découlant de l'analyse en régression multiple indiquent que la sélection de l'habitat est associée à des descripteurs différents selon la saison. Au printemps, la température et l'humidité du sol possèdent un pouvoir prévisionnel quant au nombre de captures par station. Suivant la croissance de la végétation en été, la sélection de l'habitat est alors liée à la diversité herbacée. Un modèle associé au nombre total de captures de grenouilles léopards et faisant abstraction de la distance au marais riverain explique à l'aide de cinq descripteurs de la structure végétale près de 70 % de la variation observée entre les stations.

Pour les autres espèces, l'analyse fréquentielle montre une forte association des grenouilles vertes au marais riverain tandis que les grenouilles des bois préfèrent les marécages arborescents. Finalement, le crapaud d'Amérique colonise surtout les habitats plus secs comme les champs abandonnés. Le document conclut d'une part à l'utilité des modèles pour la cartographie et la protection des habitats et d'autre part au besoin d'études à caractère fonctionnel concernant la sélection de l'habitat chez les grenouilles.

AVANT PROPOS

La modification de son environnement par l'homme, pour l'homme, implique obligatoirement un dérangement dans l'écosystème où il se trouve. Depuis 200 ans, le rythme de croissance de la population humaine et de ses besoins a provoqué la destruction d'espèces animales et végétales, et la simplification des systèmes à un point tel que la régulation naturelle des espèces qui demeurent n'est plus assurée. Dans l'écosystème sauvage, l'ajustement mutuel à travers une sélection génétique réelle, a résulté en un partage harmonieux des ressources. Selon Dansereau (1976), dans le cas des modifications humaines, l'adaptation de l'écosystème résulte d'une coexistence planifiée, non spontanée, elle est rendue stable par des interférences voulues, calculées, répétées et expérimentées.

La réalisation de programmes intégrés de protection et d'aménagement des habitats fauniques répondant aux besoins actuels en matière de protection des espèces gibiers et non gibiers, passe par le recensement des habitats disponibles. Cependant, selon Jakimchuk (1982), avant d'entreprendre un inventaire de cet envergure, nous devons en apprendre davantage sur l'utilisation des habitats par les différentes espèces 1) en distinguant les habitats essentiels et les

habitats importants pour chacune des espèces, 2) en distinguant la fonction des habitats liée aux impératifs biologiques des organismes, 3) en tenant compte des mouvements saisonniers et des contraintes imposées par l'habitat, 4) et en prévoyant l'impact des changements susceptibles d'affecter l'habitat d'une espèce.

Voilà la problématique générale au sein de laquelle s'inscrit notre étude de l'habitat préférentiel des grenouilles dans la région du lac Saint-Pierre. Bien que le programme de maîtrise en Sciences de l'Environnement de l'UQTR prône le traitement pluridisciplinaire des questions environnementales, nous ne toucherons que très peu aux aspects économiques et sociaux reliés à l'exploitation des grenouilles et à la gestion des habitats qu'elles occupent. Nous sommes cependant conscients que nos travaux s'inscrivent à l'intérieur de la problématique plus vaste de la conservation de nos ressources naturelles, problématique à laquelle se sont sensibilisés un nombre croissant de nos concitoyens.

Nous souhaitons donc que notre recherche soit utile à la prospérité des grenouilles dans nos champs et nos cours d'eau et permette ainsi aux gastronomes de demain de se prévaloir du plaisir de goûter aux cuisses de grenouille de chez-nous.

Nous tenons, dès maintenant, à remercier le directeur de cette étude M. Raymond Leclair Jr. Ph.D. pour son implication continue dans la réalisation de chacune des étapes de ce

travail. Par son enthousiasme pour l'étude des grenouilles, il a su nous rendre invulnérable aux sourires qui accueillent inévitablement l'énoncé de l'objet de nos travaux. Ses encouragements et ses conseils méritent notre reconnaissance.

Nous désirons souligner la participation diligente de Messieurs Benoit Lévesque, Sylvain Côté, et Jean-Louis Benoit aux opérations sur le terrain. Par temps de grenouilles et par temps de lézards, ils n'ont jamais récréminé contre l'allure de nos tournées et méritent donc grandement les remerciements que nous leur portons.

Nos remerciements vont également à M. Bernard Robert, collaborateur et ami, qui nous a facilité l'utilisation des outils informatiques par ses conseils et son expérience mise à notre disposition. Sa participation dévouée à la réalisation des figures et à la cueillette des données sur le terrain demeure inestimable.

La réalisation de cette étude fut rendue possible grâce aux octrois financiers: sous forme de bourse de recherche; de la part du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada, de la Fédération Canadienne de la Faune, du Fond pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche, et du Centre d'Etude Universitaire de Trois-Rivières; sous forme de fonds directs; de la part du Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, ainsi que de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

TABLE DES MATIERES

	page
RESUME	i
AVANT-PROPOS	iii
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES FIGURES	xiii
INTRODUCTION	1
CHAPITRES	
1. REVUE DE LITTERATURE	9
1.1 Description et distribution de <u>Rana pipiens</u>	9
1.2 Biologie et comportement	10
1.3 Habitats	14
1.4 Relations biotiques	19
2. CADRE BIOPHYSIQUE	22
2.1 Situation générale	22
2.2 La végétation	25
2.3 Choix des sites d'échantillonnage	27
3. MATERIEL ET METHODES	30
3.1 Date d'échantillonnage	30
3.2 La technique d'échantillonnage	31
3.3 Descripteurs de l'habitat	34
3.3.1 Descripteurs spatiaux	35
3.3.2 Descripteurs physiographiques	38
3.3.3 Descripteurs inhérents à la végétation	40
3.4 Traitements statistiques des données	44

4.	RESULTATS	48
4.1	Présentation des résultats de capture	48
4.2	Fréquentation des types physionomiques d'habitats	53
4.3	Présentation des descripteurs de l'habitat	60
4.4	Description paramétrique des habitats	64
4.5	Discrimination et classification des habitats	73
4.6	Modélisation des densités relatives de grenouilles léopard	81
4.7	Analyses structurales de l'habitat de la grenouille verte, la grenouille des bois et le crapaud d'Amérique.	98
5.	DISCUSSION	106
5.1	Le système de capture	106
5.2	L'habitat de la grenouille léopard	107
5.2.1	Les types d'habitat préférés	107
5.2.2	Les types d'habitat utilisés par les recrues	109
5.2.3	Les postulats de la modélisation de l'habitat préférentiel	110
5.2.4	La classification des habitats	113
5.2.5	La modélisation de l'abondance relative	117
5.2.6	Comparaisons des modèles multivariables	121
5.3	L'habitat de la grenouille verte	122
5.4	L'habitat de la grenouille des bois	124
5.5	L'habitat du crapaud d'Amérique	125
	CONCLUSION	127

BIBLIOGRAPHIE.	132
------------------------	-----

ANNEXES

A.1 Localisation des stations du secteur Maskinongé.	
(Source: M.E.R., 1981. 31 I 02 200 0202)	152
A.2 Localisation des stations du secteur Louiseville.	
(Source: M.E.R., 1981. 31 I 02 200 0101)	153
A.3 Localisation des stations du secteur Yamachiche.	
(Source: M.E.R., 1981. 31 I 02 200 0101)	154
A.4 Localisation des stations du secteur Pointe-du-Lac.	
(Source: M.E.R., 1981. 31 I 02 200 0102)	155
B. Données brutes.	156

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	page
1. Présentation de la physionomie des stations d'échantillonnage et des espèces végétales principales. .	29
2. Identification des descripteurs constants de l'habitat et des abréviations utilisées.	36
3. Identification des descripteurs de l'habitat mesurés mensuellement et des abréviations utilisées.	37
4. Nombre d'Anoures capturés au cours de l'été 1987, par espèce et par station d'échantillonnage. . . .	49
5. Nombre de grenouilles léopards capturées par période d'échantillonnage, et par classe d'âge. . .	50
6. Coefficients de corrélation de Spearman et niveaux de signification entre les nombres de captures à chaque période d'échantillonnage et les nombres de grenouilles léopards de chaque classe d'âge. . . .	52

7. Taux de capture moyen par station par jour et analyse de la distribution de quatre espèces d'Anoures en fonction de la physionomie des stations. 54
8. Fréquences expérimentales (f_e) et théoriques (F_t) utilisées pour tester l'indépendance de la distribution des grenouilles léopards selon les variables "Classe d'âge" et "Type d'habitat". . . . 59
9. Résultats de l'analyse de variance à un facteur et du test de comparaisons multiples Student-Newman-Keuls pour les descripteurs quantitatifs mesurés à chacune des cinq périodes d'échantillonnage. . . . 62
10. Tests de Kruskal-Wallis et de comparaisons des rangs moyens (Noether) pour les descripteurs mensuels semi-quantitatifs. 63
11. Vérification de la normalité des descripteurs constants de l'habitat (test de Kolmogorov-Smirnov), transformation normalisatrice apportée et statistiques descriptives. 65
12. Vérification de la normalité des descripteurs mensuels pour la période quatre (test de Kolmogorov-Smirnov), transformations normalisatrices apportées et statistiques descriptives. 66

13. Contribution des 22 descripteurs à la formation des trois premiers axes obtenus par l'analyse en composantes principales. 68

14. Résultats des tests de Kruskal-Wallis et de comparaisons des rangs moyens comparant les trois groupes de stations (N = 10) réunis selon la classe d'abondance de grenouilles léopards.
(1: nb \leq 8; 2: 9 \leq nb \leq 25; 3: nb \geq 26). 75

15. Résultat de l'analyse discriminante menée sur trois groupes de stations réunies selon la classe d'abondance de grenouilles léopards.
(1: nb \leq 8; 2: 9 \leq nb \leq 25; 3: nb \geq 26). 77

- 16a. Résultats des khi-carrés vérifiant l'équirépartition des grenouilles léopards selon les quatre directions de capture à chaque période d'échantillonnage. . . . 83

- 16b. Vérification de l'égalité de la distribution des captures selon les deux directions générales des mouvements de migration des grenouilles léopards. . . 83

17. Coefficients de corrélation de Pearson (r) et de Spearman (r.) entre les descripteurs constants de l'habitat et le nombre de grenouilles léopards capturées selon les saisons. 85

18. Coefficients de corrélation de Pearson (r) et de Spearman (r_s) entre les descripteurs mensuels de l'habitat et le nombre de grenouilles léopards capturées selon les saisons. 86
19. Présentation de cinq modèles de régression multiple associés aux nombres de grenouilles léopards capturées selon les saisons et au total. 93
20. Corrélations de Pearson et de Spearman (r_s) entre les descripteurs inclus dans les modèles et les autres descripteurs de l'habitat. 99
21. Coefficients de corrélation de Pearson (r) et de Spearman (r_s) entre les descripteurs constants de l'habitat et le nombre total de grenouilles vertes, de grenouilles des bois et de crapauds d'Amérique capturés. 101
22. Coefficients de corrélation de Pearson (r) et de Spearman (r_s) entre les descripteurs mensuels de l'habitat (période 4) et le nombre total de grenouilles vertes, de grenouilles des bois et de crapauds d'Amérique capturés. 102

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.	Situation géographique générale de la région d'étude (en haut) et localisation de la zone d'échantillonnage par rapport au lac Saint-Pierre, Québec (en bas)	24
2.	Schéma du système de capture.	32
3.	Histogramme du nombre de grenouilles léopards de différentes classes d'âge capturées à chaque période d'échantillonnage dans six types d'habitat (O: champ abandonné ouvert; B: champ buissonnant; F: marécage arborescent; S: marécage arbustif; P: prairie humide M: marais riverain)	56
4.	Histogramme du nombre de grenouilles vertes, de grenouilles des bois et de crapauds d'Amérique capturés dans six types d'habitat. (Les symboles sont expliqués à la figure 3)	57

5. Projection des 22 axes-descripteurs de la structure des habitats dans l'espace réduit des deux premières composantes principales. (): % d'explication de la variance totale associé à l'axe. Cercle de contribution équilibrée: $r = 0.30$ 69
6. Ordination des stations dans l'espace réduit des deux premières composantes principales et regroupement selon le type d'habitat. 71
7. Ordination des stations dans l'espace réduit des deux premières composantes principales et regroupement selon la classe d'abondance de grenouilles léopards. 72
8. Localisation des stations, identifiées par leur classe d'abondance de grenouilles léopards, dans l'espace discriminant; et représentation vectorielle de la contribution relative des quatre descripteurs aux deux fonctions discriminantes. . . . 79
9. Représentation graphique des fréquences cumulées en fonction des classes du pourcentage de discrimination calculé sur 103 combinaisons de stations tirées au hasard en trois groupes de dix. Une courbe normale est superposée aux fréquences observées ($K-S = 1.233$, $P = 0.096$). 80

10. Régressions simples entre le nombre de grenouilles léopards capturées au printemps et la distance au marais riverain (A) et l'humidité du sol (B). 87
11. Régressions simples entre le nombre de grenouilles léopards capturées en été et la distance au marais riverain (A), l'humidité du sol (B), l'indice de végétation de Fox entre 20 et 50 cm (C) et l'indice d'abondance-dominance pour les plantes herbacées hautes de forme graminioïde (D). 88
12. Régressions simples entre le nombre de grenouilles léopards capturées en automne et la distance au marais riverain (A) et l'indice d'abondance-dominance pour les plantes herbacées moyennes à feuilles larges (B). 89
13. Régressions simples entre le nombre total de grenouilles léopards capturées et la distance au marais riverain (A), l'humidité du sol (B), l'indice de végétation de Fox entre 20 et 50 cm (C) et l'indice d'abondance-dominance pour les plantes herbacées hautes de forme graminioïde (D). 90

14. Distribution des résidus en fonction des valeurs observées du nombre de captures de grenouilles léopards pour le modèle printanier (A), estival (B) et automnal (C). 96
15. Distribution des résidus en fonction des valeurs observées du nombre total de captures de grenouilles léopards pour les modèles généraux 4 (A) et 5 (B). 97
16. Régression simple entre le nombre total de grenouilles vertes capturées et le pourcentage de sol nu. 103
17. Régressions simples entre le nombre total de crapauds d'Amérique capturés et le pourcentage de sable (A) et l'indice de végétation de Fox au-dessus de 100 cm (B). 104
18. Distribution des stations, identifiées par le type d'habitat et la classe d'abondance, par rapport à la distance au marais riverain et au nombre d'espèces herbacées. 115

INTRODUCTION

Le système riverain (ou fluvial, Jacques et Hamel, 1982) s'identifie aux terres humides touchées essentiellement par les fluctuations saisonnières d'un plan d'eau douce (Le Groupe Dryade, 1983). Ces écosystèmes sont parmi ceux qui montrent le plus d'intérêt écologique du fait de leur richesse floristique et faunique (Smith, 1980; Tessier et al., 1984). Autour du lac Saint-Pierre on retrouve les plus grandes plaines inondables d'eau douce du Québec: cet écosystème unique profite autant à la faune qu'à nous-mêmes par la richesse de sa production en invertébrés et par la présence d'habitats essentiels aux amphibiens et à la sauvagine de même qu'aux poissons et aux mammifères (MLCP, 1984). La distribution spatiale adéquate du couvert, de la nourriture et de l'eau, caractéristiques essentielles du milieu de vie d'une espèce, fait du milieu riverain un habitat faunique exceptionnel.

Les écosystèmes riverains se caractérisent par la présence d'une ou de plusieurs espèces de plantes qui ont besoin d'eau, au moins saisonnièrement, pour la totalité ou une partie de leur cycle vital ou qui simplement tolèrent des conditions plus humides que la normale (Vandale et Huot, 1985). La présence d'eau augmente la diversité structurale

de la végétation et contribue à la formation de lisières favorables aux espèces animales (Thomas et al., 1979). Le milieu riverain sec, lieu principal de nos investigations, est présumément moins productif que la zone humide, inondée en permanence. Il est situé au-dessus de la limite des plus hautes eaux annuelles sans débordement le long de tout plan d'eau et cours d'eau et correspond à une portion de la plaine d'inondation ou à une simple bande de végétation lorsque celle-ci est inexistante (Sarrazin et al., 1983). Les niveaux d'inondation et les temps d'exondation y sont imprévisibles d'une année à l'autre (Vandal et Huot, 1985).

Ces écosystèmes constituent un lien entre les écosystèmes aquatiques et les écosystèmes terrestres (Sarrazin et al., 1983). De ce fait, ils sont d'une grande importance pour les amphibiens dont c'est la caractéristique d'occuper tantôt le milieu aquatique, tantôt le milieu terrestre, effectuant ainsi des déplacements fréquents ou des migrations saisonnières entre les deux types de milieux (Leclair, 1985).

Ce patron plus ou moins discontinu d'utilisation des habitats par les amphibiens, est un des facteurs qui explique la rareté de l'information concernant l'ensemble des habitats essentiels aux grenouilles et en particulier ceux situés dans la zone sèche du milieu riverain. Cette situation serait également reliée à l'absence de techniques quantitatives d'échantillonnage adaptées aux amphibiens en milieu terrestre

selon Clawson et al. (1984), techniques récemment développées entre autre par Campbell et Christman (1982) et Vogt et Hine (1982).

Pourtant, les habitats essentiels à une espèce sont définis comme étant tout habitat dont la présence est indispensable à la survie de l'espèce ou d'une population, utilisé de façon temporaire ou permanente (MLCP, 1985). Cette définition met en évidence l'importance d'étudier autant la structure des habitats utilisés par les anoues durant l'été, (champ où la littérature est fort peu abondante et souvent limitée à des mentions) que pendant la période de reproduction, sujet déjà couvert par de nombreux travaux (Beebee, 1977; Collins et Wilbur, 1979; Hines et al., 1981; Clark and Euler, 1982; Dale et al., 1985) dont celui de Leclair (1983) effectué sur la rive sud du lac Saint-Pierre.

L'espèce cible de cette étude est la grenouille léopard (Rana pipiens). De plus, trois autres espèces sont sporadiquement distribuées aux seins des habitats riverains au lac Saint-Pierre et feront l'objet d'analyses, soit: la grenouille des bois (Rana sylvatica), la grenouille verte (Rana clamitans) et le crapaud d'Amérique (Bufo americanus). Ces espèces qui prospèrent dans nos régions forment souvent des populations appréciables qui deviennent un maillon important de la chaîne alimentaire, à la fois comme prédateurs et comme proies (Hine et al. 1981; Cook 1984; Leclair, 1985).

Cependant, depuis quelques années, des chutes dramatiques des populations de grenouilles léopards ont été constatées au cours des inventaires herpétologiques. Gibbs et al. (1971) estiment que la population totale aux Etats-Unis a diminué de 50 % dans les années soixantes. Plusieurs auteurs (Bagnara et Frost 1977; Collins et Wilbur, 1979; Hine et al. 1981; Froom 1982; Degraaf et Rudis 1983; Cook 1984) abondent dans le même sens ou notent des extinctions locales tant au Canada que chez nos voisins du sud.

Deux causes sont principalement évoquées pour expliquer cette situation. En premier lieu, Rana pipiens est une espèce largement utilisée pour la recherche et l'éducation, ce qui laisse planer sur cette espèce une menace permanente de surexploitation des stocks naturels (Hine et al. 1981; Marcotte 1981; Froom, 1982; Leclair 1985). Seulement pour le lac Saint-Pierre, les captures annuelles sont estimées par Paquin (1982) à 85 000 individus. Au Québec, les revenus associés à la commercialisation des grenouilles sont évalués à \$ 300 000 par année (Sarrazin et al., 1983). Malgré plusieurs recommandations à cet effet (Marcotte, 1981; Leclair, 1985), aucune étude de la dynamique des populations n'est venue infirmer ou confirmer cette hypothèse et permettre par la suite une exploitation rationnelle des stocks.

Par ailleurs, les chutes de population observées également chez des espèces de grenouille non exploitées (Hayes et

Jennings, 1986), sans enlever toute responsabilité à ce premier facteur, nous amènent à penser que la détérioration et la perte des habitats essentiels à l'espèce seraient la cause première de la situation actuelle (Cook, 1984; Frier et Zappalorti, 1984; Leclair 1985). Les habitats riverains sont ceux qui ont le plus souffert de l'activité humaine (Sarrazin et al., 1983; MLCP, 1985). Au Canada, 50 % des terres humides servant d'habitat faunique ont été perdues au profit de l'agriculture, de l'urbanisation, de l'industrialisation ou par la pollution (SCF, 1980). Cette évaluation augmente à 70% le long du fleuve Saint-Laurent.

Historiquement, la présence de corridors riverains, servant de voies de dispersion pour les amphibiens, a conduit au maintien d'un courant de gènes entre les populations. Aujourd'hui, le fractionnement du système riverain cause l'isolement de certaines populations, réduit la diversité génétique des populations et peut conduire à des extinctions locales (Brode et Bury, 1984). Rittschof (1975) note que la dispersion sur de longues distances permet à R. pipiens d'exploiter des étangs temporaires. Cependant, les routes, la circulation et la mécanisation agricole réduisent son succès de dispersion, ce qui affecte la stabilité des populations et contribue éventuellement à leur élimination dans certaines zones.

A partir des ces constatations, plusieurs herpétologistes (Clawson et al., 1984; Cook, 1984; Leclair, 1985) ont recommandé l'étude des besoins spécifiques aux amphibiens en terme d'habitat. Cette étape préliminaire à l'évaluation et à la classification des habitats en vue de leur conservation et de leur aménagement s'avère d'autant plus nécessaire que les caractéristiques bio-écologiques des espèces présentes au Québec proviennent pour la plupart d'ouvrages réalisés sur des populations américaines. Leur extrapolation aux populations plus nordiques demeure donc approximative (Cook, 1984; Leclair, 1985).

Notre étude est une analyse quantitative de la structure biotique et abiotique de l'habitat qui vise à combler le manque de connaissance des facteurs induisant la distribution des grenouilles en milieu terrestre. Elle porte principalement sur la grenouille léopard, espèce caractéristique de ces habitats au lac Saint-Pierre.

Nos objectifs sont:

- 1) d'identifier quelques paramètres structuraux qui permettent une classification efficace des habitats préférentiels de la grenouille léopard, de la grenouille verte, de la grenouilles des bois et du crapeau d'Amérique durant leur période d'activités estivales, au sein du milieu riverain sec;

2) de modéliser mathématiquement l'abondance des populations de grenouille léopard à l'aide des descripteurs environnementaux qui expliquent le mieux les variations du nombre de grenouilles capturées entre les différents habitats disponibles sur le territoire d'échantillonnage.

Pour y arriver, nous avons opté pour l'approche analytique multidimensionnelle qui tend à cerner un nombre minimal de variables indépendantes capables d'induire le maximum d'information concernant le problème posé. Selon Grier (1984), cette approche, utilisée en aval d'une bonne revue de littérature sur les espèces en cause et avec précaution, est la meilleure option disponible pour la caractérisation des habitats fauniques.

En posant nos objectifs, nous retenons que l'habitat d'une espèce n'est pas uniquement un endroit où elle se retrouve mais bien un concept qui comporte des interactions variant dans le temps et dans l'espace (Jakimchuk, 1982). Ainsi, l'environnement ou l'habitat d'une espèce se définit comme un conglomerat de facteurs biotiques et abiotiques qui ensemble décrivent la place où vit l'animal (Partridge, 1978). Ce concept se rapproche de celui de la "niche écologique" tel que proposé par Hutchinson (1957). Nous conviendrons ici que l'habitat correspond à la niche fondamentale ou potentielle d'une espèce soit: l'ensemble des conditions optimales par lesquelles un organisme peut vivre et se perpétuer, par

opposition à la niche réalisée qui tient également compte de facteurs comme la compétition et la prédation (Ramade, 1984). La sélection active de l'habitat est donc l'ensemble des n dimensions de l'environnement avec lesquelles une espèce possède des affinités positives (Blanchette, 1985) sans égard à la présence des autres espèces animales dans le même habitat.

En s'inspirant de ces définitions, il nous est alors possible de réaliser la modélisation de l'habitat préférentiel d'une espèce à partir des paramètres structuraux de son environnement (Ramade, 1984; Whittaker et Levin, 1975).

CHAPITRE I

REVUE DE LITTERATURE

1.1 Description et distribution de Rana pipiens

La grenouille léopard fait parti du groupe des grenouilles véritables (Rana) fortement tâchetées (Cook, 1984). La dénomination Rana pipiens Schreber regroupe un complexe d'espèces, dont plusieurs formes ont été élevées récemment au rang d'espèces (Pace, 1974; Behler et King 1979; Schueler, 1982). Ce complexe constitue le groupe d'anoures le plus largement distribué (Cook, 1984) et aussi le vertébré le plus abondant dans les communautés des étangs et des prairies en Amérique du Nord (Dole, 1965b). La grenouille léopard se retrouve dans une grande variété d'habitats et même en ville, où elle occupe les zones humides (Froom, 1982). Elle est la grenouille la plus familière de nos régions.

La distribution des différentes espèces du complexe (R. blairi, R. utricularia, R. pipiens) est donnée par Schueler (1982). La grenouille léopard proprement dite, se retrouve de la Colombie-Britannique à Terre-Neuve, où elle fut introduite (Maunder, 1983). Elle atteint au nord les Territoires du Nord Ouest et le Labrador tandis qu'aux Etats-Unis, elle

occupe la Nouvelle-Angleterre, les états côtiers des Grands Lacs jusqu'à l'ouest dans les états de l'Oregon et de Washington et vers le sud en Arizona et au Nouveau-Mexique (Schueler, 1982; Degraaf et Rudis, 1983; Leclair, 1985). Elle occupe également certains sites en Californie (Brode et Bury, 1984). L'étendue de sa distribution et la variété d'habitats colonisés témoignent de sa grande amplitude écologique (Dole, 1965a).

Cette grenouille, dont les adultes mesurent généralement entre 60 et 90 mm, montre des colorations très variables du vert métallique jusqu'au brun et même bleu ciel mais toujours tachetées de points vert olive presque noirs limités par une bordure claire (Froom, 1982; Leclair, 1985). Son ventre est blanc. Les plis dorso-latéraux tranchent nettement. Le tympan est plus petit que l'oeil autant chez le mâle que chez la femelle, et les pattes sont modérément palmées (Froom, 1982).

1.2 Biologie et comportement

La grenouille léopard, plus terrestre qu'aquatique (Leclair et Baribeau, 1982), est la plus terrestre des grenouilles du genre Rana selon Bellis (1962) qui relie cette adaptation à la nécessité de limiter ses pertes en eau en raison des importants mouvements qu'elle effectue pour relier les différents habitats essentiels à ses activités vitales.

L'espèce est reconnue pour être très mobile et faire des déplacements importants (Dole, 1967, 1971; Merrell, 1977; Hine et al. 1981). Rittschof (1975) s'est intéressé aux relations entre les comportements de déplacement et les facteurs de l'environnement qui les contrôlent, ainsi que la valeur adaptative de ces mouvements. Il a identifié chez la grenouille léopard: 1) des mouvements de dispersion (mouvement exploratoire d'été et de dispersion juvénile) qui résultent en un changement permanent de la localité, contribuent à la dispersion des gènes et à la colonisation d'habitats favorables mais inoccupés; 2) des mouvements de maintenance (mouvement journalier, de métamorphose et d'évitement) multidirectionnels qui changent en fonction de la saison mais ne mènent pas à la translocation des populations; 3) des mouvements de translocation (migration de reproduction, migrations printanière et automnale) qui sont unidirectionnels tout au long de leur réalisation.

Au nord de leur aire de distribution, les grenouilles léopards sortent de leur refuge hivernal dès la fin avril (Froom, 1982; Leclair, 1983) et peuvent parcourir jusqu'à 1,6 km pour rejoindre un site de reproduction (Merrell, 1977; Hine et al., 1981). Cependant, au lac Saint-Pierre, cette migration est quasi absente, la reproduction ayant lieu tout près des sites d'hivernation (Leclair, comm. pers.).

Le chant des mâles débute immédiatement et se poursuit pendant environ un mois. L'accouplement a lieu dans les deux semaines qui suivent l'arrivée des femelles (Hine et al., 1981). Celles-ci pondent entre 2 000 (Merrell, 1968) et 6 500 oeufs (Degraaf et Rudis, 1983) quand la température de l'eau atteint les 10 °C (Pace, 1974; Hine et al., 1981). Les masses gélatineuses sont déposées parmi la végétation en eau morte (Froom, 1982). Les embryons commencent à se développer deux ou trois heures plus tard et les têtards émergent après dix à vingt jours (Mélançon, 1961) selon la température.

La croissance larvaire est rapide et la métamorphose survient après neuf à douze semaines (Wright, 1914), à une longueur se situant, dans la région de Trois-Rivières, autour de 25 mm (Leclair et Castanet, 1987). Les recrues demeurent quelque temps près de l'eau avant d'entreprendre leur dispersion qui les mènera dans les prairies humides situées dans un rayon dépassant parfois 800 m (Rittschhof, 1975). Celle-ci est influencée par les conditions climatiques (Dole, 1971; Schroeder, 1976) et se déroule habituellement durant une nuit chaude et pluvieuse à la fin du mois de juillet.

La maturité sexuelle est atteinte à une taille voisine de 60 mm, généralement vers l'âge de deux ans (Merrell, 1977; Leclair et Castanet, 1987). Elle est accompagnée, chez les mâles, de la formation d'une callosité foncée et rugueuse à la base des pouces.

Les adultes, qui ne présentent aucun comportement de territorialité, et les juvéniles demeurent près de l'eau tout le mois de mai (Hine et al., 1981) durant la croissance de la végétation puis se dispersent en juin vers les régions visiblement humides (Rittschof, 1975). Durant l'été, la grenouille léopard attend, tranquillement installée sur une zone dépouillée de végétation morte pour être en contact direct avec le sol humide. Certains individus demeurent sans bouger au-delà de 24 heures et même jusqu'à 5 jours (Dole, 1965b). Les déplacements au sein du domaine vital, couvrant une superficie variant entre 70 et 500 m², sont peu fréquents et consistent le plus souvent à rejoindre un autre site de repos, situé rarement au-delà de 5 à 10 m. Ces déplacements se font surtout durant la nuit. Les grenouilles recherchent une place aux conditions favorables, et elles s'arrêtent aussitôt que celle-ci est trouvée. Durant et juste après les longues pluies d'été, les grenouilles léopards se dispersent largement sur l'ensemble du territoire, même dans les zones inhabitables, couvrant des distances de 100 m et plus, après quoi, elles retournent dans leur domaine vital (Dole, 1965a).

La migration d'automne se prépare à la fin de septembre alors qu'il se produit une concentration graduelle de grenouilles dans les champs et les marécages près des lacs (Rittschof, 1975). Les grenouilles demeurent actives tant que l'eau demeure assez chaude (Zenisek, 1963). L'hiberna-

tion survient lorsque les conditions climatiques changent radicalement vers la fin du mois d'octobre.

Au nord de la ligne des glaces hivernales, la grenouille léopard hiverne sur le substrat vaseux des étangs ou des rivières, souvent au niveau des déversoirs de lacs (Emery et al., 1972; Merrell, 1977; Nace et Rosen, 1979) où les mouvements de l'eau assurent une certaine oxygénation (Leclair, 1985). Plus ou moins engourdies, elles se déplacent un peu comme en font mention les travaux de Cunjak (1986).

1.3 Habitats

A ce jour, très peu d'études quantitatives, permettant la détermination des exigences environnementales en terme de facteurs précis et la reconnaissance des habitats terrestres utilisés par les quatre espèces de grenouilles, présentes au lac Saint-Pierre, ont été menées. Notons celle de Clark et Euler (1982) qui touche à la portion terrestre de l'habitat de 12 espèces d'amphibiens dont la grenouille verte, la grenouille des bois et le crapaud d'Amérique. Cependant la plupart des auteurs qui se sont intéressés à la biologie des grenouilles ont décrit qualitativement les habitats inventoriés ou ont déterminé l'influence d'un petit nombre de descripteurs.

La grenouille léopard est un occupant permanent des écosystèmes riverains (Brode et Bury, 1984). Au printemps, elle se retrouve sur les aires de reproduction, en périphérie des lacs, dans les étangs, les marécages ou dans les zones d'inondation de rivières (Cook, 1984; Leclair, 1985). L'étang de reproduction typique est un étang temporaire ou permanent (Collins et Wilbur, 1979), d'une profondeur minimale de 1,5 m mais ne supportant aucune population de poisson (Merrell, 1968). Il doit se situer à proximité d'aires d'estivation, montrer un bon équilibre entre l'eau libre et le couvert végétal et avoir une exposition directe aux rayons du soleil. Les berges en pente douce doivent permettre la croissance, en mai, de plantes émergentes (quenouille, carex, sagittaire) sur les 2/3 du pourtour, pour offrir refuge contre les prédateurs et support d'attache pour les oeufs; la végétation submergée doit couvrir près de 50 % de la surface du fond (Hine et al. 1981).

Dans la plaine de débordement du lac Saint-Pierre, ce sont les herbiers à Phalaris arundinacea ou à Lithrum salicaria et les saulaies qui constitueraient les frayères les plus fréquentées (Leclair, 1983, 1985). Après l'éclosion, les têtards ne colonisent pas les champs cultivés inondés situés à proximité des frayères. Ils sont plutôt entraînés de leur lieu de naissance vers les drains primaires lors du retrait naturel des eaux. Ils peuvent demeurer là jusqu'à métamorphose ou remonter les drains secondaires aussi

loin que le permet la présence d'un minimum d'eau. Beaucoup demeurent au fleuve en suivant la ligne de rivage (Leclair, 1983).

En saison estivale, la grenouille léopard se disperse dans les prés et les champs avoisinants, dans les endroits où le sol est visiblement humide (Dole 1965b; Rittschhof, 1975; Cook, 1984). Les bordures de marais et d'étangs, et les terrains ouverts, ayant un couvert herbacé dense, montrent de grandes densités de grenouilles par opposition aux habitats marécageux, broussailleux ou boisés et aux champs récemment coupés (Whitaker 1961). Selon Zenisek (1963), la grenouille léopard utilise également les terres agricoles, mais Hine et collaborateurs (1981) mentionnent que celles-ci ne constituent pas de bons habitats. Whitaker (1961) et Dole (1965b) suggèrent, à partir de leurs observations aux Etats-Unis, que la grenouille léopard est aussi une résidente commune des forêts humides mais qu'elle y est rarement vue à cause de ses habitudes discrètes.

L'habitat préféré des juvéniles selon Hine et al. (1981) contient une végétation variée qui se développe sur une pente faible à partir de l'eau. Les prairies herbeuses très humides procurent un couvert idéal et un bon habitat d'alimentation. Il se caractérise par un couvert moyen ou pauvre de graminées, carex et prêles (Equisetum sp.) seuls ou ensembles sur un substrat humide (Rittschhof 1975).

En ce qui concerne la grenouille verte, son habitat est limité la plupart du temps à la périphérie des plans d'eau peu profonds, permanents ou semi-permanents, tels que le sont les baies, mares, marais, fossés et ruisseaux lents en forêts (Behler et King, 1979; Collins et Wilbur, 1979; Cook, 1984). Les travaux de Clark et Euler (1982), effectués en Ontario, ont montré qu'elle occupe la zone riveraine, modérément perturbée, sur un sol d'acidité intermédiaire. Les fortes densités de grenouilles vertes sont associées à un grand volume de végétation herbacée et à un indice de végétation, relié à sa complexité structurale, plutôt faible. Cette structure est caractéristique des marécages à myrique baumier (Myrica gale), cassandre caliculé (Cassandra calyculata) et à framboisier (Rubus spp.). Les habitats de la grenouille verte se superposent en grande partie à ceux de la grenouille léopard (Whitaker, 1961).

L'habitat estival de la grenouille des bois comprend les forêts humides matures et peu perturbées (par exemple les groupements à peuplier faux-tremble (Populus tremuloides) et ceux à érables argentés (Acer saccharinum), caractérisés par une strate herbacée composée de fougères hygrophyles, mais aussi les marécages à saules (Salix spp.) et les marais herbeux (Roberts et Lewin, 1979; Clark et Euler, 1982; Degraaf et Rudis, 1983; Cook, 1984)). La survie de la grenouille des bois, tout comme celle de la grenouille léopard, n'est pas reliée à la présence d'un point d'eau

permanent. Cependant, si la reproduction a lieu dans un étang permanent, elles s'en éloignent peu durant l'été (Roberts et Lewin, 1979; Haynes et Aird, 1981). La sélection d'un micro-habitat par la grenouille des bois semble relié à l'ombre fait par les arbres, à la structure et à la teneur en eau du substrat et à l'humidité de l'air (Heatwole, 1961; Roberts et Lewin, 1979). Clark et Euler (1982) associent la présence de la grenouille des bois à une occupation faible de l'espace par la végétation herbacée et à une structure végétale complexe incluant quelques arbres et beaucoup d'arbustes, sur un sol modérément acide.

Finalement, le crapaud d'Amérique montre l'habitat le plus diversifié à partir des prés herbeux où il y a suffisamment d'humidité, de couvert et de nourriture, jusqu'aux forêts conifériennes (Behler et King, 1979; Degraaf et Rudis, 1983; Cook, 1984). Les crapauds sont connus comme étant des amphibiens plutôt terrestres, ils sont dépendants du milieu aquatique seulement durant la période de reproduction et peuvent se retrouver, par la suite, fort loin d'un point d'eau. Sur le plan structural, Clark et Euler (1982) ont souligné son association avec un couvert muscinal important, une grande diversité herbacée et une perturbation limitée de l'habitat.

1.4 Relations biotiques

L'éthologie comparée de la grenouille léopard et de la grenouille verte qui coexistent dans de nombreux habitats, suggère que ces deux espèces entrent en compétition (Walker, 1946; Boice et Williams, 1971). Whitaker (1961) mentionne que les contenus stomacaux de populations sympatriques de ces deux espèces diffèrent peu. Collins et Wilbur (1979) ont démontré une association positive dans le choix des habitats de reproduction entre R. pipiens, R. clamitans, Hyla versicolor et Bufo americanus et font mention d'une diminution importante des populations de grenouilles léopards en même temps qu'une augmentation du nombre de grenouilles vertes. La superposition des périodes larvaires chez les amphibiens sympatriques cause une compétition larvaire et des interactions prédateur-proie (Morin, 1983) dont les effets sur la taille et le temps de métamorphose ont été démontrés pour la grenouille léopard versus la grenouille des bois par DeBenedictis (1974). La stratégie adaptative et la survie de l'espèce en sont influencées (Collins et Wilbur, 1979; Morin, 1986)

Le régime alimentaire de la grenouille léopard se compose de Coléoptères, de Mollusques, d'Arachnides, d'Homoptères, d'Hémiptères, d'Hyménoptères et d'une diversité de larves d'insectes. L'espèce est opportuniste (Whitaker, 1961) et la diversité du régime alimentaire reflète davantage

une disponibilité spatiale (Vallière, 1980) ou temporelle (Linzey, 1967) des proies qu'une préférence (Leclair et Baribeau, 1982). La relation entre la densité de grenouille et l'abondance des proies dans les différents habitats colonisés par les grenouilles léopards n'est pas connue mais Kilby (1945 in Whitaker, 1961) mentionne que le couvert végétal dense et l'abondance de nourriture sont les facteurs responsables des grandes densités de grenouilles léopards observées en certains endroits.

Les têtards occupent une position unique dans la chaîne alimentaire parce qu'ils se nourrissent sur le fond des étangs et des lacs, recyclant ainsi des éléments nutritifs qui autrement resteraient inaccessibles (Culley et Gravois, 1970). Entre autre, l'habileté des têtards à réduire les populations de certaines espèces d'algues bleues non disponibles comme alimentation pour les autres vertébrés a été démontrée par Seale (1980).

La grenouille léopard est la proie de nombreux animaux dont l'achigan, le raton laveur, le héron, la couleuvre et le ouaouaron. L'introduction de ce dernier en maints endroits aux Etats-Unis est reconnue comme un facteur associé au déclin de la grenouille léopard (Hammerson, 1982; Hayes et Jennings, 1986). Les principaux prédateurs des têtards sont les larves d'Odonates et de Dytiques, les tortues, les sangsues, certains canards et les ouaouarons (Mélançon, 1961; Leclair

et Baribeau, 1982)). Hamilton (1948, in Rittschof, 1975) a également observé que les grenouilles vertes consommaient les grenouilles léopards nouvellement métamorphosées en grand nombre au moment de leur émergence.

Hayes et Jennings (1986) ont fait la revue des autres agents pouvant expliquer le déclin des populations de ranidés. Notons, entre autres, les infections bactériennes, spécialement Aeromonas hydrophila responsable de la maladie des pattes rouges (Ewing et al., 1961), et les infections virales (Nace et al., 1974). Certains travaux (Mauck et Olson, 1976) supportent l'hypothèse d'une intoxication à l'Atrazine ou à d'autres pesticides couramment utilisés dans les secteurs agricoles environnant les habitats à grenouilles. Les précipitations acides (Tome et Pough, 1982; Pierce, 1985), et la perturbation des habitats (Clark et Euler, 1982; Brode et Bury, 1984) sont aussi fréquemment évoquées. Cependant, les travaux de Hine et collaborateurs (1981) portant sur les causes du déclin observé chez les populations américaines et canadiennes de la grenouille léopard n'ont pas permis d'isoler un de ces facteurs comme étant le principal responsable de la chute des populations observée au sein des différents habitats inventoriés.

CHAPITRE II

CADRE BIOPHYSIQUE

2.1 Situation générale

Le lac Saint-Pierre est situé à quelque 30 km en amont de Trois-Rivières et couvre une superficie d'environ 300 km² entre Bertier-Sorel, Pointe-du-Lac et Nicolet. Il constitue un élargissement du fleuve Saint-Laurent, dernier vestige de la mer de Champlain. Le retrait de cette mer intérieure qui remonte à plus de 11 000 ans (MacPherson, 1966), s'est accompagné du dépôt d'immenses quantités de sédiments (sable, limons, argile) formant des terrasses. La plaine alluviale actuelle qui date du dernier millénaire, est constituée de dépôts argilo-sableux récents et montre une pente topographique faible.

La caractéristique principale du lac Saint-Pierre demeure l'importance de son débordement au printemps, ce qui confère aux habitats humides, favorables à la dispersion des grenouilles léopards, une dimension exceptionnelle (M.L.C.P., 1983; Tessier et al. 1984).

Le régime hydrographique du fleuve Saint-Laurent dont dépend la périodicité des inondations qui affectent les basses terres du lac Saint-Pierre est de type nival bien caractérisé. Les crues principales sont dues à la fonte des neiges sur l'ensemble du bassin versant du fleuve Saint-Laurent et ont lieu entre le début mars et la fin juin. On observe aussi des crues en automne où même parfois en été à la suite de pluies abondantes (Maire et al., 1976). La zone littorale du lac Saint-Pierre est soumise à l'influence d'une marée d'eau douce à peine perceptible de 15 cm d'amplitude (Le Groupe Dryade, 1983).

La région du lac Saint-Pierre enregistre une température moyenne annuelle (1951-1980) de 4,1°C avec des moyennes mensuelles variant de -13,2°C pour janvier à 19,2°C pour juillet (Environnement Canada, 1982). La durée de la saison de végétation est de 200 jours (Grandtner, 1966). Les précipitations moyennes annuelles sont assez constantes d'année en année et atteignent près de 1000 mm dont le quart environ sous forme de neige.

Notre étude a été menée sur la rive nord du Lac Saint-Pierre, à l'intérieur d'une bande large d'environ 900 m et s'étirant sur 30 km de longueur (72° 44' à 73° 00' Ouest, 46° 13' à 46° 17' Nord) (figure 1). Ce territoire est traversé par l'autoroute 40 qui relie Montréal et Québec. Les

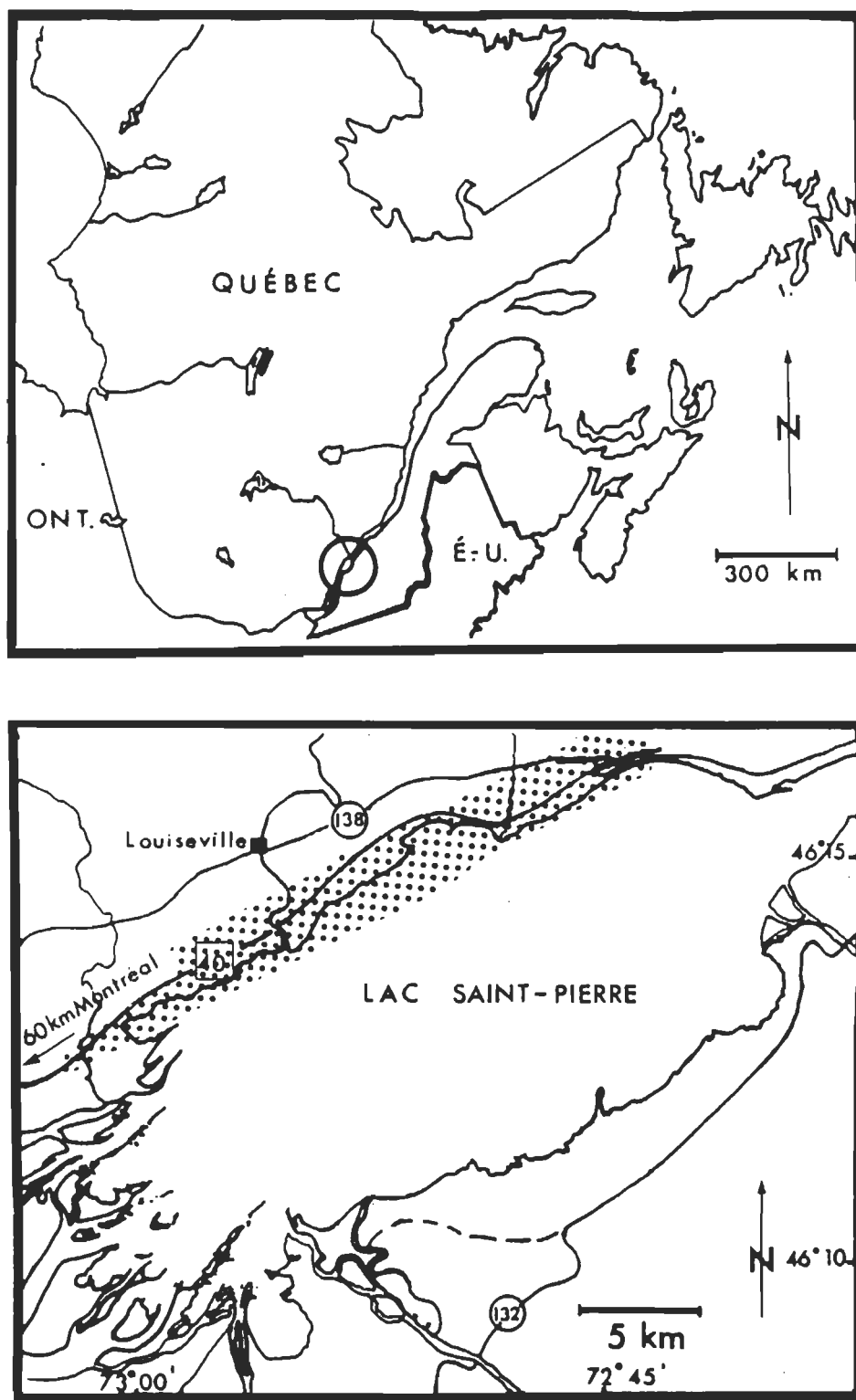


Figure 1. Situation géographique générale de la région d'étude (en haut) et localisation de la zone d'échantillonnage par rapport au lac Saint-Pierre, Québec (en bas).

terrains limitrophes sont principalement agricoles mais on y rencontre quelques habitations secondaires.

La présence sur ce territoire de nombreuses baies, canaux de drainage, ruisseaux, rivières, étangs aménagés pour la sauvagine et étangs naturels est favorable à la reproduction des anoues et facilitent leur dispersion estivale tout en servant de voie de pénétration en milieu terrestre. La récurrence des inondations sur l'ensemble des terres échantillonnées est de un à cinq ans (Lapointe, 1983).

2.2 La végétation

La région étudiée appartient à la zone des forêts tempérées froides, à la ceinture de la forêt décidue et au domaine de l'érablière laurentienne (Grandtner, 1966). Plus précisément, les milieux riverains sont caractérisés par l'érablière alluviale à érable argenté (Acer saccharinum) (Maire, 1978).

La végétation présente sur le territoire couvert par notre étude a été cartographiée récemment par Tessier et Caron (1980) et par Denis Jacques Enr. (1986) selon deux approches distinctes. Les premiers auteurs ont identifié et décrit, à l'aide de la méthode de Braun-Blanquet (1964) 12 groupements végétaux typiques (échelle 1:20 000). Huit font partie de la zone exondée pendant l'été: les groupements semi-aquatiques à Sparganium eurycarpum et Potentilla

palustris, à Calamagrostis canadensis et Phalaris arundinacea; les groupements forestiers à Salix nigra et Salix lucida, à Salix gracilis (petiolaris), à Ulmus americana, à Acer saccharinum, Fraxinus pennsylvanica et Ulmus americana; les prairies fauchées à Phleum pratense et Agropyron repens; et les prairies abandonnées à Solidago canadensis et Aster simplex.

L'autre cartographie de la végétation des basses terres du lac Saint-Pierre est de type stationnelle (1: 10 000) et utilise le système de classification des terres humides du Québec de Jacques et Hamel (1982). Les principales unités végétales exondées sont: les marais peu profonds à Typha latifolia, à Spharganium eurycarpum; les prairies humides à Calamagrostis canadensis, à Phalaris arundinacea, à Carex lacustris; les marécages arbustifs à Salix spp., à Spiraea latifolia; les marécages arborés à Acer saccharinum, à Salix amygdaloides; les milieux terrestres herbacés et arbustifs.

Du point de vue physionomique, six types d'habitat sont touchés par notre étude. Cette classification préliminaire des habitats aide à regrouper les stations aux fins de certaines analyses. Les marais riverains correspondent à des marais peu profonds dominés par de grandes plantes herbacées émergentes dont la couverture varie de 75% à 100%. La profondeur d'eau peut atteindre un mètre pendant les crues et baisse jusqu'à la fin de l'été exposant la surface qui

demeure cependant saturée d'eau (Jacques et Hamel, 1982). Les marécages sont des terres humides boisées (plus de 25% de recouvrement par les arbustes ou les arbres) où une eau de surface stagnante ou à écoulement lent apparaît saisonnièrement ou persiste parfois (Jacques et Hamel, 1982). Les prairies humides se caractérisent par une couverture herbacée fermée, surtout du type graminéoïde avec peu ou pas d'ouvertures remplies d'eau. La surface est exondée sauf lors des crues mais le substrat demeure saturé d'eau (Jacques et Hamel, 1982). Finalement les champs abandonnés ouverts ou buissonnants peuvent subir une inondation durant une courte période de temps mais leur sol ne demeure pas saturé d'eau. Les champs ouverts ont été abandonnés récemment et sont occupés par une végétation herbacée, principalement des graminées et des composées. Les champs buissonnants pour leur part ont été abandonnés depuis une dizaine d'années et présentent une strate arbustive composée d'espèces pionnières comme les peupliers et les saules.

2.3 Choix des sites d'échantillonnage

Une première sélection des sites d'échantillonnage potentiels a été réalisée à l'aide des cartes de la végétation présentées ci-haut. Une douzaine de communautés végétales typiques basées sur le type de dominance (espèce dominante de la strate supérieure) (Jacques et Hamel, 1982) ont été identifiées. Les milieux suffisamment secs pour permet-

tre l'installation de nos systèmes de capture, localisés à partir de la végétation présente, ont été répertoriés. Une visite sur le terrain a permis le choix final d'une trentaine de stations d'échantillonnage sur la base de leur représentativité de l'ensemble de la diversité des habitats présents sur la rive nord du lac Saint-Pierre. Chaque station devait présenter une surface homogène minimale de 2 500 m². L'accessibilité physique et le degré d'inondation sont les seuls autres critères pris en compte lors de la localisation des stations.

La répartition des stations selon leur physionomie ou forme de dominance et les espèces dominantes et co-dominantes de chaque station sont données au tableau 1.

La localisation précise des 30 stations d'échantillonnage, regroupées en quatre secteurs (Maskinongé, Louiseville, Yamachiche et Pointe-du-Lac), est fournie à l'annexe 1.

Tableau 1
Présentation de la physionomie des stations d'échantillonnage
et des espèces végétales principales.

STATIONS	TYPES D'HABITAT	CODES	ESPECES DOMINANTES ET CO-DOMINANTES
1	Champ abandonné ouvert	O	<i>Solidago canadensis</i> , <i>Aster umbellatus</i>
2	Champ buissonnant	B	<i>Populus tremuloides</i> , <i>Spiraea latifolia</i>
3	Marécage arborescent	F	<i>Acer saccharinum</i> , <i>Laportea canadensis</i>
4	Marais riverain	M	<i>Sparganium eurycarpum</i> , <i>Scirpus fluviatilis</i>
5	Marécage arbustif	S	<i>Spiraea latifolia</i> , <i>Onoclea sensibilis</i>
6	Prairie humide	P	<i>Calamagrostis canadensis</i> , <i>Phalaris arundinacea</i>
7	Champ abandonné ouvert	O	<i>Solidago rugosa</i> , <i>Aster umbellatus</i>
8	Marécage arborescent	F	<i>Acer saccharinum</i> , <i>Laportea canadensis</i>
9	Prairie humide	P	<i>Carex lacustris</i> , <i>Lythrum salicaria</i>
10	Marécage arborescent	F	<i>Salix amygdaloides</i> , <i>Laportea canadensis</i>
11	Prairie humide	P	<i>Typha latifolia</i> , <i>Onoclea sensibilis</i>
12	Marécage arbustif	S	<i>Salix</i> spp., <i>Myrica gale</i>
13	Prairie humide	P	<i>Calamagrostis canadensis</i>
14*	Marécage arbustif	S	<i>Salix petiolaris</i> , <i>Phalaris arundinacea</i>
15	Marais riverain	M	<i>Sparganium eurycarpum</i> , <i>Equisetum fluviatile</i>
16*	Prairie humide	P	<i>Phalaris arundinacea</i>
17	Champ buissonnant	B	<i>Populus tremuloides</i> , <i>Spiraea latifolia</i>
18*	Prairie humide	P	<i>Carex lacustris</i> , <i>Lythrum salicaria</i>
19	Champ buissonnant	B	<i>Salix</i> ssp., <i>Spiraea latifolia</i>
20	Champ abandonné ouvert	O	<i>Solidago canadensis</i> , <i>Aster umbellatus</i>
21	Champ abandonné ouvert	O	<i>Phleum pratense</i> , <i>Agrostis alba</i>
22	Prairie humide	P	<i>Calamagrostis canadensis</i> , <i>Phalaris arundinacea</i>
23	Marécage arbustif	S	<i>Salix</i> ssp., <i>Rorippa amphibia</i>
24	Marais riverain	M	<i>Sparganium eurycarpum</i> , <i>Sagittaria latifolia</i>
25	Marécage arborescent	F	<i>Acer saccharinum</i> , <i>Populus deltoides</i>
26	Marécage arbustif	S	<i>Salix</i> ssp., <i>Spiraea latifolia</i>
27*	Marécage arborescent	F	<i>Acer saccharinum</i> , <i>Onoclea sensibilis</i>
28*	Marais riverain	M	<i>Sparganium eurycarpum</i> , <i>Rorippa amphibia</i>
29	Prairie humide	P	<i>Carex lacustris</i> , <i>Lythrum salicaria</i>
30*	Prairie humide	P	<i>Calamagrostis canadensis</i> , <i>Lythrum salicaria</i>

* Stations non opérées au mois de mai.

CHAPITRE III

MATERIEL ET METHODES

3.1 Dates d'échantillonnage

Les travaux sur le terrain se sont déroulés du 1^{er} mai au 8 octobre 1987. Les stations d'échantillonnage ont été mises en opération pour une période d'au moins dix jours par mois entre mai et octobre et ont alors été visitées tous les deux jours. Lors de la première période d'échantillonnage qui eut lieu du 12 au 21 mai, 24 stations étaient en opération, les six autres stations étant encore inondées où inaccessibles par voie terrestre. Lors de quatre autres périodes de capture, qui se sont déroulées respectivement du 10 au 19 juin, du 10 au 21 juillet, du 10 au 19 août et du 19 septembre au 8 octobre, les 30 stations étaient opérationnelles.

Cette stratégie d'échantillonnage constituée de plusieurs périodes de captures de courtes durées (minimum dix jours consécutifs) peut donner une meilleure estimation de l'abondance des populations de grenouilles qui utilisent un habitat (Bury et Raphael, 1983) tout en fournissant des informations complémentaires concernant le patron saisonnier d'occupation des habitats (Clawson et al., 1984) ou une dif-

férenciation temporelle de la niche occupée par les différentes cohortes (recrue, juvénile, adulte) de la population (Rittschof, 1975).

La segmentation de l'échantillonnage dans le temps nous permet également de suivre l'évolution saisonnière de la structure de la végétation et des paramètres abiotiques afin de déterminer la période offrant le meilleur diagnostique de la présence des anoues dans un habitat. La réalisation de modèles distincts dans le temps fournit de façon opportune l'occasion d'observer des facteurs de sélection de l'habitat spécifiques à une période de l'été.

3.2 La technique d'échantillonnage

Le système de capture utilisé est composé de 12 pièges tunnels répartis de part et d'autre de deux clôtures de dérive en polyéthylène de 15 m de longueur et 60 cm de hauteur, disposées à angle droit (figure 2). La base des clôtures a été enfouie à une dizaine de centimètres dans le sol. De la terre ou de la litière a été déposée dans l'ouverture des pièges pour créer un passage naturel vers l'entrée et protéger du même coup les grenouilles capturées contre la dessiccation. Chaque station d'échantillonnage a été localisée au centre d'une zone homogène, du point de vue floristique, d'une surface minimale de 2500 m².

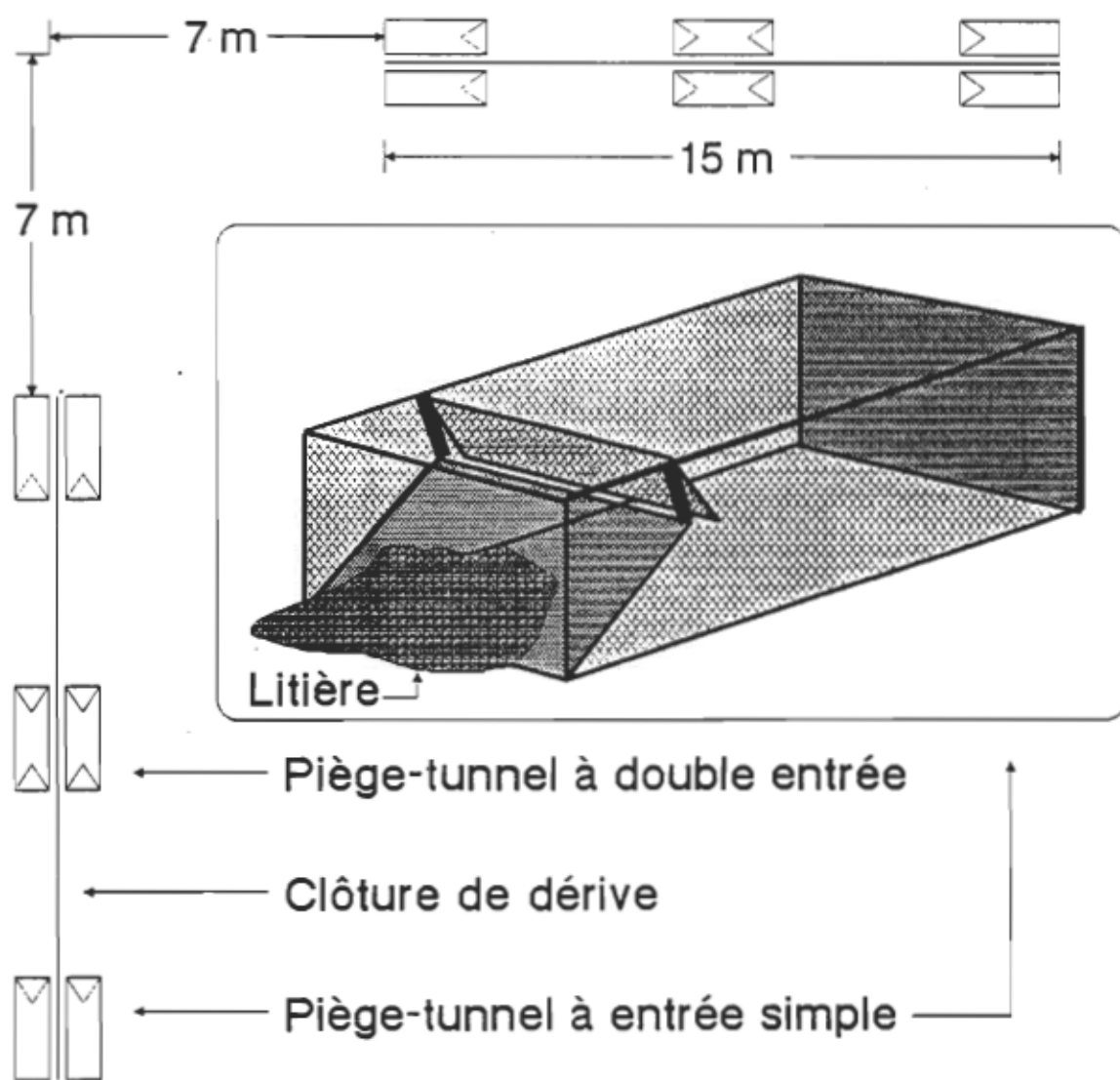


Figure 2. Schéma du système de capture.

Cette méthode quantitative d'échantillonnage a été développée pour l'étude de la richesse des communautés de microvertébrés (Gibbons et Semlitsch, 1981; Vogt et Hine, 1982; Bury et Raphael, 1983). Elle offre l'avantage de s'adapter à tous les types d'habitat terrestre (Clawson et al., 1984). Elle permet l'estimation de plusieurs traits de la démographie et de l'histoire naturelle des populations (Gibbons et Semlitsch, 1981), de même que la caractérisation des habitats et leur comparaison sur une base homogène (Campbell et Christman, 1982). Les méthodes relatives comme celle que nous avons adoptées sont particulièrement utiles pour comparer des populations dans différentes stations (Seber, 1973). Cependant, l'analyse des variations d'abondance absolue des populations de grenouilles et des facteurs responsables de ces variations ne peut être abordée par ces méthodes.

Nous avons noté, pour chaque grenouille capturée, la date, le numéro de la station, l'espèce, la direction de la capture selon sa provenance et la présence d'une marque de recapture, la longueur urostyle-museau à l'aide d'un pied à coulisse précis à 0,1 mm, la classe d'âge (recrue, juvénile, adulte) et le sexe des adultes. Les grenouilles ont été marquées par amputation du quatrième doigt d'une patte arrière et remises en liberté à quelques mètres de l'autre côté de la clôture. Les phalanges coupées ont été conservées dans l'alcool (70%) en vue d'études démographiques ultérieures à

l'aide de techniques squelettochronologiques (Leclair et Castanet, 1987).

3.3 Descripteurs de l'habitat

La mise en évidence et la description des types d'environnement favorables à une espèce donnée par les techniques numériques pose le problème du choix des paramètres à mesurer étant donné la multitude des facteurs environnementaux, de leurs variations et de leurs interactions (Guinochet, 1973). Un tel choix implique l'immixtion d'une certaine dose de subjectivité, que nous avons voulu limiter par l'utilisation de quatre critères de sélection des descripteurs à considérer (Green, 1971). a) Le paramètre a vraisemblablement un effet sur les grenouilles, a été mentionné comme tel dans la littérature ou est corrélé avec un paramètre qui satisfait ces conditions, b) le paramètre est facile à échantillonner et à mesurer sur le terrain ou en laboratoire, c) il varie peu ou pas du tout au cours d'une période d'échantillonnage, d) il décrit un facteur de l'environnement que nous supposons directement en contact avec l'organisme étudié.

De plus, une étude de la sélection de l'habitat requiert de travailler avec une vision écosystématique de l'environnement puisqu'une dimension de la niche occupée par une espèce

peut être une combinaison de deux ou plusieurs paramètres mesurables (Green, 1971).

A chacune des stations, nous avons mesuré ou évalué 39 descripteurs quantitatifs ou semi-quantitatifs. Ceux-ci se divisent en deux groupes selon qu'ils aient été mesurés à une seule occasion durant l'été (descripteurs constants, tableau 2) ou qu'ils aient été mesurés pendant ou juste après chacune des périodes de capture de grenouilles (descripteurs mensuels, tableau 3). Dans le premier cas, leur variation saisonnière est nulle ou relativement faible par rapport à la variation entre les stations tandis que dans le second, les changements saisonniers sont possiblement importants.

3.3.1 Descripteurs spatiaux

Nous avons vu au chapitre I que les besoins en terme d'habitat chez les grenouilles sont complexes et nécessitent la proximité d'aires favorables à la reproduction, à l'hivernation et à l'alimentation estivale (Leclair, 1985). La présence d'eau libre pour la régulation hydrique des amphibiens est une composante régulière de leur habitat quoique Rittschof (1975) note que la présence d'un point d'eau permanent à proximité n'est pas essentiel pour Rana pipiens dans la sélection de son habitat d'été. La présence de bordure (ligne de partage entre deux biotopes différents) mérite également une attention particulière par l'influence réci-

Tableau 2
Identification des descripteurs constants
de l'habitat et des abréviations utilisées.

DESCRIPTEURS CONSTANTS	ABREVIATIONS
Distance au milieu ouvert (m)	DOUVERT
Distance au milieu fermé (m)	DFERME
Distance au marais riverain (m)	DMARAIS
Distance au milieu humain (m)	DHUMAIN
Distance au point d'eau permanent (m)	DPTEAUP
Hauteur par rapport à la ligne du rivage (m)	ALTREL
pH-eau du sol	PH
Pourcentage de sable (%)	SABLE
Pourcentage de limon (%)	LIMON
Pourcentage d'argile (%)	ARGILE
Pourcentage de sol nu (%)	SOLNU
Pourcentage de recouvrement par la litière (%)	LITIERE
Pourcentage de recouvrement par la mousse (%)	MOUSSE
Pourcentage de recouvrement par le bois mort (%)	BOISMORT
I. a-d' pour la strate arborescente (diam. \geq 10 cm)	ARBRE
I. a-d pour la strate arbustive haute (haut. \geq 2 m)	ARBUSTE
I. a-d pour la strate arbustive basse (haut. $<$ 2 m)	BUISSON
Surface terrière (m ²)	SURFTER
Nombre d'espèce arborescente (diamètre \geq 10 cm)	NSPARBRE
Nombre d'espèce arbustive haute et basse	NSPARBUS
Nombre d'espèce herbacée	NSPHERB
Aire minimale (m ²)	AIREMIN

1 I.a-d: Indice d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1964)

Tableau 3
Identification des descripteurs de l'habitat mesurés
mensuellement et des abréviations utilisées.

DESCRIPTEURS MENSUELS	ABREVIATIONS
Profondeur de la nappe phréatique (cm)	NAPPHRE
Distance au point d'eau temporaire (m)	DPTEAUT
Pourcentage d'humidité du sol (%)	H°SOL
Température de la surface du sol (Σ écarts, °C)	T°SOL
Pourcentage de recouvrement herbacé (%)	COUVHERB
Épaisseur de litière (cm)	EPAILIT
Hauteur du couvert herbacée (cm)	HAUTHERB
I. Fox ¹ pour la végétation entre 0 et 20 cm	PHOT20
I. Fox pour la végétation entre 20 et 50 cm	PHOT50
I. Fox pour la végétation entre 50 et 100 cm	PHOT100
I. Fox pour la végétation herbacée au-dessus de 100 cm	PHOT+
I. Fox pour le couvert arbustif et arborescent	PHOTCOU
I. a-d ² pour les herbacées graminoides de + de 100 cm	HHG
I. a-d pour les herbacées étalées de + de 100 cm	HHL
I. a-d pour les herbacées graminoides entre 20 et 100 cm	HMG
I. a-d pour les herbacées étalées entre 20 et 100 cm	HML
I. a-d pour les herbacées ayant moins de 20 cm de hauteur	HBASSE

1 I. Fox: Indice photométrique de Fox (1979) quantifiant le volume occupé par la végétation.

2 I. a-d: Indice d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1964)

proque que peuvent avoir les habitats ainsi juxtaposés en terme de couvert de fuite, de protection micro-climatique ou de terrain de chasse. La présence d'élément extrinsèque au domaine naturel (route, champ agricole) peut également influencer sur la distribution des grenouilles (Beebee, 1977; Clark et Euler, 1982).

Nous avons donc mesuré la distance de nos stations à six éléments du paysage soit: a) le marais riverain (DMARAIS), le plus proche point d'eau permanent (DPTEAUP), le plus proche point d'eau temporaire (DPTEAUT), l'élément humain le plus près (DHUMAIN), le milieu ouvert (DOUVERT) et le milieu fermé (DFERME). Les distances de moins de 500 m ont été mesurées sur le terrain avec un enregistreur de distance à fils perdu de marque topofils tandis que les distances plus longues ont été mesurées avec une règle graduée sur une carte de la végétation à l'échelle 1:10 000 (Denis Jacques Enr., 1986).

3.3.2 Descripteurs physiographiques

L'humidité du substrat est le facteur limitant la distribution des amphibiens en milieu terrestre le plus évident (Dole, 1965b, 1971; Rittschof, 1975; Robert et Lewin, 1979; Clark et Euler, 1982). Ce descripteur, très changeant dans le temps, est cependant l'intégrateur d'un ensemble de facteurs stables de l'habitat tel que la granulométrie, la qualité du drainage, la pente et d'un ensemble de

facteurs inconstants ou aléatoires tel que la profondeur de la nappe phréatique, le couvert végétal et les conditions climatiques momentanées. Ces dernières dont traitent déjà plusieurs travaux (Rittschof, 1975; Bider et Morrison, 1981), sont relativement homogènes sur l'ensemble de notre aire d'étude et ont été exclues de nos travaux sur l'habitat.

Comme les grenouilles demeurent longtemps en contact direct avec le sol, la température du sol et sa composition chimique sont aussi des paramètres potentiellement liés à la sélection de l'habitat. Il est connu que les amphibiens sont capables de détecter par la peau certains changements chimiques du sol tel que le pH (Mushinsky, 1975). Par ailleurs, la vitesse de réaction dont dépend la survie des individus, est reliée, chez les ectothermes, à la température extérieure (Putnam et Bennett, 1981).

Concernant l'assèchement du substrat, nous avons mesuré le pourcentage moyen d'humidité du sol (H^0SOL) à partir de trois prélèvements sur le terrain pendant une même période d'échantillonnage. Le pourcentage d'humidité des échantillons de sol préalablement pesés, a été calculé après séchage à l'étuve à 80°C pendant 24 heures. La profondeur de la nappe phréatique (NAPPHRE) a été évaluée aussi à trois reprises pendant chaque période, à l'aide d'un mètre gradué et d'un piezomètre enfoncé à un mètre de profondeur.

L'élévation par rapport au marais riverain (ALTREL) est un autre descripteur associé à l'humidité du substrat ou à la durée de l'inondation. Cette altitude relative a été mesurée avec un altimètre Keuffel et Essel qui transforme les différences de pression atmosphérique en altitude.

La texture du substrat dont dépend pour une grande part la circulation de l'eau dans le sol (Ramade, 1984) a été déterminée à l'aide de la méthode de Bouyoucos (1936). Les fractions granulométriques (SABLE, LIMON, ARGILE) sont exprimées en pourcentage. Le pH-eau (volume 1:1) du sol (PH) fut mesuré au laboratoire avec un pH-mètre Fischer de précision 0,01. Les échantillons de terre pour ces analyses ont été prélevés avec un carottier dans les 15 premiers centimètres du sol.

Finalement la température du sol a été mesurée à chaque visite sur le terrain avec un thermomètre de sol ($\pm 0,05^{\circ}\text{F}$). L'indice de température utilisé ($T^{\circ}\text{SOL}$) est la sommation (cinq lectures par période) des écarts à la moyenne journalière de toutes les stations.

3.3.3 Descripteurs inhérents à la végétation

La végétation est la composante la plus évidente de l'environnement d'une espèce animale. Il est connu que la diversité structurale et floristique contribue à la réalisa-

tion d'un grand nombre de niches écologiques. Ainsi, les caractéristiques reliées à la végétation reviennent fréquemment dans la littérature comme facteurs déterminants de la présence des anoures en milieu terrestre. Le couvert herbacé (Whitaker 1961; Dole 1965a), sa hauteur (Loman 1978), les espèces qui le composent, sa diversité, le volume occupé à chaque strate (Clark et Euler 1982), et la présence de strates arbustive (Beebee 1977) et arborescente (Heatwole 1961) en sont des exemples. Dole (1965, 1967, 1968) mentionne que l'épaisseur de litière au sol est aussi un paramètre potentiel de sélection de l'habitat chez la grenouille léopard parce qu'elle limite le contact direct avec le substrat humide.

Les phytosociologues en général sont d'opinion qu'une connaissance complète des associations végétales est le moyen le plus efficace de diagnostiquer les habitats (Braun-Blanquet, 1964; Guinochet, 1973; Long, 1974). Ce type d'étude néglige cependant les relations fonctionnelles entre l'espèce animale et son habitat. Pour notre part, nous avons délaissé la taxonomie des associations et des espèces végétales au profit de mesures synthétiques de la structure de la végétation.

En premier lieu, nous avons évalué, à l'intérieur d'un quadrat de 25 m², le pourcentage de recouvrement du sol par la litière (LITIERE), le bois mort (BOISMORT), la mousse (MOUSSE) et la proportion de sol minéral dépourvu de matière

organique (SOLNU). Nous considérons que la sommation de ces quatre valeurs constitue un recouvrement égal à 100 %. De la même façon, nous avons évalué le recouvrement total de la végétation herbacée (COUVHERB). Dans le cas de ce type d'évaluations visuelles, deux évaluateurs indépendants ont effectué les relevés et la moyenne a été utilisée.

L'épaisseur moyenne de la litière (EPAILIT) et la hauteur moyenne du couvert herbacé (HAUTHERB) ont été mesurées à l'aide d'une règle graduée. Cinq mesures ont été prises à chaque période, une au centre et les autres dans chaque coin du quadrat de 25 m².

La structure verticale ou le volume stratifié de la végétation dans chaque quadrat a été calculé à l'aide de l'indice photométrique de Fox (1979), mis au point pour l'étude de l'habitat des petits mammifères. Cet indice photométrique (V_x) exprimé par la formule suivante,

$$V_x = \frac{\ln (I_a / I_b)}{H_{(b-a)}}$$

traduit la quantité de végétation présente dans une strate de la végétation dont l'épaisseur est $H_{(b-a)}$, et où les intensités lumineuses I_a et I_b sont lues respectivement immédiatement au-dessus et au-dessous de la strate considérée.

Les lectures, effectuées aux mêmes endroits que les mesures de la litière, ont été prises avec un posemètre de marque Sékonic (modèle L-28) à 0, 20, 50, et 100 cm du sol, au-dessus de la strate herbacée et presque simultanément en milieu ouvert pour évaluer l'importance de la fermeture du couvert forestier lorsque celui-ci était présent. Les descripteurs PHOT20 à PHOTCOU sont la moyenne des cinq indices indépendants calculés pour chaque strate.

Simultanément, nous avons utilisé les classes d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1964) pour quantifier la physionomie de la végétation. Huit types physionomiques ont été définis. Les descripteurs ARBRE, ARBUSTE et BUISSON font partie des descripteurs constants (tableau 2), les cinq autres, HHG, HHL, HMG, HML et HBAS sont liés à la végétation herbacée et varient fortement au cours de la saison (tableau 3). Les cinq derniers descripteurs n'ont pas été notés à la période 3. Le recouvrement de la végétation a été évalué sur des surfaces de 400 m² pour les arbres, 100 m² pour les arbustes et 25 m² pour les herbacées.

La surface terrière totale sur une surface de 400 m² (SURFTER), qui représente aussi un indice de recouvrement (Schemnitz, 1980) pour les stations forestières, a été calculée à l'aide des mesures prises avec un pied à coulisse.

Finalement, nous avons recensé toutes les espèces herbacées (NSPHERB), arbustives (NSPARBUS) et arborescentes (NSPARBO) à l'intérieur d'un quadrat de 400 m² pour obtenir une mesure de la richesse spécifique des habitats. Nous avons aussi évalué l'aire minimale d'échantillonnage (AIRE-MIN) à l'aide de la méthode graphique de Braun-Blanquet (1964) pour avoir un indice d'homogénéité du milieu.

3.4 Traitements statistiques des données

La diversité des données recueillies nous a obligé à utilisé une panoplie de méthodes analytiques. En premier lieu, nous avons traité les fréquences de captures observées pour les différents types d'habitat, périodes d'échantillonnage, classes d'âge et directions de capture à l'aide de tests de khi-carré et de tableaux de contingence.

L'analyse paramétriques des données exige que les descripteurs répondent à une distribution normale. Nous avons vérifié l'hypothèse de normalité de chacun d'eux à l'aide du test d'adéquation de Kolmogorov-Smirnov. Des transformations racinaires ont permis à certains descripteurs de rencontrer cette condition. Les descripteurs dont la distribution ne répondait toujours pas à la normalité, ont été retirés des analyses multivariabiles.

La sélection d'une période témoin unique, pour la réalisation de modèles généraux à l'aide des descripteurs mesurés périodiquement, et des descripteurs constants, a été orientée par l'analyse de variance (ANOVA) suivie des comparaisons multiples de Student-Newman-Keuls, ou du test non-paramétrique de Kruskal-Wallis associé aux comparaisons des rangs moyens, selon la nature des descripteurs. Cette dernière procédure a également servi à identifier les descripteurs qui montrent des différences significatives ($P \leq 0.05$) pour les trois groupes de stations que nous avons établie a posteriori, en fonction du nombre total de captures de grenouilles léopards.

Concernant les analyses univariées, nous avons aussi utilisé les corrélations de Pearson (variables quantitatives) ou de Spearman (variables semi-quantitatives) pour mesurer les liaisons existantes entre deux descripteurs aléatoires. Dans les cas où le descripteur indépendant expliquait une part significative de la variation de la variable dépendante (nombre de captures), nous avons effectué une régression simple pour mieux rendre compte de la liaison.

La plus grande part de notre interprétation des résultats repose sur trois types d'analyse multidimensionnelle. Ces méthodes respectent la nature des données écologiques qui sont fortement interreliées, et elles permettent d'en dégager

la structure sur laquelle portera les conclusions (Legendre et Legendre, 1984).

La première approche est une ordination en espace réduit à l'aide de l'analyse en composante principale (ACP). Celle-ci nous informe de l'importance des descripteurs dans la distribution des stations d'échantillonnage au sein de l'espace multidimensionnel. A cause de l'hétérogénéité des descripteurs mesurés, nous avons extrait les composantes principales à partir d'une matrice de corrélation. Une ACP menée sur 22 descripteurs a servi à définir les différences structurales importantes entre les habitats échantillonnés.

L'interprétation des résultats a été facilitée par la réalisation d'un modèle de classification des habitats, selon les taux de captures, à l'aide de l'analyse discriminante (AD). Celle-ci établit la probabilité d'appartenance d'un objet à un groupe et permet de prédire l'attribution à celui-ci, grâce à la contribution d'un petit nombre de descripteurs. Le modèle discriminant a été validé par simulation aléatoire.

Finalement des analyses en régressions multiples de type pas-à-pas ont été réalisées. Cette analyse est la meilleure pour spécifier les effets combinés des descripteurs de l'habitat sur la densité d'une espèce faunique (Legendre et Legendre, 1984). Il est à noter que lorsque le nombre de descripteurs inclus au modèle se rapproche du nombre d'obser-

ventions, le pourcentage d'explication (r^2) augmente pour des raisons purement géométriques. C'est pourquoi, les r^2 présentés dans ce travail sont des valeurs corrigées qui tiennent compte de ce phénomène.

Mentionnons que l'interprétation des modèles multivariés doit tenir compte de la combinaison des descripteurs qui les composent et non pas en les considérant un à un séparément (Scherrer, 1984). L'analyse numérique des données a été complétée à l'aide du logiciel SPSS (Statistical Package for the Social Science; Nie et al., 1975) suivant les recommandations données par Zar (1974), Legendre et Legendre (1984) et Scherrer (1984).

CHAPITRE IV

RESULTATS

4.1 Résultats de capture

Un total de 803 amphibiens représentant les quatre espèces mentionnées précédemment soit Rana pipiens, R. catesbeiana, R. sylvatica et Bufo americanus, ont été capturés durant la campagne d'échantillonnage. Les données brutes recueillies directement sur le terrain tout au cours de l'été 1987 sont présentées à l'annexe 2. Dans l'ensemble, la grenouille léopard montre les effectifs les plus élevés et représente la plus grande part (80,5 %) des captures avec 647 individus dont 19 recaptures. Les totaux des captures des trois autres espèces sont respectivement de 35, 64 et 57 individus. La distribution des captures parmi les 30 stations est donnée au tableau 4. Le système de capture utilisé n'étant pas sélectif à l'herpétofaune, plusieurs petits rongeurs ($n = 188$) et quelques belettes (Mustela ermina) ont aussi été piégés mais n'ont fait l'objet d'aucune analyse.

Le grand nombre de grenouilles léopards capturées nous a permis d'effectuer des analyses sur différents sous-groupes de l'échantillon total. Le tableau 5 fournit la répartition

Tableau 4
 Nombre d'Anoures capturés au cours de l'été 1987,
 par espèce et par station d'échantillonnage.

STATIONS	ESPECES			
	R.PIPIENS	R.CLAMITANS	R.SYLVATICA	B.AMERICANUS
1	5	0	0	2
2	11	0	0	1
3	5	3	0	13
4	34	1	0	0
5	17	0	0	0
6	35	0	0	0
7	6	0	1	0
8	6	0	22	0
9	27	1	2	0
10	19	0	3	0
11	19	4	0	0
12	31	1	0	0
13	47	1	0	0
14	78	1	1	0
15	86	0	1	0
16	5	0	0	0
17	0	0	9	4
18	0	1	16	8
19	3	0	0	8
20	0	0	0	1
21	5	0	0	9
22	15	2	0	2
23	23	4	1	0
24	59	6	0	2
25	19	4	3	6
26	17	1	0	0
27	14	3	1	0
28	34	1	1	0
29	9	1	1	1
30	21	0	2	0
TOTAUX	647	35	64	57

Tableau 5

Nombre de grenouilles léopards capturées par période
d'échantillonnage, et par classe d'âge.

NOMBRE DE CAPTURES										
STATIONS	MOIS					CLASSES D'AGE			TOTAL	TOTAL' AJUSTE
	M	J	J	A	S-O	ADULTE	JUV	RECRUE		
1	0	1	0	2	2	4	0	1	5	5
2	0	0	3	2	6	5	3	3	11	11
3	1	0	0	1	3	2	2	1	5	5
4	8	11	5	3	7	11	17	6	34	34
5	6	3	4	2	2	15	1	1	17	17
6	7	13	3	3	9	20	11	4	35	35
7	0	1	1	3	1	5	0	1	6	6
8	0	0	1	0	2	0	2	1	3	3
9	8	8	4	2	5	14	7	6	27	27
10	3	9	3	2	2	12	3	4	19	19
11	5	3	1	2	8	7	4	8	19	19
12	11	9	4	4	3	21	3	7	31	31
13	15	8	7	12	5	28	13	4	47	47
14	-	22	7	10	39	47	16	12	78	107
15	12	15	8	12	39	51	21	11	86	86
16	-	3	0	2	0	3	1	1	5	7
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	3	0	0	3	0	0	3	3
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	3	1	1	0	0	5	5	5
22	5	2	6	2	0	8	4	0	15	15
23	10	10	2	1	0	9	13	0	23	23
24	26	21	3	2	7	28	23	1	59	59
25	8	3	1	4	3	17	2	0	19	19
26	5	1	1	3	7	12	1	3	17	17
27	-	0	1	4	9	6	3	5	14	19
28	-	2	10	12	10	20	3	11	34	47
29	5	2	0	1	1	3	5	0	9	9
30	-	3	5	6	7	11	3	7	21	29
TOTAL	135	150	86	98	178	362	161	103	647	704

1 Total ajusté de façon proportionnelle à l'effort de capture, pour les stations non échantillonnées au mois de mai.

$$((N_{\text{total}}(p1) / N_{\text{total}}(24 \text{ stations}, p2 \text{ \& } p5)) \times n1(p2 \text{ \& } p5)) + n1 = n1 \text{ ajusté}$$

des captures de cette espèce par période d'échantillonnage, ainsi que la représentation des différentes classes d'âge, pour chaque station. L'inégalité entre la sommation des trois classes d'âge et le total des captures est causée par les valeurs manquantes. La colonne " TOTAL AJUSTE " réfère à une correction du nombre total de grenouilles léopards que nous avons apportée pour compenser l'absence de captures au mois de mai, lors de la première période d'échantillonnage, aux six stations non opérationnelles à cette date (tableau 1) et ainsi les rendre comparables aux autres stations en terme d'effort de capture. Pour la suite dans ce travail, toute référence au total des captures de grenouilles léopards fera appel à cette valeur ajustée, à moins de spécifications contraires.

La division de la campagne d'échantillonnage en cinq périodes distinctes nous permet de détecter les variations possibles de la distribution des populations, ou des sous-groupes de la population, au sein des habitats disponibles tout au cours de la saison estivale. Nous avons donc, dans un premier temps, utilisé les corrélations de Spearman pour vérifier la correspondance des taux de capture entre les cinq périodes d'échantillonnage et les trois classes d'âge (tableau 6). Tous les coefficients sont significatifs ($P \leq 0,05$) sauf celui entre les captures au mois de mai et le nombre de recrues ($r_s = 0,347$, $P = 0,097$). Ces résultats ne nous permettent donc pas de conclure en une permutation de l'ordre d'occupation des stations au cours de l'été.

Tableau 6

Coefficients de corrélation de Spearman et niveaux de signification entre les nombres de captures à chaque période d'échantillonnage et les nombres de grenouilles léopards de chaque classe d'âge.

		PERIODES					CLASSES D'AGE		
		M	J	J	A	S-O	ADULTE	JUV	RECRUE
P E R I O D E S	MAI	-	***	**	***	**	+++	+++	NS
	JUIN	0,88	-	***	***	**	+++	+++	+
	JUILLET	0,59	0,57	-	***	**	+++	+++	+++
	AOUT	0,63	0,56	0,64	-	***	+++	++	+++
	SEP-OCT	0,52	0,47	0,52	0,75	-	+++	+++	+++
A G E	ADULTE	0,88	0,83	0,74	0,81	0,67	-	***	***
	JUVENILE	0,82	0,79	0,59	0,49	0,60	0,70	-	*
	RECRUE	0,35	0,44	0,62	0,70	0,81	0,56	0,46	-

Niveau de signification: NS: non significatif *: $P \leq 0,05$
 ** : $P \leq 0,01$ *** : $P \leq 0,001$

Note: Les symboles "+" indiquent les mêmes niveaux de signification que les "*" mais les coefficients sont entachés d'un biais systématique positif dont l'intensité est non mesurable. Leur valeur interprétative est donc limitée.

4.2 Fréquentation des types physiologiques d'habitat

Les premières analyses que nous avons effectuées, ont porté sur la fréquentation par les anoures des six types différents d'habitats définis déjà par leur physiologie générale (tableau 1). Pour chacune des quatre espèces d'anoures, et pour chaque période dans le cas de la grenouille léopard, nous avons calculé les taux de capture par station et par jour (tableau 7). Un test de khi-carré sur les fréquences observées (non ajustées), nous a permis de rejeter l'hypothèse d'une distribution égale des nombres de captures par station entre les six types d'habitat pour les quatre espèces.

Pour la grenouille léopard, le taux de capture moyen est de 0,35 capture/jour x station. Le meilleur taux est de 1,53 capture/jour x station et a été obtenu au mois de mai dans les marais riverains (M). Ces stations qui sont en contact direct avec les habitats de reproduction et d'hivernation du lac Saint-Pierre montrent les meilleurs taux à toutes les périodes. Ces taux sont cependant relativement faibles par rapport à un échantillonnage préliminaire que nous avons mené dans trois stations équipées de systèmes équivalents durant l'automne 1986. Nous avons alors obtenu des taux de capture moyens de 4,8 captures/jour x station.

Tableau 7

Taux de capture moyen par station par jour
et analyse de la distribution de quatre espèces d'Anoures
en fonction de la physionomie des stations.

ESPECES	TYPES D'HABITAT						MOYENNE
PERIODES	O	B	F	S	P	M	
R. <u>pipiens</u>							
MAI	0	0	0,30	0,80	0,75	1,53	0,56
JUIN	0,05	0	0,24	0,90	0,47	1,22	0,50
JUILLET	0,08	0,17	0,10	0,31	0,24	0,54	0,24
AOUT	0,15	0,07	0,22	0,50	0,33	0,72	0,33
SEP-OCT	0,04	0,09	0,17	0,46	0,18	0,72	0,27
GLOBAL	0,06	0,07	0,19	0,54	0,33	0,86	0,35
X ² = 354,6	DL = 5		P < 0,001				
R. <u>clamitans</u>							
GLOBAL	0	0	0,03	0,02	0,02	0,03	0,02
X ² = 13,8	DL = 5		P < 0,025				
R. <u>sylvatica</u>							
GLOBAL	0,00	0,05	0,09	0,01	0,04	0,01	0,03
X ² = 51,2	DL = 5		P < 0,001				
B. <u>americanus</u>							
GLOBAL	0,05	0,07	0,06	0	0,02	0,01	0,03
X ² = 37,2	DL = 5		P < 0,001				

Les habitats les plus fréquentés après les marais riverains sont, dans l'ordre, les marécages arbustifs (S), les prairies humides (P), les marécages arborescents (F) et finalement les champs abandonnés ouverts (O) et buissonnants (B). Le nombre réel des captures par type d'habitat, par mois d'échantillonnage et par classe d'âge pour la grenouille léopard est illustrée à la figure 3.

Les taux de capture pour les trois autres espèces ne dépassent guère 0,09 capture/jour x station. La grenouille verte se retrouve le plus souvent dans les marais riverains ($n = 10$) et les marécages forestiers ($n = 10$), mais est totalement absente des champs abandonnés (figure 4). La grenouille des bois est effectivement présente en plus grand nombre dans les forêts humides ($n = 29$) mais se rencontre également dans les champs abandonnés buissonnants ($n = 9$) et les prairies humides ($n = 21$). Finalement, le crapaud d'Amérique occupe surtout les champs buissonnants ($n = 13$) les champs ouverts ($n = 12$) et les forêts humides ($n=19$); il est absent des marécages arbustifs.

Le regroupement des captures (non ajustées) de grenouilles léopards selon les types d'habitat (figure 3) a été utilisé pour vérifier, d'une part, l'absence de variation temporelle dans l'utilisation des habitats et d'autre part, l'absence de distinction entre les habitats occupés par les différentes cohortes de la population. Le khi-carré testant l'indépen-

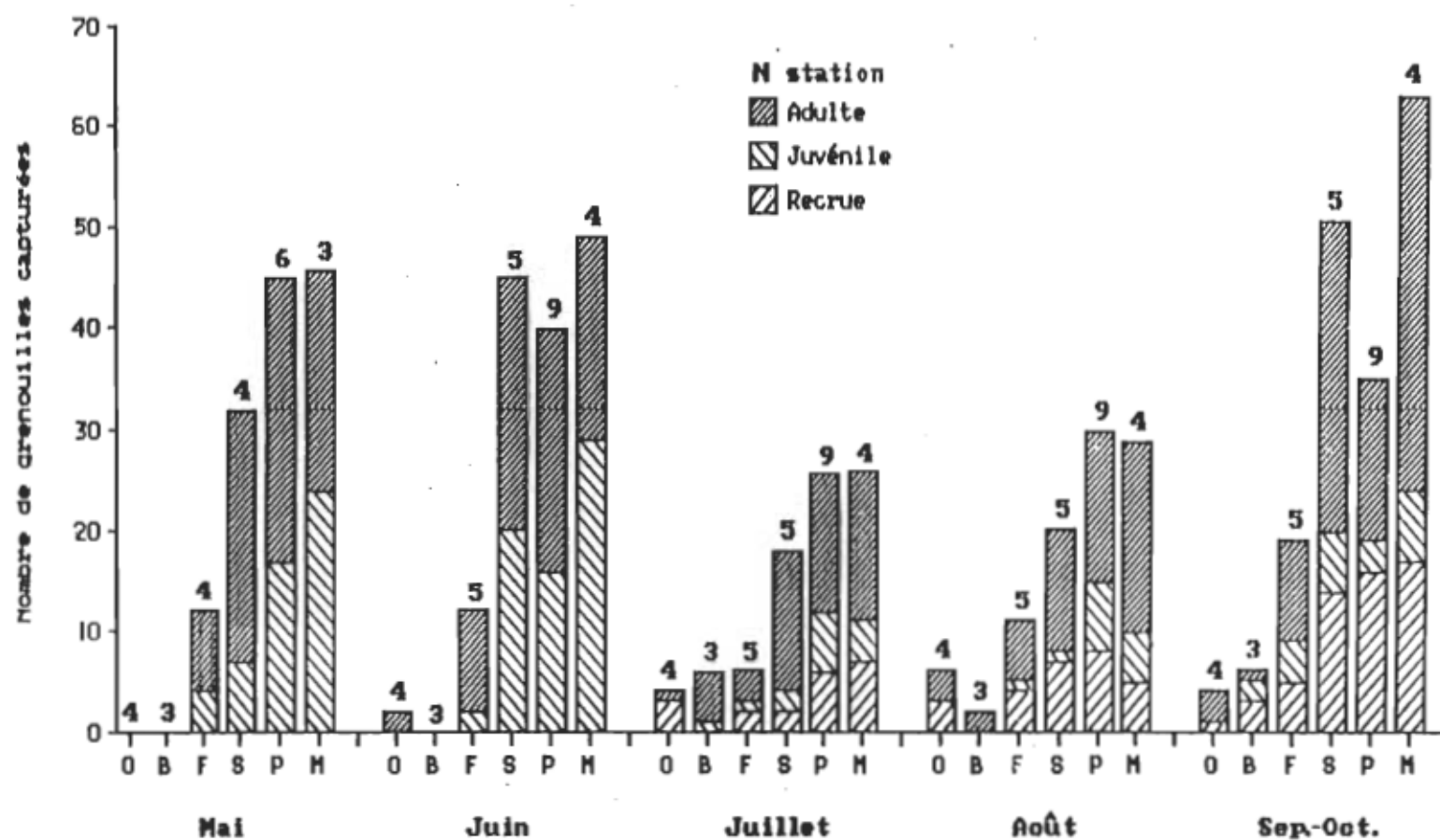


Figure 3. Histogramme du nombre de grenouilles léopards de différentes classes d'âge capturées à chaque période d'échantillonnage dans six types d'habitat. (O: champ abandonné ouvert; B: champ buissonnant; F: marécage arborescent; S: marécagé arbustif; P: prairie humide M: marais riverain)

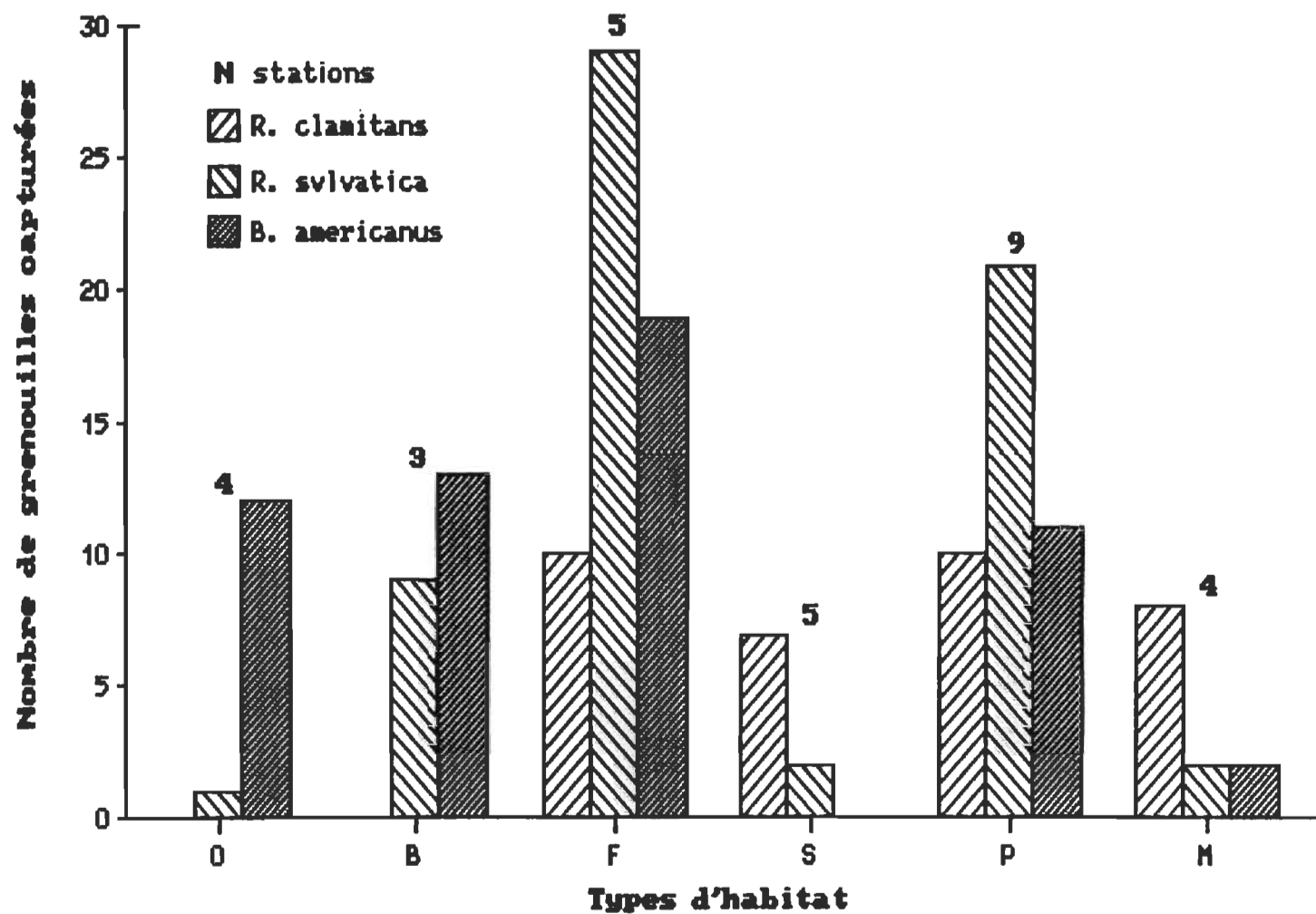


Figure 4. Histogramme du nombre de grenouilles vertes, de grenouilles des bois et de crapauds d'Amérique capturés dans six types d'habitat.

(Les symboles sont expliqués à la figure 3)

dance des variables TYPES D'HABITAT et PERIODES d'échantillonnage donne les résultats suivants: $DL = 16$; $X^2 = 34,4$; $P < 0,005$. Le rejet de l'hypothèse nulle signifie que la distribution des grenouilles léopards au sein des différents types d'habitat n'est pas indépendante de la période d'échantillonnage. Ce résultat contredit en quelque sorte celui des corrélations de Spearman présentées plus tôt au tableau 6.

Cette hétérogénéité est principalement causée par les champs abandonnés ouverts et buissonnants. Nous retrouvons en effet dans ces deux habitats une proportion de recrues (0,5 recrue/ non recrue; $n = 30$) trois fois plus élevée que celle recensée dans les quatre autres habitats réunis (0,18 recrue/non recrue; $n = 617$). C'est l'absence de recrue aux périodes 1 et 2 qui provoque le rejet de l'hypothèse d'indépendance des variables. Le retrait de l'analyse en khi-carré des champs abandonnés ouverts et fermés conduit à l'acceptation de l'hypothèse principale (X^2 sans les champs: $DL = 12$; $X^2 = 12,5$; $P > 0,25$). Cette explication est appuyée par le tableau de contingence au sujet de la répartition des classes d'âge entre les différents types d'habitat (tableau 8). Ici encore, le rejet de H_0 au seuil limite $P \leq 0,05$ est causé par la capture de quelques recrues ($n = 5$) à une station de type champs abandonnés ouverts (station 21, voir tableau 5).

La précarité de ces résultats couplée à ceux des corrélations de Spearman entre les périodes d'échantillonnage

Tableau 8

Fréquences expérimentales (f.) et théoriques (F.) utilisées pour tester l'indépendance de la distribution des grenouilles léopards selon les variables "Classe d'âge" et "Type d'habitat".

CLASSES D'AGE	TYPES D'HABITAT					
		CHAMP ABANDONNE ¹	MARECAGE ARBUSTIF	MARECAGE ARBORESCENT	PRAIRIE HUMIDE	MARAIS RIVERAIN
RECRUE	f.	10	23	11	30	29
	F.	(4,9) ²	(26,5)	(9,9)	(28,3)	(33,4)
JUVENILE	f.	3	34	12	48	64
	F.	(7,7)	(41,4)	(15,4)	(44,2)	(52,2)
ADULTE	f.	17	104	37	94	110
	F.	(17,3)	(93,1)	(34,7)	(99,5)	(117,4)

1 Les champs abandonnés ouverts et buissonnants ont été réunis pour répondre aux conditions d'application du χ^2 .

Résultats:

Pour tous les habitats: DL = 8, $\chi^2 = 16,64$, $0,025 < P < 0,05$

Les champs retirés : DL = 6, $\chi^2 = 8,04$, $0,10 < P < 0,25$

et les classes d'âge, nous ont incité à réaliser les analyses de classification des habitats selon leur degré d'utilisation générale par la grenouille léopard. Trois groupes de stations ont été formés en fonction du nombre total de captures (1: $n \leq 8$; 2: $9 \leq n \leq 25$; 3: $n \geq 26$). Ces groupes de potentiel définis pour la grenouille léopard (faible, moyen, fort) sont à la base des analyses de variance et de l'analyse discriminante que nous avons menées par la suite (section 4.5).

4.3 Sélection des descripteurs de l'habitat

La liste des descripteurs relevés sur le terrain comporte 39 items (tableaux 2 et 3). De ce nombre, 17 ont été mesurés à chacune des périodes d'échantillonnage. Un total de 107 séries de mesures plus ou moins indépendantes peut donc être traité statistiquement. La première étape du traitement des descripteurs vise à réduire la matrice de données de façon à rencontrer une des conditions d'application des analyses multivariées qui demandent que le nombre de descripteurs soit inférieur au nombre d'objets (Green, 1979).

Nous avons, en premier lieu, comparé les moyennes obtenues aux cinq périodes (pour les descripteurs mensuels) par une analyse de variance (ANOVA) et une comparaison multiple a posteriori de Student-Newman-Keuls ou un test de Kruskal-Wallis et un test de comparaison des rangs moyens, selon la nature des descripteurs. Les résultats sont

présentés aux tableaux 9 et 10. Dix des 16 descripteurs montrent une évolution significative au cours de l'été. Des six descripteurs restants, la profondeur de la nappe phréatique (NAPPHRE) et l'indice photométrique + de 100 cm (PHOT+) montrent également des changements importants qui se traduisent ici par la présence d'un grand nombre de valeurs manquantes à certaines périodes et le non-respect de la condition de normalité de la distribution. Par sa nature, $(\sum X_i - \bar{X}_{quotidienne})$ le descripteur T°SOL ne peut présenter de différence entre les moyennes dans le temps. Seules les moyennes des indices photométriques pour la végétation entre 0 et 20 cm (PHOT20), pour le couvert forestier (PHOTCOU) et de l'indice d'abondance-dominance associé aux herbacées moyennes à feuilles larges (HML) ne diffèrent pas significativement du mois de mai au mois d'octobre. L'examen de l'évolution des moyennes des descripteurs mensuels et l'absence de donnée pour les descripteurs phytosociologiques à la période trois, nous ont conduits à utiliser les données des descripteurs mensuels de la période quatre dans la réalisation des modèles généraux portant sur l'ensemble de la saison de capture.

Simultanément, nous avons vérifié la normalité de la distribution de l'ensemble des descripteurs par un test de Kolmogorov-Smirnov, puis procédé à une transformation normalisatrice pour certains, éliminé sept variables non normalisables (DOUVERT, DFERME, LITIERE, BOISMORT, SURFTER,

Tableau 9

Résultats de l'analyse de variance à un facteur et du test de comparaisons multiples

Student-Newman-Keuls pour les descripteurs mensuels quantitatifs.

DESCRIPTEURS	ANALYSE DE VARIANCE				TEST DE COMPARAISONS (S.N.K.) ¹				
	HOMOGENEITE		ANOVA		N1 = 24	N2 = 30	N3 = 30	N4 = 30	N5 = 30
	Fmax	P	F	P					
NAPPHRE	1,50	NS	0,92	0,404	-35,1 (6,72)	-38,0 (7,03)	-48,0 (7,20)	--- ²	---
DPTEAUT	262,83	<0,001	5,63	<0,001	11,6 ^a (2,98)	41,5 ^a (8,45)	160,1 ^b (43,25)	199,5 ^b (42,69)	141,4 ^b (36,69)
H*SOL	1,85	NS	2,82	0,027	46,8 ^a (2,71)	43,1 ^a ^b (2,35)	39,8 ^a ^b (2,82)	36,7 ^b (2,44)	36,9 ^b (2,07)
T*SOL	9,12	<0,001	0,01	0,999	-0,18 (2,60)	0,14 (1,40)	-0,03 (1,29)	0,03 (0,77)	0,09 (0,83)
COUVHERB	2,37	NS	3,49	0,010	59,9 ^a (5,59)	78,7 ^b (3,30)	---	79,8 ^b (4,00)	76,2 ^b (4,66)
HAUTHERB	2,35	NS	11,05	<0,001	66,8 ^a (5,66)	121,1 ^b (6,98)	123,9 ^b (7,79)	118,9 ^b (6,85)	119,3 ^b (6,02)
PHOT20	3,30	<0,05	1,70	0,153	2,94 0,34	3,48 0,30	2,75 0,26	3,50 0,36	3,90 0,48
PHOT50	1,83	NS	2,61	0,038	2,24 ^a (0,30)	3,32 ^a ^b (0,31)	3,32 ^a ^b (0,37)	3,62 ^b (0,35)	2,67 ^a ^b (0,33)
PHOT100	3,76	<0,01	6,69	<0,001	2,32 ^a (0,42)	3,00 ^a ^b (0,24)	4,10 ^c (0,29)	3,77 ^b ^c (0,26)	2,72 ^a (0,20)
PHOT+	1,54	NS	0,50	0,612	---	---	1,34 (0,29)	1,26 (0,24)	1,00 (0,23)
PHOTCOU	7,46	<0,001	2,02	0,104	2,01 (0,34)	2,55 (0,32)	2,81 (0,39)	3,54 (0,77)	1,92 (0,28)

¹ Les valeurs sont la moyenne et (l'écart-type de la moyenne).² Distributions ne répondant pas aux conditions d'application de l'analyse de variance.Note: Les moyennes identifiées par une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil $P \leq 0,05$.

Tableau 10

Tests de Kruskal-Wallis et de comparaisons des rangs moyens
(Noether) pour les descripteurs mensuels semi-quantitatifs.

DESCRIPTEURS	TEST K-W		TESTS DE COMPARAISONS DES RANGS				
	X ²	P	n1=24	n2=30	n3=30	n4=30	n5=30
HHG	29,24	<0,001	31,2 ^a (0,3)	77,9 ^b (1,9)	---	79,1 ^b (1,9)	86,5 ^b (2,4)
HHL	47,84	<0,001	31,0 ^a (0,0)	56,4 ^{ab} (0,7)	---	86,5 ^b (1,4)	93,8 ^c (1,7)
HMG	22,96	<0,001	107,0 ^a (2,4)	69,6 ^b (1,2)	---	61,2 ^b (0,9)	70,3 ^b (1,2)
HML	8,90	0,064	57,3 (2,2)	75,9 (2,9)	---	82,1 (3,0)	62,17 (2,5)
HBAS	12,78	0,012	96,0 ^a (2,0)	73,2 ^{ab} (1,7)	---	67,8 ^{ab} (1,3)	62,4 ^b (1,2)

Note: Les valeurs sont le rang moyen et (la moyenne des indices).

Les périodes identifiées par une même lettre ne montrent
pas d'hétérogénéité significative au seuil $P \leq 0,05$.

NSPARBRE, NAPPHRE) et enfin réduit le champ d'application du traitement statistique de cinq autres descripteurs (ARBRE, ARBUSTE, BUISSON, HHL, HBASSE). En plus de ces informations, nous avons indiqué aux tableaux 11 et 12, la moyenne et l'écart-type de tous les descripteurs.

4.4 Description paramétrique des habitats

Les 30 stations sélectionnées pour ce travail devaient être représentatives de l'ensemble des habitats et de la variabilité des conditions environnementales présentes sur le territoire à l'étude. Nous sommes maintenant intéressés à connaître quelles sont les grandes tendances (dimensions importantes) qui résument cette variabilité dans la structure des habitats. Nous avons donc procédé à l'analyse des données à l'aide de l'analyse en composante principale (ACP) qui nous donne cette information.

Une première ACP, réalisée sur les 27 descripteurs répondant aux exigences de cette analyse, nous a motivé à retirer de la matrice de données les descripteurs associés aux strates ligneuses (NSPARBUS, PHOTCOU) ainsi que trois descripteurs qui ne contiennent pas d'information nouvelle (DPTEAUP, DPTEAUT, SABLE) et ne faisaient que diluer les résultats de l'ACP. L'interprétation des résultats de la seconde ACP, que nous avons menée sur 22 descripteurs, portera sur les axes principaux dont la fraction de la

Tableau 11

Vérification de la normalité des descripteurs constants de l'habitat (test de Kolmogorov-Smirnov), transformation normalisatrice apportée et statistiques descriptives.

DESCRIPTEURS	TEST K-S (P ≤ 0,05)	N≠0	TRANSFOR- MATION	MOYENNE	ECART-TYPE
DOUVERT (m)	0,008	12	éliminé	18,5	36,0
DFERME (m)	0,000	18	éliminé	43,2	117,7
DMARAIS (m)	0,561	26	aucune	316,1	270,4
DHUMAIN (m)	0,157	30	aucune	154,7	166,3
DPTEAUP (m)	0,228	30	aucune	201,0	233,8
ALTREL (m)	0,210	26	aucune	0,50	0,39
PH	0,937	30	aucune	5,71	0,43
SABLE (%)	0,785	27	aucune	36,8	26,8
LIMON (%)	0,912	30	aucune	27,2	9,6
ARGILE (%)	0,974	30	aucune	37,2	22,1
SOLNU (%)	0,147	25	$\sqrt{x} + 1$	7,6	14,0
LITIERE (%)	0,024	30	éliminé	86,2	20,8
MOUSSE (%)	0,128	19	$\sqrt{x} + 1$	3,5	5,6
BOISMORT (%)	0,009	14	éliminé	3,3	5,6
EPAILIT (cm)	0,727	29	aucune	5,1	3,4
ARBRE	0,000	7	aucune ¹	0,8	1,8
ARBUSTE	0,004	14	aucune ¹	0,8	1,1
BUISSON	0,017	21	aucune ¹	1,7	1,7
SURFTER (m ²)	0,000	7	éliminé	0,18	0,42
NSPARBRE	0,000	7	éliminé	0,6	1,0
NSPARBUS	0,164	22	aucune	2,3	2,4
NSPHERB	0,736	30	aucune	16,5	7,4
AIREMIN (m ²)	0,510	30	$\sqrt{x} + 1$	168,4	175,2

1 Descripteurs exclus de l'ACP et de la régression multiple.

Tableau 12

Vérification de la normalité des descripteurs mensuels pour la période quatre (test de Kolmogorov-Smirnov), transformations normalisatrices apportées et statistiques descriptives.

DESCRIPTEURS	TEST K-S ($P \leq 0,05$)	N \neq 0	TRANSFOR- MATION	MOYENNE	ECART-TYPE
NAPPHRE (cm)	0,003	30	éliminé	-80,4	27,1
DPTEAUT (m)	0,213	30	aucune	1993	233,8
H°SOL (%)	0,968	30	aucune	36,7	13,4
T°SOL (écart)	0,266	30	aucune	0,03	4,22
COUVHERB (%)	0,055	30	aucune	79,8	21,9
HAUTHERB (cm)	0,565	30	aucune	118,9	37,5
PHOT20	0,733	30	aucune	3,50	1,98
PHOT50	0,476	30	aucune	3,62	1,91
PHOT100	0,927	29	aucune	3,77	1,45
PHOT+	0,627	18	aucune	1,26	1,00
PHOTCOU	0,323	12	aucune	3,54	2,65
HHG	0,221	24	aucune	3,6	9,8
HHL	0,010	24	aucune ¹	1,4	1,2
HMG	0,068	20	$\sqrt{x} + 5$	0,9	0,8
HML	0,280	28	aucune	3,0	1,4
HBASSE	0,000	27	aucune ¹	1,3	0,9

1 Descripteurs exclus de l'ACP et de la régression multiple.

variance totale expliquée est supérieure à celle que donnait un modèle aléatoire selon le test du bâton brisé, sur les différentes valeurs propres (Frontier, 1976). Les descripteurs interprétés seront ceux dont les corrélations avec les composantes principales dépasseront le cercle de contribution équilibrée des descripteurs ($r = \sqrt{2/22} = 0,30$) et contribuent plus à la formation de l'espace réduit, donc à la structure que l'on peut déceler dans la projection des stations dans ce même espace réduit.

La figure 5 illustre la distribution des 22 descripteurs en fonction des deux premiers axes, à partir des données du tableau 13. Le premier axe explique 22,3% de la variance totale. Il est corrélé aux descripteurs de la structure végétale, entre autres, l'abondance d'herbacées de type graminioïde (HHG), la hauteur de la végétation (HAUTHERB), les indices photométriques de végétation (PHOT20 et PHOT+), l'épaisseur de la litière (EPAILIT) et le recouvrement muscinal (MOUSSE). Le deuxième axe explique 15,2% de la variabilité de la matrice de données. Il est associé à la distance au marais (DMARAIS, ALTREL) au nombre d'espèces herbacées (NSPHERB), aux herbacées graminioïdes moyennes (HMG), à la distance à l'élément humain le plus près (DHU-MAIN) et au pourcentage de sol minéral nu (SOLNU). Le troisième axe (% de la variance totale = 10,5%) correspond aux facteurs édaphiques: (PH), (LIMON) et humidité du sol (HoSOL). Les axes subséquents ne sont pas significatifs.

Tableau 13

Contribution des 22 descripteurs à la
formation des trois premiers axes obtenus
par l'analyse en composantes principales.

DESCRIPTEURS		AXES PRINCIPAUX		
		1	2	3
		4,90 ¹ (22,3%)	3,34 (15,2%)	2,31 (10,5%)
1	HHG	0,845	0,094	0,271
	EPAILIT	0,841	0,102	-0,119
	MOUSSE	-0,772	0,180	0,139
	HAUTHERB	0,604	0,144	0,178
	AIREMIN	-0,602	0,158	0,184
	PHOT20	0,586	0,256	-0,016
	COUVHERB	0,536	0,040	-0,413
	PHOT+	0,442	0,380	0,250
2	ALTREL	-0,347	0,753	0,087
	DMARAIS	-0,394	0,738	-0,166
	NSPHERB	-0,006	0,654	0,464
	HMG	-0,067	0,578	-0,125
	DHUMAIN	-0,146	-0,566	0,050
	SOLNU	-0,444	-0,537	0,143
3	LIMON	-0,098	0,042	0,696
	PH	0,097	0,264	-0,640
	H°SOL	0,481	-0,313	0,509
	T°SOL	-0,108	0,404	-0,208
	PHOT100	0,490	-0,090	-0,384
	PHOT50	0,452	0,030	0,409
	HML	-0,337	-0,405	-0,077
	ARGILE	-0,088	0,214	0,314

1 Valeur propre associée à chaque facteur et
(pourcentage de la variance totale expliqué)

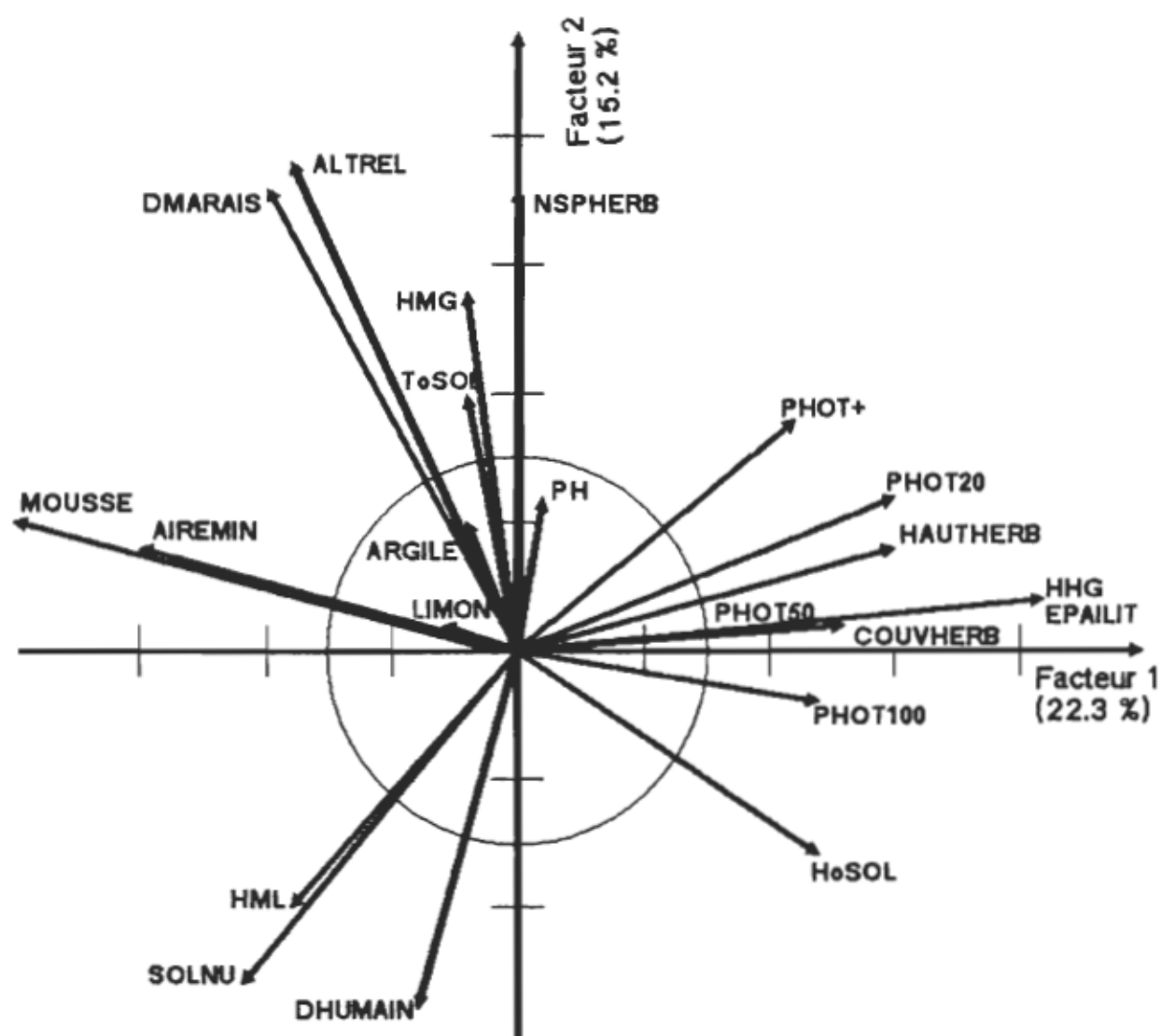


Figure 5. Projection des 22 axes-descripteurs de la structure des habitats dans l'espace réduit des deux premières composantes principales.

(): % d'explication de la variance totale associé à l'axe.

Cercle de contribution équilibrée: rayon = 0.30.

L'ordination des stations dans l'espace réduit à deux dimensions formé par les deux premières composantes principales (figure 6 et 7) permet de distinguer nettement cinq groupes de stations. Les habitats plus secs (champs abandonnés ouverts (O) et buissonnants (B)) occupent le haut de la figure. Ils se caractérisent par une plus grande distance au marais riverain, un recouvrement muscinal plus élevé et un couvert végétal moins haut mais plus diversifié en espèces que les autres stations. Les champs ouverts, situés du côté des valeurs élevées de l'indice PHOT+, se distinguent des champs buissonnants qui montrent un pourcentage de sol nu plus élevé. Ces deux descripteurs sont positionnés en directions opposées (figure 5). Malgré le retrait des variables reliés aux strates supérieures de la végétation, les stations forestières (F) et les marécages arbustifs (S) se distinguent des autres biotopes. Ils se regroupent le long des vecteurs SOLNU et HML. Ces deux descripteurs sont inversement orientés par rapport aux descripteurs de la structure de la végétation. Notons que le centre de l'espace réduit est occupé par des stations de type marécage arbustif, stations qui se caractérisent donc par des valeurs intermédiaires par rapport à l'ensemble des autres habitats. Les prairies humides et les marais riverains se distinguent des autres habitats le long de l'axe un, par une structure herbacée plus développée. Les stations localisées au sein des groupements à Sparganium eurycarpum, unité végétale qui occupe les 100 premiers mètres du marais riverain (Tessier

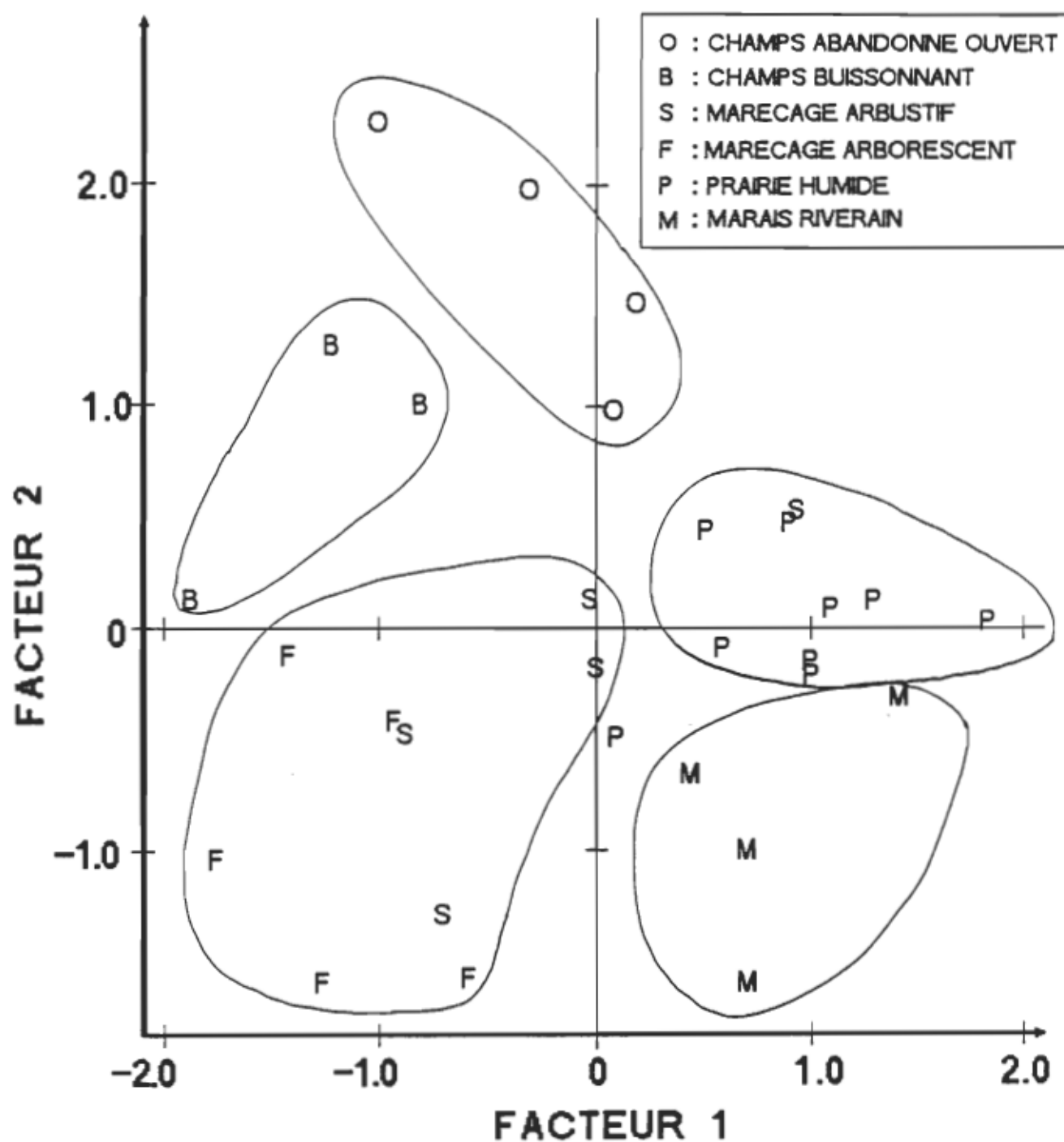


Figure 6. Ordination des stations dans l'espace réduit des deux premières composantes principales et regroupement selon le type d'habitat.

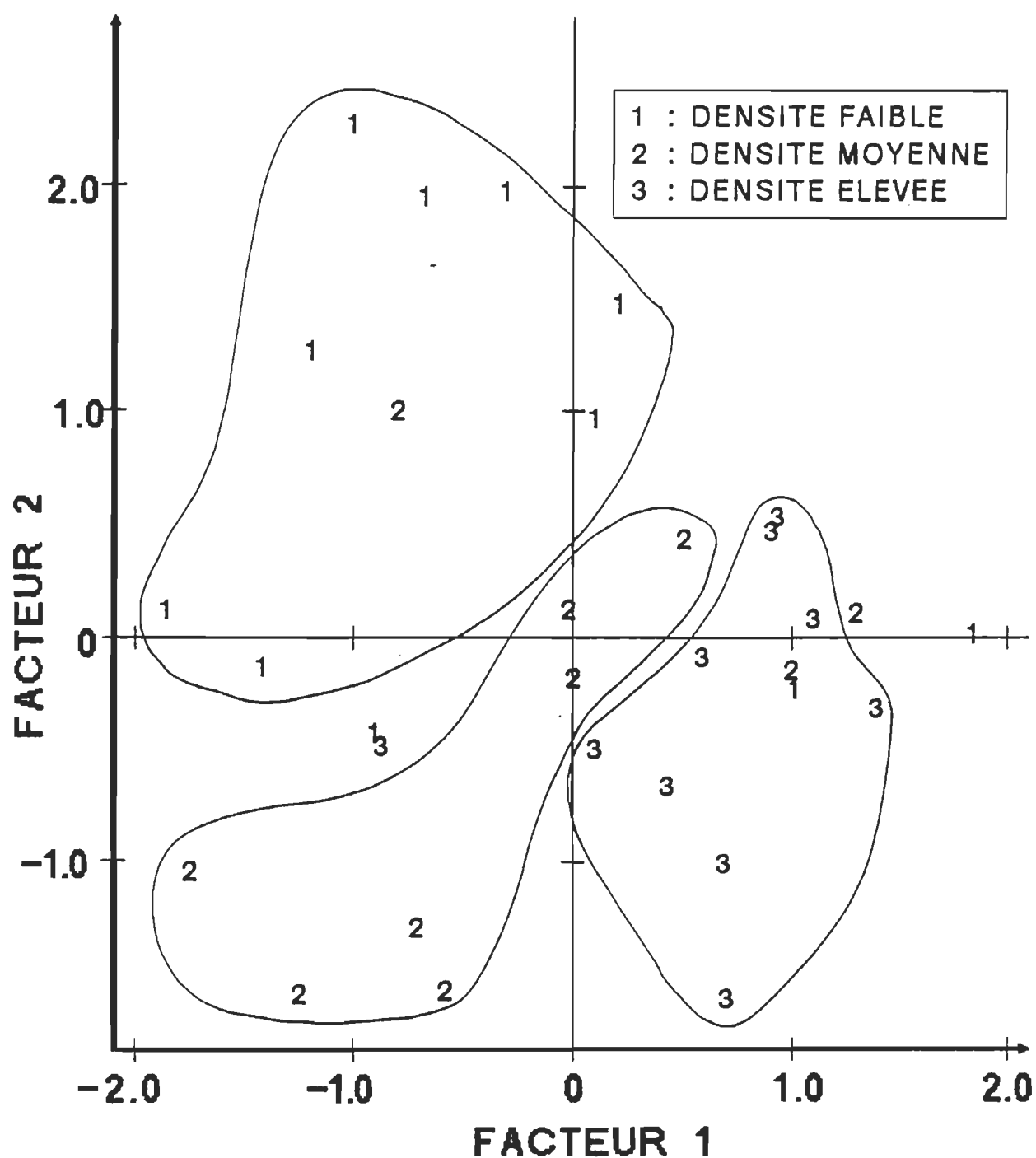


Figure 7. Ordination des stations dans l'espace réduit des deux premières composantes principales et regroupement selon la classe d'abondance de grenouilles léopards.

et al., 1984) ont évidemment une distance au marais nulle et un sol très humide, l'eau s'y étant retirée vers la fin du mois de mai. Les prairies humides, pour leur part, se distinguent du type d'habitat précédent par les différences conjuguées de plusieurs descripteurs corrélés avec l'axe 2.

La figure 7 reprend la même ordination des stations que la figure précédente en y intégrant l'information concernant le niveau de présence de la grenouille léopard. Les stations, réparties en trois classes d'abondance définies antérieurement, y ont été regroupées au mieux. Cette figure met en évidence la correspondance entre les milieux secs (champs abandonnés ouverts et buissonnants) et les stations à faible taux de capture (nombre de capture ≤ 8). L'enveloppe autour des stations à forte densité (nombre de capture ≥ 26) réunit les marais riverains et les prairies humides, tandis que des densités moyennes se retrouvent dans les marécages forestiers et arbustifs.

4.5 Discrimination et classification des habitats

La figure 7 a démontré que les stations pouvaient être regroupées avec succès selon les classes de captures de grenouilles léopards, dans l'espace réduit formé à partir de 22 descripteurs de l'habitat. La question qui se pose maintenant est de savoir s'il existe un descripteur ou un petit ensemble de descripteurs pronostiques qui permettraient

la classification des habitats selon leur degré d'utilisation par les grenouilles.

Le test de Kruskal-Wallis associé au test de comparaisons multiples des rangs moyens constituent la première étape pour dégager les descripteurs qui distinguent les trois groupes de stations. Comme l'effectif des groupes s'avère faible ($n = 10$), on ne peut vérifier la normalité des distributions, c'est pourquoi une analyse non-paramétrique des données a été préférée à l'analyse de variance. Les résultats pour l'ensemble des descripteurs sont regroupés au tableau 14 en parallèle avec les moyennes de chaque groupe.

Seuls quatre descripteurs révèlent des différences significatives au seuil $P \leq 0,05$ entre les groupes soit: la distance au marais riverain (DMARAIS), l'altitude par rapport au marais (ALTREL), l'humidité du sol (H°SOL) et l'indice d'abondance des herbacées hautes de type graminioïde (HHG). Parmi ceux-ci, seul DMARAIS distingue les trois groupes et peut classifier correctement 18 stations sur 30 (60 %).

Afin d'améliorer ce premier résultat, nous avons recherché, à l'aide de l'analyse discriminante (AD), une combinaison linéaire de descripteurs qui permet de séparer encore mieux les trois groupes de station. Selon Laforge (1984), la fiabilité de la discrimination est meilleure si l'on considère un petit nombre de variables. Nous avons donc

Tableau 14

Résultats des tests de Kruskal-Wallis et de comparaisons des rangs moyens comparant les trois groupes de stations (N = 10) réunis selon la classe d'abondance de grenouilles léopards.

(1: nb ≤ 8; 2: 9 ≤ nb ≤ 25; 3: nb ≥ 26)

DESCRIPTEURS	TEST K-W		TEST DE COMPARAISONS MULTIPLES		
	X ²	P	1	2	3
DOUVERT	6,38	0,041	27,0	25,6	3,0
DFERME	2,13	0,345	80,1	14,5	34,9
DMARAIS	15,06	0,001	561,0 ^a	280,4 ^b	106,9 ^c
DHUMAIN	0,15	0,926	110,4	166,3	187,4
DPTEAUP	4,03	0,133	301,7	197,3	109,9
ALTREL	8,47	0,014	0,81 ^a	0,39 ^b	0,29 ^b
PH	1,11	0,573	5,79	5,74	5,61
SABLE	3,77	0,152	30,5	49,1	30,9
LIMON	0,88	0,642	28,6	24,3	28,6
ARGILE	1,52	0,468	41,4	29,6	40,7
SOLNU	0,67	0,716	3,6	8,8	5,3
LITIERE	2,74	0,254	93,9	74,8	90,0
MOUSSE	2,91	0,233	5,0	4,0	1,7
BOISMORT	3,22	0,199	1,7	6,0	2,0
ARBRE	4,53	0,104	1,2	1,4	0,0
ARBUSTE	3,72	0,156	0,7	1,4	0,5
BUISSON	0,28	0,871	1,8	1,8	1,3
SURFTER	4,83	0,089	0,16	0,39	0,0
NSPARBRE	5,90	0,052	0,7	1,0	0,0
NSPARBUS	2,90	0,234	3,1	2,5	1,2
NSPHERB	5,18	0,075	17,2	12,8	19,4
AIREMIN	0,77	0,680	139,2	144,0	85,2
DPTEAUT	4,23	0,120	301,7	191,3	105,5
H°SOL	11,17	0,004	28,4 ^a	33,9 ^a	47,7 ^b
T°SOL	0,77	0,680	0,90	0,14	-0,96
COUVHERB	0,59	0,746	73,5	83,5	82,5
EPAILIT	2,40	0,302	4,5	4,9	5,8
HAUTHERB	4,16	0,128	104,5	121,4	131,0
PHOT20	2,55	0,280	4,13	2,60	3,78
PHOT50	4,28	0,118	3,40	2,72	4,74
PHOT100	1,37	0,503	3,28	4,01	4,01
PHOT+	5,52	0,063	1,97	0,54	1,03
PHOTCOU	1,42	0,490	5,25	2,71	2,51
HHG	7,41	0,025	1,5 ^a	1,4 ^a	3,0 ^b
HHL	1,68	0,430	1,8	1,1	1,3
HMG	1,77	0,412	1,2	0,7	0,8
HML	1,60	0,448	2,7	3,4	3,0
HBASSE	1,00	0,606	1,3	1,5	1,0

Les groupes dont les moyennes sont identifiées par une lettre montrent une hétérogénéité significative au seuil P = 0,05.

soumis de nombreuses combinaisons de descripteurs à l'AD de façon à minimiser le nombre de descripteurs tout en maximisant le pourcentage de bonne classification. L'analyse du lambda de Wilks a permis de rejeter les descripteurs qui n'apportent plus d'information au modèle.

Le modèle retenu est présenté au tableau 15. Nous y avons indiqué les coefficients associés aux descripteurs centrés réduits de la fonction discriminante ainsi que les coefficients associés aux données originales composant la fonction d'identification. Dans le premier cas, les coefficients correspondent à la contribution relative de chaque descripteur à la discrimination finale tandis que dans le second, ils composent une fonction qui permet de calculer l'appartenance statistique d'une nouvelle station, à un des groupes définis par une des classes de capture.

Le modèle discriminant se compose de quatre descripteurs dont le premier est la distance au marais riverain (DMARAIS). L'ajout du nombre d'espèces herbacées (NSPHERB) augmente de 13 % la discrimination tandis que l'incorporation de l'indice photométrique de la végétation au-dessus de 100 cm (PHOT+) et du recouvrement muscinal (MOUSSE) permet d'atteindre 90 % de bonne classification. La probabilité du lambda de Wilks ($P \leq 0,0001$) permet d'affirmer que les trois groupes d'abondance présentent des différences significatives quant à la position de leur centroïde.

Tableau 15

Résultat de l'analyse discriminante menée
sur trois groupes de stations réunies selon la
classe d'abondance de grenouilles léopards.

VARIABLES	LAMBDA DE WILK	P	POURCENTAGE DE CLASSIFICATION	COEFFICENTS CENTRES REDUITS		COEFFICIENTS ¹ D'IDENTIFICATION	
				AXE 1 88,8 % ²	AXE 2 11,2 %	AXE 1	AXE 2
DMARAIS	0,505	0,0001	60,0	1,220	0,065	0,00613	0,00033
NSPHERB	0,328	<0,0001	73,3	-1,024	0,505	-0,143	0,071
PHOT+	0,255	<0,0001	73,3	0,537	0,709	0,584	0,771
MOUSSE	0,214	<0,0001	90,0	0,500	-0,185	0,480	-0,179
(CONTANTE)						-0,908	-1,522

1 La fonction d'identification est calculée avec les descripteurs d'origine et tient compte de leur unité de mesure respective.

2 Pourcentage de la variance associé aux fonctions discriminantes.

La figure 8 intègre l'information de l'AD en illustrant la position des stations et des centroides des trois classes de captures de grenouilles léopards selon les deux axes canoniques. Comme pour l'ACP, nous avons représenté à l'aide de vecteurs la valeur relative des coefficients centrés réduits associés aux deux axes discriminants. L'axe 1 qui représente la direction de la plus grande variabilité intergroupe (88,8 %), distingue bien les stations à forte densité (groupe 3) des stations à faible densité (groupe 1). Il reçoit la contribution principale des descripteurs DMARAIS, NSPHERB et MOUSSE. L'axe 2 (11,2 % de la variance intergroupe) reflète principalement la variation de l'indice PHOT+ et à un degré moindre, la variation de la richesse spécifique (NSPHERB). L'axe 2 contribue particulièrement à la séparation des stations du groupe 3 avec les stations de la classe de captures intermédiaire (groupe 2). Les habitats les plus propices à la grenouille léopard se situent donc à faible distance du marais riverain et se caractérisent par une strate herbacée haute et diversifiée avec peu, si ce n'est l'absence, de mousse au sol.

Pour valider notre modèle discriminant, nous avons réalisé, tel que suggéré par Benzécri (1973), 103 tirages au hasard de trois groupes de stations, que nous avons soumis à l'AD (figure 9). Les 103 résultats (pourcentage de bonne classification) ne s'écartent pas significativement d'une distribution normale (test de Kolmogorow-Smirnov K-S = 1,233,

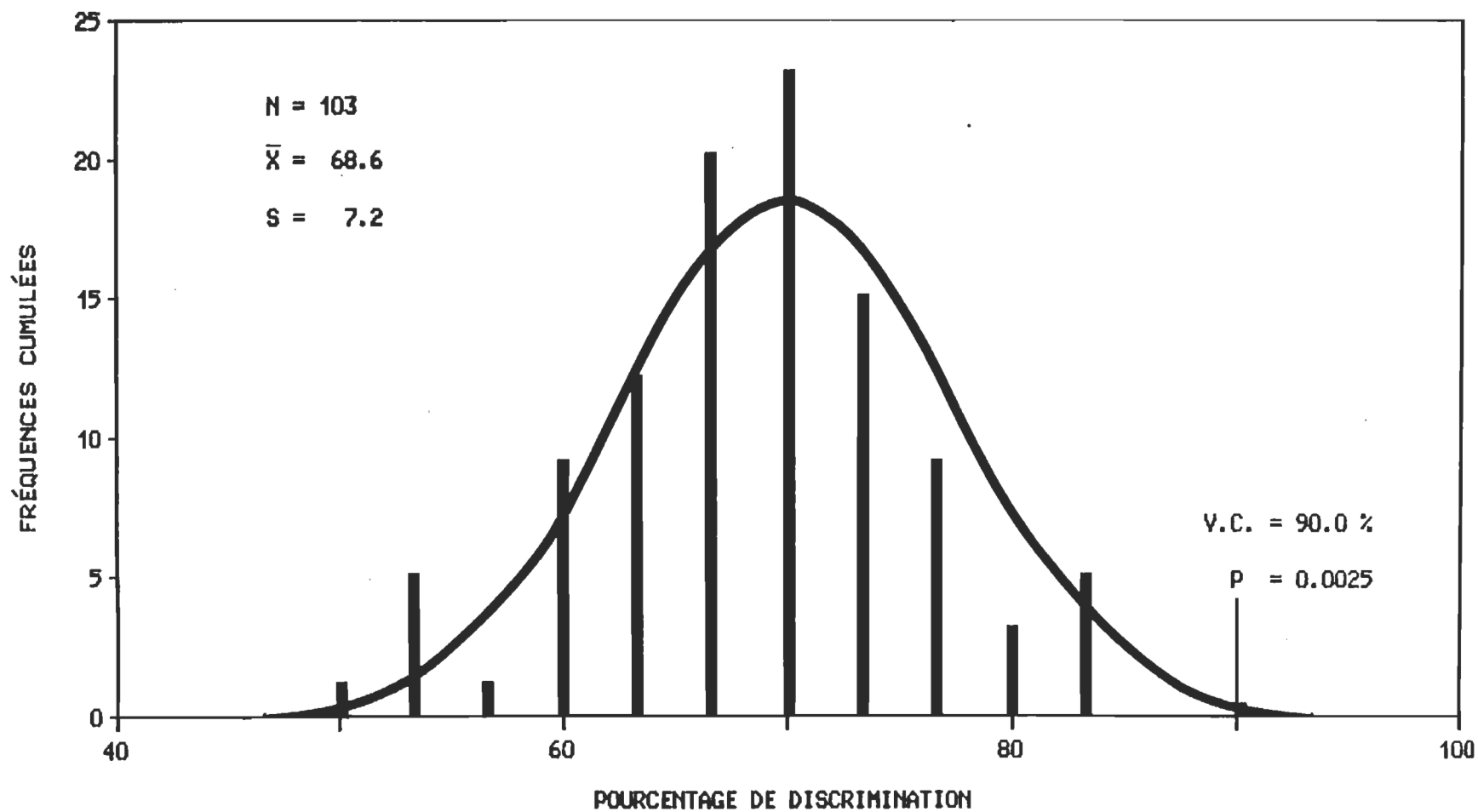


Figure 9. Représentation graphique des fréquences cumulées en fonction des classes du pourcentage de discrimination calculé sur 103 combinaisons de stations tirées au hasard en trois groupes de dix. Une courbe normale est superposée aux fréquences observées ($K-S = 1.233$, $P = 0.096$).

$P = 0,096$), montrent une moyenne de 68,6 % de réussite, un maximum de 83,3 % et un écart-type de 7,2 %. Un test de t ($t = 2,98$, $P_{(a)} = 0,0025$) nous indique que la probabilité d'obtenir un pourcentage de classification égal à 90 % est inférieure à 0,0025.

4.6 Modélisation des abondances relatives de grenouilles léopards à l'aide des méthodes régressives

L'objectif de notre étude étant de tenter d'identifier les relations causales qui expliquent le choix d'un habitat préférentiel par les grenouilles, nous avons poursuivi l'examen des liaisons qui existent entre les descripteurs structuraux de l'habitat et le nombre de capture à l'aide des méthodes régressives. Ces analyses facilitent l'identification des variables qui permettent les meilleures prédictions de l'abondance relative d'une espèce dans un habitat donné (Scherrer, 1984).

Pour ce type de modélisation de l'habitat des anoures, Clawson et al. (1984) mentionnent l'importance de respecter la phénologie des espèces qui utilisent fréquemment différentes parties de leur habitat au cours de leur saison d'activité. Nous avons donc analysé la fréquences des directions de captures de grenouilles léopards au moyen de tests de khi-carré pour tenter de regrouper les données des différentes périodes d'échantillonnage sur la base du patron saisonnier

des mouvements (i.e. mouvements depuis les sites d'hivernation vers les terres au printemps, mouvements multidirectionnels à l'intérieur du domaine vital en été, et mouvements vers l'habitat aquatique à l'automne).

Les valeurs des khi-carrés (tableau 16a) montrent la présence de mouvements directionnels significatifs pour les périodes 1,2 et 5. Les individus capturés en automne semblent migrer vers le lac Saint-Pierre où ils hivernent (60 % des captures sont du côté nord des clôtures de dérive). Les modèles associés alors aux captures de la période 5 caractériseront les habitats traversés durant la migration automnale.

Même nous si nous avons rejeté l'hypothèse principale d'égalité de la fréquence des captures pour les quatres directions aux périodes 1 et 2 ($P \leq 0,05$), l'interprétation à savoir s'il y a ou non mouvement de migration depuis les sites d'hivernation (i.e. en direction du nord et de l'ouest), nous a paru douteuse. Nous avons revérifier la présence de mouvements réels en réunissant cette fois-ci deux à deux les orientations géographiques dans le sens de la direction générale des mouvements migrations prévus perpendiculaires à l'orientation sud-ouest - nord-est du lac Saint-Pierre. Aucun mouvement significatif pour les périodes un à quatre n'est alors détecté (tableau 16b).

Tableau 16a

Résultats des khi-carrés vérifiant l'équirépartition des grenouilles léopards selon les quatre directions de capture à chaque période d'échantillonnage.

PERIODES	NORD	OUEST	SUD	EST	F _t	X ²	P
MAI	45	24	24	41	33,50	9,42	< 0,025
JUIN	42	28	27	52	37,25	11,56	< 0,010
JUILLET	26	19	15	25	21,25	3,80	> 0,25
AOUT	19	24	31	23	24,25	3,08	> 0,25
SEP-OCT	106	13	26	33	44,50	117,96	< 0,001

Une valeur de $P \leq 0,05$ est considérée comme significative.

Tableau 16b

Vérification de l'égalité de la distribution des captures selon les deux directions générales des mouvements de migration des grenouilles léopards pour chaque période d'échantillonnage.

PERIODE	NORD + OUEST	SUD + EST	X ²	X _c ²	P
MAI	69	65	0,119	0,067	> 0,75
JUIN	70	79	0,272	0,215	> 0,50
JUILLET	45	40	0,294	0,188	> 0,50
AOUT	43	54	1,247	1,031	> 0,25
SEP-OCT	119	59	20,224	19,556	< 0,001

X_c² Khi-carré avec la correction de continuité de Yates.

Conséquemment, nous avons référé à la phénologie de la grenouille léopard décrite par Dole (1967) et Rittschof (1975) pour décider du regroupement des périodes d'échantillonnage. En mai, les grenouilles léopards demeurent normalement près des sites de reproduction. Pour cette raison, mais aussi à cause de l'absence de données pour six stations, nous avons décidé de traiter cette période séparément. Enfin, les résultats de captures des mois de juin, juillet et août seront groupés ensembles pour la réalisation de modèles uniques pour l'été. De fait, les grenouilles léopards tendent normalement à se disperser dans leurs habitats d'alimentation estivals en juin (Rittschof, 1975), et aucun mouvement particulier n'a été noté en juillet et août, ce qui est typique lorsque les habitats d'alimentation sont occupés. Nous avons aussi élaboré des modèles généraux sur les captures totales.

Les résultats des corrélations linéaires simples de Pearson et de Spearman entre les descripteurs de l'habitat et les nombres de captures sont donnés aux tableaux 17 et 18. Dans le cas des descripteurs mensuels, les corrélations ont été faites avec les mesures prises durant la même période que les captures (pour l'été, les relevés de la période 4 ont été utilisés). L'illustration graphique de la plupart des corrélations significatives ainsi que l'équation de la régression simple qui en découle avec son coefficient de détermination, sont présentées aux figures 10 à 13.

Tableau 17

Coefficients de corrélation de Pearson (r) et de Spearman (r_s)
entre les descripteurs constants de l'habitat et le nombre de
grenouilles léopards capturées selon les saisons.

DESCRIPTEURS	SAISONS						TOTAL AJUSTE	
	PRINTEMPS (MAI)		ETE (J-J-A)		AUTOMNE (SEP-OCT)			
	r	P	r	P	r	P	r	P
DMARAIS	-0,71	0,001	-0,66	0,001	-0,39	0,033	-0,61	0,001
DHUMAIN	0,08	NS	0,10	NS	-0,09	NS	0,02	NS
DPTEAUP	-0,29	NS	-0,29	NS	-0,19	NS	-,029	NS
ALTREL	-0,66	0,001	-0,49	0,006	-0,30	NS	-0,46	0,010
PH	0,1	NS	-0,22	NS	-0,28	NS	-0,23	NS
SABLE	0,05	NS	-0,16	NS	-0,12	NS	-0,14	NS
LIMON	0,13	NS	0,21	NS	0,20	NS	0,21	NS
ARGILE	-0,09	NS	0,09	NS	0,04	NS	0,06	NS
SOLNU	0,30	NS	0,14	NS	0,17	NS	0,17	NS
MOUSSE	-0,28	NS	-0,30	NS	-0,29	NS	-0,31	NS
EPAILIT	0,13	NS	0,12	NS	0,02	NS	0,08	NS
NSPARBUS	-0,39	NS	-0,35	NS	-0,21	NS	-0,32	NS
NSPHERB	-0,22	NS	0,21	NS	0,34	NS	0,24	NS
AIREMIN	-0,30	NS	-0,06	NS	0,08	NS	-0,02	NS
	r.	P	r.	P	r.	P	r.	P
ARBRE	-0,33	NS	0,32	NS	0,00	NS	-0,27	NS
ARBUSTE	-0,07	NS	-0,09	NS	-0,03	NS	-0,06	NS
BUISSON	-0,07	NS	-0,10	NS	0,01	NS	-0,08	NS

Tableau 18

Coefficients de corrélation de Pearson (r) et de Spearman (r.)
entre les descripteurs mensuels de l'habitat et le nombre de
grenouilles léopards capturées selon les saisons.

DESCRIPTEURS	SAISONS						TOTAL AJUSTE	
	PRINTEMPS		ETE		AUTOMNE			
	(MAI)		(J-J-A)		(SEP-OCT)			
	r	P	r	P	r	P	r	P
H°SOL	0,58	0,003	0,46	0,010	0,31	NS	0,44	0,014
T°SOL	0,39	NS	0,05	NS	0,08	NS	0,11	NS
COUVHERB	-0,17	NS	0,19	NS	0,23	NS	0,20	NS
HAUTHERB	0,15	NS	0,25	NS	0,34	NS	0,24	NS
PHOT20	-0,23	NS	0,14	NS	-0,05	NS	0,16	NS
PHOT50	-0,31	NS	0,48	0,008	-0,07	NS	0,48	0,007
PHOT100	-0,21	NS	0,14	NS	-0,01	NS	0,16	NS
PHOT+	0,63	NS	-0,07	NS	0,22	NS	-0,11	NS
PHOTCOU	-0,19	NS	-0,28	NS	0,20	NS	-0,28	NS
	r.	P	r.	P	r.	P	r.	P
HHG	0,19	NS	0,49	0,006	0,28	NS	0,42	0,019
HHL	---		-0,10	NS	-0,25	NS	-0,15	NS
HMG	0,14	NS	-0,26	NS	-0,03	NS	-0,26	NS
HML	-0,35	NS	-0,05	NS	0,42	0,020	0,09	NS
HBASSE	-0,11	NS	-0,20	NS	-0,03	NS	-0,15	NS

NOMBRE DE GRENOUILLES LÉOPARDS AU PRINTEMPS

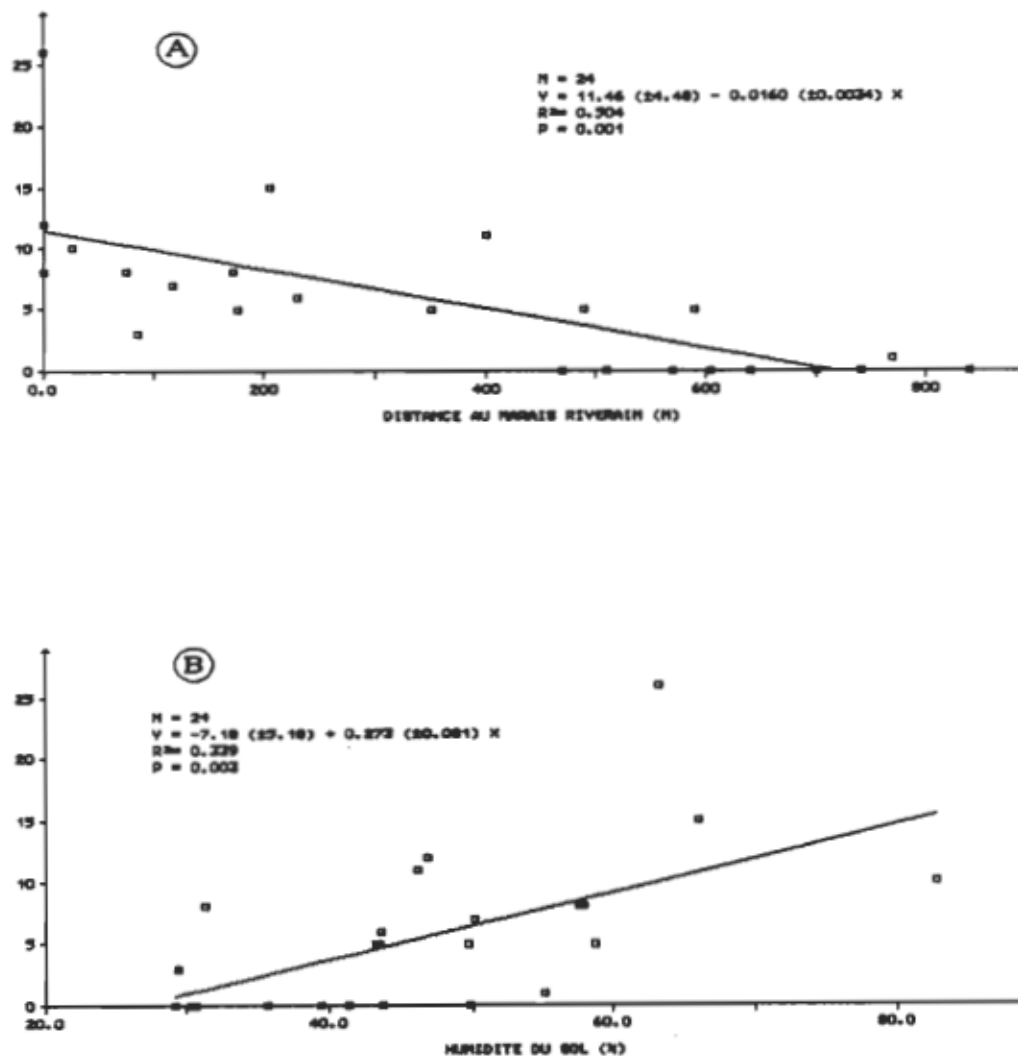


Figure 10. Régressions simples entre le nombre de grenouilles léopards capturées au printemps et la distance au marais riverain (A) et l'humidité du sol (B).

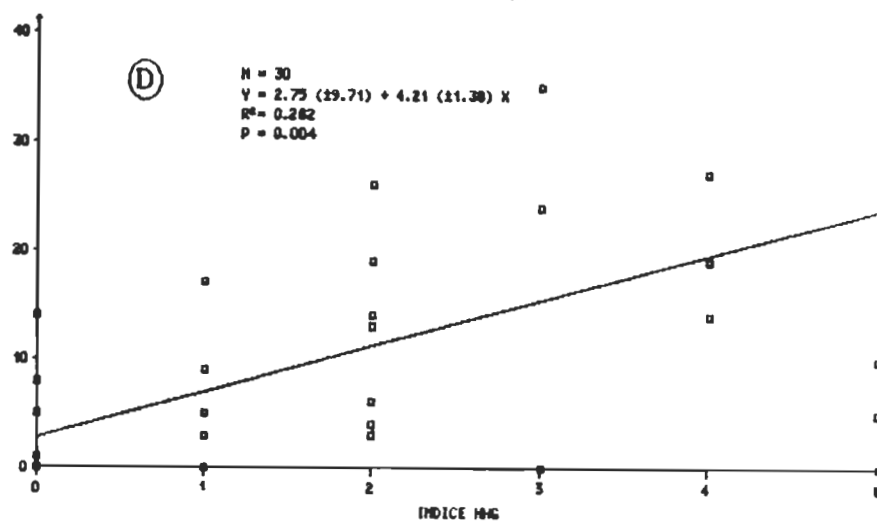
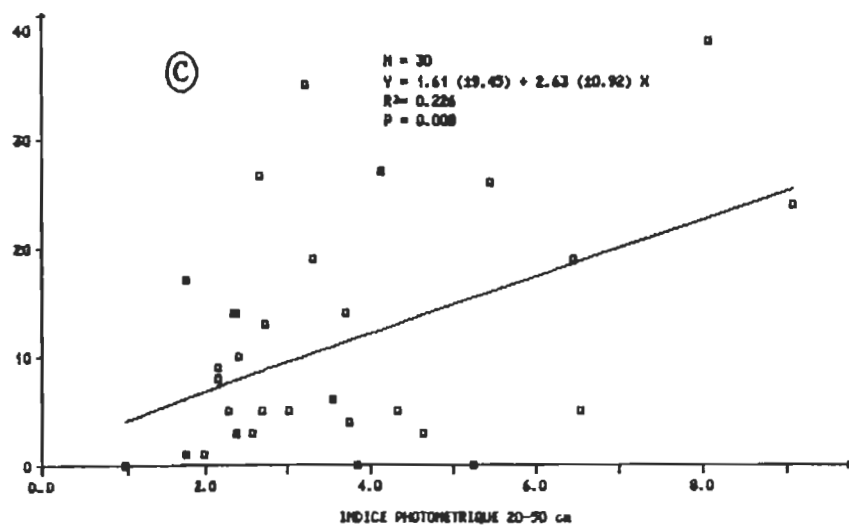
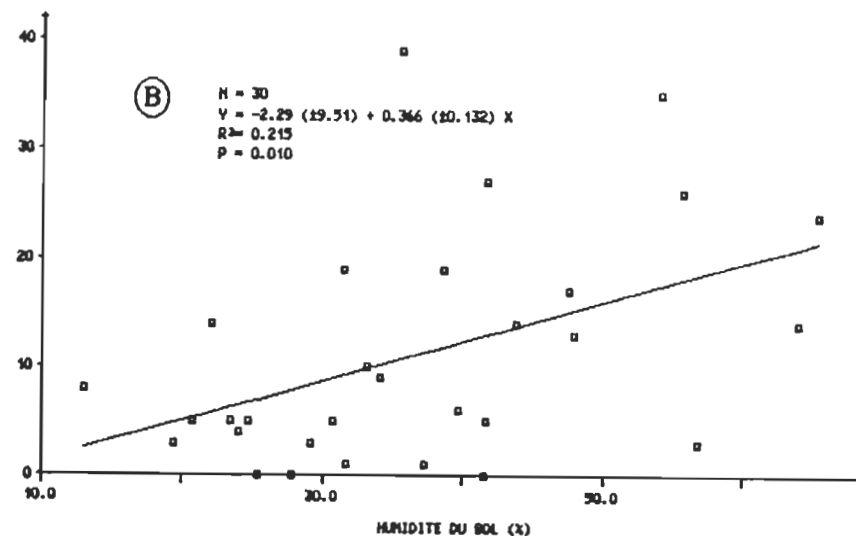
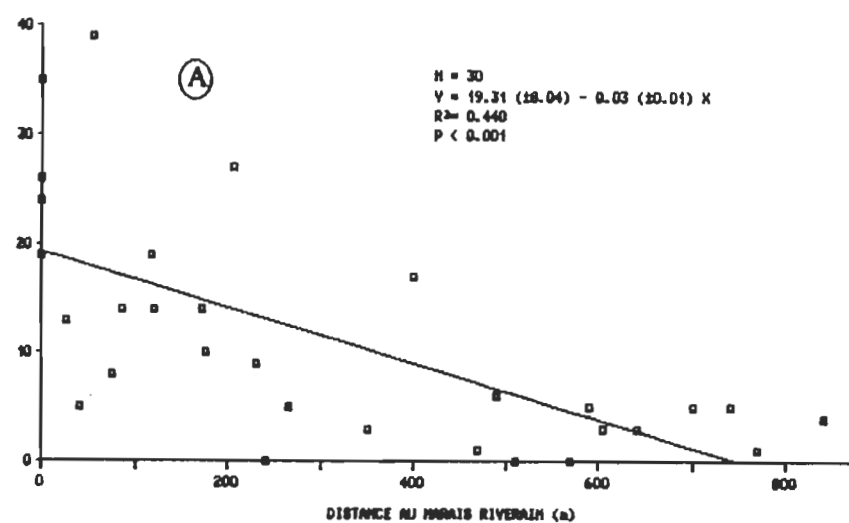


Figure 11. Régressions simples entre le nombre de grenouilles léopards capturées en été et la distance au marais riverain (A), l'humidité du sol (B), l'indice de végétation de Fox entre 20 et 50 cm (C) et l'indice d'abondance-dominance pour les plantes herbacées hautes de forme graminéoïde (D).

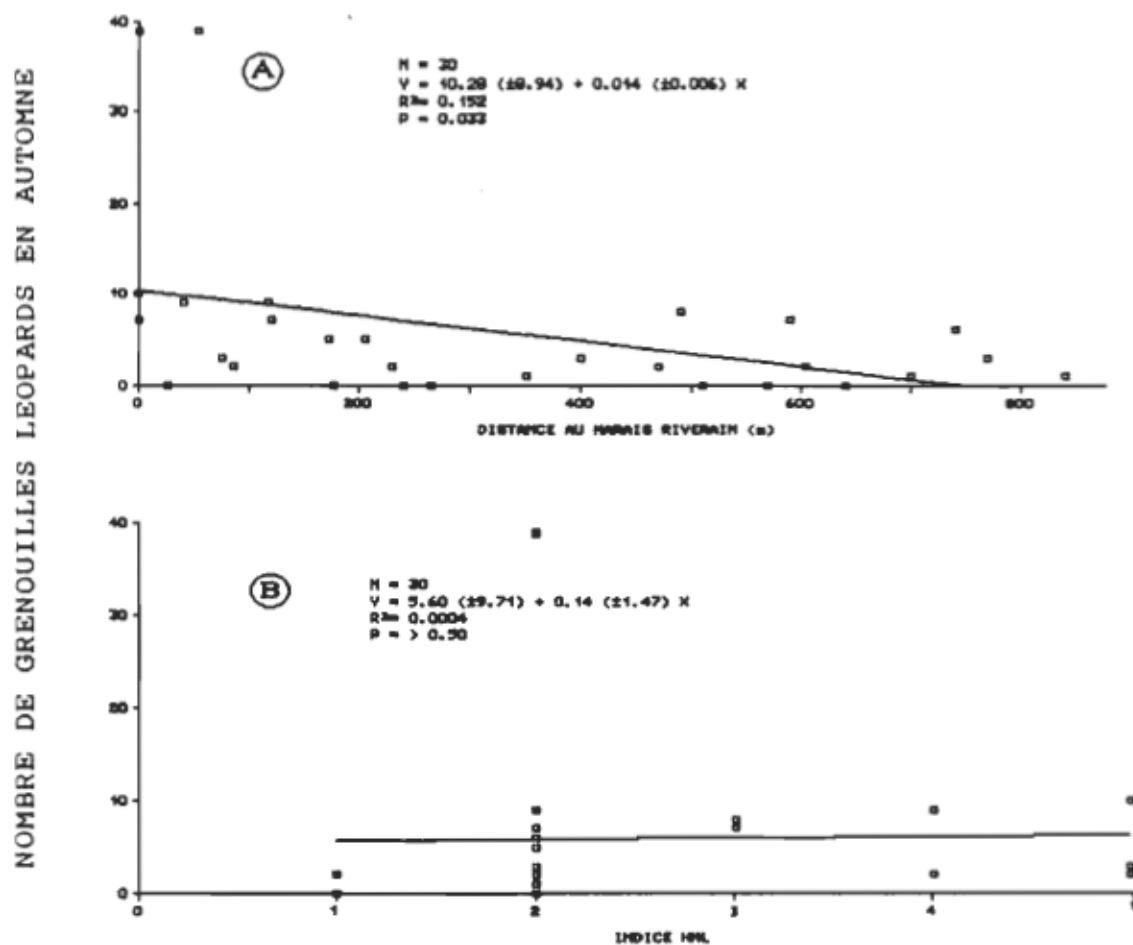


Figure 12. Régressions simples entre le nombre de grenouilles léopards capturées en automne et la distance au marais riverain (A) et l'indice d'abondance-dominance pour les plantes herbacées moyennes à feuilles larges (B).

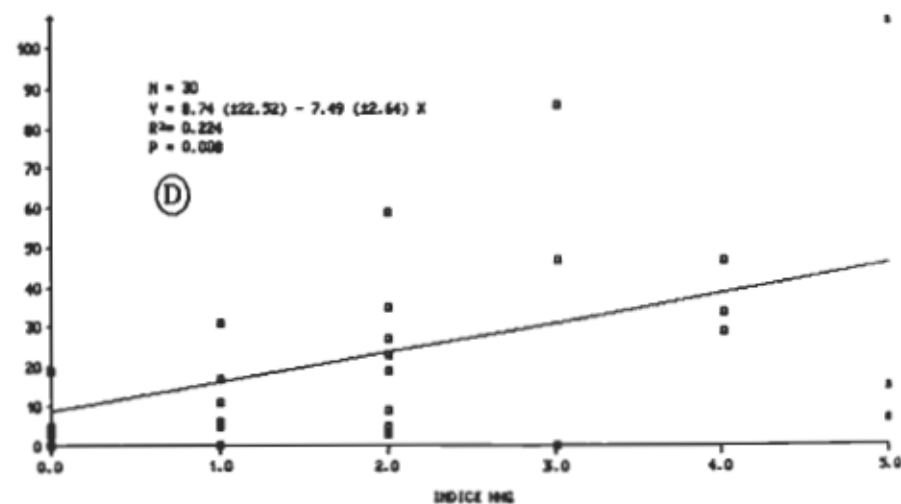
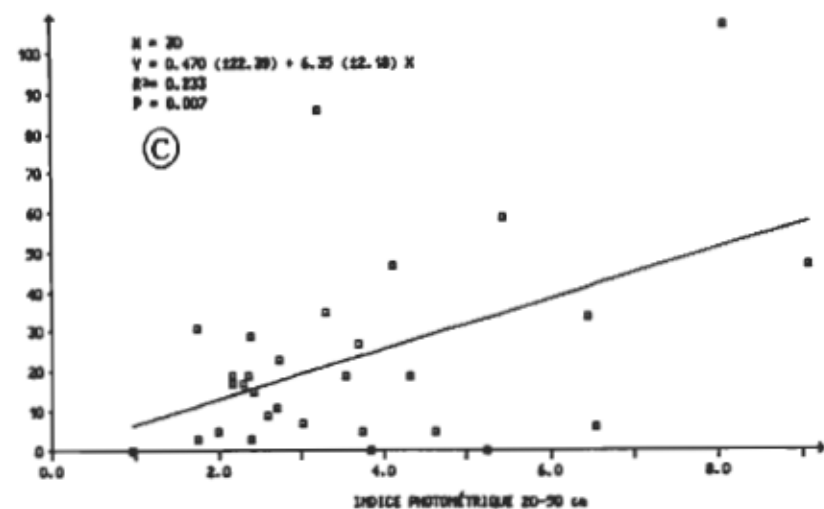
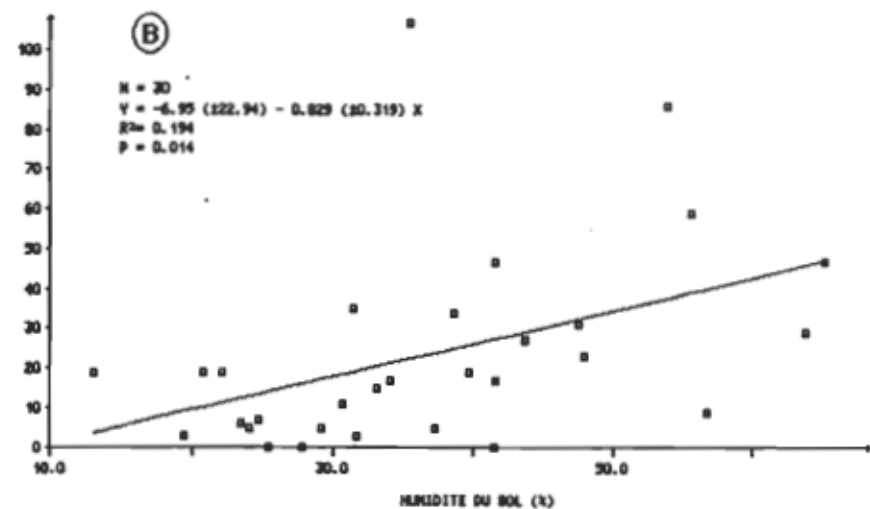
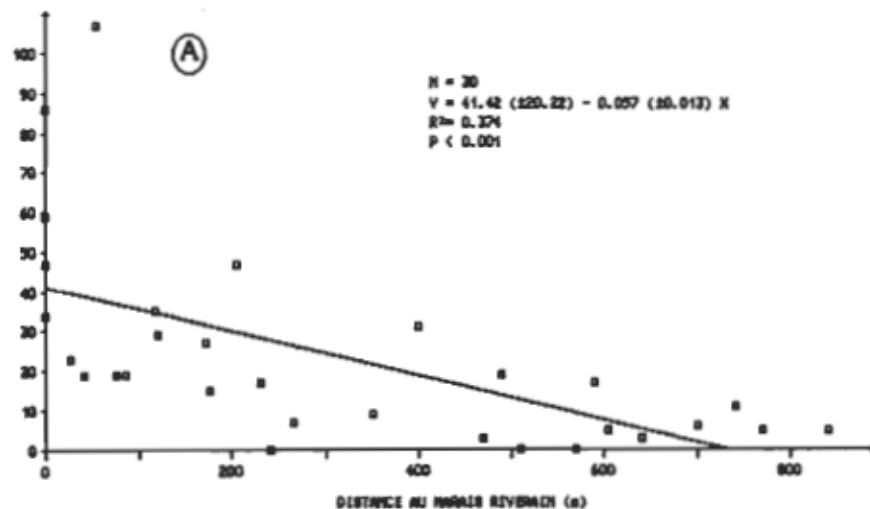


Figure 13. Régressions simples entre le nombre total de grenouilles léopards capturées et la distance au marais riverain (A), l'humidité du sol (B), l'indice de végétation de Fox entre 20 et 50 cm (C) et l'indice d'abondance-dominance pour les plantes herbacées hautes de forme graminioïde (D).

Nous remarquons que les captures sont inversement reliées à la distance au marais riverain (DMARAIS) en toutes saisons et que la liaison la plus faible se remarque en automne tandis qu'au printemps ce descripteur seul explique plus de 50 % de la variation du nombre de capture d'une station à l'autre. Au printemps, deux autres descripteurs sont significativement corrélés avec le nombre de prises, soit l'altitude relative (ALTREL: $r^2 = 0,44$) et l'humidité du sol (H⁰SOL: $r^2 = 0,33$) (figure 10).

En été, en plus de ces trois descripteurs qui demeurent significativement corrélés avec les captures estivales, nous notons la présence d'une corrélation positive avec l'indice photométrique de la végétation entre 20 et 50 cm (PHOT50: $r^2 = 0,23$) et avec l'indice d'abondance des herbacées hautes de type graminioïde (HHG: $r^2 = 0,24$) (figure 11).

A l'automne, outre DMARAIS, seul l'indice d'abondance des herbacées moyennes à feuilles larges (HML) a une corrélation de Spearman significative. Le coefficient de détermination r^2 qui mesure la proportion de la variation du nombre de captures expliquée par ce descripteur est cependant tout à fait non significatif ($r^2 = 0,0003$) (figure 12). Ce type de résultat nous met donc en garde contre toute interprétation rapide des relations existantes entre descripteurs et variables dépendantes. Finalement les corrélations significatives avec les captures totales sont établies avec les mêmes

descripteurs que pour les captures estivales qui composent d'ailleurs plus de la moitié des captures totales (figure 13).

Suite aux regressions simples qui permettent d'expliquer, selon le cas, jusqu'à 50 % de la variation du nombre de capture (voir figure 10a), nous avons procédé à l'analyse des régressions multiples pour tenter d'augmenter ce pourcentage d'explication. Ce traitement permet la réalisation d'une équation linéaire de prédiction des captures de grenouilles léopards, mais également, nous permettra d'évaluer la dépendance entre les captures et un ensemble de descripteurs de l'habitat considérés simultanément, et donc de trouver des relations structurales, de définir un ordre logique dans l'ensemble des interrelations existant au sein de la matrice de données (Scherrer, 1984).

Cinq modèles de régression multiple sont présentés au tableau 19. Le modèle 1 explique près de 82% de la variation du nombre de captures de grenouilles léopards au printemps avec la contribution de six descripteurs. Le premier est DMARAIS dont nous avons déjà mentionné l'intérêt prédictif ci-haut. Quatre des cinq autres descripteurs impliqués dans ce modèle sont reliés aux caractéristiques édaphiques: la température ($T^{\circ}\text{SOL}$), l'humidité ($H^{\circ}\text{SOL}$), la fraction limoneuse (LIMON) et le pourcentage de sol minéral nu (SOLNU). Cette situation est due à la non différenciation de la structure de la végétation au début de la saison de croissance.

Tableau 19

Présentation de cinq modèles de régression multiple
associés aux nombres de grenouilles léopards capturées
selon les saisons et au total.

DESCRIPTEURS	COEFFICIENT ($\beta \pm S_{\beta}$)	PROBABILITE (α pour F)	r ² AJUSTE
MODELE 1 NOMBRE DE CAPTURES AU PRINTEMPS			
(Constante)	-2,51 \pm 3,60	0,4950	
DMARAIS	-0,0116 \pm 0,0027	0,0005	0,484
T°SOL	0,176 \pm 0,050	0,0027	0,574
H°SOL	0,230 \pm 0,053	0,0004	0,636
PHOT50	-1,430 \pm 0,429	0,0039	0,691
LIMON	0,284 \pm 0,074	0,0013	0,770
SOLNU	-0,999 \pm 0,419	0,0290	0,818
MODELE 2 NOMBRE DE CAPTURES EN ETE			
(Constante)	6,05 \pm 2,99	0,0532	
DMARAIS	-0,0355 \pm 0,0044	0,0000	0,298
NSPHERB	0,649 \pm 0,153	0,0002	0,615
ARGILE	0,151 \pm 0,051	0,0068	0,700
MODELE 3 NOMBRE DE CAPTURES EN AUTOMNE			
(Constante)	1,21 \pm 3,54	0,7358	
DMARAIS	-0,0196 \pm 0,0056	0,0016	0,121
NSPHERB	0,663 \pm 0,204	0,0030	0,346
MODELE 4 NOMBRE TOTAL DE CAPTURES			
(Constante)	-6,80 \pm 8,03	0,4053	
DMARAIS	-0,0600 \pm 0,0099	0,0000	0,351
NSPHERB	1,745 \pm 0,362	0,0001	0,553
PHOT+	-14,859 \pm 3,001	0,0000	0,607
PHOT20	4,100 \pm 1,274	0,0037	0,693
PHOT50	4,804 \pm 1,576	0,0055	0,769
MODELE 5 NOMBRE TOTAL DE CAPTURES (DMARAIS retirée)			
(Constante)	17,64 \pm 11,37	0,1339	
HHG	20,307 \pm 2,732	0,0000	0,196
EPAISLIT	-6,275 \pm 1,264	0,0000	0,362
PHOT+	-14,060 \pm 3,081	0,0001	0,450
PHOTCOU	-5,234 \pm 1,374	0,0009	0,631
HML	5,195 \pm 2,135	0,0228	0,692

Le modèle 2 s'applique aux habitats d'alimentation estivaux (juin, juillet et août). Il explique tout près de 70 % de la variation des captures observée à l'aide de seulement trois variables: la distance au marais riverain (DMARAIS), (dont le pourcentage d'explication de la variable dépendante (coefficient de corrélation partielle: r^2_p) égale 29,8 %), le nombre d'espèce herbacée (NSPHERB, $r^2_p = 0,32$) et la fraction argileuse des sols (ARGILE, $r^2_p = 0,085$).

Le troisième modèle associé aux mois de septembre et octobre est représentatif des couloirs de migration automnale. Il rend compte d'un peu moins de 35 % de la variation entre les station et est, à ce titre, le moins performant. Les deux variables qui le composent (DMARAIS et NSPHERB) expliquent, à eux seuls, 61,5 % de la variation du nombre de captures de grenouilles léopards, dans le modèle précédent.

Les deux autres modèles réfèrent aux captures totales. Le modèle 4 inclut cinq descripteurs parmi lesquels nous remarquons à nouveau DMARAIS ($R^2_p = 0,35$) et NSPHERB ($R^2_p = 0,20$). Trois indices photométriques qui quantifient la structure de la végétation s'y ajoutent (PHOT+, PHOT20 et PHOT50), et contribuent à augmenter le coefficient de corrélation multiple (r^2) de 21,6 %.

L'importance du débordement du fleuve Saint-Laurent sur l'ensemble du territoire étudié varie d'un habitat à l'autre.

La proximité du marais riverain dont l'impact se fait ainsi sentir influence grandement la distribution des grenouilles léopards au lac Saint-Pierre comme l'indique la présence du descripteurs DMARAIIS dans les quatre modèles précédents. Cependant, le retrait des eaux laisse une mosaïque d'habitats qui peut se retrouver ailleurs dans l'aire de distribution de la grenouille léopard, sans la présence d'une limite clairement définie du marais associé au système fluvial. Dans un souci de généralisation de nos résultats à ce type présumé de milieu, nous avons mené une nouvelle régression multiple (modèle 5) après avoir retiré le descripteur DMARAIIS. Ce dernier modèle à l'avantage de faire ressortir l'importance de la structure de la végétation comme variables explicatives du nombre de captures dans une station donnée. L'équation qui en résulte possède un coefficient de corrélation multiple à peine inférieur à celui du modèle 4 ($r^2 = 0,692$) et prend la forme suivante:

$$\begin{aligned} \text{CAPTURES} = & 17,64 + 20,307 (\text{HHG}) - 6,275 (\text{EPAILIT}) \\ \text{TOTALES} & - 14,060 (\text{PHOT+}) - 5,234 (\text{PHOTCOU}) + 5,195 (\text{HML}) \end{aligned}$$

L'absence de biais inhérent aux modèles par rapport à l'étendue des valeurs observées pour chacun des modèles en régression multiple a été vérifiée par l'examen des résidus. Les diagrammes de dispersion des résidus par rapport aux valeurs observées sont illustrés aux figures 14 et 15. La répartition du nuage de points de part et d'autre de l'axe 0

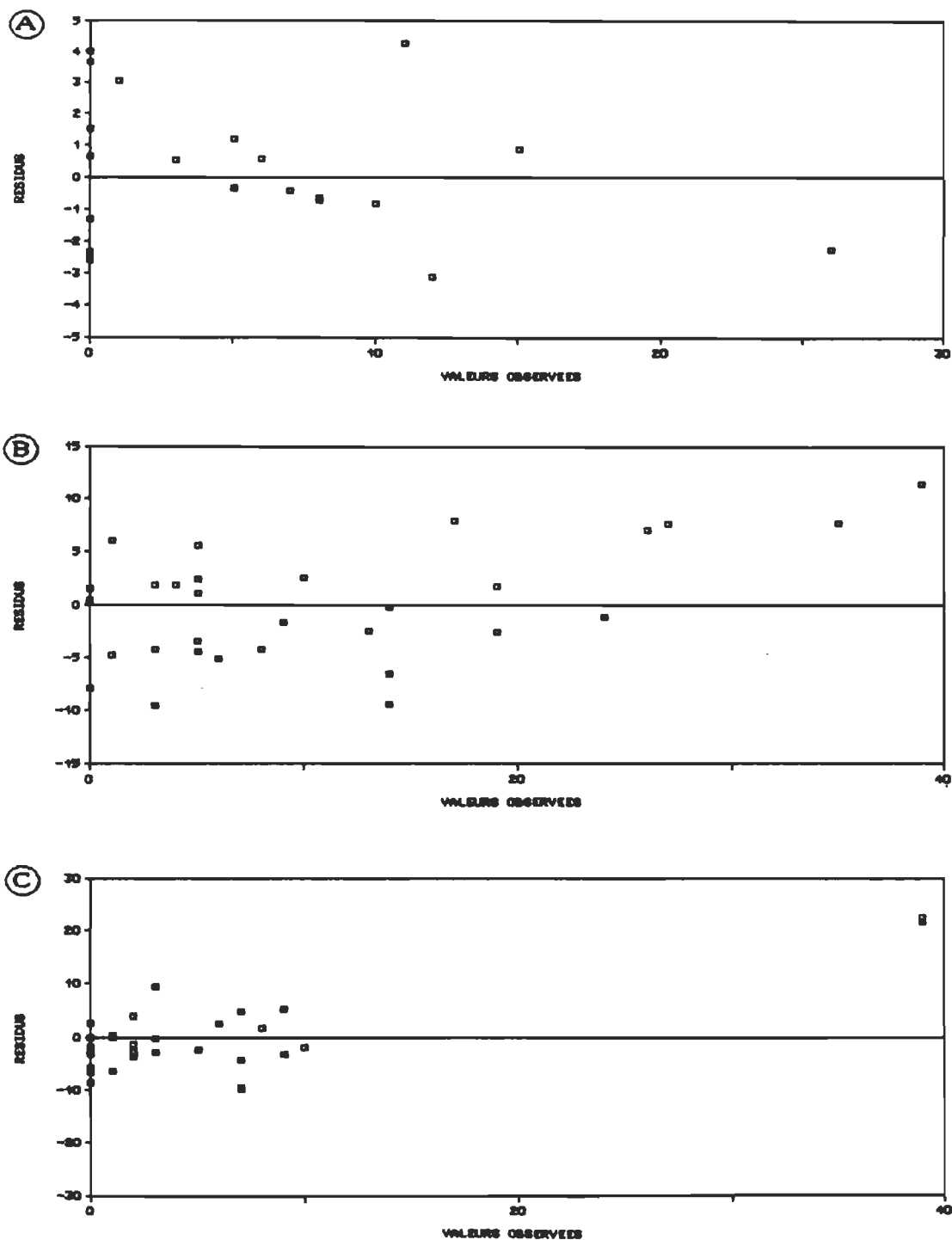


Figure 14. Distribution des résidus en fonction des valeurs observées du nombre de captures de grenouilles léopards pour le modèle printanier (A), estival (B) et automnal (C).

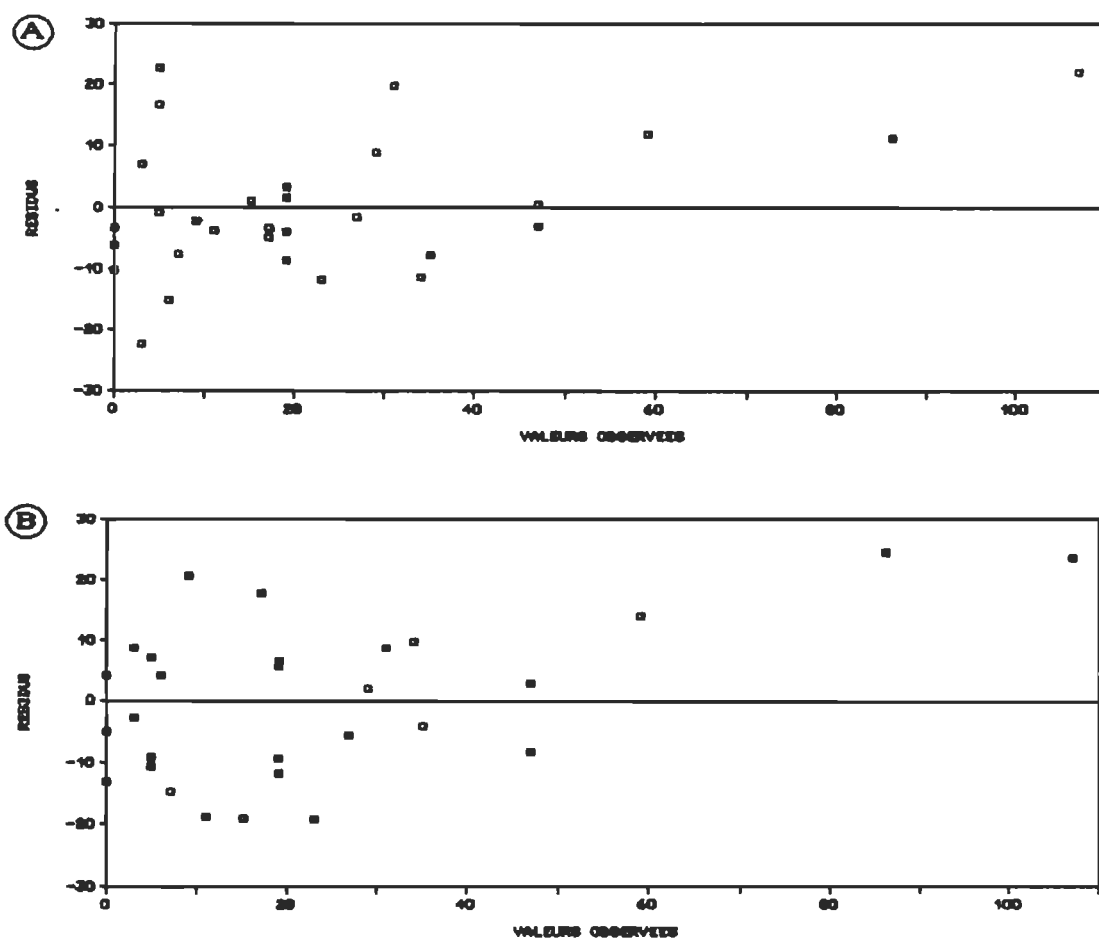


Figure 15. Distribution des résidus en fonction des valeurs observées du nombre total de captures de grenouilles léopards pour les modèles généraux 4 (A) et 5 (B).

dans tous les cas indique que les modèles proposés ne surestiment ni ne sous-estiment systématiquement le nombre de captures de grenouilles léopards au sein des différents habitats.

Les cinq modèles présentés sont composés de descripteurs dont les coefficients de corrélation partielle avec la variable dépendante sont significatifs au seuil $P \leq 0,05$. Ces coefficients ont été vérifiés indépendamment de la régression de façon à éviter le biais causé par l'ordre d'entrée des descripteurs dans le modèle. Notons finalement qu'aucune constante n'est significativement différente de zéro.

Pour faciliter l'interprétation des résultats, nous présentons au tableau 20 les niveaux de signification des corrélations simples (Pearson, Sperman) entre les variables utilisées dans les modèles et tous les autres descripteurs mesurés sur le terrain.

4.7 Analyses structurales des habitats de la grenouille verte, de la grenouille des bois et du crapaud d'Amérique.

Depuis la section 4.3, nous avons délaissé les données relatives aux autres espèces d'anoures capturées au cours de l'échantillonnage. Plusieurs des analyses largement décri-

Tableau 20

Corrélations de Pearson et de Spearman (r_s) entre les
descripteurs inclus dans les modèles et les autres
descripteurs de l'habitat.

(1: $P \leq 0,05$ 2: $P \leq 0,01$ 3: $P \leq 0,001$ 4: $P \leq 0,0001$)

MODELES	1					2		4			5				D1	
	D M A R A I S	T O S O L	H O S O L	P H O T 5 0	L I M O N	S O L N U	N S P H E R B	A R G I L E	P H O T +	P H O T 2 0	P H O T 5 0	H H G	E P A I L I T	P H O T C O U	H M L	M O U S S E
DMARAIS	.	.	-1	-1
DHUMAIN
ALTREL	+3	.	-1	.	.	.	+1
NSPHERB
NSPARBUS	+3	.	-1	-1	-1	-1	+1	.	+3
AIREMIN	.	.	-1	-3	+2	.	+2
PH
SABLE	-2	.	.	-4	-1	.	.
LIMON	-2	.	.
ARGILE
SOLNU	-2	.	+1	+1
LITIERE	-2	.	.	+1	+1	.	.	+2	.	.	-2
MOUSSE	.	.	-1	-2	-1	.	.	.
BOISMORT	-1	-1	+1	.	.
EPAILIT	-4	.	.	.	+2	.	+3	.	-2	-2	-3
ARBRE (r _a)	+2	-1	.	-3	-2	-2	-3	-2	+3	+1	.
ARBUSTE (r _a)	+1	.	.	-3	-2	-2	-1	-2	+3	.	+2
BUISSON (r _a)	-2	.	-1	.	-1	+3	.	+3
H°SOL	-1	+1	.	-1	.	-1
T°SOL
PHOT20	+1	.	+1	+2	+2	-1	.	.
PHOT50	+2	+1	.	+2	.	-1	.	.
PHOT100	-1	-1	-2
PHOT+	+1	+2	+1	.	-2	.	.
PHOTCOU	.	.	.	-1	-2	-1	-1	.	-2	.	.	+1
HAUTHERB	+1	+3	+1	.	.	-2
NAPPHRE	.	.	+3
DPTEAUT
COUVHERB	+1	.	.	-2	.	-2
HHG (r _a)	-1	-1	.	.	+3	+2	+2	.	+3	-2	-2	-2
HHL (r _a)	-1	.	+2	.	+1	.	.	-2	.	.
HMG (r _a)	+1	+1	+1
HML (r _a)	-1	-1	.	.	.
HBAS (r _a)	-2	-3	+1	.	.

tent ci-haut pour le traitement des données relatives aux grenouilles léopards ont tout de même été étendues aux captures des trois autres espèces. La présence de nombreux zéros dont l'interprétation écologique est fallacieuse et la faiblesse des effectifs dans leur ensemble ont grandement réduit l'étendu des résultats significatifs que nous présentons dans la présente section.

Ils se résument en fait aux corrélations simples puisqu'aucun modèle en régression multiple ne s'est avéré significatif malgré nos essais. Les tableaux 21 et 22 regroupent les coefficients de corrélation entre les descripteurs de l'habitat et le nombre de captures de chacune des espèces pour les stations où le nombre de captures est différent de zéro. Les captures de la grenouille des bois ne sont corrélées avec aucun des descripteurs mesurés.

L'abondance de la grenouille verte est, pour sa part, corrélée positivement avec le pourcentage de sol nu (SOLNU). La régression simple, superposée au diagramme de dispersion des stations en fonction du nombre de grenouilles vertes, possède un coefficient de détermination de 39 % (figure 16).

Les captures de crapauds d'Amérique sont corrélées avec le pourcentage de sable dans le sol (SABLE, $n = 12$, $r^2 = 0,36$) et avec l'indice photométrique de la végétation au-dessus de 100 cm (PHOT+, $n = 7$, $r^2 = 0,82$). La figure 17

Tableau 21

Coefficients de corrélation de Pearson (r) et de Spearman (r.)
entre les descripteurs constants de l'habitat et le nombre
total de grenouilles vertes, de grenouilles des bois
et de crapauds d'Amérique capturés.

DESCRIPTEURS	R. <u>CLAMITANS</u> (n=16) ¹		R. <u>SYLVATICA</u> (n=14)		B. <u>AMERICANUS</u> (n=12)	
	r	P	r	P	r	P
DMARAIS	-0,12	NS	0,42	NS	0,33	NS
DHUMAIN	-0,11	NS	-0,10	NS	0,29	NS
DPTEAUP	0,14	NS	0,15	NS	-0,07	NS
ALTREL	-0,25	NS	0,45	NS	-0,20	NS
PH	-0,10	NS	0,23	NS	-0,27	NS
SABLE	0,20	NS	0,01	NS	-0,60	0,040
LIMON	0,28	NS	-0,03	NS	0,51	NS
ARGILE	-0,26	NS	-0,02	NS	0,53	NS
SOLNU	0,62	0,009	-0,02	NS	0,25	NS
MOUSSE	0,42	NS	0,01	NS	0,15	NS
EPAILIT	-0,47	NS	-0,16	NS	-0,41	NS
NSPARBUS	0,17	NS	0,34	NS	-0,10	NS
NSPHERB	-0,28	NS	-0,25	NS	0,09	NS
AIREMIN	0,25	NS	-0,19	NS	0,45	NS
	r.	P	r.	P	r.	P
ARBRE	0,43	NS	0,49	NS	0,28	NS
ARBUSTE	0,08	NS	0,14	NS	0,32	NS
BUISSON	0,16	NS	-0,01	NS	0,29	NS

1 Nombre de stations considérées (nombre de capture ≠ 0)

Tableau 22

Coefficients de corrélation de Pearson (r) et de Spearman (r.)
entre les descripteurs mensuels de l'habitat (période 4) et
le nombre total de grenouilles vertes, de grenouilles des
bois et de crapauds d'Amérique capturés.

DESCRIPTEURS	<u>R. CLAMITANS</u> (n=16) ¹		<u>R. SYLVATICA</u> (n=14)		<u>B. AMERICANUS</u> (n=12)	
	r	P	r	P	r	P
H°SOL	-0,18	NS	-0,19	NS	-0,26	NS
T°SOL	0,33	NS	-0,27	NS	0,09	NS
COUVHERB	0,18	NS	-0,33	NS	-0,24	NS
HAUTHERB	0,22	NS	-0,37	NS	-0,17	NS
PHOT20	-0,30	NS	-0,05	NS	-0,03	NS
PHOT50	-0,20	NS	-0,28	NS	-0,15	NS
PHOT100	0,11	NS	-0,16	NS	-0,14	NS
PHOT+	-0,18	NS	0,62	NS	0,901	0,004
PHOTCOU	---		0,12	NS	0,36	NS
	<u>rs</u>		<u>rs</u>		<u>rs</u>	
		P		P		P
HHG	-0,41	NS	-0,39	NS	-0,07	NS
HHL	-0,07	NS	-0,21	NS	-0,11	NS
HMG	-0,14	NS	-0,17	NS	-0,29	NS
HML	0,38	NS	0,08	NS	0,28	NS
HBASSE	0,19	NS	0,02	NS	-0,06	NS

1 Nombre de stations considérées (nombre de captures ≠ 0)

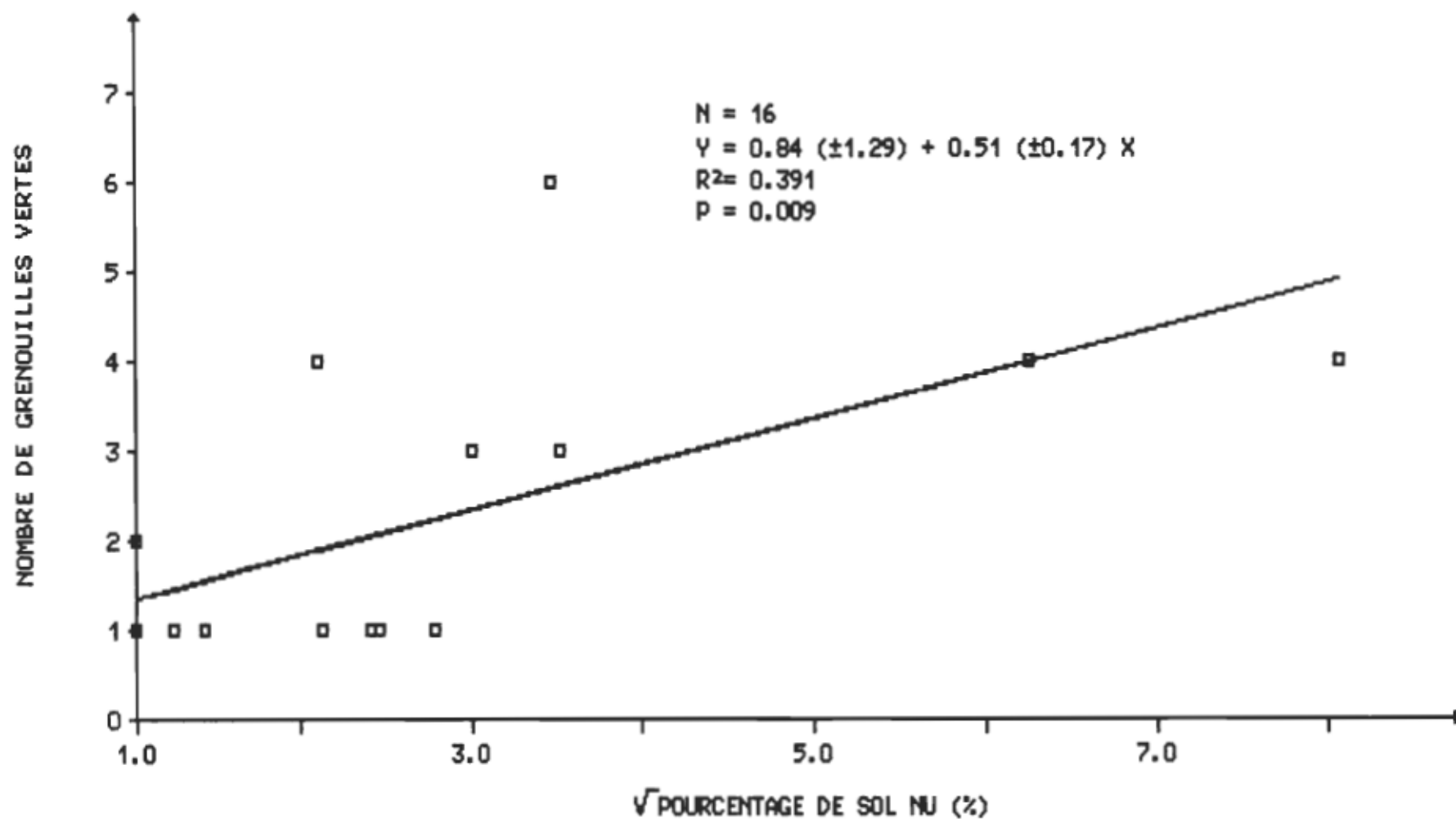


Figure 16. Régression simple entre le nombre total de grenouilles vertes capturées et le pourcentage de sol nu.

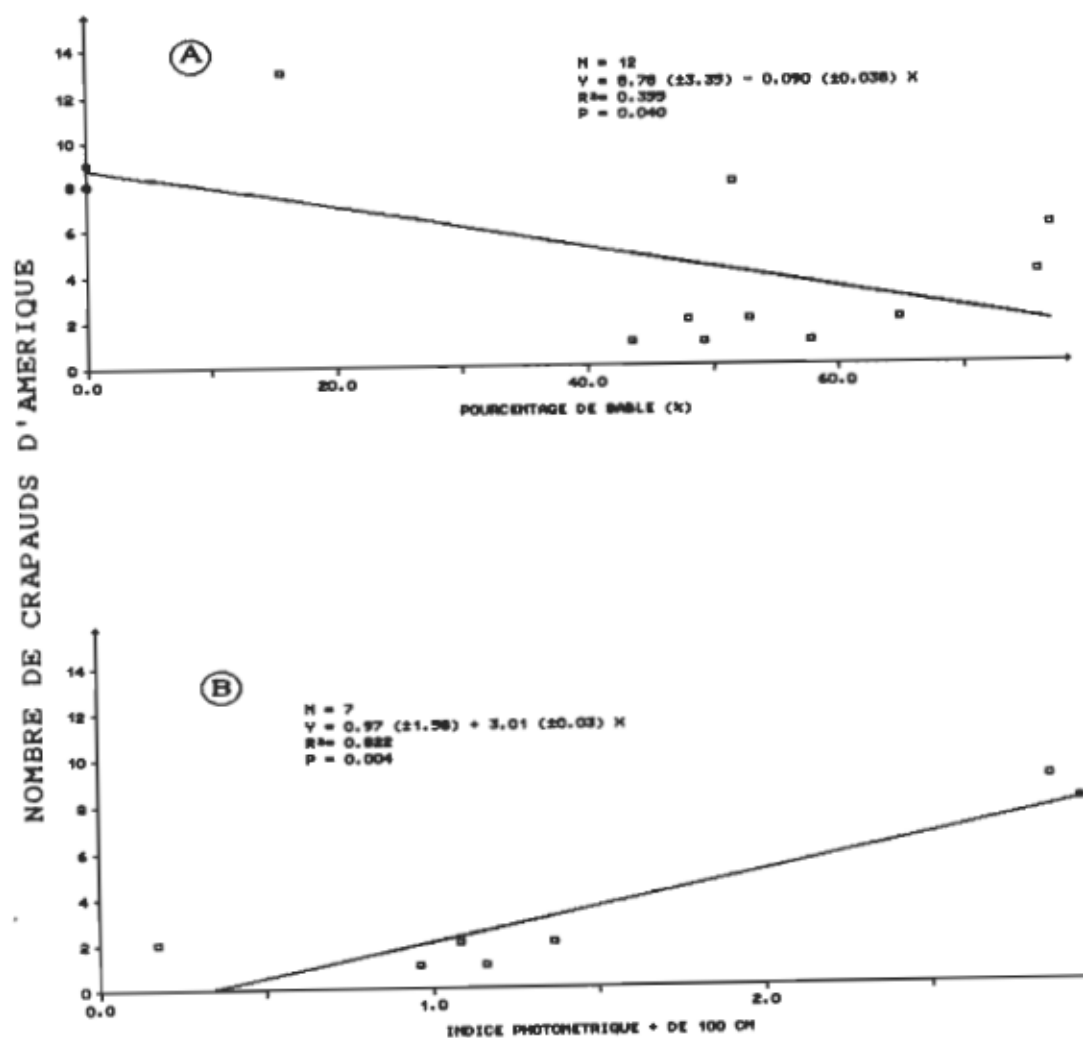


Figure 17. Régression simple entre le nombre total de crapauds d'Amérique capturées et le pourcentage de sable (A) et l'indice de végétation de Fox au-dessus de 100 cm (B).

laisse voir l'incertitude des relations soulignées par les corrélations, malgré des valeurs de r^2 intéressantes; perplexité causée par le nombre réduit de points mis en cause.

CHAPITRE V

DISCUSSION

5.1 Le système de capture

L'emploi d'un système unique de capture, pour l'étude comparative d'une grande variété d'habitats, nous a permis de réduire au minimum les biais reliés au mode d'estimation des abondances relatives de grenouilles. Ces biais, inhérents aux méthodes d'échantillonnage par recensement visuel, sont reliés au degré d'obstruction variable causé par les différents couverts végétaux (Campbell et Chrisman, 1982). La plupart des travaux que nous avons recensés ayant trait, du moins en partie, à la portion terrestre de l'habitat des anoures utilisent pourtant ces méthodes (Loman, 1978; Roble, 1979; Roberts et Lewin, 1979; Haynes et Aird, 1981; Clark et Euler, 1982).

Le système de capture choisi n'opère pas de déplacement de population pour l'herpétofaune (Bury et Corn, 1987). Cependant, avec l'utilisation de clôtures de dérive, le nombre de captures par unité de capture ne reflète pas toujours le nombre de grenouilles qui vivent à proximité des pièges. Dans certains cas, le nombre de prises ne représente

qu'un nombre relatif de passages au travers l'habitat. Ce biais d'estimation est possible pour la grenouille léopard et la grenouille verte puisque ces espèces sont très mobiles durant les périodes pluvieuses et visitent même les zones défavorables à leur survie (Dole, 1965a; Schroeder, 1976; Hine et al., 1981). Idéalement, seule la recapture des individus nous permet de confirmer leur appartenance à la population locale (Dole, 1965a). Nos recaptures, trop sporadiques ($n = 19$), ne peuvent être utilisées en ce sens. L'analyse de la distribution des captures en fonction des directions (tableaux 16a et b), tel que suggérée par Gibbons et Semlitsch (1981) pour détecter cette situation, indique, pour le moins, que les captures ne sont pas le fait de migrations massives durant les quatre premières périodes d'échantillonnage. Finalement, la zone d'influence d'un système de capture peut varier d'un habitat à l'autre puisque le domaine vital d'une espèce varie d'un type d'habitat à un autre (Dole, 1965a; Bellis, 1965). Nous présumons tout de même que les résultats de captures obtenus sont représentatifs des densités réelles de grenouilles à chacune des stations:

5.2 L'habitat de la grenouille léopard

5.2.1 Les types d'habitat préférés

Tel que mentionné dans la littérature usuelle, les grenouilles léopards préfèrent les marais et les prairies

humides. La présence d'une strate arbustive plus ou moins ouverte, tel que nous la retrouvons dans les marécages arbustifs, favorise le maintien d'une population plus élevée que dans les prairies (tableau 7). Beebee (1977) a observé en Angleterre qu'aucune espèce d'amphibien n'utilise les étangs situés dans les zones totalement dépourvues d'arbustes. Nos résultats indiquent aussi que les forêts humides ne sont pas évitées par la grenouille léopard. Whitaker (1961), qui présente aussi ses résultats sous forme de taux de capture par unité d'effort-jour, conclut à l'ordre de préférence suivant pour la grenouille léopard: marais et bord d'étangs, prairie humide, forêt humide, marécage arbustif et arborescent, et champ fauché. Cet ordre de préférence des habitats diffère très peu de nos propres observations.

La concordance des résultats obtenus cache cependant l'hétérogénéité existant au sein de chacun des groupes de stations réunis sous un même type physionomique. La probabilité que les nombres de captures que nous avons obtenus dans les différentes stations à l'intérieur d'un même type d'habitat (selon les données du tableau 4) ne diffèrent pas est inférieure à 0,001 (X^2 ou G^2) dans tous les cas sauf dans celui des champs abandonnés ouverts ($G^2 = 7,78$, $P \geq 0,05$). Loman (1978) fait mention de différences de densité significatives entre habitats de même type et tente d'expliquer celles-ci par l'hétérogénéité des conditions micro-structurales entre les stations et par les différences liées aux

habitats de reproduction. Ces constatations confirment donc le besoin de pousser plus loin les investigations en matière de distribution de l'espèce en fonction du micro-habitat, ce que nous avons fait par des analyses structurales de la végétation et des facteurs abiotiques.

5.2.2 Les types d'habitat utilisés par les recrues

Nos analyses en vue d'identifier des patrons particuliers de distribution de la grenouille léopard en fonction des classes d'âge où des périodes d'échantillonnage (tableau 6 à 8) ne nous permettent pas d'émettre de conclusions très soutenues à ce sujet. Clark et Euler (1982) ont pour leur part conclu en une certaine séparation des niches occupées par les différentes classes de taille du ouaouaron et de la grenouille verte. Nous remarquons toutefois la présence d'une proportion plus élevée de recrues, en fonction des captures totales, dans les habitats les moins favorables (champs abandonnés ouverts et buissonnants: 33 %) par rapport aux autres habitats (15 %). De fait, la dispersion chez la grenouille léopard est une fonction largement attribuée aux recrues (Dole, 1971). La recherche de nouveaux habitats disponibles explique la présence plus fréquente de recrues dans des habitats moins avantageux pour l'espèce et, par le fait même, moins utilisés (Partridge, 1978). La proportion des recrues par rapport aux adultes (0,28) pour l'ensemble des stations est cependant très faible. Les résultats

résultats obtenus par Hine et al. (1981) au Wisconsin expriment, au six septembre, un taux de 45,7 recrues par adulte. Nos résultats témoignent donc d'un succès de reproduction ou d'un taux de survie très faible pour l'année 1987. La non détection par nos analyses d'habitats préférentiels distincts pour les recrues y est peut-être associée.

5.2.3 Les postulats de la modélisation de l'habitat préférentiel

La modélisation de l'habitat préférentiel de la grenouille léopard à l'aide de méthodes d'analyses multidimensionnelles repose sur plusieurs postulats concernant les facteurs qui expliquent la distribution des individus d'une population au sein des habitats disponibles. Idéalement, l'habitat préférentiel devrait être défini à partir des courbes spécifiques, pour chaque habitat, du fitness (taux de survie de la descendance) en fonction de la densité (Fretwell, 1972; Partridge, 1978). Fondamentalement, la qualité d'un habitat est reliée au potentiel moyen de sa contribution à la banque de gènes des générations subséquentes de l'espèce (Fretwell, 1972). Nous ne désirons pas ici démontrer cet axiome. Par conséquent, nous assumons que:

1. L'habitat favorable contient une densité plus élevée d'individu que l'habitat défavorable. Cependant, si la densité est faible, ce que nous avons observé durant l'été

1987 comparativement à l'été précédent, l'ensemble des habitats préférés peut ne pas être utilisé (Partridge, 1978).

2. La densité de capture reflète la densité réelle dans l'habitat échantillonné sans interférence ou effet de débordement dû à la proximité des habitats voisins (Collins and Wilbur, 1979). La grenouille léopard est cependant reconnue pour être une espèce mobile (Rittschof, 1975; Merrel, 1977) capable d'excursion nocturne couvrant souvent 100 mètres et plus (Dole, 1965a).

3. La compétition et la prédation ou la présence de site de reproduction peuvent contrôler le patron de distribution des grenouilles, cependant la sélection de l'habitat en fonction de signaux structuraux et fonctionnels demeure active. Dole (1971) et Schroeder (1976) ont ainsi observé, pour la grenouille léopard et la grenouille verte, que les recrues ne fixent pas leur domaine vital au premier site apparemment favorable rencontré lors de la dispersion. De plus, Rittschof (1975) a montré que la direction des mouvements de la grenouille léopard est associée à une distinction des habitats selon la fermeture du couvert. Ce troisième postulat serait valide également chez les têtards de grenouilles qui font montre d'une sélection active d'un patron structural de l'habitat (Dunlap et Satterfield, 1982; Odendaal et al., 1982).

4. Les analyses multivariables sont toutes basées sur des matrices de corrélation linéaire entre descripteurs environnementaux et un indice de présence de l'espèce étudiée (Legendre et Legendre, 1984), ce qui néglige les effets de saturation et de rétro-action négative de même que les réponses non linéaires aux facteurs environnementaux.

Finalement, l'interprétation fonctionnelle des modèles multivariables est sujette à beaucoup de précautions. Les descripteurs identifiés par l'analyse numérique ne correspondent pas nécessairement aux stimuli qui provoquent le comportement de sélection (Green, 1971; Partridge, 1978) même s'ils y sont corrélés. De plus, ces déterminants proximaux peuvent également être différents des facteurs ultimes qui produisent la sélection adaptative d'un comportement de sélection de l'habitat. Ainsi les relations de cause à effet ne sont pas immédiatement élucidées par les modèles obtenus. L'explication de celles-ci demande souvent des études spécifiques aux réponses fonctionnelles de l'espèce face aux descripteurs identifiés. Weller (1978) note avec justesse que l'étude des stimuli de l'habitat comme attractif pour la faune reste à faire. L'approche analytique demeure tout de même très intéressante pour obtenir une description économique des habitats favorables à une espèce (Green, 1971; Clark et Euler, 1982; Grier, 1984).

5.2.4 La classification des habitats

L'utilisation des données mensuelles mesurées au mois d'août (période 4) pour décrire et classifier les habitats optimalise l'information relative à la structure végétale des habitats qui est alors à son développement maximum. Les modèles réalisés avec ces données expliquent une portion plus grande de la variation du nombre total de captures (jusqu'à 15 % de plus dans le cas d'un modèle en régression multiple) que ceux obtenus avec les mêmes descripteurs mesurés lors d'une autre période. Les différences notées pour les descripteurs mensuels entre les périodes d'échantillonnage (tableaux 9 et 10) justifient du même coup l'emploi de mesures périodiques pour identifier des corrélations interprétables avec les captures effectuées durant une période précise (Clawson et al., 1984).

La réalisation de l'ACP facilite la compréhension du système multidimensionnel d'où originent les modèles et ainsi permet une description non plus analytique mais systématique de la mosaïque d'habitat qui occupe la plaine du lac Saint-Pierre. Le fait de retrouver à la figure 6 les groupes pré-établis ne constitue donc pas un artéfact analytique mais plutôt la preuve d'une structure définissable à l'aide de descripteurs non liés aux espèces végétales locales. Cette structure peut donc être reconnue ailleurs dans l'aire de distribution de l'espèce. Elle permet également une meil-

leure interprétation des relations entre les descripteurs au sein des modèles numériques.

Autant les analyses unidimensionnelles (comparaisons multiples et corrélations simples) que les modèles plus complexes démontrent l'importance de la distance au marais riverain (DMARAIS) pour la détermination de la qualité d'un habitat pour la grenouille léopard et l'explication des variations du nombre de captures parmi les habitats de la plaine du lac Saint-Pierre. Cependant, l'échantillonnage systématique au sein d'habitats variés comme les champs abandonnés, les forêts riveraines et les zones broussailleuses, a indiqué la présence d'un nombre significatif de grenouilles léopards dans certains marécages arbustifs et arborescents relativement loin (400 m) du marais riverain (figure 18).

L'AD démontre l'importance de trois autres composantes structurales de l'habitat (NSPHERB, PHOT+, MOUSSE) qui associées à DMARAIS, composent le modèle discriminant retenu. Ces quatre descripteurs contribuent significativement à la réalisation de l'espace réduit selon les deux premières composantes principales (tableau 13), et renferment une bonne partie de l'information obtenus par les tests de Kruskal-Wallis puisqu'ils sont significativement corrélés avec au moins un descripteur identifié par ces tests (tableau 22).

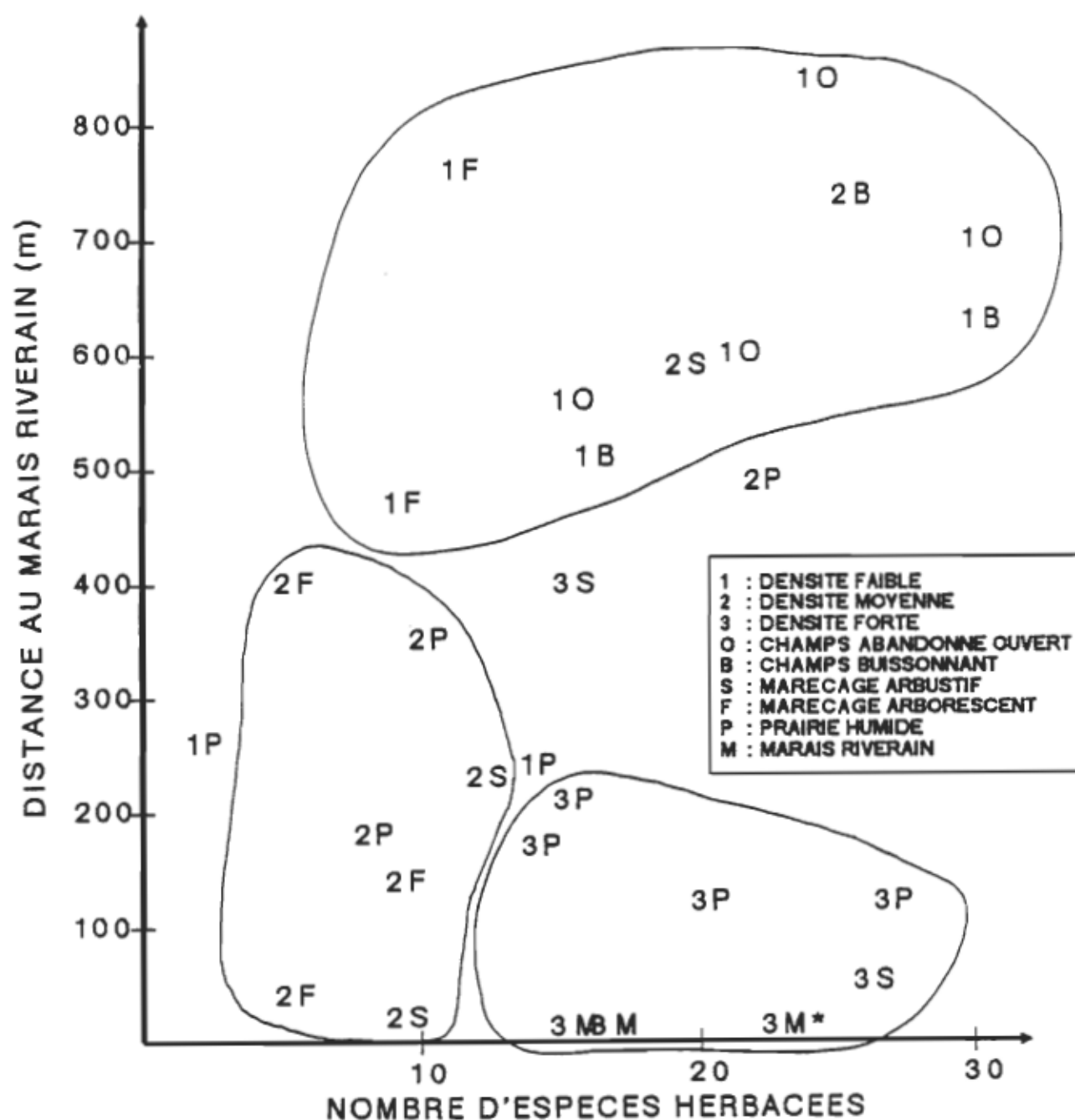


Figure 18. Distribution des stations, identifiées par le type d'habitat et la classe d'abondance, par rapport à la distance au marais riverain et au nombre d'espèces herbacées.

L'habitat préférentiellement fréquenté par la grenouille léopard est situé à faible distance du marais riverain et conserve donc un taux d'humidité relativement élevé. Il supporte une végétation diversifiée mais moins riche en espèce que les habitats situés plus haut par rapport au marais riverain. Le couvert herbacé est composé pour une large part de plantes hautes de type graminéoïde comme les Graminées, les Rubaniers et les Scirpes mais dont le volume au dessus d'un mètre est intermédiaire par rapport aux deux autres classes d'habitat. Le couvert muscinal est très réduit, si ce n'est absent.

Les habitats utilisés accessoirement par la grenouille léopard (abondance moyenne) affichent des descriptions moyennes en partie semblables à celles habitats peu favorables (H°SOL, HHG, MOUSSE), mais ils sont globalement situés moins haut par rapport au marais que ceux-ci (ALTREL). Ils se distinguent par une strate herbacée très peu diversifiée et clairsemée en hauteur tel qu'on la retrouve dans les stations marécageuses forestières.

L'absence d'étude portant sur la structure de l'habitat estival préférentiel chez la grenouille léopard réduit au minimum la comparaison de nos résultats. Whitaker (1961) fait mention d'une préférence ($P = 0,01$) des recrues de cette espèce pour un bon couvert végétal (100 % de recouvrement) et la proximité (moins de 20 m) d'un plan d'eau.

5.2.5 La modélisation de l'abondance relative

Parmi les corrélations simples que nous avons établies entre les descripteurs de l'habitat et les nombres de captures de grenouilles léopards (tableau 17 et 18), plusieurs soulignent l'attachement de cette espèce avec le marais riverain quelle que soit la période considérée, malgré le caractère terrestre qui lui est attribué (Bellis, 1962; Leclair et Baribeau, 1982). L'altitude relative et l'humidité du sol véhiculent cette même information en apportant certaines nuances dont l'intérêt devient évident par l'emploi de la régression multiple de type pas-à-pas.

Deux autres descripteurs, cette fois-ci associée à la structure de la végétation (facteur 1 de l'ACP), sont corrélés positivement aux nombres de prises estivales tout en ayant un certain intérêt explicatif, soit: PHOT50 et HHG, tous deux également corrélés entre eux ($r_s = 0,49$; $P = 0,006$; voir figure 5). Ceux-ci réfèrent à la couverture végétale en général (tableau 22) dont nous avons discuté à la section précédente. L'indice d'abondance des plantes hautes à feuilles minces est cependant distinctement associé à l'épaisseur de litière ($P \leq 0,001$) et inversement relié au recouvrement muscinal ($P = 0,003$), tandis que l'indice photométrique entre 20 et 50 cm est spécialement corrélé avec les plantes à feuilles larges ($P = 0,025$). L'intérêt du descripteur HHG est d'autant plus grand qu'il contribue

fortement (14.6 %) à la réalisation de la première composante principale.

Les régressions multiples dont le traitement analytique repose sur les corrélations partielles, nous permettent d'accéder à l'information masquée par l'influence du marais riverain. Au printemps, avant la saison de croissance de la végétation, la distribution des grenouilles léopards est rattachée aux caractéristiques édaphiques dont la température du sol. Cette variable n'est corrélée avec aucun autre descripteur mesuré. Il résulte de l'interaction d'un ensemble de conditions environnementales et est peut-être un élément clé de la sélection de l'habitat au printemps. L'activité des ectothermes est connue pour être dépendante de la température extérieure (Bider et Morrison, 1981; Putnam et Bennett, 1981); en sélectionnant un habitat plus chaud, une grenouille peut augmenter sa mobilité et ainsi fuir plus rapidement un prédateur. L'humidité du sol, malgré sa corrélation avec DMARAIS, est le troisième descripteur retenu dans le modèle printanier et apparaît seulement dans ce modèle. En ce début de saison, l'humidité du sol quantifie la vitesse du retrait de l'eau suite à la fonte des neiges et est un descripteur évidemment associé à la proximité des aires d'hivernation et de reproduction.

Le modèle proposé pour prévoir l'abondance relative de la grenouille léopard en été, peut également servir, par sa

simplicité (3 descripteurs), à la classification des habitats dans la région du lac Saint-Pierre. Il se calcule à partir des descripteurs communs au modèle discriminant DMARAIS et NSPHERB et de la composante édaphique ARGILE. L'humidité du sol ne fait pas partie de ce modèle même s'il est démontré qu'il constitue le principal facteur limitant la distribution des anoures en milieu terrestre (Dole, 1965b, 1971; Rittschhof, 1975; Robert et Lewin, 1979). L'information contenue dans ce paramètre en été est tout probablement déjà assimilée au descripteur (DMARAIS). La fraction argileuse du sol pour sa part, est reconnue pour jouer un rôle important dans la rétention d'eau (Ramade, 1984).

L'échantillonnage durant la migration automnale (modèle 3, tableau 19) n'a pas permis la réalisation d'un modèle satisfaisant de l'utilisation des habitats comme couloir de migration. Il explique moins de 35 % de la variation du nombre de captures par le modèle. Il semble que les grenouilles léopards en route pour les sites d'hivernation ne sélectionnent pas de voies de migration particulières.

Les deux derniers modèles sont conçus à partir de la distribution des captures totales. Le modèle 4 apporte peu d'information nouvelle par rapport au modèle estival. Son intérêt résulte du grand nombre de corrélations significatives entre les indices photométriques qui le complètent et les autres descripteurs de la structure végétale. Ceci dénote

l'intérêt de ces indices (Fox, 1979) pour la quantification de la structure végétale à l'aide d'un appareil facile d'utilisation (photomètre), en vue de la modélisation des habitats fauniques.

Le dernier modèle, malgré un taux d'explication un peu plus faible que le précédent (69,2 %), est d'application plus générale dans l'aire de distribution de la grenouille léopard puisque nous y avons retiré le descripteur particulier au système fluvial DMARAIS. L'importance de la structure de la végétation dans la sélection d'un habitat particulier y est mise en évidence. La contribution positive du descripteur HHG témoigne de l'importance d'un fort recouvrement herbacé tel qu'il existe dans les habitats humides non perturbés. Ce bon couvert procure un refuge contre les prédateurs et contribue probablement à maintenir une population de grenouilles abondante (Whitaker, 1961). L'épaisseur de litière, second facteur du modèle, est adjoint d'un coefficient négatif tout en étant corrélé positivement avec HHG. Ce binome suggère l'existence d'une densité optimale de végétation. Dole (1965a, 1967, 1971) mentionne que la litière limite le contact direct entre le substrat humide et l'animal provoquant une évaporation cutanée supérieure. Les trois descripteurs suivants du modèle résument l'information relative à la structure végétale dans son ensemble. PHOTO+ quantifie la présence de plantes hautes, PHOTOCOU témoigne de l'influence négative du couvert arborescent ou arbustif; tandis que HML

quantifie l'encombrement herbacée entre 20 et 100 cm causé par les plantes à feuilles larges. Ce dernier descripteur ajuste l'équation à la hausse, entre autre dans les habitats forestiers où la strate herbacée parfois dense, est composée essentiellement de fougère et d'Ortie du Canada.

5.2.6 Comparaisons des modèles multivariables

Les résultats semblent indiquer que la structure végétale est un des facteurs entrant dans de la sélection de l'habitat par la grenouille léopard et ce, sans égard à la composition spécifique du couvert. La mise en évidence d'un patron micro-structural de l'habitat préférentiel de la grenouille léopard est similaire aux exemples, pour les oiseaux, de la sélection d'une niche spatiale (Wittaker et Levin, 1975) sur la base de la densité des feuilles à différents niveaux par rapport au sol, sans que la composition spécifique n'influence quoi que ce soit (MacArthur et MacArthur, 1961).

Clawson et collaborateurs (1984) dans une étude similaire de l'habitat terrestre de l'herpétofaune au Missouri, étaient arrivées à la déconcertante conclusion que la proximité de l'eau prédomine sur tous les autres descripteurs pour déterminer l'abondance des amphibiens. Nos analyses ont effectivement mis en évidence l'importance du marais riverain comme descripteur prévisionnel de l'abondance relative des

grenouilles léopards ainsi que sa contribution de premier plan à la classification des stations selon trois classes de fréquentation, mais ce descripteur seul n'explique pas de façon satisfaisante la totalité de la variabilité du nombre de captures entre les stations. Des descripteurs édaphiques ou associés à la structure végétale contribuent à améliorer sensiblement les modèles.

Clark et Euler (1982) ont démontré que le pH du sol et de l'eau ainsi qu'un indice de perturbation de l'habitat pouvaient servir dans la discrimination de l'habitat occupé par différentes espèces d'amphibiens en Ontario. Nos résultats ne nous suggèrent pas de conclusions à cet effet. Cependant, à l'échelle de l'organisme en cause, toute perturbation se traduit simplement en une nouvelle organisation structurale de l'habitat qui fait alors l'objet d'une sélection par les populations en contact avec ces habitats.

5.3 L'habitat de la grenouille verte

Le faible nombre de grenouilles vertes capturées ($n = 35$) ne nous permet évidemment pas de distinguer les différentes classes d'âge, ni d'effectuer des analyses complexes. Le fait de retrouver le plus souvent cette espèce dans les marais riverains et dans les marécages arborescents (tableau 8) ne surprend guère et rejoint totalement les résultats énoncés par Whitaker (1961). Ces conclusions générales ne

nous informent cependant pas au sujet des signaux de l'environnement sur lesquels s'opèrent la sélection, d'autant plus que certaines de nos stations, théoriquement parmi les types les plus fréquentés, ne montrent aucune présence de l'espèce en cause. Ce commentaire est également vrai pour la grenouille des bois et le crapaud.

Au sein des 30 stations d'échantillonnage, le nombre de captures de grenouilles vertes est inversement corrélé avec l'élévation par rapport au marais riverain ($r_s = -0,47$; $P = 0,008$). Ce descripteur permet à lui seul de discriminer entre les stations où la grenouille verte est présente et les autres stations, avec un taux de succès de 70 %. Cela témoigne donc du lien étroit de l'espèce avec les environs des plans d'eau (Leclair, 1985). Parmi les stations où nous l'avons répertoriée, le pourcentage de sol nu permet d'expliquer 39 % de la variation du nombre d'individus capturés. La proportion de sol minéral à découvert est plus importante dans les marécages arborescents (SOLNU X ARBRE: $r_s = 0,44$; $P = 0,015$). Les mouvements sont peut-être plus faciles en absence de litière (SOLNU X EPAILLIT: $r_s = -0,55$; $P = 0,002$) pour cette espèce moins habile sur terre. Whitaker (1961) et Clark et Euler (1982) notent toutefois l'association de l'espèce avec une bonne couverture végétale tel qu'elle se présente souvent dans les premiers 20 m de la rive.

5.4 L'habitat de la grenouille des bois

L'analyse statistique de la distribution des 64 grenouilles des bois capturées n'a pas donné de résultat très probant par rapport à la structure de son habitat préférentiel. Aucun descripteur n'explique significativement une partie de la variation du nombre de captures entre les habitats où la grenouille des bois est présente. Lorsque les 16 stations sans aucune observations sont incluses dans les calculs, le nombre de prises est alors corrélé avec un faible recouvrement herbacée (COUVHERB) ($r_s = -0,47$; $P = 0,008$), un bon recouvrement arborescent (ARBRE) ($r_s = 0,40$; $P = 0,027$) et le pourcentage de sol nu (SOLNU) ($r_s = 41$, $P = 0.023$). Nous rejoignons ainsi Clark et Euler (1982) qui distinguent à l'aide de l'AD et l'ACP, l'habitat de la grenouille des bois par une strate de végétation herbacée peu élaborée et la présence de strate arbustive et arborescente.

De nos résultats, il apparaît que plus de 66 % des captures ont eu lieu dans trois stations de type physiologique différent; soit, un marécage arborescent ($n = 22$), ancienne érablière exploitée mal drainée avec de nombreuses dépressions inondées, tout à fait idéal pour la reproduction selon Haynes et Aird (1981); un milieu arbustif ($n = 9$), au sol humide colonisé par le Peuplier faux-tremble et la Spirée à large feuille, habitat identifié parmi les meilleurs pour la grenouille des bois par Roberts et Lewin (1979); et une

prairie très humide à *Carex lacustre* et *Lythrum salicaire* ($n = 16$). Ce dernier type de végétation est peu utilisé selon Roberts et Lewin (1979). Il est à remarquer que nous n'avons capturé aucune grenouille léopard aux deux dernières stations citées. Le coefficient d'association (Collins et Wilbur, 1979) entre ces deux espèces ($\Phi = -0,134$, $P \geq 0,50$) n'est toutefois pas significatif.

5.5 L'habitat du crapaud d'Amérique

Le crapaud est un anoure reconnu pour son indépendance face au milieu aquatique en dehors de la période de reproduction (Cook, 1984). Nous l'avons retrouvé en plus grand nombre dans les habitats les plus éloignés du marais riverain (champs abandonnés et marécages arborescents) (voir figure 17) et souvent fort loin du plus proche point d'eau temporaire. La corrélation du nombre de crapaud avec la distance au marais riverain (DMARAIS) est d'ailleurs positive lorsque toutes les stations sont considérées ($n = 30$; $r_s = 0,45$; $P = 0,013$). Contrairement à nos observations, Breckenridge et Tester (1961 *in* Roberts et Lewin, 1979) notent des distances à la rive inférieures à 8 m pour 80 % des captures. Nous croyons que dans la région du lac Saint-Pierre, l'humidité demeure suffisamment élevée dans tous les types d'habitat pour permettre la présence des crapauds indépendamment de la présence d'un point d'eau (HOSOL minimum = 13.1 %; $n = 6$). Par ailleurs, dans les habitats où il est présent, le nombre

de crapaud augmente inversement au pourcentage de sable. Les habitats très bien drainés (% de sable élevé) sont donc moins favorables au crapaud d'Amérique qui est le moins terrestre des Bufonidés (Henrich, 1968).

La description structurale des champs abandonnés ouverts et buissonnants (section 4.4) correspond par ailleurs parfaitement à la structure de l'habitat du crapaud d'Amérique décrite par Clark et Euler (1982) qui font mention d'un recouvrement muscinal et d'une diversité herbacée importante en plus d'un indice limité de perturbation. Cette structure semble donc bien identifier l'habitat du crapaud d'Amérique sur une grande portion de son aire de distribution.

En terminant, mentionnons que les captures de crapauds sont inversement corrélées avec celles des grenouilles léopards ($n = 30$, $r_s = -0,59$; $P \leq 0,001$) bien que le coefficient d'association demeure non significatif ($\Phi = -0,309$; $P \geq 0,05$). Cette corrélation négative traduit tout de même une distinction importante des niches spatiales utilisées pendant l'été par ces deux espèces parmi les plus terrestres des anoures du Québec.

CONCLUSION

L'analyse fréquentielle de la distribution de la grenouille léopard indique que cette espèce est présente, du moins temporairement, dans les six principaux types d'habitat rencontrés dans la zone riveraine non inondée en permanence, sur la rive nord du lac Saint-Pierre. Globalement, les marais riverains et les marécages arbustifs relativement ouverts sont les habitats les plus fréquentés tandis que les prairies humides et les marécages arborescents présentent des densités non négligeables de grenouilles léopards probablement résidentes. Au sein d'un même type d'habitat, les variations sont importantes et se situent dans un rapport moyen de un à quatre. Le taux de capture des recrues est proportionnellement supérieur dans les habitats moins favorables tels les champs abandonnés ouverts et les champs buissonnants. Nous suggérons que ce résultat ne traduise pas une séparation active des niches spatiales entre les classes d'âge de la population mais plutôt le caractère explorateur plus développé chez les recrues (Dole, 1971) qui les conduit à occuper momentanément ces habitats.

Le modèle de discrimination des stations selon trois niveaux de fréquentation par la grenouille léopard permet de classifier correctement 90 % des stations par la combinaison

de quatre descripteurs faciles à mesurer, soit: la distance au marais riverain, le nombre d'espèce herbacée, l'indice photométrique associé à la strate de végétation herbacée au-dessus d'un mètre et le recouvrement muscinal. Après validation sur un plus grand nombre de stations, l'application de ce modèle pour le recensement et la cartographie des habitats favorables à la grenouille léopard dans la région du lac Saint-Pierre peut être d'un grand intérêt en vue de la gestion de ces terres humides.

Dépassant l'estimation visuelle, plus ou moins subjective, de l'utilisation d'un habitat par la grenouille léopard après la reproduction, ce modèle nous indique que les plus fortes densités se retrouvent à faible distance du marais riverain, en présence d'une végétation relativement diversifiée, haute, de type graminéoïde, et avec peu ou pas de mousse au sol.

Abstraction faite de la distance au marais riverain dont l'influence sur la distribution des grenouilles léopards est déjà démontrée (Whitaker, 1961), les régressions multiples indiquent que la sélection de l'habitat s'opère par des facteurs différents selon le moment de la saison. Au printemps, celle-ci serait associée aux caractéristiques physiques du sol dont la température, l'humidité et la proportion de limon. Le sol minéral nu serait par ailleurs évité. Suivant la croissance de la végétation et le relève-

ment général des températures, la sélection de l'habitat en été serait plutôt conduite par les descripteurs végétaux. La richesse spécifique devient alors un critère de sélection important. En automne, aucune combinaison de descripteurs n'explique de façon satisfaisante la sélection de couloirs préférentiels de migration.

La distribution générale des grenouilles léopards, dans les habitats humides, associés ou non à la présence d'un marais fluvial, est menée entre autre par l'abondance des herbes hautes à feuilles minces caractéristiques de ces habitats. Celles-ci doivent dissimuler les grenouilles à la vue des prédateurs aviens, procurer un bon couvert pour la fuite et contenir les ressources nutritives essentielles à la croissance des anoures. Une litière trop épaisse toutefois, provenant d'une couverture herbacée dense, peut être défavorable à la grenouille léopard en limitant le contact avec le substrat humide.

La grenouille verte pour sa part, est fortement associée au marais riverain et se retrouve rarement dans les habitats situés plus haut par rapport à celui-ci. A la lumière de nos résultats, la grenouille des bois ne présente pas une préférence bien définie mais démontre une certaine association avec les marécages arborescents et les descripteurs qui caractérisent ces milieux tels un couvert herbacé incomplet et une certaine proportion de sol nu. Finalement le crapaud

d'Amérique se retrouve en plus grand nombre dans les habitats les mieux drainés de la plaine d'inondation du lac Saint-Pierre, habitats caractérisés par la présence de mousse au sol et une grande diversité herbacée.

La réalisation de modèles stochastiques a permis d'identifier les descripteurs structuraux les plus susceptibles de fournir une information intéressante concernant la sélection, par les grenouilles, de leur habitat estival en milieu terrestre. L'analyse des variations d'abondance d'un organisme en corrélation avec les caractères des différents biotopes présuppose que les différences observées sont liées aux descripteurs de l'environnement et que la taille des populations est à un équilibre déterminé par les ressources locales. Cependant les études démographiques à long terme montrent qu'il existe des fluctuations importantes de populations qui dépendent d'autres événements (inertie des réponses démographiques, modifications locales des coactions interspécifiques, variations aléatoires de l'environnement) que la seule structure des milieux et dénotent le besoin de répliquats temporels et spatiaux (Blondel, 1986). Les recensements herpétologiques de Bennett *et al.* (1979) invitent également à la prudence dans l'interprétation des exigences environnementales des amphibiens basées sur une seule année d'échantillonnage, aussi extensive soit elle.

L'explication de la variation entre les stations du nombre de captures de grenouilles à partir de descripteurs environnementaux génère des hypothèses concernant la causalité des relations intervenant entre les grenouilles et les habitats où elles se trouvent. Plusieurs études expérimentales concernant la réponse fonctionnelle des populations aux variations de différents facteurs, et en particulier ceux que nous avons identifiés, reste donc à faire pour comprendre les processus qui induisent la sélection de l'habitat terrestre préférentiel chez les grenouilles durant la période estivale.

BIBLIOGRAPHIE

BAGNARA, J.T. et J.S. Frost 1977. Leopard frog supply.
Science 197: 106-107.

BEEBEE, T.J.C. 1977. Habitats of the british amphibians
(1): Chalk uplands. Biol. Conserv. 12 : 179-193.

BEHLER, J.L. et F.W. King 1979. The Audubon Society field
guide to North American reptiles and amphibians. A.A.
Knopf, New York, 719 pp.

BELLIS, E.D. 1962. The influence of humidity on wood frog
activity. Am. Midl. Nat. 68: 139-148.

BELLIS, E.D. 1965. Home range and mouvements of the wood
frog in a northern bog. Ecology 46 : 90-98.

BENNETT, S.H., J. Glanville et J.W. Gibbons 1980. Terres-
trial activity, abundance, and diversity of amphibians
in differently managed forest types. Am. Midl. Nat.
103(2): 412-416.

- BENZECRI, J.P. 1973. L'analyse des données. Tome 1: la taxinomie. Tome 2: L'analyse des correspondances. Dunod, Paris. 615, 619 pp.
- BIDER, J.R. et K.A. Morrison 1981. Changes in toad (Bufo americanus) responses to abiotic factors at the northern limit of their distribution. Am. Midl. Nat. 106(2): 293-304.
- BLANCHETTE, P. 1985. Etude de la sélection de l'habitat préférentiel du rat musqué (Ondatra zibethicus) dans des étangs aménagés au lac Saint-Pierre, Québec. Mém. M.Sc. Univ. du Québec à Trois-Rivière. 81 pp.
- BLONDEL, J. 1986. Biogéographie évolutive. Masson, Paris. 221 p.
- BOICE, R. et R.C. Williams 1971. Competitive feeding behavior of Rana pipiens and Rana clamitans. Anim. Behav. 19(3): 548-551.
- BOUYOUCOS, G.J. 1936. Directions for making Mechanical Analysis of Soils by the Hydrometer Method. Soil Science 32: 225-228.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1964. Plant sociology. McGraw-Hill, New-York. 865 pp.

- BRODE, J.M. et R.B. Bury 1984. The importance of riparian systems to amphibians and reptiles. In Warner R.E. et K.M. Hendrix (Ed.), California Riparian Systems, Ecology, Conservation, and Productive Management. Proceedings of the California Riparian Systems Conference. University of California, Davis, September 17-19, 1981. Pp. 30-36.
- BURY, R.B. et P.S. Corn 1987. Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: trap arrays with drift fences. J. Wildl. Manage. 51(1): 112-119.
- BURY, R.B. et M.G. Raphael 1983. Inventory methods for amphibians and reptiles. Pp. 416-419.
- CAMPBELL, H.W. et S.P. Christman 1982. Field techniques for herpetofaunal community analysis. In Scott N.J.Jr. (Ed.), Herpetological communities. U.S. Fish Wildl. Serv. Wildl. Res. Report 13. Pp. 193-200.
- CLARK, K.L. et D. Euler 1982. The importance of pH and habitat disturbance in amphibian distributions in Central Ontario. Tech. Report Wildlife Habitat component, Lakeshore Capacity Study. Ontario Ministry of Natural Resources, Toronto, Ont. 30 pp.

- CLAWSON M.S., T.S. Baskett et M.J. Arbruster 1984. An approach to habitat modeling for herpetofauna. Wild. Soc. Bull. 12: 61-69.
- COLLINS, J.P. et H.M. Wilbur 1979. Breeding habits and habitats of the amphibians of the Edmin S. George Reserve, Michigan with notes on the local distribution of fishes. Univ. Mich. Mus. Zool. Pap. No. 686. Pp 1-34.
- COOK, F.R. 1984. Introduction aux amphibiens et reptiles du Canada. Musées Nationaux du Canada, Ottawa, 211 pp.
- CULLEY, D.D. et C.T. Gravois 1970. Frog culture. American Fish Farmer 1(10): 5-10.
- CUNJAK, R.A. 1986. Winter habitat of northern leopard frogs Rana pipiens, in southern Ontario stream. Can. J. Zool. 64: 255-257.
- DALE, J.M., B. Freedman et J. Kerekes 1985. Acidity and associated water chemistry of amphibian habitats in Nova Scotia. Can. J. Zool. 63: 97-105.
- DEBENEDICTIS, P.A. 1974. Interspecific competition between tadpoles of Rana pipiens and Rana sylvatica: an experimental field study. Ecological Monographs 44: 129-151.

DEGRAAF, R.M. et D.D. Rudis 1983. Amphibians and reptiles of New England - Habitats and natural history. The Univ. of Massashusetts. 85 pp.

DENIS JACQUES ENR. 1986. Végétation des terres humides du lac St-Pierre. Cartographie 1: 10 000. Gouv. du Québec, Min. Loisir Chasse et Pêche, Corporaton pour la mise en valeur du lac St-Pierre. Feuille 7 à 12.

DICKERSON, M.C. 1969. The frog book. New-York, Dover Publ. inc.

DOLE, J.W. 1965. Spatial relations in natural populations of leopard frog, Rana pipiens Schreber, in northern Michigan. Am. Midl. Nat. 74: 464-478.

DOLE, J.W. 1965. Sommer mouvements of adult leopard frogs, Rana pipiens Schreber, in northern Michigan. Ecology 46(3): 236-255.

DOLE, J.W. 1967. Spring movements of leopard frogs, Rana pipiens Schreber, in northern Michigan. Am. Midl. Nat. 78(1): 167-181.

DOLE, J.W. 1968. Homing in leopard frogs, Rana pipiens. Ecology 49(3): 386-399.

- DOLE, J.W. 1971. Dispersal of recently metamorphosed leopard frogs, Rana pipiens. Copeia 1971(2): 221-228.
- DUNLAP, D.G. et C.K. Satterfield 1982. Habitat selection in larval anurans: Early experience and substrate pattern selection in Rana pipiens. Develop. psychobio. 18(1): 37-58.
- EMERY, A.R., A.H. Berst et K. Kodaira 1972. Under-ice observations of wintering sites of leopard frogs. Copeia 1972(1): 123-126.
- ENVIRONNEMENT CANADA 1982. Normales climatiques au Canada -Température et précipitations- 1951-1980, Québec. No. UDC: 551.582(714).
- EWING, W.H., R. Hugh, et J.G. Johnson 1961. Studies on the Aeromonas. U.S. Dept. Health, Educ. and Welfare, Communicable Disease Center, Atlanta, Georgia. 37 pp.
- FOX, B.J. 1979. An objective method of measuring the vegetation structure of animal habitats. Aust. Wildl. Res. 6: 297-303.
- FRETWELL, S.D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

- FRIER, J.A. et R.T. Zappalorti 1984. Reptile and amphibian management techniques. Trans. NE Sect. Wildlife Soc. 40: 142-148.
- FROOM, B. 1982. Amphibians of Canada. McClelland and Stewart, Toronto. 120 pp.
- FRONTIER, S. 1976. Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du bâton brisé. J. exp. mar. Biol. Ecol. 25: 67-75.
- GIBBONS, J.W. et R.D. Semlitsch 1981. Terrestrial drift fences with pitfall traps. Brimleyana 7: 1-16.
- GIBBS, E.L., G. W. Nace et M.B. Emmons. 1971. The life frog is almost dead. Bioscience 21: 1027-1034.
- GILHEN, J. 1984. Amphibians and reptiles of Nova Scotia. Nova Scotia Museum, Halifax, N.S.
- GRANDTNER, M.M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Presses de l'Université Laval. Québec. 216 pp.

- GREEN, R.H. 1971. A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: Bivalve molluscs of central Canada. Ecology 52(4): 543-556.
- GREEN, R.H. 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. Wiley inter-science pu., Wiley and Sons, inc. 257 pp.
- GRIER, J.W. 1984. Biology of animal behavior. Times Mirror/Mosby College Publishing, St. Louis.
- GUINOCHET, M. 1973. Phytosociologie. Masson, Paris. 227 pp.
- HAMMERSON, G.A. 1982. Bullfrog eliminating leopard frogs in Colorado? Herp. Review 13(4): 115-116.
- HAYES, M.P. et R. Jennings 1986. Decline of Ranid Frog Species in Western North America: Are Bullfrogs (Rana catesbeiana) Responsible? J. Herpetol. 20(4): 490-509.
- HAYNES, C.M. et S.D. Aird 1981. The distribution and habitat requirements of the wood frog (Ranidae: Rana sylvatica Le Conte) in Colorado. Special report number 50, Colorado Division of wildlife, wildlife research section, W-R-S-50-'8. 29 pp.

- HEATWOLE, H. 1961. Habitat selection and activity of the wood frog, *R. sylvatica*. Am. Midl. Nat. 66: 201-213.
- HENRICH, T.W. 1968. Morphological evidence of secondary intergradation between *Bufo hemiophrys* Cope and *Bufo americanus* Holbrook in eastern South Dakota. Herpetologica 24: 1-13.
- HINE, R.L., B.L. Les et B.F. Hellmich 1981. Leopard frog populations and mortality in Wisconsin 1974-76. Tech. Bull. No. 122, Dept. Natural Res., Wisconsin, 39 pp.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 22: 415-427.
- JACQUES, D. ET C. Hamel 1982. Système de classification des terres humides du Québec. Gouv. du Québec, Dir. Gén. Faune. Min. Loisir Chasse et Pêche. 131 pp.
- JAKIMCHUK, R.D. 1982. L'abc de l'inventaire des habitats. In. STELFOX, H.A., et G.R. Ironside (Ed.). Compte rendu d'un atelier technique sur l'introduction de l'information sur la faune dans les relevés écologiques du territoire. Intégration terre/faune no 2. Série de la classification écologique du territoire, no. 17. Direction générale des terres, Environnement Canada. Pp. 16-23.

- LAFORGE, H. 1984. Analyse multivariée: pour les sciences sociales et biologiques avec applications des logiciels BMD, BMDP, SPSS, SAS. Etudes vivantes (éd.). Saint-Lambert, Québec. 317 pp.
- LAPOINTE, D. 1983. Zones inondables - Fleuves Saint-Laurent - Calcul des niveaux de récurences 2, 5, 10, 20, 50 et 100 ans. Tronçon - Varennes - Grondines. M-83-2. Ministère de l'Environnement du Québec. 15 pp.
- LECLAIR, R.Jr. 1983. Utilisation de différents types d'habitats par la grenouille léopard pour fin de reproduction dans la région de Baieville au lac St-Pierre. Rapport tech., Gouv. du Québec, Dir. Gén. Faune, Min. Loisir Chasse et Pêche. 24 pp.
- LECLAIR, R.Jr. 1985. Les amphibiens du Québec: Biologie des espèces et problématique de conservation des habitats. Gouv. du Québec, Dir. Gén. Faune, Min. Loisir Chasse et Pêche. 119 pp.
- LECLAIR, R.Jr., et L. Baribeau 1982. Problématique des anoures au Québec. Gouv. du Québec, Dir. Gén. Faune, Min. Loisir Chasse et Pêche. 69 pp.

- LECLAIR, Jr., R. et J. Castanet 1987. A skeletochronological assessment of age and growth in the frog Rana pipiens Schreber (Amphibia, Anura) from southwestern Quebec. Copeia 1987(2): 361-369.
- LEGENDRE, P. et L. Legendre 1984. Ecologie numérique (2^e éd.). Tome 1: Le traitement multiple des données écologiques; Tome 2: La structure des données écologiques. Presses de l'Université du Québec et Masson Cie. 260, 335 pp.
- LE GROUPE DRYADE 1983. La végétation des terres humides du Québec: classification et brève description de régions homogènes. Version préliminaire. 96 pp.
- LINZEY, D.W. 1967. Food of the leopard frog, Rana pipiens, in central New York. Herpetologica 23: 11-17.
- LOMAM, J. 1978. Macro- and microhabitat distribution in Rana arvalis and R. temporaria (Amphibia, Anura, Ranidae) during summer. J. Herpet. 12(1): 29-33.
- LONG, G. 1974. Diagnostic phytoécologique. Application du diagnostic phytoécologique. Masson, Paris. 340 pp.
- MACARTHUR, R. H., et J. W. MACARTHUR 1961. On bird species diversity. Ecology. 42: 594-598.

MACPHERSON, J.C. 1966. The Post-Champlain evolution of the drainage pattern of Montreal lowland. Thèse de doctorat, Univ. McGill, Montréal.

MAIRE, A., J.P. Bourassa et A. Aubin. 1976. Cartographie écologique des milieux à larves de moustiques de la région de Trois-Rivières. Québec. Univ. Grenoble. Doc. Cartogr. Ecol. Vol. XVII: 49-71.

MAIRE, A., Y. Mailhot et A. Aubin. 1979. Caractérisation écologiques des biotopes à larves de moustiques (Culicidae) du littoral subarctique de la Baie de James, Québec. Can. Ent. 111: 251-272.

MAIRE, A., C. Tessier et L. Picard 1978. Analyse écologique des populations larvaires de moustiques (Diptera: Culicidae) des zones riveraines du fleuve Saint-Laurent, Québec. Naturaliste can. 105(4): 225-241.

MARCOTTE, A. 1981. L'exploitation des grenouilles au Québec. Rapport tech., Gouv. du Québec, Dir. Gén. Faune, Min. Loisir Chasse et Pêche. Mém. Univ. du Québec à Montréal. 75 pp.

MAUCK, W.L. et L.E. Olson 1976. Survival and growth of the leopard frog (*Rana pipiens*) as affected by Atrazine.

Unpubl. rep., Fish Pestic. Res. Unit. U.S. Fish and Wildl. Serv., La Crosse, Wi.

MAUNDER, J.E. 1983. Amphibians of the Province of Newfoundland. Can. Field-Nat. 97: 33-46.

MELANCON, C. 1961. Inconnus et méconnus (Amphibiens et Reptiles de la province de Québec). 2^e éd., La Soc. Zoologique de Québec Inc., Orsainville. 148 pp.

MERRELL, D.J. 1968. A comparison of the estimated and the "effective size" of breeding populations of the leopard frog, Rana pipiens. Evolution 22: 274-283.

MERRELL, D.J. 1977. Life history of the leopard frog, Rana pipiens in Minnesota. Univ. Minn. Bell. Mus. Nat. Hist. Occ. Pap. No. 15. 23 pp.

M.L.C.P. 1983. Plan directeur pour la conservation et la mise en valeur de la région du lac Saint-Pierre. Synthèse de la version provisoire. Gouv. du Québec, Dir. Gén. Faune, Min. Loisir Chasse et Pêche. 21 pp.

M.L.C.P. 1984. L'importance de la plaine de débordement du lac Saint-Pierre pour la faune... et pour nous tous. Gouv. du Québec, Dir. Rég. Trois-Rivières, Min. Loisir Chasse et Pêche. 22pp.

- M.L.C.P. 1985. Des habitats fauniques à conserver. Colloque national sur la faune. Gouv. du Québec, Min. Loisir Chasse et Pêche. 81 pp.
- MORIN, P.J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. Ecological Monographs 53 (2): 119-138.
- MORIN, P.J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator-prey system. Ecology 67(3): 713-720.
- MUSHINSKI, H.K. et E.D.Brodie, Jr. 1975. Selection of substrate pH by salamanders. Am. Midl. Nat. 93: 440-443.
- NACE, G.W. et K.K. Rosen 1979. Source of amphibians for research. Herp. Rev. 10: 8-15.
- NACE, G.W., D.D. Culley Jr., M.B. Emmons, E.L. Gibbs, V.H. Hutchinson, and R.G. Mckinnell 1974. Amphibians: Guidelines for the Breeding Care, and Management of Laboratory Animals. A report of the Subcommittee on Amphibian Standards, National Research Council, National Academy of Sciences, Washington, D.C.. 153 pp.

- NIE, N., C.H. Hull, J.G. Jenkins, K. Steinbrenner et D.H. Bent 1975. Statistical package for the social sciences. McGraw-Hill, New-York. 675 pp.
- NOETHER, G.E. 1976. Introduction to statistics. A nonparametric approach, 2^e édition. Houghton Mifflin Co., Boston.
- ODENDAAL, F.J., C.M. Bull et R.C. Nias. 1982. Habitat selection in tadpoles of Ranidella signifera and R. riparia (Anura: Leptodactylidae). Oecologia 52: 411-414.
- PACE, A.E. 1974. Systematic and biological studies of the leopard frogs (Rana pipiens) of the United States. Misc. Publ. Mus. Zoo.. Univ. Michigan 148: 1-140.
- PAQUIN, D. 1982. L'exploitation de trois espèces d'anoures dans la région du lac St-Pierre. Rapport tech., Gouv. du Québec, Dir. Gén. Faune, Min. Loisir Chasse et Pêche. 64 pp.
- PARTRIDGE, L. 1978. Habitat selection. in J.R. Krebs and N.B. Davies (Ed.). Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 351-376.

- PIERCE, B.A. 1985. Acid tolerance in amphibians. *Bio-Science* 35: 235, 239-243.
- PUTNAM, R.W. et A.F. BENNETT 1981. Thermal dependence of behavioral performance of anuran amphibians. *Anim. behav.* 29(2): 502-509.
- RAMADE, F. 1984. *Eléments d'écologie; écologie fondamentale*. McGraw-Hill, Paris. 397 pp.
- RITTSCHOF, D. 1975. Some aspects of the natural history and ecology of the leopard frog, Rana pipiens. Univ. Mich., Ann Arbor. Ph. D. Thesis. 212 pp.
- ROBERTS, W. et V. LEWIN 1979. Habitat utilisation and population densities of the amphibians of northeastern Alberta. *Can. Field-Nat.* 93(2): 144-154.
- ROBLE, S.M. 1979. Dispersal movements and plant associations of juvenile gray treefrogs, Hyla versicolor Le Conte. *Trans. Kansas Acad. Sciences* 82(4): 235-245.
- SARRAZIN, R., M. CANTIN, A. GAGNON, C. GAUTHIER, et G. LEFEBVRE 1983. La protection des habitats fauniques au Québec. Gouv. du Québec, Dir. Gén. Faune, Min. Loisir Chasse et Pêche. 256 pp.

- SCHEMNITZ, S.D. 1980. Wildlife management techniques manual (4^e éd.). The Wildlife Society, Inc., Washington, D.C.. 686 pp.
- SCHERRER, B. 1984. Biostatistique. Gaétan Morin (Ed.). Chicoutimi, Québec. 850 pp.
- SCHROEDER, E.E. 1976. Dispersal and movement of newly transformed green frog, Rana clamitans. Amer. Midl. Nat. 95: 471-474.
- SCHUELER, F.W. 1982. Geographic variation in skin pigmentation and dermal glands in the northern leopard frog, Rana pipiens. National Mus. Canada, Publ. Zool. No. 16, Ottawa. 80 pp.
- SEALE, D.B. 1980. Influence of amphibian larvae on primary production nutrient flux, and competition in a pond ecosystem. Ecology 61: 1531-1550.
- SEBER, G.A.F. 1973. Estimation of animal abundance and related parameters. 2^e ed. Griffin Publ., London. 509 pp.
- SERVICE CANADIEN DE LA FAUNE (SCF) 1980. Plan de gestion des oiseaux aquatiques au Canada. Environnement Canada. 26 pp.

- SMITH, R.L. 1980. Ecology and field biology (3^e ed.). Harper and Row, New-York. 835 pp.
- TESSIER, C. et P. Caron 1980. Cartographie écologique de la végétation de la rive nord du lac Saint-Pierre. Rapport tech., Gouv. du Québec, Serv. de l'aménagement et de l'exploitation de la faune, Min. Loisir Chasse et Pêche. 19 pp. + carte.
- TESSIER, C., A. Aubin et D. Chenevier 1984. Les facteurs élévation et distance dans la structure et la productivité d'une communauté riveraine de macrophytes. Can. J. Bot. 62: 2260-2266.
- THOMAS, J.W., C. Maser et J.E. Robick 1979. Riparian zones. In: Wildlife habitats in managed forests. USDA, Forest Service Agriculture Handbook No 553. Pp. 40-47.
- TOME, M.A., et F.H. Pough 1982. Responses of amphibians to acid precipitation. In R.E. Johnson (Ed.), Acid Rain: Fisheries. Proceedings of an International Symposium on Acidic Precipitation and Fishery Impacts in Northeastern North America, Cornell University, Ithaca, New York, August 2-5, 1981. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. Pp. 245-254.

VALLIERE, L. 1980. Habitudes alimentaires des jeunes amphibiens anoures de divers habitats trifluviens. Rapport de stage, B.SC., Univ. du Québec à Trois-Rivières. 47 pp.

VANDAL, D. et J. Huot 1985. Le milieu riverain sec, définition et importance comme habitat faunique. Gouv. du Québec, Min. Loisir Chasse et Pêche. 100 pp.

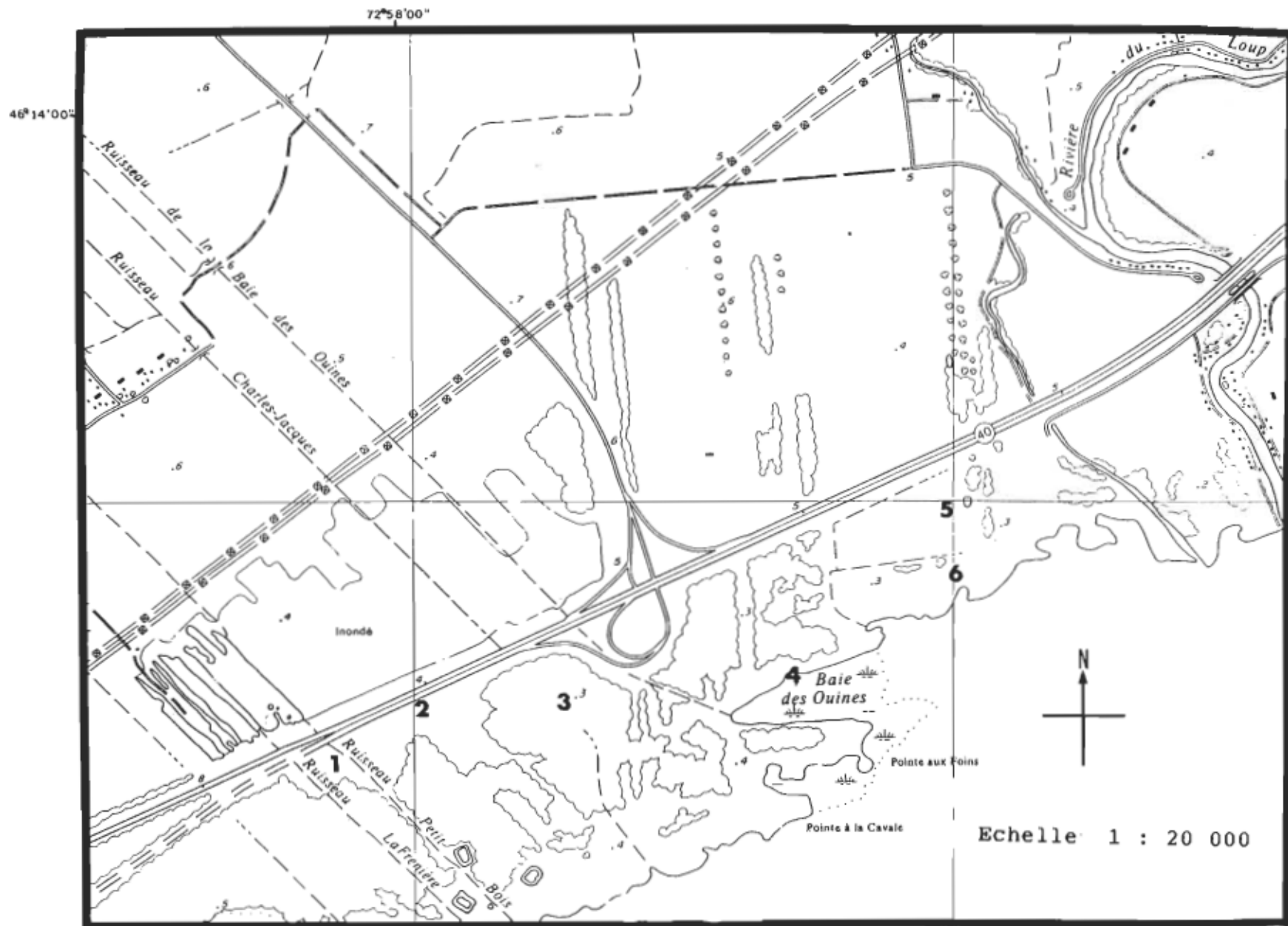
VOGT, R.C. et R.K. Hine 1982. Evaluation of techniques for assessment of amphibian and reptile populations in Wisconsin. In Scott, N.J.Jr. (Ed.). Herpetological communities. U.S. Fish Wildl. Serv. Wildlife Res., Report 13. Pp. 201-217.

WALKER, C.F. 1946. The amphibians of Ohio. Part 1. Frogs and toads. Ohio State Mus. Sci. Bull. 1: 1-119

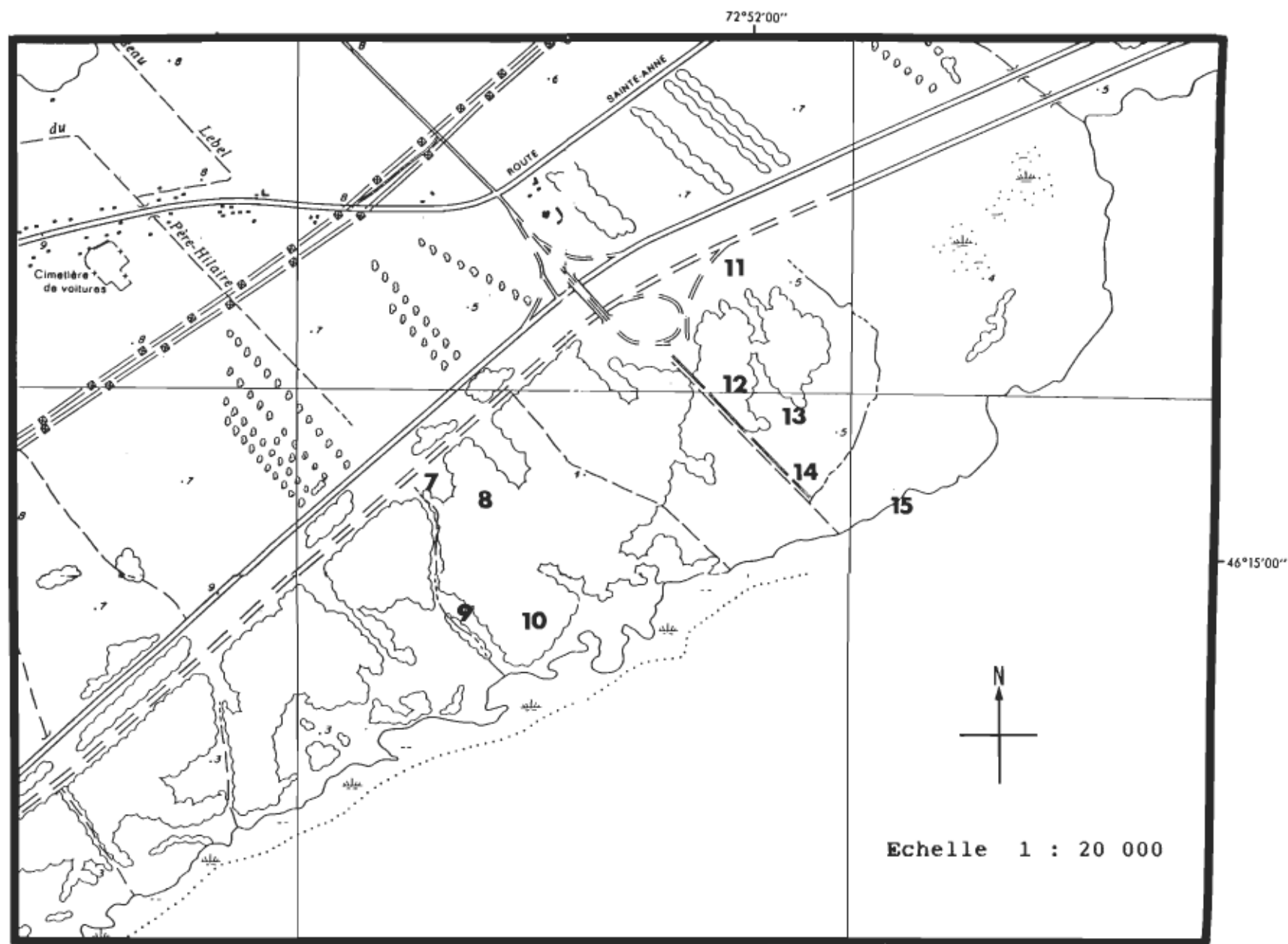
WELLER, M.W. 1978. Management of freshwater marshes for wildlife. In Freshwater wetlands; ecological processes and management potential. New York. Pp. 267-284.

WHITAKER, H.O.Jr. 1961. Habitat and food of mousetrapped young Rana pipiens and Rana clamitans. Herpetologica 17(3): 173-179.

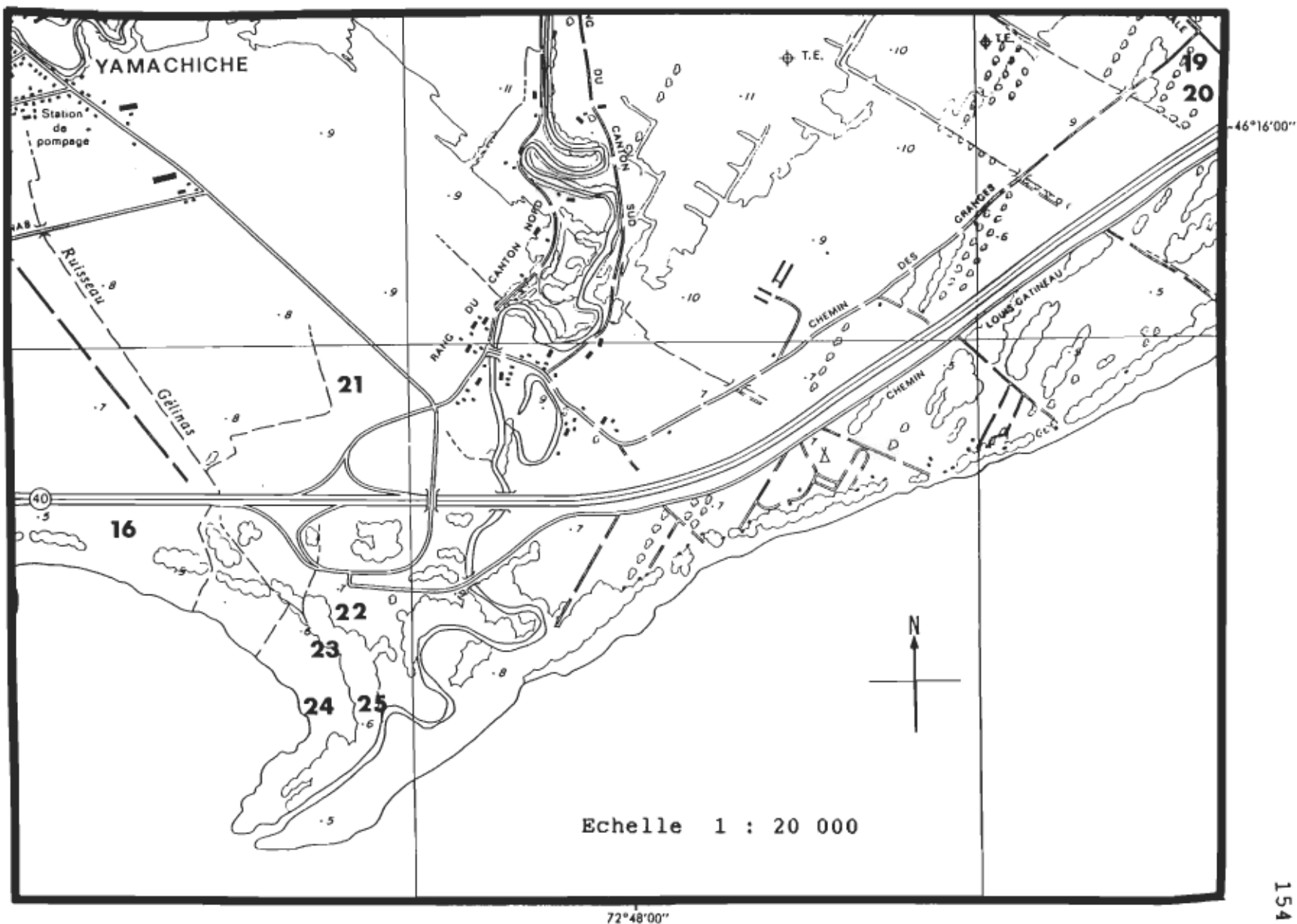
- WHITTAKER, R.H., S.A. Levin et R.B. Root. 1973. Niche, habitat, and ecotope. Amer. Nat. 107: 321-338.
- WHITTAKER, R.H. et S.A. Levin 1975. Niche: Theory and application. Dowden, Hutchinson and Ross, inc., Stroudsburg, Pennsylvania. 448 pp.
- WRITHT, A.H. 1914. North American Anura of Ithaca, New York. Carnegie Inst., Washington, D.C. Publ. No. 197.
- ZAR, J.H. 1974. Biostatistical analysis. Englewood Cliffs, Nj: Prentice-Hall. 620 pp.
- ZENISEK, C.J. 1963. A study of the natural history and ecology of the leopard frog, Rana pipiens Schreber. Ph. D. Thesis, Ohio State Univ., Ohio. 153 pp.



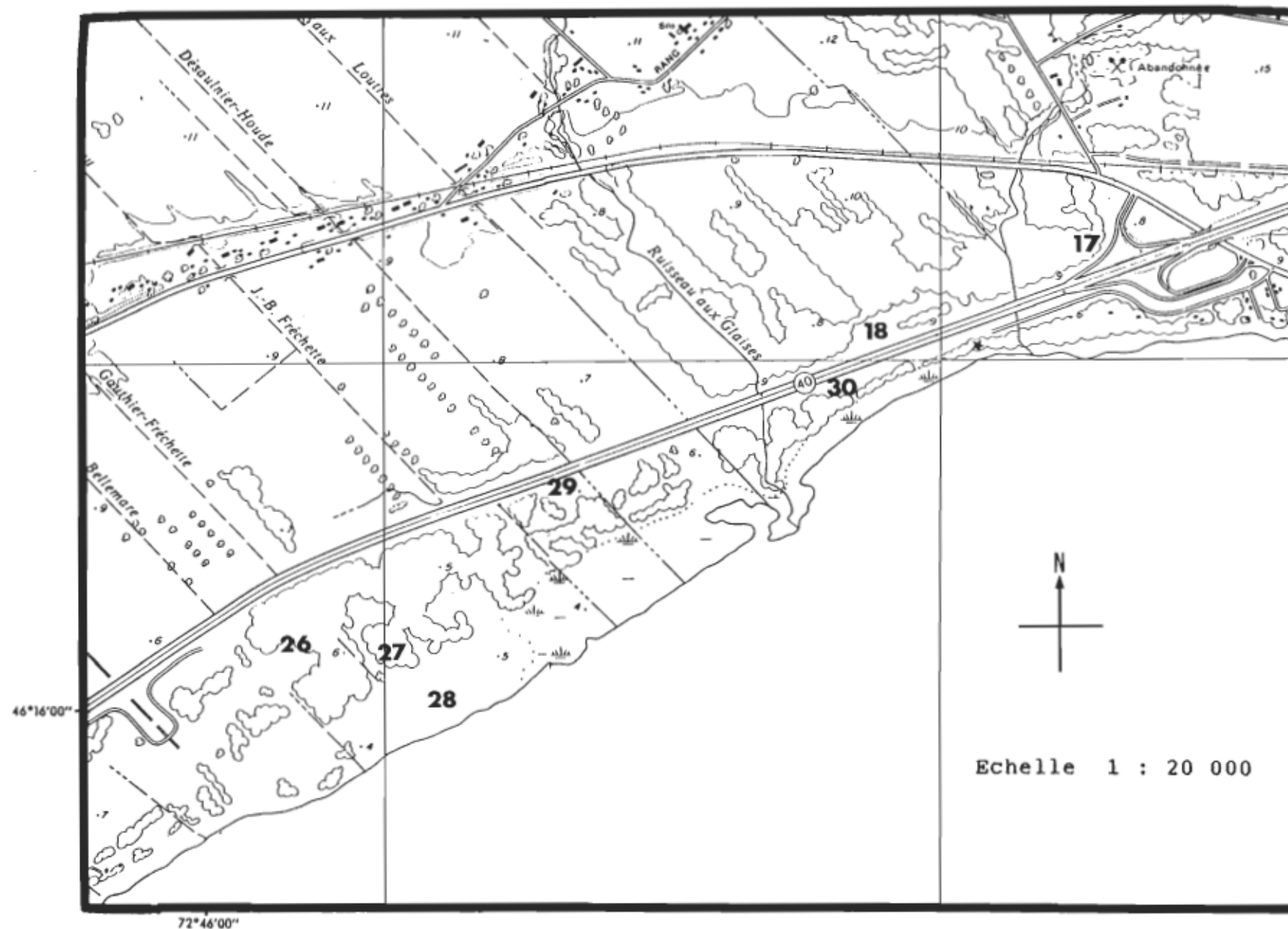
A.1 Localisation des stations du secteur Maskinongé.
(Source: M.E.R., 1981. 31 I 02 200 0102)



A.2 Localisation des stations du secteur Louiseville.
(Source: M.E.R., 1981. 31 I 02 200 0102)



A.3 Localisation des stations du secteur Yamachiche.
(Source: M.E.R., 1981. 31 I 02 200 0102)



A.4 Localisation des stations du secteur Pointe-du-Lac.
(Source: M.E.R., 1981. 31 I 02 200 0102)

Annexe B

STATION	DPTEAUP	DOUVERT	DFERME	DMARAIS	DHUMAIN	ALTREL	NSPHERB	NSPARBUS	NSPARDRE
1	850	0	42	605	95	1.2	21	3	0
2	690	26	0	740	32	.9	25	7	1
3	90	177	0	770	177	.2	11	1	3
4	29	0	45	0	344	0	23	0	0
5	47	37	0	230	38	.3	12	3	0
6	21	0	3	118	32	.2	20	1	0
7	61	0	35	700	38	1.5	30	5	0
8	190	47	0	470	223	1.2	9	5	2
9	213	0	14	172	560	.6	14	0	0
10	126	85	0	85	650	.3	9	1	3
11	1	0	41	490	6	.6	22	4	0
12	42	30	0	400	40	.5	15	5	0
13	28	0	100	206	134	.3	15	1	0
14	19	0	21	53	6	.5	26	1	0
15	86	0	100	0	78	0	23	1	0
16	320	0	19	265	58	.2	2	0	0
17	158	25	0	510	157	.8	16	9	2
18	280	0	36	240	59	.6	14	0	0
19	81	21	0	640	110	.8	30	6	0
20	87	0	19	570	87	.8	15	0	0
21	900	0	650	840	100	.8	24	2	0
22	125	0	45	177	74	.6	8	0	0
23	260	22	29	26	225	.3	9	3	1
24	216	0	0	0	196	0	15	1	0
25	56	25	0	75	36	.2	9	2	3
26	59	25	0	590	140	.2	19	3	0
27	404	36	0	41	397	.2	5	0	2
28	335	0	35	0	453	0	16	0	0
29	145	0	30	350	65	.3	10	2	0
30	110	0	31	120	31	.8	27	2	0

Annexe B (suite)

STATION	SURFTER	AIREMIN	PH	SABLE	LIMON	ARGILE	SOLNU	MOUSSE
1	0	64	6.7	64.78	16.01	19.21	.4	0
2	.02	180	5.7	57.73	19.51	22.76	3.3	5.0
3	.73	128	5.5	15.56	24.30	60.14	8.0	1.5
4	0	256	5.6	91.53	4.89	3.58	0	0
5	0	64	6.2	42.08	25.07	32.85	1.0	4.5
6	0	2	5.4	67.20	16.93	15.87	1.0	.5
7	0	512	5.3	2.44	39.78	57.78	2.0	14.3
8	.75	256	5.9	4.41	25.95	69.64	17.0	2.3
9	0	32	6.1	1.37	22.76	75.87	4.8	0
10	1.35	256	5.6	41.24	23.33	35.43	7.8	3.8
11	0	128	5.5	16.00	30.00	54.00	3.4	0
12	0	128	5.6	26.67	24.09	49.24	5.0	4.3
13	0	64	6.3	0	30.41	72.08	0	0
14	0	256	5.5	27.25	29.32	43.43	.5	.5
15	0	128	5.2	15.37	42.61	42.02	32.8	.5
16	0	1	5.9	40.64	20.16	39.20	1.0	0
17	.14	128	5.0	75.87	23.08	1.05	.4	21.5
18	0	2	5.7	51.58	40.55	7.87	3.5	0
19	0	512	5.9	0	39.66	64.50	2.2	6.3
20	0	1	6.2	49.21	24.34	26.45	0	3.0
21	0	512	5.8	0	32.47	68.37	1.0	6.3
22	0	2	5.7	52.88	30.73	16.39	0	0
23	0	128	5.0	38.74	31.75	29.51	38.0	10.0
24	0	32	5.9	47.97	31.44	20.59	11.0	1.0
25	1.29	512	6.4	76.93	33.30	19.77	64.0	18.8
26	0	32	6.2	50.45	15.08	34.47	1.0	.8
27	1.28	512	5.2	71.17	24.71	4.12	11.3	0
28	0	32	5.1	1.29	41.13	57.58	6.7	0
29	0	64	5.9	43.46	9.87	46.67	0	0
30	0	128	5.4	30.07	42.88	27.05	1.3	1.7

Annexe B (suite)

STATION	EPAILIT	ARBRE	ARBUSTE	BUISSON	H*SOL1	T*SOL1	UPHOT20	UPHOT50	UPHOT100
1	4.2	0	0	1	49.8	9.9	4.296	3.175	8.724
2	1.9	1	1	4	35.7	10.9	3.253	4.529	2.194
3	2.0	5	1	2	55.1	-14.1	2.253	3.280	1.369
4	7.8	0	0	0	57.5	-1.1	2.154	1.575	2.823
5	6.0	0	3	5	43.6	-17.1	5.473	1.481	5.579
6	5.4	0	0	1	50.1	-7.1	1.597	1.670	3.995
7	2.4	0	0	3	29.1	11.9	2.869	4.488	0
8	1.7	5	2	1	43.7	-3.1	2.297	1.632	2.825
9	4.8	0	0	0	57.9	-11.1	6.028	1.541	2.623
10	1.6	5	1	0	29.4	-6.1	1.628	2.390	.348
11	7.0	0	0	1	43.2	-11.1	3.884	1.689	1.572
12	2.9	0	2	5	46.1	1.9	1.905	1.011	0
13	9.2	0	0	1	66.0	-4.1	1.605	2.155	2.326
14	6.0	0	1	2
15	5.2	0	0	1	46.8	3.9	2.780	2.530	3.041
16	12.7	0	0	0
17	3.2	2	2	5	30.6	-5.1	1.922	0	0
18	6.3	0	0	1
19	2.5	0	2	5	39.4	-4.2	1.980	2.296	4.843
20	6.0	0	0	0	41.3	-12.9	1.802	3.893	3.693
21	3.7	0	0	0	30.3	-5.1	3.832	1.622	0
22	13.2	0	0	0	49.7	-24.1	5.145	4.198	2.423
23	1.3	0	3	3	82.8	7.9	2.526	5.454	1.688
24	3.0	0	0	1	63.2	29.9	.841	.270	.270
25	0	3	2	1	31.3	19.9	.711	.270	.942
26	4.2	0	3	4	43.5	14.9	2.507	.210	2.765
27	1.9	5	1	1
28	5.7	0	2	0
29	12.3	0	0	0	58.7	10.9	7.280	2.360	1.663
30	7.9	0	0	2

Annexe B (suite)

STATION UPHOTCOU HAUTHERBI MAPPHREI DPTEAUTI COUVHERBI HMG1 HML1 HBASI

1	.	54.6	-72	33	85	3	3	1
2	.679	55.2	-78	9	90	2	3	3
3	2.441	82.8	-31	41	70	1	4	3
4	.	61.4	0	0	80	4	0	4
5	.	60.6	-46	15	15	0	2	1
6	.	60.6	-39	3	85	3	3	4
7	.	49.0	-63	22	80	3	3	3
8	2.436	62.6	-27	9	70	1	4	2
9	.	103.6	0	0	90	5	1	2
10	2.767	60.2	-30	4	60	1	4	2
11	.	131.0	0	0	20	2	2	1
12	1.675	0	-15	5	20	1	2	2
13	.	84.4	-40	2	70	4	1	1
14
15	.	64.6	0	1	70	4	2	1
16
17	1.910	0	-60	39	10	1	1	1
18
19	.826	72.0	-75	4	40	2	1	2
20	.	61.4	-80	29	80	4	2	1
21	.	50.8	-100	4	80	3	3	3
22	.	96.0	0	2	80	5	0	1
23	.595	82.0	-4	0	40	2	2	2
24	.	71.6	0	0	50	2	2	2
25	3.764	70.3	-100	44	15	1	2	1
26	2.995	77.8	-48	11	90	2	5	2
27
28
29	.	89.0	0	2	45	3	1	1
30

Annexe B (suite)

STATION	H*SOL2	T*SOL2	DPHOT20	DPT050	DPHOT100	DPHOTCOU	HAUTHERB2
1	33	6.7	3.549	4.863	2.413	.	119.2
2	34	3.7	3.932	8.243	3.486	1.099	78.0
3	47	-.3	1.095	2.757	2.426	3.485	93.2
4	52	-7.3	8.122	4.358	2.915	.	124.0
5	28	-6.3	2.605	1.213	7.768	.926	99.0
6	44	-8.3	4.338	3.038	2.222	.	131.4
7	32	13.7	4.260	5.105	4.361	.	106.3
8	38	-5.3	3.480	2.666	1.503	3.297	73.0
9	61	7.7	2.840	3.276	1.250	.	156.6
10	31	-4.3	1.525	2.099	3.401	3.830	63.4
11	42	8.7	3.631	2.881	3.013	.	204.0
12	43	-2.3	2.341	1.241	3.307	2.020	89.0
13	49	-.3	1.253	2.051	3.335	.	135.0
14	32	-4.3	1.473	2.942	4.506	.	202.0
15	69	13.7	2.586	3.254	1.375	.	160.6
16	31	-6.3	5.236	2.816	3.506	.	187.0
17	28	-8.3	4.520	1.378	4.093	2.995	87.0
18	45	-9.3	6.605	5.875	1.500	.	100.0
19	35	4.7	3.510	1.492	3.653	1.766	111.7
20	38	-8.3	3.659	7.191	2.250	.	91.0
21	33	7.7	4.788	5.558	2.911	.	116.6
22	42	-13.3	2.147	1.720	2.364	.	185.0
23	64	.7	3.551	2.023	1.547	1.465	96.0
24	66	7.7	4.615	3.038	1.647	.	132.5
25	27	11.7	.634	1.330	2.199	3.486	80.4
26	47	.7	2.235	3.373	3.564	2.278	127.0
27	30	-6.3	2.115	2.605	4.631	3.945	79.0
28	63	8.0	4.353	4.183	3.444	.	134.0
29	65	5.7	5.320	2.999	2.593	.	138.0
30	44	-6.3	4.096	4.175	2.705	.	132.0

Annexe B (suite)

STATION	NAPPHRE2	DPTEAUT2	COUVHERB2	HHG2	HMG2	HML2	H*SOL3	T*SOL3	TPHOT20
1	-100	32	95	2	1	2	30.4	10.8	3.982
2	-100	62	90	1	2	2	30.5	3.8	2.635
3	-33	42	95	1	0	5	39.3	-2.2	.841
4	-4	23	100	3	4	2	41.5	3.8	6.219
5	-39	47	45	1	0	1	32.5	-3.2	3.847
6	-15	1	95	2	3	3	35.0	11.8	4.065
7	-65	66	70	1	3	3	27.5	14.8	4.059
8	-44	190	95	0	0	5	39.0	-1.2	2.233
9	0	0	75	3	2	3	53.9	-5.2	5.351
10	-14	11	85	0	0	5	24.8	5.8	.389
11	-5	6	65	3	1	3	33.9	1.8	2.646
12	-10	7	45	1	0	2	45.7	.8	1.845
13	-11	25	90	5	2	2	46.8	7.8	3.452
14	-34	19	100	5	0	2	35.5	-2.2	1.691
15	-4	8	75	3	2	3	60.1	-2.2	2.467
16	-100	160	95	5	0	1	24.8	-1.7	1.619
17	-100	49	35	0	1	3	25.8	-6.7	3.674
18	0	0	62	1	1	1	39.4	-9.2	2.694
19	-49	81	75	0	2	2	27.0	4.8	3.358
20	-100	87	70	1	3	3	30.2	-4.2	3.913
21	-100	98	95	3	1	4	32.9	13.3	3.875
22	-15	10	85	5	1	1	35.2	-5.7	3.530
23	-9	15	60	2	1	3	65.5	-1.7	3.349
24	-11	47	95	2	1	5	63.0	3.3	.693
25	-100	56	65	0	0	4	19.9	2.3	.693
26	-36	59	95	0	1	6	44.6	-1.7	1.090
27	-39	42	80	3	0	2	27.3	-7.2	.693
28	5	0	95	0	0	5	94.3	-12.2	2.033
29	-8	0	70	2	3	2	47.5	-8.2	2.204
30	0	1	80	3	1	2	41.8	-11.2	3.358

Annexe B (suite)

STATION TPHOT50 TPHOT100 TPHOTP TPHOTCOU HAUTHERB3 NAPPHRE3 DPTEAUT3 COUVHERB3 HH63

1	4.078	3.807	3.807	.	125.0	-100	850	100	1
2	3.511	3.610	.	1.525	106.0	-100	690	90	1
3	2.446	3.510	.	2.894	91.0	-53	90	85	0
4	7.518	4.396	1.256	.	134.0	-2	15	100	4
5	1.482	3.997	.	2.401	112.0	-100	47	75	1
6	3.436	6.287	.119	.	157.0	-42	21	95	2
7	1.550	7.083	1.402	.	131.6	-100	61	65	1
8	.831	2.530	.	4.297	88.0	-51	190	70	0
9	4.535	2.703	.137	.	139.0	-9	213	60	2
10	.855	2.137	.	4.444	81.0	-21	126	90	0
11	3.058	3.912	.696	.	250.0	-2	0	90	2
12	.946	4.419	.	3.801	72.5	-16	27	30	1
13	4.974	3.845	0	.	131.4	-14	28	95	4
14	3.458	3.315	2.300	.	192.0	-63	19	95	4
15	2.005	4.588	.677	.	160.0	-5	86	75	3
16	4.399	3.594	.846	.	180.0	-100	320	100	5
17	3.364	1.613	.	.906	51.3	-100	158	20	0
18	9.165	4.373	1.042	.	118.0	-10	68	60	3
19	2.296	2.835	.	1.066	121.4	-57	81	40	2
20	1.554	5.577	.726	.	118.0	-100	87	95	1
21	2.659	5.233	3.225	.	131.0	-100	900	100	2
22	1.968	4.595	.811	.	180.0	-42	125	95	5
23	2.199	7.763	.	2.135	60.0	-33	260	45	2
24	4.834	6.308	3.984	.	124.0	-15	172	100	2
25	1.844	2.544	.	4.471	93.0	-100	12	90	0
26	2.268	4.615	.	1.817	93.0	-30	59	85	1
27	4.834	6.308	.	3.984	65.0	-67	12	90	0
28	4.257	3.768	1.570	.	130.4	12	12	85	3
29	7.087	1.161	.484	.	127.0	-14	64	85	2
30	2.296	2.835	1.066	.	153.6	-7	11	90	4

Annexe B (suite)

STATION	HMG3	HML3	H*SOL4	T*SOL4	QPHOT20	QHOTO50	QPHOT100
1	1	1	29.2	6.4	2.554	4.617	4.286
2	2	2	30.7	-2.6	2.306	2.688	3.325
3	1	5	37.2	-2.6	3.044	1.983	2.375
4	1	3	38.6	-3.6	6.052	6.417	5.042
5	0	1	34.0	-1.6	2.708	2.150	4.180
6	2	4	31.5	.4	3.043	3.296	5.284
7	2	2	23.4	4.4	4.736	6.525	2.907
8	1	4	31.6	-2.6	1.650	1.738	2.219
9	1	2	43.7	-2.2	2.392	3.679	3.058
10	0	5	22.1	-.2	.553	2.349	2.187
11	1	4	39.7	-3.6	2.646	3.542	3.225
12	0	3	47.5	-3.6	1.801	1.746	2.486
13	1	3	41.6	-1.6	5.230	4.099	4.992
14	0	2	35.5	8.4	4.844	8.056	3.764
15	2	3	54.0	-2.6	6.320	3.210	4.394
16	0	0	24.7	.4	9.280	3.017	4.881
17	1	2	25.4	-5.6	3.659	.962	0
18	0	3	41.5	-3.6	5.298	5.233	5.377
19	1	2	19.4	4.4	1.596	2.383	3.191
20	3	4	27.8	.4	4.091	3.840	3.922
21	2	4	24.0	7.4	5.387	3.742	3.631
22	1	0	33.0	.4	2.051	2.411	4.901
23	0	3	47.9	2.4	3.472	2.720	2.436
24	0	4	55.6	4.4	4.309	5.430	4.568
25	0	5	13.0	6.4	.223	2.151	5.010
26	1	5	41.6	6.4	4.472	2.287	3.529
27	1	5	20.8	-1.6	1.812	4.310	7.851
28	0	4	65.3	-7.6	1.445	9.045	2.000
29	1	4	56.7	-4.6	5.734	2.576	3.489
30	1	2	63.9	-1.6	2.397	2.376	4.546

Annexe B (suite)

STATION	QPHOTP	QPHOTCOU	HAUTHERB4	DPTEAUT4	COUVHERB4	HHG4	HHL4	HM64	HML4
1	1.363	.	133.6	850	100	1	4	1	1
2	.	1.268	90.0	690	90	1	2	2	2
3	.	3.233	87.0	90	85	0	1	1	5
4	2.941	.	113.0	29	100	4	1	1	3
5	.	1.224	110.0	47	75	1	4	0	1
6	.442	.	143.6	21	95	2	2	2	4
7	2.243	.	103.0	61	65	1	3	2	2
8	.	4.244	74.0	190	70	0	0	1	4
9	.428	.	150.0	213	60	2	2	1	2
10	.	4.067	72.5	126	90	0	0	0	5
11	.484	.	239.0	1	90	2	1	1	4
12	.	2.509	100.0	42	30	1	0	0	3
13	.104	.	141.0	28	95	4	1	1	3
14	.600	.	138.0	19	95	5	1	0	2
15	0	.	117.0	86	75	3	1	2	3
16	1.268	.	135.0	320	100	5	0	0	0
17	.	2.335	20.0	158	20	0	1	1	2
18	2.952	.	122.0	280	60	3	2	0	3
19	.	11.210	117.0	81	40	2	1	1	2
20	1.159	.	119.0	87	95	1	2	3	4
21	2.858	.	134.0	900	100	2	4	2	4
22	.172	.	140.0	125	95	5	1	1	0
23	.	4.501	160.0	260	45	2	1	0	3
24	1.084	.	145.0	172	100	2	3	0	4
25	.	2.485	90.0	56	90	0	0	0	5
26	.	1.882	114.0	59	85	1	1	1	5
27	.	3.516	70.0	404	90	0	0	1	5
28	1.378	.	120.0	335	85	3	1	0	4
29	.960	.	129.0	145	85	2	1	1	4
30	2.316	.	142.0	110	90	4	1	1	2

Annexe B (suite)

STATION	H'SOL5	T'SOL5	CPHOT20	CPHOT50	CPHOT100	CPHOTP	CPHOTCOU	HAUTHERB5
1	31.6	2.3	6.263	4.364	1.634	.500	.	138.0
2	31.3	-.7	2.331	1.857	1.445	.	.998	100.0
3	35.7	5.3	1.824	1.620	2.034	.	3.381	85.0
4	36.9	3.3	6.050	8.544	3.208	.357	.	121.0
5	27.8	2.3	3.357	1.462	2.795	.	1.692	112.0
6	38.2	12.3	7.688	3.917	3.649	1.080	.	149.0
7	28.2	4.3	3.273	1.214	1.913	4.039	.	142.0
8	35.8	-.7	.160	1.065	2.785	.	3.060	75.0
9	43.2	4.3	4.554	3.004	3.413	.173	.	141.0
10	24.5	.3	2.441	2.034	2.364	.	3.244	75.0
11	36.8	1.3	4.229	2.209	2.992	1.109	.	190.0
12	43.5	-.7	.746	1.840	2.333	.	1.208	105.0
13	43.8	4.3	2.772	1.615	4.122	.614	.	134.0
14	32.0	.3	2.686	2.627	2.721	2.380	.	166.3
15	56.6	.3	4.402	1.593	2.761	.985	.	145.0
16	23.9	-3.7	7.683	4.209	4.491	0	.	128.0
17	24.2	-4.4	1.613	2.037	0	.	.558	47.8
18	32.3	-9.7	6.285	6.357	3.311	0	.	108.0
19	29.5	.6	1.693	1.568	2.478	.	.826	83.8
20	27.8	-2.4	5.981	3.042	2.220	.258	.	134.0
21	29.1	-1.7	4.790	2.784	2.530	1.410	.	129.0
22	32.5	5.3	4.229	2.209	2.992	1.109	.	143.0
23	50.8	-.7	3.042	1.988	3.412	.	1.559	140.0
24	55.3	4.3	4.290	5.769	3.252	.313	.	115.0
25	23.6	-1.7	0	0	6.073	.	2.393	91.0
26	43.8	1.6	2.401	1.883	2.428	.	1.726	142.5
27	22.0	-5.4	1.196	1.550	1.606	.	2.513	60.0
28	67.7	-7.7	5.119	.795	.714	.927	.	97.0
29	51.1	-7.7	12.426	4.464	2.030	1.415	.	116.0
30	48.1	-2.4	3.536	2.601	1.536	1.389	.	167.0

Annexe B (suite)

STATION	DPTEAUT5	COUVHERB5	HM65	HML5	HM65
1	850	100	1	3	2
2	690	85	0	2	2
3	90	90	0	1	0
4	29	100	3	1	4
5	47	65	1	4	0
6	21	95	5	2	2
7	61	100	0	4	4
8	190	65	0	0	1
9	213	80	4	3	1
10	126	80	0	0	1
11	1	70	4	1	1
12	18	15	2	1	0
13	3	100	5	1	1
14	19	80	4	2	2
15	37	100	5	0	2
16	320	100	5	0	0
17	158	15	0	1	1
18	280	40	3	2	0
19	81	50	2	2	2
20	87	100	1	4	4
21	900	95	3	4	2
22	125	95	5	2	2
23	260	30	2	1	1
24	216	87	4	1	1
25	56	80	0	1	0
26	59	75	3	3	1
27	55	55	0	0	0
28	0	100	3	1	0
29	5	55	3	2	0
30	3	85	4	1	0

Annexe B (suite)

STATION	RP1	RP2	RP3	RP4	RP5	RPTOTAL	RPTAJUS	RVERT	RSYLVAT	BUFO	SOURIS
1	0	1	0	2	2	5	5	0	0	2	7
2	0	0	3	2	6	11	11	0	0	1	0
3	1	0	0	1	3	5	5	3	0	13	19
4	8	11	5	3	7	34	34	1	0	0	3
5	6	3	4	2	2	17	17	0	0	0	1
6	7	13	3	3	9	35	35	0	0	0	2
7	0	1	1	3	1	6	6	0	1	0	1
8	0	0	1	0	2	3	3	0	22	0	8
9	8	8	4	2	5	27	27	1	2	0	9
10	3	9	3	2	2	19	19	0	3	0	1
11	5	3	1	2	8	19	19	4	0	0	13
12	11	9	4	4	3	31	31	1	0	0	7
13	15	8	7	12	5	47	47	1	0	0	2
14	.	22	7	10	39	78	107	1	1	0	3
15	12	15	8	12	39	86	86	0	1	0	7
16	.	3	0	2	0	5	7	0	0	0	1
17	0	0	0	0	0	0	0	0	9	4	2
18	.	0	0	0	0	0	0	1	16	8	4
19	0	0	3	0	0	3	3	0	0	8	6
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4
21	0	0	3	1	1	5	5	0	0	9	2
22	5	2	6	2	0	15	15	2	0	2	17
23	10	10	2	1	0	23	23	4	1	0	8
24	26	21	3	2	7	59	59	6	0	2	5
25	8	3	1	4	3	19	19	4	3	6	14
26	5	1	1	3	7	17	17	1	0	0	23
27	.	0	1	4	9	14	19	3	1	0	4
28	.	2	10	12	10	34	47	1	1	0	3
29	5	2	0	1	1	9	9	1	1	1	9
30	.	3	5	6	7	21	29	0	2	0	3