

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
DANIEL GAGNON

DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE COMMUNAUTÉS LARVAIRES
D'AMPHIBIENS DANS DEUX MARES TEMPORAIRES DE LA BASSE-MAURICIE

MAI 1987

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.

TABLE DES MATIÈRES (SUITE)

4.7.2	Nombre et distribution spatiale des pontes dans les étangs	76
4.7.3	Nombre d'oeufs par ponte	81
4.7.4	Succès de fécondation	90
4.7.5	Viabilité embryonnaire	90
4.7.6	Principaux facteurs de mortalité embryonnaire	94
4.7.6.1	Dimensions spatiales	94
4.7.6.2	Dimensions temporelles	97
4.7.6.3	Prédation: susceptibilité des pontes	102
4.7.7	Les pontes d'Amphibiens, un microhabitat	110
4.7.7.1	La ponte en tant que microhabitat	110
4.7.7.2	Les types de relation existants	111
4.7.8	Évolution temporelle de la structure des communautés embryonnaires	114
Chapitre V - Période larvaire		120
5.1	Développement larvaire	121
5.2	Lien entre le stade de développement et le bio-volume	162
5.2.1	Comparaison intersite du lien	163
5.2.2	Comparaison interspécifique du lien	168
5.2.3	Comparaison intraspécifique de la croissance et de la différenciation	170
5.3	Évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures	176
5.3.1	Étang Clair	177
5.3.2	Étang de la Sablière	179
5.4	Évolution temporelle de la structure des com- munautés larvaires	193
5.4.1	Évolution des densités	193
5.4.1.1	Étang Clair	194
5.4.1.2	Étang de la Sablière	196
5.4.2	Évolution temporelle du nombre absolu de têtards et de la composition spéci- fique des communautés	204

TABLE DES MATIÈRES (SUITE)

5.4.2.1	Étang Clair	204
5.4.2.2	Étang de la Sablière	205
5.4.3	Distribution temporelle du bio-volume des communautés	210
5.4.3.1	Étang Clair	211
5.4.3.2	Étang de la Sablière	211
5.4.4	Évolution temporelle de la biomasse des communautés	215
5.4.4.1	Étang Clair	216
5.4.4.2	Étang de la Sablière	218
5.5	Discussion	
5.5.1	Phénologie du développement larvaire	222
5.5.2	Croissance et différenciation larvaire	228
5.5.3	Évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures	256
5.5.4	Évolution de la structure de la communauté	269
5.5.4.1	Communauté observée en 1981	271
5.5.4.2	Communauté théorique advenant un décalage phénologique	278
Chapitre VI	- Courbe et modèle de survie des populations	282
6.1	Résultats	284
6.2	Discussion	289
Conclusion	299
Bibliographie	306

LISTE DES FIGURES

Figure 2,1 - Localisation des étangs temporaires étudiés dans la région de Trois-Rivières	8
Figure 2,2 - Cartes bathymétriques des étangs Rond (A) et Bras (B)	9
Figure 2,3 - Carte bathymétrique de l'étang Clair	11
Figure 2,4 - Végétation des étangs Rond (A) et Bras (B)	12
Figure 2,5 - Végétation de l'étang Clair	14
Figure 3,1 - Variations quotidiennes des températures atmosphériques minimale, moyenne et maximale enregistrées dans la région de Trois-Rivières des mois d'avril à juillet 1981	33
Figure 3,2 - Droite de régression et courbe de l'évolution du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) en fonction de la date dans la région de Trois-Rivières des mois d'avril à juillet 1981.....	35
Figure 4,1 - Distribution spatiale des pontes d'Amphibiens au sein des étangs Clair (A) et de la Sablière (B).....	41
Figure 4,2 - Histogrammes de fréquences du nombre d'oeufs par ponte de <u>Rana sylvatica</u> (A) et d' <u>Ambystoma maculatum</u> (B) dans la Basse Mauricie.....	47
Figure 4,3 - Saison de reproduction chez <u>Rana sylvatica</u> à différentes latitudes.....	67
Figure 4,4 - Durée de la période embryonnaire chez <u>Rana sylvatica</u> à différentes latitudes.....	68
Figure 4,5 - Saison de reproduction chez <u>Ambystoma maculatum</u> à différentes latitudes.....	70
Figure 4,6 - Saison de reproduction chez <u>Hyla crucifer</u> à différentes latitudes.....	73
Figure 4,7 - Saison de reproduction chez <u>Bufo americanus</u> à différentes latitudes.....	75
Figure 4,8 - Évolution de la structure de la communauté embryonnaire d'Amphibiens entre le 7 avril et le 18 juin à l'étang Clair.....	116

LISTE DES FIGURES (SUITE)

Figure 4,9 - Évolution de la structure de la communauté embryonnaire d'Amphibiens entre le 11 avril et le 31 mai 1981 à l'étang de la Sablière.....	118
Figure 5,1 - Histogrammes de fréquences des stades larvaires d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 15 mai et le 4 août à l'étang Clair.....	122
Figure 5,2 - Histogrammes de fréquences des stades larvaires d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 8 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière.....	123
Figure 5,3 - Droites de régression et courbes de l'évolution du stade de développement moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulé de degrés-jour atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire d' <u>Hyla crucifer</u> à l'étang Clair.....	127
Figure 5,4 - Droites de régression et courbes de l'évolution du stade de développement moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire d' <u>Hyla crucifer</u> à l'étang de la Sablière.....	128
Figure 5,5 - Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.....	136
Figure 5,6 - Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 8 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière.....	137
Figure 5,7 - Droites de régression et courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire d' <u>Hyla crucifer</u> à l'étang Clair.....	140
Figure 5,8 - Droites de régression et courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire d' <u>Hyla crucifer</u> à l'étang de la Sablière.....	141

LISTE DES FIGURES (SUITE)

Figure 5,9 - Histogrammes de fréquences des stades larvaires de <u>Rana sylvatica</u> entre le 5 mai et le 8 août 1981 à l'étang de la Sablière.....	147
Figure 5,10 - Droites de régression et courbes de l'évolution du stade de développement moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire de <u>Rana sylvatica</u> à l'étang de la Sablière.....	149
Figure 5,11 - Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de <u>Rana sylvatica</u> entre le 5 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière.....	151
Figure 5,12 - Droites de régression et courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire de <u>Rana sylvatica</u> à l'étang de la Sablière.....	153
Figure 5,13 - Histogrammes de fréquences des stades larvaires de <u>Bufo americanus</u> entre le 26 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière.....	155
Figure 5,14 - Droites de régression et courbes de l'évolution du stade de développement moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire de <u>Bufo americanus</u> à l'étang de la Sablière.....	157
Figure 5,15 - Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de <u>Bufo americanus</u> entre le 26 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière.....	159
Figure 5,16 - Droites de régression et courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire de <u>Bufo americanus</u> à l'étang de la Sablière.....	161
Figure 5,17 - Droites de régression et courbes de la relation morphométrique entre le stade et le bio-volume larvaires moyens chez les populations d' <u>Hyla crucifer</u> aux étangs Clair (EC) et de la Sablière (ES).....	164

LISTE DES FIGURES (SUITE)

Figure 5,18 - Droites de régression et courbes de la relation morphométrique entre le stade et le bio-volume larvaires moyens chez les populations de <u>Bufo americana</u> , d' <u>Hyla crucifer</u> et de <u>Rana sylvatica</u>	169
Figure 5,19 - Comparaisons de l'évolution du stade (o) et du bio-volume (o) larvaires moyens en fonction du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) des populations d' <u>Hyla crucifer</u> (A) à l'étang Clair, d' <u>Hyla crucifer</u> (B), de <u>Rana sylvatica</u> (C) et de <u>Bufo americanus</u> (D) à l'étang de la Sablière.....	172
Figure 5,20 - Zones d'occupation de la population larvaire d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.....	178
Figure 5,21 - Histogrammes de fréquences du nombre de têtards d' <u>Hyla crucifer</u> capturés par biocénomètre ($\text{Log } (N+1)$) entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.....	180
Figure 5,22 - Zones d'occupation de la population larvaire de <u>Rana sylvatica</u> entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	181
Figure 5,23 - Histogrammes de fréquences du nombre de têtards de <u>Rana sylvatica</u> capturés par biocénomètre ($\text{Log } (N+1)$) entre le 5 mai et le 16 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	184
Figure 5,24 - Zones d'occupation de la population larvaire d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 13 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	186
Figure 5,25 - Histogrammes de fréquences du nombre de têtards d' <u>Hyla crucifer</u> capturés par biocénomètre ($\text{Log } (N+1)$) entre le 13 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	188
Figure 5,26 - Zones d'occupation de la population larvaire de <u>Bufo americanus</u> entre le 26 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	189

LISTE DES FIGURES (SUITE)

Figure 5,27 - Histogrammes de fréquences du nombre de têtards de <u>Bufo americanus</u> capturés par bio-cénomètre ($\log (N+1)$) entre le 26 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	192
Figure 5,28 - Évolution de la surface de l'étang Clair (A) et de la densité relative (B) de la population larvaire d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 15 mai et le 4 août 1981.....	195
Figure 5,29 - Évolution de la surface de la zone d'occupation (A) et de la densité relative (B) de la population larvaire de <u>Rana sylvatica</u> entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	197
Figure 5,30 - Évolution de la surface de la zone d'occupation (A) de la densité relative (B) de la population larvaire d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 26 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	199
Figure 5,31 - Évolution de la surface de l'étang de la Sablière (A) et de la densité relative (B) de la population larvaire de <u>Bufo americanus</u> entre le 26 mai et le 15 juin 1981.....	203
Figure 5,32 - Évolution du nombre absolu de têtards d' <u>Hyla crucifer</u> entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.....	206
Figure 5,33 - Évolution de la structure de la communauté larvaire d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	207
Figure 5,34 - Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de la communauté d'Anoures entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.....	212
Figure 5,35 - Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de la communauté d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	213
Figure 5,36 - Évolution du nombre absolu de têtards (A), du poids moyen (B) et de la biomasse (C) de la communauté larvaire d'Anoures entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.....	217
Figure 5,37 - Évolution de la structure de la communauté (A), du poids moyen des populations (B) et de la biomasse (C) des populations et de la communauté larvaire d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	219

TABLE DES MATIÈRES

Liste des figures	v
Liste des tableaux	xi
Résumé	xvi
Remerciements	xxiii
Chapitre premier - Introduction	1
Chapitre II - Matériel et méthodes	6
2.1 Étangs	7
2.2 Communautés larvaires d'Amphibiens et prédateurs	15
2.3 Pontes	16
2.4 Têtards	24
Chapitre III - Conditions environnementales	29
3.1 Températures et pH de l'eau des étangs	30
3.2 Météorologie	32
Chapitre IV - Période embryonnaire	39
4.1 Recensement des pontes	40
4.1.1 Distribution spatiale	40
4.1.2 Nombre d'oeufs par ponte	43
4.2 Succès de fécondation	48
4.3 Pourcentage de viabilité embryonnaire	48
4.4 Relations trophiques entre les larves d'Insectes et les pontes d'Amphibiens	51
4.4.1 Action néfaste des larves d'Insectes sur les pontes d'Amphibiens	51
4.4.2 Attrait relatif des pontes d'Amphibiens pour les larves d'Insectes	53
4.5 Phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire	57
4.6 Nombre potentiel de têtards	64
4.7 Discussion	66
4.7.1 Phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire	66

LISTE DES FIGURES (SUITE)

Figure 5,38 - Durée de la période larvaire chez <u>Rana sylvatica</u> à différentes latitudes.....	224
Figure 5,39 - Durée de la période larvaire chez <u>Hyla crucifer</u> à différentes latitudes.....	227
Figure 5,40 - Durée de la période larvaire chez <u>Bufo americanus</u> à différentes latitudes.....	229
Figure 5,41 - Évolution comparative de la structure de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière A) structure observée en 1981 et B) structure hypothétique advenant un décalage phénologique.....	273
Figure 5,42 - Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de la communauté d'Anoures de l'étang de la Sablière entre le 5 mai et le 15 juin 1981 (A) et entre le 26 mai et le 15 juin advenant un décalage phénologique de la période de fraie d' <u>Hyla crucifer</u> et de <u>Rana sylvatica</u> (B).....	274
Figure 5,43 - Évolution comparative de la biomasse de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière (A) biomasse observée en 1981 et B) biomasse hypothétique advenant un décalage phénologique.....	275
Figure 6,1 - Courbes de survie des oeufs et des larves de <u>Bufo americanus</u> (A) et de <u>Rana sylvatica</u> (B) à l'étang de la Sablière en 1981.....	285

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2,1 - Nombre de pontes analysées de différentes espèces d'Amphibiens selon le site et l'année	19
Tableau 3,1 - Mesures des températures (°C) minimales (T°Min.) et maximales (T°Max.) de l'eau des étangs Clairs et de la Sablière des mois d'avril et d'août 1981.....	31
Tableau 3,2 - Relevé des précipitations (mm) quotidiennes reçues dans la région de Trois-Rivières des mois d'avril à juillet 1981 selon les sommaires météorologiques mensuels émis par Environnement Canada.....	37
Tableau 4,1 - Nombre d'oeufs par ponte chez <u>Rana sylvatica</u> de divers sites: moyenne (\bar{X}), écart-type des valeurs individuelles (é.-t.), effectif (N) et étendue.....	44
Tableau 4,2 - Demi-matrices des tests de t de Student pour les comparaisons inter-sites (coin inf. gauche) et inter-régionales (coin sup. droit) des moyennes annuelles du nombre d'oeufs par ponte de <u>Rana sylvatica</u>	45
Tableau 4,3 - Succès de fécondation (%F) des oeufs et viabilité embryonnaire (%V) des pontes de <u>Rana sylvatica</u> dans quatre étangs de la région de St-Mathieu du Parc au printemps 1981.....	49
Tableau 4,4 - Mortalité embryonnaire des pontes de <u>Rana sylvatica</u> soumises à l'action prédatrice des larves des Trichoptères <u>Banksiola crotchii</u> et <u>Limnephilus sp.</u> , et des larves du Diptère chironomidé <u>Parachironomus sp.</u> (Nombre/48 hres/larve).....	52
Tableau 4,5 - Sélection et mode d'utilisation des pontes d' <u>Ambystoma maculatum</u> et de <u>Rana sylvatica</u> par les larves du Trichoptère <u>Banksiola crotchii</u> . Nombre d'observation: 60.....	54
Tableau 4,6 - Mode d'utilisation des pontes de <u>Rana sylvatica</u> par les larves des Trichoptères <u>Banksiola crotchii</u> et <u>Limnephilus sp.</u>	56
Tableau 4,7 - Phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire des Amphibiens à l'étang Clair au printemps 1981.....	58

LISTE DES TABLEAUX (SUITE)

Tableau 4,8 - Phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire des Amphibiens à l'étang de la Sablière au printemps 1981.....	62
Tableau 4,9 - Nombre potentiel de têtards d'Amphibiens aux étangs Clair et de la Sablière au printemps 1981.....	65
Tableau 4,10 - Tableau synoptique des traits reproducteurs de <u>Rana sylvatica</u> d'après un relevé de littérature.....	82
Tableau 4,11 - Tableau synoptique des traits reproducteurs d' <u>Ambystoma maculatum</u> d'après un relevé de littérature.....	86
Tableau 4,12 - Tableau synoptique des traits reproducteurs de <u>Bufo americanus</u> d'après un relevé de littérature.....	89
Tableau 4,13 - Tableau synoptique du succès de fécondation (%) des oeufs d'Anoures d'après un relevé de littérature.....	91
Tableau 4,14 - Tableau synoptique de la viabilité embryonnaire des Amphibiens d'après un relevé de littérature.....	93
Tableau 4,15 - Évolution des valeurs spécifiques du nombre absolu d'oeufs viables disponibles au sein de la communauté embryonnaire d'Amphibiens entre le 7 avril et le 18 juin à l'étang Clair.....	116
Tableau 4,16 - Évolution des valeurs spécifiques du nombre absolu d'oeufs viables disponibles au sein de la communauté embryonnaire d'Amphibiens entre le 11 avril et le 13 mai à l'étang de la Sablière.....	118
Tableau 5,1 - Mesures des stades de développement larvaire de trois Anoures selon le lieu et les dates d'échantillonnage.....	124
Tableau 5,2 - Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le stade larvaire moyen et la date est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	130

LISTE DES TABLEAUX (SUITE)

Tableau 5,3 - Coefficient de corrélation entre le stade larvaire moyen et la date et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	130
Tableau 5,4 - Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le stade larvaire moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	133
Tableau 5,5 - Coefficient de corrélation entre le stade larvaire moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	133
Tableau 5,6 - Coefficients de détermination des régressions linéaires des variables dépendantes (stade moyen (SD) et bio-volume moyen (BV) en fonction des variables indépendantes (date et degré-jour) chez les populations larvaires d'Anoures de deux milieux.....	135
Tableau 5,7 - Mesures des bio-volumes larvaires de trois Anoures selon le lieu et les dates d'échantillonnage: bio-volumes modal (M), moyen (\bar{X}); écart-type des valeurs individuelles ($\hat{\sigma}$ -t.) et effectif (N).....	138
Tableau 5,8 - Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le bio-volume larvaire moyen et la date est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	143
Tableau 5,9 - Coefficient de corrélation entre le bio-volume larvaire moyen et la date et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	143

LISTE DES TABLEAUX (SUITE)

Tableau 5,10 - Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le bio-volume larvaire moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux....	145
Tableau 5,11 - Coefficient de corrélation entre le bio-volume larvaire moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	145
Tableau 5,12 - Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le bio-volume et le stade larvaires moyens est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	167
Tableau 5,13 - Coefficient de corrélation entre le bio-volume et le stade larvaires moyens et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux.....	167
Tableau 5,14 - Tableau synoptique des vitesses moyennes de croissances et de différenciations des populations larvaires d'Anoures de deux milieux.....	175
Tableau 5,15 - Évolution des valeurs spécifiques du nombre absolu de têtards au sein de la communauté larvaire d'Anoures entre le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	207
Tableau 5,16 - Effectifs, bio-volumes et biomasses des populations larvaires de <u>Bufo americanus</u> , d' <u>Hyla crucifer</u> et de <u>Rana sylvatica</u> et de la communauté larvaire d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.....	272
Tableau 5,17 - Effectifs, bio-volumes et biomasses des populations larvaires de <u>Bufo americanus</u> , d' <u>Hyla crucifer</u> et de <u>Rana sylvatica</u> et de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière entre le 26 mai et le 15 juillet advenant un décalage phénologique de la période de fraie d' <u>Hyla crucifer</u> et de <u>Rana sylvatica</u>	279

LISTE DES TABLEAUX (SUITE)

Tableau 6,1 - Tableau synoptique de la survie globale (%SG) des oeufs et des larves et de la survie larvaire (%SL) des Anoures d'après un relevé de littérature.....	290
---	-----

RÉSUMÉ

La présente étude s'inscrit dans le contexte d'une préoccupation à connaître la phénodynamique ou dynamique spatio-temporelle des populations larvaires d'Amphibiens et leurs rôles dans le fonctionnement des écosystèmes marécageux des latitudes nordiques. Le cadre biotopique de l'étude est celui de deux étangs temporaires, l'un au sein de l'érablière rouge (milieu naturel), l'autre dans une sablière abandonnée (milieu anthropique) de la Basse Mauricie. Ces milieux constituent des pools d'attraction pour les Amphibiens qui viennent y déposer leurs produits de reproduction. Les espèces considérées dans la présente étude sont le crapaud d'Amérique (Bufo americanus), la grenouille des bois (Rana sylvatica), la rainette crucifère (Hyla crucifer) et la salamandre maculée (Ambystoma maculatum).

Nous décrivons la phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire des Amphibiens. La distribution spatiale et l'évolution de la structure des communautés "embryonnaires" sont étudiées en regard de l'importance des organismes aquatiques oophages ou de ceux qui utilisent les pontes d'Amphibiens comme un microhabitat. Le suivi de la fertilité et de la viabilité embryonnaire permet d'évaluer spécifiquement le nombre initial ou potentiel de têtards au sein des communautés larvaires d'Amphibiens étudiées.

L'échantillonnage des têtards, réalisé au hasard au moyen de biocénomètres, vise à décrire, en termes de taux de croissance et de taux de différenciation, le développement des populations d'Anoures. L'étude permet de suivre au cours de la saison l'évolution de la structure de la communauté larvaire et son arrangement spatial dans les étangs. Le mémoire est une analyse descriptive qui permet de commenter l'importance relative des divers mécanismes de régulation des populations et d'organisation des communautés "embryonnaires" et larvaires d'Amphibiens en mares temporaires.

En 1981, le printemps a été très hâtif permettant aux Amphibiens des étangs Clair et de la Sablière de frayer dès le début d'avril (du 5 au 11 pour R. sylvatica; du 9 au 16 pour A. maculatum). La rainette crucifère (Hyla crucifer) s'est également reproduite tôt au printemps, mais sa période de reproduction s'est étalée jusqu'à la fin de mai. La reproduction de B. americanus était brève et légèrement plus hâtive à l'étang de la Sablière (du 5 au 8 mai) qu'à l'étang Clair (du 21 au 25 mai). Ces phénologies de reproduction sont conformes aux gradients latitudinaux propres à ces espèces en Amérique du Nord. Hormis les oeufs d'H. crucifer dispersés individuellement dans les étangs, le nombre total de pontes d'Amphibiens déposées à l'étang Clair (N = 144) était le double de celui de l'étang de la Sablière (N = 71), malgré la plus grande dimension de ce dernier (peu profond toutefois ne permettant pas le dépôt des pontes d'A. maculatum). La répartition spatiale homo-

gène des pontes de B. americanus et celle contagieuse des pontes de R. sylvatica sont caractéristiques de ces espèces. A l'étang Clair, le regroupement des pontes d'A. maculatum était consécutif à la pauvreté numérique des supports végétaux.

Dans la Basse Mauricie, le nombre moyen d'oeufs par ponte était de 106 chez A. maculatum, de 661 chez R. sylvatica et de 4191 chez B. americanus. La survie moyenne des pontes de B. americanus (96%) et de R. clamitans (98%) était légèrement supérieure à celle de R. sylvatica (72%) à l'étang de la Sablière et beaucoup plus grande que celles d'A. maculatum (9%) et de R. sylvatica (0%) à l'étang Clair où a sévi une sévère pression de prédation exercée par les larves d'un Diptère Chironomidé (Parachironomus sp.). L'association de ce chironome aux pontes d'Amphibiens relèverait d'un phénomène d'inféodation. Les pontes ont également subi l'action prédatrice ou dommageable des larves de Trichoptères de plusieurs genres; les pertes occasionnées aux pontes d'Amphibiens sont toutefois minimales (<5%). Cette dernière association ne relève pas essentiellement d'une relation trophique, mais d'une relation complexe impliquant des facteurs abiotiques et biotiques. Cinq principaux facteurs limitatifs à la prédation des larves d'Insectes sur les oeufs d'Amphibiens ont été identifiés soit: 1) la morphologie du prédateur, notamment de la case larvaire des Trichoptères qui peut réduire l'habileté prédatrice, 2) l'épaisseur de la gangue ovulaire des pontes, cette gangue est plus épaisse chez A. maculatum que chez R. syl-

vatica réduisant ainsi la susceptibilité des oeufs d'Ambystoma à la prédation, 3) le nombre d'attaquants par ponte, la pression de prédation des larves de Parachironomus (a.d. 1096 larves/ponte) était supérieure à celle des larves de Trichoptères (0 à 3 larves/ponte), 4) la coïncidence phénologique entre les intervenants, la période embryonnaire étant de 40 jours chez A. maculatum et de 12 jours chez R. sylvatica, la probabilité de prédation sur les oeufs d'Ambystoma est ainsi supérieure à celle de Rana, et 5) la distribution spatiale des pontes, l'agrégation des pontes pouvant créer un microhabitat favorable au développement de nombreux organismes aquatiques.

Compte tenu de l'action stochastique des facteurs physiques et biotiques (prédation), les nombres spécifiques d'oeufs déposés par les Amphibiens adultes dans un étang s'avèrent de pauvres indices de la structure initiale d'une communauté larvaire.

La structure des communautés larvaires d'Anoures a été décrite en termes de densité, de bio-volume, de biomasse et de nombre absolu de têtards et permet de voir 1) comment (espèces, stades et tailles), 2) combien (densités et nombres absolus) et 3) où (distribution spatio-temporelle) se retrouvent les têtards dans l'optique d'une régulation naturelle par prédation ou par compétition.

Rana sylvatica était la première forme larvaire d'Anoures à coloniser l'étang de la Sablière en 1981; l'éclosion massive de ses oeufs a eu lieu aux alentours du 22 avril. Les premiers têtards d'H.

crucifer ont été observés au début de mai et à la mi-mai aux étangs de la Sablière et Clair respectivement; l'étalement de la saison de reproduction de la rainette entraîne toutefois l'ajout régulier de nouveaux têtards. À l'étang de la Sablière, les têtards de B. americanus sont apparus à la mi-mai; leur développement s'effectuait plus rapidement (38 jrs) que celui de R. sylvatica (54 jrs). La période larvaire d'Hyla n'a pu être précisée mais durait plus longtemps à l'étang Clair (33 à 61 jrs) qu'à l'étang de la Sablière (23-50 jrs).

Une corrélation et une régression linéaire positive ont été établies entre les variables liées (bio-volume moyen et stade moyen) et les variables indépendantes (date et degré-jour) chez les populations larvaires d'Anoures étudiées. Le bio-volume des populations larvaires d'Anoures à l'étang de la Sablière présentait une phase d'augmentation rapide suivie d'une phase de régression expliquée par les profondes modifications morpho-physiologiques que nécessite la métamorphose. Au cours de ce processus, la perte de bio-volume moyen chez la population larvaire de Rana (67%) était beaucoup plus importante que celles des populations larvaires de Bufo (29%) et d'Hyla (25%). La vitesse moyenne de croissance de la population larvaire de R. sylvatica (0,030 ml/jr) était supérieure à celles relevées chez H. crucifer (0,012 ml/jr; 0,010 ml/jr à l'étang Clair) et B. americanus (0,007 ml/jr). Cette dernière espèce, malgré la très faible vitesse de croissance, possédait tout de même la plus grande vitesse de différenciation (0,569 stade/jr) comparativement à Rana (0,421 stade/jr) et Hyla (0,363 stade/jr). La vitesse moyenne de différenciation d'Hyla était également plus rapide à l'étang

de la Sablière qu'à l'étang Clair (0,299 stade/jr) en raison des basses températures à cet endroit.

L'effectif de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière (B. americanus, H. crucifer et R. sylvatica) variait temporellement entre 11373 et 57790 têtards. R. sylvatica a dominé numériquement la communauté jusqu'à l'apparition massive des têtards de B. americanus à la fin mai. Le crapaud domine à partir de ce moment, mais l'importance relative des populations de Bufo, d'Hyla et de Rana vient à s'équilibrer à la mi-juin. Les populations larvaires de Rana, de Bufo et d'Hyla présentaient ainsi des rapports de fréquences qui vont de 2:12:1 à la fin de mai à 1:1:1 à la mi-juin.

La structure des communautés larvaires d'Anoures en terme de bio-volume est fonction des taux de croissance et des effectifs. À partir de la fin de mai, en raison d'une croissance différentielle et d'une spécificité de taille, les bio-volumes de la communauté larvaire d'Anoures de l'étang de la Sablière étaient distribués en deux modes bien distincts: le bio-volume moyen de Rana comparé à ceux de Bufo et d'Hyla passait d'un rapport de 29:1 à la fin de mai à un rapport de 6:1 à la mi-juin. Ainsi les têtards progressaient en tailles mais il subsistait toujours une brèche dans les classes de tailles intermédiaires et l'importance de cette brèche variait entre 0,15 et 0,35 ml. Cette distribution bimodale des tailles pourrait avoir un impact sur la dynamique des prédateurs sélectifs. D'une façon générale, la biomasse de cette communauté était croissante passant de 0,9 g/m² au début à 6,0 g/m² au début

de juin. Malgré la dominance marquée en effectif de la population de Bufo dans la communauté, les populations de Rana, de Bufo et d'Hyla présentaient des rapports initiaux de biomasses d'environ 53:13:1. Ces rapports de biomasses passaient toutefois de 16:3:1 à 5:1:1 respectivement du 5 au 15 juin.

Les faibles taux de survie prémétamorphique observés chez B. americanus (6,7%) et R. sylvatica (17,7%) à l'étang de la Sablière généraient des courbes de survie de type III. De l'oeuf à la métamorphose, l'espérance moyenne de vie chez Rana était de 35 jours, mais considérant uniquement la vie larvaire, elle était de 20 jours. Ces valeurs, chez Bufo, ont été estimées à 20 jours et à 10 jours respectivement. Les phases critiques du cycle de vie embryonnaire et larvaire de Bufo et de Rana étaient les périodes embryonnaires et de l'éclosion, le bourgeonnement du membre postérieur et le développement du pied postérieur. À l'étang Clair, la période embryonnaire était la phase critique du cycle de vie d'A. maculatum et de R. sylvatica. Suite aux analyses de dynamique spatio-temporelle, il ne se dégage pas un seul facteur prévisionnel majeur de régulation dans l'organisation des communautés larvaires d'Amphibiens en mare temporaire. L'action stochastique de chacun des facteurs physiques et biotiques de régulation et leurs interactions déterminent annuellement la composition de la communauté.

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à exprimer ma reconnaissance envers mon directeur de recherche, Dr. Raymond Leclair Jr., pour ses judicieux conseils et son assistance tout au long de cette étude ainsi que ses critiques pertinentes lors de la révision du mémoire (manuscrit) initial. Je le remercie pour sa disponibilité.

Mes remerciements vont aussi à tous les membres de Groupe de Recherche sur les Insectes Piqueurs (GRIP), de l'Université du Québec à Trois-Rivières, qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de cette étude.

Je remercie également M. Yves Alarie, M. Christian Hébert, M. Roger Savignac et Mme Sylvie Toupin qui ont participé à l'échantillonnage.

Affectueusement, je remercie Mlle Micheline Dugré pour son aide financière, sa compréhension, sa patience, son support constant et ses nombreux encouragements qui me permirent de mener à bien cette étude.

CHAPITRE PREMIER

INTRODUCTION

En Amérique du Nord, peu d'auteurs ont étudié la survie naturelle des Amphibiens Anoures (Turner 1960, Merrell 1968, Licht 1974, Seigel 1983) et Urodèles (Anderson et al. 1971, Shoop 1974, Doty 1978) entre le moment de la ponte et la période de métamorphose dans les petits étangs temporaires de milieux tempérés froids. Conséquemment, les tables de survie complètes pour les Amphibiens sont inexistantes (Caughley 1980, Wilbur 1980). Les études de la structure des communautés d'Amphibiens sont encore moins fréquentes. Dans un rapport du "United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service" sur les communautés herpétologiques, seuls Crump (1982), Heatwole (1982) et Wiest (1982) font le point sur les communautés d'Amphibiens.

Une abondante littérature cependant décrit divers aspects spécifiques de la vie larvaire des Amphibiens. Toutefois, très peu d'études abordent les populations larvaires d'Amphibiens dans leur ensemble en terme de communauté. La régression linéaire est souvent utilisée pour décrire la croissance (progression de la taille corporelle) et la différenciation (progression du stade de développement) larvaire des Anoures. Les courbes de différenciation des populations larvaires d'Anoures du genre Rana relevées dans la littérature sont généralement linéaires (Herreid & Kinney 1967, Cecil & Just 1979, Smith-Gill & Berven 1979). Toutefois, les courbes de croissance des têtards d'Anoures des genres Bufo, Hyla et Rana rapportées en littérature présentent une forme plutôt sigmoïde (Gosner & Black 1957, Wilbur 1977b, John & Fusaro 1981).

Selon la littérature disponible, seules les études de Smith-Gill & Gill (1978), de Smith-Gill & Berven (1979) et de Morin (1983, 1986) fournissent des quantifications sur les taux de croissance et/ou de différenciation larvaires chez deux des espèces à l'étude dans le présent mémoire. Chez les Amphibiens, il existe 2 modèles opposés de croissance ou de métamorphose qui permettraient de prédire la durée de la période larvaire. Le modèle de Smith-Gill & Berven (1979) suggère que la durée de la période larvaire est déterminée par le taux de différenciation, alors que le modèle de Wilbur & Collins (1973) est basé sur le taux de croissance.

Bien que les données relatives à la régulation ou à l'organisation des communautés larvaires d'Amphibiens soient rares en littérature (Nelson 1980, Wilbur et al. 1983, Morin 1986), les mécanismes de régulation qui jouent au niveau de populations larvaires spécifiques sont bien connus. Le concept original de la régulation des populations larvaires d'Amphibiens insiste sur le rôle de la compétition (Wilbur & Collins 1973, Wilbur 1977b, c, Steinwascher 1978, 1979) ou de la prédation (Calef 1973, Licht 1974, Heyer et al. 1975, Walters 1975, Cecil & Just 1979). Toutefois les différents facteurs de régulation des populations agissent stochastiquement, de concert ou de façon antagoniste. Pour une meilleure compréhension de la dynamique des populations larvaires d'Amphibiens, on doit considérer l'interaction des divers mécanismes de régulation plutôt que d'argumenter que les populations sont contrôlées par un mécanisme ou l'autre. Certains auteurs suggèrent ainsi que la structure des populations et des communautés larvaires d'Anoures est

régularisée par l'interaction de la compétition et de la prédation (Wilbur 1972, 1980, 1982, Doty 1978, Morin 1983, 1986). Toutefois, selon Nelson (1980), Smith (1983), Wilbur et al. (1983) et Crump (1984), la régulation des populations et des communautés larvaires d'Amphibiens en étang temporaire résulte de l'interaction de la compétition, de la prédation et de la stabilité de l'habitat larvaire. Ces 3 facteurs de régulation seraient caractéristiques des espèces d'Amphibiens qui colonisent des étangs relativement éphémères (Smith 1983).

Les modèles d'organisation des communautés animales sont divers et souvent contradictoires, allant de ceux qui se fondent sur la compétition à ceux qui sont basés sur la prédation et la stabilité de l'habitat (voir Holmes et al., 1986, pour une révision de la littérature). Actuellement, le peu de travaux consacrés à l'organisation des communautés larvaires d'Amphibiens ne permet pas d'obtenir une vue d'ensemble sur les forces organisationnelles des communautés. Dans cette optique, le présent mémoire est une analyse descriptive qui compare la structure des communautés larvaires d'Amphibiens de deux mares temporaires en Basse Mauricie. La structure des communautés est décrite en termes de densité, de bio-volume, de biomasse et de nombre absolu de têtards et permet de voir 1) comment (espèces, stades et tailles), 2) combien (densités et nombres absolus) et 3) où (distribution spatio-temporelle) se retrouvent les têtards dans l'optique d'une régulation naturelle par prédation ou par compétition. Compte tenu de l'importance des organismes aquatiques oophages et de ceux qui utilisent les pontes d'Amphibiens comme un microhabitat (voir Villa, 1977, 1980, pour des révi-

sions de la littérature), une analyse descriptive semblable a été réalisée chez les communautés "embryonnaires" d'Amphibiens. Toutefois, on aborde légèrement l'aspect fonctionnel de la structure des communautés en réalisant des expériences de prédation sur les oeufs d'Amphibiens. Ces analyses descriptives serviront à jeter des bases pour éventuellement émettre des hypothèses dans le contexte d'une recherche des forces organisationnelles des communautés larvaires d'Amphibiens.

Chapitre II

Matériel et méthodes

2.1 Étangs

L'étude a été réalisée au printemps et à l'été 1981 dans deux étangs temporaires de la région de Trois-Rivières, Québec (fig. 2,1). Ces étangs sont mis en eau par la fonte des neiges et maintenus en eau par l'affleurement de la nappe phréatique. Le premier étang, l'étang de la Sablière, se situe dans une sablière abandonnée. L'étang de la Sablière est en réalité formé de 2 parties, l'étang Rond et l'étang Bras, habituellement isolées l'une de l'autre mais pouvant communiquer à la suite de pluies abondantes. Le second étang, l'étang Clair, se situe dans une petite enclave d'aulnes rugueux (Alnus rugosa) au sein d'une érablière rouge (Acer rubrum) à bouleau gris (Betula populifolia). L'étang de la Sablière subit habituellement un assèchement annuel rapide, alors que l'étang Clair s'assèche lentement et disparaît presque complètement en août. En 1981, toutefois, les abondantes précipitations et le niveau élevé de la nappe phréatique ont conduit à maintenir en eau ces étangs tout au long de l'étude.

La forme de l'étang Rond est plutôt arrondie comme son nom l'indique mais celle de l'étang Bras est allongée (fig. 2,2). Ces deux étangs étant situés dans une sablière à faible dénivellation, il en résulte que les pentes du rivage sont pratiquement nulles. Une profondeur d'eau maximale de 29 cm est relevée vers le centre de l'étang Rond. Une petite anse située dans la partie nord-ouest de l'étang Bras présente une profondeur maximale de 26 cm d'eau. La superficie de

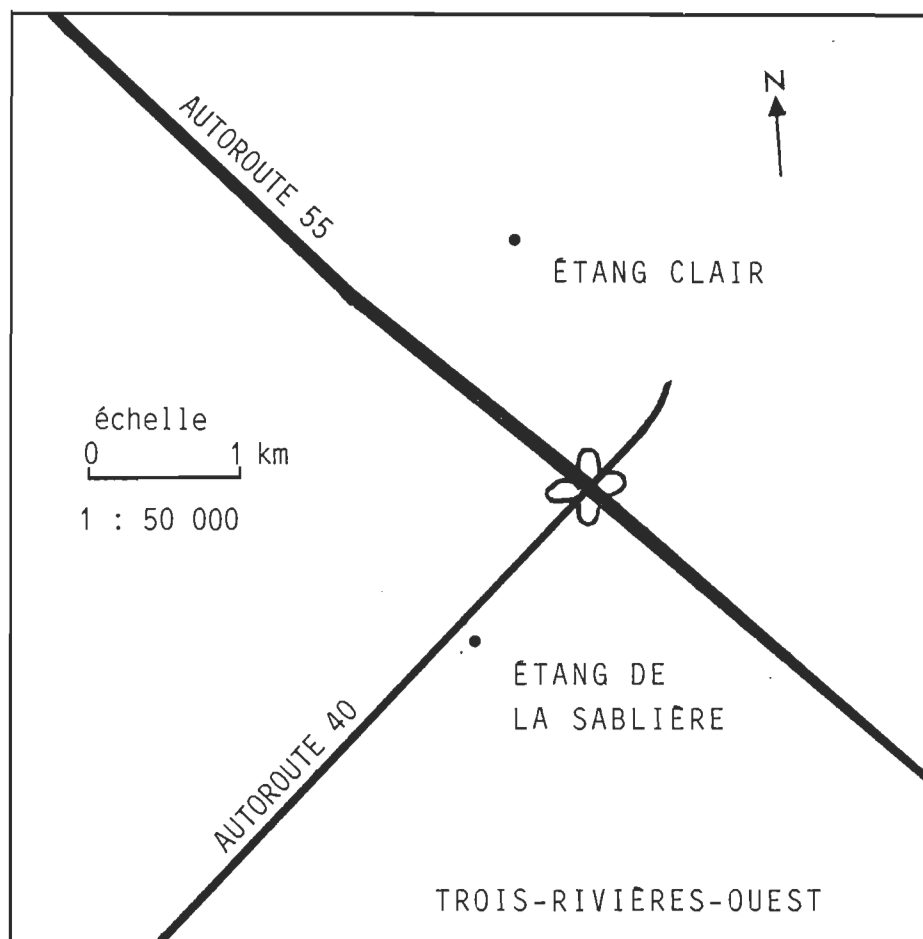


Figure 2,1. Localisation des étangs temporaires étudiés dans la région de Trois-Rivières.

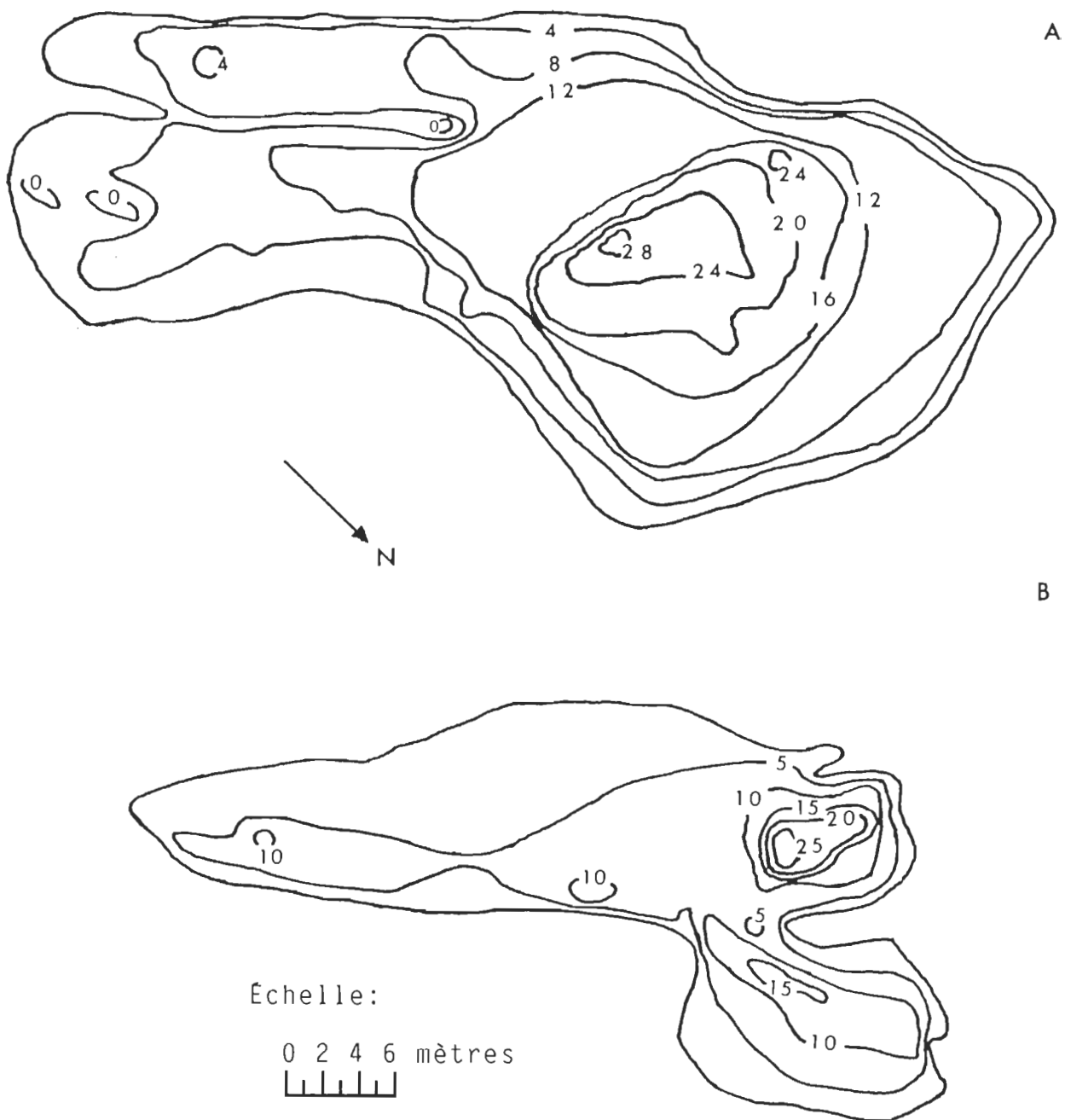


Figure 2,2. Cartes bathymétriques des étangs Rond (A) et Bras (B).
Isobathe en cm.

l'étang Rond ($968,6 \text{ m}^2$) est le plus important des étangs étudiés, tandis que l'étang Bras présente une superficie intermédiaire ($482,6 \text{ m}^2$).

L'étang Clair présente une forme plutôt allongée et une pente plus abrupte que celles des autres étangs étudiés, surtout sur la rive située à proximité de la zone la plus profonde (71 cm) de l'étang (fig. 2,3). Sa superficie est réduite ($396,6 \text{ m}^2$), mais son volume d'eau ($92,9 \text{ m}^3$) équivaut à celui de l'étang Rond ($93,8 \text{ m}^3$) où l'étendue est plus vaste ($968,6 \text{ m}^2$).

La Sablière est un milieu relativement ouvert, les rives des étangs sont pratiquement dépourvues de végétation. On y observe toutefois la présence de quelques touffes de Salix discolor sous forme arbustive. Les strates herbacée et muscinale sont absentes ou très fragmentaires. Les étangs Bras et Rond sont également des milieux pauvres en végétation aquatique (fig. 2,4). Le fond sablonneux de l'étang Rond est en partie recouvert d'un tapis d'Eleocharis acicularis. Des typhaies clairsemées (Typha angustifolia et T. latifolia) colonisent aussi une partie (119 m^2) du centre de l'étang et une petite bande périphérique (29 m^2). Dans une zone de 86 m^2 , on relève la présence sporadique de petites plantes des genres Alisma, Lythrum, Sagittaria et Scirpus. De petites touffes ou bandes de Salix discolor sont observées irrégulièrement sur le pourtour de l'étang Rond et dans sa partie méridionale. L'importance de ces touffes ou bandes de Salix étant relativement faibles, elles ne sont pas rapportées à la figure 2,4 A.

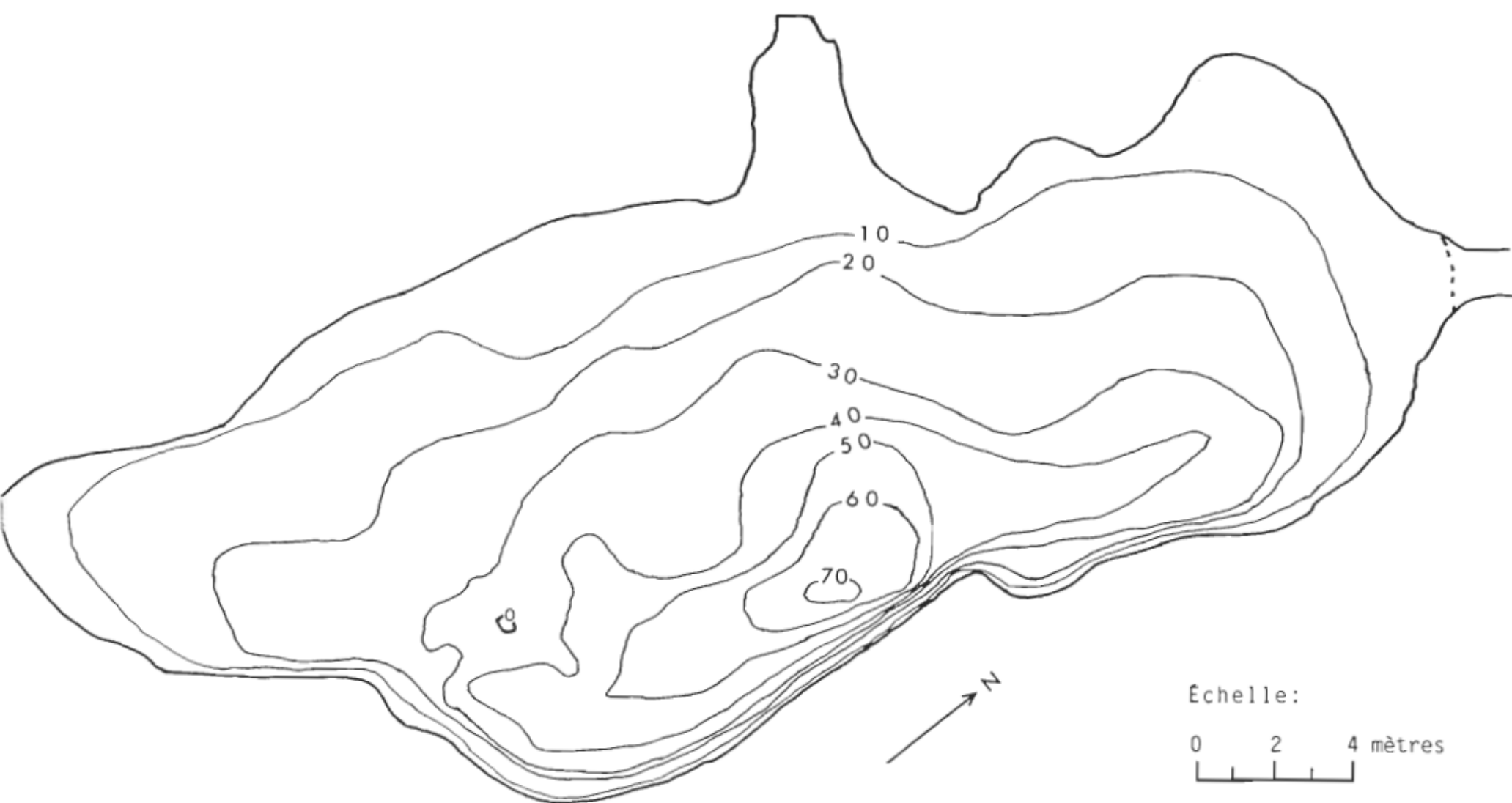


Figure 2,3. Carte bathymétrique de l'étang Clair.
Isobathe en cm.

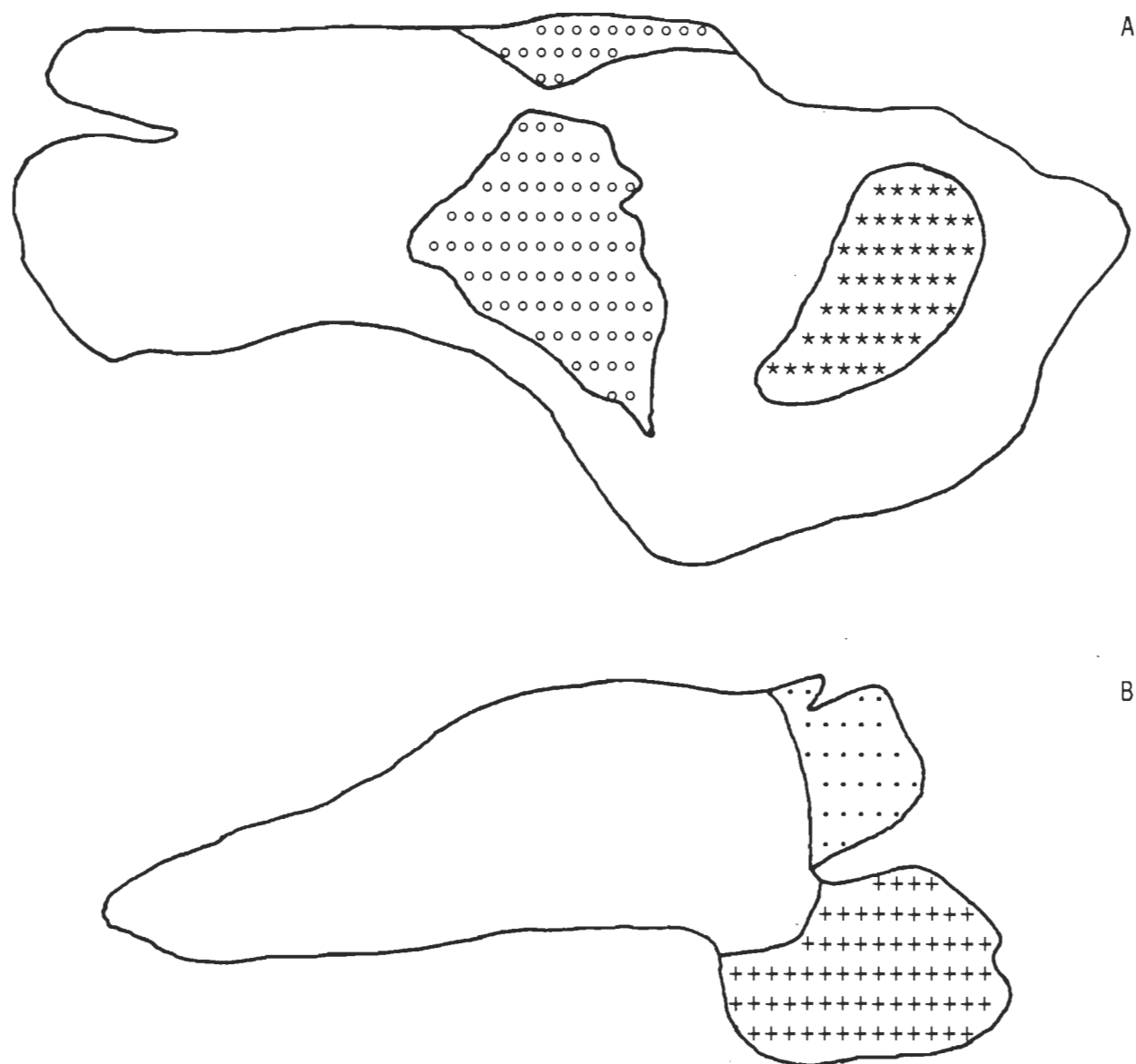


Figure 2,4. Végétation des étangs Rond (A) et Bras (B). °°: Typhaies, **: Alisma, lythrum, sagittaire et scirpe, ..: Éléocharide, lythrum, saule, scirpe et typha, ++: Lythrum, saule et scirpe.

À l'étang Bras, les végétaux ont principalement colonisé les deux petites anses dans la section septentrionale de l'étang (fig. 2,4B). La végétation est très dense dans la plus petite de ces anses et couvre presque totalement sa surface (43 m²). Dans cette zone, les végétaux prédominant sont des genres Eleocharis, Lythrum, Salix, Scirpus et Typha. L'anse la plus vaste (99 m²) est partiellement colonisée par des touffes de Lythrum salicaria, de Salix discolor ou de Scirpus pedicellatus. Ces mêmes plantes poussent aussi sporadiquement dans le reste de l'étang.

Par sa situation en milieu forestier, l'étang Clair constitue un milieu relativement fermé. Ses rives sont recouvertes d'une abondante végétation, la voûte du feuillage de la strate arbustive (Alnus rugosa) couvrant et ombrageant partiellement le premier mètre de la zone des eaux de rivage de l'étang.

Contrairement aux étangs précédents, les végétaux ont colonisé une grande portion de l'étang Clair (fig. 2,5). L'eau de cet étang est claire et permet de voir aisément un fond constitué de sables grossiers. La zone de végétation la plus vaste (≈107 m²) est la saulaie A. Elle est principalement composée de Carex sp., de Lycopus uniflorus, de Lythrum salicaria, de Nemopanthus mucronatus, de Salix fragilis, de S. rigida et de Scirpus pedicellatus. La densité de la végétation y est très variable et la longueur de la partie émergée des végétaux est généralement supérieure à celle de la partie immergée. La zone de végétation voisine de la saulaie A couvre une surface d'environ 24 m² et ses

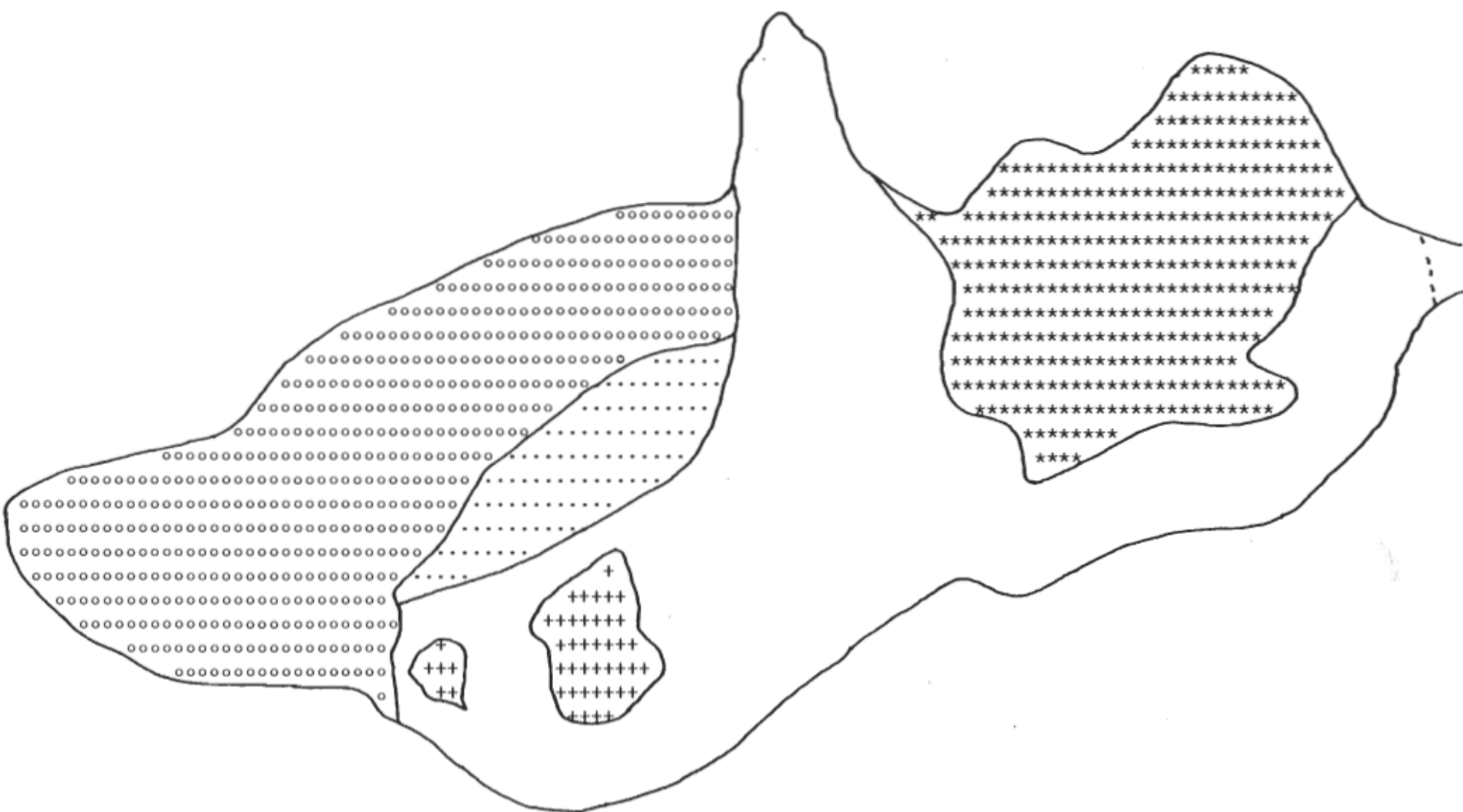


Figure 2,5. Végétation de l'étang Clair. °°: Saulaie A (Carex, lycoper, lythrum, némopante, saule et scirpe),
 ..: Zone C (Idem Saulaie A), ++: Typhaies, **: Saulaie B.

végétaux sont généralement à demi-submergés ou presque totalement submergés (zone C). C'est ce qui distingue ces deux zones de végétation puisqu'elles sont colonisées par les mêmes plantes. Toutefois, la zone C est colonisée par des touffes éparses de végétation et la densité de la végétation est inférieure à celle de la saulaie A. À proximité de la zone C, on relève la présence de deux îlots de Typha angustifolia (3 et 11 m² respectivement). Au sein d'une seconde saulaie (saulaie B, 75 m²), la présence des plantes herbacées est très sporadique et Salix fragilis et S. rigida présentent des densités moyennes. D'une façon générale, les cinq zones de végétation ci-haut décrites sont les principaux groupements végétaux qui colonisent l'étang Clair.

2.2 · Communautés larvaires d'Amphibiens et prédateurs

En 1981, la communauté larvaire d'Amphibiens de l'étang de la Sablière était formée des têtards de Bufo americanus (crapaud d'Amérique), d'Hyla crucifer (rainette crucifère) et de Rana sylvatica (grenouille des bois). À l'étang Clair, les larves de 2 espèces d'Urodèles, Ambystoma maculatum (salamandre maculée) et Notophthalmus viridescens (triton vert), et de 3 espèces d'Anoures, B. americanus, H. crucifer et Rana clamitans (grenouille verte) constituaient la communauté amphibienne. Les têtards de la grenouille des bois sont habituellement recensés dans cet étang, mais en raison d'une mortalité embryonnaire catastrophique aucun têtard n'a été capturé en 1981. La communauté larvaire d'Amphibiens de l'étang Clair a perdu très tôt ses larves de B. americanus

et contenait peu de larves d'A. maculatum, de N. viridescens et de R. clamitans. Ainsi à l'étang Clair, une seule espèce d'Amphibiens a été soumise à l'étude, soit H. crucifer.

Les oeufs et les larves d'Amphibiens subissent la prédation d'une grande variété d'organismes vertébrés et invertébrés. Le niveau de prédation peut toutefois varier d'un étang à l'autre selon l'abondance et la diversité des prédateurs. Les prédateurs potentiels des oeufs d'Amphibiens observés aux étangs Clair et de la Sablière incluent principalement les larves d'Insectes (Chironomidés, Trichoptères) et le triton vert adulte (N. viridescens). Une grande variété de prédateurs probables des larves d'Amphibiens se rencontrent dans les étangs étudiés comprenant principalement des larves d'Insectes (Dytiscidés, Ephémères, Odonates), des Insectes aquatiques (Belostomatidés, Dytiscidés, Nèpidés, Notonectidés), des larves d'Amphibiens (A. maculatum), des Amphibiens adultes (R. clamitans, N. viridescens) et des oiseaux (Carouge à épaulettes (Agelaius phoeniceus), Merle d'Amérique (Turdus migratorius)).

2.3 Pontes

Au printemps 1981, l'inventaire des pontes d'Amphibiens a été réalisé à chaque visite des étangs afin de déceler l'apparition de ponte tardive. L'échantillonnage des pontes a été le plus représentatif possible, c'est-à-dire, en fonction de la viabilité embryonnaire, de la dimension et de la distribution spatiale des pontes. A chaque visite des étangs, les observations suivantes étaient relevées: 1) le nombre

spécifique de pontes, 2) la distribution horizontale et verticale des pontes selon les espèces. Puis, un suivi du développement et de la viabilité embryonnaire a été réalisé dans chaque étang d'une part par l'observation de la majorité des pontes pour une estimation visuelle de ces paramètres et d'autre part par l'échantillonnage de pontes d'Ambystoma maculatum et de Rana sylvatica tout au long de l'embryogénèse.

Les pontes après avoir été recueillies au moyen d'un pot Mason de 200 ml, étaient placées dans une solution de formaldéhyde 4% afin de stopper le développement embryonnaire. Pour chaque ponte les identifications suivantes sont réalisées en laboratoire sous la loupe binoculaire:

- 1- appartenance à l'espèce selon la clef des oeufs d'Anoures de Wright & Wright (1949),
- 2- stade de développement embryonnaire selon Gosner (1960) pour les Anoures et selon Harrison (in Porter 1972) pour les Urodèles,
- 3- nombre total d'oeufs par ponte, et
- 4- nombre d'oeufs non viables par ponte.

Sur des pontes fraîches (stades 5-11 de Gosner) de R. sylvatica, j'ai pu distinguer par le seul critère de l'absence de clivage, les oeufs non fécondés des oeufs morts dès les premiers stades de développement. La distinction entre non-fertilité des oeufs et mauvais développement embryonnaire permettra d'évaluer l'importance du premier facteur

biotique de mortalité embryonnaire qu'est l'insuccès de la fécondation des oeufs. Le choix de R. sylvatica résulte de sa vaste répartition et de sa grande abondance.

La provenance et le nombre de pontes d'Amphibiens utilisées pour réaliser les diverses analyses sont consignés au tableau 2,1. On y observe que les pontes globuleuses de R. sylvatica originaient des régions de St-Mathieu du Parc aux printemps 1980-1981 et de Trois-Rivières en 1981-1982. De plus, des données obtenues lors d'un travail de fin d'étude (Gagnon 1981) dans la région de St-Mathieu sont utilisées à titre complémentaire en ce qui a trait au nombre d'oeufs par ponte. Les pontes globuleuses d'A. maculatum et les pontes rubanées de B. americanus provenaient de la région de Trois-Rivières. L'étude de la fertilité repose sur le décompte d'un nombre très inégal de pontes selon les espèces soit 3, 14 et 90 pontes pour B. americanus, A. maculatum et R. sylvatica respectivement. Le nombre d'oeufs par ponte chez ces espèces est déterminé par comptage total.

Pour les pontes rapportées au laboratoire, la nécrose de l'oeuf, l'absence de clivage et le développement d'anomalies telles que le dédoublement de l'embryon, le développement d'excroissance (genre de pseudopode) sur l'embryon et la difformité de l'embryon sont les critères utilisés pour déterminer la non-viabilité des oeufs. Sur le terrain, à chaque visite des étangs, le pourcentage de viabilité embryonnaire était déterminé visuellement pour chaque ponte afin d'obtenir une estimation moyenne. Ce pourcentage moyen était comparé à ceux obtenus

TABLEAU 2,1

Nombre de pontes analysées de différentes espèces d'Amphibiens selon le site et l'année.

	ST-MATHIEU DU PARC (1980)				(1981)				TROIS-RIVIÈRES (1981)				TROIS-RIVIÈRES (1982)			Nombre total de pontes
Espèces	Étangs								Étangs			Étangs				
Amphibiens	#1	#2	#3	#1	#2	#3	#4	Long	Clair	Sablière	Clair	Sablière	Sombre			
<u>Rana</u> <u>sylvatica</u>	9	11	11	21	5	5	4	2	5	8	2	7		90		
<u>Bufo</u> <u>americanus</u>										3				3		
<u>Ambystoma</u> <u>maculatum</u>								7					7	14		

pour les pontes fixées et rapportées en laboratoire, celles-ci ayant été analysées sous la loupe binoculaire.

La connaissance des facteurs biotiques de mortalité embryonnaire et des relations trophiques entre les larves d'Insectes et les pontes d'Amphibiens s'avère un atout considérable dans la réalisation d'une étude de la viabilité des oeufs d'Amphibiens. Au laboratoire, c'est dans cette optique que j'ai réalisé les études suivantes: 1) action néfaste des organismes larvaires sur les pontes d'Amphibiens et 2) attrait relatif des pontes d'Amphibiens pour ces organismes. L'étude de l'action dommageable confronte les oeufs de R. sylvatica aux larves des Trichoptères Banksiola crotchi et Limnephilus sp. et du Diptère Chironomidé Parachironomus sp. Lors de l'étude de l'attrait des pontes, les larves du Trichoptère B. crotchi pouvaient sélectionner l'une ou l'autre des pontes d'A. maculatum et de R. sylvatica. Les fourreaux des larves de B. crotchi et de Limnephilus sp. sont complètement distincts, le premier étant une case confectionnée de pièces végétales disposées en spirale et fréquemment avec quelques brindilles traînantes. Le second, une case de pièces végétales et de bois disposées transversalement (Wiggins 1977). Les larves de Parachironomus sp. sont élancées, communément cylindriques et légèrement courbées (McCafferty 1981). Les larves de Trichoptères ont été identifiées sous la loupe binoculaire selon la clef d'identification de Wiggins (1977).

Les tests ont été réalisés dans des aquariums de verre de 5 L contenant une hauteur de 12 cm d'eau d'étang filtrée par un filet de

mailles aux 275 μ pour éliminer les organismes aquatiques pouvant interférer dans le déroulement des tests. L'oxygénation de l'eau s'effectuait par l'intermédiaire de diffuseurs poreux couplés à une pompe d'aération d'aquarium. Le fond de chaque aquarium était tapissé d'une quantité constante de végétation aquatique (branches de Scirpus et de Typha et débris végétaux) pour servir de support aux larves de Trichoptères et de matériaux utilisés dans l'élaboration de leurs cases. La température de l'eau était contrôlée par un bain réfrigérant de marque Haake F3 couplé en circuit fermé à de grands bassins isolés servant de bains-marie pour les petits aquariums. La température de l'eau variait entre 12,0 et 13,5°C lors des tests de l'action néfaste et entre 13,0 et 16,0°C lors des tests de l'attrait relatif. La photopériode a été maintenue à 12:12 lors des tests de l'attrait relatif et à 16:8 pour l'étude de l'action néfaste.

Les pontes saines destinées à ces expériences ont été choisies en fonction de leurs tailles moyennes et de leurs faibles différenciations embryonnaires (stades 9-13 de Harrison et stades 10-14 de Gosner). Ces pontes ont été préalablement examinées sous la loupe binoculaire afin de déterminer le nombre d'oeufs déjà non viables et pour extraire les quelques organismes parasites.

L'étude de l'action néfaste des larves de Trichoptères et du Diptère chironomidé sur les oeufs de R. sylvatica a été réalisée lors d'un test expérimental de 114 heures. Dans le cas des Trichoptères, 6 aquariums contenaient 2 pontes de Rana et 2 larves de B. crotchi ou de

Limnephilus sp. Ainsi les larves utilisées dans 3 de ces aquariums étaient B. crotchi, alors que nous étions en présence de Limnephilus dans les 3 autres. En second lieu, on notait la présence d'une ponte de Rana et de 20 larves du Diptère chironomidé Parachironomus sp. dans 3 autres aquariums. Un dixième aquarium de contrôle ne contenait qu'une ponte de Rana. Les pontes de R. sylvatica originaient de la région de St-Mathieu du Parc, alors que les organismes larvaires ont été ramassés dans des étangs de la région de Trois-Rivières. Lors de ces tests, la disposition des pontes et du diffuseur d'air était relativement la même d'un aquarium à l'autre.

Au temps 0 de l'expérience, chaque larve de Trichoptères a été déposée à la surface d'une ponte de R. sylvatica et les larves de chironomes ont été placées par groupe de 20 à la surface des pontes. Un temps de contact de 2 heures a été respecté avant de réaliser les premières observations. Ces observations consistaient à noter la position relative de chaque organisme larvaire dans l'une des trois catégories suivantes: à la surface de la gangue, à l'intérieur de la ponte, ou ailleurs dans l'aquarium. Après une lecture dans tous les aquariums, les larves non associées aux pontes étaient retirées de leurs positions respectives et replacées à la surface de la ponte. Sur un total de 14 lectures effectuées à intervalle irrégulier (minimum 2 hres), 12 lectures ont été enregistrées en période de lumière (2 peu de temps après la fin de la période d'obscurité) et 2 en période d'obscurité. À la fin du test, j'ai examiné chaque ponte pour en déterminer la viabilité embryonnaire.

L'étude de l'attrait relatif des pontes d'A. maculatum et de R. sylvatica pour les larves du Trichoptère B. crotchi s'est déroulée sur une période expérimentale de 40 heures. Six aquariums contenaient chacun 2 larves de B. crotchi et une ponte de même volume pour chaque espèce d'Amphibiens. Un septième aquarium de contrôle ne contenait qu'une ponte d'Ambystoma et de Rana. Ces pontes d'Amphibiens et les larves du Trichoptère ont été ramassées dans des étangs de la région de Trois-Rivières. La disposition des pontes et du diffuseur d'air était la même partout avec une alternance dans la direction d'un aquarium à l'autre.

Au début de l'expérience, les larves de Trichoptères ont été déposées par paire au centre de chaque aquarium et un temps de contact de 4 heures a été respecté avant les premières observations. Ces observations étaient en fait identiques à celles enregistrées lors de l'étude de l'action néfaste des organismes larvaires sur les oeufs d'Anoures. Les objectifs de ces 2 études étaient toutefois distincts les uns des autres. Après une lecture dans les 6 aquariums, toutes les larves de Trichoptères étaient extraites de leurs positions respectives, placées ensemble dans un récipient et redistribuées par paire au centre de chaque aquarium. Sans être constant, l'intervalle de temps écoulé entre chaque lecture comptait un minimum de 2 heures. Cette étude a permis de réaliser 5 lectures totalisant 60 observations de la position des larves. Toutes les lectures ont été effectuées en période de lumière, sauf deux prises peu de temps après la fin de la période d'obscurité.

2.4 Têtards

L'échantillonnage des têtards d'Anoures s'est fait au moyen d'un biocénomètre, c'est-à-dire, un cylindre d'aluminium emprisonnant une colonne d'eau d'une surface de $0,2 \text{ m}^2$. Nous réalisons l'échantillonnage hebdomadaire avec un nombre de biocénomètres ajusté à la grandeur des étangs et de façon à couvrir adéquatement les diverses zones des étangs (en moyenne, 20 et 38 biocénomètres dans les étangs Clair ($396,6 \text{ m}^2$) et de la Sablière ($1451,2 \text{ m}^2$) respectivement). Les paramètres relevés ont été les suivants:

- 1) localisation du biocénomètre dans l'étang,
- 2) hauteur (cm) de la colonne d'eau,
- 3) présence de végétation au fond du biocénomètre,
- 4) présence d'organismes aquatiques dans le biocénomètre, et
- 5) nombre par espèce des têtards emprisonnés dans le biocénomètre.

Les têtards capturés dans les biocénomètres étaient fixés dans une solution de formaldéhyde 10% et rapportés au laboratoire. Cet échantillon était bien identifié (étang, date et numéro du biocénomètre) et jugé représentatif de l'abondance relative, de la taille corporelle et du stade de développement des populations larvaires d'Anoures.

En laboratoire, l'identité spécifique des têtards était confirmée (clé d'Altig 1970) et le stade de développement déterminé selon les clés de Gosner (1960) ou de Taylor & Kollros (1946). De plus, le

bio-volume de chaque têtard était estimé par déplacement d'un volume d'alcool 95% dans un cylindre gradué de 10 ou 25 ml selon la taille des spécimens. Pour les plus petits têtards, le bio-volume a été estimé par groupe de 10 individus.

Les relevés biocénométriques et morphométriques permettront de décrire le développement larvaire des populations d'Anoures aux étangs Clair et de la Sablière. Le nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques ($> 5^{\circ}\text{C}$) sera utilisé comme variante indépendante. Des droites de régression linéaire sont tracées pour chacune des populations d'Anoures. Les équations de régression linéaire, l'erreur standard de la régression et les coefficients de corrélation et de régression ont été obtenus au moyen du programme basic "linear least-squares subroutine" (Ruckdeschel 1981). La signification statistique des relations est contrôlée à partir de la valeur des coefficients de corrélation et de régression linéaire. Ainsi des tests d'hypothèse et de t de Student (Zar 1974) sont effectués sur ces coefficients. Les coefficients de détermination révéleront dans quelle mesure la variation totale des variables dépendantes (stade et bio-volume) est justifiée par les régressions linéaires calculées. Par la suite, une étude morphométrique déterminera l'importance des différences de volume entre les espèces pour un stade de développement donné.

L'étude de l'évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures a été entreprise pour déterminer le type de distribu-

tion spatiale et la surface approximative des zones d'occupation des têtards au sein des étangs. Après une transformation logarithmique ($\log N + 1$) du nombre spécifique de têtards capturés par biocénomètre (N), des histogrammes de fréquences (%) révéleront d'une façon générale le type de distribution spatiale des populations larvaires. La compilation des relevés biocénométriques et des observations réalisées lors de l'échantillonnage permet de suivre spécifiquement l'évolution spatio-temporelle des têtards au sein des étangs. Pour une espèce donnée et à un moment précis, cette distribution est illustrée en utilisant la procédure suivante:

- 1) sur une carte de l'étang Clair ou de la Sablière, la position des biocénomètres ayant emprisonné des têtards est marquée d'un point, et
- 2) ces points sont reliés entre eux en respectant la position des biocénomètres sans capture.

La zone d'occupation des têtards dans l'étang est parfois totalement ou partiellement délimitée par les zones de végétation. Par la suite, pour chaque séance d'échantillonnage la surface approximative des zones d'occupation est évaluée au moyen d'un planimètre. L'évaluation de cette surface n'a pu être réalisée chez la population larvaire de Bufo americanus en raison d'une distribution spatiale contagieuse de l'espèce.

La structure des communautés larvaires d'Anoures sera décrite en termes de densité, de bio-volume et de biomasse. La densité ($/m^2$) des populations larvaires est estimée spécifiquement à partir de la

moyenne logarithmique ($\log N + 1$) du nombre de têtards capturés par biocénomètre (N) dans les zones d'occupation. Pour chaque espèce, le nombre absolu de têtards (A) est estimé par la formule

$$A = Z \cdot d$$

dans laquelle Z est la surface (m^2) de la zone d'occupation des têtards et d, la densité ($/m^2$) de têtards dans cette zone. En raison de la distribution contagieuse des têtards de Bufo americanus, ce nombre est obtenu par la combinaison de deux méthodes. Dans un premier temps, le nombre de têtards de crapauds non-regroupés en amas est déterminé en procédant comme pour les autres têtards en étang. En second lieu, le nombre de têtards de Bufo regroupés en amas sur le pourtour de l'étang de la Sablière est quantifié avec une méthode d'évaluation visuelle. Cette méthode consiste à évaluer visuellement le nombre de têtards dans chacun des amas de l'étang. La compilation des valeurs obtenues pour tous les amas de têtards révèle d'une façon approximative le nombre d'individus de Bufo regroupé en amas. Pour calibrer cette méthode, le nombre de têtards de Bufo au sein de cinq amas de têtards a été déterminé par la méthode d'évaluation visuelle puis par la méthode biocénométrique. Par la suite, les résultats obtenus pour un amas donné sont comparés l'un à l'autre. La calibration de cette méthode d'évaluation a permis de déterminer que la méthode utilisée sous-estimait le nombre de têtards. L'importance de cette sous-estimation serait en moyenne de 10% et ainsi un facteur de correction (10%) a finalement été utilisé pour déterminer le nombre de têtards regroupés en amas. Par la suite, la sommation des résultats obtenus au moyen de ces deux méthodes détermine le nombre absolu de têtards de B. americanus.

L'analyse précédente permettra de suivre l'importance numérique et la composition spécifique des communautés larvaires d'Anoures. La distribution temporelle du bio-volume des communautés larvaires d'Anoures a été déterminée au moyen de la composition spécifique des communautés et de la distribution du bio-volume des populations. Lors de la présente étude, le nombre absolu d'individus, la surface des étangs et le bio-volume moyen des populations ont été quantifiés spécifiquement en fonction du temps. À partir de ces résultats, il est possible de définir l'évolution de la biomasse des populations larvaires d'Anoures et ainsi celle des communautés. La biomasse (B) d'une population larvaire donnée à un moment précis est déterminée par la formule

$$B = \frac{A \cdot P}{S}$$

où A est le nombre absolu de têtards, P le poids moyen de la population et S, la surface de l'étang à ce moment précis. Le poids moyen de la population est obtenu par la conversion du bio-volume moyen en poids moyen. Chez les têtards d'Anoures, un bio-volume d'un millilitre équivaut à un poids humide d'un gramme (Smith-Gill & Gill 1978, Smith-Gill & Berven 1979).

Chapitre III

Conditions environnementales

3.1 Températures et pH de l'eau des étangs

Températures- Des thermomètres minimum-maximum ont permis de mesurer, des mois d'avril à août 1981, les écarts hebdomadaires de température de l'eau aux étangs Clair et de la Sablière (tableau 3,1). Lorsque les températures minimales et maximales de deux lectures successives étaient similaires ($\pm 3,0^{\circ}\text{C}$), ces lectures étaient regroupées dans la même période. Il en résulte une irrégularité dans la durée des périodes au tableau 3,1. En raison des basses températures atmosphériques, la température de l'eau des étangs est peu élevée au début. La hausse générale des températures atmosphériques enregistrée à la fin de mai engendre une augmentation appréciable de la température de l'eau des étangs. L'étang de la Sablière étant un milieu relativement ouvert et peu profond (29 cm), il présente le plus grand écart hebdomadaire de température. D'une façon générale, l'eau de l'étang Clair est plus froide que celle de l'étang de la Sablière.

pH- Du mois de mai au mois d'août 1981, le pH de l'eau a été mesuré à intervalle irrégulier au moyen d'un pH-mètre sur des échantillons d'eaux rapportés en laboratoire et analysés dans l'heure suivant l'échantillonne. Le pH moyen de l'eau de l'étang Clair variait entre 5,4 et 5,9, alors que celui de l'étang de la Sablière fluctuait entre 6,5 et 7,3. Les variations de la valeur du pH tout au cours de l'étude sont ainsi relativement faibles et on note aucune tendance à l'acidifi-

TABLEAU 3,1

Mesures des températures (°C) minimales (T°Min.) et maximales (T°Max.) de l'eau des étangs Clair et de la Sablière des mois d'avril et d'août 1981.

PÉRIODES	ÉTANG DE LA SABLIÈRE		PÉRIODES	ÉTANG CLAIR	
	T°Min.	T°Max.		T°Min.	T°Max.
4/11-4/14	3	18	4/11-5/01	5	12
4/14-4/24	1	11	5/08-5/15	12	24
4/24-5/08	4	25	5/15-5/21	11	16
5/08-5/27	7	29	5/21-7/02	14	23
5/27-6/05	13	27	7/02-7/28	18	25
6/05-7/02	14	32	7/28-8/04	12	23
7/02-7/08	22	35			

cation ou à l'alcalinisation des étangs étudiés. Ces résultats peuvent être liés aux fortes précipitations reçues en 1981 ou de la capacité tampon des étangs.

3.2 Météorologie

Les paramètres météorologiques retenus comme facteurs importants au cours de la présente étude sont: le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques (base 5,0°C), les précipitations et la température de l'air. Les valeurs de ces paramètres ont été obtenues des sommaires météorologiques mensuels émis par Environnement Canada, section de l'environnement atmosphérique.

Température En 1981, le printemps a été très hâtif puis marqué d'une chute générale des températures à la mi-avril (fig. 3,1). Ainsi en avril, 13 jours présentaient une température minimale inférieure au point de congélation. Les valeurs moyennes des températures maximales ($\bar{X} = 12,1^{\circ}\text{C}$), minimales ($\bar{X} = 0,3^{\circ}\text{C}$) et moyennes ($\bar{X} = 6,2^{\circ}\text{C}$) de ce mois étaient supérieures aux normales saisonnières. Au mois de mai, la température quotidienne minimale s'est retrouvée sous le point de congélation en seulement trois occasions (fig. 3,1). Les moyennes des températures minimales ($\bar{X} = 6,1^{\circ}\text{C}$) et moyennes ($\bar{X} = 11,9^{\circ}\text{C}$) de ce mois étaient au-dessus des normales saisonnières. Toutefois, la température maximale moyenne ($17,8^{\circ}\text{C}$) du mois de mai se retrouvait légèrement sous la normale ($18,2^{\circ}\text{C}$). Un réchauffement général survient à la fin de

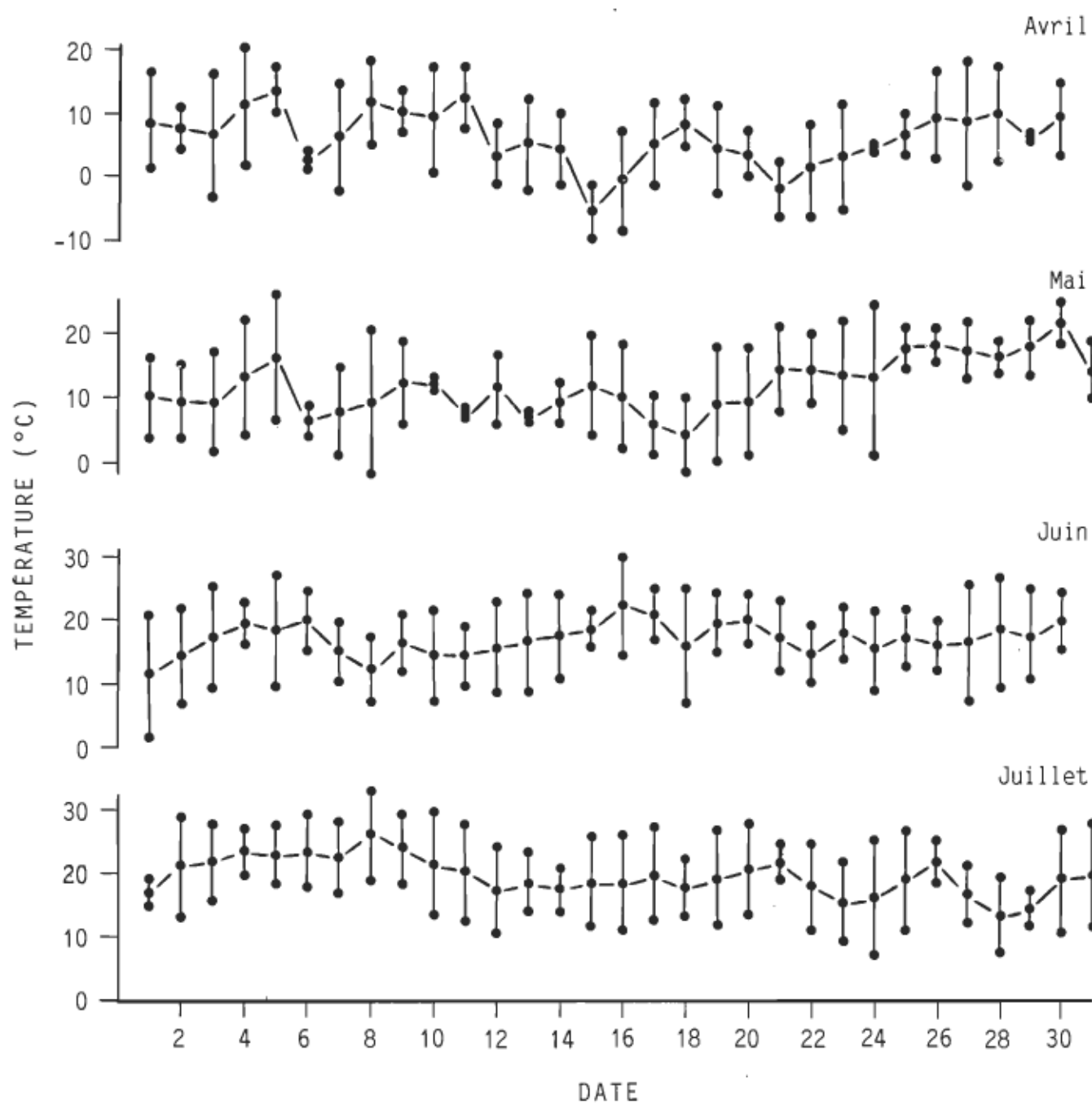


Figure 3,1. Variations quotidiennes des températures atmosphériques minimale, moyenne et maximale enregistrées dans la région de Trois-Rivières des mois d'avril à juillet 1981.

mai. Ainsi au cours des mois de juin et de juillet, les températures se sont maintenues au-dessus du point de congélation (fig. 3,1). Les températures maximales (juin $\bar{X} = 23,1^{\circ}\text{C}$; juil. $\bar{X} = 25,8^{\circ}\text{C}$), minimales (juin $\bar{X} = 11,1^{\circ}\text{C}$; juil. $\bar{X} = 13,7^{\circ}\text{C}$) et moyennes (juin $\bar{X} = 17,1^{\circ}\text{C}$; juil. $\bar{X} = 19,7^{\circ}\text{C}$) relevées en ces mois étaient très près des normales saisonnières.

Degrés-jours- L'influence de la température sur la vitesse du développement embryonnaire et larvaire des Amphibiens peut être mesurée au moyen du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques. La température de base ($5,0^{\circ}\text{C}$) représente la température au-dessous de laquelle le développement est théoriquement nul ou négligeable. Cet indice exprime, en quelque sorte, la quantité de chaleur disponible pour le développement des organismes. Le nombre de degrés-jours disponibles pour le développement est la sommation des degrés-jours pour chacune des journées de l'étude.

Dans la région de Trois-Rivières, le nombre de degrés-jours atmosphériques s'est accumulé de façon linéaire au printemps et à l'été 1981. En raison des basses températures, la valeur cumulative des degrés-jours progresse lentement au début. À partir de la fin de mai, il y a une hausse générale des températures et il en résulte que le nombre cumulatif de degrés-jours évolue plus rapidement et plus régulièrement. Il est ainsi possible d'illustrer l'évolution du nombre cumulatif de degrés-jours (base $5,0^{\circ}\text{C}$) en fonction de la date sous la forme d'une droite de régression (fig. 3,2).

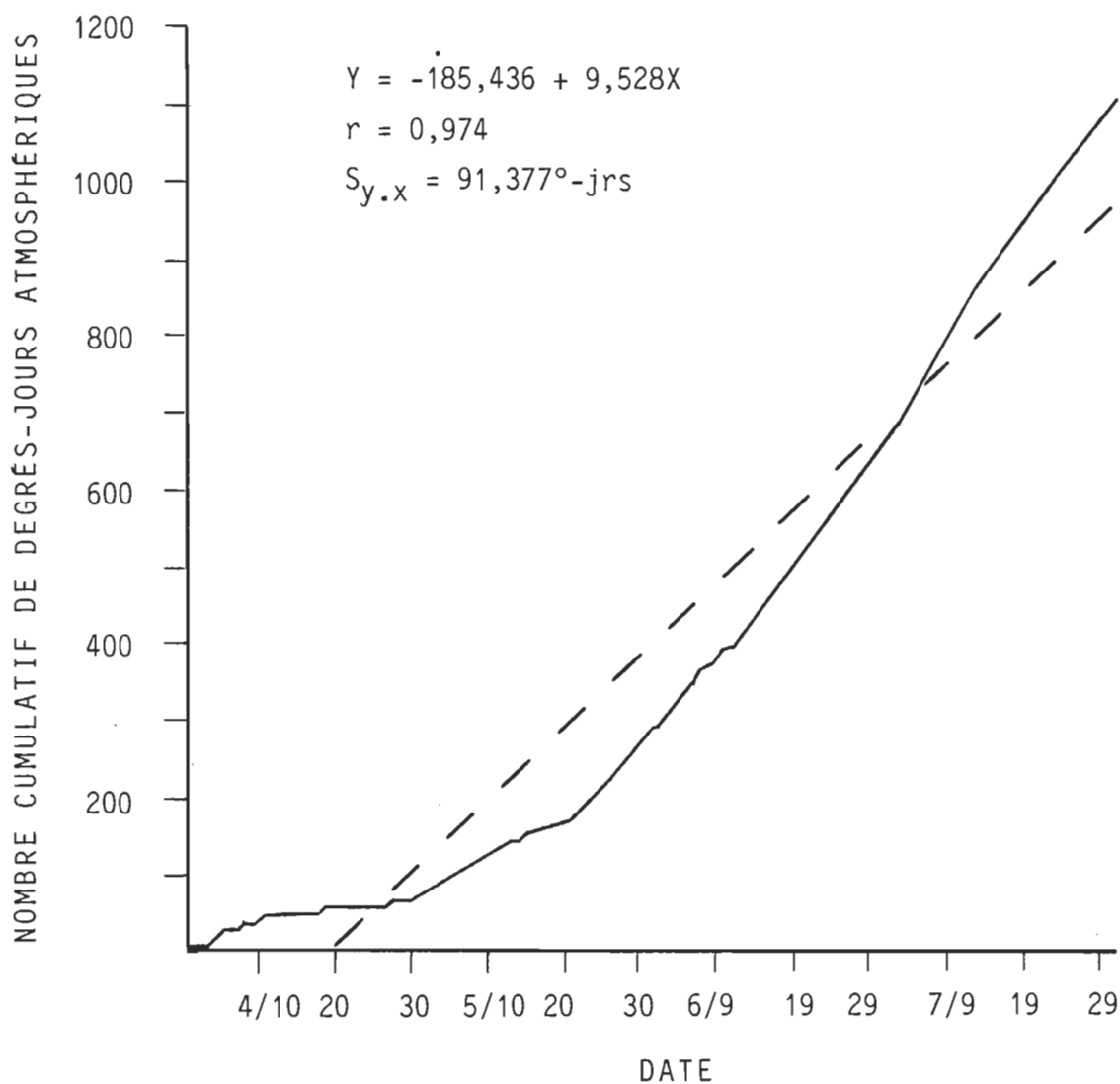


Figure 3,2. Droite de régression et courbe de l'évolution du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) en fonction de la date dans la région de Trois-Rivières des mois d'avril à juillet 1981.

La régression linéaire étant une façon statistique d'exprimer un rythme de progression, la vitesse moyenne de progression du nombre cumulatif de degrés-jours serait de $9,528^{\circ}\text{-jrs/jr}$. Selon les tests d'hypothèses et de t de Student, les coefficients de corrélation (0,974) et de régression linéaire (9,528) sont significativement ($P \ll 0,001$) différents de zéro. Ainsi la relation date-degrés-jours est statistiquement significative et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques est une variable liée à la variable indépendante (date). Le coefficient de détermination (0,948) révèle que 94,8% de la variation totale des degrés-jours est justifié par la régression calculée.

D'une façon générale, le nombre de degrés-jours atmosphériques (base $5,0^{\circ}\text{C}$) accumulé du 1er avril au 31 juillet 1981 ($1116,5^{\circ}\text{-jrs}$) est légèrement supérieur à la normale ($1081,9^{\circ}\text{-jrs}$).

Précipitations- Le relevé des précipitations quotidiennes reçues dans la région de Trois-Rivières des mois d'avril à juillet 1981 est colligé au tableau 3,2. Au cours de cette période, il y a eu 64 jours avec précipitations dont cinq avec précipitations sous forme de neige et les précipitations totales se chiffraient à 554,5 mm comparativement à une normale de 328,6 mm. Les plus grandes précipitations quotidiennes ont été enregistrées le 22 juin quand un nombre total de 68,8 mm de pluie a été reçu au sol en 24 heures.

Sommairement, le printemps 1981 fût très hâtif, mais il eût une chute générale des températures à la mi-avril. Des mois d'avril à

TABLEAU 3,2

Relevé des précipitations (mm) quotidiennes reçues dans la région de Trois-Rivières des mois d'avril à juillet 1981 selon les sommaires météorologiques mensuels émis par Environnement Canada. Tr: trace, *: neige.

PRÉCIPITATIONS QUOTIDIENNES				
DATE	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET
1	Tr			
2	6,1	0,8		
3				
4	6,6		3,8	3,5
5	3,0		Tr	
6	Tr*	3,3	10,2	0,2
7			1,6	
8	2,5			Tr
9	4,3		28,6	1,1
10		0,8		
11	0,8	32,6	8,1	
12		22,6	2,2	2,4
13		10,0		32,6
14	14,7+Tr*	0,6	Tr	24,0
15		8,4	Tr	1,0
16	38,0*	0,6	15,0	
17	3,8		13,0	
18	3,3	Tr*		3,6
19			1,4	
20	Tr*			0,2
21		4,0		34,4
22		Tr	68,8	
23	Tr			
24	7,9		Tr	
25	1,8	1,2	21,0	
26		17,0	2,8	20,8
27				
28		13,2		0,6
29	13,7	0,8		5,2
30	Tr	1,6	22,4	2,0
31				
TOTAL	106,5	117,5	198,9	131,6
NORMALE	66,0	75,2	90,4	97,0

juillet 1981, les moyennes mensuelles des températures quotidiennes maximales et moyennes étaient près des normales. Toutefois les moyennes mensuelles des minima quotidiens se situaient légèrement au-dessus des normales saisonnières. Le nombre de degrés-atmosphériques (base 5,0°C) accumulé du 1er avril au 31 juillet se retrouvait légèrement au-dessus de la normale. Finalement, ce printemps a été très pluvieux et les précipitations mensuelles totales étaient supérieures aux normales saisonnières.

Chapitre IV

Période embryonnaire

4.1 Recensement des pontes

4.1.1 Distribution spatiale

Étang Clair— Au printemps 1981, 144 pontes d'Amphibiens ont été retrouvées: 71 d'A. maculatum, 70 de R. sylvatica, 2 de B. americanus et 1 ponte de R. clamitans. Durant l'embryogénèse, 7 pontes d'A. maculatum et 8 pontes de R. sylvatica ont été retirées de l'étang Clair pour étude quantitative. Les pontes restantes constituent la "mise" à partir de laquelle sera suivie la dynamique des peuplements embryonnaires et larvaires.

La figure 4,1A illustre la distribution spatiale des pontes d'Amphibiens à l'étang Clair. Le frai d'A. maculatum était principalement constitué d'un amas de 53 pontes disposées parfois sur trois épaisseurs. Elles reposaient à une profondeur d'eau de 24 cm au sein de la typhaie (zone A, fig. 4,1A). Les 18 autres pontes d'A. maculatum étaient plus isolées les unes des autres et sous une quinzaine de cm d'eau, 15 de celles-ci étaient ancrées à des branches submergées de saule (zone B, fig. 4,1A), alors que 3 autres étaient contenues dans une bande de végétation (Lythrum, Salix, Scirpus, etc.) submergée (zone C).

Le frai de R. sylvatica a été observé en un amas de 66 pontes sur 2 à 4 couches d'épaisseur près de la surface et ancré à la périphérie de la saulaie (zone D, fig. 4,1A). Quatre autres pontes étaient

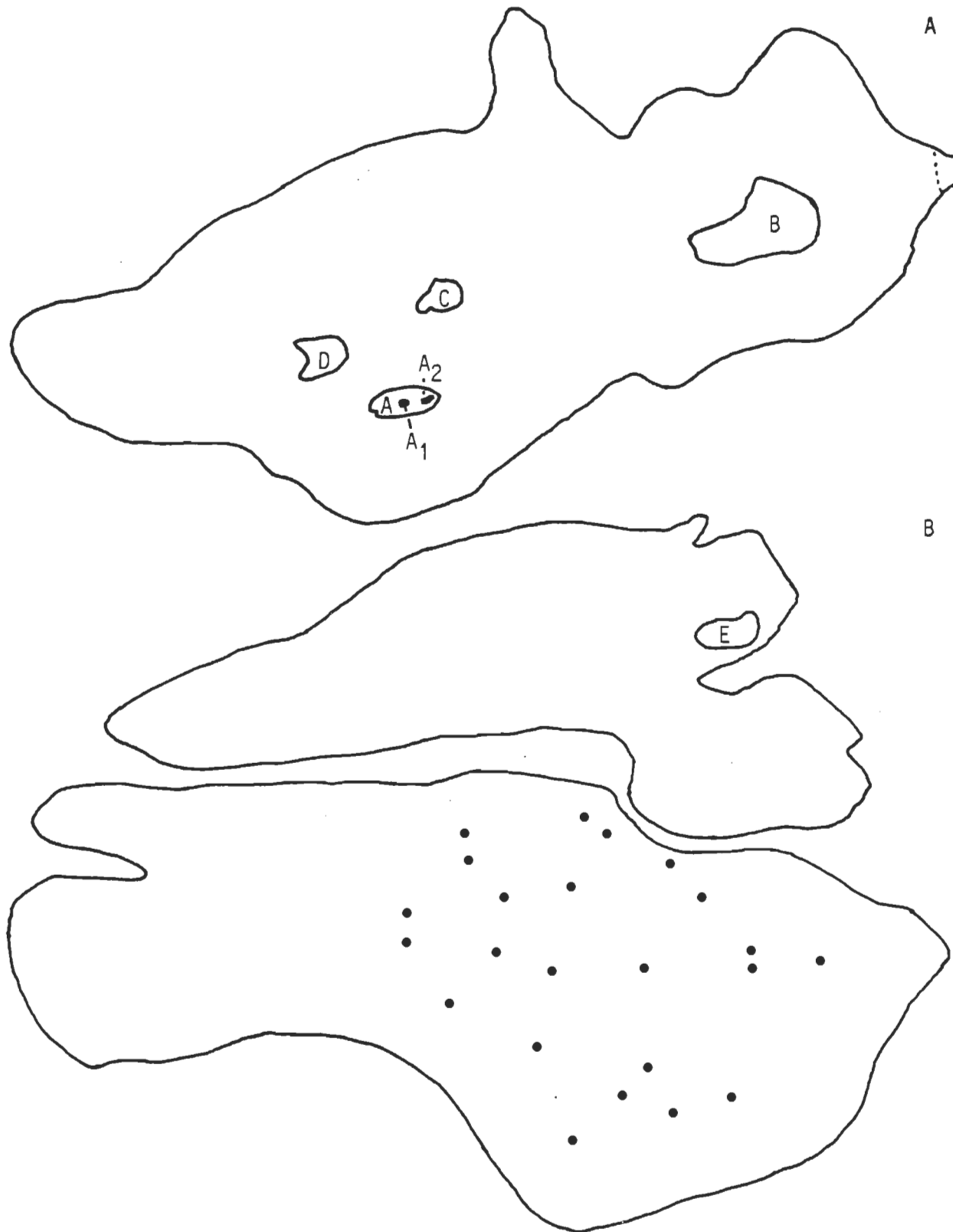


Figure 4,1. Distribution spatiale des pontes d'Amphibiens au sein des étangs Clair (A) et de la Sablière (B). Zones A-B-C: pontes d'Ambystoma maculatum, zones D-E: pontes de Rana sylvatica, zones A₁ et •: pontes de Bufo americanus, zone A₂: ponte de Rana clamitans.

légèrement isolées à proximité de l'amas principal. Les 2 pontes de B. americanus étaient enroulées à une même tige de Typha angustifolia sous quelques cm d'eau près des agrégats de pontes d'A. maculatum (fig. 4,1A). L'unique ponte de R. clamitans recensée plus tardivement en saison à l'étang Clair était ancrée près de la surface à une tige de T. angustifolia (zone A₂).

Étang de la Sablière- L'étang de la Sablière était en réalité formé de 2 parties: l'étang Rond et le Bras. Ces 2 étangs sont habituellement isolés l'un de l'autre mais peuvent communiquer à la suite de pluies abondantes. En 1981, R. sylvatica et B. americanus possédaient des sites de pontes distincts à l'étang de la Sablière. Ainsi dans le Bras de cet étang, on notait la présence de 48 pontes de R. sylvatica et dans l'étang Rond, 23 pontes de B. americanus. De ce relevé, 3 pontes de B. americanus et 8 de R. sylvatica ont été sacrifiées pour étude quantitative.

La distribution spatiale des pontes d'Anoures à l'étang de la Sablière est illustrée à la figure 4,1B. Les pontes de R. sylvatica étaient toutes regroupées en un amas de 48 pontes disposées par endroit sur trois étages. Elles se situaient dans une petite anse du Bras (zone E) et ancrées principalement à des tiges de Scirpus pedicellatus juste à la surface de l'eau, à l'exception des pontes sous l'amas. La profondeur d'eau dans cette zone, au moment de la ponte, était en moyenne de 29 cm. Les 23 pontes de B. americanus étaient distribuées d'une façon assez homogène dans la partie la plus profonde de l'étang

Rond. Elles étaient ancrées indifféremment soit à des Eleocharis acicularis qui tapissaient le fond par 16 cm de profondeur d'eau, soit à des T. latifolia.

4.1.2 Nombre d'oeufs par ponte

Rana sylvatica - Le nombre d'oeufs par ponte pour la grenouille des bois dans la Basse Mauricie est estimé à 660,9 ($\pm 157,0$); le champ de variation observé va de 362 à 1197 oeufs/ponte. Ces valeurs ont été déterminées grâce à l'analyse de pontes provenant de sept étangs des régions de St-Mathieu du Parc (66 pontes) et de Trois-Rivières (24 pontes) (tableau 4,1). Celles de St-Mathieu contenaient en moyenne 637,0 ($\pm 156,2$) oeufs alors qu'on comptait 726,6 ($\pm 142,3$) oeufs/ponte à Trois-Rivières; la différence entre ces moyennes régionales n'est toutefois pas significative. Une série de tests de t de Student (Zar 1974) a été réalisée pour les comparaisons inter-régionales et intersites des moyennes annuelles du nombre d'oeufs par ponte de R. sylvatica (tableau 4,2). Lors de ces comparaisons, j'ai testé l'hypothèse nulle (H_0) suivant laquelle les échantillons proviendraient statistiquement de populations biologiques similaires ($\mu_1 = \mu_2$ et $\sigma_1 = \sigma_2$). Les résultats des comparaisons révèlent que dans 96% des cas ($N = 72$) les échantillons originent statistiquement de populations biologiques similaires. Les rejets de l'hypothèse nulle seraient dûs aux résultats d'un seul échantillonnage à faible effectif ($N = 2$) réalisé à l'étang Clair en 1982.

TABLEAU 4,1

Nombre d'oeufs par ponte chez Rana sylvatica de divers sites: moyenne (\bar{X}), écart-type des valeurs individuelles (é.-t.), effectif (N) et étendue.

\bar{X}	é.-t.	N	Étendue	Étang	Lieu et année de l'observation
614,8	130,7	9	409-804	#1	St-Mathieu du Parc, 1980
624,6	133,1	11	443-908	#2	
671,2	222,5	11	401-1197	#3	
612,6	159,9	21	362-964	#1	St-Mathieu du Parc, 1981
664,8	140,0	5	475-839	#2	
688,6	133,7	5	480-846	#3	
655,3	148,1	4	506-847	#4	Trois-Rivières, 1981
722,0	168,4	5	584-947	Clair	
764,5	120,9	2	679-850	Long	
716,4	145,1	8	558-923	Sablière	Trois-Rivières, 1982
862,0	2,8	2	860-864	Clair	
692,0	153,7	7	504-908	Sablière	

TABLEAU 4,2

Demi-matrices des tests de t de Student pour les comparaisons inter-sites (coin inf. gauche) et inter-régionales (coin sup, droit) des moyennes annuelles du nombre d'oeufs par ponte de Rana sylvatica. C: Étang Clair, L: Étang Long, S: Étang de la Sablière. (*: significativement différent, $P < 0,05$).

		ANNÉE:											
		RÉGION: St-Mathieu du Parc											
		1981											
		Trois-Rivières											
		1982											
		Trois-Rivières											
1980	2	0,164										St-Mathieu du Parc 1980	
	3	0,668	0,595										
1981	1	0,036	0,213	0,859								St-Mathieu du Parc 1981	
	2	0,670	0,552	0,059	0,669								
	3	1,004	1,650	0,160	0,980	0,275						Trois- Rivières 1981	
	4	0,497	0,384	0,131	0,494	0,147	0,354						
	C	1,331	1,253	0,452	1,362	0,584	0,347	0,621					
	S	1,519	1,430	0,500	1,599	0,632	0,346	0,684	0,064				
	L	1,477	1,378	0,564	1,297	0,874	0,691	0,889	0,100	0,428			
1982	C	2,566*	2,433*	1,170	2,519*	1,883	1,733	1,861	1,111	1,357	1,140		
	S	1,086	0,987	0,216	1,148	0,313	0,040	0,386	0,321	0,316	0,605	1,489	
ÉTANG:		1	2	3	1	2	3	4	C	S	L	C	
ANNÉE:		1980			1981							1982	

Quoique la moyenne arithmétique du nombre d'oeufs/ponte soit de 660,9, l'histogramme de fréquences du nombre d'oeufs/ponte pour tous les sites et toutes les années montre une fréquence maximale dans la classe 550 à 599 oeufs/ponte (fig. 4,2). Le coefficient de variation de cette distribution se chiffre à 23,8%. Il n'est pas certain que ces nombres d'oeufs/ponte correspondent fidèlement à la fertilité des femelles de la grenouille des bois puisque la possibilité existe qu'une femelle dépose son frai en plus d'une masse (Herreid & Kinney 1967, Meeks & Nagel 1973).

Ambystoma maculatum - Une valeur moyenne du nombre d'oeufs par ponte de salamandre maculée a été déterminée par le décompte de 14 masses d'oeufs provenant de deux sites. Sept pontes échantillonnées au hasard en 1981 à l'étang Clair contenaient en moyenne 112,3 ($\pm 46,1$) oeufs; 7 autres pontes récoltées au printemps 1982 à l'étang Sombre présentaient en moyenne 99,7 ($\pm 21,5$) oeufs/ponte. L'étendue des données était de 142 (33-175) et de 64 (73-137) oeufs/ponte aux étangs Clair et Sombre respectivement. Compte tenu de l'absence de différence significative entre ces moyennes ($P > 0,20$, test de Mann-Whitney (Zar 1974)), une valeur globale de 106,0 ($\pm 35,0$) oeufs/ponte est estimée. La figure 4,2B illustre l'histogramme de fréquences du nombre d'oeufs par ponte d'A. maculatum dans la région de Trois-Rivières. La distribution du nombre d'oeufs/ponte tend à être bimodale. L'effectif de cette distribution est toutefois restreint ($N = 14$), alors que l'étendue des données s'élève à 142 oeufs et le coefficient de variation à 33,2%.

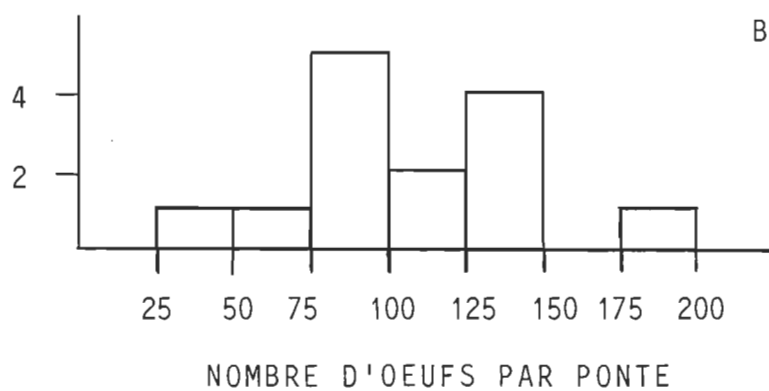
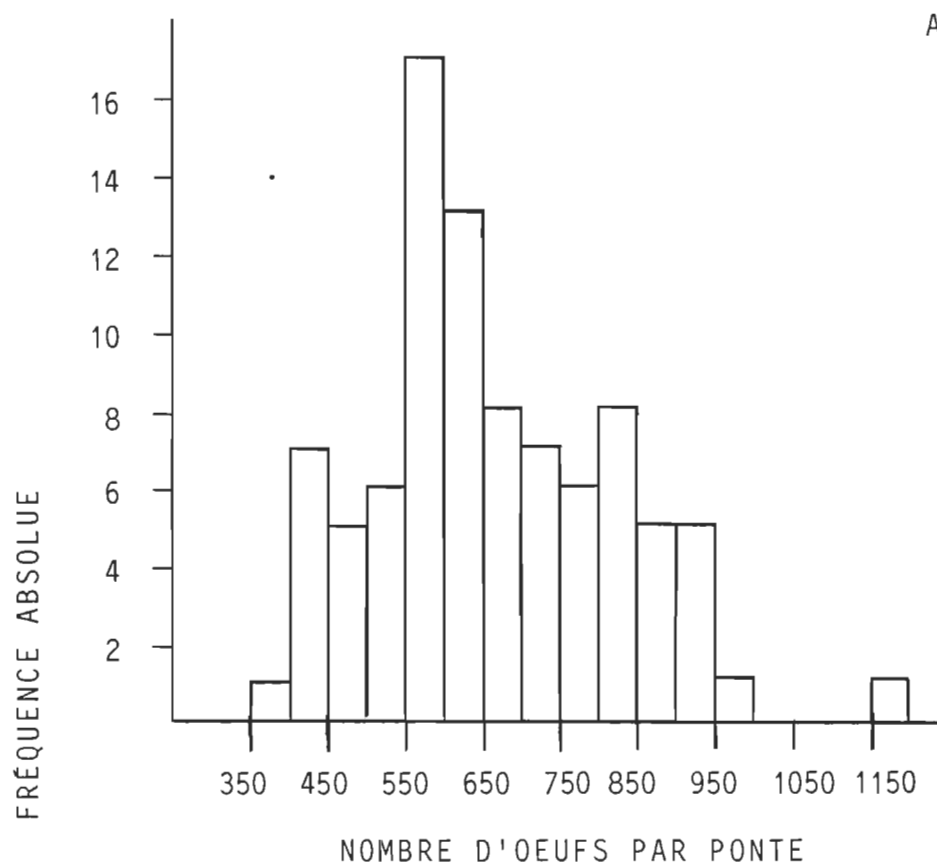


Figure 4,2. Histogrammes de fréquences du nombre d'oeufs par ponte de Rana sylvatica (A) et d'Ambystoma maculatum (B) dans la Basse Mauricie.

Bufo americanus - Les oeufs de 3 pontes de B. americanus, ramassées à l'étang de la Sablière en 1981, ont été dénombrés; elles contenaient respectivement 3550, 4140 et 4884 oeufs (moyenne: 4191,3 oeufs/ponte).

4.2 Succès de fécondation

L'étude du succès de fécondation des oeufs de R. sylvatica a été réalisée à partir d'un échantillon de 18 pontes provenant de quatre étangs de la région de St-Mathieu du Parc (tableau 4,3). Les pourcentages de fécondation sont très élevés et varient selon les pontes entre 99,2 et 100% (moyenne: 99,6%). Rien ne nous indique que les pourcentages de fécondation aux étangs Clair et de la Sablière soient différents de ceux mesurés à St-Mathieu.

4.3 Pourcentage de viabilité embryonnaire

Étang Clair - À l'étang Clair en 1981, la viabilité des oeufs d'Amphibiens a été suivie tout au cours de la phase embryonnaire. Le pourcentage moyen de viabilité des pontes d'A. maculatum et de R. sylvatica a été déterminé par la comparaison des résultats de l'estimation moyenne et du comptage total (cf. Matériel & Méthode). En raison du faible effectif chez B. americanus (N = 2) et R. clamitans (N = 1), cette valeur a été obtenue par estimation visuelle.

TABLEAU 4,3

Succès de fécondation (%F) des oeufs et viabilité embryonnaire (%V) des pontes de Rana sylvatica dans quatre étangs de la région de St-Mathieu du Parc au printemps 1981.

O/P	NV	NF	%V	%F	Stade	Étang
519	6	3	98,8	99,4	9-10	#1
531	0	0	100,0	100,0	6-7	
721	3	1	99,6	99,9	7-8	
807	3	2	99,6	99,8	10-11	
475	2	1	99,6	99,8	8-9	#2
622	3	2	99,5	99,7	8-9	
629	10	5	98,4	99,2	9-10	
759	7	2	99,1	99,7	7-8	
839	9	5	98,9	99,4	8-9	#3
480	1	1	99,8	99,8	7-8	
672	3	2	99,6	99,7	7-8	
705	8	4	98,9	99,4	6-7	
740	8	6	98,9	99,2	5-6	#4
846	7	3	99,2	99,7	5-6	
506	8	3	98,4	99,4	10-11	
580	3	1	99,5	99,8	9-10	
688	3	2	99,6	99,7	8-9	
847	8	4	99,1	99,5	7-8	
664,8 ($\pm 128,6$)	5,0 ($\pm 3,1$)	2,6 ($\pm 1,6$)	99,3 ($\pm 0,5$)	99,6 ($\pm 0,2$)	Moyenne ($\pm \text{é.-t.}$)	

Note: O/P, nombre d'oeufs par ponte; NV, nombre d'oeufs non viables; NF, nombre d'oeufs non fécondés; Stade, stade de développement selon Gosner (1960).

Les pontes de R. sylvatica (N = 62) recensées à l'étang Clair présentaient, avant l'atteinte du stade de l'éclosion, une viabilité nulle. Cette mortalité catastrophique résulterait du gel d'une partie des pontes déposées à la surface de l'étang et d'une importante prédation des larves du Diptère Chironomidé Parachironomus sp. Les pourcentages moyens de mortalité embryonnaire résultant de la pression mécanique de la glace et de la prédation seraient d'environ 20 et 80% respectivement. Incidemment, aucun têtard de cette espèce n'a été retrouvé à l'étang Clair au cours de l'été '81.

Le pourcentage moyen de viabilité embryonnaire observé pour A. maculatum à l'éclosion a été d'environ 9% pour 61 pontes déposées tôt au printemps. La faible viabilité résulterait principalement de la prédation des larves de Parachironomus. Trois pontes déposées plus tardivement présentaient une viabilité embryonnaire nettement plus élevée, soit environ 80%. Les pontes de B. americanus et de R. clamitans présentaient au terme de leur développement embryonnaire des viabilités moyennes de 96 et 98% respectivement.

Étang de la Sablière - Les pontes de R. sylvatica (N = 40) recensées à l'étang de la Sablière en 1981 présentaient, au moment de l'éclosion, un taux moyen de viabilité embryonnaire de 72%. Ce taux s'élevait approximativement à 96% pour les pontes de B. americanus (N = 20).

4.4 Relations trophiques entre les larves d'Insectes et les pontes d'Amphibiens

4.4.1 Action néfaste des larves d'Insectes sur les pontes d'Amphibiens

L'action néfaste des larves de Diptères et de Trichoptères sur les pontes d'Anoures a été quantifiée sous conditions expérimentales. Les tests confrontaient les pontes de R. sylvatica aux larves du Diptère chironomidé Parachironomus sp. et des Trichoptères B. crotchii et Limnephilus sp. La mortalité embryonnaire des pontes de Rana à la fin des tests (114 hres) résulte probablement de l'action dommageable de ces larves.

Une larve de B. crotchii et de Limnephilus sp. entraînerait respectivement la perte de 10,8 et de 3,0 oeufs de grenouille/48 hres lorsque testée sur des pontes de R. sylvatica (tableau 4,4). Les dommages résultant de l'action de l'une de ces larves sur une ponte de Rana seraient minimes (mortalité embryonnaire < 5,0%). Sur une base de 48 heures, la ponte témoin présente une mortalité embryonnaire de 0,4% (2,5 oeufs/48 hres). Si l'on conjugue la plus forte mortalité observée à la plus petite ponte, on pourrait obtenir une mortalité embryonnaire inférieure à 6,0%. Compte tenu que l'association de l'une de ces larves avec une ponte de Rana peut persister tout au cours de l'embryogénèse, la mortalité totale par prédation de Banksiola pourrait atteindre 32,2%. Cette valeur serait de 11,4% dans le cas de Limnephilus.

TABLEAU 4,4

Mortalité embryonnaire des pontes de Rana sylvatica soumises à l'action prédatrice des larves des Trichoptères Banksiola crotchi et Limnephilus sp., et des larves du Diptère chironomidé Parachironomus sp. (Nombre/48 hres/larve).

Organismes prédateurs	N	Nb. oeufs morts	Nb. oeufs /ponte	Mortalité (%)
<u>Banksiola crotchi</u>	5			
M Moy.		10,8	511,8	2,2
(é.-t.)		(6,1)	(163,6)	
M Min.		4,6	1197	0,4
M Max.		19,4	362	5,4
<u>Limnephilus sp.</u>	6			
M Moy.		3,0	632,7	0,5
(é.-t.)		(2,1)	(200,1)	
M Min.		0,4	1197	<0,1
M Max.		6,7	362	1,9
<u>Parachironomus sp.</u>	3			
M Moy.		2,8	686,3	0,5
(é.-t.)		(0,9)	(182,1)	
M Min.		2,2	1197	0,2
M Max.		3,8	362	1,1
Contrôle	1			
M Observée		2,5	585	0,4
M Min.		2,5	1197	0,2
M Max.		2,5	362	0,7

Le taux de destruction ou de consommation des oeufs de R. sylvatica par une larve de Parachironomus est consigné au tableau 4,4. On y observe qu'une larve de chironome entraîne en moyenne la perte de 2,8 oeufs/ponte/48hres, soit un faible pourcentage de mortalité embryonnaire (0,3 à 0,6%). L'action prédatrice d'une larve de Parachironomus sur une ponte de Rana occasionnerait une mortalité embryonnaire maximale de 1,1% pour une période de 48 hres. Cette valeur pourrait atteindre 6,3% si cette action prédatrice se maintient sur toute la période embryonnaire.

4.4.2 Attrait relatif des pontes d'Amphibiens pour les larves d'Insectes

La préférence des larves du Trichoptère Banksiola crotchii pour l'une ou l'autre des pontes d'A. maculatum et de R. sylvatica a été étudiée en conditions expérimentales. La position relative des larves est notée dans l'une des 3 catégories suivantes: à la surface de la gangue, à l'intérieur de la ponte, ou ailleurs dans l'aquarium.

Globalement, les larves ont été associées aux pontes dans 16 cas sur 60 observations (26,7%; tableau 4,5). B. crotchii choisissait indifféremment les pontes d'A. maculatum (11,7%) ou de R. sylvatica (15,0%). Le Trichoptère demeurait cependant à la surface des pontes d'Ambystoma (85,7% des cas), mais pénétrait en profondeur dans les pontes de Rana (88,9% des cas). Ainsi malgré qu'il n'y ait pas de choix préférentiel entre ces 2 types de pontes, leurs modes d'utilisation

TABLEAU 4,5

Sélection et mode d'utilisation des pontes d'Ambystoma maculatum et de Rana sylvatica par les larves du Trichoptère Banksiola crotchi.
 Nombre d'observations: 60.

Espèces Amphibiens	Position Relative	Larve de B. crotchi		Sélection (%)
		Active	Immobile	
<u>Rana</u> <u>sylvatica</u>	Surface		1	1,7
	Intérieur	1	7	13,3
	Total	1	8	15,0
<u>Ambystoma</u> <u>maculatum</u>	Surface	5	1	10,0
	Intérieur	1		1,7
	Total	6	1	11,7
Sommation	Associées aux pontes	7	9	26,7

seraient toutefois différents ($0,001 < P < 0,05$, $\chi^2 = 8,90$). Les larves qui avaient sélectionné les pontes de Rana se retrouvaient immobiles dans les pontes (77,8% des cas), tandis que celles qui avaient préféré les pontes d'Ambystoma étaient actives à la surface des pontes (71,4% des cas; tableau 4,5). Les larves observées à la surface des pontes présentaient différents niveaux d'activité. Quelquefois, le tiers antérieur de la case du Trichoptère était à l'intérieur de la gangue et la larve se forait un chemin dans la gelée pour atteindre les oeufs.

L'étude de l'action néfaste des Trichoptères (Section 4.4.1) permet également de déterminer l'attrait relatif des pontes de R. sylvatica pour les larves de B. crotchii et de Limnephilus sp. Les larves de Banksiola étaient associées aux pontes dans 87,0% des observations ($N = 84$), alors que ce taux était de 23,8% chez Limnephilus (tableau 4,6). Banksiola pénétrait en profondeur dans les pontes (95,9% des cas), tandis que Limnephilus était à la surface des pontes dans tous les cas d'association. Ainsi l'attrait relatif des pontes de Rana était plus grand pour Banksiola ($P < 0,001$, $\chi^2 = 67,66$) et le mode d'utilisation des pontes par les larves de Banksiola et de Limnephilus serait significativement différent ($P < 0,001$, $\chi^2 = 77,55$). Les larves de Banksiola associées aux pontes demeuraient immobiles dans les pontes (93,2% des cas) et celles de Limnephilus étaient actives à la surface des pontes (75,0% des cas).

L'analyse des résultats ne révèle aucune relation évidente entre ces observations et le laps de temps écoulé entre chaque lecture.

TABLEAU 4,6

Mode d'utilisation des pontes de Rana sylvatica par les larves des Trichoptères Banksiola crotchi et Limnephilus sp.

Mode d'utilisation		<u>Banksiola crotchi</u>	<u>Limnephilus sp.</u>
Position	État	Nb. observations	Nb. observations
Relative	Dynamique	(%)	(%)
Dans la ponte	Actif	2 (2,4)	
	Immobile	68 (81,0)	
Sur la ponte	Actif	3 (3,6)	15 (17,8)
	Immobile		5 (6,0)
Ailleurs	Actif	4 (4,8)	33 (39,3)
	Immobile	7 (8,2)	31 (36,9)
Total		84	84

Il en est de même pour la relation entre ces observations et la période (clarté ou obscurité) au cours de laquelle la lecture a été enregistrée.

4.5 Phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire

Étang Clair - Les observations réalisées lors de l'étude phénologique de la reproduction et du développement embryonnaire des Amphibiens à l'étang Clair au printemps 1981 sont résumées au tableau 4,7.

Rana sylvatica - Le chant est l'un des premiers phénomènes de la reproduction chez les Amphibiens Anoures. La période de chant de R. sylvatica est très limitée dans le temps et correspond approximativement à sa période de fraie, puisque mâles et femelles arrivent pratiquement en même temps sur les sites de ponte. Ainsi la période de fraie s'étalerait entre le 5 et le 11 avril. L'étang Clair a été visité pour la première fois le 7 avril et contenait déjà 21 pontes de R. sylvatica dont le développement embryonnaire atteignait les stades 8 à 9 de Gosner (1960). À la fin de la période de reproduction, l'étang Clair contenait un nombre total de 67 pontes. En raison d'une forte mortalité embryonnaire qui passe de 0 à 100% du 7 avril au 1^{er} mai, aucun oeuf de la grenouille n'a atteint un développement supérieur au stade 19. Ce fort taux de mortalité embryonnaire résulte principalement de la prédation des larves du Diptère chironomidé Parachironomus sp. et aussi de la

TABLEAU 4,7

Phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire des Amphibiens à l'étang Clair au printemps 1981.

ESPECES AMPHIBIENS	PHÉNOMÈNES OBSERVÉS	AVRIL					MAI					JUIN		JUILLET	
		07°	11	16°	22°	01	05	08	15	25	29	08	18	02	14
<u>Rana</u> <u>sylvatica</u>	Chant	+	+												
	Nb. de pontes*	21	67	65	62	62									
	SD	8-9		14-15	16-19										
	%V	100-70	100-55	80-10	5-0	0									
	Larves de														
	<u>Parachironomus</u> sp.	Peu	Peu	Peu	Beaucoup	Aucune									
	Nb. de larves/ponte			4-6	561-1096										
	Trichoptères				+	+									
	associées aux pontes														
	Nb. de pontes*		27	64	63	64	61	64	64	64	3				
<u>Ambystoma</u> <u>maculatum</u>	SD		4-5		10-11	22-24	28-30	30-32							
	%V		100-99	100-95	100-95	90-10	80-0	100-0	95-0	90-0	E				
	%V moyen					50	36	30	15	9	80				
	Larves de														
	<u>Parachironomus</u> sp.		Peu	Peu	Peu	Beaucoup	Beaucoup	Peu	Peu	Aucune					
	Nb. de larves/ponte				0-20	0-202	10-162								
	Trichoptères			+	+	+	+	+							
	associées aux pontes														
	Chant					+	+	+	+	+	+				
	Présence de têtards								+	+	+	+	+	+	+
<u>Hyla</u> <u>crucifer</u>	Chant						+				E				
	Nb. de pontes									2	2				
	%V									100	96				
<u>Bufo</u> <u>americanus</u>	Chant										+	+	+	+	+
	Nb. de pontes												1	E	
	%V												98		
<u>Rana</u> <u>clamitans</u>	Chant														
	Nb. de pontes														
	%V														

Note: +, observation du phénomène; SD, stade de développement selon Gosner (1960) pour les Anoures et selon Harrison (in Porter 1972) pour les Urodèles; %V, pourcentage de viabilité; E, éclosion.

°: Glace à la surface de l'étang.

*: Les pontes échantillonnées sont soustraites de ce nombre.

pression mécanique de la glace. L'association pontes de Rana-larves de chironomes a été observée du 7 au 22 avril. Au début, les pontes ne contenait que quelques larves de chironomes (moins de 5 larves/ponte), tandis qu'en date du 22 avril ces larves étaient très nombreuses au sein des pontes (a.d. 1096 larves/ponte). Par la suite, les larves de chironomes semblent avoir quitté rapidement les pontes puisque le 1^{er} mai aucune larve n'a été observée. Lors de cette étude, l'association entre les larves de Trichoptères des genres Arctopora, Banksiola, Limnephilus et Nemotaulius, et les pontes de Rana a également été observée. Toutefois le nombre de larves par ponte était très faible (0 à 3) et le laps de temps au cours duquel a eu lieu cette association a été de courte durée (du 22 avril au 1^{er} mai). Au cours de la période d'incubation des oeufs, les pontes de R. sylvatica ont été prises à quelques occasions (les 7, 16 et 22 avril) dans une couche de glace qui couvrait pratiquement tout l'étang.

Ambystoma maculatum - Vingt-sept pontes d'A. maculatum fraîchement déposées (stades 4-5 de Harrison, in Porter 1972) ont été observées une première fois à l'étang Clair le 11 avril. La période de fraie d'Ambystoma était de courte durée (\approx 1 semaine) pour la majorité des individus et ainsi, le 16 avril, 68 pontes étaient recensées. Par la suite, entre le 5 et le 8 mai, 3 pontes tardives ont été ancrées à la végétation. Le pourcentage de viabilité embryonnaire des pontes de salamandre était assez élevé au mois d'avril. Toutefois les pontes déposées entre le 9 avril et le 16 avril présentaient à l'éclosion un

pourcentage moyen de viabilité d'environ 9%, tandis que celui des pontes tardives était d'environ 80%.

La principale cause de mortalité embryonnaire serait la prédation des larves du Diptère chironomidé Parachironomus sp. La pression de prédation de ces larves sur les pontes d'Ambystoma aurait persisté de la mi-avril à la fin de mai. Le nombre de larves de Parachironomus par ponte était faible au début, mais en date du 1^{er} mai un maximum de 202 larves par ponte a été observé. Par la suite, ce nombre diminuait graduellement et à la fin de mai, on notait l'absence de ces larves dans les pontes de la salamandre. Des larves de Trichoptères des genres Arctopora, Banksiola, Limnephilus et Nemotaulius ont également été observées au sein des pontes d'Ambystoma. Cette association aurait eu lieu du 16 avril au 8 mai sans toutefois entraîner de mortalité embryonnaire importante. La période embryonnaire moyenne des pontes d'Ambystoma serait de 40 jours et en date du 29 mai, les premières larves de la salamandre ont été capturées.

Hyla crucifer - Le chant d'H. crucifer a été perçu pendant environ 1 mois, soit au cours du mois de mai. En milieu naturel, les pontes de la rainette crucifère sont dispersées dans le temps et dans l'espace. Par conséquent, il est impossible de déterminer d'une façon précise la période de ponte pour cette espèce. Toutefois le rite reproducteur d'Hyla débute par l'appel du mâle et il est ainsi possible d'évaluer sommairement la période de fraie à partir du laps de temps au cours duquel le chant a été perçu, soit du 1^{er} au 29 mai. Les premiers

têtards d'Hyla de l'étang Clair ont été observés à la mi-mai et en raison d'une fraie dispersée dans le temps, il y a eu par la suite ajout de têtards nouvellement éclos.

Bufo americanus - Le chant de B. americanus a été entendu à une seule occasion à l'étang Clair, soit le 5 mai. La fraie aurait eu lieu entre le 21 et le 25 mai et seulement 2 pontes ont été déposées dans cet étang. L'éclosion est survenue le 29 mai et à ce moment, les pontes présentaient une viabilité embryonnaire d'environ 96%.

Rana clamitans - La période de chant de R. clamitans est plus tardive que celle des autres espèces étudiées. Les chants de cette grenouille ont été entendus irrégulièrement entre le 29 mai et le 14 juillet. À la mi-juin, une seule ponte a été déposée à l'étang Clair et en date du 18 juin, elle présentait une viabilité embryonnaire d'environ 98%. Les premiers têtards ont été observés au début de juillet.

Étang de la Sablière - Les résultats de l'étude phénologique de la reproduction et du développement embryonnaire des Anoures à l'étang de la Sablière au printemps 1981 sont consignés au tableau 4,8.

Rana sylvatica - Les périodes de chant et de fraie de R. sylvatica à l'étang de la Sablière seraient approximativement identiques à celles de l'étang Clair, soit entre le 7 et le 11 avril. L'étang de la Sablière a été visité pour la première fois le 7 avril et ne contenait

TABLEAU 4,8

Phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire
des Amphibiens à l'étang de la Sablière au printemps 1981.

Espèces Amphibiens	Phénomènes observés	AVRIL			MAI						
		11	16	22	04	06	07	08	13	19	26
<u>Rana</u> <u>sylvatica</u>	Chant	+		E							
	Nb. de pontes*	45	40	40							
	%V	100-85	99-75	99-55							
	%V moyen			72							
	Larves de										
	<u>Parachironomus</u> sp.	+	+	+							
	Trichoptères associées aux pontes		+	+							
<u>Hyla</u> <u>crucifer</u>	Chant	+			+	+	+	+			+
	Présence de têtards							+	+	+	+
<u>Bufo</u> <u>americanus</u>	Chant	+			+	+	+	+			
	Nb. de pontes*					3	17	20	20	E	
	%V moyen					100	99	98	96		

Note: +, observation du phénomène; E, éclosion des oeufs; %V, pourcentage de viabilité.

*Les pontes échantillonnées sont soustraites de ce nombre.

aucune ponte de Rana. En date du 11 avril, un nombre maximal de 45 pontes est recensé. À l'éclosion (= 22 avril), après une période embryonnaire de 12 jours, ces pontes présentaient une viabilité moyenne de 72%. Quelques larves de chironomes seulement ont été relevées dans les pontes. Des larves de Trichoptères des genres Arctopora, Banksiola et Limnephilus ont aussi été observées en association avec les pontes, les 16 et 22 avril, mais jamais plus de 2 par masse d'oeufs.

Hyla crucifer - La période de reproduction d'H. crucifer à l'étang de la Sablière serait légèrement plus étendue et hâtive que celle observée à l'étang Clair. Ainsi à l'étang de la Sablière, cette période s'échelonnerait de la mi-avril à la fin de mai et la présence des premiers têtards d'Hyla a été décelée au début de mai. En raison d'une fraie dispersée dans le temps, il y a eu par la suite ajout de têtards nouvellement éclos.

Bufo americanus - Le chant de B. americanus est restreint dans le temps (4 jrs), mais plus tardif que ceux de Rana et d'Hyla. La période de reproduction de Bufo était plus hâtive à l'étang de la Sablière (début mai) qu'à l'étang Clair (fin mai). Un nombre maximal de 20 pontes a été recensé le 8 mai; la période de fraie n'a duré que de 3 à 4 jours et la période embryonnaire moyenne serait de 10 jours. À l'éclosion, le pourcentage moyen de viabilité des pontes était de 96%.

4.6 Nombre potentiel de têtards

À l'éclosion des oeufs, le nombre potentiel de têtards et leur densité (/m²) au sein des étangs Clair et de la Sablière ont été déterminés à partir d'observations spécifiques réalisées en milieux naturels. Ces paramètres ont été évalués pour A. maculatum, B. americanus et R. sylvatica en utilisant les formules suivantes:

$$P = N.O.V. \quad \text{et} \quad D = P/S$$

où P est le nombre potentiel de têtards, N le nombre de pontes/étang, O le nombre d'oeufs/ponte dans la Basse Mauricie, V le pourcentage moyen de viabilité embryonnaire des pontes à l'éclosion, D la densité potentielle (/m²) de têtards et S la surface de l'étang au moment de l'éclosion des oeufs. Les valeurs arithmétiques de ces paramètres pour le crapaud, la grenouille et la salamandre aux étangs Clair et de la Sablière sont présentées au tableau 4,9. On y remarque la forte densité de têtards de crapaud à l'étang de la Sablière mais l'absence de têtards de grenouille des bois à l'étang Clair en raison de l'intensité de la mortalité embryonnaire survenue. Ces nombres potentiels de têtards et les densités calculées permettront de mesurer la fiabilité dans les résultats obtenus avec la méthode d'estimation de la densité des têtards libres. De plus, le nombre potentiel de têtards à l'éclosion constitue la "mise" à partir de laquelle sera suivie la dynamique des peuplements larvaires d'Amphibiens.

TABLEAU 4,9

Nombre potentiel de têtards d'Amphibiens aux étangs Clair
et de la Sablière au printemps 1981.

ÉTANGS	ESPÈCES	P/E	O/P	%V	T/E	S	D
Clair	<u>A. maculatum</u>	61	106,0	9	836,3	416,0	2,0
		3		80			
	<u>B. americanus</u>	2	4191,3	96	8047,3	416,0	19,3
	<u>R. sylvatica</u>	62	660,9	0	-----		----
Sablière	<u>B. americanus</u>	20	4191,3	96	80473,0	1101,0	73,1
	<u>R. sylvatica</u>	40	660,9	72	19034,9	1451,2	13,1

Note: P/E, nombre de pontes dans l'étang; O/P, nombre d'oeufs par ponte; %V, pourcentage moyen de viabilité embryonnaire; T/E, nombre potentiel de têtards dans l'étang; S, surface de l'étang à l'éclosion (m²); D, densité potentielle des têtards (/m²).

4.7 Discussion

4.7.1 Phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire

Rana sylvatica - La grenouille des bois (Rana sylvatica) est l'une des première espèces d'Anoures à se reproduire au printemps. Sa période de fraie sur le continent nord-américain se réaliserait entre le début de février et la fin de mai selon un gradient latitudinal positif (fig. 4,3). L'altitude intervient également. Les résultats obtenus pour la région de Trois-Rivières ne dévient pas du gradient latitudinal. La période de fraie de R. sylvatica est courte (2 à 9 jrs) et l'étalement des lignes à la figure 4,3 vient de variations annuelles. Par exemple, à l'étang Clair, Leclair et al. (1983) notent que la fraie de R. sylvatica a normalement lieu à la fin d'avril, alors qu'en raison du printemps hâtif de 1981, celle-ci eut lieu dès le début d'avril (5 au 11) cette année-là. Cette variabilité annuelle de la période de fraie peut affecter la survie et la structure des communautés "embryonnaires" et larvaires d'Amphibiens.

La phase embryonnaire dure normalement 12 jours à Trois-Rivières (Leclair & al. 1983, Présente étude) mais les données sont variables (4-24 jrs) selon la littérature (fig. 4,4). À la vue de la figure 4,4, il se dégage un gradient latitudinal négatif surprenant (temps de développement plus court à haute latitude) compte tenu de l'effet de la température sur la différenciation cellulaire. Ce gradient peut être ex-

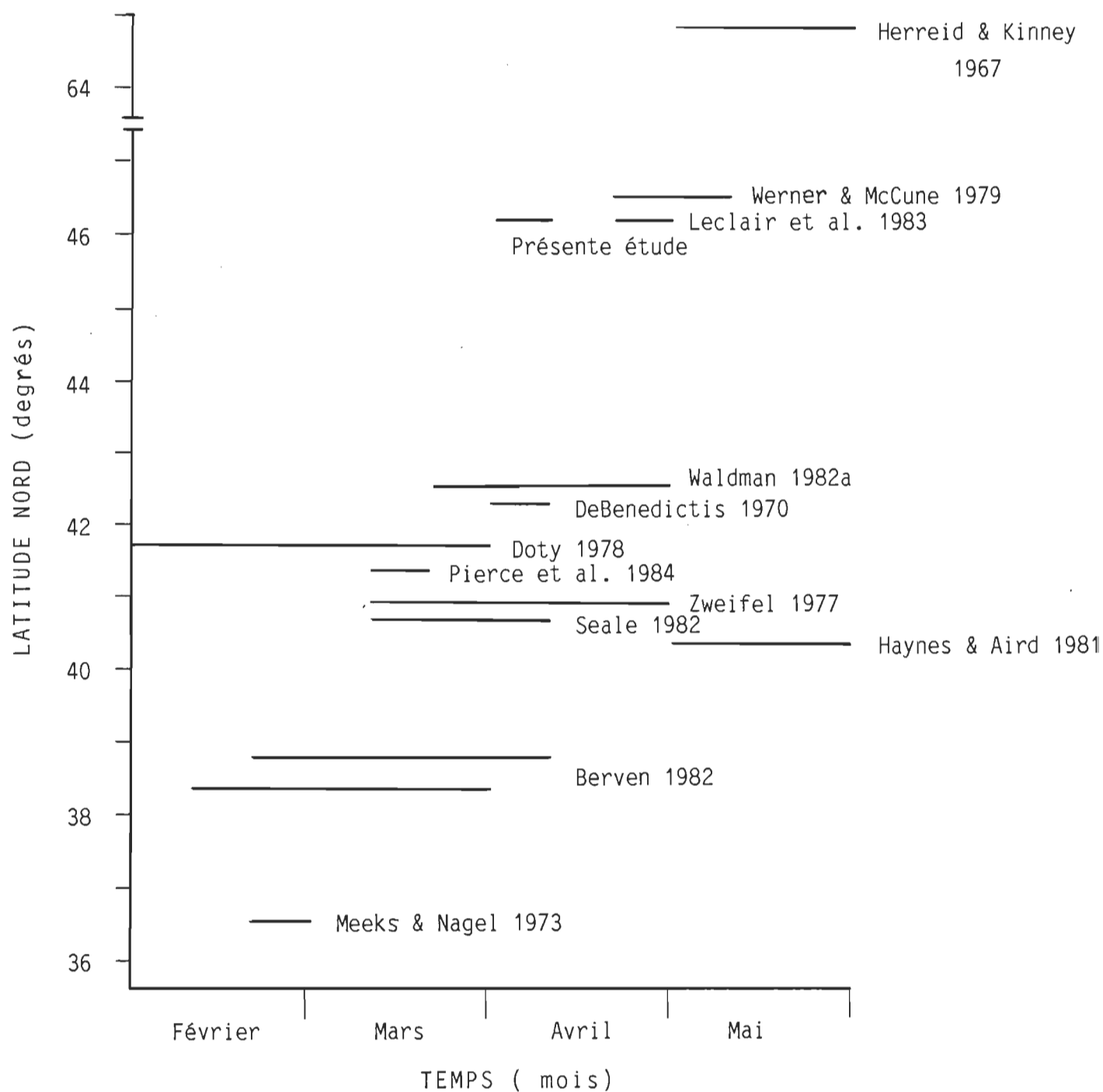


Figure 4,3. Saison de reproduction chez *Rana sylvatica* à différentes latitudes.

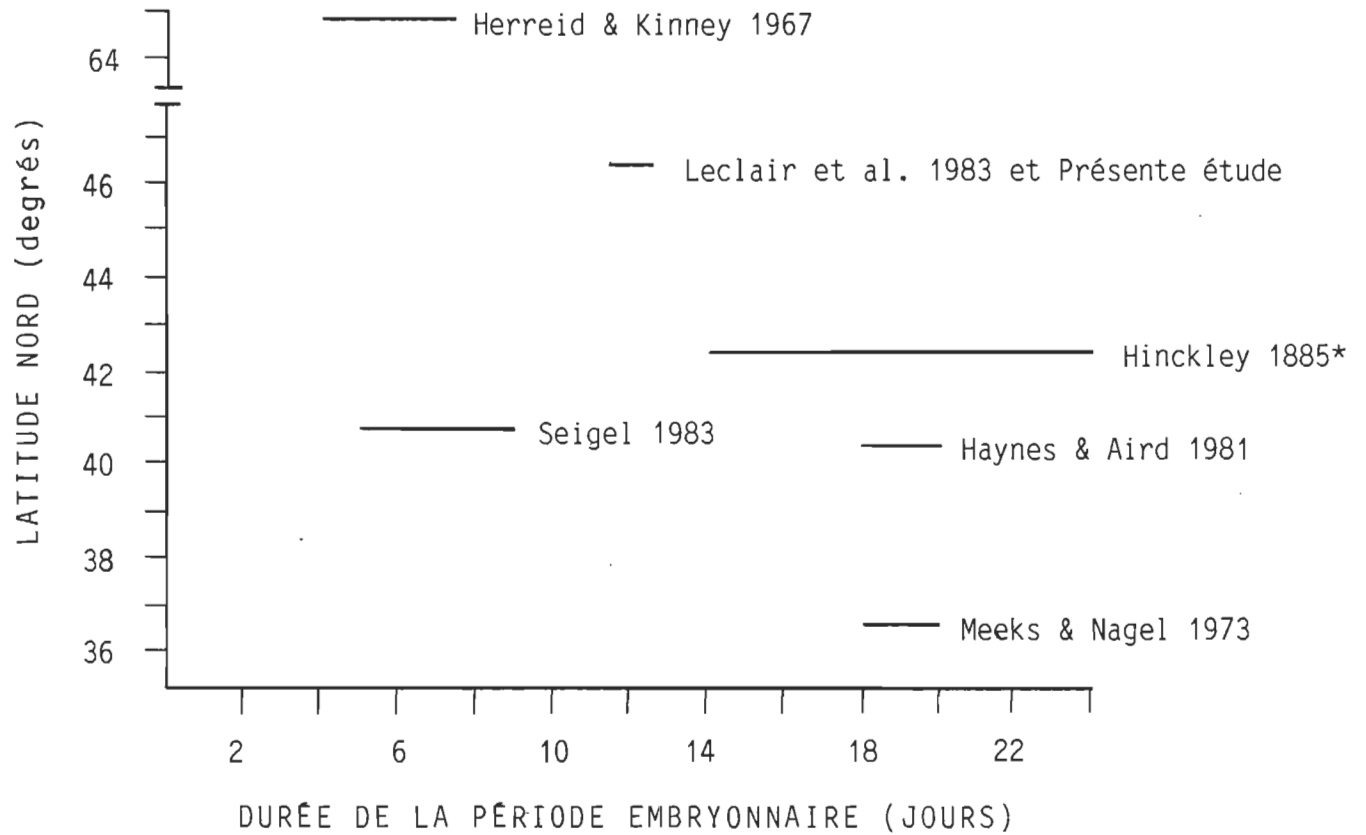


Figure 4,4. Durée de la période embryonnaire chez Rana sylvatica à différentes latitudes. *: in Meeks & Nagel 1973.

pliqué par la combinaison de deux tendances:

- 1- les oeufs sont plus petits au nord, et
- 2- les petits oeufs se développent plus rapidement que les gros oeufs,

mais des différences génétiques interpopulations sont également possibles.

Ambystoma maculatum - Comme R. sylvatica, A. maculatum se reproduit tôt au printemps et la période de fraie de ces 2 espèces est brève et quasi synchrone. L'appel d'accouplement des mâles de R. sylvatica coïnciderait avec le début de la migration reproductrice d'A. maculatum (Wilson 1976). En Amérique du Nord, la période de reproduction d'A. maculatum a lieu entre la fin de janvier et le début de mai selon un gradient latitudinal positif (fig. 4,5). Les données pour la région de Trois-Rivières sont à l'extrémité de ce gradient. Les variations inter- et intra-annuelles sont intéressantes à noter. Ainsi, à l'étang Clair en 1981, A. maculatum déposait la majorité de ses pontes (N = 68) à la mi-avril (du 9 au 16), alors que Leclair et al. (1983) notent des frais déposés entre le 29 avril et le 3 mai pour le même étang. L'écart temporel observé dans le patron de reproduction d'A. maculatum peut s'expliquer par le caractère hâtif du printemps 1981. Mais des variations au cours d'une même saison de reproduction paraissent également naturelles. Harris (1980) observe en effet que la fraie d'une population d'A. maculatum de la Caroline du Nord s'effectue en 3 vagues distinctes (26 janvier, 12 mars et 28 mars). Il estime que la variation intra-annuelle du patron de reproduction de cette population

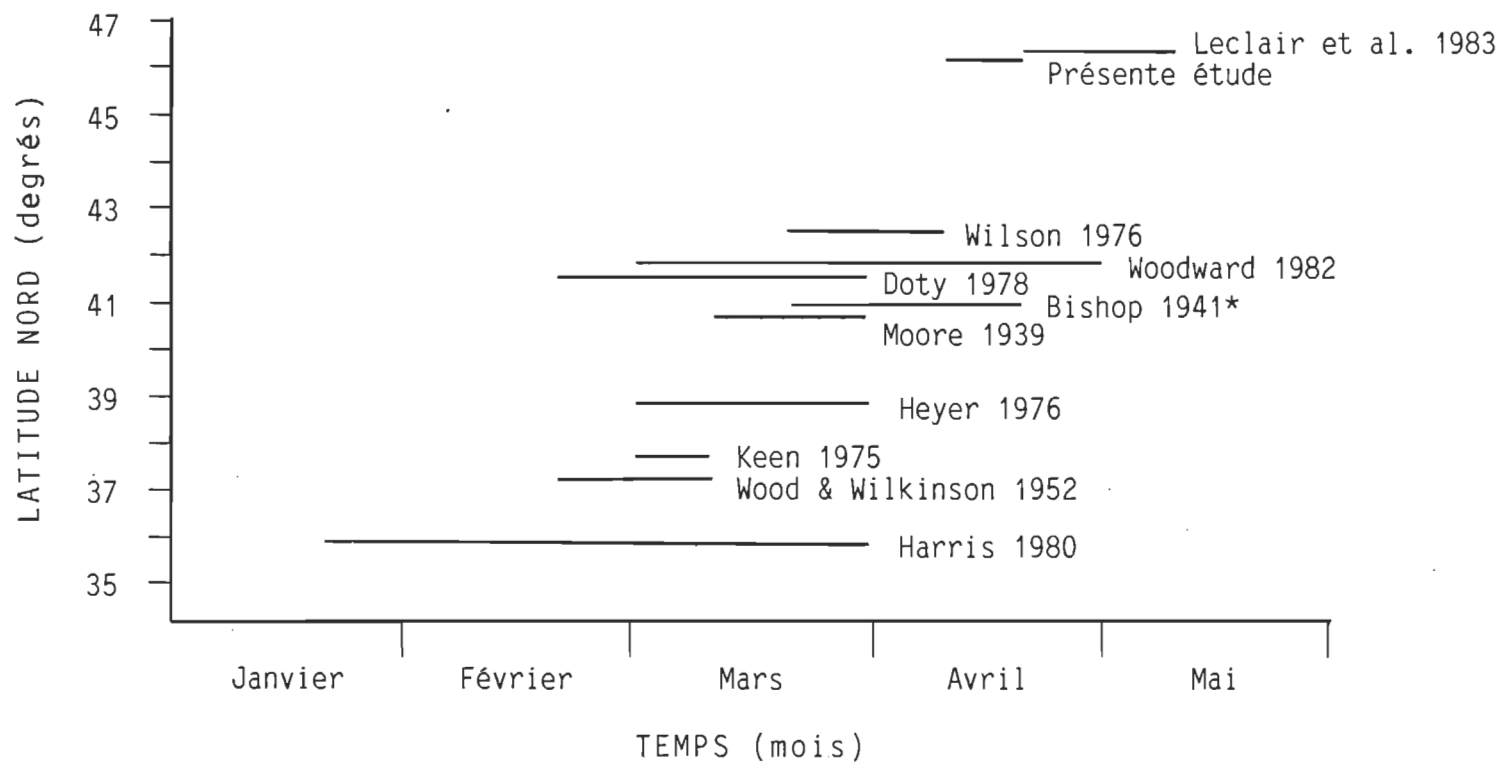


Figure 4,5. Saison de reproduction chez *Ambystoma maculatum* à différentes latitudes.
*: in Wood & Wilkinson 1952.

peut être interprétée de 2 façons. Premièrement, les différentes pressions sélectives pour une reproduction hâtive ou tardive pourraient avoir conduit à l'apparition de races physiologiques ou de sous-populations. Deuxièmement, les salamandres adultes pouvaient être situées à des distances très différentes de l'étang lorsque les conditions environnementales ont stimulé la migration reproductrice. L'une de ces considérations pourrait justifier le décalage d'au moins 3 semaines entre le dépôt massif du frai d'A. maculatum à l'étang Clair en 1981 et la découverte de 3 pontes tardives (5-8 mai 1981).

Dans la présente étude, le développement embryonnaire d'A. maculatum était complété après une période moyenne de 40 jours, soit 10 jours de plus que ce que signalent Leclair et al. (1983) pour cette salamandre dans le même étang. L'écart observé paraît résulter d'une chute des températures au point de congélation au cours du mois d'avril 1981 qui est venue ralentir considérablement le développement des oeufs. La littérature révèle que le développement embryonnaire d'A. maculatum est complété après une période variant entre 12 et 60 jours (Wilbur 1971, Freda 1983). Il existe ainsi une grande variabilité dans la durée de la phase embryonnaire chez cette espèce selon la latitude et l'année à laquelle elle est observée. Des données additionnelles sont toutefois nécessaires pour déterminer s'il existe un gradient latitudinal de la durée de la phase embryonnaire chez A. maculatum. Ainsi les données pour la région de Trois-Rivières (30-40 jrs, Leclair et al. 1983, Présente étude) et celles pour le Kentucky (34 jrs, Keen 1977)

sont voisines bien qu'elles se situeraient aux extrémités du gradient. De plus, aucune tendance générale ne se dégage des données obtenues sous des latitudes intermédiaires (12-60 jrs au Michigan, Wilbur 1971) et 30-60 jrs au New Jersey, Freda 1983).

Hyla crucifer - La rainette crucifère (Hyla crucifer) comme A. maculatum et R. sylvatica, se reproduit tôt au printemps. Sa période de fraie est étalée dans le temps et peut varier légèrement d'un étang à l'autre. Ainsi à l'étang Clair, elle a eu lieu durant tout le mois de mai, alors qu'elle débute 15 jours plus tôt (mi-avril - fin de mai) à l'étang de la Sablière, un milieu plus ouvert qu'à l'étang Clair. En Amérique du Nord, H. crucifer fraierait entre les mois de novembre et de juin selon un gradient latitudinal positif (fig. 4,6). Ce gradient est plus marqué que celui relevé chez les autres espèces étudiées. L'étendue de la période de fraie d'H. crucifer varie également selon le gradient latitudinal, étant plus écourtée dans le nord que dans le sud. La variabilité de la période de fraie d'Hyla peut affecter la survie et la structure des communautés "embryonnaires" et larvaires d'Amphibiens.

En milieu naturel, les oeufs d'H. crucifer sont dispersés dans l'espace et ainsi on ne retrouve pas d'amas important d'oeufs. À ma connaissance, seule Crump (1984) a réussi à déterminer la durée de la phase embryonnaire d'H. crucifer: le développement embryonnaire serait complété après une période de 126 à 140 heures, mais la température expérimentale d'incubation n'est pas connue. Leclair & Baribeau (1982) estiment que la phase embryonnaire d'Hyla en milieu naturel au Québec

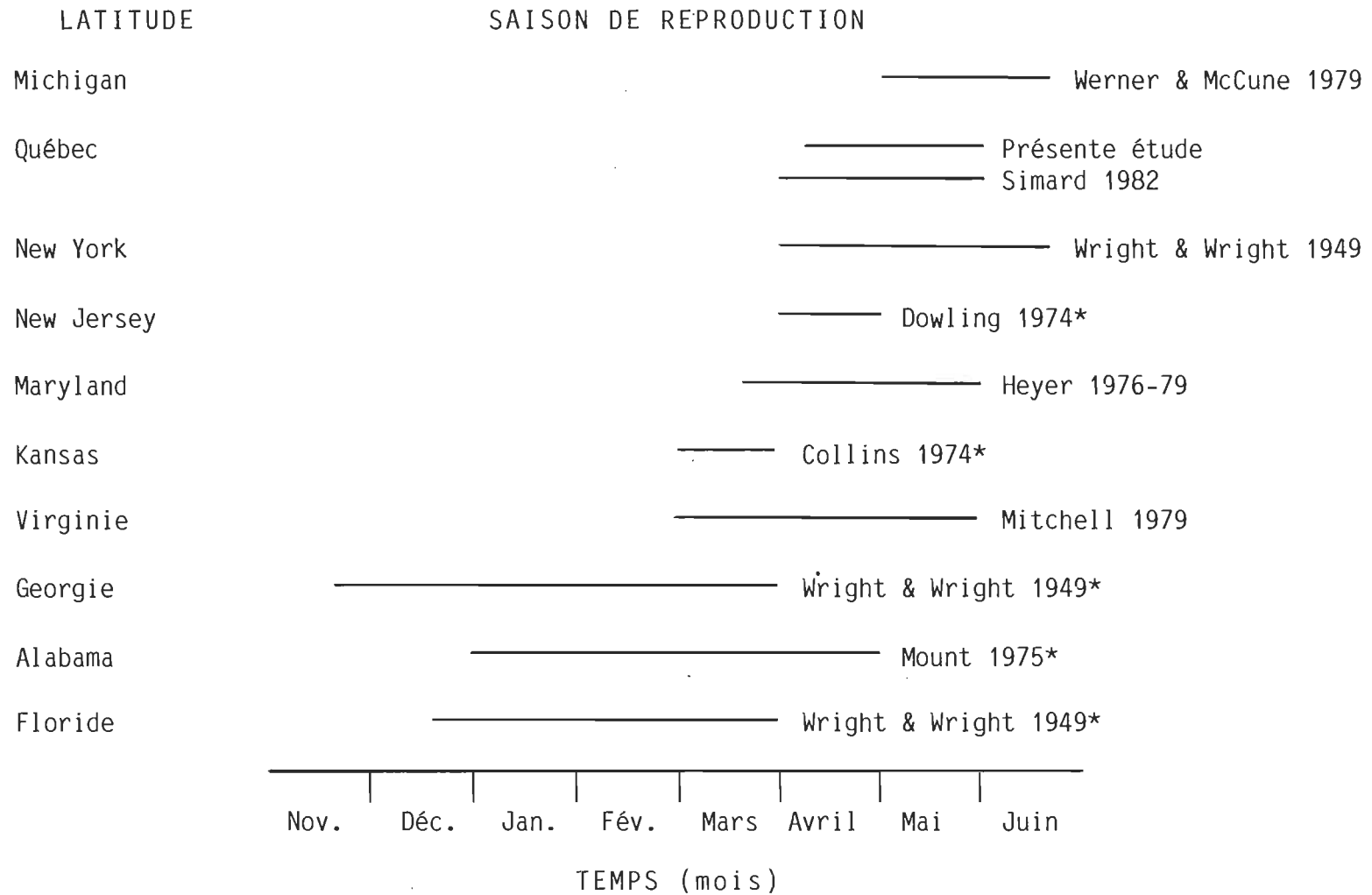


Figure 4,6. Saison de reproduction chez Hyla crucifer à différentes latitudes.

*: in Mitchell 1979.

de moins d'une semaine. Les oeufs produits par une ou différentes femelles peuvent être de grosseurs variables (Collins 1975, Crump 1984), mais cela ne paraît pas influencer leur vitesse de développement (Crump 1984).

Bufo americanus - La fraie de B. americanus survient à la mi-printemps, soit un peu plus tardivement que celles des 3 amphibiens précédemment étudiés. En Amérique du Nord, elle aurait lieu entre les mois de mars et de juin selon un très léger gradient latitudinal positif (fig. 4,7). Les données obtenues pour la région de Trois-Rivières sont conformes à ce léger gradient. La période de fraie de B. americanus est brève et dure normalement de 3 à 14 jours (Brockelman 1968, Licht 1976, Wells 1977, Wells & Taigen 1984). L'étalement des lignes à la figure 4,7 vient des variations annuelles ou intersites. Par exemple, en 1981, la fraie de B. americanus était plus hâtive à l'étang de la Sablière (du 5 au 8 mai) qu'à l'étang Clair (du 21 au 25 mai). Cet écart temporel peut s'expliquer par le fait que l'étang de la Sablière est un milieu plus ouvert que l'étang Clair. Cette variabilité de la période de fraie peut avoir des impacts sur la survie et la structure des communautés "embryonnaires" et larvaires d'Amphibiens.

Le développement embryonnaire de B. americanus aux étangs Clair et de la Sablière était complété rapidement, soit après une période de 6 à 10 jours. Ce qui corrobore les évaluations établies par plusieurs auteurs (Gilbert 1942, Brockelman 1968, Leclair & Baribeau 1982). La phase embryonnaire de Bufo est ainsi plus brève que celles

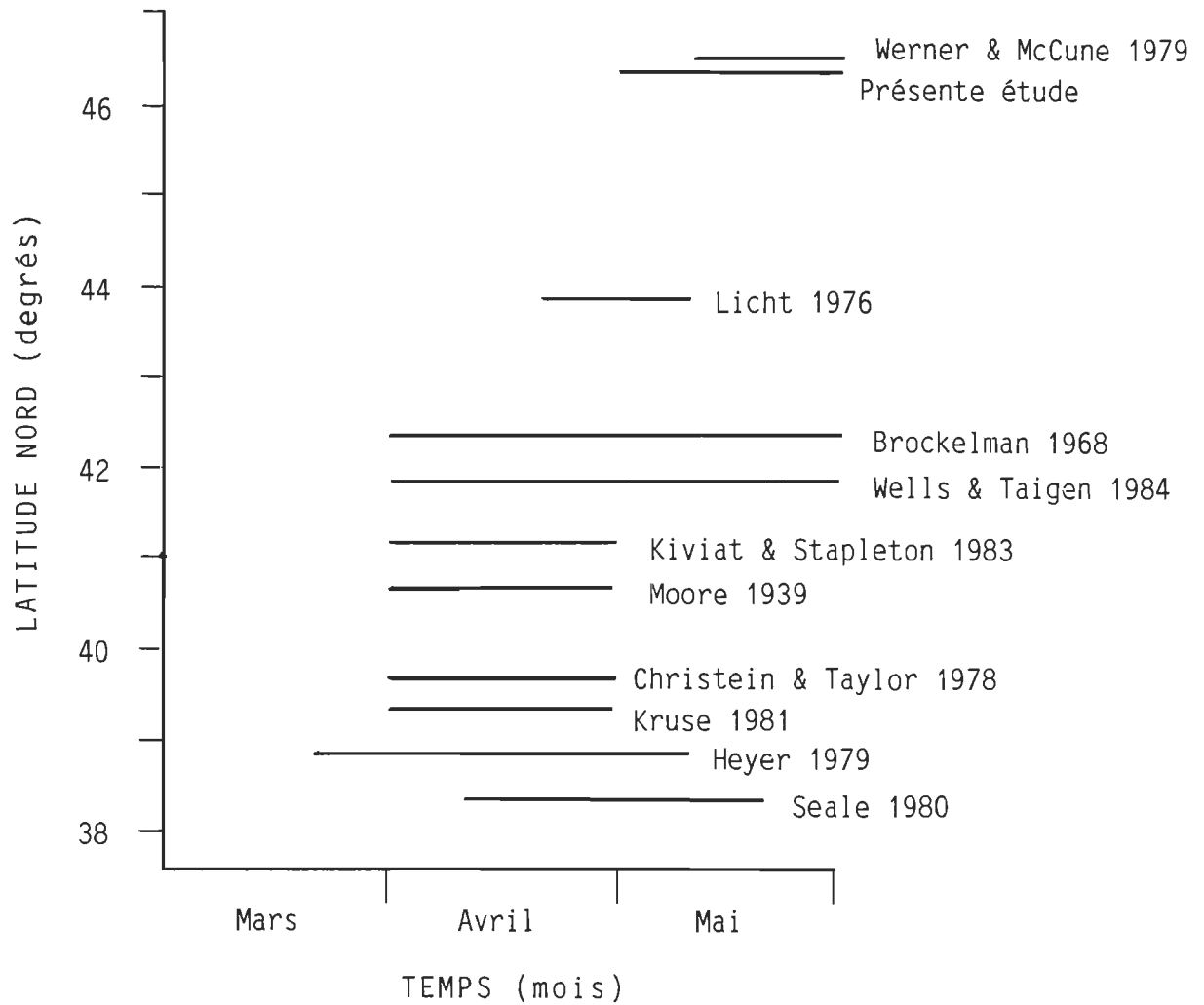


Figure 4,7. Saison de reproduction chez *Bufo americanus* à différentes latitudes.

d'A. maculatum (40 jrs) et de R. sylvatica (12 jrs).

Chevauchement des périodes embryonnaires et de fraie - Les gradients latitudinaux positifs de variation de la période de fraie relevés chez B. americanus, H. crucifer et R. sylvatica tendent à favoriser le chevauchement des périodes embryonnaires et de fraie de ces espèces sous les latitudes nordiques. La saison de croissance est courte sous ces latitudes et les Amphibiens disposent de peu de temps pour compléter leur cycle de reproduction (fraie et développements embryonnaire et larvaire). Ainsi, ces 3 espèces convergent vers les étangs d'une façon relativement synchrone par rapport aux latitudes sud où les animaux disposent d'une plus grande période pour y déposer leur frai.

4.7.2 Nombre et distribution spatiale des pontes dans les étangs

Le nombre spécifique de pontes déposées annuellement dans un étang est fonction de paramètres tels que la taille de la population reproductrice, la surface de l'étang et les conditions abiotiques et biotiques de l'étang. Dans un suivi quinquennal des pontes de R. sylvatica déposées dans huit étangs en Pennsylvanie, Seale (1980) note que le nombre de pontes déposées est directement proportionnel à la surface de l'étang. Au printemps 1981, le nombre total de pontes d'Amphibiens déposées à l'étang Clair (N = 144) était le double de celui de l'étang de la Sablière (N = 71) malgré la petite dimension du premier étang

(396 m²) par rapport au second (1451 m²). L'explication tient à la différence de profondeur entre les deux étangs. L'étang Clair, profond de près de 70 cm, contenait 71 pontes d'A. maculatum, 70 de R. sylvatica, 2 de B. americanus et 1 de R. clamitans, alors que l'étang de la Sablière, moins de 30 cm de profondeur, ne contenait que 48 pontes de R. sylvatica et 23 de B. americanus. Ces deux dernières espèces avaient donc des pontes dans les deux étangs, tandis que A. maculatum et R. clamitans ne pondaient qu'à l'étang Clair.

Rana sylvatica - Le frai de R. sylvatica aux étangs Clair et de la Sablière a été retrouvé en un amas commun de pontes. La tendance de cette espèce à déposer ses oeufs dans des aires restreintes des étangs, résultant en de grands amas de pontes a été souvent observée (Doty 1978, Howard 1980, Seale 1982, Waldman 1982a, Waldman & Ryan 1983). D'autres espèces du genre Rana déposent également leurs pontes en amas communs dans des zones limitées des étangs (Collins 1975, Merrell 1977, Beattie 1980, Blaustein & O'Hara 1981, Hine et al. 1981). Les pontes de R. sylvatica aux étangs Clair et de la Sablière sont essentiellement déposées en une couche bi- à quadridimensionnelle comme le rapporte Waldman (1982a). Les femelles déposent les pontes sur des brindilles ou sur des herbes submergées à une profondeur d'eau inférieure à 37 cm (Doty 1978, Howard 1980, Seale 1982, Waldman 1982a, Waldman & Ryan 1983). Les observations (support, profondeur) réalisées lors de la présente étude sont comparables aux rapports antérieurs pour R. sylvatica. Dans les étangs, les agrégats de pontes de R. sylvatica sont associés à des zones ensoleillées, relativement calmes et de profondeurs

intermédiaires (Seale 1982).

L'avantage sélectif du regroupement des pontes de R. sylvatica viendrait de l'élévation de température que procure un tel regroupement (Herreid & Kinney 1967, Hassinger 1970, Howard 1980, Seale 1982). En effet, la réduction des mouvements de l'eau autour de l'amas de pontes, l'absorption de la radiation solaire par la pigmentation noire des oeufs et une certaine production de chaleur métabolique pourraient expliquer l'élévation de température au sein des masses à plus de 6,0°C au-dessus de la température de l'eau environnante (Beattie 1980, Seale 1982, Waldman 1982a, Waldman & Ryan 19983). L'avantage thermique des pontes en agrégat a été signalé chez d'autres espèces du genre Rana (Hassinger 1970, Licht 1971, Merrell 1977, Beattie 1980). Cet avantage thermique n'est toutefois pas ressenti aussi intensément par les pontes périphériques que par les pontes centrales, ce qui doit entraîner des différences dans les vitesses de développement embryonnaire. Des amas importants peuvent aussi affecter l'embryogénèse ou augmenter la vulnérabilité des pontes à la prédation (cf. Section 4.6.7).

Ambystoma maculatum - Dans la littérature, peu d'auteurs décrivent le mode de répartition spatiale des pontes d'A. maculatum. Harris (1980) rapporte que les pontes d'A. maculatum déposées dans un étang temporaire étaient distribuées en un amas dense et deux petits amas isolés. À l'étang Clair, les masses d'oeufs d'A. maculatum présentaient principalement une répartition de type contagieux. Certaines pontes étaient déposées hors de l'amas commun et plus isolées les unes

des autres. Un suivi triennal des coïncidences phénologiques entre les pontes d'Amphibiens et les larves de Chironome révèle que cette tendance au dépôt des pontes d'A. maculatum en amas commun persiste à l'étang Clair (Leclair et al. 1983). Ces groupements de pontes résulteraient probablement ici de la concentration de la végétation qui sert de points d'ancrage dans cet étang. Une telle tendance à l'agrégation des pontes d'Ambystoma n'est pas observée dans un étang voisin où la quantité de supports est grande. Il appert ainsi que l'importance de l'agrégation des pontes d'A. maculatum est en relation inverse avec le nombre de supports dans l'étang.

À l'étang Clair, les pontes de l'amas étaient déposées parfois sur trois épaisseurs et reposaient à une profondeur d'eau de 24 cm au sein d'une typhaie; celles déposées hors de l'amas reposaient sous une quinzaine de cm d'eau et étaient ancrées à des petites branches ou brindilles submergées (Salix, Scirpus). Ces observations sont relativement similaires à celles de Leclair & Bourassa (1981) et Leclair et al. (1983). Wood & Wilkinson (1952) ont noté que les pontes d'A. maculatum étaient attachées à des branches submergées sous de 7 à 23 cm d'eau. Toutefois, Doty (1978) observe que des pontes d'A. maculatum ont été déposées sur le fond d'un étang à une profondeur d'eau variant entre 1 et 2 cm.

Les pontes du genre Ambystoma sont munies d'une gangue ovulaire plus importante que celle des pontes de R. sylvatica et qui confère aux oeufs une protection contre la prédation (Walters 1975, Wilbur 1977a

Doty 1978, Ward & Sexton 1981).

Hyla crucifer - En milieu naturel, les oeufs d'H. crucifer ne sont pas déposés en amas mais plutôt dispersés dans l'espace et fixés un à un sur des plantes aquatiques ou tout objet reposant sur le fond (Wright & Wright 1949). Les femelles déposent leurs oeufs à une profondeur d'eau inférieure à 30 cm, mais la possibilité de gel est minimale lorsque l'espèce se reproduit (Collins 1975). La dispersion spatiale des oeufs déjouerait la prédation et offrirait une valeur de survie (Whitaker 1971, Walters 1975). Elle permettrait aussi une distribution avantageuse des têtards dans tout l'étang (Whitaker 1971).

Bufo americanus - Le frai de B. americanus se présente sous la forme d'un long cordon d'oeufs muni d'une enveloppe de gelée (Cook 1984). À l'étang de la Sablière, les pontes de B. americanus étaient distribuées d'une façon assez homogène et ancrées à des herbes aquatiques sous une vingtaine de cm d'eau. À l'étang Clair cependant, les deux pontes de Bufo observées étaient enroulées à une même tige de Typha latifolia sous quelques cm d'eau. Les oeufs de B. americanus sont habituellement déposés dans les zones ensoleillées et peu profondes (< 30 cm) des étangs, à une période à laquelle la possibilité de gel est minime (Collins 1975). Ces longs cordons d'oeufs sont moins susceptibles que les pontes globuleuses à l'entraînement par les eaux courantes (Roberts & Lewin 1979). Ceci augmente la diversité des habitats disponibles à la fraie pour les espèces possédant ce type de ponte. Ces cor-

dons sont également une adaptation, quelques oeufs resteront submergés si le niveau de l'eau diminue.

Rana clamitans - Ancrée près de la surface à une tige de Typha latifolia l'unique ponte de R. clamitans recensée à l'étang Clair présentait l'aspect d'un film d'oeufs flottant, typique de l'espèce (Porter 1972, Collins 1975). Comparativement à celles d'A. maculatum et de R. sylvatica, la gangue ovulaire des oeufs de R. clamitans est mince. Selon Moore (1963), les espèces du genre Rana qui se reproduisent en eau chaude (espèces du sud ou à reproduction estivale) déposent leurs oeufs en un film de surface: la protection contre le froid n'est pas nécessaire et l'oxygène dissous dans l'eau chaude serait insuffisant pour une masse compacte d'oeufs se développant rapidement. En Amérique du Nord, 8 espèces d'Anoures tendent à déposer leurs oeufs en un film à la surface de l'eau (Wright & Wright 1949).

4.7.3 Nombre d'oeufs par ponte

Rana sylvatica - Selon les premières estimations, la fertilité de R. sylvatica atteignait couramment 3000 oeufs (Wright & Wright 1949, Bellis 1957, Brown 1972). La littérature récente révèle toutefois que les pontes de R. sylvatica contiennent en moyenne de 272 à 1153 oeufs/ponte (tableau 4,10). La valeur moyenne de 661 oeufs/ponte obtenue pour cette espèce dans la Basse Mauricie est donc conforme à l'étendue des

TABLEAU 4,10

Tableau synoptique des traits reproducteurs de Rana sylvatica d'après un relevé de littérature.

Nombre d'oeufs par ponte		Diamètre de l'oeuf (mm)	Taille corporelle femelle (mm)	Lieu d'Observation	Référence
Moyenne \pm é.-t.	Étendue				
778 \pm 257	42 - 1570	1,60 \pm 0,09	40,0	Alaska	Herreid & Kinney 1966-67
661 \pm 157	362 - 1197	1,77 \pm 0,14	47,5	Québec	Présente étude
	1000 - 3000		50,0	Minnesota	Bellis 1957-61
1153 \pm 230 ^o	820 - 1570*		51,0 ³	New York (600 m)	Waldman 1982a
823 \pm 206 ¹	280 - 1280*				
	2000 - 3000	1,90		New York	Wright & Wright 1949
646 \pm 23		1,82	44,0	Michigan	Collins 1975
765 \pm 50 ²				Rhode Island	Berlo 1975 (in Doty 1978)
895 \pm 18		2,29 \pm 0,04		Pennsylvanie (450 m)	Seale 1982
840 \pm 44 ²					
350 ³				New Jersey	Seigel 1983
920 \pm 217	400 - 1300*	2,28 \pm 0,13	64,4	Virginie (1000 m)	Berven 1982
642 \pm 200	25 - 1050*	1,83 \pm 0,29	47,7	Maryland	
465	386 - 543	2,25	66,0	Tennessee	Meeks & Nagel 1973
	500 - 3000	1,50 - 2,40			Brown 1972

*Approximation à partir des graphes de l'auteur.

^oPontes centrales dans l'amas.¹Pontes périphériques dans l'amas.²Oeufs ovariens.³Moyennes des données de l'auteur.

données. Les nombres moyens d'oeufs par ponte observés par Meeks & Nagel (1973) et Seigel (1983), pour R. sylvatica au Tennessee et au New Jersey respectivement, sont de beaucoup inférieurs à ceux rapportés en littérature. Meeks & Nagel indiquent qu'ils n'ont pas déterminé le nombre d'oeufs ovariens et ne peuvent exclure la possibilité que les femelles pourraient produire plus d'une masse durant la fraie. Cette possibilité est également signalée par Bagdonas (1968, in Haynes & Aird 1981) et par Herreid & Kinney (1967). Toutefois, selon Seale (1982), le nombre d'oeufs par ponte ($\bar{X} = 895 \pm 18$) n'est pas significativement différent du nombre d'oeufs ovariens par femelle ($\bar{X} = 840 \pm 44$) chez R. sylvatica en Pennsylvanie. La variation de l'importance numérique des pontes de R. sylvatica serait définie par des patrons latitudinal et altitudinal. Ces gradients de fertilité sont rattachés aux tailles des femelles et des oeufs, lesquelles sont le résultat de l'effet combiné des pressions génétiques et environnementales (Berven 1982).

La grosseur de l'oeuf et la taille de la femelle qui présentent une corrélation positive chez diverses grenouilles du genre Rana (McAlister 1962, Collins 1975, Koskela & Pasanen 1975, Jørgensen 1981, Berven 1982) seraient les facteurs-clés déterminant la taille de la ponte. En Amérique du Nord, R. sylvatica présente un rapport inverse entre la taille de la femelle et la latitude (Wright & Wright 1949, Martof & Humphries 1959, Bellis 1961) et une relation directe entre la taille de la femelle et l'altitude (Berven 1982). Parallèlement à ces tendances, le diamètre de l'oeuf diminue du sud au nord (2,25 mm au Tennessee contre 1,60 mm en Alaska), mais augmente des basses terres aux hautes ter-

res (tableau 4,10). La tendance géographique des populations de R. sylvatica des basses terres est la suivante: les femelles sont plus petites dans le nord, elles produisent des oeufs plus petits et un plus grand nombre d'oeufs/ponte que dans le sud (Herreid & Kinney 1967, Meeks & Nagel 1973, Berven 1982, Waldman 1982a). Les résultats de la présente étude pour R. sylvatica au Québec sont compatibles avec ce patron de variation. Il existe ainsi une corrélation négative entre le nombre d'oeufs/ponte et la taille des oeufs chez les populations de R. sylvatica des basses terres. Au Danemark, Jørgensen (1981) a établi une relation similaire pour Rana temporaria mais à l'intérieur d'une seule population de femelles de tailles variables.

Berven (1982) suggère que les avantages sélectifs des gros oeufs en altitude seraient d'augmenter la survie des oeufs et des larves, de réduire la période larvaire et d'augmenter la taille du corps à la métamorphose et à la première hibernation. Le gradient inverse des petites femelles et des petits oeufs dans les latitudes septentrionales résulterait des faibles avantages sélectifs des gros oeufs. Ainsi sous les latitudes septentrionales, les étangs se réchauffent rapidement, la productivité est élevée à l'éclosion et la compétition larvaire est faible (Berven 1982). Dans ces conditions, la sélection naturelle devrait favoriser une reproduction hâtive et une fécondité maximale, lesquelles sont atteintes par des femelles de petites tailles et des petits oeufs.

Selon Waldman (1982a), dans les amas de pontes de R. sylvatica, les pontes centrales contiennent un plus grand nombre d'oeufs/ponte

que les pontes périphériques (tableau 4,10). Compte tenu que le nombre d'oeufs/ponte est positivement en corrélation avec la taille du corps, il suggère que les pontes centrales sont déposées par les plus grosses femelles. Ainsi les femelles de tailles supérieures arrivent les premières dans les étangs, produisent de grosses pontes en amas et les femelles de tailles inférieures déposent par la suite des plus petites pontes à la périphérie de l'amas (Waldman 1982a). Les résultats obtenus lors d'un travail de fin d'étude (Gagnon 1981) tendraient à confirmer les hypothèses de Waldman; ainsi les nombres moyens d'oeufs/ponte ont été de 713 ± 183 ($N = 14$) et de 624 ± 119 ($N = 16$) pour les pontes centrales et périphériques respectivement. Toutefois, la différence n'est pas significative à l'intervalle de confiance 95%.

Ambystoma maculatum - A. maculatum peut déposer ses oeufs en une seule grosse masse ou en plusieurs pontes moins volumineuses (Bishop 1943). Ce phénomène expliquerait l'écart que montre un relevé de littérature (tableau 4,11) entre la fertilité moyenne estimée par le nombre d'oeufs par ponte (25-172) et celle obtenue par le décompte des oeufs ovariens (188-224). Shoop (1974) a quantifié le phénomène pour une population de salamandres du Massachusetts, soit 115 oeufs/ponte contre 224 oeufs ovariens. Wilbur (1972) note cependant qu'au Michigan, A. maculatum dépose tous ses oeufs en une seule ponte. Notre valeur moyenne de 106 oeufs/ponte obtenue pour les populations de la région de Trois-Rivières est compatible avec les résultats d'autres études nord-américaines (tableau 4,11), mais ne dit rien du nombre de masses d'oeufs produites par femelle, ni des facteurs qui peuvent induire cet éventuel

TABLEAU 4,11

Tableau synoptique des traits reproducteurs d'Ambystoma maculatum d'après un relevé de littérature.

Nombre d'oeufs par ponte		Diamètre de l'oeuf (mm)	Taille corporelle femelle (mm)	Lieu d'observation	Référence
Moyenne \pm é.-t.	Étendue				
106 \pm 35	33 - 175			Québec	Présente étude
76°	15 - 170			Québec	Leclair & Bourassa 1981
134 \pm 55	12 - 200			New York	Bishop 1941 (in 1)
25				New York	Wilson 1976
172		(0,0061 g)	(19,062 g)	Michigan	Wilbur 1977a
224 \pm 15*	92 - 328*			Massachusetts	Shoop 1974
115°	13 - 189				
182**	147 - 221*	2,12	98,3	Connecticut	Woodward 1982
223**	144 - 230*	2,05	97,0		
109 \pm 38	49 - 170			Virginie	1-Wood & Wilkinson 1952
104 \pm 4 ¹				Caroline	Harris 1980
67 \pm 5 ²				du Nord	
65 \pm 6 ³					
	12 - 256	2,5 - 3,0			Vial 1972

°Moyenne des données de l'auteur.

*Oeufs ovariens.

**Étang temporaire.

"Étang permanent.

¹Première vague de reproduction.²Deuxième vague de reproduction.³Troisième vague de reproduction.

fractionnement du frai en plusieurs pontes.

Harris (1980) a montré l'importance de la dimension temporelle de la reproduction en constatant que les femelles de grande taille pondraient bien avant (45 jrs) les petites femelles et déposaient un plus grand nombre d'oeufs/ponte que ces dernières. Mais la taille des femelles d'A. maculatum ne serait pas un indice sûr du nombre d'oeufs ovariens selon Shoop (1974). Pour Wilbur (1977a), la dimension spatiale importe: la taille de l'oeuf d'A. maculatum et le nombre d'oeufs/ponte seraient fonction des niveaux de compétition, de prédation et d'incertitude environnementale auxquels sont confrontés les oeufs et les larves. Woodward (1982) note ainsi que les femelles de longueurs corporelles similaires ont pondu des oeufs plus petits et en plus grand nombre dans un étang permanent que dans un étang temporaire. La question mériterait certainement un approfondissement.

Hyla crucifer - Nous ne connaissons pas la fertilité des rainettes crucifères de la région de Trois-Rivières puisque les oeufs sont répandus un à un dans les étangs et qu'aucune femelle n'a fait l'objet d'un décompte de ses oeufs ovariens. Wright & Wright (1949) indiquent toutefois des pontes de près d'un millier d'oeufs aux États-Unis alors que Lorain (1984) a observé, au Kansas, une femelle gravide de 30 mm qui, placée sous conditions expérimentales, a pondu 702 oeufs. Au New Jersey, la fertilité moyenne des femelles d'H. crucifer (N = 19) a été quantifiée à 414,9 oeufs/femelle (é.-t. = 85,96) et la taille moyenne des oeufs à 1,515 g (é.-t. = 0,194) (Morin 1986). Collins (1975) montre

en fait que la fertilité des femelles H. crucifer est positivement reliée à leur taille corporelle. Son étude, réalisée à partir de 51 femelles accouplées en laboratoire au Michigan, révèle des pontes moyennes de 405 oeufs (é.-t. = 22) chez des spécimens d'une longueur moyenne de 23,8 mm; la taille des oeufs (1,21 mm) ne serait pas en relation avec celle des femelles. À cet effet, Crump (1984) note chez une population d'H. crucifer une variation importante du diamètre des oeufs (de 1,08 à 1,48 mm), variation manifeste même à l'intérieur d'une ponte (écart de 0,24 mm) et que l'auteur interprète comme une tactique de reproduction adaptée aux habitats imprévisibles. À l'éclosion des oeufs d'H. crucifer, la production de têtards de tailles variables pourrait augmenter la probabilité que même sous les pires conditions quelques têtards survivent.

Bufo americanus - La fertilité de B. americanus est de beaucoup supérieure à celle des autres espèces étudiées; une ponte pourrait contenir jusqu'à plus de 20000 oeufs (tableau 4,12). La fertilité moyenne oscille cependant entre 3000 et 6000 oeufs/ponte. Malgré la faible taille de l'échantillon (N = 3), la valeur moyenne de 4191 oeufs/ponte obtenue pour B. americanus dans la Basse Mauricie est donc compatible avec ces données de littérature. Comme chez R. sylvatica, le nombre d'oeufs par ponte de B. americanus augmente avec la taille de la femelle (Brockelman 1968, Collins 1975, Kruse 1981); il en est de même pour la grosseur de l'oeuf (Collins 1975).

TABLEAU 4,12

Tableau synoptique des traits reproducteurs de Bufo americanus d'après un relevé de littérature.

Nombre d'oeufs par ponte		Diamètre de l'oeuf (mm)	Taille corporelle femelle (mm)	Lieu d'observation	Référence
Moyenne \pm é.-t.	Étendue				
4191 \pm 669	3550 - 4884			Québec	Présente étude
4475			66,4	Michigan	Brockelman 1968-69
3196 \pm 294		1,71	66,1	Michigan	Collins 1975
5673*	2792 - 13542		80,1	Illinois	Kruse 1981
4899*	1438 - 11056			Illinois	Kruse & Mounce 1982
	2000 - 20603	1,0 - 2,0			Brown 1972
	4000 - 20000	1,0 - 1,4			Wright & Wright 1949

*Moyenne des données de l'auteur.

4.7.4 Succès de fécondation

L'absence de fécondation est une première cause probable de mortalité des oeufs chez les Amphibiens (Kramer 1978, Kusano 1980, Leclair & Bourassa 1981, Seigel 1983). Cependant, le succès de fécondation des oeufs de R. sylvatica dans la Basse Mauricie est très élevé (99,6%) et se rapproche des valeurs fournies par Moore (1939), Herreid & Kinney (1966-1967) et Waldman (1982a) pour cette espèce (> 90%, 86,7% et 98,9% respectivement). D'une façon générale, la fécondation naturelle des oeufs d'Anoures est une opération bien réussie (90% de succès et plus; tableau 4,13) et ne constitue pas un facteur important de mortalité. Le succès de fécondation des oeufs de R. sylvatica peut diminuer aux basses températures ou lorsque les mâles s'accouplent successivement avec différentes femelles (Herreid & Kinney 1966, 1967, Smith-Gill & Berven 1980), mais ce ne serait pas le cas chez B. americanus malgré ses accouplements multiples (Kruse & Mounce 1982). Chez les Urodèles, aucune étude, à ma connaissance, n'a jusqu'à ce jour quantifié le succès de fécondation, mais rappelons que la fécondation est interne dans ce groupe d'Amphibiens. Rien n'indique également que l'importance numérique des oeufs dans une ponte puisse affecter le succès de fécondation.

4.7.5 Viabilité embryonnaire

D'après un relevé de littérature, la viabilité naturelle des Amphibiens à l'état embryonnaire est relativement variable (0 à 98,9%;

TABLEAU 4,13

Tableau synoptique du succès de fécondation (%) des oeufs d'Anoures d'après un relevé de littérature.

Espèces d'Anoures	Nb. moyen oeufs/ponte	Succès de fécondation	Lieu d'observation	Référence
<u>Pseudophryne spp.</u>	70 - 90	98 - 100	Australie	Woodruff 1976
<u>Bufo americanus</u>	5673*	94,3*	Illinois	Kruse 1981
	4899*	90,2*	Illinois	Kruse & Mounce 1982
<u>Rana palustris</u>		>90	New York	Moore 1939
<u>R. pipiens</u>		>90		
<u>R. sylvatica</u>		>90		
	778	86,7	Alaska	Herreid & Kinney 1966-67
	823' - 1153°	98,9	New York	Waldman 1982a
	661	99,6	Québec	Présente étude
<u>Polypedates leucomystax</u>	225	100	Malaysia	Yorke 1983

*Moyenne des données de l'auteur.

°Pontes centrales dans les amas.

'Pontes périphériques dans les amas.

tableau 4,14). Toutefois, cette viabilité est généralement élevée (60%), mais surviennent des facteurs biotiques et abiotiques contraignants (cf. Section 4.6.7). Les valeurs spécifiques obtenues dans la présente étude sont compatibles avec l'étendue des données de littérature. La survie des pontes de B. americanus (96%) et de R. clamitans (98%) était légèrement supérieure à celle de R. sylvatica (72%) à l'étang de la Sablière et beaucoup plus grande que celles d'A. maculatum (9%) et de R. sylvatica (0%) à l'étang Clair.

La variabilité de la survie des pontes d'Amphibiens est fonction de la phénologie de la reproduction et des conditions abiotiques et biotiques de l'étang au moment de la fraie. Malgré la faible survie moyenne (9%) des oeufs d'A. maculatum à l'étang Clair, 3 pontes tardives présentaient à l'éclosion une viabilité d'environ 80%. En Caroline du Nord, Harris (1980) a également observé une survie différentielle entre les pontes hâtives (33%) et les pontes tardives (>92%) d'A. maculatum. Il estime que cette survie différentielle résulte de l'action de facteurs abiotiques, alors que dans la présente étude, elle est attribuable à l'action de la prédation. Dans les amas de pontes de R. sylvatica, Waldman (1982a) a démontré que la viabilité embryonnaire variait selon la localisation des pontes à l'intérieur de l'amas. La survie des pontes centrales (86,3%) était significativement supérieure à celle des pontes périphériques (41,6%). Il attribue cette survie différentielle à la différence thermique qui existe entre les pontes centrales et les pontes périphériques. Les résultats obtenus lors d'un travail de fin d'étude (Gagnon 1981) n'indiquent toutefois aucune différence signifi-

TABLEAU 4,14

Tableau synoptique de la viabilité embryonnaire des Amphibiens d'après un relevé de littérature.

Espèces d'Amphibiens	Nb. moyen oeufs/ponte	Viabilité (%)	Lieu d'observation	Référence
ANURA				
Microhylidae				
<u>Glyphoglossus molossus</u>		94,0-95,0	Thaïlande	Heyer 1973
<u>Microhyla heymonsi</u>		92,0-96,0		
<u>M. ornata</u>		50,0		
Leptodactylidae				
<u>Pseudophryne spp.</u>	70-90	93,3-98,9	Australie	Woodruff 1976
Bufonidae				
<u>Bufo americanus</u>	4475	75,0	Michigan	Brockelman 1968
	4191	96,0	Québec	Présente étude
Hylidae				
<u>Pseudacris triseriata</u>	57-81	37,7-87,4	Minnesota	Kramer 1978
Centrolenidae				
<u>Centrolenia fleischmanni</u>	27	61,0-71,0	Panama	Greer & Wells 1980
Ranidae				
<u>Rana aurora</u>	680	90,0	Colombie Brit.	Licht 1974
<u>R. catesbeiana</u>		57,4	Michigan	Howard 1978
<u>R. clamitans</u>		98,0	Québec	Présente étude
<u>R. pretiosa</u>	643	70,0	Colombie Brit.	Licht 1974
<u>R. sylvatica</u>	778	82,7	Alaska	Herreid & Kinney 1966-67
	638	93,9	Québec	Gagnon 1981
	1153°	86,3	New York	Waldman 1982a
	823"	41,6		
	272-367*	92,5-96,6	New Jersey	Seigel 1983
	661	72,0	Québec	Présente étude
		0,0		
Rhacophoridae				
<u>Polypedates leucomystax</u>	225	66,0	Malaysia	York 1983
URODELA				
Hynobiidae				
<u>Hynobius nebulosus tokyoensis</u>	27-33	73,3-92,4	Japon	Kusano 1980
Ambystomatidae				
<u>Ambystoma jeffersonianum</u>	19	71,0	New York	Wilson 1976
<u>A. maculatum</u>	115*	13,5-33,1	Massachusetts	Shoop 1974
	25	71,5	New York	Wilson 1976
	104 ¹	23,0	Caroline du Nord	Harris 1980
	67 ²	93,0		
	65 ³	98,0		
	76*	92,0	Québec	Leclair & Bourassa 1981
		0,0-30,0		
	106	9,0	Québec	Présente étude
<u>A. t. tigrinum</u>	43-47	19,0-59,0	New Jersey	Anderson et al. 1971

*Moyenne des données de l'auteur.

°Pontes centrales dans les amas.

"Pontes périphériques dans les amas.

¹Première vague de reproduction.²Deuxième vague de reproduction.³Troisième vague de reproduction.

tive entre la survie des pontes centrales (93,8%) et des pontes périphériques (91,4%) chez R. sylvatica.

4.7.6 Principaux facteurs de mortalité embryonnaire

4.7.6.1 Dimensions spatiales

Au printemps 1981, le nombre total de pontes d'Amphibiens déposées à l'étang Clair (N = 144) était le double de celui de l'étang de la Sablière (N = 71). À l'étang Clair, le frai d'A. maculatum était principalement constitué d'un amas de 53 pontes disposées parfois sur 3 épaisseurs et sous une vingtaine de cm d'eau, alors que 18 autres pontes étaient plus isolées les unes des autres (cf. fig. 4,1). Les pontes de R. sylvatica étaient toutes regroupées en un amas, sur 2 à 4 couches d'épaisseur près de la surface de l'eau, au sein des étangs Clair (N = 70) et de la Sablière (N = 48). À l'étang de la Sablière, les 23 pontes de B. americanus étaient distribuées d'une façon assez homogène et déposées sous une quinzaine de cm d'eau. À l'étang Clair, cependant, les 2 pontes de Bufo étaient enroulées à une même tige de Typha sous quelques cm d'eau. L'unique ponte de R. clamitans recensée plus tardivement en saison à l'étang Clair était ancrée près de la surface à une tige de Typha. En milieu naturel, les oeufs d'H. crucifer ne sont pas déposés en amas, mais plutôt dispersés un à un dans les étangs.

Dans les amas de pontes de R. sylvatica, Waldman (1982a) a démontré que la survie des pontes centrales était significativement

supérieure à celle des pontes périphériques. Il attribue cette survie différentielle à la différence thermique qui existe entre les pontes centrales et périphériques (cf. Section 4.7.2). Toutefois, sous certaines conditions environnementales (e.g. lorsque les températures sont supérieures aux normales saisonnières), l'agrégation des pontes peut réduire la survie des pontes centrales à cause d'un stress thermique, d'une carence en oxygène, ou d'une augmentation du taux d'infestation fongique (Waldman 1982a). Des amas importants peuvent aussi engendrer une carence en oxygène (Licht 1974) ou augmenter la vulnérabilité des pontes à la prédation (cf. Section 4.7.6.3). Dans les étangs à l'étude, les pontes centrales de R. sylvatica et d'A. maculatum au sein des amas communs ne présentaient aucune évidence d'une carence en oxygène. L'agrégation des pontes a toutefois favorisé la prédation des larves du Diptère Chironomidé Parachironomus sp. sur les oeufs d'Ambystoma et de Rana.

Chez les Amphibiens, on peut également relever une survie différentielle entre les pontes déposées à la surface des étangs et celles déposées en profondeur. Les pontes d'Amphibiens déposées près de la surface des étangs peuvent subir une déshydratation (Herreid & Kinney 1967, Hine et al. 1981, Seigel 1983, Yorke 1983, Petranka 1984) ou être prises dans une couche de glace (Collins 1975, Heyer 1976, Seale 1982, Waldman 1982a, Seigel 1983). Ces facteurs physiques de mortalité embryonnaire agissent généralement à la suite d'une diminution du niveau de l'étang et leurs effets relatifs sont quantifiés dans très peu d'études. Chez les pontes de R. sylvatica à l'étang Clair, une mortali-

té embryonnaire d'environ 20% résulterait de la pression mécanique de la glace. Dans le cas de la déshydratation des pontes d'Amphibiens dont font part Hine et al. (1981), il appert que chez les pontes de R. sylvatica déposées à la surface des étangs approximativement 15 à 20% des oeufs ont péri par déshydratation. Quant aux pontes de R. sylvatica recensées dans un étang près du Parc du Mont-Tremblant, la déshydratation serait responsable de la perte de 14% des oeufs (Gascon & Planas 1986). Au printemps 1981, aucun cas de déshydratation des pontes d'Amphibiens n'a été observé aux étangs Clair et de la Sablière.

Les pontes d'Amphibiens déposées à une profondeur d'eau supérieure à 30 cm peuvent toutefois subir l'action néfaste des facteurs liés à la profondeur (Guyétant 1966, Herreid & Kinney 1966, 1967). Guyétant (1966) note que dans les amas importants de pontes de Rana temporaria, la plupart des embryons situés sous l'amas et à une profondeur supérieure à 30 cm n'évoluent pas normalement et une forte mortalité réduit la viabilité embryonnaire. Ces embryons ont également des dates d'éclosion et de métamorphose retardées par rapport à celles des oeufs de surface. Il suppose que les causes d'un tel retardement sont : une température peu élevée et régulière, une luminosité affaiblie et une oxygénation insuffisante.

Herreid & Kinney (1966, 1967) observent que des oeufs de R. sylvatica placés à une profondeur de 30 cm ou plus se développent plus lentement et présentent une plus grande mortalité que des oeufs placés à une profondeur inférieure. La réduction du taux de développement et

l'augmentation de la mortalité embryonnaire peuvent résulter de l'action de plusieurs facteurs qui varient avec la profondeur. Ces facteurs sont: la réduction de la tension d'oxygène résultant de la décomposition de la matière organique au fond de l'étang, l'augmentation de l'envasement de la gangue gênant la diffusion, la diminution de la température et l'augmentation de la pression. Dans notre étude, il est peu probable qu'une action néfaste liée à la profondeur ait agi sur la viabilité embryonnaire puisque les pontes d'Amphibiens ont été déposées à une profondeur inférieure à 30 cm.

4.7.6.2 Dimensions temporelles

La survie des pontes d'Amphibiens est également fonction de la phénologie de la reproduction, i.e., des conditions abiotiques et biotiques de l'étang au moment de la fraie et tout au long de l'embryogénèse. Malgré la faible survie moyenne des oeufs d'A. maculatum (9%) à l'étang Clair, 3 pontes tardives présentaient à l'éclosion une viabilité d'environ 80%. Harris (1980) a également observé une survie différentielle entre les pontes hâtives (23%) et les pontes tardives (> 93%) d'A. maculatum. Il estime que cette survie différentielle résulte de l'action combinée d'une carence en oxygène et des basses températures de l'eau, alors que la présente étude, elle est attribuable à l'action de la prédation.

Les oeufs d'Amphibiens peuvent périr lorsqu'ils sont exposés à des températures hors des limites de tolérance thermique (Collins 1975, Zweifel 1977, Harris 1980, Kusano 1980, Waldman 1982a). Dans les étangs, la température quotidienne moyenne s'accroît normalement avec le temps. R. sylvatica étant une espèce à reproduction printanière; ses embryons sont mieux adaptés aux basses températures (2,0 à 22,0°C, Pollister & Moore 1937; 2,5 à 24,0°C, Moore 1939) qu'aux températures plus élevées. Selon Herreid & Kinney (1966), les limites de température permettant au moins 50% de survie des oeufs de R. sylvatica sont de 6,0 et de 24,0°C. La gelée des eaux au-dessus des pontes de R. sylvatica, pour une brève période, ne semble pas avoir d'effet dommageable sur le développement embryonnaire. Ainsi, après la fonte de la couche de glace, les embryons se développent normalement (Moore 1939), à l'exception de ceux qui ont gelé à la surface (Seale 1982, Présente étude).

A. maculatum est aussi une espèce à reproduction printanière. Ses embryons se développent normalement lorsque la température de l'eau se situe entre 10,0 et 25,0°C (Pough & Wilson 1977); à 5,0°C les embryons atteignent le stade de développement 31 de Harrison (in Porter 1972), mais l'éclosion n'a pas lieu. Si ces embryons sont par la suite placés à une température supérieure, il y a éclosion après quelques jours. B. americanus et R. clamitans fraient plus tardivement, soit à la mi-mai et à la mi-juin respectivement. Les embryons de ces espèces sont ainsi mieux adaptés aux températures élevées qu'aux basses températures. Selon Volpe (1953), la différenciation des embryons de B. americanus se produit sous des températures de 12,5 à 29,1°C. Dans le cas

des limites de tolérance thermique des embryons de R. clamitans dont fait part Moore (1940), elles seraient de 11,0 et de 35,0°C.

À l'étang de la Sablière, la différenciation des embryons de R. sylvatica et de B. americanus s'est réalisée sous des températures fluctuant entre 3,0 et 18,0°C et entre 4,0 et 24,0°C respectivement. Ces températures sont conformes aux limites de tolérance thermique chez Rana et un peu au-dessous des températures idéales pour Bufo. À l'étang Clair, les températures minimale et maximale enregistrées au cours de l'embryogénèse d'A. maculatum (5,0 - 20,0°C), de B. americanus (14,0 - 20,0°C), de R. clamitans (14,0 - 23,0°C) et de R. sylvatica (4,0 - 11,0°C) se situent entre les limites spécifiques de tolérance thermique. Compte tenu de ces considérations, de la viabilité embryonnaire et des facteurs de mortalité observés, la température de l'eau ne serait pas un facteur important de mortalité embryonnaire chez les espèces à l'étude. Dans le cas d'H. crucifer, sa période de fraie était étalée dans le temps et ses embryons pourraient avoir supporté des températures variant entre 1,0 et 35,0°C selon la date à laquelle ses oeufs ont été déposés dans les étangs. Je ne dispose d'aucune étude rapportant les limites de tolérance thermique des embryons d'H. crucifer. De plus, en milieu naturel, la dispersion spatiale des oeufs d'Hyla ne permet aucune évaluation de la viabilité embryonnaire. Il m'est ainsi impossible de déterminer si les embryons d'Hyla aient pu souffrir de l'action néfaste de température hors des limites de tolérance.

Dans les étangs temporaires, la concentration en oxygène dissous diminue normalement avec le temps. Une carence en oxygène dissous peut entraîner une mortalité chez les oeufs d'Amphibiens (Licht 1971, Guyétant 1976, Harris 1980, Waldman 1982a). Ce facteur de mortalité est observé principalement dans les milieux pauvres en oxygène. Les espèces les plus susceptibles d'être affectées par ce facteur de mortalité sont celles dont le frai est tardif (e.g. R. clamitans) ou celles dont les pontes printanières sont accumulées en des amas trop considérables (Licht 1971, Waldman 1982a). Dans notre étude, les pontes centrales de R. sylvatica et d'A. maculatum au sein des amas communs et les pontes tardives de B. americanus et de R. clamitans ne présentaient aucune évidence d'une carence en oxygène. De plus, l'abondance et la diversité des organismes aquatiques invertébrés et vertébrés (larves d'Amphibiens) observés dans les étangs à l'étude permettent de supposer qu'ils ne sont pas des milieux pauvres en oxygène dissous.

Les variations temporelles des conditions physio-chimiques dans les étangs peuvent entraîner des effets sur la survie embryonnaire des Amphibiens. Les oeufs d'Amphibiens peuvent ainsi souffrir de l'action néfaste de pH hors des limites de tolérance (Pough 1976, Neilsen et al. 1977, Pough & Wilson 1977, Pierce et al. 1984, Gascon & Planas 1986). Selon les études disponibles, les embryons de R. sylvatica sont relativement tolérants à l'acidité. Les expériences de laboratoire réalisées par Pough & Wilson (donnée inédite, in Pough 1976) ont démontré que les embryons de R. sylvatica peuvent tolérer des pH aussi bas que 4,0. Tome & Pough (1982) notent qu'environ 90% des embryons de Rana

survivent à un pH de 4,0 alors que la survie de ces embryons est approximativement 5,5% à un pH de 3,5. Dans une dizaine d'étangs près du Parc du Mont-Tremblant, Gascon & Planas (1986) observent que la survie des embryons de R. sylvatica était de 80% et plus à des pH de 6,6 à 4,5. Cette survie a toutefois chuté à 47% dans un étang de pH 3,4 et était de 58% dans un étang de pH 4,8. Selon Karns (1983), le succès d'éclosion des oeufs d'une population de R. sylvatica, frayant dans des milieux très acides du nord du Minnesota, était de 94% à un pH de 4,0 et chutait à 0% à un pH de 3,5. Toutefois, chez une population plus méridionale et échantillonnée dans un marais moins acide seulement 72% des embryons de Rana ont survécu à un pH de 4,0. Pierce et al. (1984) ont évalué le succès d'éclosion des oeufs de R. sylvatica incubés dans des solutions dont le pH variait de 7,6 à 2,0. Leur étude révèle que le succès d'éclosion de ces oeufs était élevé (71,7 à 82,6%) et non significativement différent dans des solutions de pH 7,6 à 4,0. La survie des oeufs de Rana a toutefois chuté à 20% dans les solutions de pH 3,75 et moins de 1% des embryons ont survécu à un pH de 3,50.

Contrairement à R. sylvatica, la tolérance des embryons d'A. maculatum à l'acidité est relativement limitée et non constante d'une population à l'autre. Dans une série d'étangs de l'état de New York, Pough (1976) observe que la survie des embryons d'A. maculatum était supérieure à 98% à des pH de 6,0 et de 7,0. Cette survie a chuté à 56% dans un étang de pH de 5,5 et était inférieure à 35% dans deux étangs de pH 5,0 et 4,5. Le succès d'éclosion pour A. maculatum varie de 77,1% lorsque ces oeufs se développent dans un étang dont le pH voisine la

neutralité à 0,0% lorsqu'ils sont déposés dans un étang de pH 4,6 (Neilson et al. 1977). Pough & Wilson (1977) suggèrent que les oeufs d'A. maculatum tolèrent des pH de 6 à 10 et que les plus grands succès d'éclosion (>90%) se situent à des pH de 7 à 9. En laboratoire et en milieu naturel, de grandes variations dans la sensibilité des embryons à l'acidité sont observées chez A. maculatum (Pough 1976, Neilsen et al. 1977, Pough & Wilson 1977). Ces variations dans la sensibilité des embryons à l'acidité pourraient résulter de différences génétiques entre les individus et les populations d'A. maculatum (Pough 1976) et dépendre du pouvoir tampon des étangs.

Le pH de l'eau des étangs Clair et de la Sablière a été mesuré à intervalle irrégulier du mois de mai au mois d'août 1981. Le pH moyen variait de 6,5 à 7,3 à l'étang de la Sablière et de 5,4 à 5,9 à l'étang Clair. Les variations de la valeur du pH tout au long de l'étude sont ainsi relativement faibles. Compte tenu des limites de tolérance, des pourcentages de viabilité embryonnaire et des facteurs de mortalité observés, il ne semble pas que le pH soit un facteur important de mortalité embryonnaire chez les espèces à l'étude.

4.7.6.3 Prédation: susceptibilité des pontes

Il est établi qu'une grande variété d'organismes exercent une prédation sur les oeufs d'Amphibiens, l'attaque pouvant venir aussi bien de prédateurs invertébrés que de vertébrés (Gagnon 1981). Parmi les

invertébrés, citons les larves de Trichoptères (Murphy 1961, Dalrymple 1970, Anderson et al. 1971, Wilson 1976, Leclair & Bourassa 1981) et les larves de Diptères de diverses familles (Calliphoridés, Yorke 1983; Chironomidés, Kramer 1978, Villa 1980, Leclair et al. 1983; Drosophilidés, Villa 1977, Greer & Well 1980; Ephrydridés, Bockermann 1957; Phoridés, Villa & Townsend 1983), et les sangsues (Cory & Manion 1953, Cargo 1960, Brockelman 1968, Licht 1974, Howard 1978). Les prédateurs vertébrés sont des têtards d'Anoures (Heusser 1970, Ehrlich 1979, Kluge 1981, Yorke 1983), des formes larvaires ou adultes d'Urodèles (Calef 1973, Walters 1975, Thompson et al. 1980, Wilbur et al. 1983, Morin 1983, 1986) et des poissons (Licht 1969). Des gallinules sont également notées comme prédateurs d'oeufs d'Amphibiens (Savage 1961, in Licht 1969). On connaît toutefois peu de chose de la fréquence naturelle d'association de ces organismes avec les pontes d'Amphibiens et leur impact sur la survie des oeufs.

L'étude en laboratoire des relations trophiques entre les pontes d'Amphibiens et les larves d'Insectes a permis de quantifier l'action dommageable de ces larves sur les pontes d'Amphibiens. La mortalité embryonnaire enregistrée lors de cette étude n'est pas nécessairement attribuable à la prédation directe, mais peut résulter de l'action mécanique des cases de Trichoptères, d'intoxication, et de microorganismes pathogènes entraînés dans le sillage des larves d'Insectes. Le taux de destruction ou de consommation d'une larve du Trichoptère B. crotchii a été quantifié à 10,8 oeufs de grenouille/48 hres et à 2,8 oeufs de salamandre/48 hres. Une larve du Trichoptère Limnephilus sp. et du Diptère

Parachironomus sp. entraînerait la perte d'environ 3 oeufs de grenouille/48 hres. Les dommages causés par ces larves d'Insectes prises individuellement aux pontes de ces Amphibiens sont faibles (mortalité <5%), mais les dommages peuvent être plus importants si l'association persiste au cours de l'embryogénèse (théorique) ou s'il y a concentration de plusieurs Trichoptères dans la même ponte (Murphy 1961). Les larves de Diptères Chironomidés font toutefois beaucoup de dommages à ces pontes tel que démontré ici et par Leclair & Bourassa (1981), de même que d'autres Diptères. Les larves du Diptère Ephrydridé Gastrop niger, qui infestent les pontes de Physalaemus cuvieri détruisent normalement tous les embryons (Bockermann 1957). Villa (1977) constate que les larves de Drosophiles du genre Zygothricha qui se développent dans les pontes aériennes de Centrolenella fleishmanni détruisent habituellement 25 à 60% des embryons. Ils notent que 37% des pontes infestées présentaient une mortalité de 100%. Dans le cas de la prédation des larves du Phoridé Megaselia scalaris sur les oeufs d'Eleutherodactylus coqui dont font part Villa & Townsend (1983), il appert que chez les pontes attaquées (1,5%) tous les embryons ont été détruits.

Les dommages causés par les larves d'Insectes aux pontes d'Amphibiens dépendent toutefois de la susceptibilité des pontes à la prédation, i.e., des facteurs limitatifs à la prédation. On peut en définitive faire ressortir 5 facteurs qui limitent la prédation des larves d'Insectes sur les oeufs d'Amphibiens soit: 1- la morphologie du prédateur, 2- l'épaisseur de la gangue ovulaire des pontes, 3- le nombre d'attaquants par ponte, 4- la coïncidence phénologique entre les inter-

venants, et 5- la distribution spatiale des pontes.

Morphologie du prédateur - La morphologie du prédateur, notamment de la case larvaire des Trichoptères, peut réduire l'habileté prédatrice. Les Trichoptères qui possèdent une case larvaire complexe (e.g. Limnephilus sp.) sont pratiquement incapables de pénétrer avec leurs cases à l'intérieur des pontes de R. sylvatica, alors que ceux munis d'un fourreau cylindrique et allongé (e.g. B. crotchi) peuvent pénétrer avec ce dernier en profondeur dans les pontes. Le taux moyen de destruction des oeufs de Rana par une larve de Limnephilus sp. (3,0 oeufs/48 hres) est ainsi inférieur à celui d'une larve de B. crotchi (10,8 oeufs/48 hres).

Gangue ovulaire - La gangue ovulaire des pontes d'A. maculatum est plus épaisse que celle de R. sylvatica réduisant ainsi la susceptibilité des oeufs d'Ambystoma à la prédation. Les espèces de Trichoptères (e.g. B. crotchi), qui munies de leurs cases pénètrent habituellement en profondeur dans les pontes de Rana, réalisent difficilement cet exploit avec les pontes d'Ambystoma. Ces larves se creusent un chemin dans les pontes d'Ambystoma et les cases sont en saillies à la surface avec le tiers antérieur de la case à l'intérieur des pontes. Les effets dommageables d'une larve de B. crotchi sur les oeufs d'Amphibiens sont ainsi moins importants chez une ponte d'A. maculatum (\bar{X} = 2,8 oeufs morts/48 hres) que chez une ponte de R. sylvatica (\bar{X} = 10,8 oeufs morts/48 hres). Murphy (1961) constate que les cases larvaires des Trichoptères du genre Ptilostomis ne pénètrent pas dans les pontes

d'A. maculatum, mais font saillies à la surface. Dalrymple (1970) a observé des larves de Ptilostomis sp. s'alimentant sur des oeufs d'A. t. tigrinum, la tête et le tiers antérieur de leurs cases étaient à l'intérieur des pontes. Les observations de Murphy et de Dalrymple sont similaires à celles réalisées dans la présente étude.

Selon Salthe & Mecham (1974, in Jégo et al. 1980), les gangues ovulaires des pontes d'Amphibiens, par leur consistance coriace, élastique ou gluante selon le cas, peuvent jouer un important rôle dissuasif vis-à-vis certains prédateurs ou parasites. Les résultats de la présente étude suggère que le rôle anti-prédateur de cette gangue est beaucoup plus effectif chez les pontes d'A. maculatum que chez celles de R. sylvatica. En laboratoire, Ward & Sexton (1981) ont constaté l'impuissance de certains organismes vertébrés et invertébrés à pénétrer la gangue ovulaire des pontes d'A. maculatum. Ils admettent ne pas connaître le mécanisme réel par lequel la gangue joue son rôle anti-prédateur. Toutefois, ils suggèrent qu'un goût désagréable, une interférence mécanique dans l'opération du mécanisme d'alimentation du prédateur, ou un faible retour d'énergie versus la quantité de matériel consommé sont des possibilités logiques. Les effets dommageables d'une larve de Banksiola sont beaucoup plus importants chez une ponte de R. sylvatica que chez une ponte d'A. maculatum. Ce qui supporte les assertions que l'épaisse gangue ovulaire des pontes d'A. maculatum joue un rôle anti-prédateur. Une telle protection est essentielle à la survie embryonnaire puisque les pontes d'A. maculatum contiennent seulement une centaine d'oeufs et sont exposées à la prédation pour un laps de temps considérable (40 jrs en 1981).

Nombre d'attaquants - À l'étang Clair en 1981, la pression de prédation des larves de Parachironomus sp. (au-delà de 1000 larves/pontes) était supérieure à celle des larves de Trichoptères (0 à 3 larves/ponte). En laboratoire, le taux moyen de destruction des oeufs de R. sylvatica par une larve de Parachironomus a été quantifié à 2,8 oeufs/48 hres. Si l'on considère qu'une ponte de Rana contient en moyenne 660,9 oeufs et qu'un nombre maximal de 1096 larves de Chironomes a été extrait d'une ponte, on conçoit facilement que la mortalité des pontes de R. sylvatica à l'étang Clair ait été totale en 1981. La faible viabilité moyenne (9%) des pontes d'A. maculatum en cet étang en 1981 est également facilement admissible. Une ponte moyenne d'Ambystoma contient 106,0 oeufs, alors qu'un nombre maximal de 202 larves de Parachironomus a été retiré d'une ponte.

Coïncidence phénologique - L'association des larves d'Insectes (Diptères et Trichoptères) avec les pontes d'Amphibiens est possible seulement lorsqu'il y a coïncidence phénologique. La période embryonnaire étant de 40 jours chez A. maculatum et de 12 jours chez R. sylvatica, la probabilité de prédation sur les oeufs d'Ambystoma était ainsi supérieure à celle de Rana. En effet, dans les étangs à l'étude, la durée de l'association entre les larves d'Insectes et les pontes d'Ambystoma (Chironomes 35 jrs; Trichoptères 23 jrs) était supérieure à celle de Rana (Chironomes 16 jrs; Trichoptères 8 jrs). Selon la littérature disponible, les larves d'Insectes sont ainsi plus fréquemment associées aux pontes de salamandres, notamment celles du genre Ambystoma. Dans un étang de l'état de New York, Wilson (1976) a observé que

les larves de Trichoptères (non identifiées) sont associées à 13% des pontes d'A. maculatum et d'A. jeffersonianum. Un travail de fin d'étude réalisé dans 3 étangs de la région de St-Mathieu du Parc a révélé que la fréquence d'association des larves d'Insectes avec les pontes de R. sylvatica était de 69,6% dans le cas de Diptères Chironomidés (non identifiés) et de 21,7% dans le cas du Trichoptère Arctopora pulchella (Gagnon 1981). La fréquence maximale d'association des larves de Trichoptères des genres Banksiola et Limnephilus avec les pontes d'A. maculatum à l'étang Clair et avec celles de R. sylvatica à l'étang de la Sablière a été évaluée à environ 35%. À l'étang Clair en 1981, la fréquence d'association des larves du Diptère Chironomidé Parachironomus sp. avec les pontes d'Ambystoma et de Rana était de 100%, alors qu'à l'étang de la Sablière, on relevait la présence sporadique de ces larves dans les pontes de Rana. Aux printemps 1980 et 1982, à l'étang Clair, les larves de Parachironomus infestaient uniquement les pontes d'Ambystoma (Leclair & Bourassa 1981, Leclair et al. 1983). La fréquence d'association des larves d'Insectes avec les pontes d'Amphibiens est ainsi hautement variable. Les fréquences observées et celles rapportées en littérature sont peu comparables et démontrent l'importance de la coïncidence phénologique.

Les pontes de R. sylvatica et d'A. maculatum ont été déposées tôt au printemps 1981 (5-16 avril) en raison des températures clémentes, mais près de 20 jours plus tard en 1982 (26 avril - 3 mai) lors de températures saisonnières. En 1982, on note aucune coïncidence phénologique évidente entre le cycle de développement larvaire des Insectes et la

période embryonnaire de R. sylvatica. Ainsi bien que les pontes de Rana soient disponibles, aucune larve de Chironomes n'a été observée dans l'une de ces pontes, alors qu'on relève seulement quelques rares cas d'association avec les larves de Trichoptères. Au moment de la fraie de R. sylvatica (26 - 29 avril 1982), la taille des larves de Trichoptères observées était de 2 à 3 fois inférieure à celle des larves utilisées lors de l'étude des relations trophiques. Or, selon McCafferty (1981), les larves de quelques espèces de Trichoptères, dont le genre Banksiola, sont principalement herbivores dans les premiers stades de développement larvaire, alors qu'elles sont prédatrices par la suite. Cette considération pourrait élucider en partie les divergences annuelles observées dans l'association des larves de Trichoptères avec les pontes d'Amphibiens. Quant aux larves du Chironome Parachironomus sp., elles sont apparues dans les pontes d'A. maculatum 2 à 3 jours avant l'éclosion massive des oeufs de R. sylvatica.

Il est très évident que les larves d'Insectes s'associent plus fréquemment avec les pontes de salamandres. Toutefois, en laboratoire, les larves de B. crotchi sélectionnaient indifféremment les pontes d'A. maculatum ou de R. sylvatica. La divergence observée entre les résultats obtenus en laboratoire et ceux relevés en milieu naturel résulterait également de la coïncidence phénologique.

Distribution spatiale - L'agrégation des pontes d'Amphibiens crée un microhabitat favorable au développement de nombreux organismes aquatiques (cf. Section 4.7.7). La température au sein des amas de pon-

tes peut aussi s'élever à plus de 6°C au-dessus de la température de l'eau environnante (cf. Section 4.7.2). C'est un avantage thermique que les organismes aquatiques peuvent rechercher. L'attrait des amas de pontes d'Amphibiens pour ces organismes est parfois bien évident en milieu naturel. À l'étang Long, voisin de l'étang de la Sablière, la densité des larves du Trichoptère Limnephilus sp. à la périphérie d'un amas de pontes de R. sylvatica a été évaluée, au moyen de biocénomètres, à 320 larves/m², alors que cette valeur était de moitié à 3 m de l'amas. À l'étang Clair en 1981, la désintégration des pontes de R. sylvatica, au cours de la 4^e semaine d'avril, a entraîné une migration massive des larves du Diptère Chironomidé Parachironomus sp. vers les pontes d'A. maculatum. De plus, lors d'infestation sévère des pontes d'Amphibiens par des organismes prédateurs, le dépôt des pontes en amas commun peut conduire à la perte totale des pontes déposées annuellement dans un étang (e.g. pontes de R. sylvatica à l'étang Clair).

4.7.7 Les pontes d'Amphibiens, un microhabitat

4.7.7.1 La ponte en tant que microhabitat

De nombreux rapports scientifiques signalent la présence d'organismes invertébrés dans les pontes d'Amphibiens; la majorité d'entre eux concerne des pontes d'Anoures (voir Villa, 1980, pour une révision de la littérature). La relation n'est pas strictement à caractère trophique puisque les pontes d'Amphibiens constituent un microhabitat où

les organismes invertébrés peuvent obtenir une protection contre la prédation, un milieu tampon face aux conditions environnementales, une source alimentaire et un avantage thermique qui favorisent leur développement.

Cet avantage thermique résulte du fait que les pontes d'Amphibiens (e.g. R. sylvatica) sont de véritables réservoirs calorifiques, la température à l'intérieur des pontes étant supérieure à celle de l'eau environnante (cf. Section 4.7.2). Les taux de croissance et de différenciation d'un organisme larvaire donné seraient ainsi supérieurs à l'intérieur d'une ponte d'Amphibiens qu'en eau libre. Compte tenu des conditions imprévisibles dans les étangs temporaires, une accélération du développement larvaire peut permettre à un organisme d'émerger avant que l'étang ne s'assèche ou d'atteindre une taille refuge à la prédation (d'au moins quelques prédateurs). Il est également établi que chez une population d'individus interagissant, les individus de tailles supérieures obtiennent certaines habiletés compétitives aux dépens des individus de tailles inférieures. Les pontes d'Amphibiens confèrent donc aux organismes qui les exploitent (e.g. larves de Trichoptères et de Diptères) des valeurs évidentes de survie.

4.7.7.2 Les types de relation existant

Les relations qui existent entre les pontes d'Amphibiens et les larves d'Insectes qui les utilisent comme un microhabitat sont de

divers types. Elles vont du commensalisme (Villa 1980) à la prédation (Dalrymple 1970, Anderson et al. 1971, Villa 1977, 1980, Leclair & Bourassa 1981, Villa & Townsend 1983) en passant par le saprophytisme (Villa 1980) et le parastisme (Tyler 1962). Parfois, la relation entre les larves de Diptères et les pontes d'Anoures est plus complexe, soit de la prédation-parasitisme (Villa 1977, 1980). Villa (1980) décrit des cas d'association où les femelles de Diptères vont pondre directement dans les masses d'oeufs d'Anoures, les larves s'alimentant des oeufs. Il appert que cette association est vraisemblablement obligatoire chez les Drosophilidés Drosophila sp. et Zygothricha sp., les femelles étant apparemment restreintes à frayer dans les pontes d'Anoures. Plusieurs auteurs (Gilbert 1942, Moulton 1954, Hammen & Hutchison 1962, Goff & Stein 1978) signalent l'association d'algues vertes unicellulaires avec les pontes d'Amphibiens et suggèrent qu'il s'agit là d'une symbiose facultative. Dans la présente étude, l'association des algues vertes unicellulaires avec les pontes de R. sylvatica et d'A. maculatum était fréquente à l'étang Clair. Les pontes d'Amphibiens subissent également des infestations fungiques et la relation entre les intervenants serait du parasitisme-saprophytisme (Herreid & Kinney 1967, Calef 1973, Woodruff 1976, Villa 1979).

Nos résultats suggèrent que l'association entre les larves de Trichoptères et les pontes d'Amphibiens ne relève pas essentiellement d'une relation trophique, mais d'une relation complexe impliquant des facteurs abiotiques et biotiques. Ainsi les larves de Trichoptères qui utilisent les pontes d'Amphibiens comme un microhabitat, obtiennent de

nombreux avantages. Parmi ces derniers, l'avantage thermique serait le facteur primordial dans cette association. L'attrait des pontes d'Amphibiens pour les larves de Trichoptères est parfois très évident en milieu naturel. À l'étang Long, la densité des larves du Trichoptère Limnephilus sp. à la périphérie d'un amas de pontes de R. sylvatica a été évaluée à 320 larves/m², alors que cette valeur était de moitié à 3 m de l'amas. Compte tenu que les larves de Limnephilus seraient principalement détritivores (Wiggins 1977), l'avantage thermique que ces larves obtiennent en s'associant aux pontes de Rana serait la base de cette association. Cet avantage thermique serait également le facteur primordial de l'association des larves de Trichoptères des genres Arctopora, Banksiola et Nemotaulius avec les pontes d'A. maculatum et de R. sylvatica.

Quant à l'association des larves du Diptère Chironomidé Parachironomus sp. avec les pontes d'Amphibiens, le suivi triennal des coïncidences phénologiques entre les intervenants suggère qu'elle relève d'un phénomène d'inféodation (Leclair et al. 1983). Nous soupçonnons le Parachironomus d'avoir réalisé une niche écologique inféodée aux pontes d'Amphibiens. Les pontes d'A. maculatum seraient exploitées de façon particulière par les larves de Parachironomus. Les pontes de R. sylvatica demeurant susceptibles à la prédation de ces larves seulement lorsqu'il y a coïncidence phénologique. Toutefois elles ne suffiraient pas, à elles seules, à assurer le développement larvaire du Chironomide en raison de la courte durée de la coïncidence phénologique. Ainsi, à l'étang Clair en 1981, on a observé, durant la période de désintégration

des pontes de R. sylvatica, un transfert massif des chironomes des pontes de Rana vers les pontes d'A. maculatum.

Le caractère spécialisé et obligatoire de certaines associations (Villa 1980) permet de suggérer que les larves d'Insectes (e.g. Trichoptères et Diptères) colonisant les étangs ont pu développer des adaptations pour bénéficier du microhabitat des pontes d'Amphibiens. Des données additionnelles sont nécessaires pour clarifier la coïncidence phénologique et la relation écologique complexe entre les larves de Trichoptères et les pontes d'Amphibiens. La poursuite de l'étude des relations organismes-pontes doit miser sur la détermination de la nature de la relation et du caractère fortuit ou spécifique de celle-ci. Elle doit également porter sur l'écologie des organismes larvaires et la précision de la coïncidence phénologique entre les intervenants.

4.7.8 Évolution temporelle de la structure des communautés embryonnaires

La connaissance de la fertilité et de la phénologie de la reproduction et du développement embryonnaire des Amphibiens permet d'évaluer spécifiquement le nombre absolu d'oeufs viables disponibles aux étangs Clair et de la Sablière. Il est ainsi possible de suivre l'évolution du nombre absolu d'oeufs et de ce qu'on pourrait appeler la structure des communautés "embryonnaires" d'Amphibiens, qui sont à l'origine des communautés larvaires d'Amphibiens. La distribution et

l'évolution de cet assemblage d'oeufs sont importantes pour les organismes aquatiques oophages ou pour ceux qui exploitent les pontes à diverses fin. L'analyse simultanée de ces évolutions permet d'établir en fonction du temps la composition des communautés en termes de fréquences et de nombres absolus d'oeufs viables disponibles.

L'évolution du nombre absolu d'oeufs viables composant la communauté embryonnaire à l'étang Clair est consignée au tableau 4,15. Du début avril à la fin de mai 1981, ce nombre variait entre 1272 et 37165 oeufs. Quant à la disponibilité des oeufs d'Amphibiens, ils seraient présents à l'étang Clair tout au cours des mois d'avril, de mai et de juin. Les histogrammes de fréquences de la structure de la communauté embryonnaire d'Amphibiens indiquent que du 7 au 16 avril, R. sylvatica est l'espèce dominante (fig. 4,8). Le nombre absolu d'oeufs de R. sylvatica présente, le 11 avril, un maximum de 34317 oeufs. Par la suite, ce nombre diminue rapidement en raison de la forte pression de prédation que subissent ces oeufs. Si bien qu'il chute de 34317 à 1024 oeufs du 11 au 22 avril et au début de mai tous les oeufs de R. sylvatica ont été détruits. À la mi-avril, les premières pontes d'A. maculatum sont recensées. La grande mortalité embryonnaire de R. sylvatica, d'une part, et l'ajout de nouvelles pontes d'A. maculatum, d'autre part, concourent à augmenter l'importance des embryons d'Ambystoma au sein de la communauté. Ainsi, du 22 avril au 15 mai, Ambystoma domine la communauté embryonnaire d'Amphibiens à l'étang Clair. Les pontes d'Ambystoma subissent également une prédation sévère et le nombre d'oeufs viables passe ainsi de 6614 à 254 oeufs du 16 au 29 mai. La période embryonnaire

TABLEAU 4,15

Évolution des valeurs spécifiques du nombre absolu d'oeufs viables disponibles au sein de la communauté embryonnaire d'Amphibiens entre le 7 avril et le 18 juin 1981 à l'étang Clair. *: Présence probable des oeufs d'Hyla crucifer.

DATE	NOMBRE ABSOLU D'OEUFS VIABLES DISPONIBLES				
	<u>R. sylvatica</u>	<u>A. maculatum</u>	<u>B. americanus</u>	<u>R. clamitans</u>	Communauté
4/07	11797				11797
4/11	34317	2848			37165
4/16	19331	6614			25945
4/22	1024	6511			7535
5/01*		3392			3392
5/05*		2328			2328
5/08*		2258			2258
5/15*		1271			1271
5/25*		868	8382		9250
5/29*		254	8047		8301
6/18				(1 ponte)	

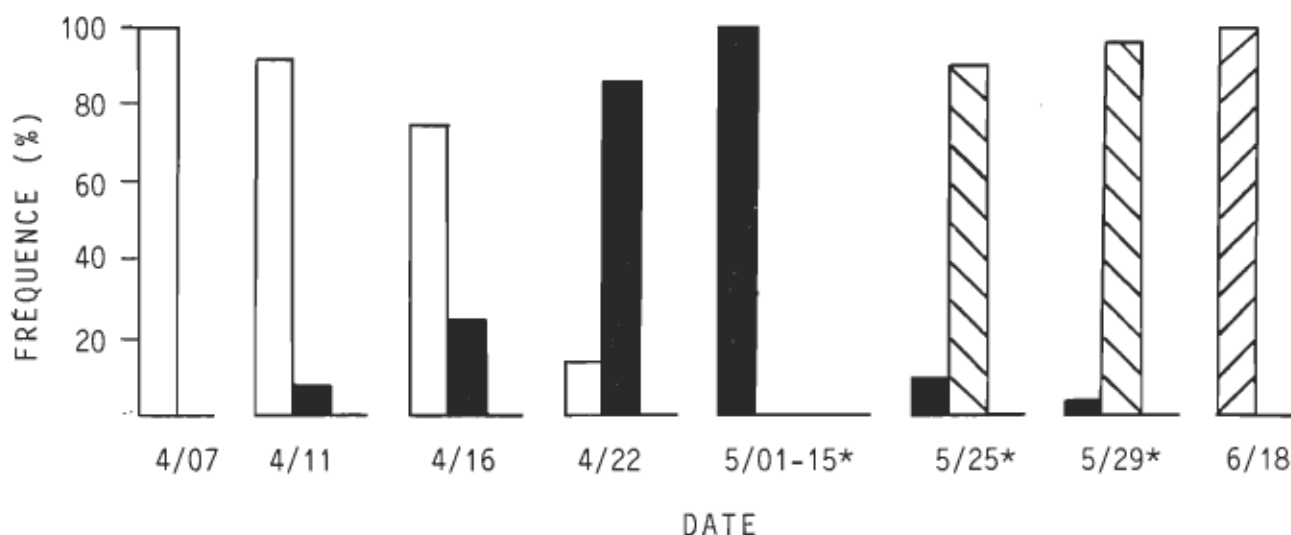


Figure 4,8. Évolution de la structure de la communauté embryonnaire d'Amphibiens entre le 7 avril et le 18 juin 1981 à l'étang Clair. □: R. sylvatica, ■: A. maculatum, ▨: B. americanus, ▩: R. clamitans, *: présence probable des oeufs d'H. crucifer.

re moyenne d'A. maculatum serait de 40 jours et en date du 29 mai, les premières larves de la salamandre ont été observées. Suite au dépôt des pontes du crapaud, qui survient entre le 21 et le 25 mai, B. americanus devient l'espèce dominante. À la fin de mai, le nombre absolu d'oeufs viables de Bufo dépasse 8000 et l'éclosion a lieu vers le 29 mai. Le nombre d'oeufs d'H. crucifer n'a pu être déterminé compte tenu du mode de reproduction de l'espèce. Toutefois il ne peut être exclu que ces oeufs aient été présents à l'étang Clair tout au cours du mois de mai. À la mi-juin, une seule ponte d'Amphibiens est disponible à l'étang Clair, soit celle de R. clamitans; les premiers têtards qui en émergent sont observés au début de juillet.

La communauté embryonnaire d'Amphibiens à l'étang de la Sablière est moins diversifiée et moins complexe que celle de l'étang Clair; seulement 3 espèces d'Amphibiens y ont déposé leurs oeufs, soient R. sylvatica, H. crucifer et B. americanus. De plus, la période de disponibilité de ces oeufs à l'étang de la Sablière (\approx 2 mois) est inférieure à celle de l'étang Clair (\approx 3 mois). La communauté embryonnaire à l'étang de la Sablière est toutefois plus importante (maximum de 82419 oeufs viables) que celle à l'étang Clair (maximum de 37165 oeufs viables) (tableau 4,16).

En avril à l'étang de la Sablière, R. sylvatica domine la communauté embryonnaire en raison de la fraie survenue entre le 7 et le 11 du même mois (fig. 4,9). Le nombre absolu d'oeufs viables de Rana présente, le 11 avril, un maximum de 27510 oeufs. Par la suite, ce nombre

TABLEAU 4,16

Évolution des valeurs spécifiques du nombre absolu d'oeufs viables disponibles au sein de la communauté embryonnaire d'Amphibiens entre le 11 avril et le 13 mai 1981 à l'étang de la Sablière. *: Présence probable des oeufs d'Hyla crucifer.

DATE	NOMBRE ABSOLU D'OEUFs VIABLES DISPONIBLES		
	<u>R. sylvatica</u>	<u>B. americanus</u>	Communauté
4/11*	27510		27510
4/16*	22999		22999
4/22*	19034		19034
5/06*		12574	12574
5/08*		82149	82149
5/13*		80473	80473
5/14-31*			

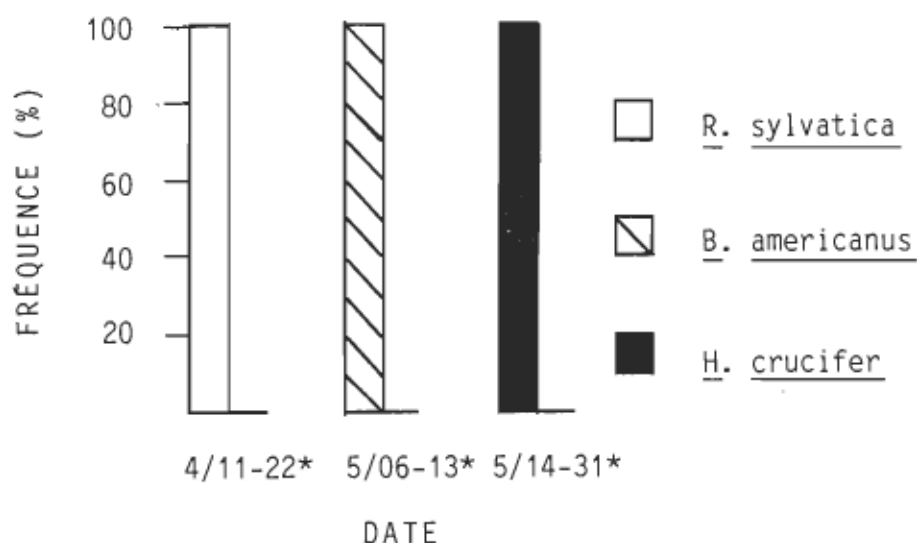


Figure 4,9. Évolution de la structure de la communauté embryonnaire d'Amphibiens entre le 11 avril et le 31 mai 1981 à l'étang de la Sablière. *: Présence probable des oeufs d'Hyla crucifer.

diminue graduellement et en date du 22 avril, il se chiffre à 19034 oeufs. L'éclosion de ces oeufs survient aux alentours du 22 avril; à partir de ce moment H. crucifer serait l'espèce dominante. Le crapaud renverse la situation avec l'ajout massif de ces pontes (N = 20) entre le 5 et le 8 mai (82149 oeufs viables au 8 mai; tableau 4,16). La période embryonnaire moyenne de B. americanus serait d'environ 10 jours et à l'éclosion, le nombre absolu d'oeufs viables a été estimé à 80473 oeufs. Suite à l'éclosion des oeufs de Bufo, les seuls oeufs d'Amphibiens probablement disponibles à l'étang de la Sablière, de la mi-mai à la fin de mai, sont ceux d'H. crucifer. Ces derniers sont également présents entre le moment de l'éclosion des oeufs de Rana et du dépôt des pontes de Bufo (22 avril au 6 mai). Bien qu'il m'était impossible d'évaluer le nombre d'oeufs d'Hyla au sein d'un étang, ces oeufs étaient vraisemblablement présents à l'étang de la Sablière du début avril à la fin de mai.

Sommairement, le nombre absolu d'oeufs viables d'Amphibiens à l'étang de la Sablière était plus important que celui de l'étang Clair. La distribution spatiale des pontes d'Amphibiens à l'étang de la Sablière était plus homogène que celle observée à l'étang Clair. Ces différences viennent de la présence de l'amas de pontes d'Ambystoma à l'étang Clair, de l'homogénéité de la distribution spatiale des pontes de Bufo à l'étang de la Sablière et du nombre absolu d'oeufs viables de Bufo et de Rana qui sont plus importants à l'étang de la Sablière. Compte tenu de la grande variabilité de la phénologie de la reproduction et des paramètres du développement embryonnaire chez les Amphibiens, la structure des communautés "embryonnaires" et larvaires d'Amphibiens est ainsi très variable.

Chapitre V

Période larvaire

5.1 Développement larvaire

La progression des stades de développement et des bio-volumes aux étangs Clair et de la Sablière est décrite en fonction des dates d'échantillonnage, d'une part, et du nombre cumulé de degrés-jours ($>5^{\circ}\text{C}$), d'autre part. Des équations de régression linéaire traduiront les vitesses moyennes de croissance et de différenciation des populations larvaires. La signification statistique de ces relations est vérifiée à partir de la valeur des coefficients de corrélation et de régression linéaire. La section suivante analysera le lien qui existe entre le stade larvaire et le bio-volume des têtards.

Hyla crucifer - En 1981, le chant d'H. crucifer a été entendu d'une façon irrégulière de la mi-avril à la fin de mai à l'étang de la Sablière et tout au cours du mois de mai à l'étang Clair. Les premiers têtards d'Hyla ont été observés au début de mai et à la mi-mai aux étangs de la Sablière et Clair respectivement. La différenciation des populations d'H. crucifer en ces étangs se dessine en trois mouvements (fig. 5,1 et 5,2). En raison des basses températures, la progression du stade larvaire de ces populations est lente au début, le mode et la moyenne se confondant tout au cours du mois de mai (tableau 5,1). Les têtards n'occupent que 2 ou 4 stades différents à chaque échantillonnage, ce qui fournit des écart-types (0,5 à 1,1 stade) restreints pour les stades moyens (22,1 à 25,9 de Gosner, 1960).

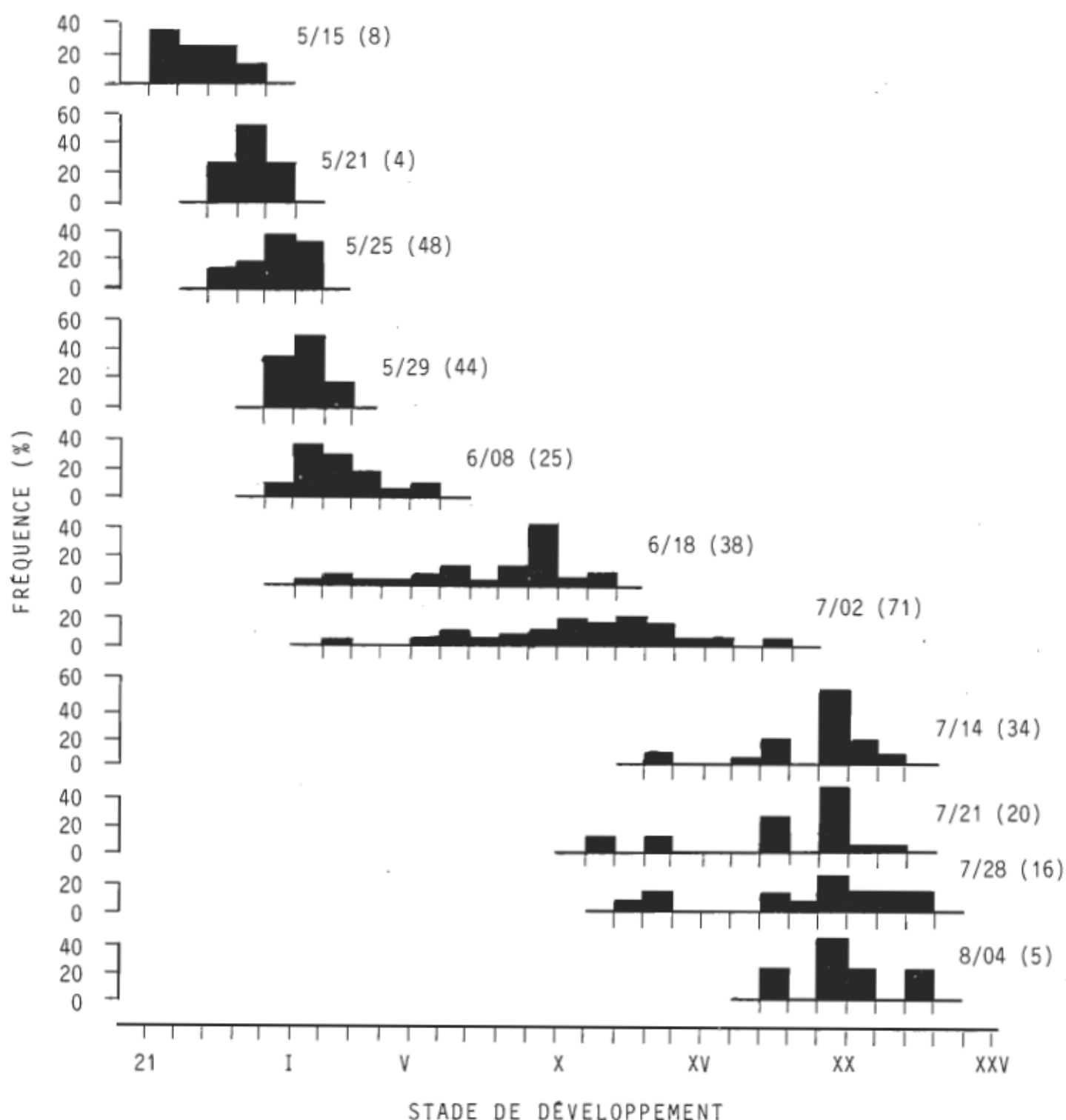


Figure 5,1. Histogrammes de fréquences des stades larvaires d'*Hyla crucifer* entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair. Stades selon Gosner (1960) (chiff. arabe) et Taylor & Kollros (1946) (chiff. romain); effectif entre parenthèses.

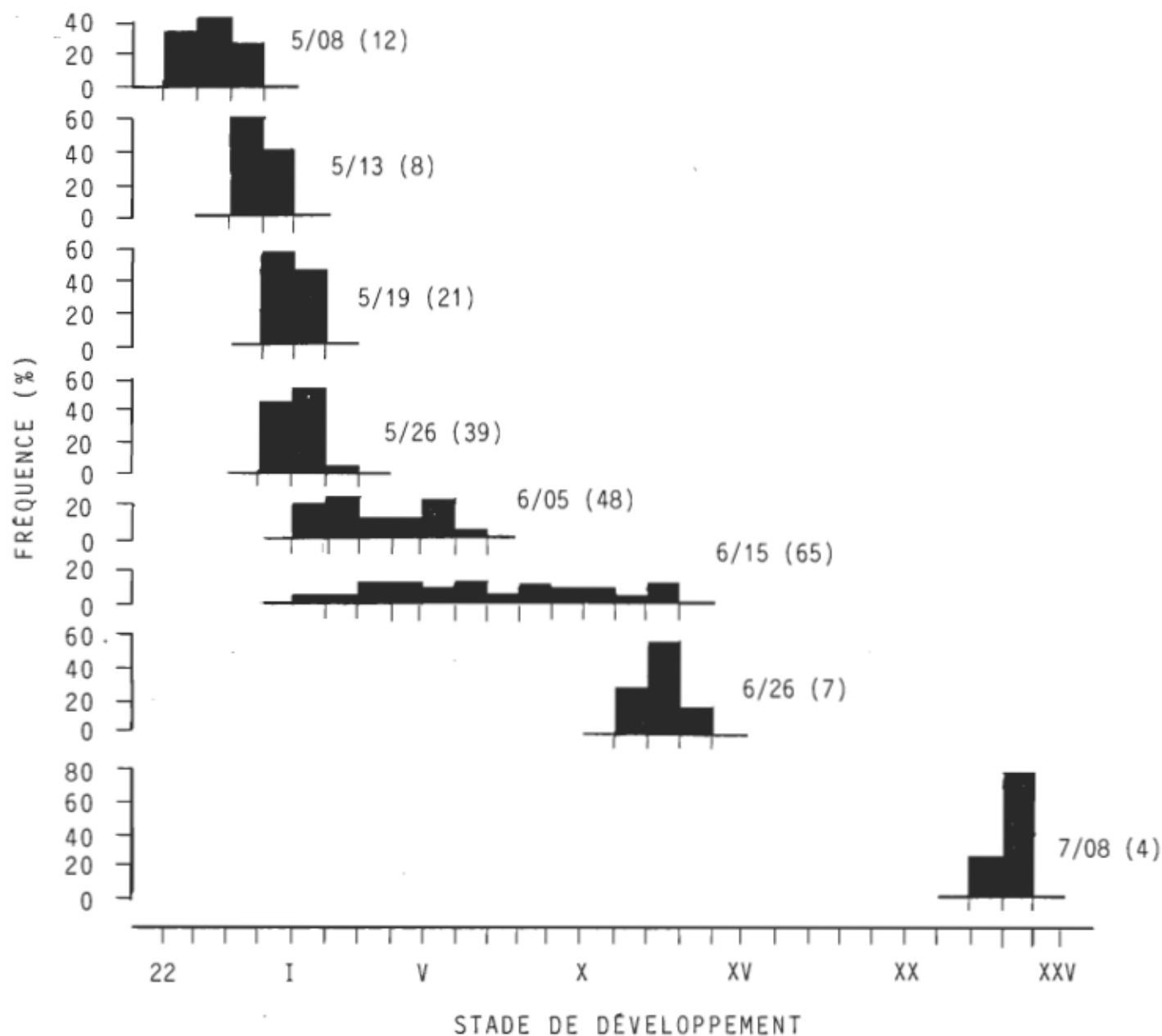


Figure 5.2. Histogrammes de fréquences des stades larvaires d'*Hyla crucifer* entre le 8 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière. Stades selon Gosner (1960)(chiff. arabe) et Taylor & Kollros (1946)(chiff. romain); effectif entre parenthèses.

TABLEAU 5,1

Mesures des stades de développement larvaire de trois Anoures selon le lieu et les dates d'échantillonnage: stades modal (M), moyen (\bar{X}); écart-type des valeurs individuelles (é.-t.) et effectif (N). Stades selon Gosner (1960) (chiff. arabe) et Taylor & Kollros (1946) (chiff. romain).

DATE	ÉTANG CLAIR				ÉTANG DE LA SABLIERE											
	<u>H. crucifer</u>				<u>R. sylvatica</u>				<u>H. crucifer</u>				<u>B. americanus</u>			
	M	<u>X̄</u>	é.-t.	N	M	<u>X̄</u>	é.-t.	N	M	<u>X̄</u>	é.-t.	N	M	<u>X̄</u>	é.-t.	N
5/05					II	1,6	0,5	60								
08									23	22,9	0,8	12				
13					II	1,8	0,6	35	24	24,4	0,5	8				
15	21	22,1	1,1	8												
19					III	III,3	0,7	77	25	25,4	0,5	21				
21	24	24,0	0,8	4												
25	25	24,9	1,0	48												
26					V	VI,0	1,6	49	I	25,6	0,6	39	III	II,6	0,5	163
29	I	25,9	0,8	44												
6/05					XIII	XII,6	0,9	71	II-V	III,1	1,6	48	III-IV-VI	IV,7	1,3	82
08	I	II,0	1,3	25												
15					XIX	XVIII,0	1,7	67	---	VI,5	3,3	65	XI-XII	X,4	2,1	65
18	IX	VII,5	2,5	38												
26									XII	XI,9	0,7	7	XIX	XVII,1	3,6	56
7/02	XII	X,5	2,9	71	XXV	XXIV,7	0,5	7					XXIV	XXIV,3	0,5	68
08					XXV	XXV,0	0,0	2	XXIII	XXII,8	0,5	4	XXV	XXIV,7	0,5	33
14	XIX	XVIII,5	1,8	34												
21	XIX	XVII,3	2,9	20												
28	XIX	XVIII,3	3,1	16												
8/04	XIX	XIX,4	1,8	5												

Le début de juin voit une accélération du développement avec la hausse générale des températures. À l'étang Clair, le stade modal passe ainsi du début de juin au début de juillet du stade I au stade XII de Taylor & Kollros (1946) (fig. 5,1 et tableau 5,1). Mais en raison de l'étalement de la saison de fraie, les têtards présentent, au début de juillet, de grandes variations dans leur stade de développement (stade moyen $X,5 \pm 2,9$). Au cours du mois de juillet, les plus jeunes stades progressent rapidement, alors que les plus vieux stades sont métamorphosés. Le mode se stabilise ainsi au stade XIX, tandis que le stade moyen (XVII,3 à XIX,4) et l'écart-type (1,8 à 3,1) fluctuent légèrement. À l'étang de la Sablière, l'étalement des éclosions dans le temps entraîne la présence simultanée, à la mi-juin, d'un grand nombre (12) de stades différents. Entre la fin de mai et la mi-juin, le mode et le stade présentent des valeurs et des évolutions dissimilaires. La progression du stade moyen est ainsi constante, alors que la distribution des stades qui était unimodale à la fin de mai présente un étalement considérable à la mi-juin. Les fortes précipitations enregistrées à la fin de juin (14,5 cm en 15 jours) ont provoqué un débordement important de l'étang de la Sablière. De nombreux spécimens ont été emportés vers de nouveaux étangs et au même moment l'émergence des individus aurait débuté. Il en résulte une diminution considérable de l'effectif. Lors des échantillonnages réalisés à la fin de juin et au début de juillet, très peu de têtards d'Hyla ont été observés et récoltés. Selon le stade larvaire que présentaient les individus capturés, il apparaît que la différenciation des têtards fût très rapide à la fin de la période de développement larvaire. Le faible nombre de têtards récoltés ne permet aucune analyse

exhaustive de la fin de la période larvaire. Selon les résultats obtenus, la période maximale de temps écoulé entre l'observation du premier têtard et l'émergence du dernier individu serait de 3 et de 2 mois aux étangs Clair et de la Sablière respectivement.

La courbe de l'évolution temporelle du stade larvaire moyen est une façon de résumer les histogrammes de fréquences des stades larvaires. Cette courbe illustre bien que la différenciation des populations d'H. crucifer aux étangs Clair et de la Sablière a tendance à se dessiner en 3 mouvements (fig. 5.3A et 5.4A). Ainsi au cours du mois de mai, le stade moyen de la population larvaire d'H. crucifer progresse lentement à l'étang Clair (fig. 5.3A). Cette moyenne évolue plus rapidement par la suite mais à l'approche du climax métamorphique, la vitesse de progression du stade moyen diminue et il en résulte l'atteinte d'un plateau. L'équation de régression linéaire simple de l'évolution du stade moyen d'Hyla à l'étang Clair est $Y = 21,568 + 0,299X$ et l'erreur standard de l'estimation ($S_{y \cdot x}$) se chiffre à 1,571 stades. En raison des basses températures du début de mai et de l'étalement des éclosions dans le temps, le stade moyen de la population d'Hyla à l'étang de la Sablière progresse lentement (fig. 5.4A). De la mi-mai à la fin de mai, la valeur du stade moyen se stabilise au stade 25 de Gosner (1960). Par la suite, le stade moyen évolue plus rapidement et la différenciation qui s'accélère, 0,503 stade/jr de la fin mai au début de juillet comparativement à 0,225 stade/jr du début de mai à la mi-mai. À l'étang de la Sablière, la progression du stade moyen d'Hyla est décrite par l'équation $Y = 20,428 + 0,363X$ ou $S_{y \cdot x} = 3,033$ stades.

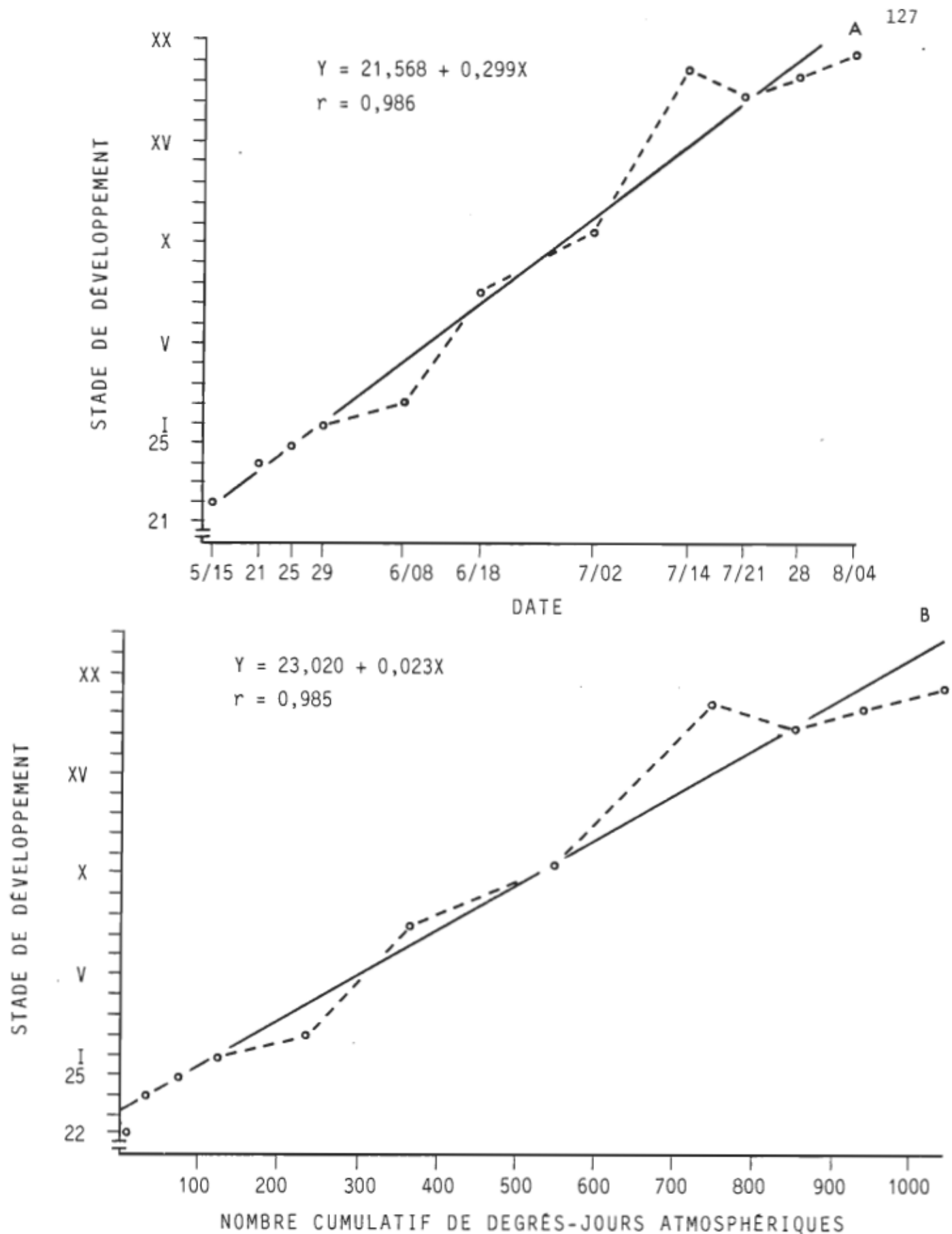


Figure 5,3. Droites de régression et courbes de l'évolution du stade de développement moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire d'*Hyla crucifer* à l'étang Clair. Stades selon Gosner (1960) (chiff. arab.) et Taulen & Kellner (1946) (chiff. romain).

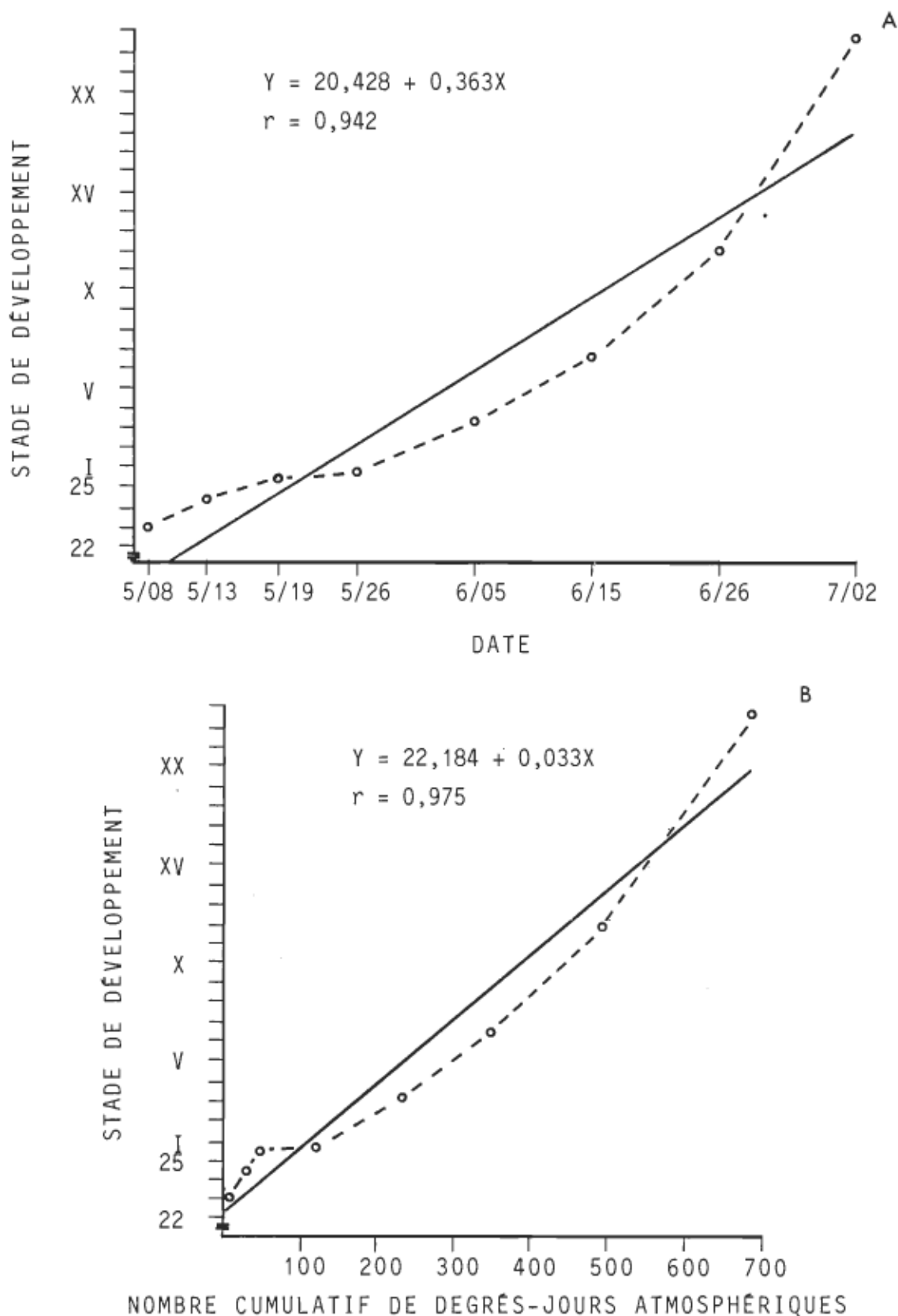


Figure 5,4. Droites de régression et courbes de l'évolution du stade de développement moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire d'*Hyla crucifer* à l'étang de la Sablière. Stades selon Gosner (1960)(chiff. arabe) et Taylor & Kollros (1946) (chiff. romain).

La régression linéaire est une façon statistique d'exprimer un rythme de différenciation. Selon les coefficients de régression linéaire, la vitesse moyenne de différenciation de ces populations serait de 0,299 stade/jr à l'étang Clair et de 0,363 stade/jr à l'étang de la Sablière. Toutefois en raison de l'ajout de têtards pendant une certaine durée, ces vitesses moyennes reflètent la tendance générale des populations larvaires d'H. crucifer aux étangs Clair et de la Sablière. Les premiers têtards d'Hyla sont apparus au début de mai à l'étang de la Sablière et à la mi-mai à l'étang Clair. L'émergence des individus métamorphosés aurait vraisemblablement débuté vers la fin de juin et la mi-juillet aux étangs de la Sablière et Clair respectivement. En supposant que les premiers et les derniers têtards issus des oeufs soient respectivement les premiers et les derniers têtards à atteindre le climax métamorphique, la période larvaire d'Hyla durerait entre 23 et 50 jours à l'étang de la Sablière et entre 33 et 61 jours à l'étang Clair. Ces périodes larvaires sont évidemment inférieures à la durée de la présence (2 à 3 mois) des têtards (première éclosion-dernière émergence) d'Hyla en ces étangs. L'ajout de têtards nouvellement éclos tend ainsi à diminuer les valeurs du stade moyen et les vitesses de différenciation de ces populations larvaires. La signification statistique des coefficients de corrélation et de régression linéaire révèle que la relation date-stade larvaire moyen et la dépendance du stade moyen en fonction de la date sont statistiquement significatives chez les populations d'Hyla des étangs Clair et de la Sablière (tableau 5,2 et 5,3).

TABLEAU 5,2

Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le stade larvaire moyen et la date est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPECE	$t_{cal.}$	$t_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	17,657	2,262	R	$\ll 0,001$
Sablière	<u>B. americanus</u>	10,063	2,776	R	$< 0,001$
	<u>H. crucifer</u>	6,883	2,447	R	$< 0,001$
	<u>R. sylvatica</u>	14,671	2,447	R	$< 0,001$

TABLEAU 5,3

Coefficient de corrélation entre le stade larvaire moyen et la date et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPECE	$r_{cal.}$	$r_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	0,986	0,602	R	$< 0,001$
Sablière	<u>B. americanus</u>	0,981	0,811	R	$< 0,001$
	<u>H. crucifer</u>	0,942	0,707	R	$< 0,001$
	<u>R. sylvatica</u>	0,986	0,707	R	$< 0,001$

Les courbes de l'évolution du stade moyen selon le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques illustrent également cette tendance à une différenciation en 3 vagues (fig. 5,3B et 5,4B). En raison des basses températures, la valeur cumulative des degrés-jours progresse lentement au début et il en résulte une lente évolution du stade moyen de la population d'Hyla à l'étang Clair (fig. 5.3B). À partir du 125^e degré-jour, il y a accélération du développement, mais à l'approche de la métamorphose, le stade moyen croît lentement et il y a formation d'un plateau. La droite de régression de l'évolution du stade moyen selon le nombre cumulatif de degrés-jours a été tracée à partir de l'équation $Y = 23,020 + 0,023X$ ($Sy.x = 1,617$ stades). La vitesse moyenne de différenciation de la population larvaire d'Hyla à l'étang Clair serait d'une façon générale de 0,023 stade/°-jr. À l'étang de la Sablière, la valeur moyenne du stade chez la population d'Hyla s'accroît lentement au début (fig. 5.4B). La progression des plus vieux têtards, d'une part, et l'ajout de nouvelles éclosions, d'autre part, concourent à maintenir entre la fin de mai et le début de juin une valeur stable du stade moyen. Par la suite, avec la hausse des températures, la différenciation des individus compense pour l'ajout de nouveaux têtards et le stade moyen évolue plus rapidement. La différenciation de cette population se traduit en l'équation $Y = 22,184 + 0,033X$ ($Sy.x = 2,015$ stades). D'une façon générale, la vitesse moyenne de différenciation de la population d'Hyla de l'étang de la Sablière serait de 0,033 stade/°-jr comparativement à 0,023 stade/°-jr à l'étang Clair. Statistiquement, le stade larvaire est une variable liée à la variable indépendante (date) et les relations établies entre ces 2 variables sont significatives chez les

populations d'Hyla des étangs Clair et de la Sablière (tableaux 5,4 et 5,5).

Le régime des températures environnementales est le facteur abiotique majeur dans la régulation de la différenciation des populations larvaires (cf. Section 5.5.2). Malgré ce fait, la disposition des points le long des droites de régression linéaire de l'évolution du stade moyen en fonction de la date et du nombre cumulé de degrés-jours est similaire dans chacune des populations d'Hyla (fig. 5,3 et 5,4). L'étude révèle qu'il existe une corrélation linéaire positive entre le stade moyen et la date, et entre le stade moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours chez les populations larvaires d'Hyla des étangs Clair et de la Sablière (tableaux 5,3 et 5,5). De plus, la dépendance de la variable liée (stade) par rapport aux variables indépendantes (date et degré-jour) est bien définie par les équations de régression linéaire (tableaux 5,2 et 5,4). En 1981, le nombre de degrés-jours s'est accumulé de façon régulière tout au cours de la période larvaire d'H. crucifer. Ainsi la relation nombre cumulé de degrés-jours-date et la dépendance du nombre de degrés-jours par rapport à la date sont statistiquement significatives ($P = 0,001$). Chez les populations d'Hyla, l'ajout continu de ponte est un phénomène biologique prédominant qui pourrait modifier en partie les relations stade-degré-jour et stade-date. Selon les coefficients de détermination, aucune des variables indépendantes (date ou °-jr) n'explique davantage les variations du stade moyen des populations d'Hyla. Ainsi, 89 à 97% de la variation totale du stade est justifiée par les régressions du stade moyen en fonction des

TABLEAU 5,4

Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le stade larvaire moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPECE	$t_{\text{cal.}}$	$t_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	17,640	2,262	R	$\ll 0,001$
Sablière	<u>B. americanus</u>	10,230	2,776	R	$< 0,001$
	<u>H. crucifer</u>	10,688	2,447	R	$< 0,001$
	<u>R. sylvatica</u>	13,435	2,447	R	$\ll 0,001$

TABLEAU 5,5

Coefficient de corrélation entre le stade larvaire moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPECE	$r_{\text{cal.}}$	$r_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	0,985	0,602	R	$< 0,001$
Sablière	<u>B. americanus</u>	0,981	0,811	R	$< 0,001$
	<u>H. crucifer</u>	0,975	0,707	R	$< 0,001$
	<u>R. sylvatica</u>	0,983	0,707	R	$< 0,001$

variables indépendantes (tableau 5,6). Il en résulte que la disposition des points le long des droites de régression du stade en fonction de la date et des degrés-jours est ainsi similaire dans chacun des étangs à l'étude (fig. 5,3 et 5,4).

Comme pour la différenciation, la croissance des populations d'H. crucifer aux étangs Clair et de la Sablière se dessine également en 3 mouvements (fig. 5,5 et 5,6). Au cours du mois de mai, la croissance de ces 2 populations est pratiquement nulle et le bio-volume des têtards demeure inférieur à 0,05 ml. Le début de juin voit une accélération de la croissance et le bio-volume moyen passe ainsi de 0,02 ml à la fin de mai à 0,38 ml à la fin de juin (étang de la Sablière) et à 0,41 ml au début de juillet (étang Clair) (tableau 5,7). La moyenne et le mode se confondent tout au cours du mois de juin. La croissance différentielle des têtards et l'ajout de nouvelles éclosions entraînent une étendue importante des données à la mi-juin ou au début de juillet selon l'étang. La croissance différentielle des individus d'une même population résulte principalement de la compétition et de facteurs génétiques propres à chaque individu. La dernière portion de la période larvaire, de la fin de juin au début de juillet à l'étang de la Sablière et de la mi-juillet au début d'août à l'étang Clair, est caractérisée par l'atteinte du climax métamorphique. Il se produit à ce moment des changements importants dans la physiologie et la morphologie des têtards et il peut en résulter une perte importante de bio-volume. Au cours de cette période, il y a ainsi une régression de la valeur du bio-volume chez la population d'Hyla à l'étang de la Sablière. Cette perte de

TABLEAU 5,6

Coefficients de détermination des régressions linéaires des variables dépendantes (stade moyen (SD) et bio-volume moyen (BV)) en fonction des variables indépendantes (date et degré-jour) chez les populations larvaires d'Anoures de deux milieux.

VARIABLES	ÉTANG CLAIR				ÉTANG DE LA SABLIÈRE			
	<u>H. crucifer</u>		<u>R. sylvatica</u>		<u>H. crucifer</u>		<u>B. americanus</u>	
	SD	BV	SD	BV	SD	BV	SD	BV
DATE	0,97	0,94	0,97	0,93	0,89	0,94	0,96	0,90
DEGRÉ-JOUR	0,97	0,92	0,97	0,95	0,95	0,96	0,96	0,89

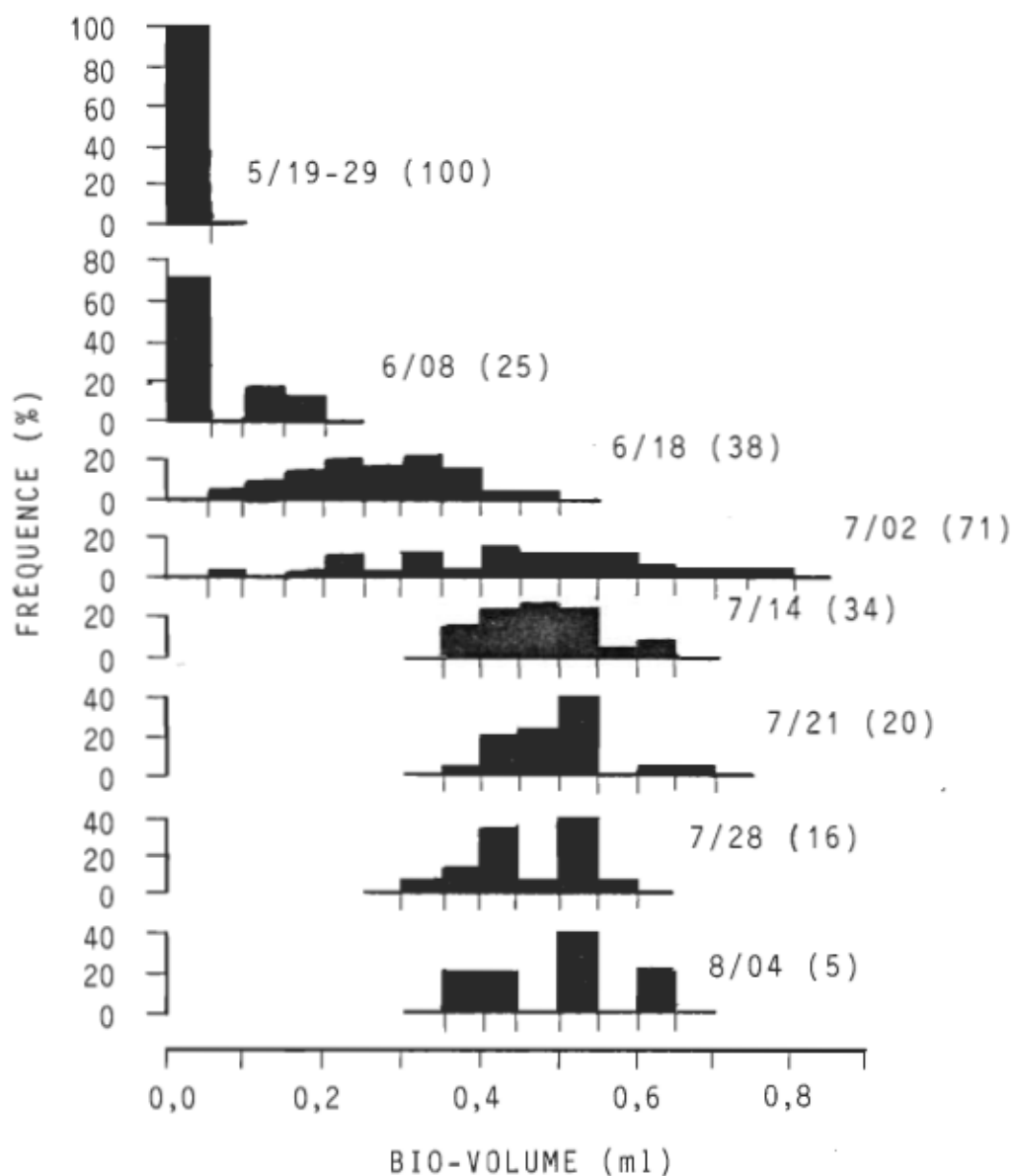


Figure 5,5. Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires d'*Hyla crucifer* entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair. Effectif entre parenthèses.

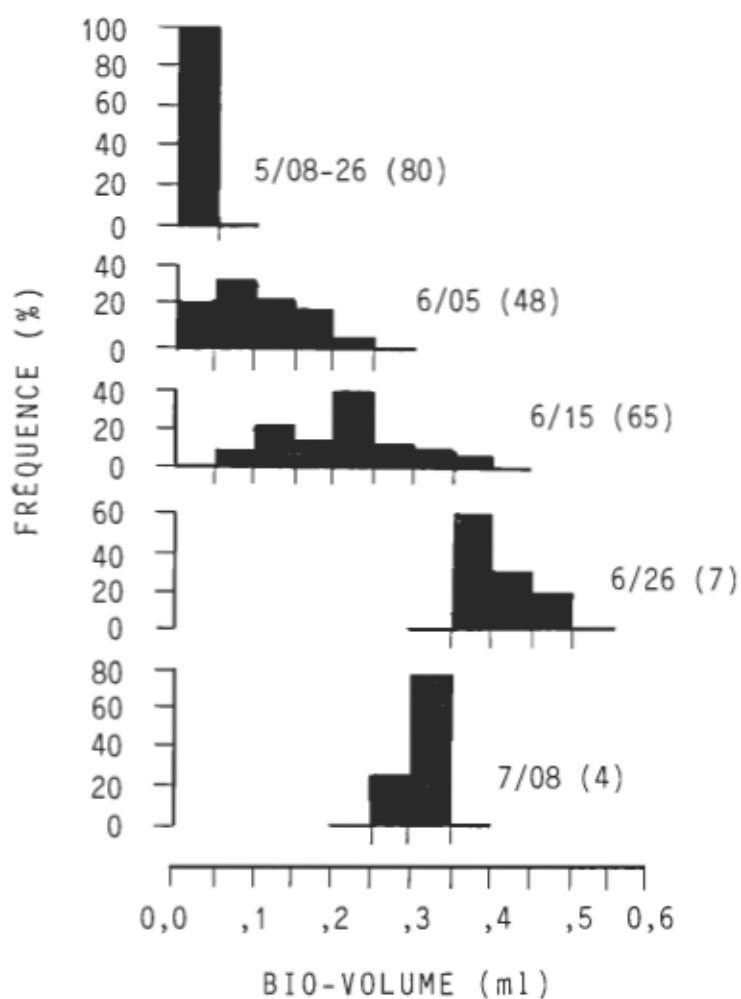


Figure 5,6. Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires d'*Hyla crucifer* entre le 8 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière. Effectif entre parenthèses.

TABLEAU 5,7

Mesures des bio-volumes larvaires de trois Anoures selon le lieu et les dates d'échantillonnage: bio-volumes modal (M), moyen (\bar{X}); écart-type des valeurs individuelles (é.-t.) et effectif (N).

DATE	ÉTANG CLAIR				ÉTANG DE LA SABLIERE											
	<u>H. crucifer</u>				<u>R. sylvatica</u>				<u>H. crucifer</u>				<u>B. americanus</u>			
	M	\bar{X}	é.-t.	N	M	\bar{X}	é.-t.	N	M	\bar{X}	é.-t.	N	M	\bar{X}	é.-t.	N
5/05					<0,10	0,09	0,01	60								
13					0,10	0,12	0,04	35								
19					0,20	0,22	0,07	77								
26					0,50	0,58	0,19	49	<0,05	0,02	0,006	80	<0,05	0,02	0,004	163
29	<0,05	0,02	0,01	100												
6/05					1,20	1,04	0,23	71	0,05	0,08	0,05	48	0,05	0,07	0,01	82
08	<0,05	0,05	0,05	25												
15					1,20	1,15	0,22	67	0,20	0,18	0,08	65	0,20	0,20	0,04	65
18	0,30	0,24	0,10	38												
26									0,35	0,38	0,04	7	0,20	0,21	0,04	56
7/02	0,40	0,41	0,15	71	0,4-0,6-0,7	0,58	0,11	7					----	0,15	0,04	68
08					0,3-0,4	0,38	0,11	2	0,30	0,29	0,03	4	0,10	0,15	0,06	33
14	0,45	0,45	0,07	34												
21	0,50	0,47	0,07	20												
28	0,50	0,44	0,07	16												
8/04	0,50	0,47	0,10	5												

bio-volume est toutefois peu importante. Au début de juillet, tous les paramètres étudiés présentent une diminution de leurs valeurs respectives. Contrairement à l'étang de la Sablière, l'atteinte du climax métamorphique chez la population d'Hyla à l'étang Clair ne se traduit pas en une diminution de la valeur moyenne du bio-volume. Ainsi, de la mi-juillet au début d'août, le mode équivaut à la moyenne et ces valeurs demeurent relativement constantes. L'écart-type du bio-volume moyen et l'étendue des données régressent à la mi-juillet et demeurent relativement stables jusqu'à la fin de l'étude.

La progression du bio-volume moyen de la population d'Hyla à l'étang Clair est illustrée à la figure 5,7A. Au début, le bio-volume moyen progresse lentement, mais par la suite, il évolue plus rapidement jusqu'à l'approche de la métamorphose; à partir de ce moment, il demeure relativement constant. La progression du bio-volume moyen est décrite par l'équation $Y = -0,124 + 0,010X$ ($Sy.x = 0,056$ ml). Les données utilisées pour déterminer cette équation sont celles obtenues entre le 29 mai et le 21 juillet inclusivement. Cette période correspond à l'étape au cours de laquelle la valeur du bio-volume moyen est croissante. Au cours de ce laps de temps, la vitesse moyenne de croissance de la population d'Hyla à l'étang Clair serait de 0,010 ml/jr. Toutefois cette vitesse n'indique que la tendance générale de cette population. L'évolution du bio-volume moyen de la population d'Hyla à l'étang de la Sablière est illustrée à la figure 5,8A. En raison du faible bio-volume ($< 0,05$ ml) des individus récoltés avant la fin de mai, aucune valeur moyenne n'a été calculée. De la fin de mai à la fin de juin, la pro-

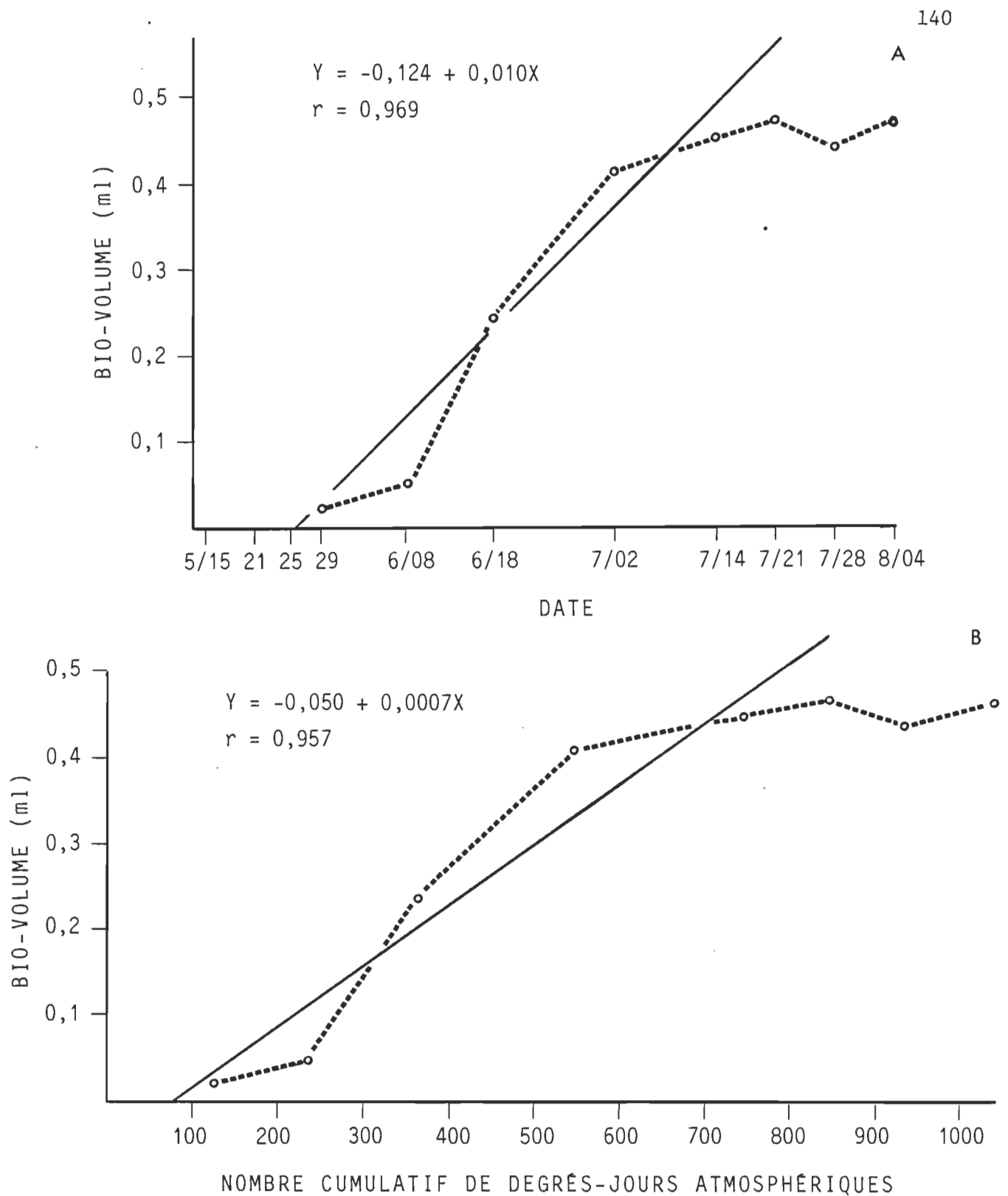


Figure 5,7. Droites de régression et courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire d'Hyla crucifer à l'étang Clair.

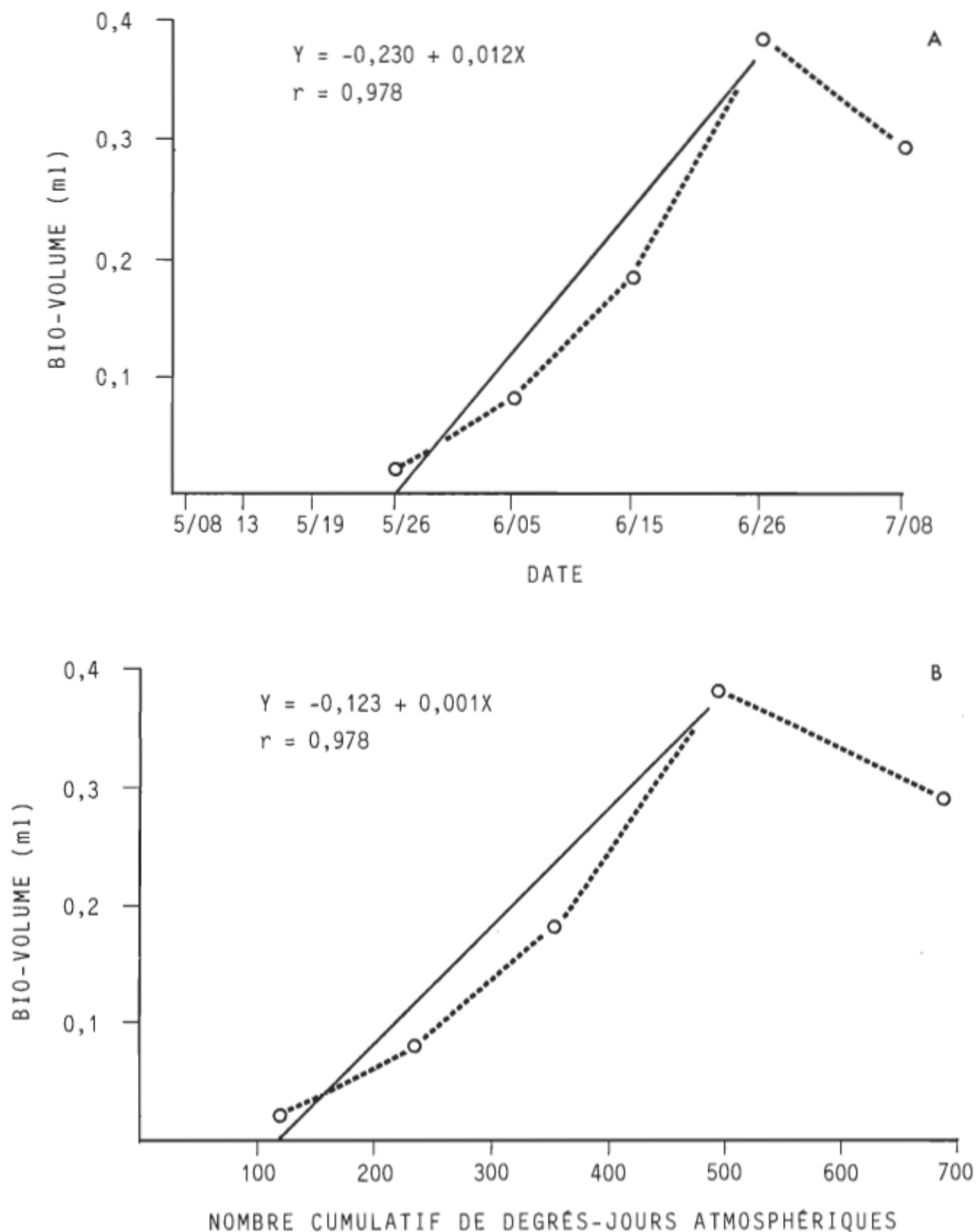


Figure 5,8. Droites de régression et courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire d'Hyla crucifer à l'étang de la Sablière.

gression du bio-volume moyen de cette population est décrite par l'équation $Y = -0,230 + 0,012X$ ($Sy.x = 0,046$ ml). La tendance générale de la population d'Hyla à l'étang de la Sablière serait de présenter une vitesse moyenne de croissance de 0,012 ml/jr comparativement à 0,010 ml/jr à l'étang Clair. Après cette étape de progression, la valeur moyenne du bio-volume de la population de l'étang de la Sablière régresse d'environ 25%. Selon les tests de signification, la dépendance du bio-volume moyen en fonction de la date et la relation entre ces deux variables sont statistiquement significatives chez les populations d'Hy-
la des étangs Clair et de la Sablière (tableaux 5,8 et 5,9).

La tendance observée dans la progression du bio-volume de la population d'Hyla de l'étang Clair se reflète sur la courbe de l'évolution du bio-volume moyen en fonction du nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques (fig. 5,7B). Cette courbe présente, au début, une lente évolution du bio-volume moyen suivie d'une rapide progression de ce paramètre jusqu'à l'atteinte du climax métamorphique. La vitesse moyenne de croissance (0,0007 ml/°-jr) de cette population est obtenue de l'équation $Y = -0,050 + 0,0007X$ ($Sy.x = 0,065$ ml). Les coordonnées fournies par les 2 derniers échantillons ont été exclues des calculs pour définir cette équation. Chez la population d'Hyla de l'étang de la Sablière, la progression du bio-volume moyen selon le nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques ne présente également que les phases croissantes et décroissantes du bio-volume (fig. 5,8B). Au cours de la 1ère phase, la vitesse moyenne de croissance (0,001 ml/°-jr) de cette population est obtenue de l'équation $Y = -0,123 + 0,001X$ ($Sy.x = 0,040$ ml). Statisti-

TABLEAU 5,8

Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le bio-volume larvaire moyen et la date est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPÈCE	$t_{cal.}$	$t_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	8,333	2,776	R	$0,001 < P < 0,002$
Sablière	<u>B. americanus</u>	4,473	4,303	R	$0,02 < P < 0,05$
	<u>H. crucifer</u>	6,033	4,303	R	$0,02 < P < 0,05$
	<u>R. sylvatica</u>	7,484	2,776	R	$0,001 < P < 0,002$

TABLEAU 5,9

Coefficient de corrélation entre le bio-volume larvaire moyen et la date et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. R: Rejet de l'hypothèse nulle, A: Acceptation de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPÈCE	$r_{cal.}$	$r_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	0,969	0,811	R	$0,001 < P < 0,002$
Sablière	<u>B. americanus</u>	0,949	0,950	A	$0,05 < P < 0,10$
	<u>H. crucifer</u>	0,971	0,950	R	$0,02 < P < 0,05$
	<u>R. sylvatica</u>	0,966	0,811	R	$0,001 < P < 0,002$

quement, le bio-volume moyen est une variable liée à la variable indépendante ($^{\circ}$ -jr) et les relations établies entre ces deux variables sont significatives chez les populations d'Hyla des étangs Clair et de la Sablière (tableaux 5,10 et 5,11).

La croissance en volume des populations larvaires d'Anoures est principalement gouvernée par la disponibilité de la nourriture (cf. Section 5,5,2). Néanmoins, la présente étude révèle qu'il existe une corrélation linéaire positive entre le bio-volume moyen et la date, et entre le bio-volume moyen et le nombre cumulé de degrés-jours (tableaux 5,9 et 5,11). De plus, la dépendance de la variable liée (bio-volume) en fonction des variables indépendantes (date et degré-jour) est statistiquement significative (tableaux 5,8 et 5,10). Ces derniers résultats étaient prévisibles puisque :

- 1- la température de l'eau des étangs est reconnue pour influencer la croissance larvaire des Anoures,
- 2- la température ($^{\circ}$ -jr) est un facteur important dans la disponibilité de la nourriture (abondance, cycle, présence),
- 3- la température gouverne principalement l'évolution de stade de développement, donc elle commande chez les Anoures la progression des phases larvaires jusqu'au moment où les individus cessent de s'alimenter, et
- 4- au cours de la présente étude, le nombre de degrés-jours s'est accumulé de façon régulière et les

TABLEAU 5,10

Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le bio-volume larvaire moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. A: Acceptation de l'hypothèse nulle, R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPÈCE	$t_{cal.}$	$t_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	6,870	2,776	R	$0,002 < P < 0,005$
Sablière	<u>B. americanus</u>	4,248	4,303	A	$0,05 < P < 0,10$
	<u>H. crucifer</u>	6,920	4,303	R	$0,02 < P < 0,05$
	<u>R. sylvatica</u>	10,752	2,776	R	$P < 0,001$

TABLEAU 5,11

Coefficient de corrélation entre le bio-volume larvaire moyen et le nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. A: Acceptation de l'hypothèse nulle, R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPÈCE	$r_{cal.}$	$r_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	0,957	0,811	R	$0,002 < P < 0,005$
Sablière	<u>B. americanus</u>	0,941	0,950	A	$0,05 < P < 0,10$
	<u>H. crucifer</u>	0,978	0,950	R	$0,02 < P < 0,05$
	<u>R. sylvatica</u>	0,975	0,950	R	$P < 0,001$

relations (corrélation et régression) établies entre la date et le nombre cumulé de degrés-jours sont significatives ($P < 0,001$).

Chez les populations d'Hyla des étangs Clair et de la Sablière, il a été établi qu'il existe des liens statistiques entre la date et la valeur du bio-volume moyen et entre le nombre cumulatif de degrés-jours et la valeur bio-volume moyen. Selon les coefficients de détermination (tableau 5,6), de 92 à 96% de la variation totale des points est expliquée par ces liens. Ainsi, aucun des facteurs donnés (date ou °-jr) n'explique davantage la variation des points (bio-volume moyen) le long des droites de régression. L'allure générale des courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date et du nombre cumulé de degrés-jours sont ainsi similaires l'une à l'autre pour un étang donné (fig. 5,7 et 5,8).

Rana sylvatica - L'éclosion massive des oeufs de R. sylvatica à l'étang de la Sablière aurait eu lieu aux alentours du 22 avril. Les stades larvaires de la population de Rana progressent de façon régulière jusqu'à l'atteinte du climax métamorphique (fig. 5,9). Ainsi le taux de différenciation s'accroît dans le temps avec une augmentation de la température. Au début, les têtards se distribuent en un petit nombre de stades suite à l'éclosion massive de l'ensemble des pontes et le stade larvaire évolue lentement. Les écarts-types des stades moyens (II à V de Taylor & Kollros) aux différents échantillonnages de mai sont faibles et les stades modaux correspondent aux stades moyens (tableau 5,1).

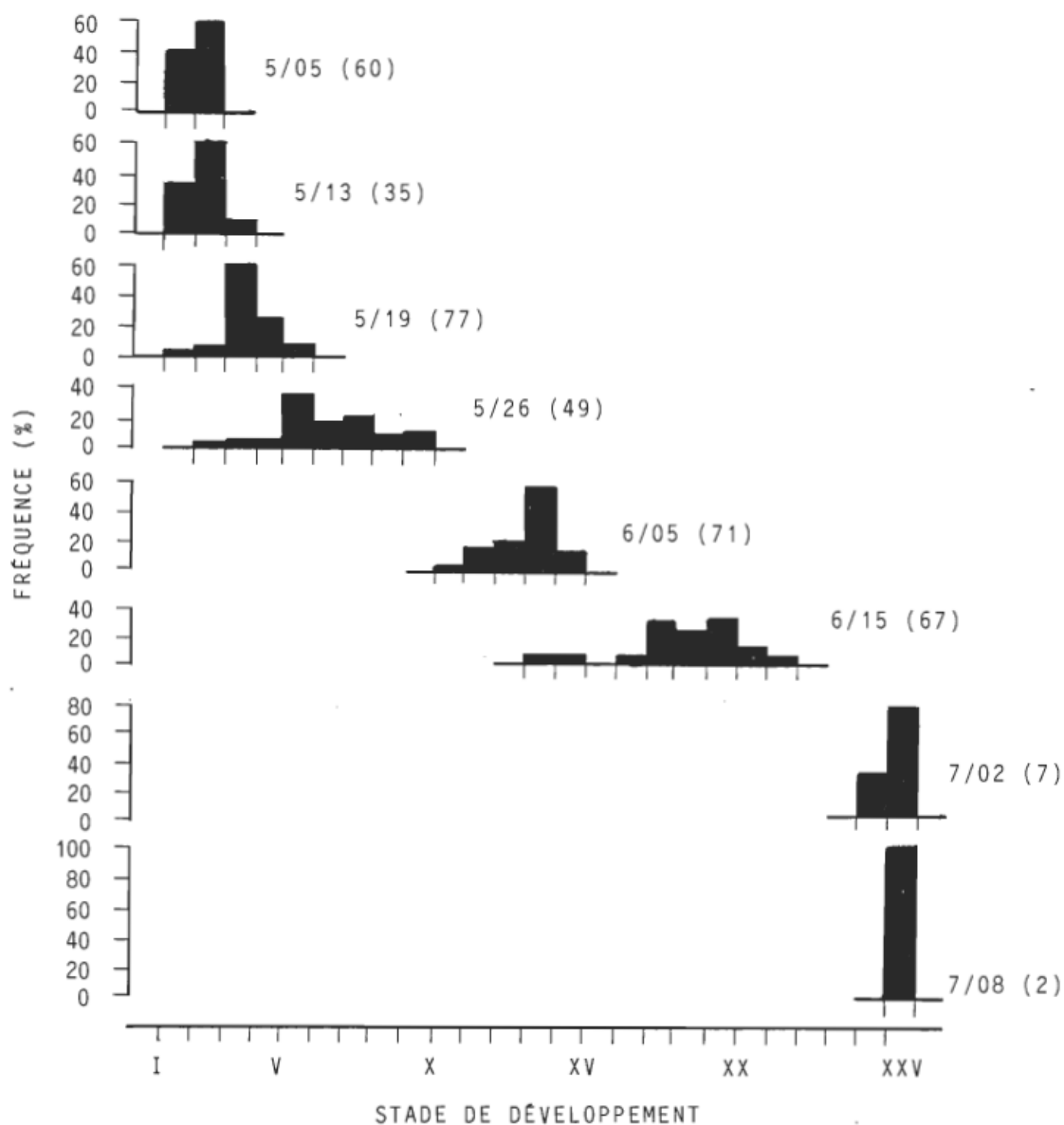


Figure 5,9. Histogrammes de fréquences des stades larvaires de *Rana sylvatica* entre le 5 mai et le 8 août 1981 à l'étang de la Sablière. Stades selon Taylor & Kollros (1946); effectif entre parenthèses.

Mais avec la hausse des températures en juin, le stade de développement évolue plus rapidement jusqu'à la fin de la période larvaire. Ainsi, du début de juin au début de juillet, les têtards passent des stades moyens XIII à XXV respectivement. Comme au mois de mai, la valeur des modes en juin et en juillet est voisine de celle des stades moyens. L'étendue des données est croissante et atteint un maximum (gamme de 9 stades) à la mi-juin lorsque les premiers individus se métamorphosent. La première semaine de juillet voit l'émergence des derniers spécimens, ce qui explique les faibles effectifs et écarts-types pour ce mois. La période de développement larvaire de R. sylvatica à l'étang de la Sablière durerait environ 54 jours et la période des émergences de 2 à 3 semaines (mi-juin - 1ère semaine de juillet).

La progression régulière du stade larvaire de la population de R. sylvatica à l'étang de la Sablière est apparente sur la courbe de l'évolution temporelle du stade moyen (fig. 5,10A). La vitesse de progression du stade moyen est croissante au cours des mois de mai et de juin. Toutefois, au début de juillet, il y a graphiquement formation d'un palier suite à l'atteinte du climax métamorphique. L'équation de régression linéaire $Y = -1,272 + 0,421X$ ($Sy.x = 1,765$ stades) révèle que la vitesse moyenne de différenciation de cette population serait de 0,421 stade/jr. La courbe de l'évolution du stade moyen suivant le nombre cumulé de degrés-jours présente également cette progression régulière du stade larvaire (fig. 5,10B). Compte tenu des basses températures, le nombre cumulatif de degrés-jours et le stade moyen évoluent lentement au début. Ces paramètres progressent plus rapidement par la suite avec

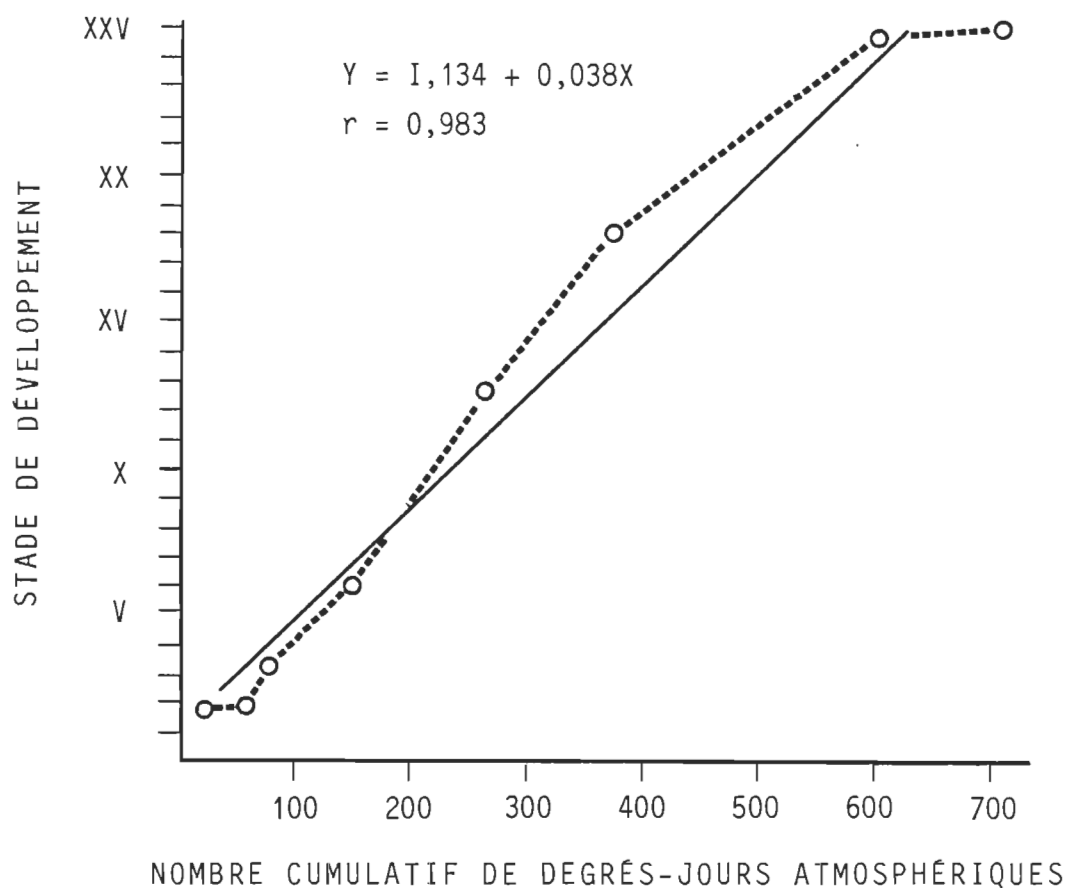
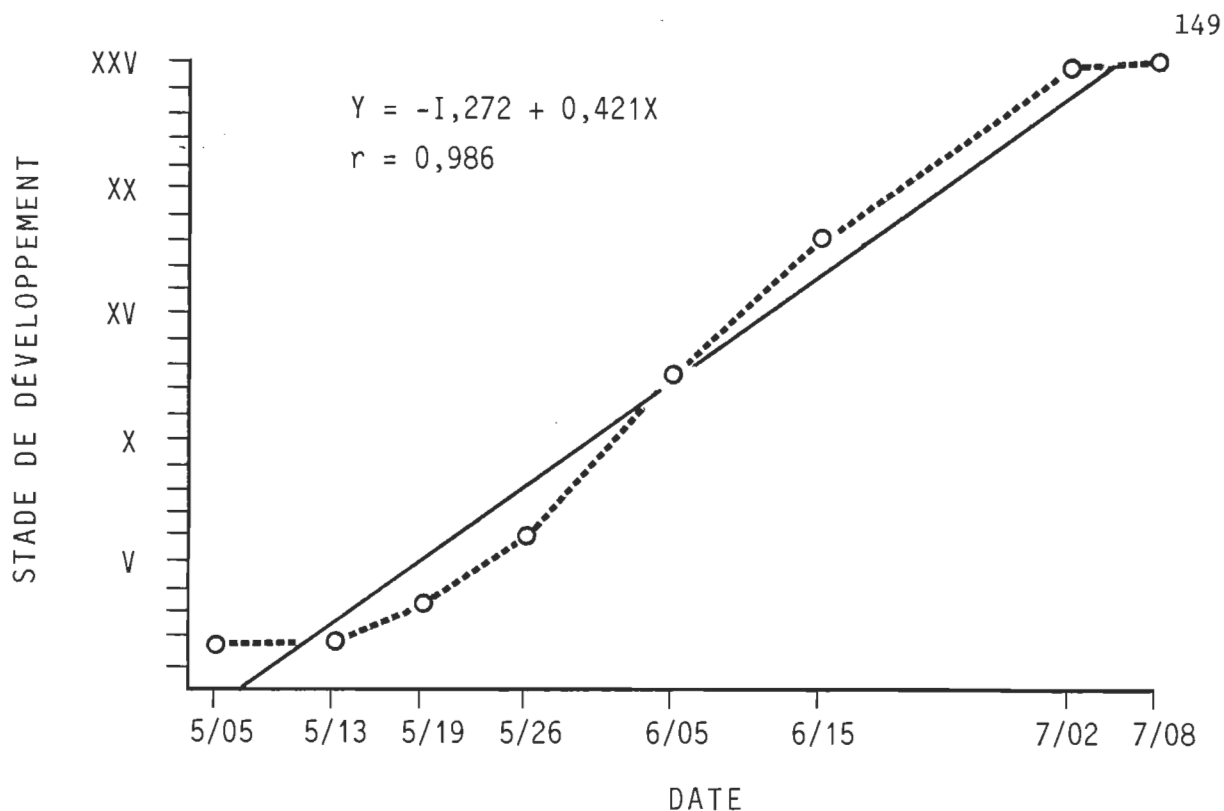


Figure 5,10. Droites de régression et courbes de l'évolution du stade de développement moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire de *Rana sylvatica* à l'étang de la Sablière. Stades selon Taylor & Kollros (1946).

la hausse générale des températures. L'atteinte du climax métamorphique se traduit graphiquement par l'apparition d'un plateau. La progression du stade moyen est décrite par l'équation $Y = 1,134 + 0,038X$ ($Sy.x = 1,974$ stades). La vitesse moyenne de différenciation de cette population serait de $0,038$ stade/ $^{\circ}$ -jr comparativement à $0,421$ stade/jr. Selon les tests de signification, le stade moyen est une variable liée aux variables indépendantes (date et $^{\circ}$ -jr) et les relations établies entre ces 2 types de variables sont statistiquement significatives (tableau 5,2 à 5,5).

Selon les coefficients de détermination (tableau 5,6), 97% de la variation totale du stade moyen est justifiée par la régression de Y (stade) en X (date et $^{\circ}$ -jr). Donc, la variation du stade moyen n'est pas davantage expliquée par un facteur (date) plutôt que l'autre ($^{\circ}$ -jr). La disposition des points le long des droites de régression linéaire est ainsi similaire d'une droite à l'autre (fig. 5,10). Ceci était prévisible puisqu'il a été établi qu'en 1981, la date et le nombre cumulé de degrés-jours étaient deux variables liées, le nombre de degrés-jours s'accumulant de façon régulière.

La croissance en bio-volume de la population de R. sylvatica à l'étang de la Sablière présente une phase d'augmentation suivie d'une phase de régression (fig. 5,11). Le bio-volume évolue rapidement jusqu'au climax métamorphique, puis chute soudainement suite aux modifications profondes de la morphologie et de la physiologie des têtards. Ces changements biologiques sont si importants que les individus cessent de

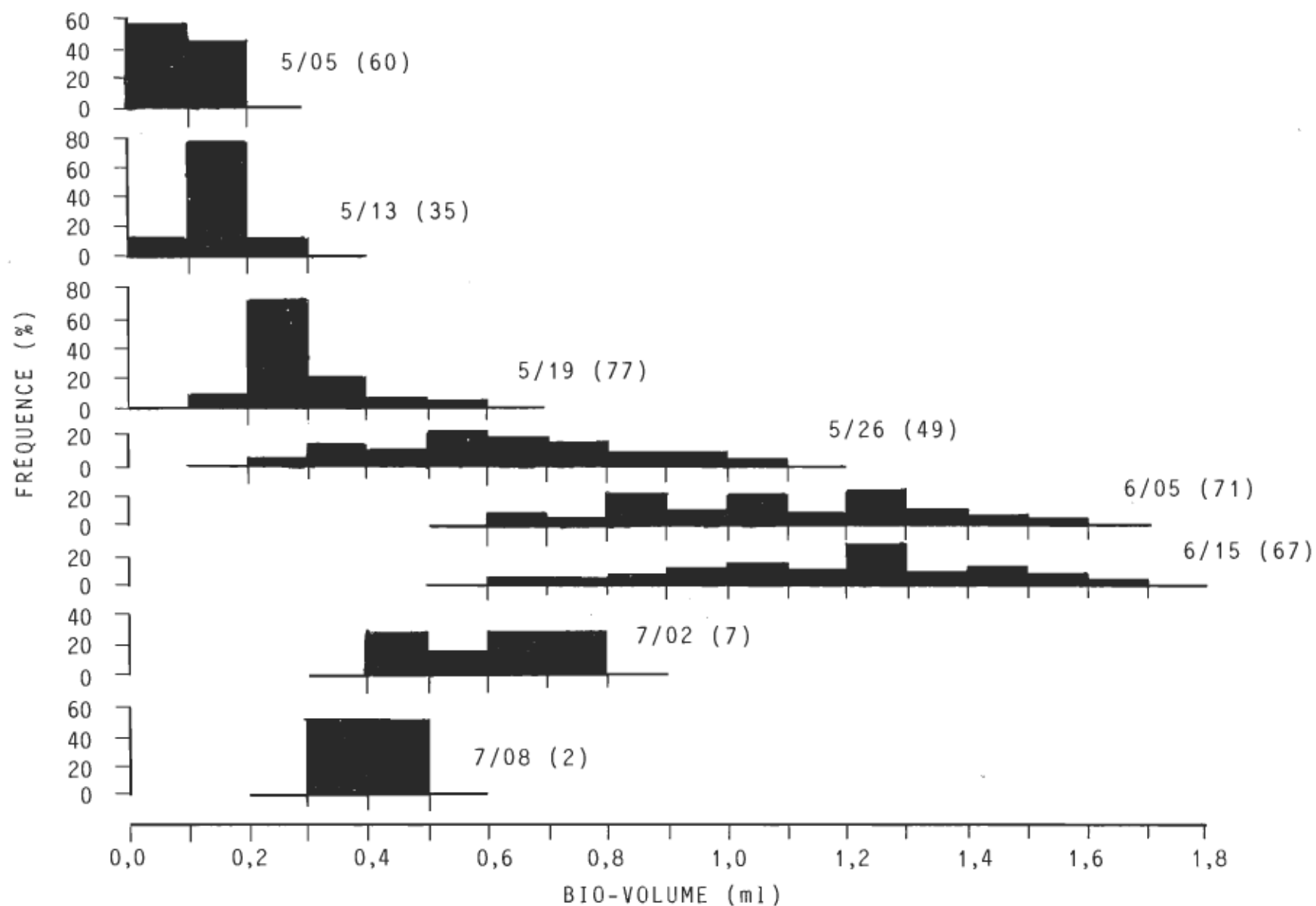


Figure 5.11. Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de *Rana sylvatica* entre le 5 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière. Effectif entre parenthèses.

s'alimenter et subissent une perte de bio-volume. La phase d'augmentation voit une accélération de la croissance jusqu'au début de juin. Le bio-volume passe de 0,09 ml au début de mai à 1,04 ml au début de juin, alors que le mode passe de 0,10 ml à 1,20 ml (tableau 5,7). En raison des variations individuelles de croissance, l'étendue des données et l'écart-type de la moyenne s'élargissent rapidement au cours du mois de mai. Avant que la population larvaire de Rana n'entre dans la phase de régression, la croissance est lente. Durant la première quinzaine de juin, les paramètres étudiés présentent une très faible évolution. La fin de juin et le début de juillet coïncident avec l'émergence massive des têtards et la chute de leur bio-volume. Le nombre d'individus capturés au cours de cette phase est restreint cependant et ne permet pas une analyse profonde du phénomène. Toutefois la perte de bio-volume serait relativement importante si l'on se fie au rapport de 3:1 qui existe entre le bio-volume moyen des individus capturés à la mi-juin et celui des individus récoltés le 8 juillet.

La progression du bio-volume moyen suivant la date et le nombre cumulé de degrés-jours présente également une phase croissante suivie d'une phase décroissante (fig. 5,12). Le bio-volume moyen évolue lentement au début pour ensuite progresser plus rapidement jusqu'à l'atteinte du climax métamorphique. À ce moment, on note une chute importante du bio-volume moyen. L'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date est décrite par l'équation $Y = -0,074 + 0,030X$ ($Sy.x = 0,135$ ml). Cette équation est de $Y = 0,014 + 0,0034X$ ($Sy.x = 0,118$ ml) dans le cas de l'évolution du bio-volume moyen en fonction du nombre

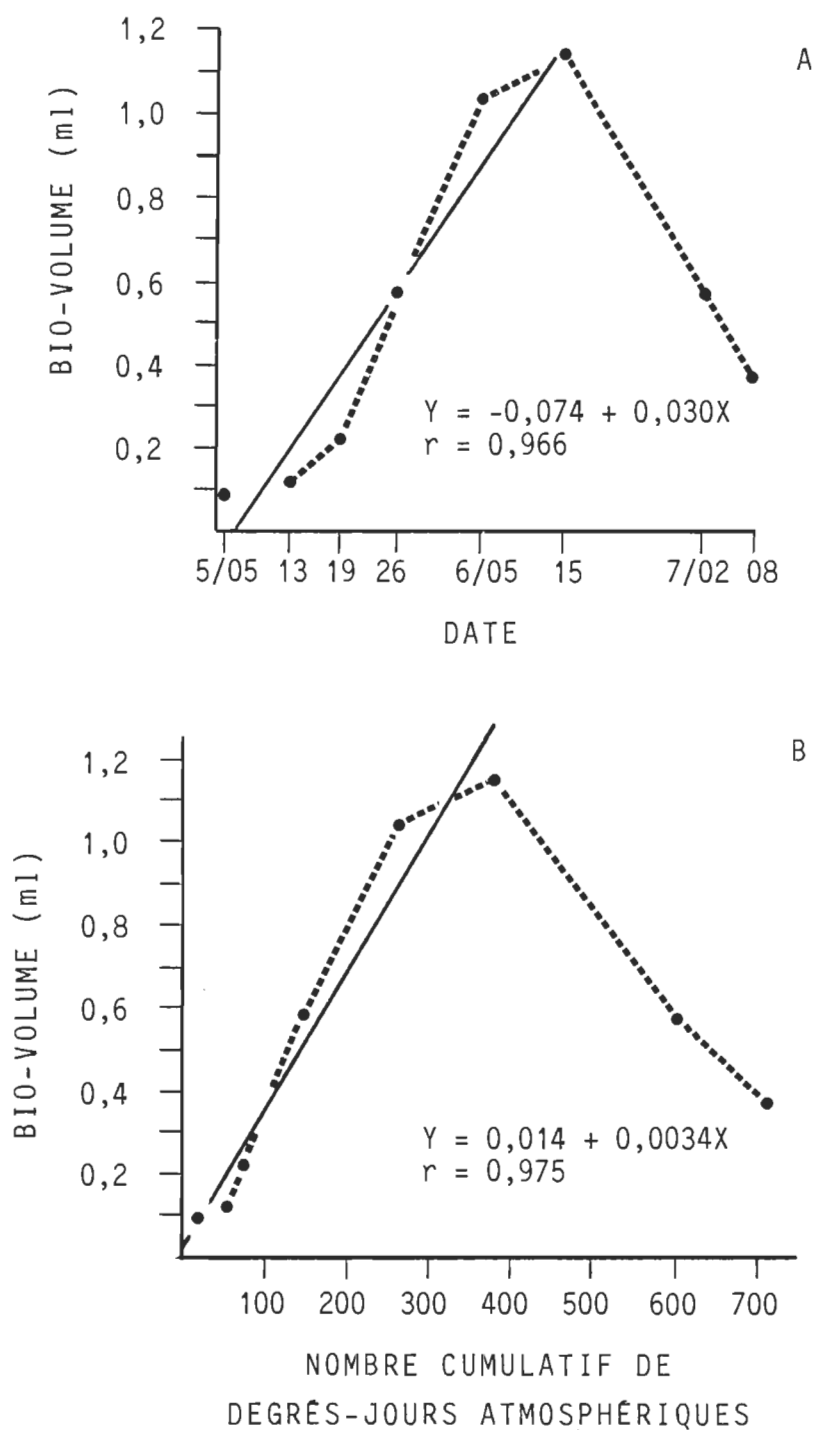


Figure 5,12. Droites de régression et courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire de Rana sylvatica à l'étang de la Sablière.

cumulatif de degrés-jours. Les données utilisées pour déterminer ces équations sont celles contenues dans la phase croissante. La vitesse moyenne de croissance de cette population serait de 0,030 ml/jr ou de 0,0034 ml/°-jr. La dépendance de la variable liée (bio-volume moyen) en fonction des variables indépendantes (date et °-jr) et les relations entre ces 2 types de variables sont statistiquement significatives (tableaux 5,8 à 5,11).

Ces derniers résultats étaient toutefois prévisibles (cf. lien du bio-volume avec la date et le nombre cumulatif de degrés-jours chez H. crucifer). La disposition des points le long de la droite de régression de l'évolution du bio-volume moyen suivant la date était similaire à celle de l'évolution du bio-volume moyen suivant le nombre cumulatif de degrés-jours (fig. 5,12). La valeur des coefficients de détermination révèle que 93 à 95% de la variation totale du bio-volume moyen est expliquée par les régressions linéaires calculées (tableau 5,6). Ainsi, aucun des facteurs donnés (date et °-jr) n'explique davantage les variations du bio-volume.

Bufo americanus - Les premiers têtards de B. americanus à l'étang de la Sablière ont été observés à la mi-mai, soit 2 à 3 semaines plus tard que ceux d'Hyla et de Rana. Le développement larvaire de cette population de Bufo s'effectue rapidement, soit en 38 jours comparativement à 54 jours chez Rana et entre 23 et 61 jours chez Hyla. Peu de temps après l'éclosion massive des oeufs, les têtards ne présentent que 2 stades différents, le mode se confondant à la moyenne (fig. 5,13

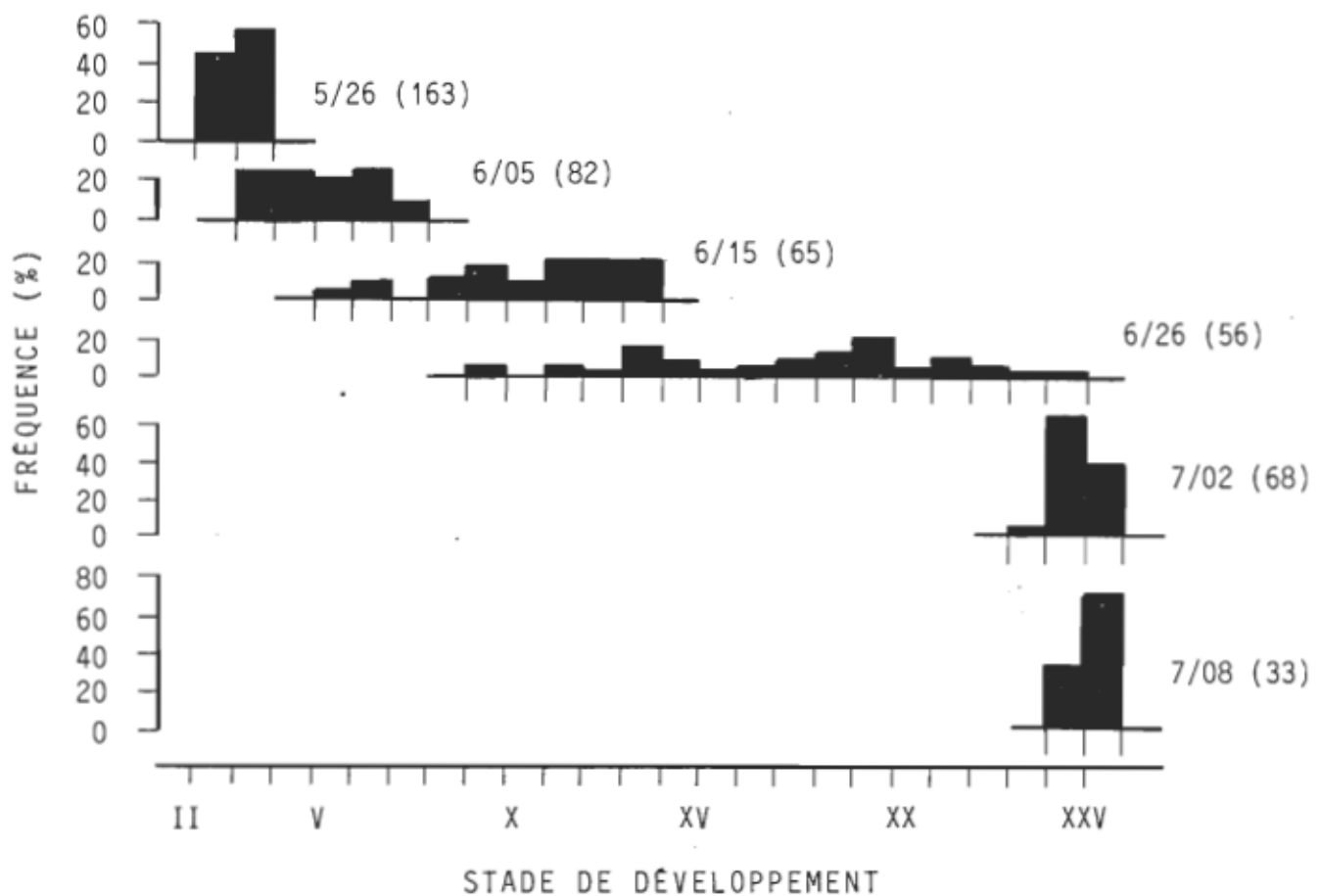


Figure 5,13. Histogrammes de fréquences des stades larvaires de *Bufo americanus* entre le 26 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière. Stades selon Taylor & Kollros (1946); effectif entre parenthèses.

et tableau 5,1). Au cours du mois de juin, le stade évolue rapidement et l'étendue des données atteint un maximum de 16 stades à la fin de juin. Le stade moyen passe du stade IV,7 ($\pm 1,3$) de Taylor & Kollros (1946) au début de juin au stade XVII,1 ($\pm 3,6$) à la fin de juin. La progression et la valeur du mode sont légèrement supérieures à celles de la moyenne. Les premières émergences des individus métamorphosés ont été observées à la fin de juin. Au début de juillet, tous les têtards de Bufo avaient atteint le climax métamorphique.

Cette rapide différenciation de la population de Bufo est évidente sur les courbes de l'évolution du stade moyen (fig. 5,14). L'accélération du développement se produit jusqu'à l'approche du climax métamorphique où le stade moyen demeure relativement constant. La progression du stade moyen suivant la date est définie par l'équation $Y = 0,026 + 0,569X$ ($Sy.x = 2,089$ stades) avec une vitesse moyenne de différenciation de 0,569 stade/jr. L'évolution du stade moyen selon le nombre cumulé de degrés-jours est décrite par l'équation $Y = 0,056 + 0,044X$ ($Sy.x = 2,061$ stades), la vitesse moyenne de différenciation étant de 0,044 stade/°-jr. Les tests de signification révèlent que la dépendance du stade moyen en fonction des variables indépendantes (date et °-jr) et les relations entre le stade moyen et ces 2 variables sont significatives (tableaux 5,2 à 5,5).

Comparativement à H. crucifer et à R. sylvatica, B. americanus est sans contredit l'espèce qui présente la plus grande vitesse de différenciation lavaire. Ainsi la vitesse moyenne de différenciation de

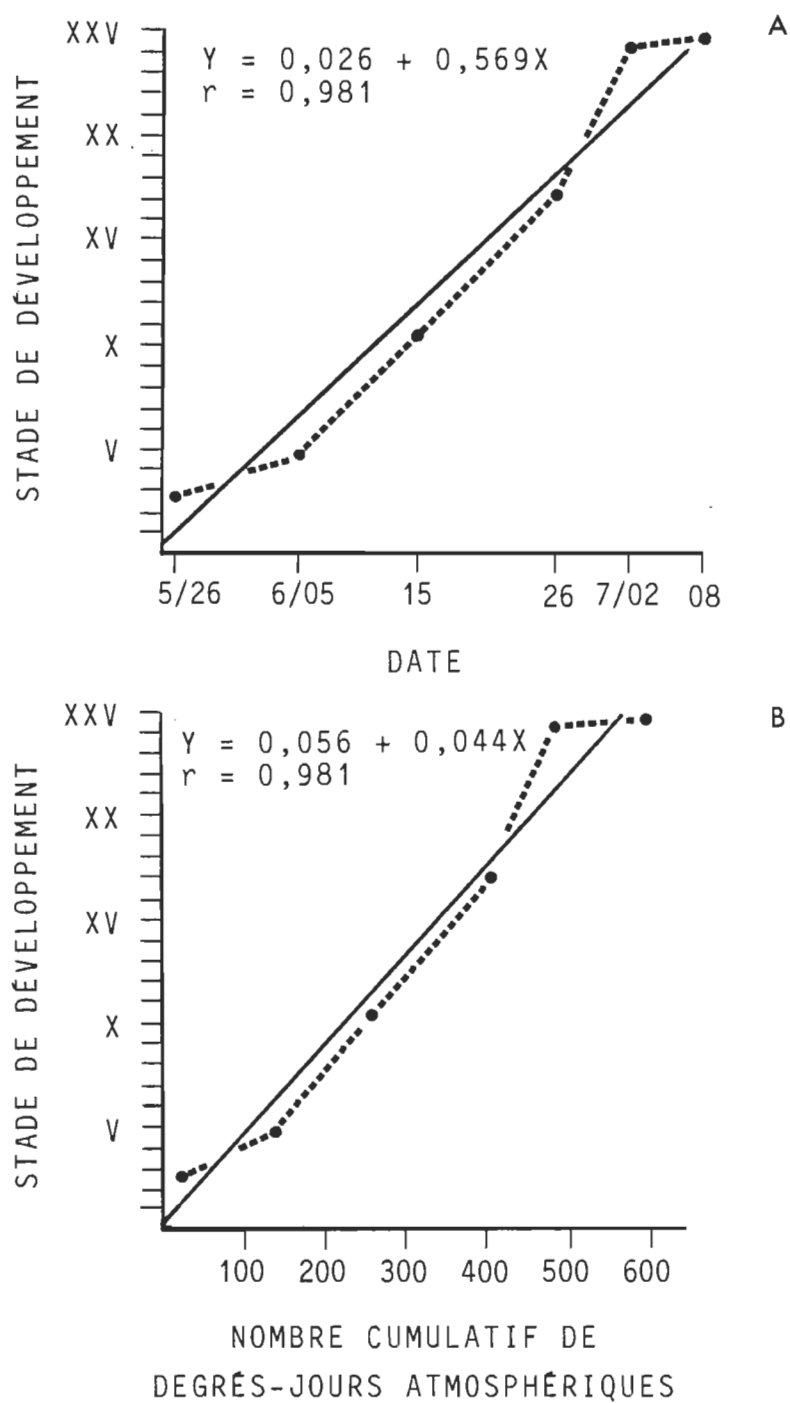


Figure 5,14. Droites de régression et courbes de l'évolution du stade de développement moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire de *Bufo americanus* à l'étang de la Sablière. Stades selon Taylor & Kollros (1946).

la population de Bufo est de 0,569 stade/jr alors que celle-ci est inférieure à 0,425 stade/jr chez les populations d'Hyla et de Rana. Comme chez Hyla et Rana, la variation du stade moyen de Bufo n'est pas plus justifiée par un facteur (date) plutôt que l'autre ($^{\circ}$ -jr). La disposition des points le long des droites de régression est similaire d'une droite à l'autre (fig. 5,14) et 96% de la variation totale du stade moyen est justifiée par la régression de Y (stade) en X (date et $^{\circ}$ -jr) (tableau 5,6).

D'une façon générale, la croissance de cette population de Bufo se dessine en 2 mouvements (fig. 5,15). Le bio-volume des têtards s'accroît jusqu'à l'approche du climax métamorphique; à partir de ce moment, il y a une chute du bio-volume. Au début en raison d'une éclosion massive des oeufs, tous les têtards présentent la même classe de volume. L'étalement des données augmente par la suite et atteint une gamme de 5 classes de bio-volume à la fin de juin. De la fin de mai à la fin de juin, le bio-volume moyen passe de 0,02 à 0,21 ml respectivement (tableau 5,7). La valeur du mode et sa vitesse de progression sont voisines de celles de la moyenne tout au cours de cette période. À l'approche du climax métamorphique, du 26 juin au 2 juillet, le bio-volume, la moyenne et l'étendue des données diminuent, alors que l'écart-type est constant. Au début de juillet, la chute du bio-volume des têtards se poursuit et ainsi le mode passe de 0,20 à 0,10 ml du 2 au 8 juillet respectivement, alors que la moyenne (0,15 ml) est constante. Toutefois l'écart-type de la moyenne et l'étendue des données augmentent au cours de cette période.

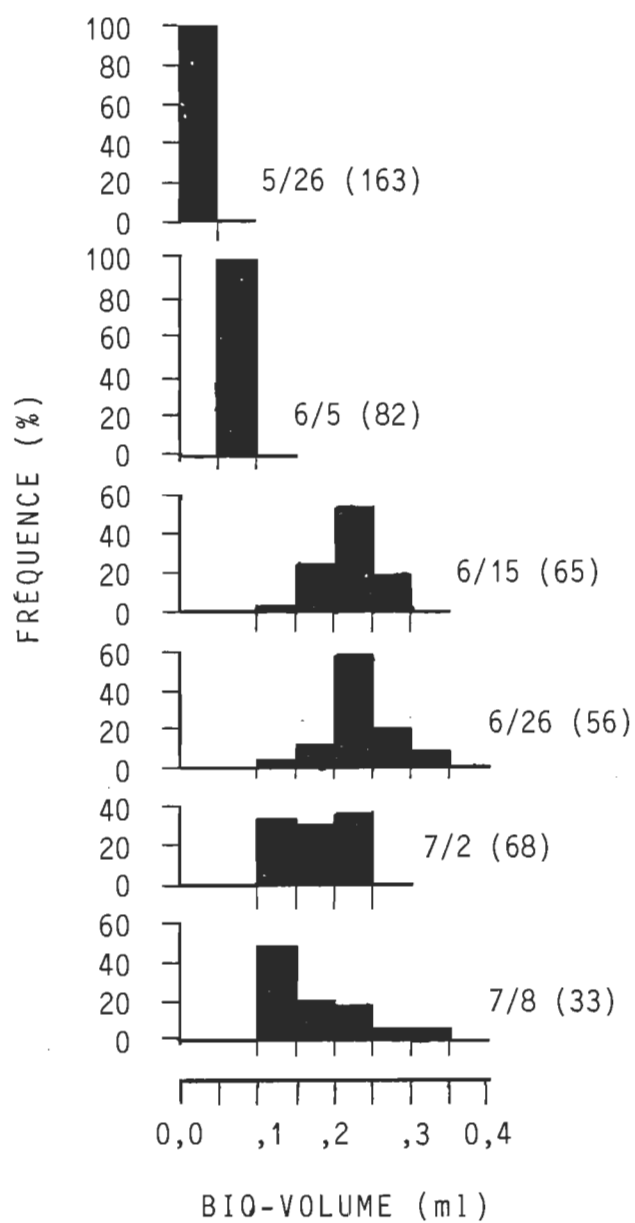


Figure 5,15. Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de *Bufo americanus* entre le 26 mai et le 8 juillet 1981 à l'étang de la Sablière. Effectif entre parenthèses.

La tendance observée dans la progression du bio-volume de cette population de Bufo se reflète sur les courbes de l'évolution du bio-volume moyen (fig. 5,16). Ainsi le bio-volume moyen augmente jusqu'à l'approche de la métamorphose et à ce moment, on note une chute importante (29%) du bio-volume moyen. Au début de juillet, la valeur moyenne du bio-volume se stabilise à 0,15 ml. De la fin de mai à la fin de juin, la progression du bio-volume moyen en fonction de la date est décrite par l'équation $Y = 0,015 + 0,007X$ ($Sy.x = 0,037$ ml), la vitesse moyenne de croissance étant de 0,007 ml/jr. La dépendance du bio-volume moyen en fonction de la date est statistiquement significative (tableau 5,8). Toutefois le coefficient de corrélation de la relation date-bio-volume moyen ne serait pas significativement différent de zéro (tableau 5,9). Néanmoins, la différence entre la valeur de r calculé (0,949) et de r théorique (0,950) est très faible et ce test d'hypothèse n'est pas très significatif ($0,05 < P < 0,10$). L'évolution du bio-volume moyen suivant le nombre cumulatif de degrés-jours est définie par l'équation $Y = 0,010 + 0,0006X$ ($Sy.x = 0,039$ ml), la vitesse moyenne de croissance étant de 0,0006 ml/°-jr. Selon les tests statistiques, la dépendance du bio-volume moyen en fonction des degrés-jours et la relation entre ces 2 variables ne sont pas significatives (tableaux 5,10 et 5,11). Toutefois les différences entre les valeurs calculées et théoriques (4,248 vs 4,303 et 0,941 vs 0,950) sont très faibles et ces tests statistiques ne sont pas très significatifs ($0,05 < P < 0,10$). L'acceptation de l'hypothèse nulle dans les tests statistiques impliquant la population larvaire de Bufo serait engendrée par un nombre de degrés de liberté peu élevé, un faible bio-volume moyen et une lente évolution du bio-volume moyen.

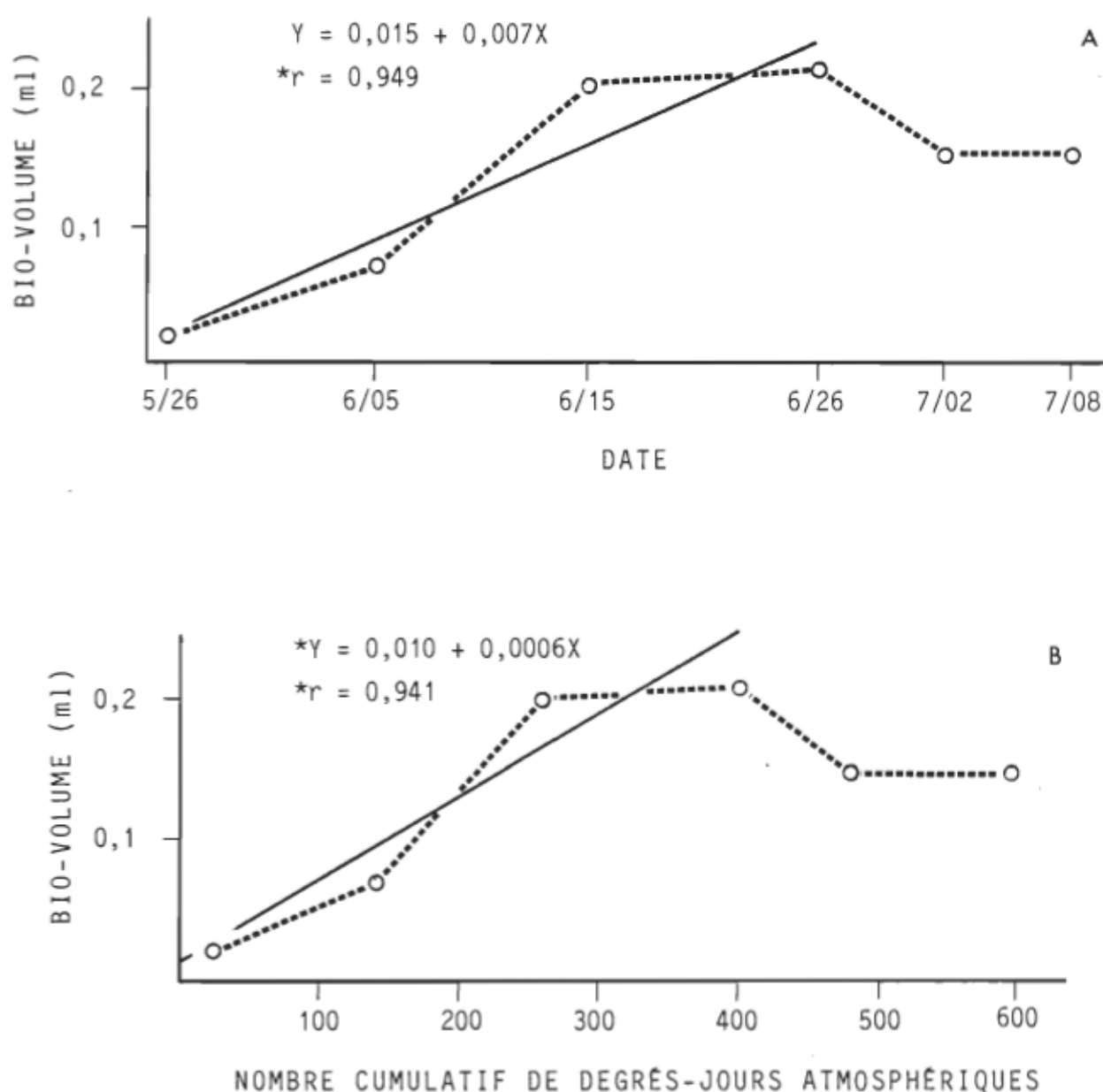


Figure 5.16. Droites de régression et courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction de la date (A) et du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) (B) de la population larvaire de Bufo americanus à l'étang de la Sablière.
 * : Non significatif.

Malgré que la population de Bufo présente la plus grande vitesse de différenciation larvaire, elle possède tout de même la plus petite vitesse de croissance. Ainsi la vitesse moyenne de croissance de la population de Bufo est de 0,007 ml/jr comparativement à 0,012 ml/jr chez Hyla et 0,030 ml/jr chez Rana. Comme chez les populations d'Hyla et de Rana, aucune des variables indépendantes relevées (date ou °-jr) n'explique davantage les variations du bio-volume moyen de la population de Bufo. Ainsi, 89% de la variation totale du bio-volume moyen est justifiée par le lien entre le bio-volume moyen et les degrés-jours, alors que ce pourcentage est de 90% dans le cas du lien entre le bio-volume moyen et la date (tableau 5,6). Il en résulte que la disposition des points le long des droites de régression linéaire est relativement similaire d'une droite à l'autre (fig. 5,16).

5.2 Lien entre le stade de développement et le bio-volume

Une étude morphométrique a été réalisée pour déterminer l'importance des différences de volume entre les espèces pour un stade de développement donné. La progression du bio-volume moyen en fonction du stade moyen est décrite pour les populations larvaires d'Anoures des étangs Clair et de la Sablière. Des équations de régression linéaire traduiront les vitesses moyennes de croissance (ml/stade) des populations larvaires. La signification statistique de ces relations est vérifiée à partir de la valeur des coefficients de corrélation et de régression linéaire. Cette étude morphométrique se présente sous

3 volets. Dans un premier temps, une comparaison intersite de la progression du bio-volume moyen selon le stade moyen est réalisée entre les populations larvaires d'H. crucifer. En second lieu, une comparaison interspécifique de cette progression est effectuée entre les populations larvaires d'Anoures de l'étang de la Sablière. Finalement, la comparaison intraspécifique de la croissance et de la différenciation permettra de déterminer s'il existe des analogies dans la progression du stade et du bio-volume. La prochaine section sera consacrée à l'évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures.

5.2.1 Comparaison intersite du lien

La progression du bio-volume moyen en fonction du stade moyen chez la population d'H. crucifer aux étangs Clair et de la Sablière se réalise en 2 phases (fig. 5,17). La phase croissante du bio-volume moyen de ces populations est suivie d'une phase relativement stationnaire à l'étang Clair et d'une phase décroissante à l'étang de la Sablière. Le bio-volume moyen de cette population à l'étang Clair comparé à celui enregistré à l'étang de la Sablière présente un rapport d'environ 1:1 et ce pour les stades I à X de Taylor & Kollros (1946). Toutefois, le bio-volume moyen de la population d'Hyla à l'étang Clair est légèrement supérieur à celui de l'étang de la Sablière. Cet écart serait principalement engendré par les facteurs suivants:

- 1- une compétition intra- et interspécifique moins importante à l'étang Clair, et

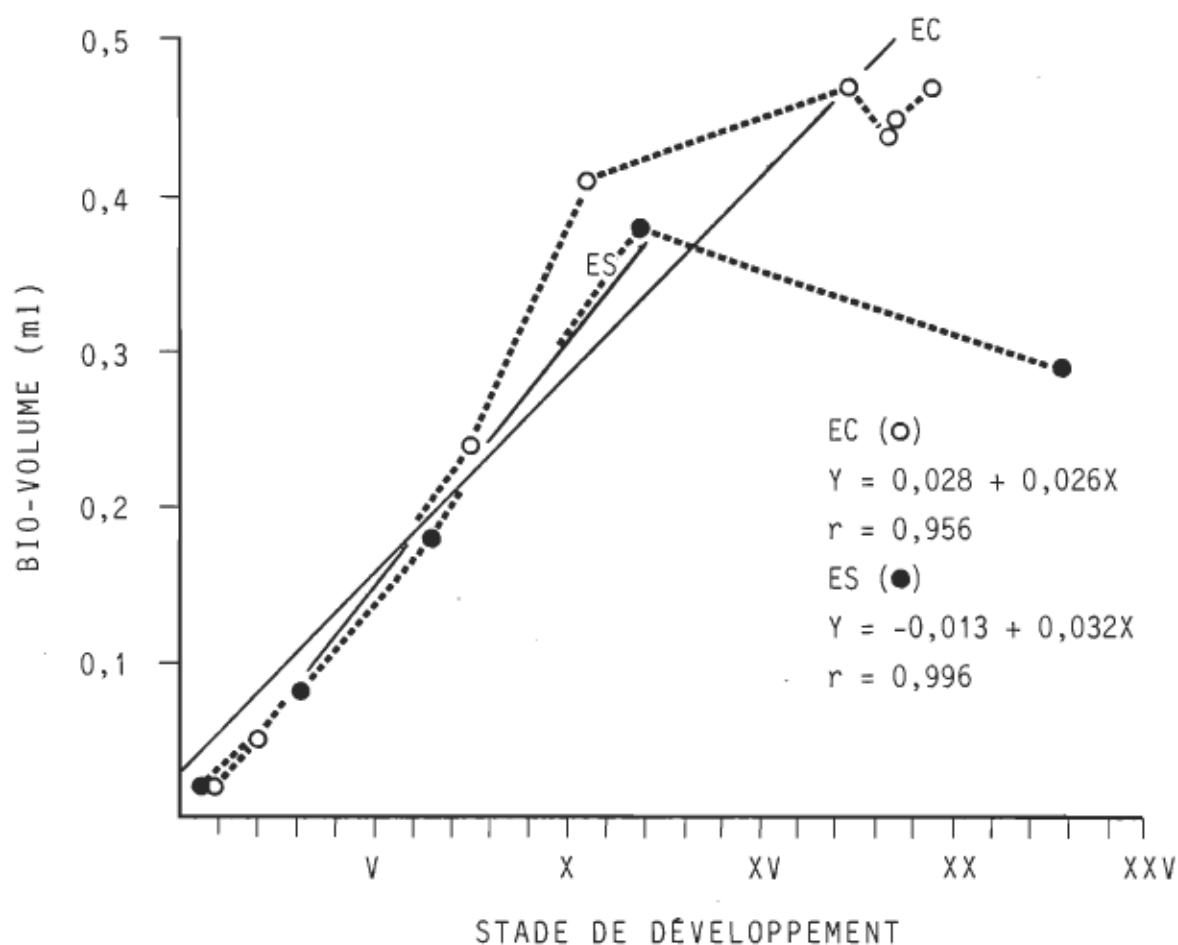


Figure 5,17. Droites de régression et courbes de la relation morphométrique entre le stade et le bio-volume larvaires moyens chez les populations d'*Hyla crucifer* aux étangs Clair (EC) et de la Sablière (ES). Stades selon Taylor & Kollros (1946).

2- une période larvaire plus étendue à l'étang Clair.

La différenciation des populations larvaires d'Anoures étant principalement gouvernée par la température, une eau froide engendrerait en moyenne une période larvaire plus importante et théoriquement, un bio-volume supérieur. Comparativement à l'étang de la Sablière, l'étang Clair est caractérisé par une eau froide suite aux conditions environnementales, i.e., profondeur d'eau et ensoleillement de l'étang. Le temps de séjour (première éclosion-dernière émergence) des têtards d'Hyla à l'étang Clair (≈ 83 jrs) est supérieur à celui à l'étang de la Sablière (≈ 64 jrs). Les vitesses moyennes de différenciation sont ainsi de 0,299 stade/jr à l'étang Clair et de 0,363 stade/jr à l'étang de la Sablière. La vitesse moyenne de croissance d'Hyla serait légèrement plus rapide à l'étang de la Sablière (0,012 ml/jr) qu'à l'étang Clair (0,010 ml/jr). Toutefois, le temps de séjour des têtards étant plus considérable à l'étang Clair, il s'ensuit une tendance à produire des individus plus volumineux à cet étang.

La relation entre le stade moyen et le bio-volume moyen chez les populations d'Hyla est décrite par les équations $Y = 0,028 + 0,026X$ ($Sy.x = 0,066$ ml) et $Y = -0,013 + 0,032X$ ($Sy.x = 0,017$ ml) pour les étangs Clair et de la Sablière respectivement. Pour déterminer ces équations, les coordonnées fournies par les échantillons du 7/28 et du 8/04 n'ont pas été utilisées à l'étang Clair tout comme celle fournie par le dernier échantillon à l'étang de la Sablière. D'une façon générale, la vitesse moyenne de croissance de ces populations serait de

0,026 et de 0,032 ml/stade aux étangs Clair et de la Sablière respectivement. En raison de l'étalement des éclosions dans le temps, ces vitesses n'indiquent que la tendance générale de ces populations larvaires. La dépendance du bio-volume moyen en fonction du stade moyen et la relation entre ces 2 variables sont statistiquement significatives chez les populations d'Hyla (tableaux 5,12 et 5,13).

Les résultats obtenus révèlent que le pourcentage de la variation totale du bio-volume moyen qui est justifié par les régressions calculées est légèrement supérieur à l'étang de la Sablière. Ainsi le coefficient de détermination de la régression du bio-volume moyen en fonction du stade moyen est de 99% chez la population d'Hyla à l'étang de la Sablière et de 91% chez celle de l'étang Clair. À l'exception de la phase de régression du bio-volume moyen à l'étang de la Sablière, l'allure générale des courbes de l'évolution de ce paramètre est relativement similaire d'un étang à l'autre (fig. 5,17). Si bien que les coefficients de corrélation et de régression de la population d'Hyla à l'étang Clair sont statistiquement ($0,20 < P < 0,50$) identiques à ceux de la population d'Hyla à l'étang de la Sablière. La divergence observée entre la dernière portion de ces courbes résulterait du fait que les têtards récoltés à l'étang de la Sablière étaient à une étape avancée de la métamorphose, alors que ceux de l'étang Clair amorçaient cette dernière. Les têtards de l'étang de la Sablière présentaient ainsi des changements importants dans leurs physiologies et leurs morphologies, alors que ceux de l'étang Clair étaient sur le point de subir ces changements. Ce qui justifie la chute du bio-volume moyen à l'étang de la

TABLEAU 5,12

Test de t de Student pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de régression linéaire entre le bio-volume et le stade larvaires moyens est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. A: Acceptation de l'hypothèse nulle, R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPÈCE	$t_{cal.}$	$t_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	6,520	2,776	R	$0,002 < P < 0,005$
Sablière	<u>B. americanus</u>	3,271	4,303	A	$0,05 < P < 0,10$
	<u>H. crucifer</u>	15,804	4,303	R	$0,002 < P < 0,005$
	<u>R. sylvatica</u>	8,558	2,776	R	$0,001 < P < 0,002$

TABLEAU 5,13

Coefficient de corrélation entre le bio-volume et le stade larvaires moyens et test de l'hypothèse nulle selon laquelle le coefficient de corrélation est égal à zéro chez les populations d'Anoures de deux milieux. A: Acceptation de l'hypothèse nulle, R: Rejet de l'hypothèse nulle.

ÉTANG	ESPÈCE	$r_{cal.}$	$r_{0,05(2)}$	H_0	P
Clair	<u>H. crucifer</u>	0,956	0,811	R	$0,002 < P < 0,005$
Sablière	<u>B. americanus</u>	0,922	0,950	A	$0,05 < P < 0,10$
	<u>H. crucifer</u>	0,996	0,950	R	$0,002 < P < 0,005$
	<u>R. sylvatica</u>	0,973	0,811	R	$0,001 < P < 0,002$

Sablière et les légères fluctuations de ce dernier à l'étang Clair.

5.2.2 Comparaison interspécifique du lien

L'évolution du bio-volume moyen en fonction du stade moyen chez les populations larvaires de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica à l'étang de la Sablière est illustrée à la figure 5,18. Cette évolution présente une phase croissante (stades I à XVIII) suivie d'une phase décroissante (stades > XIX). La chute soudaine du bio-volume moyen résulte de l'atteinte de l'étape de la métamorphose (stades XVIII à XXV). À ce moment, les têtards cessent de s'alimenter; il y a réorganisation des tissus et perte de biomasse. L'importance de la perte de biomasse semble être fonction de la taille maximale des individus. Les courbes de ladite évolution révèlent que Rana, Hyla et Bufo présentent des rapports de bio-volumes moyens d'environ 5:2:1 respectivement; ces rapports de bio-volumes demeurent à peu près constants entre les stades III à XXIII. Les rapports de bio-volumes moyens sont fonctions des vitesses de croissance et de différenciation qui sont propres à chaque espèce. Toutefois, il ne faut pas omettre l'action des facteurs biotiques tels que la compétition et la prédation qui peuvent influencer la distribution des tailles au sein des populations larvaires d'Anoures. Les conditions environnementales telle que la température peuvent également engendrer des variations de la valeur du bio-volume moyen (cf. Section 5.2.1). Ainsi selon le préférendum thermique des espèces larvaires d'Anoures, les vitesses de croissance et de différenciation d'une espèce

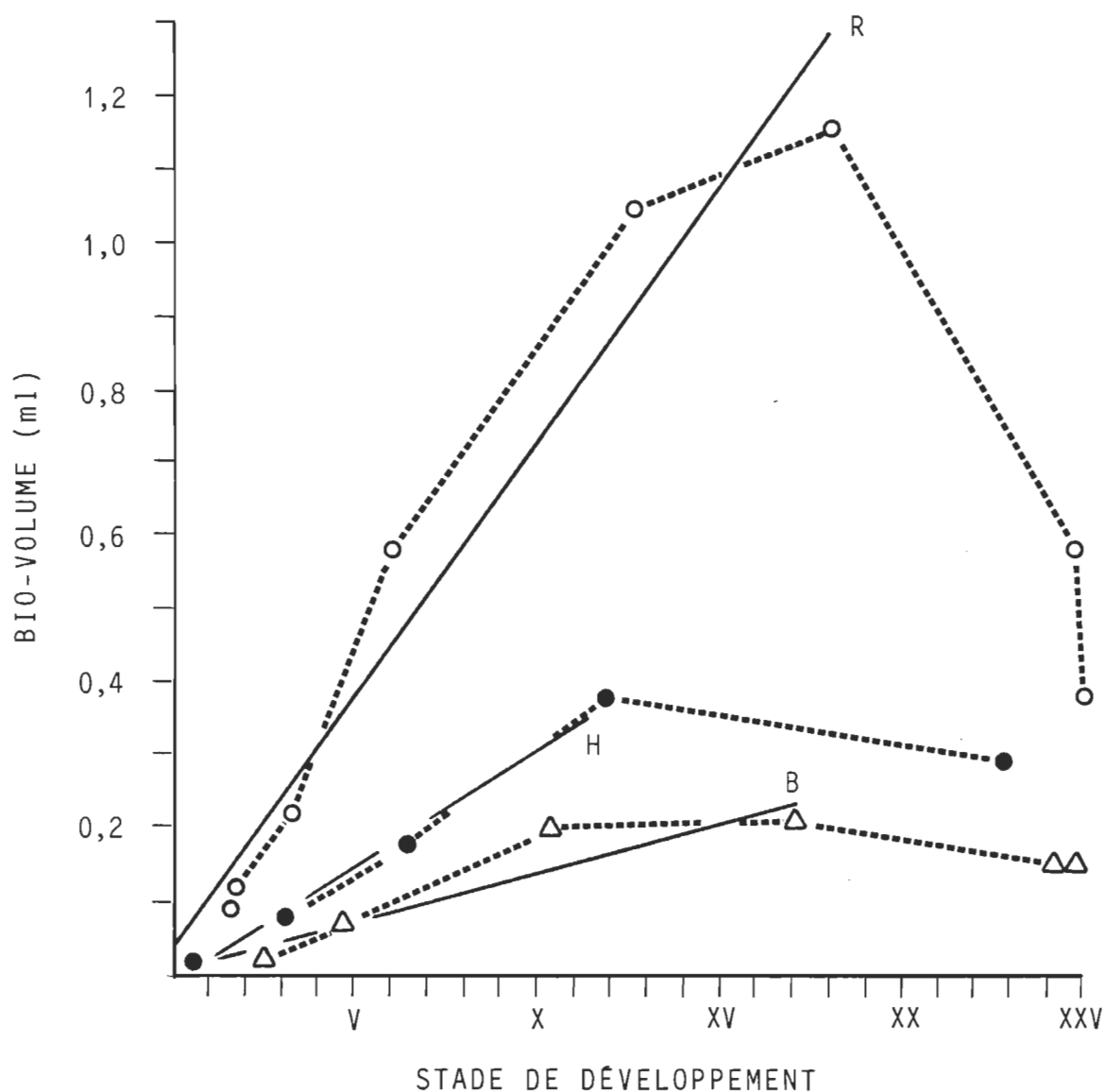


Figure 5,18. Droites de régression et courbes de la relation morphométrique entre le stade et le bio-volume larvaires moyens chez les populations de Bufo americanus (B, Δ), d'Hyla crucifer (H, \bullet) et de Rana sylvatica (R, \circ) à l'étang de la Sablière. Stades selon Taylor & Kollros (1946);
 B : $Y = 0,008 + 0,013X$, $r = 0,922$; H : $Y = -0,013 + 0,032X$, $r = 0,996$; R : $Y = 0,039 + 0,069X$, $r = 0,973$.

peuvent être accélérées ou ralenties avec toutes variations de la température de l'eau.

L'évolution du bio-volume moyen en fonction du stade moyen à l'étang de la Sablière est définie par les équations $Y = 0,008 + 0,013X$, $Y = -0,013 + 0,032X$ et $Y = 0,039 + 0,069X$ pour Bufo, Hyla et Rana respectivement. Les coordonnées contenues dans la phase croissante du bio-volume ont été utilisées pour déterminer ces équations. La vitesse moyenne de croissance des populations larvaires de Bufo et d'Hyla serait de 0,013 et de 0,032 ml/stade respectivement mais de 0,069 ml/stade chez Rana. Ces vitesses n'indiquent que la tendance générale de ces populations dans la portion ascendante des courbes. Dans le cas de la population d'H. crucifer, l'étalement des éclosions dans le temps tend ainsi à diminuer les valeurs moyennes du volume et du stade. Ce qui peut modifier le lien qui existe entre ces 2 variables. La dépendance du bio-volume moyen en fonction du stade moyen et la relation entre ces 2 variables sont statistiquement significatives chez les populations d'Hyla et de Rana (tableaux 5,12 et 5,13). Toutefois, ces relations ne sont pas significatives dans le cas de Bufo. Les proportions de la variation totale du bio-volume moyen qui sont justifiées par la régression du bio-volume moyen en fonction du stade moyen sont de 95, 91 et 85% chez Rana, Hyla et Bufo respectivement.

5.2.3 Comparaison intraspécifique de la croissance et de la différenciation

La comparaison intraspécifique de la croissance et de la dif-

férenciation est illustrée par la superposition des droites de régression et des courbes de l'évolution du stade et du bio-volume moyens en fonction du nombre cumulatif de degrés-jours. Cette superposition permettra de déterminer s'il existe des analogies dans la progression du stade et du bio-volume chez une population larvaire d'Anoures donnée. Elle permettra également de comparer les proportions de la variation totale de Y (bio-volume et stade) qui sont justifiées par la régression de Y en X (°-jr).

Hyla crucifer - La croissance et la différenciation de la population larvaire d'H. crucifer à l'étang Clair se dessinent en 3 mouvements. Le synchronisme de ces mouvements est illustré sur les courbes de l'évolution des variables liées (bio-volume et stade) en fonction de la variable indépendante (°-jr) (fig. 5,19A). En raison du faible bio-volume ($\leq 0,05$ ml) des têtards d'Hyla aucune valeur moyenne n'a été calculée par les trois premières séances d'échantillonnage. Au début, les valeurs moyennes du bio-volume et du stade progressent lentement mais avec une augmentation des températures, ces valeurs évoluent plus rapidement. À l'approche du climax métamorphique, la valeur du stade moyen diminue légèrement suite à l'émergence des premiers individus; à partir de ce moment, le stade moyen évolue lentement. Le bio-volume moyen fluctue légèrement et il y a pratiquement formation d'un plateau au sommet de la courbe. Le pourcentage de la variation totale des variables liées qui est justifié par la régression linéaire est légèrement supérieur dans le cas du stade que du bio-volume (tableau 5,6). Cette conclusion était anticipée puisque la différenciation des populations

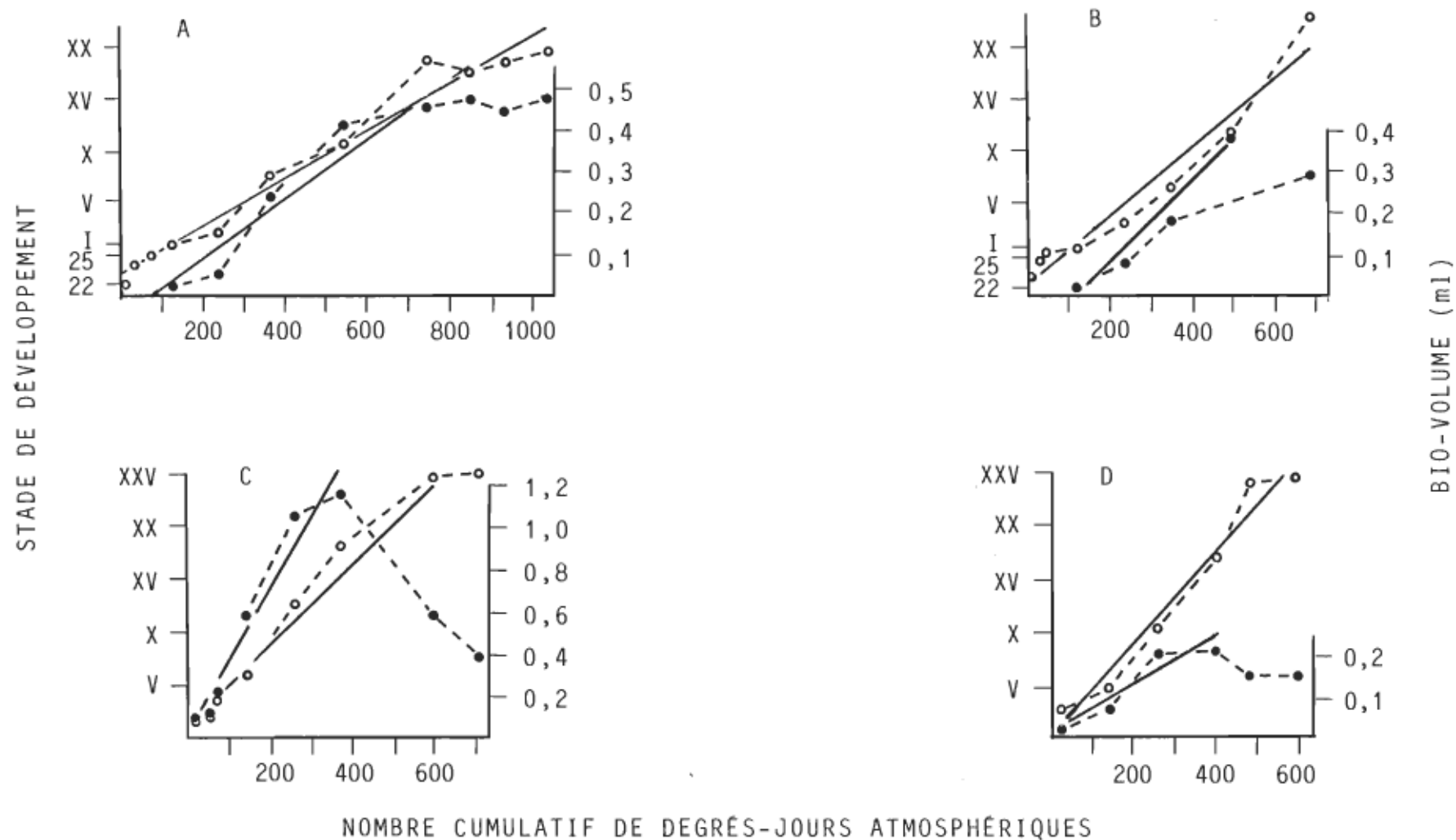


Figure 5,19. Comparaisons de l'évolution du stade (○) et du bio-volume (●) larvaires moyens en fonction du nombre cumulatif de degrés-jours atmosphériques de croissance (base 5,0°C) des populations d'*Hyla crucifer* (A) à l'étang Clair, d'*Hyla crucifer* (B), de *Rana sylvatica* (C) et de *Bufo americanus* (D) à l'étang de la Sablière. Stades selon Gosner (1960) (chiff. arabe) et Taylor & Kollros (1946) (chiff. romain).

larvaires d'Anoures est principalement gouvernée par la température.

Comme à l'étang Clair, la croissance et la différenciation de la population d'H. crucifer à l'étang de la Sablière se réalisent en 3 mouvements. Le synchronisme du développement larvaire est illustré sur les courbes de l'évolution du bio-volume et du stade moyens (fig. 5,19B). La progression des valeurs moyennes du bio-volume et du stade est lente au début. Par la suite, il y a accélération du développement et le stade évolue rapidement jusqu'à la fin de l'étude. Le bio-volume moyen présente également une évolution rapide jusqu'à l'approche du climax métamorphique. À ce moment, il y a une diminution de la valeur du bio-volume moyen. Selon les coefficients de détermination, la variation du bio-volume n'est pas davantage expliquée par la régression calculée que ne l'est la variation du stade (tableau 5,6).

Rana sylvatica - L'étude du développement larvaire de la population de R. sylvatica à l'étang de la Sablière révèle que la croissance et la différenciation présentent certaines analogies. Ces dernières sont perceptibles sur les courbes de l'évolution du bio-volume moyen et du stade moyen (fig. 5,19C). La progression des valeurs moyennes du bio-volume et du stade s'accélère dans le temps jusqu'à l'approche de la phase métamorphique. À ce moment, le stade moyen évolue lentement, alors qu'on note une chute importante de la valeur du bio-volume moyen. Toutefois, peu de temps avant que le bio-volume n'entre dans sa phase décroissante, ce paramètre progresse lentement. Les résultats obtenus révèlent que les pourcentages de la variation totale du stade et du

bio-volume moyens qui sont justifiés par les régressions linéaires sont voisins (tableau 5,6).

Bufo americanus - La croissance et la différenciation de la population larvaire de B. americanus à l'étang de la Sablière présentent certaines similitudes. Les courbes de l'évolution du bio-volume moyen et du stade moyen en fonction du nombre de degrés-jours illustrent les parallèles entre la croissance et la différenciation (fig. 5,19D). Les valeurs moyennes du bio-volume et du stade progressent dans le temps jusqu'à l'atteinte du climax métamorphique; à ce moment, la valeur du bio-volume moyen régresse. Par la suite, les valeurs moyennes du bio-volume et du stade demeurent relativement constantes. La proportion de la variation totale des variables dépendantes (stade et bio-volume) qui est expliquée par les régressions calculées est légèrement supérieure dans le cas du stade moyen (tableau 5,6).

Les vitesses moyennes de croissance et de différenciation des populations larvaires d'Anoures des étangs Clair et de la Sablière sont résumées au tableau 5,14. Ce tableau permet d'observer les gradients spécifiques dans les taux de croissance et de différenciation. Le développement larvaire de la population d'H. crucifer à l'étang Clair est plus lent que celui de l'étang de la Sablière. Cette conclusion était prévisible puisque la température de l'eau à l'étang Clair était inférieure à celle de l'étang de la Sablière. Il en résulte que les périodes embryonnaires moyennes sont ainsi d'environ 2 mois à l'étang Clair et 1,5 mois à l'étang de la Sablière. Compte tenu que les populations

TABLEAU 5,14

Tableau synoptique des vitesses moyennes de croissances et de différenciations des populations larvaires d'Anoures de deux milieux.

ÉTANGS	ESPÈCES	VITESSES MOYENNES DE		
		DIFFÉRENCIATION	CROISSANCE	
		stade/°-jr	ml/°-jr	ml/stade
Sablière	<u>Rana sylvatica</u>	0,038	0,0034	0,069
	<u>Hyla crucifer</u>	0,033	0,0010	0,032
	<u>Bufo americanus</u>	0,044	0,0006*	0,013*
Clair	<u>Hyla crucifer</u>	0,023	0,0007	0,026

*: Non significatif.

larvaires d'Anoures de l'étang de la Sablière présentent des vitesses de croissance et de différenciation propres à chaque espèce, il en résulte des gradients spécifiques dans les taux de croissance et de différenciation. La vitesse moyenne de différenciation en terme de stade/°-jr de la population de B. americanus est supérieure à celle de R. sylvatica, alors que cette dernière est plus grande que celle d'H. crucifer. Il appert que Rana, Hyla et Bufo présentent des rapports de vitesses moyennes de croissance (ml/°-jr) d'environ 6:2:1 respectivement. L'ordre spécifique décroissant dans la vitesse moyenne de progression du bio-volume en fonction du stade est le suivant: R. sylvatica, H. crucifer et B. americanus.

5.3 Évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures

L'évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures est décrite en fonction de la zone d'occupation des têtards au sein des étangs Clair et de la Sablière et du type de distribution spatiale. Les informations enregistrées lors de chaque séance d'échantillonnage permettent de déterminer d'une façon approximative la surface des zones spécifiques d'occupation des têtards dans les étangs. Les histogrammes de fréquences du nombre spécifique de têtards capturés par biocénomètre révèlent d'une façon générale le type de distribution spatiale de chacune des populations larvaires. La section suivante analysera l'évolution temporelle de la structure des communautés larvaires.

5.3.1 Étang Clair

L'évolution spatio-temporelle de la population larvaire d'H. crucifer à l'étang Clair est illustrée à la figure 5,20. Au début en raison d'un faible effectif, les têtards d'Hyla sont distribués d'une façon hétérogène. Ainsi au cours du mois de mai, ces têtards se retrouvent sur le pourtour de l'étang dans une petite zone caractérisée par un faible niveau d'eau et une végétation abondante. Compte tenu des variations du niveau d'eau dans l'étang, de la migration et de l'ajout des têtards nouvellement éclos, la surface approximative de cette zone d'occupation passe de 16 à 56 m² du 15 au 26 mai. À la fin de mai, les têtards d'Hyla font leur apparition au sein d'une typhaie dont la superficie est d'environ 11 m². Ces zones d'occupation correspondraient théoriquement aux sites de pontes initiales d'H. crucifer à l'étang Clair. Contrairement à ce qui a été observé à la fin de mai, aucun têtard n'a été capturé au début de juin dans la typhaie principale. Toutefois, ils ont été récoltés dans une petite typhaie secondaire (≈ 3 m²). Du début de juin à la mi-juillet, la surface totale de la zone d'occupation de ces têtards passe de 79 à 291 m² respectivement. Ainsi en raison de l'ajout de têtards et de la migration, ces individus colonisent une plus grande portion de l'étang. On observe par la suite une réduction de la surface totale d'occupation résultant d'une chute de l'effectif. Cette surface chute ainsi de 150 à 20 m² entre la mi-juillet et le début août. D'une façon générale, la population larvaire d'Hyla affectionne principalement les zones de l'étang Clair caractérisées par la présence de végétation et une profondeur d'eau inférieure à 40 cm.

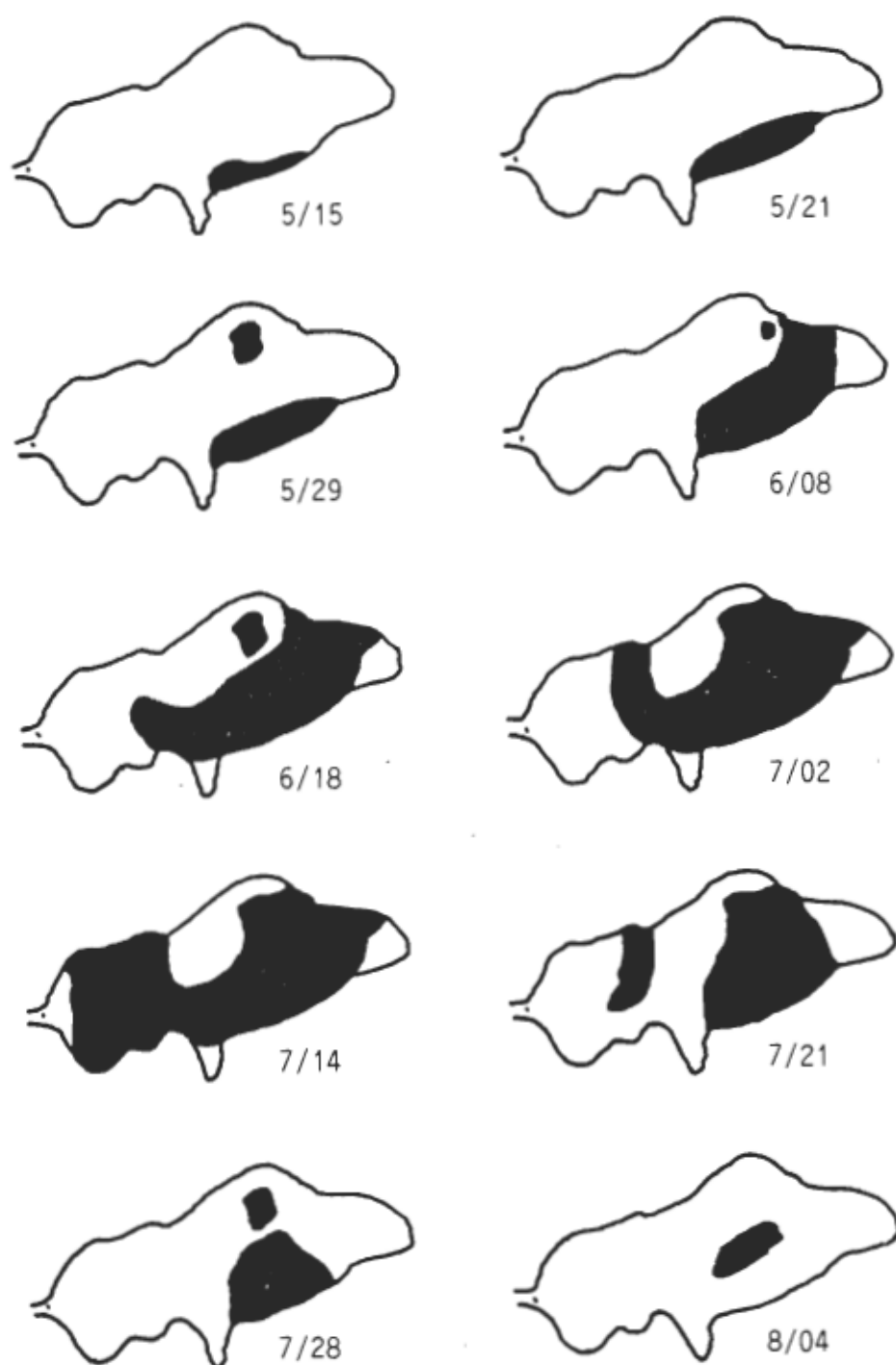


Figure 5,20. Zones d'occupation de la population larvaire d'*Hyla crucifer* entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.

Les histogrammes de fréquences du nombre de têtards d'H. crucifer capturés par biocénomètre à l'étang Clair font ressortir l'hétérogénéité de la distribution spatiale de ces têtards au début en raison d'un faible effectif (fig. 5,21). Au cours du mois de mai, on enregistre ainsi plusieurs "échantillonnages blancs" et quelques captures avec de 1 à 21 têtards par biocénomètre. Par la suite, avec l'ajout de têtards nouvellement éclos et la dispersion des premiers individus, cette distribution tend à devenir plus homogène. À partir de la mi-juillet, la répartition spatiale des têtards d'Hyla à l'étang Clair se révèle de plus en plus hétérogène en raison d'une chute d'effectif résultant de la mortalité larvaire et de l'émergence des individus.

5.3.2 Étang de la Sablière

Rana sylvatica - L'évolution temporelle des zones approximatives d'occupation de la population larvaire de R. sylvatica à l'étang de la Sablière est illustrée à la figure 5,22. Peu de temps après l'éclosion massive des oeufs de Rana, les têtards se répartissent d'une façon homogène dans la section Bras ($482,6 \text{ m}^2$). L'augmentation ultérieure du niveau d'eau de l'étang résultant de fortes précipitations favorise la dispersion des têtards de Rana. Ainsi à la mi-mai, ils sont omniprésents dans cet étang ($1891,0 \text{ m}^2$). En date du 19 mai, la superficie de l'étang est équivalente à celle observée au début de l'étude et les têtards de Rana n'occupent plus la partie méridionale de l'étang. La surface approximative de la zone d'occupation des têtards dans la sec-

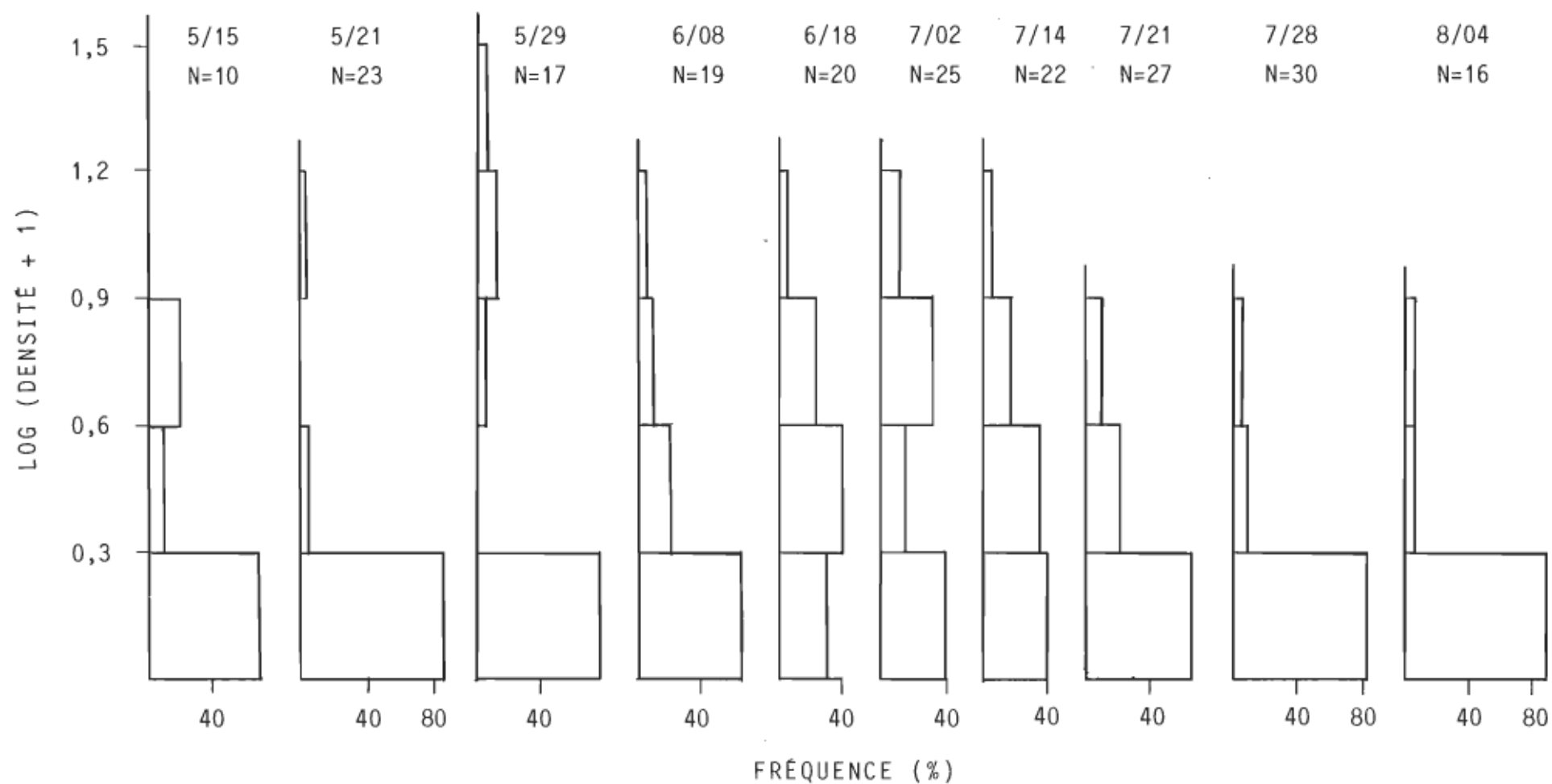


Figure 5,21. Histogrammes de fréquences du nombre de têtards d'*Hyla crucifer* capturés par biocénomètre (Log (N + 1)) entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.

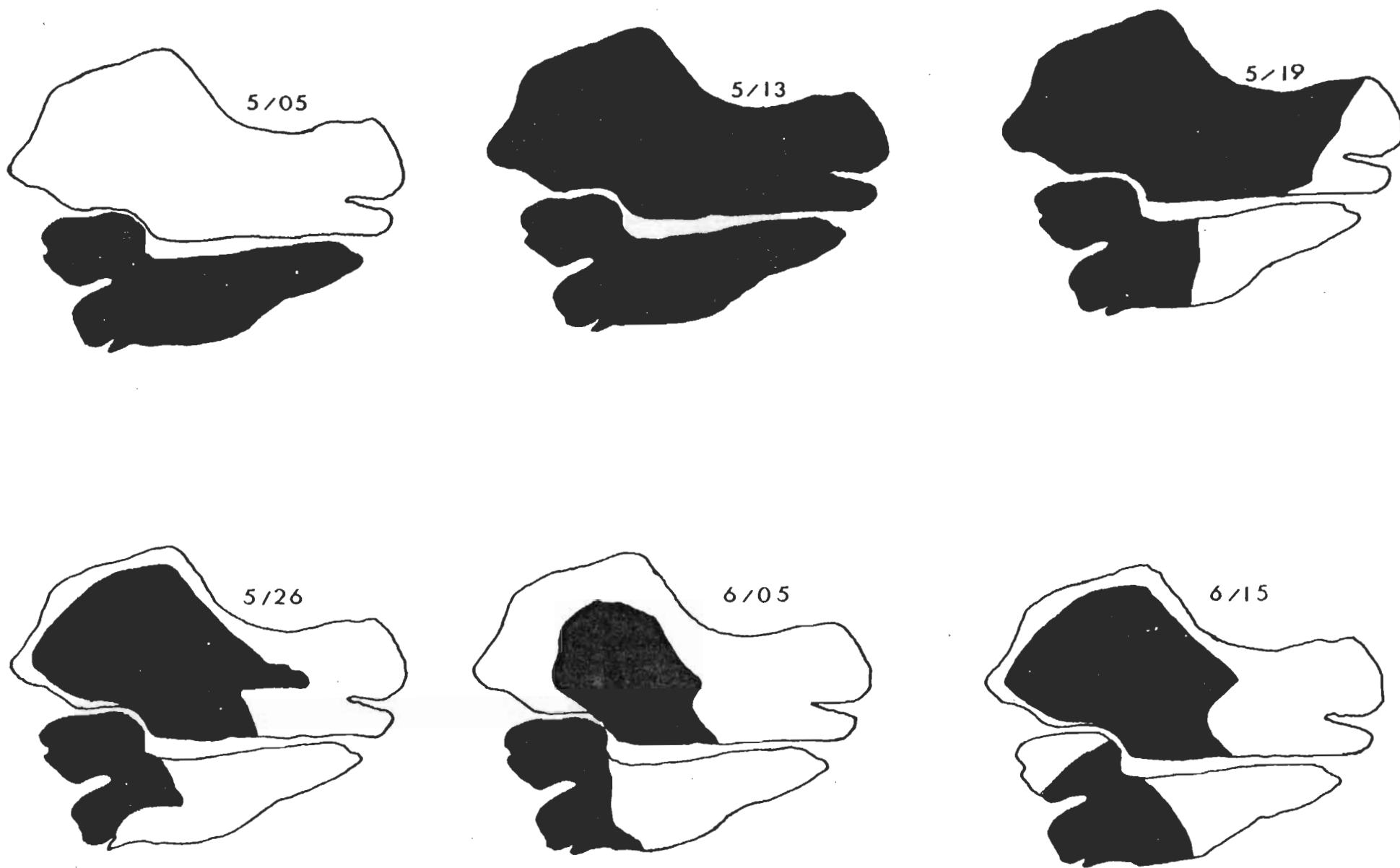


Figure 5,22. Zones d'occupation de la population larvaire de Rana sylvatica entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

tion Bras est de 295 m^2 , alors qu'elle est de 838 m^2 dans l'autre portion de l'étang. En raison d'une diminution du niveau de l'eau, la tendance à la migration de ces têtards vers la partie septentrionale de l'étang de la Sablière s'accroît à la fin de mai. Les étangs Bras et Rond ne sont plus en contact et la section méridionale de ces étangs présente un début d'assèchement. La diminution de la surface des étangs et la chute de l'effectif concourent à confiner les têtards de Rana dans des zones d'approximativement 148 et 535 m^2 au sein des étangs Bras et Rond respectivement. Malgré une légère augmentation du niveau des étangs au début de juin, les têtards de Rana se retrouvent d'une façon générale dans des aires plus restreintes (Bras: 140 m^2 , Rond: 292 m^2). À la mi-juin, le niveau de l'étang de la Sablière est voisin de celui observé au début de l'étude. L'augmentation de la superficie de l'étang aurait engendrée une expansion appréciable des zones d'occupation des têtards. Ainsi la surface de ces zones a été estimée à environ 228 et 522 m^2 pour les portions Bras et Rond respectivement.

Les variations enregistrées dans la surface approximative d'occupation des têtards de Rana à l'étang de la Sablière seraient principalement gouvernées par les variations de la surface de l'étang. C'est en raison de la pente pratiquement nulle des berges de cet étang que de légères variations du niveau de l'eau peuvent engendrer de grandes fluctuations de la surface du plan d'eau. Les têtards de Rana se retrouvaient essentiellement dans les zones les moins susceptibles à un assèchement rapide. Toutefois, il ne faut pas omettre que la chute de l'effectif de cette population larvaire peut entraîner une diminution de

la surface d'occupation. Pour ce qui est de l'influence de la végétation sur la distribution spatiale de cette population, elle semble être relativement faible puisque l'étang de la Sablière est un milieu pauvre en végétation.

La distribution spatiale de la population larvaire de R. sylvatica à l'étang de la Sablière est relativement homogène (fig. 5,23). D'une façon générale, on note peu d'"échantillonnages blancs" et aucun agrégat important de têtards. Toutefois, au début de mai, en raison d'une ponte massive et d'une éclosion pratiquement synchrone des oeufs de Rana, les têtards ne colonisaient que la section Bras de l'étang. Par la suite, les têtards se répartissent dans tout l'étang et il s'ensuit une distribution plus homogène. La tendance à une distribution hétérogène observée en date du 26 mai résulterait d'une diminution du niveau d'eau de l'étang, ce qui se traduit en une concentration des têtards. L'hétérogénéité de la distribution à la mi-juin, serait engendrée par la diminution de l'effectif suite à l'émigration des têtards vers de nouveaux étangs, à la mortalité larvaire et à l'émergence des individus.

Hyla crucifer - L'étude de l'évolution spatio-temporelle de la population larvaire d'H. crucifer à l'étang de la Sablière révèle que R. sylvatica et Hyla occupent des zones relativement similaires. Compte tenu du mode de reproduction d'H. crucifer, ces têtards sont peu nombreux au début et présentent une répartition spatiale hétérogène (fig.

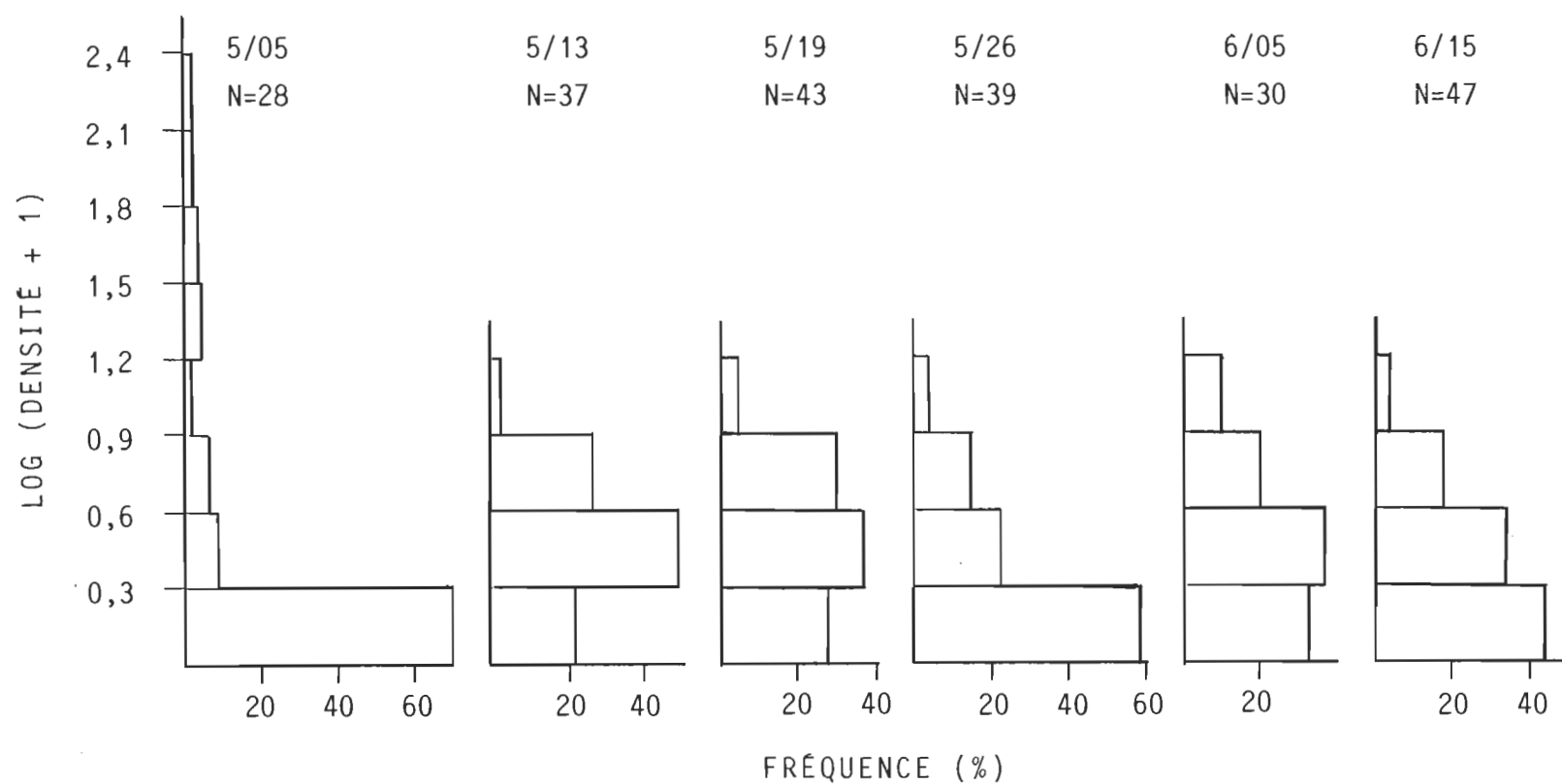


Figure 5,23. Histogrammes de fréquences du nombre de têtards de *Rana sylvatica* capturés par biocénomètre ($\text{Log} (N + 1)$) entre le 5 mai et le 16 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

5,24). Ces organismes sont ainsi capturés dans des zones très restreintes (8 à 46 m²) qui pourraient correspondre aux sites de ponte initiale de cette espèce. En raison d'un ajout de nouveaux individus, les têtards d'Hyla sont plus abondants, à la fin de mai, et colonisent une plus grande portion de l'étang de la Sablière. La diminution de la surface de l'étang enregistrée à la fin de mai semble délimiter en partie la zone d'occupation des têtards d'Hyla. À ce moment, les étangs Bras et Rond sont isolés l'un et l'autre et la superficie des zones d'occupation est d'approximativement 306 et 582 m² respectivement. La superficie des étangs Bras et Rond augmente légèrement entre la fin de mai et le début de juin. Malgré ce fait, la surface de la zone d'occupation d'Hyla à l'étang Bras est équivalente à celle observée à la fin de mai, alors qu'elle est plus restreinte (292 m²) à l'étang Rond. L'augmentation du niveau d'eau dans les étangs s'est poursuivie sur un certain laps de temps et à la mi-juin la surface de l'étang de la Sablière est équivalente à celle enregistrée au début de l'étude. La dispersion des têtards à l'étang Rond est ainsi facilitée et ils occupent en cette section une zone d'environ 522 m². Contrairement à l'étang Rond, on note une diminution de la zone d'occupation de ces têtards au sein de la section Bras (228 m²).

Comme chez R. sylvatica, les variations de la surface des zones d'occupation chez Hyla seraient principalement gouvernés par les fluctuations de la superficie de l'étang de la Sablière. Toutefois, au cours du mois de mai, la surface des zones d'occupation d'Hyla est croissante suite à de nouvelles éclosions et à la dispersion des

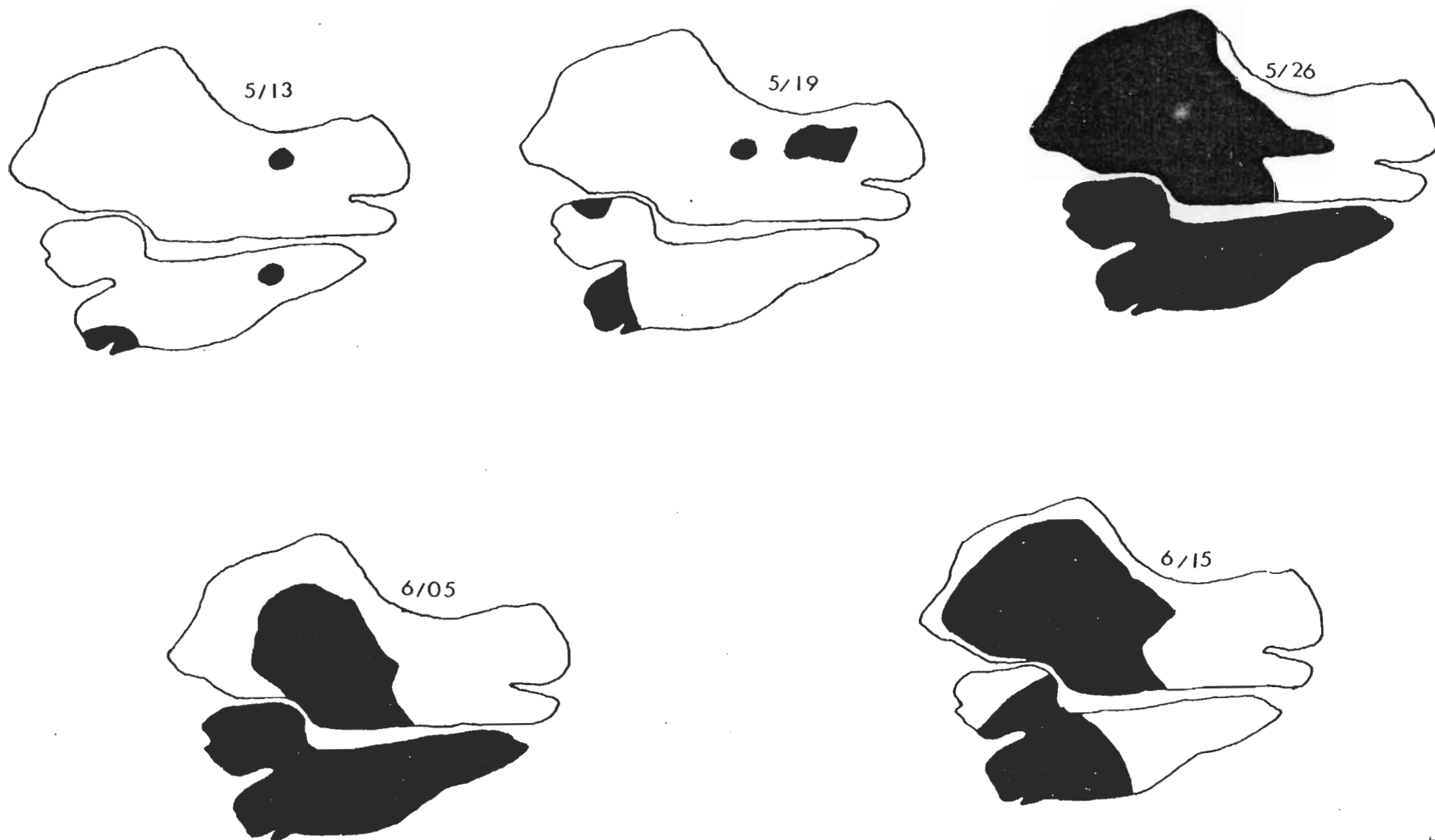


Figure 5,24. Zones d'occupation de la population larvaire d'*Hyla crucifer* entre le 13 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

têtards. L'étude révèle que les têtards d'Hyla se retrouvent principalement sur le fond de cet étang. Un tapis d'Eleocharis acicularis recouvre en presque totalité le fond du plan d'eau. Outre ce tapis végétal, l'étang de la Sablière est un milieu relativement pauvre en végétation aquatique. Ainsi l'importance des zones de végétation sur la distribution spatiale de cette population serait relativement faible.

Les histogrammes de fréquences du nombre de têtards d'H. crucifer capturés par biocénomètre à l'étang de la Sablière révèlent qu'au début, la distribution spatiale de cette population est hétérogène (fig. 5,25). Ainsi en raison d'un faible effectif, on relève plusieurs biocénomètres sans têtards et très peu de biocénomètres avec de 1 à 4 têtards. La migration des plus vieux têtards, d'une part, et l'ajout de nouvelles éclosions, d'autre part, concourent à produire une homogénéité croissante de cette distribution.

Bufo americanus - La population larvaire de B. americanus à l'étang de la Sablière présente sans contredit la distribution spatiale la plus hétérogène (fig. 5,26). Peu de temps après l'éclosion massive des oeufs de Bufo, ces têtards se distribuent d'une façon plus ou moins homogène à l'étang Rond sur une surface d'environ 667 m². La zone d'occupation des têtards de Bufo en cet étang est délimitée par la ligne de rivage. À la fin de mai, les têtards de Bufo avaient tendance à se regrouper en petits agrégats sur le pourtour de l'étang Rond. Malgré le fait qu'aucune ponte de crapaud n'a été déposée à l'étang Bras, des têtards ont été capturés dans cet étang au sein d'une zone d'environ 72 m².

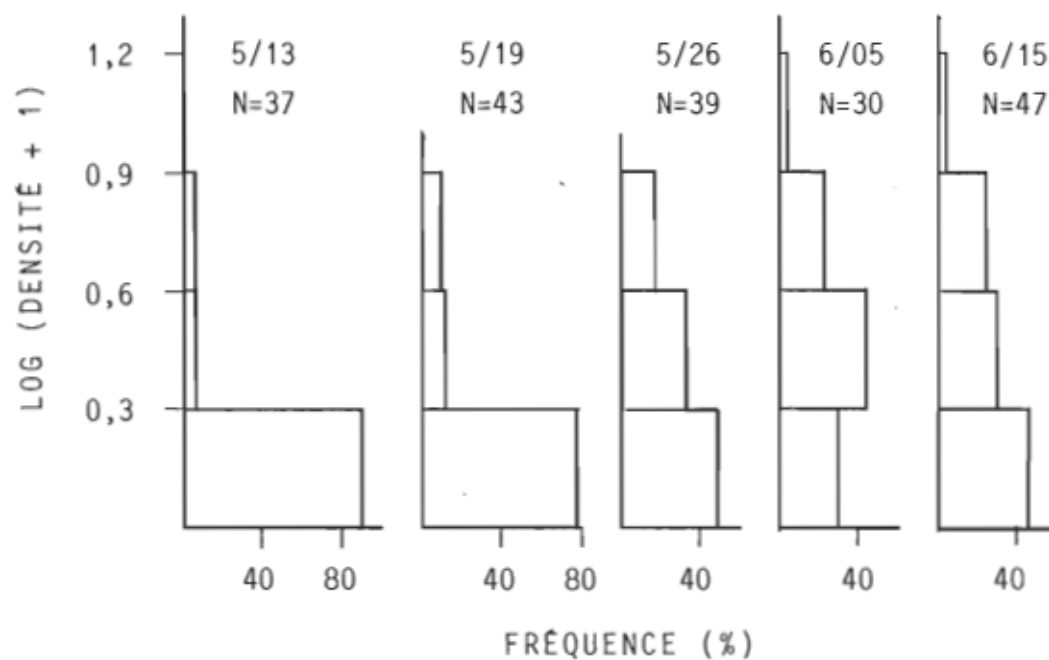


Figure 5,25. Histogrammes de fréquences du nombre de têtards d'*Hyla crucifer* capturés par biocénomètre (Log (N + 1)) entre le 13 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

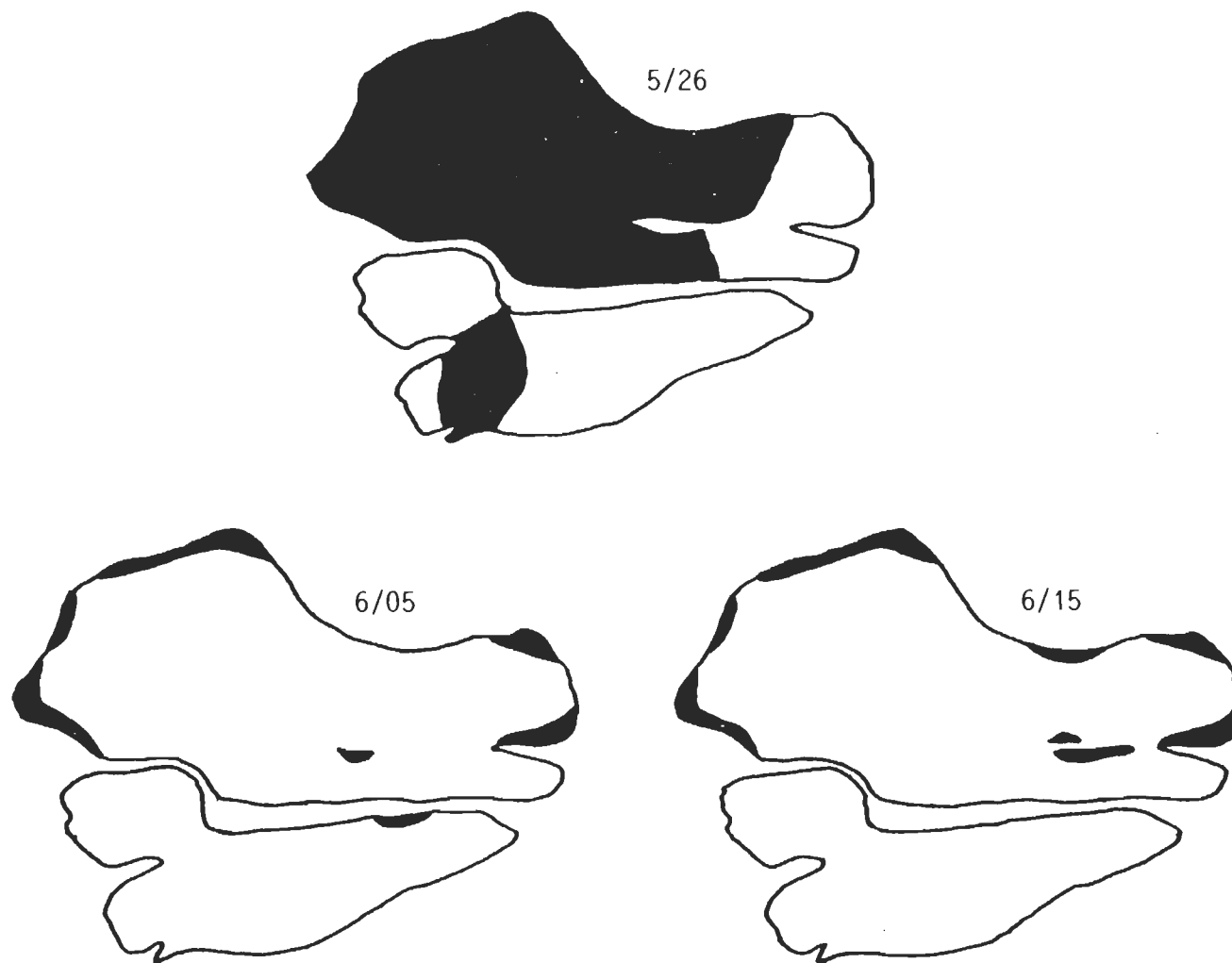


Figure 5,26. Zones d'occupation de la population larvaire de Bufo americanus entre le 26 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

Ainsi il y a eu émigration des têtards de l'étang Rond vers l'étang Bras avant que la baisse du niveau d'eau n'entraîne l'isolement de ces 2 étangs. Au début de juin, la tendance au regroupement des têtards de Bufo observée à la fin de mai s'est amplifiée. La plupart des individus de cette population sont concentrés en agrégats de dimensions variables sur le pourtour de l'étang Rond. Dans l'un de ces agrégats, on note une densité d'environ 3800 têtards/m². Le reste de la population larvaire de Bufo est dispersé d'une façon sporadique dans les étangs Rond et Bras. À la mi-juin, la distribution spatiale contagieuse de ces individus est relativement la même que celle observée au début de juin. Toutefois, on observe l'apparition de nouveaux agrégats de têtards à l'étang Rond et la disparition de celui observé à l'étang Bras. Cette disparition pourrait résulter de la dispersion des têtards de Bufo au sein de l'étang Bras et/ou de l'émigration de ces derniers vers l'étang Rond suite à une augmentation du niveau d'eau. Il y a toujours à ce moment, une faible proportion de cette population distribuée sporadiquement dans l'étang de la Sablière.

Les têtards de B. americanus à l'étang de la Sablière affectionnent des zones bien spécifiques localisées sur le pourtour de l'étang. Ces zones sont caractérisées par une faible profondeur, un substrat sablonneux, une absence quasi totale de végétation, un ensoleillement important et une berge pratiquement dépourvue de végétation. Compte tenu que Bufo occupent des zones bien spécifiques; il en résulte très peu de variation temporelle dans la distribution spatiale de cette population. Les seules variations observées seraient générées par les

fluctuations du niveau d'eau de l'étang puisque les têtards de Bufo sont pratiquement confinés à la ligne de rivage. Ainsi toutes variations de la surface de l'étang engendreraient une progression ou une régression spatiale de la localisation de ces zones. La diminution de l'importance relative des agrégats résulterait toutefois d'une chute de l'effectif.

Les histogrammes de fréquences du nombre de têtards capturés par biocénomètre font ressortir l'hétérogénéité croissante de la distribution spatiale des têtards de B. americanus à l'étang de la Sablière (fig. 5,27). En raison de la répartition spatiale homogène des pontes de Bufo, les têtards se distribuent d'une façon assez homogène au début, mais ils se regroupent en agrégats (a.d. 3800 têtards/m²) par la suite. L'importance de la classe 0 têtard/biocénomètre augmente ainsi avec le temps.

À l'étang de la Sablière, les zones d'occupation des populations larvaires de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica se chevauchent en une seule occasion, soit de la mi-mai à la fin de mai. Tout au long de l'étude, les têtards de Rana et d'Hyla cohabitent toutefois dans une aire plus ou moins vaste. Sous forme larvaire, R. sylvatica et H. crucifer seraient ainsi 2 espèces sympatriques. La plupart des têtards de Bufo sont généralement concentrés en agrégats sur le pourtour de l'étang de la Sablière et de ce fait, isolés spatialement des populations larvaires de Rana et d'Hyla. Cependant, une faible portion (3 à 7%) de la population larvaire de Bufo est dispersée d'une façon sporadique dans cet étang et cohabite ainsi avec les têtards d'Hyla et de Rana.

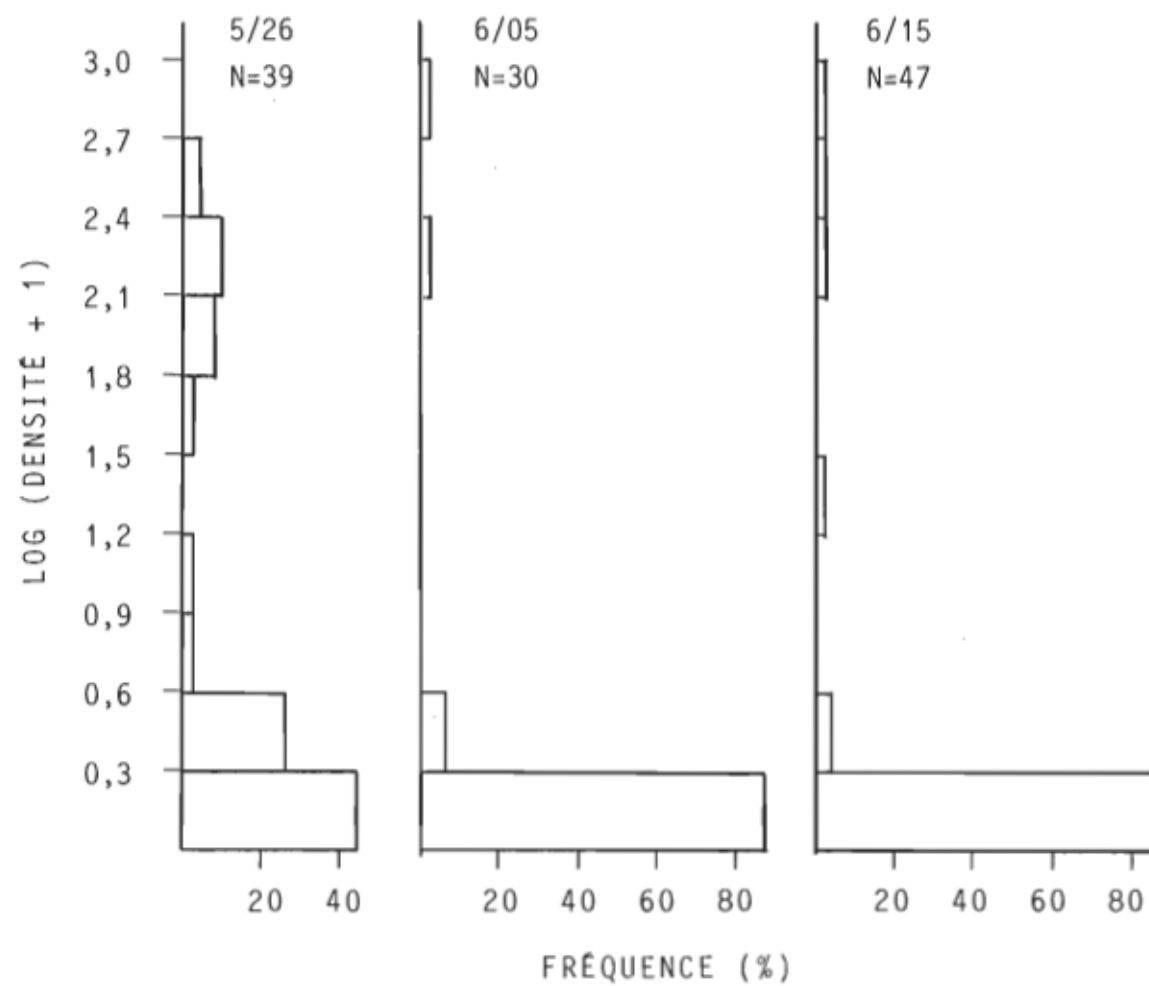


Figure 5,27. Histogrammes de fréquences du nombre de têtards de Bufo americanus capturés par biocénomètre ($\text{Log } (N + 1)$) entre le 26 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

5.4 Évolution temporelle de la structure des communautés larvaires

Les analyses antérieures n'étaient principalement que des études phénologiques de l'évolution des populations larvaires d'Anoures des étangs Clair et de la Sablière. Il est établi que ces populations apparaissent successivement dans les étangs et qu'elles présentent des effectifs, des tailles et des vitesses de croissance et de différenciation spécifiques. Ce qui nous amène à analyser les populations larvaires en termes de suivi de la structure communautaire. La structure des communautés est décrite en termes de densité, de nombre absolu de têtards, de composition spécifique, de bio-volume et de biomasse.

5.4.1 Évolution des densités

L'analyse précédente de l'évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures nous amène à parler de l'évolution temporelle des densités spécifiques au sein des communautés. Compte tenu que les diverses espèces d'Anoures présentent dans les étangs des zones spécifiques d'occupation, il s'avère important de respecter ces zones dans l'évaluation des densités. Ainsi ces densités ont été déterminées spécifiquement à partir du nombre moyen de têtards capturés par biocénomètre dans les zones d'occupation. Pour vérifier la fiabilité dans les densités initiales, elles seront comparées au nombre potentiel de têtards issus des pontes. Une section suivra décrivant les communautés

larvaires d'Anoures en termes de nombre absolu d'individus et de composition spécifique.

5.4.1.1 Étang Clair

L'évolution de la surface de l'étang Clair et de la densité de sa population larvaire d'H. crucifer sont illustrées à la figure 5,28. La densité croît régulièrement entre le 15 mai et le 2 juillet passant de 0,4 à 6,1 individus/m². Compte tenu de la relative stabilité de la surface de l'étang au cours de cette période, l'augmentation de densité doit résulter de l'ajout répété de pontes par les adultes. À partir du début de juillet, la densité de la population larvaire d'Hyla régresse et passe ainsi de 6,1 à 0,9 individus/m² du 2 au 28 juillet. Compte tenu que la diminution de la densité est accompagnée d'une diminution de la surface de l'étang, la chute rapide de la densité ne peut résulter des variations de la superficie du plan d'eau. La densité enregistrée à la fin de juillet est identique à celle du début d'août, alors que la surface de l'étang Clair passe de 343 à 235 m². Ainsi entre la fin de juillet et le début d'août, la superficie de l'étang Clair et sa population larvaire d'Hyla régressent.

Les oeufs d'H. crucifer étant dispersés dans l'espace, il est impossible de vérifier la fiabilité dans ces résultats de densités. Cependant, il est prévu que cette population présenterait une phase croissante de la densité résultant de l'ajout de têtards nouvellement

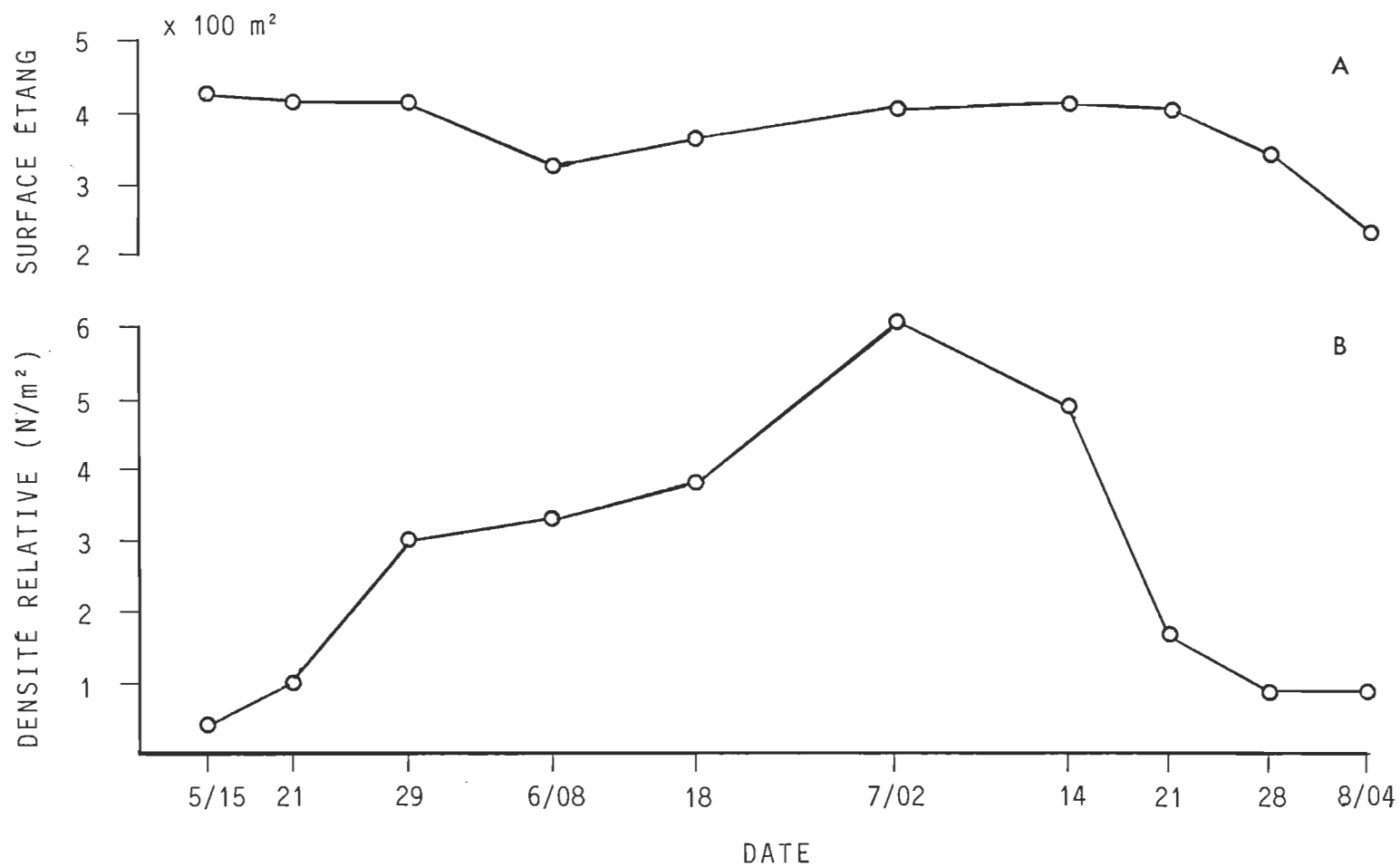


Figure 5,28. Évolution de la surface de l'étang Clair (A) et de la densité relative (B) de la population larvaire d'Hyla crucifer entre le 15 mai et le 4 août 1981.

éclos. Par la suite, à la fin de la période de reproduction d'Hyla, il est anticipé qu'il y aurait une phase décroissante de la densité. Les résultats obtenus sont conformes à ces prévisions et ils seraient relativement fiables.

5.4.1.2 Étang de la Sablière

La surface des zones d'occupation et les densités enregistrées aux étangs Bras et Rond pour H. crucifer et R. sylvatica sont parfois fortement dissimilaires. Les résultats obtenus pour les étangs Bras et Rond seront ainsi traités séparément, bien que ces 2 étangs soient pratiquement toujours en contact pour former l'étang de la Sablière.

Rana sylvatica - Contrairement à ce qui a été observé chez H. crucifer à l'étang Clair, la population larvaire de R. sylvatica à l'étang de la Sablière est décroissante (fig. 5,29). En raison d'une ponte massive et d'une distribution homogène limitée à l'étang Bras, la densité des têtards de Rana est élevée au début et se chiffre à 30,1 têtards/m². Par la suite, la densité diminue rapidement et les têtards se distribuent d'une façon uniforme au sein de l'étang de la Sablière. La densité passe ainsi de 30,1 à 7,5 têtards/m² du 5 au 13 mai, alors que la surface totale d'occupation quadruple. La chute de la densité relative semble donc uniquement reliée à l'augmentation de la surface totale des zones d'occupation. Entre la mi-mai et le début de juin, la

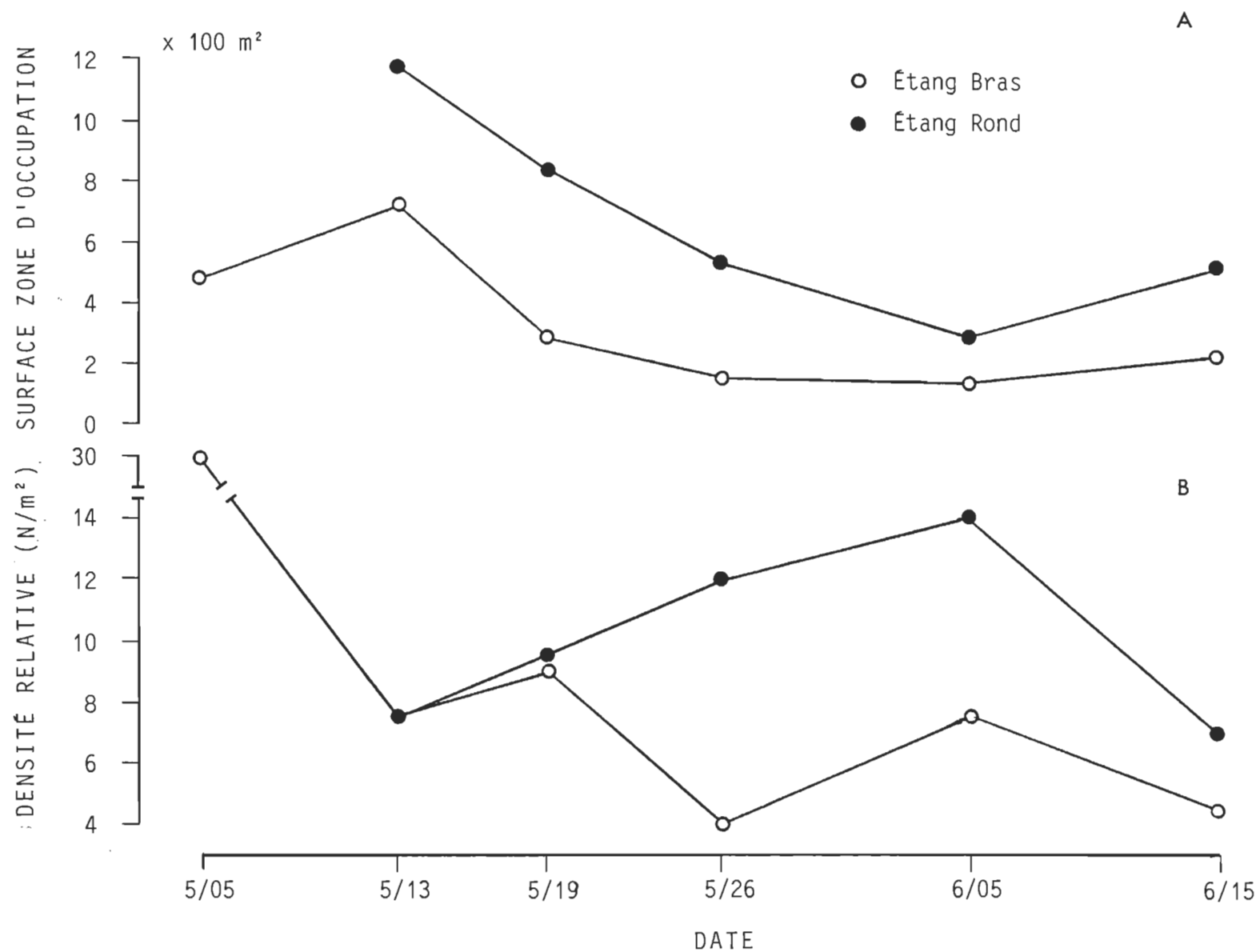


Figure 5,29. Évolution de la surface de la zone d'occupation (A) et de la densité relative (B) de la population larvaire de Rana sylvatica entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

densité de la population larvaire de Rana à l'étang Rond est croissante mais ce phénomène est couplé à une diminution graduelle de la surface d'occupation. Ainsi, la valeur de la densité double, alors que la zone d'occupation régresse des trois quarts; la densité absolue doit donc être décroissante durant cette période, ce qui sera vérifiée à la section suivante. La population larvaire de Rana à l'étang Bras présente au cours de ce laps de temps certaines fluctuations. La densité enregistrée à la mi-mai ($7,5 \text{ ind./m}^2$) est identique à celle du début de juin, alors que la surface de la zone d'occupation régresse des quatre cinquièmes. Par la suite, les densités des populations de Rana aux étangs Bras et Rond diminuent mais dans une proportion (2:1) correspondant à l'agrandissement des zones d'occupation.

La fiabilité dans ces résultats de densités se vérifie avec l'estimation du nombre potentiel de têtards à l'éclosion. Compte tenu du nombre de pontes, du nombre d'oeufs par ponte, de la viabilité embryonnaire et de la surface initiale de la zone d'occupation des têtards de Rana, il a été prévu qu'à l'éclosion des oeufs il y aurait probablement $39,4 \text{ têtards/m}^2$. Au cours de l'étude, la densité a été évaluée à $30,1 \text{ têtards/m}^2$ 10 à 12 jours après l'éclosion. Par conséquent, les résultats obtenus pour R. sylvatica sont relativement fiables.

Hyla crucifer - La figure 5,30 montre les fluctuations de surface d'occupation et de densité des têtards d'H. crucifer à l'étang de la Sablière. Compte tenu que la fraie de la population d'Hyla est éta-

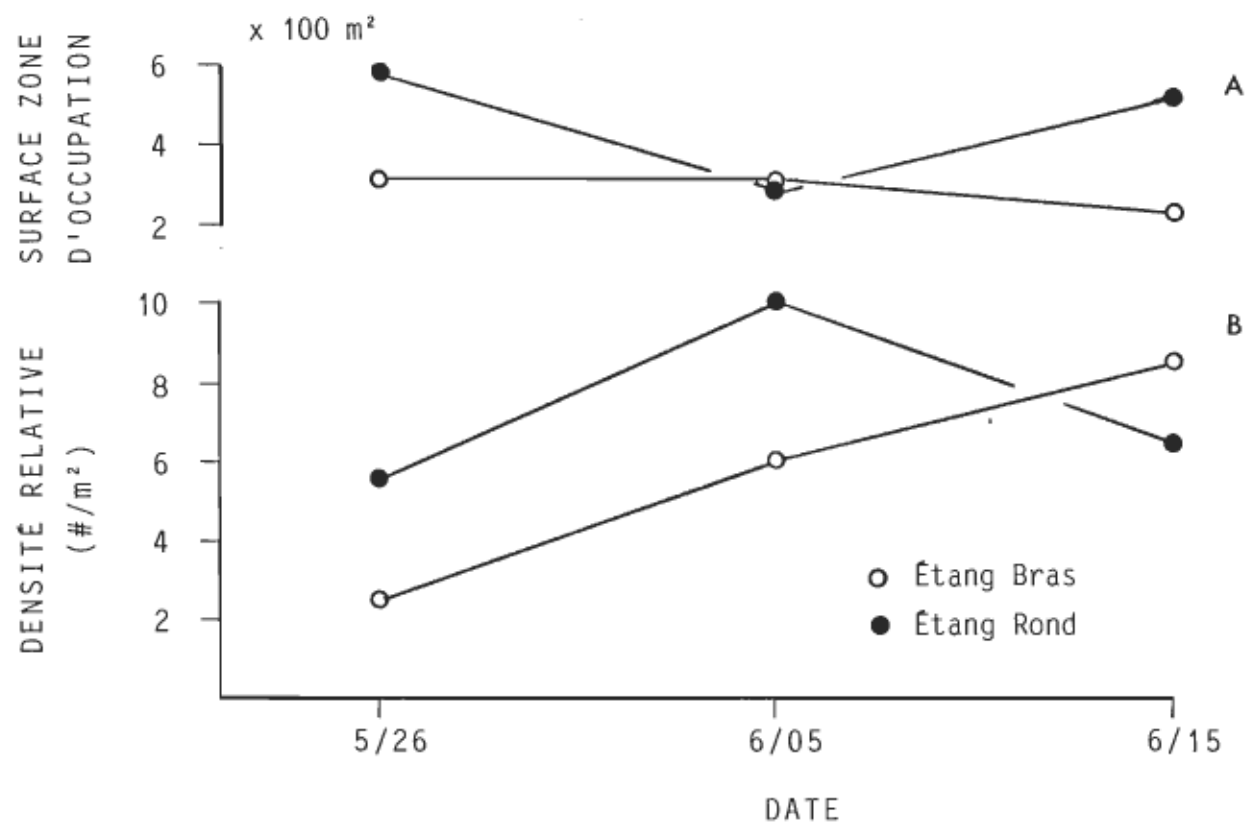


Figure 5,30. Évolution de la surface de la zone d'occupation (A) et de la densité relative (B) de la population larvaire d'Hyla crucifer entre le 26 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

lée dans le temps et l'espace, la densité de cette population est faible à la mi-mai et les zones d'occupation, au nombre de 3 à 4, présentent de faibles surfaces. Les résultats obtenus pour les échantillonnages réalisés à la mi-mai (les 13 et 19) ne sont pas rapportés graphiquement. En date du 13 mai, les têtards d'Hyla se retrouvent au sein de 3 zones d'occupation dont la surface varie de 8 à 17 m² et la densité dans ces zones oscillent de 5,0 à 8,5 têtards/m². La surface et le nombre de zones d'occupation augmentent dans le temps et en date du 19 mai, on dénombre 4 zones d'occupation (8 à 46 m²). À ce moment, la densité présente une légère diminution et varie de 1,6 à 8,0 individus/m². Cette diminution de la densité résulterait d'un accroissement de la surface des zones d'occupation.

À partir de la fin de mai, les têtards d'Hyla présentent à l'étang de la Sablière une distribution spatiale homogène. Ceci résulte de l'ajout de têtards nouvellement éclos et de la dispersion des individus. La population larvaire d'Hyla à l'étang Bras présente entre la fin de mai et la mi-juin une phase croissante de la densité. Ce paramètre passe ainsi de 5,5 à 8,5 individus/m² du 26 mai au 15 juin, alors que la surface de la zone d'occupation chute de 306 à 228 m². À l'étang Rond, la densité de la population larvaire d'Hyla présente une phase croissante suivie d'une phase décroissante. Au cours de la phase croissante, la densité passe de 5,5 à 10,0 têtards/m² de la fin de mai au début de juin. La phase décroissante de la densité a lieu du début de juin à la mi-juin. À ce moment, la densité des têtards d'Hyla diminue mais dans une proportion (2:1) correspondant à l'agrandissement des zones d'occu-

Bufo americanus - La densité de la population larvaire de B. americanus à l'étang de la Sablière a été déterminée à partir du nombre absolu de têtards et de la surface de cet étang. Cette procédure a été utilisée en raison de la distribution contagieuse de cette espèce. La méthode d'estimation et la valeur du nombre absolu de têtards de Bufo à l'étang de la Sablière seront abordées dans la prochaine section. Comme chez R. sylvatica, la population larvaire de B. americanus à l'étang de la Sablière est décroissante (fig. 5,31). En raison d'une ponte massive, Bufo présente au début une forte densité qui par la suite diminue rapidement. Ainsi cette densité passe de 42,5 à 10,8 têtards/m² de la fin de mai au début de juin et la surface approximative de l'étang demeure constante. La densité enregistrée au début de juin comparée à celle de la mi-juin présente un rapport d'environ 3:1, alors que la surface de l'étang passe de 1101 à 1451 m².

La fiabilité dans ces résultats est vérifiée par l'estimation du nombre potentiel de têtards à l'éclosion. Compte tenu de la fertilité du crapaud, de la viabilité embryonnaire et de la surface de l'étang de la Sablière, il a été prévu qu'à l'éclosion des oeufs de Bufo, il y aurait probablement 73,1 têtards/m². Nos résultats révèlent que cette densité initiale a été estimée à 42,5 têtards/m² une dizaine de jours après l'éclosion. Ainsi le rapport entre la densité potentielle à l'éclosion et la densité observée est d'environ 2:1. L'écart entre ces densités peut résulter des problèmes d'échantillonnage compte tenu de la distribution contagieuse des têtards de Bufo. Toutefois, ce rapport peut être inférieur à 2:1 puisque le nombre moyen d'oeufs par ponte de

pation. Contrairement à l'étang Bras, les fluctuations de densités enregistrées à l'étang Rond sont compatibles avec les variations de la surface des zones d'occupation.

Le mode de reproduction d'H. crucifer ne permet pas de vérifier quantitativement la fiabilité dans ces résultats de densités. Toutefois, en raison d'une reproduction étalée dans le temps, il a été prévu que cette densité augmenterait pendant un certain laps de temps. Les résultats obtenus pour la population d'Hyla à l'étang de la Sablière sont conformes à cette prévision. La période d'échantillonnage coïnciderait approximativement avec la période d'éclosion des oeufs d'Hyla puisque la densité de cette population est croissante. À partir de la mi-juin, l'étude n'a pu être réalisée à l'étang de la Sablière suite à un débordement important de cet étang. Compte tenu de ces considérations, les résultats obtenus pour H. crucifer sont relativement fiables.

Contrairement à l'étang de la Sablière, l'évolution de la densité de la population larvaire d'H. crucifer à l'étang Clair présente une phase croissante suivie d'une phase décroissante (fig. 5,28). Idéalement, c'est une courbe similaire à celle de l'étang Clair que nous serions supposés obtenir pour l'évolution de la densité des têtards d'Hyla à l'étang de la Sablière. La courbe de l'étang Clair illustre bien les variations probables de la densité chez une population larvaire d'H. crucifer.

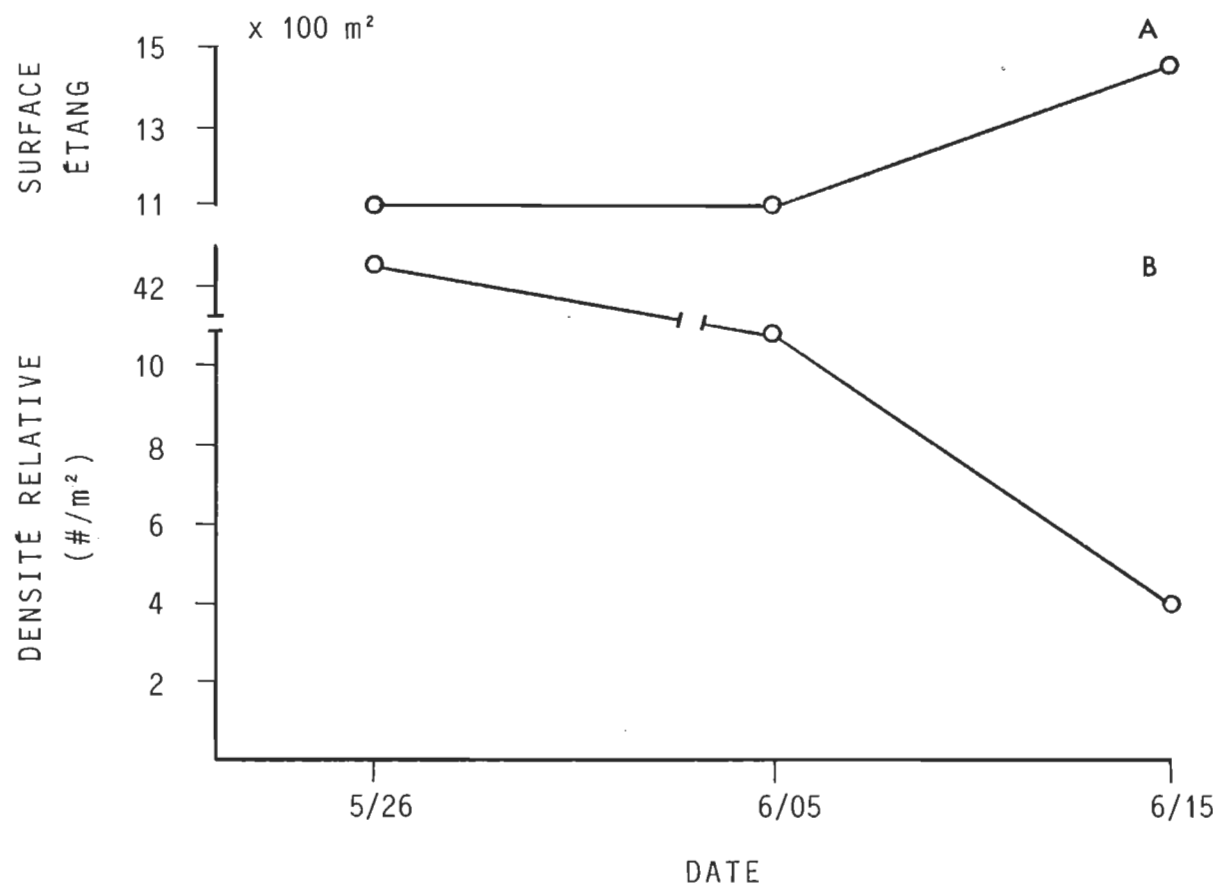


Figure 5,31. Évolution de la surface de l'étang de la Sablière (A) et de la densité relative (B) de la population larvaire de Bufo americanus entre le 26 mai et le 15 juin 1981.

Bufo a été déterminé à partir de seulement 3 pontes. Il n'est pas exclu que la mortalité peut aussi être très forte chez les premiers stades de développement larvaire.

5.4.2 Évolution temporelle du nombre absolu de têtards et de la composition spécifique des communautés

Les sections précédentes ont quantifié en fonction du temps la surface des zones d'occupation et la densité des têtards au sein des étangs Clair et de la Sablière. Ces informations permettent d'évaluer spécifiquement le nombre absolu de têtards dans les étangs et ainsi de définir la composition spécifique des communautés larvaires d'Anoures. L'étude révélera les profondes modifications qui se réalisent au sein de la structure de ces communautés. La prochaine section décrira l'évolution des communautés larvaires d'Anoures en terme de bio-volume.

5.4.2.1 Étang Clair

La communauté larvaire d'Anoures à l'étang Clair a perdu très tôt ses têtards de R. sylvatica et de B. americanus, et contenait peu de têtards de R. clamitans. Ainsi, elle ne renferme pratiquement qu'une seule espèce d'Anoures, soit H. crucifer. Au début de juillet, la population larvaire d'Hyla a atteint un effectif maximal de 2496 têtards. D'une façon générale, l'évolution du nombre absolu de têtards d'Hyla à

l'étang Clair présente une phase croissante suivie d'une phase décroissante (fig. 5,32). La phase croissante s'échelonne du 15 mai au 2 juillet et coïncide approximativement avec la période d'éclosion des oeufs d'Hyla. Le nombre absolu de têtards passe de 168 à 2496 individus du 15 mai au 2 juillet respectivement. L'augmentation du nombre absolu de têtards se produit en 2 vagues successives (de la mi-mai à la fin de mai et du début de juin au début de juillet). Par la suite, la population larvaire d'Hyla est décroissante et le nombre absolu de têtards chute de 2496 à 220 individus du début de juillet au début d'août. Nos résultats ne nous permettent pas d'avancer des hypothèses pour expliquer les variations de la courbe de l'évolution du nombre absolu de têtards d'Hyla à l'étang Clair.

5.4.2.2 Étang de la Sablière

L'évolution du nombre absolu de têtards composant la communauté larvaire à l'étang de la Sablière est consigné au tableau 5,15. Ces résultats permettent de décrire la structure de cette communauté (fig. 5,33). L'analyse simultanée de ces évolutions permet d'établir en fonction du temps la composition de la communauté en termes de fréquence et de nombre absolu.

Les histogrammes de fréquences de la structure de la communauté indiquent que du 5 au 19 mai, R. sylvatica est l'espèce dominante. Toutefois à partir de la fin de mai, les têtards de B. americanus domi-

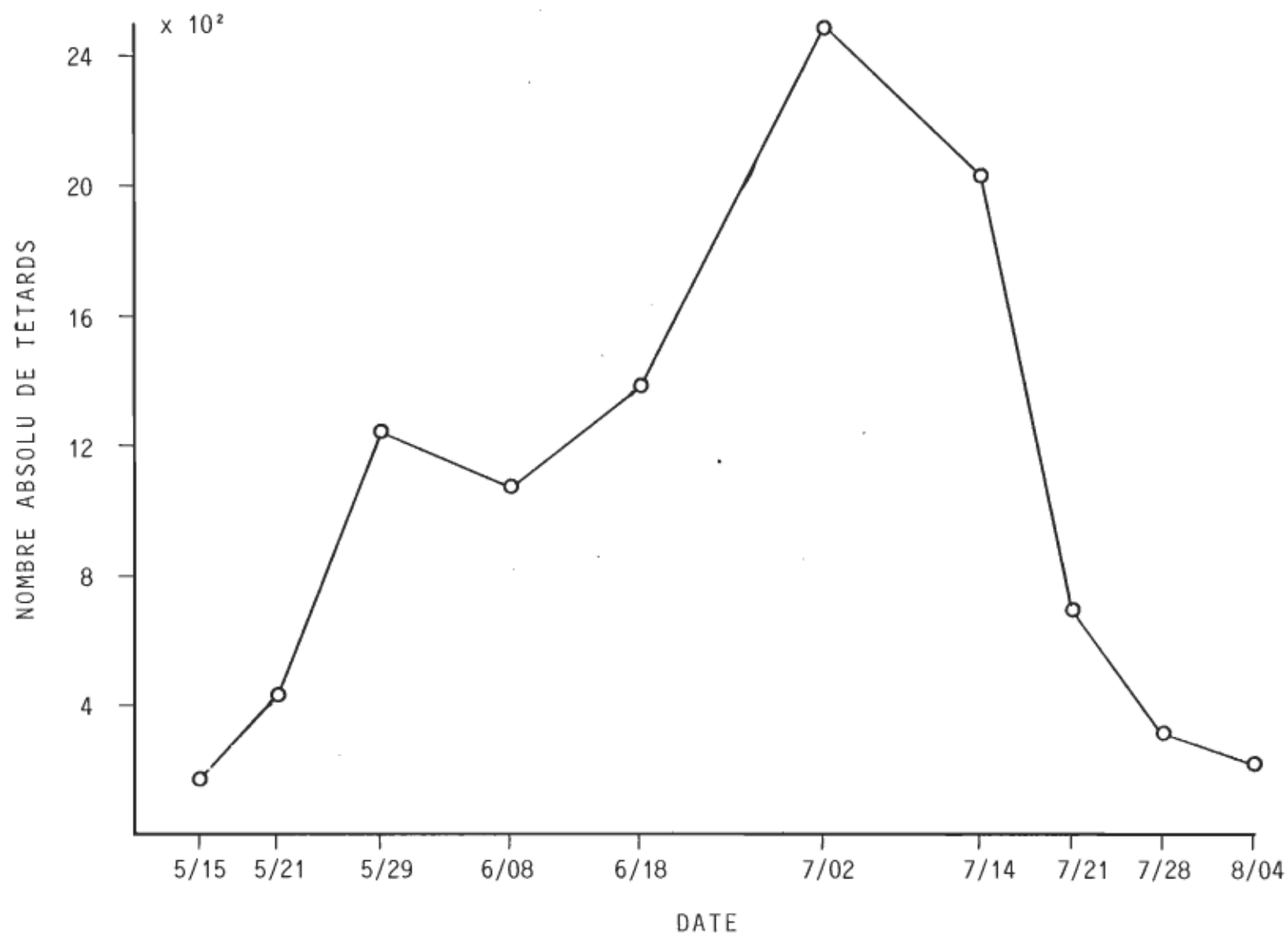


Figure 5,32. Évolution du nombre absolu de têtards d'*Hyla crucifer* entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.

TABLEAU 5,15

Évolution des valeurs spécifiques du nombre absolu de têtards au sein de la communauté larvaire d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière. * : débordement de l'étang.

DATE	NOMBRE ABSOLU DE TÊTARDS			
	<u>R. sylvatica</u>	<u>H. crucifer</u>	<u>B. americanus</u>	Communauté
5/05*	14526			14526
5/13*	14182	225		14407
5/19*	10616	757		11373
5/26	7012	3966	46812	57790
6/05	5138	4756	11935	21829
6/15*	4680	5331	5615	15626

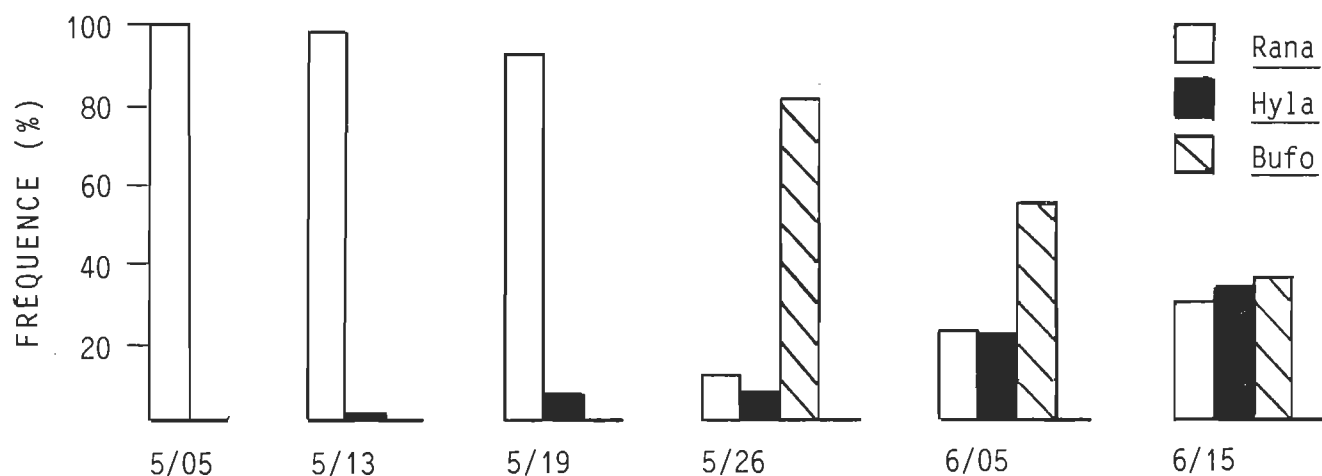


Figure 5,33. Évolution de la structure de la communauté larvaire d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

nent cette communauté. Le nombre absolu de têtards de Rana présente, au début de mai, un maximum de 14526 individus. À la mi-mai, les têtards d'H. crucifer font leurs apparitions au sein de la communauté et ainsi cette dernière contient des têtards de Rana et d'Hyla en proportions dissimilaires. Compte tenu du mode de reproduction d'H. crucifer, le nombre absolu de têtards d'Hyla augmente de 225 à 5331 individus de la mi-mai à la mi-juin. Au cours de cette période, l'effectif de Rana chute de 14182 à 4680 individus. Les fréquences de Rana comparées à celles d'Hyla passent ainsi d'un rapport de 49:1 à un rapport de 13:1 du 13 au 19 mai respectivement. Suite à l'éclosion massive des oeufs de B. americanus, qui survient vers le 19 mai, la structure de cette communauté subit une profonde modification. Le nombre absolu de têtards de Bufo présente, à la fin de mai, un maximum de 46812 individus, alors qu'il n'est plus que de 5615 individus à la mi-juin. Compte tenu des variations temporelles de l'effectif des populations larvaires d'Anoures, l'importance relative des espèces s'équilibre. Les populations larvaires de Bufo, et Rana et d'Hyla présentent ainsi des rapports de fréquences qui vont de 12:2:1 à la fin de mai à 1:1:1 à la mi-juin.

La diminution temporelle du nombre absolu de têtards de Rana et de Bufo résulterait de l'action des facteurs génétiques et des facteurs abiotiques et biotiques du milieu. Au cours de la présente étude, il a été possible d'observer les phénomènes naturels de la prédation et de la compétition. En raison de la topographie des berges et de la bathymétrie de l'étang de la Sablière, de faibles variations du niveau de l'eau engendrent d'importantes variations de la surface de l'étang.

Ces dernières peuvent générer une chute de l'effectif des populations larvaires d'Anoures. Lors de l'augmentation de la surface de l'étang, certains têtards ont tendances à suivre la progression de la ligne de rivage et dans les cas extrêmes, il y a émigration des têtards vers de nouveaux étangs. Par la suite, lors du retrait des eaux ou de la diminution de la surface initiale de l'étang, des têtards sont alors isolés dans de petites flaques d'eau vouées à un assèchement rapide. L'ampleur de la chute de l'effectif est fonction de l'espèce et de l'importance de la variation de la surface de l'étang. En raison de la distribution contagieuse de B. americanus sur le pourtour de l'étang, cette espèce est la plus vulnérable. La diminution de l'effectif résultant de ce phénomène est ainsi très importante chez Bufo. Les conditions atmosphériques enregistrées au printemps 1981 étaient particulièrement favorables à ce phénomène. Ainsi les précipitations totales au sol dans la région de Trois-Rivières pour les mois de mai et de juin 1981 étaient de 316,4 mm de pluie comparativement à une normale de 165,6 mm (Environnement Canada 1981).

Dans le cas des populations d'H. crucifer, l'ajout de têtards nouvellement éclos, du 15 mai au 2 juillet à l'étang Clair et du 13 mai au 15 juin à l'étang de la Sablière, masque l'action des mécanismes de régulation des populations larvaires d'Anoures. La chute du nombre absolu de têtards d'Hyla à l'étang Clair, du 2 juillet au 4 août, serait engendrée par l'action de ces mécanismes.

Au tableau 5,15, les dates accompagnées d'un astérisque signifient qu'au moment de l'échantillonnage l'étang de la Sablière était en situation de débordement. À l'inverse aux dates du 26 mai et du 5 juin, certaines portions de l'étang étaient en voie d'assèchement. Les populations larvaires d'Hyla et de Rana sont ainsi soumises à de nombreuses variations de la surface de l'étang. Toutefois, en raison de la distribution spatiale de ces populations, les variations du niveau de l'étang sont moins susceptibles d'affecter les effectifs. Les têtards de Bufo affectionnant les zones peu profondes à la périphérie de l'étang, l'importante diminution de l'effectif de cette population peut être expliquée en partie par les variations de la surface de l'étang. Aucune autre hypothèse ne peut être avancée pour justifier les variations du nombre absolu de têtards d'Anoures à l'étang de la Sablière.

5.4.3 Distribution temporelle du bio-volume des communautés

Les analyses précédentes nous amènent à décrire l'évolution des communautés larvaires d'Anoures en terme de bio-volume. Les résultats de cette étude révéleront la distribution du bio-volume des communautés larvaires d'Anoures et l'évolution temporelle de cette distribution. Une section suivra décrivant les communautés larvaires en terme de biomasse.

5.4.3.1 Étang Clair

Il a été établi antérieurement que la communauté larvaire d'Anoures de l'étang Clair ne contenait pratiquement qu'une seule espèce, soit H. crucifer. Ainsi, décrire la distribution du bio-volume de cette communauté revient à décrire celle de la population d'H. crucifer. La figure 5,34 illustre les histogrammes de fréquences des bio-volumes de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang Clair. Cette figure répète ainsi la figure 5,5 qui illustre les histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires d'H. crucifer à l'étang Clair. La description de la figure 5,34 sera brève compte tenu que cette figure a été décrite antérieurement (cf. Section 5.1). Au cours du mois de mai, le bio-volume des têtards d'Hyla est inférieur à 0,05 ml. Par la suite, la population larvaire d'Hyla présente une plus grande variété de tailles. L'étalement des données de bio-volumes passe ainsi de 0,10 ml (<0,05 à 0,15 ml) à 0,70 ml (0,05 à 0,75 ml) du début de juin au début de juillet. À partir de la mi-juillet, l'étendue des données régresse et les têtards ont une taille variant entre 0,30 et 0,65 ml.

5.4.3.2 Étang de la Sablière

Comparativement à l'étang Clair, la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière présente une plus vaste gamme de tailles (fig. 5,35). Au début, les membres de cette communauté larvaire ont une taille inférieure à 0,25 ml et R. sylvatica est l'espèce domi-

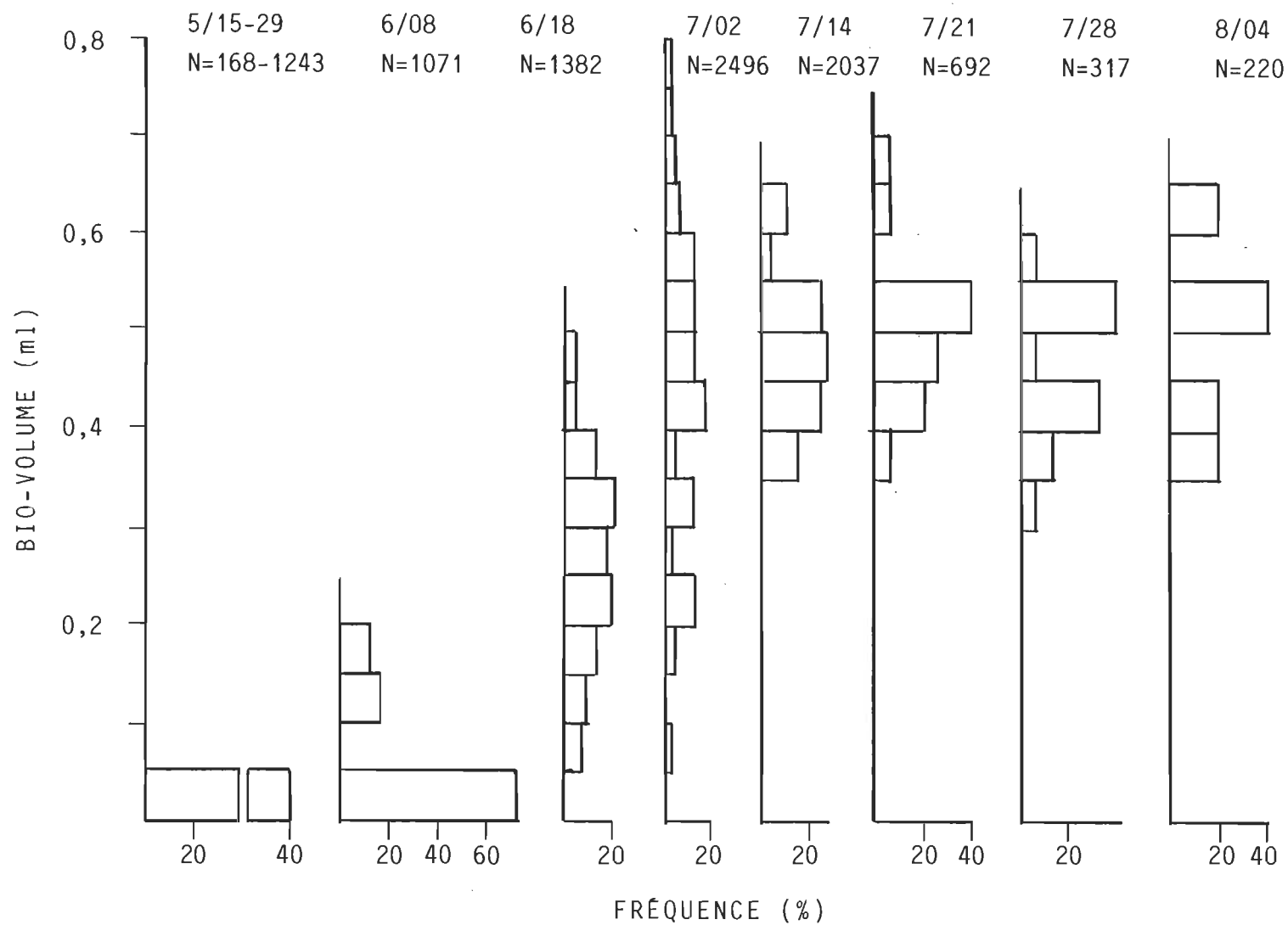


Figure 5,34. Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de la communauté d'Anoures entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.

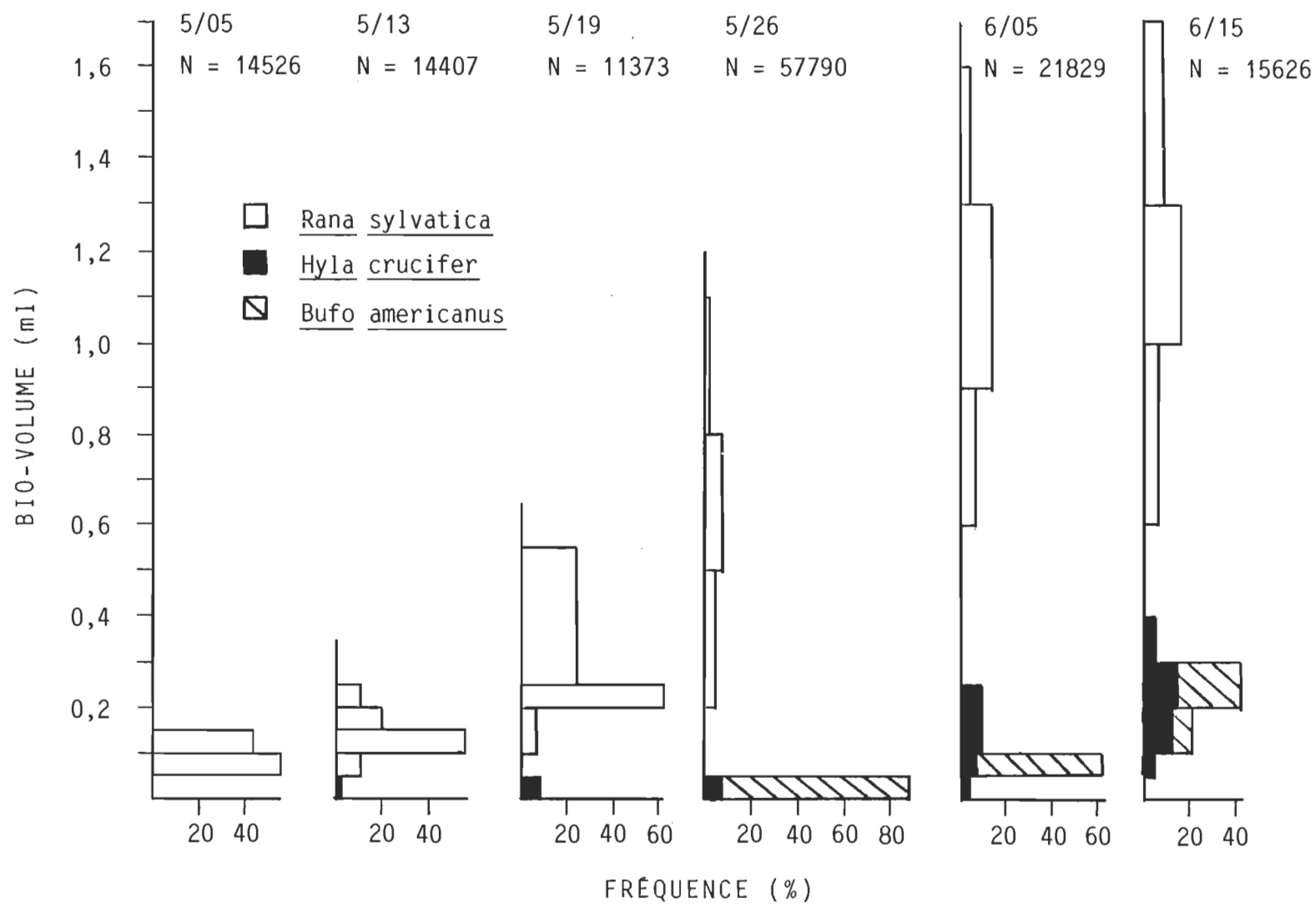


Figure 5,35. Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de la communauté d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

nante. La taille des têtards de Rana varie entre 0,05 et 0,20 ml, alors que celle-ci est inférieure à 0,05 ml chez H. crucifer. Par la suite, les têtards poursuivent leurs croissances et il apparaît graphiquement une brèche dans la distribution des tailles de la communauté. La majorité des individus de la communauté se présentent sous la forme de têtards de Rana dont le bio-volume oscille entre 0,10 et 0,50 ml, alors qu'il est inférieur à 0,05 ml chez Hyla. Les têtards de B. americanus apparaissent au sein de cette communauté à la fin de mai; à partir de ce moment, Bufo domine. Nous sommes alors en présence d'une communauté dans laquelle 88% des individus ont un bio-volume inférieur à 0,05 ml et la taille des têtards de Rana fluctue entre 0,20 et 1,00 ml. À partir de la fin de mai, les tailles de cette communauté sont distribuées en 2 modes bien distincts et malgré le fait que les têtards progressent en tailles, il subsiste toujours une brèche dans les classes de tailles intermédiaires. Ainsi au cours du mois de juin, le bio-volume des têtards de Rana oscille entre 0,60 et 1,60 ml, alors que ceux d'Hyla et de Bufo sont inférieurs à 0,40 ml. La majorité des têtards de l'étang de la Sablière présentent ainsi au cours de ce laps de temps une taille inférieure à 0,40 ml.

D'une façon générale, le bio-volume des individus de cette communauté est inférieur à 0,55 ml au début, et la distribution des tailles est légèrement discontinue. Par la suite, en raison d'une croissance différentielle et d'une spécificité de taille, les tailles sont distribuées en 2 modes bien distincts: le bio-volume moyen de Rana comparé à ceux de Bufo et d'Hyla passe d'un rapport de 29:1 à la fin de

mai à un rapport de 6:1 à la mi-juin. Les têtards progressent en tailles, mais il subsiste toujours une brèche dans les tailles intermédiaires et l'importance de cette brèche varie entre 0,15 et 0,35 ml. Les prédateurs ont donc à leur disposition des proies de petites et de grosses tailles et aucune proie de tailles intermédiaires n'est disponible. Ceci peut avoir un impact sur la dynamique des populations de prédateurs sélectifs, tels que les larves de Dytiques, et éventuellement vice versa.

5.4.4 Évolution temporelle de la biomasse des communautés

La structure des communautés larvaires d'Anoures est décrite en terme de biomasse pour quantifier le poids net de matière vivante (têtards) produite ou disponible aux étangs Clair et de la Sablière. La biomasse est ainsi évaluée en fonction de la surface des étangs au moment de l'échantillonnage. Cette étude permet d'évaluer en fonction du temps la biomasse des communautés larvaires d'Anoures des étangs Clair et de la Sablière, et la biomasse spécifique des membres de ces communautés. L'estimation de la biomasse de chacune des populations larvaires compense ainsi pour les différences entre les espèces dans le poids et l'effectif. Elle permet des comparaisons interspécifiques de biomasse et révèle l'importance relative de chaque espèce par rapport à la biomasse de la communauté.

5.4.4.1 Étang Clair

Les progressions de l'effectif, du poids moyen (g) et de la biomasse (g/m^2) de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang Clair sont illustrées à la figure 5,36. La superposition de ces courbes permet d'élucider les variations de biomasse de la population larvaire d'H. crucifer. Compte tenu que chez les têtards d'Anoures un volume de 1 ml équivaut à un poids humide de 1 g (Smith-Gill & Gill 1978, Smith-Gill & Berven 1979), la courbe de l'évolution du poids moyen de cette population est identique à celle du bio-volume moyen (fig. 5,7). L'évolution temporelle de la biomasse de cette population présente une phase croissante suivie d'une phase décroissante. Ce phénomène correspond aux phases d'augmentation et de diminution du nombre absolu de têtards d'Hyla. Initialement, la biomasse de la population d'Hyla est faible et présente une lente évolution. Ainsi en raison de valeurs réduites du poids moyen et de l'effectif, la biomasse est inférieure à $0,1 \text{ g/m}^2$. Cette évolution s'accroît à partir du début de juin avec une augmentation de l'effectif et du poids moyen. La biomasse passe ainsi de 0,2 à $2,5 \text{ g/m}^2$ du début de juin au début de juillet. Au cours de ce laps de temps, le poids moyen de la population d'Hyla s'élève de 0,05 à 0,41 g, alors que l'effectif double. Cette augmentation de la biomasse résulte ainsi d'une action synergétique du poids et de l'effectif.

La phase décroissante de la biomasse se produit au cours des mois de juillet et d'août. La biomasse de la population d'Hyla au début de juillet comparée à celle du début d'août présente ainsi un rapport

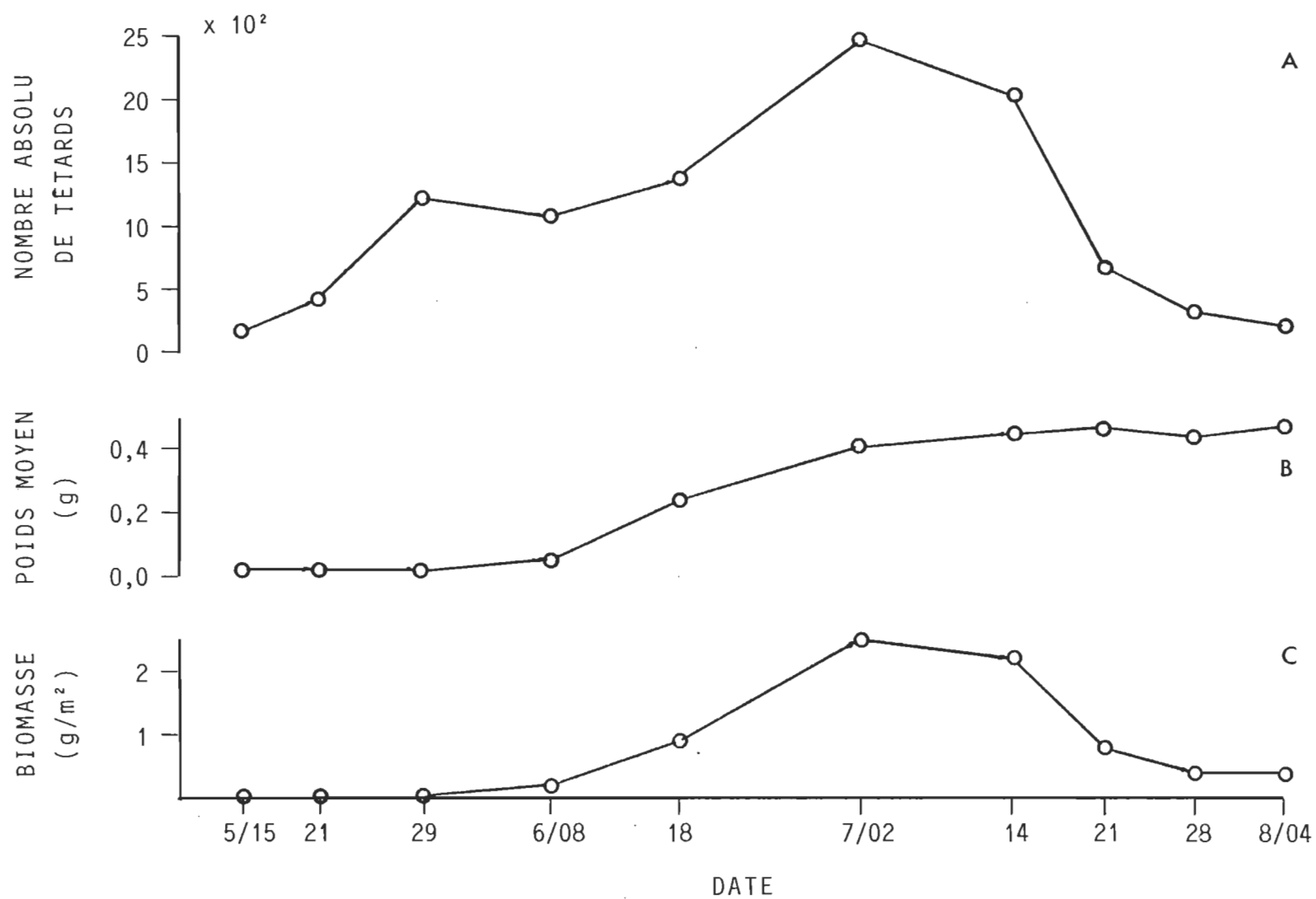


Figure 5.36. Évolution du nombre absolu de têtards (A), du poids moyen (B) et de la biomasse (C) de la communauté larvaire d'Anoures entre le 15 mai et le 4 août 1981 à l'étang Clair.

d'environ 6:1. Pendant cette période, le nombre absolu de têtards dans l'étang diminue et le poids moyen s'accroît. La stabilité de la biomasse observée à la fin de l'étude résulte principalement des variations de l'effectif et du poids moyen. L'effet de la variation de la surface de l'étang sur la stabilité de la biomasse à $0,4 \text{ g/m}^2$ est peu appréciable. Ainsi malgré le fait que la biomasse est évaluée en fonction de la surface de l'étang, le poids et le nombre absolu de têtards sont les principaux facteurs déterminants.

5.4.4.2 Étang de la Sablière

La biomasse de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière est supérieure à celle enregistrée à l'étang Clair. Ce qui résulte principalement de la présence de R. sylvatica au sein de la communauté larvaire de l'étang de la Sablière. La figure 5,37 illustre l'évolution de la structure de la communauté, du poids moyen des populations et de la biomasse des populations et de la communauté. La superposition de ces graphes permet de justifier l'importance relative des populations par rapport à la biomasse de la communauté. Il a été établi précédemment que chez les têtards d'Anoures la courbe de l'évolution du poids moyen d'une population donnée est identique à celle du bio-volume moyen (fig. 5,8; 5,12 et 5,16).

Au début, en raison de la faible biomasse de la population d'H. crucifer, la courbe de l'évolution de la biomasse de la communauté

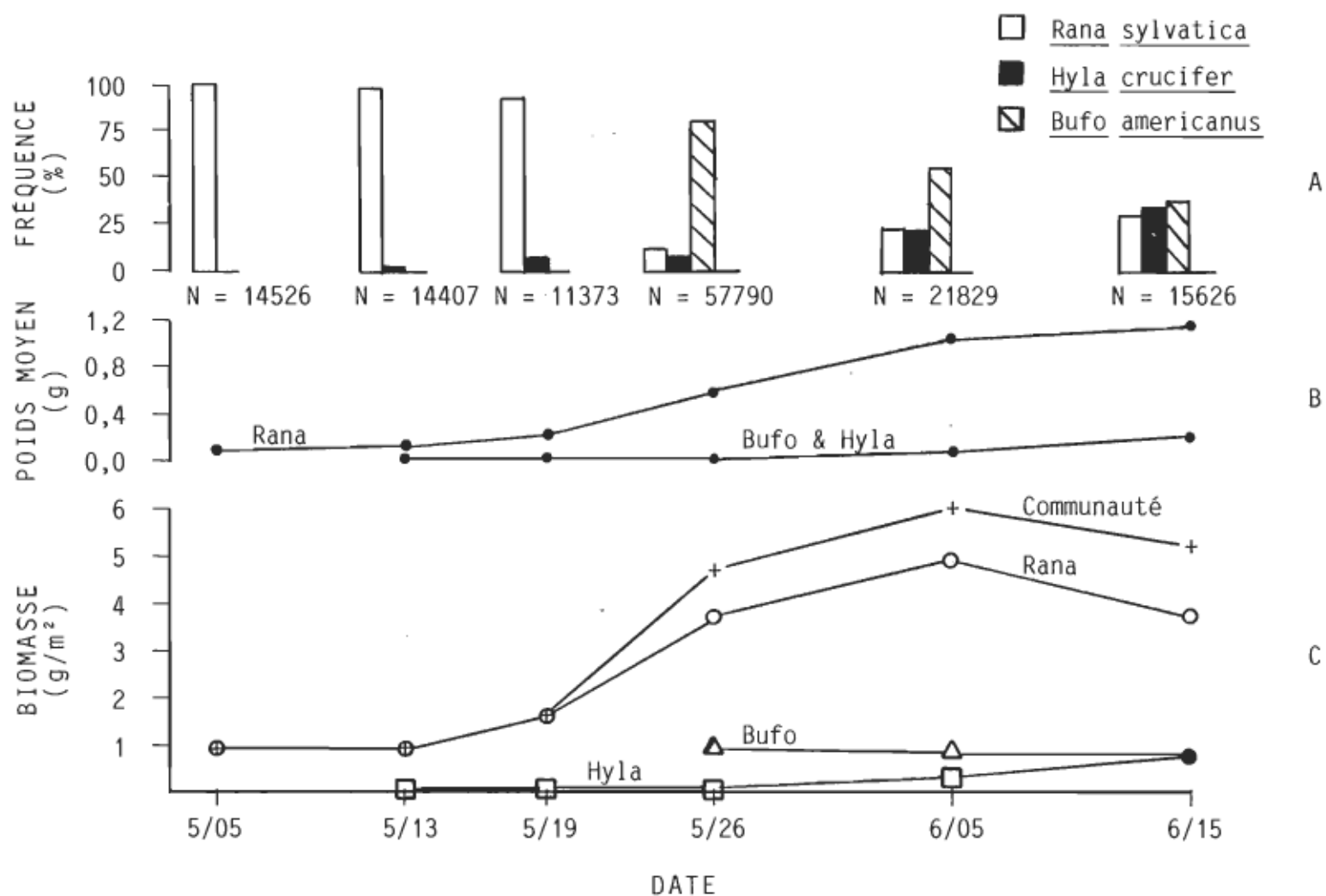


Figure 5.37. Évolution de la structure de la communauté (A), du poids moyen des populations (B) et de la biomasse (C) des populations et de la communauté larvaire d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

se confond à celle de la population de Rana. La faible biomasse ($\leq 0,01$ g/m²) de la population d'Hyla résulte d'un poids moyen et d'un effectif peu élevés. Les têtards de B. americanus apparaissent dans la communauté à la fin de mai; à partir de ce moment, la courbe de l'évolution de la biomasse de la communauté est distincte de celle de Rana. Ainsi la biomasse de la communauté se chiffre à 4,67 g/m², alors qu'elle est de 3,70 g/m² chez Rana. Compte tenu de l'effectif et du poids moyen des populations, Rana, Bufo et Hyla présentent à la fin de mai, des rapports de biomasses d'environ 53:13:1. Malgré la dominance marquée en effectif de la population de Bufo dans la communauté, la biomasse de la population de Rana est environ 4 fois supérieure à celle de Bufo. Le poids moyen de Rana comparé à ceux de Bufo et d'Hyla présente ainsi un rapport d'environ 30:1.

Au début de juin, la biomasse de la communauté et de la population de Rana atteignent des maximums de 6,0 et de 4,9 g/m² respectivement. La biomasse de la population d'Hyla passe de 0,07 à 0,30 g/m² de la fin de mai au début de juin, alors que celle-ci chute de 0,9 à 0,8 g/m² chez Bufo. Par la suite, on note une chute de la biomasse chez la population de Rana. Ce qui se reflète automatiquement sur la courbe de l'évolution de la biomasse de la communauté. Cette diminution de la biomasse de Rana résulte de l'augmentation de la surface de l'étang de la Sablière car la progression du poids compense pour la chute de l'effectif. Ainsi du 5 au 15 juin, la surface du plan d'eau passe de 1101 à 1451 m², il s'ensuit une diminution de biomasse de la population de Rana et ce paramètre régresse de 1,2 g/m², alors que la biomasse de

la communauté chute de $0,8 \text{ g/m}^2$. Ce phénomène de dilution n'est toutefois pas perceptible chez Hyla et Bufo puisque le poids moyen de ces populations passe de $0,07$ à $0,20 \text{ g}$ du début de juin à la mi-juin. Pendant ce laps de temps, les têtards progressent en tailles et l'importance relative des espèces, en terme d'effectif, s'équilibre. Les rapports de biomasses entre Rana, Bufo et Hyla passent ainsi de $16:3:1$ à $5:1:1$ respectivement du 5 au 15 juin. Par conséquent, l'augmentation du poids moyen chez les populations de Bufo et d'Hyla, et de l'effectif chez Hyla tendent à rehausser l'importance relative de ces populations en terme de biomasse.

D'une façon générale, l'étude révèle que la biomasse de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière est croissante. La diminution de la biomasse enregistrée à la mi-juin est principalement engendrée par une chute de biomasse chez la population de Rana. Cette diminution est attribuable à un phénomène de dilution de la biomasse. À l'exception de ce phénomène de dilution, l'effet des variations de la surface de l'étang sur l'évolution de la biomasse est peu importante. Les fluctuations de biomasse observées chez la population de Rana sont très apparentes sur la courbe de l'évolution de la biomasse de la communauté. Ce qui illustre l'importance relative de la biomasse de Rana dans cette communauté. Ainsi la biomasse maximale enregistrée chez les populations larvaires de Bufo et d'Hyla est inférieure à $1,0 \text{ g/m}^2$, alors que cette valeur s'élève à $4,9 \text{ g/m}^2$ dans le cas de Rana. La biomasse totale de la communauté larvaire d'Anoures de l'étang de la Sablière oscillent temporellement entre $0,9$ et $6,0 \text{ g/m}^2$.

5.5 Discussion

5.5.1 Phénologie du développement larvaire

La phase larvaire chez les Anoures couvre la période incluse entre le bourgeonnement des membres postérieurs (stades I-V de Taylor & Kollros, 1946) et l'atteinte du climax métamorphique (stades XVIII-XXV). La métamorphose est généralement définie par l'émergence d'au moins un des deux membres antérieurs (stade XX). En milieu naturel, la durée de la période larvaire d'une espèce donnée peut varier altitudinalement (Licht 1975, Berven et al. 1979, Collins 1979), annuellement (Doty 1978, Heyer 1979, Wilbur 1980), latitudinalement (Collins 1979, figures 5,38-5,40) et d'un étang à l'autre (Heyer 1979, Haynes & Aird 1981; Smith 1983). Cette durée est fonction des taux de croissance (Wilbur & Collins 1973) ou de différenciation (Smith-Gill & Berven 1979), taux affectés principalement par la densité des têtards (compétition), la qualité et la quantité de nourriture disponible et le régime des températures environnementales. Ces facteurs seront analysés spécifiquement à la section 5.5.2. Toute variation de la durée de la période larvaire pourra affecter la disponibilité et la vulnérabilité des têtards d'Anoures à la prédation, leur probabilité de survie à la métamorphose et la structure des communautés larvaires d'Anoures.

Rana sylvatica - La grenouille des bois (Rana sylvatica) est l'une des premières formes larvaires d'Anoures à coloniser les étangs au printemps. En 1981, l'éclosion massive des oeufs de R. sylvatica à

l'étang de la Sablière a eu lieu aux alentours du 22 avril. Les premières émergences d'individus métamorphosés ont été observées à la mi-juin, alors que la première semaine de juillet voit l'émergence des derniers individus métamorphosés. La période de développement larvaire de R. sylvatica à l'étang de la Sablière dure environ 54 jours, ce qui est conforme aux valeurs fournies par les travaux de Herreid & Kinney (1967), Haynes & Aird (1981) et Seigel (1983) réalisés sous d'autres latitudes; d'autres auteurs indiquent cependant des durées plus longues (fig. 5,38). En un site donné, la période annuelle d'émergence des individus métamorphosés de R. sylvatica s'étale sur 1 à 4 semaines (DeBenedictis 1970, Haynes & Aird 1981, Seigel 1983, Pierce et al. 1984), ce qui est comparable aux résultats obtenus dans la présente étude (2 à 3 semaines, soit de la mi-juin au début de juillet).

Hyla crucifer - Au printemps 1981, H. crucifer a été la première forme larvaire d'Anoures à coloniser l'étang Clair et la seconde à l'étang de la Sablière. Les premiers têtards d'Hyla ont été observés au début de mai et à la mi-mai aux étangs de la Sablière et Clair respectivement, soit 2 à 3 semaines après l'éclosion massive des oeufs de R. sylvatica à l'étang de la Sablière. Le nombre absolu de têtards d'Hyla au sein des étangs allait toutefois croissant du 15 mai au 2 juillet à l'étang Clair et du 13 mai au 15 juin à l'étang de la Sablière. Ce qui correspondrait vraisemblablement aux laps de temps au cours desquels il y a eu ajout de têtards nouvellement éclos. L'émergence des individus métamorphosés a débuté à la mi-juillet à l'étang Clair mais dès la fin

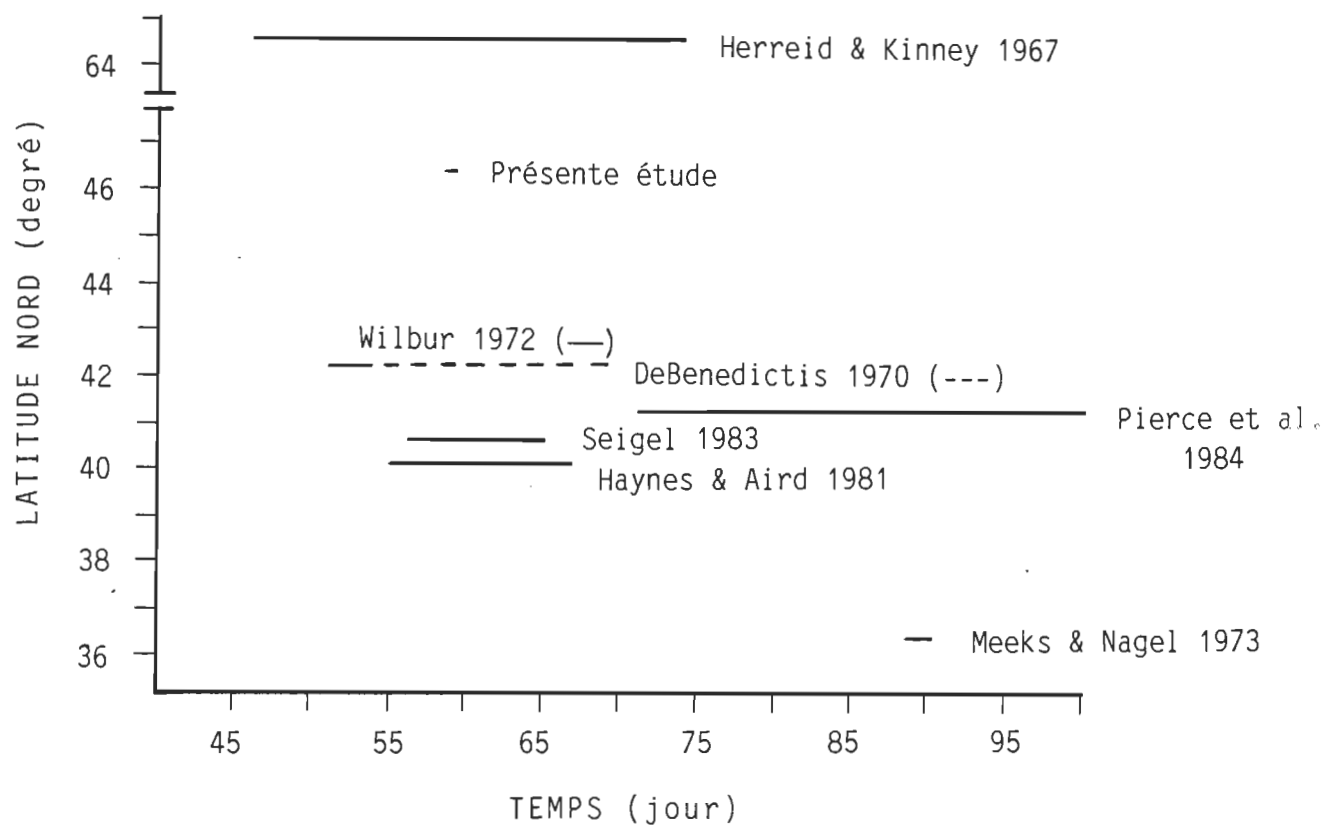


Figure 5,38. Durée de la période larvaire chez Rana sylvatica à différentes latitudes.

de juin à l'étang de la Sablière, alors que les dernières émergences ont eu lieu au début d'août à l'étang Clair et au début de juillet à l'étang de la Sablière. La durée de la période d'émergence chez H. crucifer (2 à 3 semaines) est identique à celle observée chez R. sylvatica. Toutefois, la période d'émergence chez Rana est plus hâtive, soit entre la mi-juin et le début de juillet. Les périodes d'ajout de têtards nouvellement éclos (4 à 7 semaines) et d'émergence (2 à 3 semaines) chez H. crucifer en Basse Mauricie sont voisines de celles relevées par Heyer (1976) au Maryland (3 à 8 semaines et 3 à 4 semaines respectivement).

Compte tenu du faible nombre de têtards récoltés à la fin de la période larvaire et du mode de reproduction d'H. crucifer, il a été impossible de déterminer d'une façon précise la durée de cette période chez Hyla. Toutefois, il est probable que les premiers et les derniers têtards issus des oeufs d'Hyla soient respectivement les premiers et les derniers têtards à atteindre le climax métamorphique. La période larvaire d'H. crucifer durerait ainsi entre 23 et 50 jours à l'étang de la Sablière et entre 33 et 61 jours à l'étang Clair, comparativement à 54 jours chez R. sylvatica à l'étang de la Sablière. Ces périodes larvaires sont évidemment inférieures aux laps de temps écoulés entre l'observation du premier têtard d'Hyla et l'émergence du dernier têtard métamorphosé aux étangs Clair (≈ 82 jrs) et de la Sablière (≈ 61 jrs). Le développement larvaire d'Hyla est ainsi légèrement plus rapide à l'étang de la Sablière qu'à l'étang Clair.

Comme chez R. sylvatica, la durée de la période larvaire chez H. crucifer est relativement variable (entre 28 et 68 jours; fig. 5,39). La durée de la phase larvaire d'Hyla aux étangs Clair (33 à 61 jrs) et de la Sablière (23 à 50 jrs) est comparable à celles relevées sous diverses latitudes. Dans le Parc de la Gatineau, Simard (1982) estime qu'H. crucifer prend entre 100 et 115 jours pour compléter son développement de l'oeuf jusqu'à la métamorphose. Les laps de temps écoulés entre le début de la période de reproduction et l'émergence des derniers têtards d'Hyla sont de 86 jours à l'étang de la Sablière et de 95 jours à l'étang Clair. La variabilité de la durée de la phase larvaire peut résulter de l'action de divers facteurs par leurs influences sur la croissance et la différenciation larvaire (cf. Section 5.5.2).

Bufo americanus - À l'étang de la Sablière en 1981, les premiers têtards de B. americanus ont été observés à la mi-mai, soit 2 à 3 semaines après ceux d'H. crucifer et de R. sylvatica. Les premières émergences chez Bufo ont eu lieu à la fin de juin, alors que le début de juillet voit l'émergence des derniers individus métamorphosés. Ce patron d'émergence est identique à celui observé chez Hyla à l'étang de la Sablière. Les périodes d'émergences de Bufo et d'Hyla (fin de juin-début de juillet) sont plus restreintes et plus tardives que celle de Rana (mi-juin-début de juillet). Elles sont également plus brèves et plus hâtives que celle d'Hyla à l'étang Clair (mi-juillet-début d'août). Le développement de la population larvaire de Bufo s'effectue rapidement, soit en 38 jours comparativement à 54 jours chez Rana et entre 23 et 61 jours chez Hyla. La période de développement larvaire

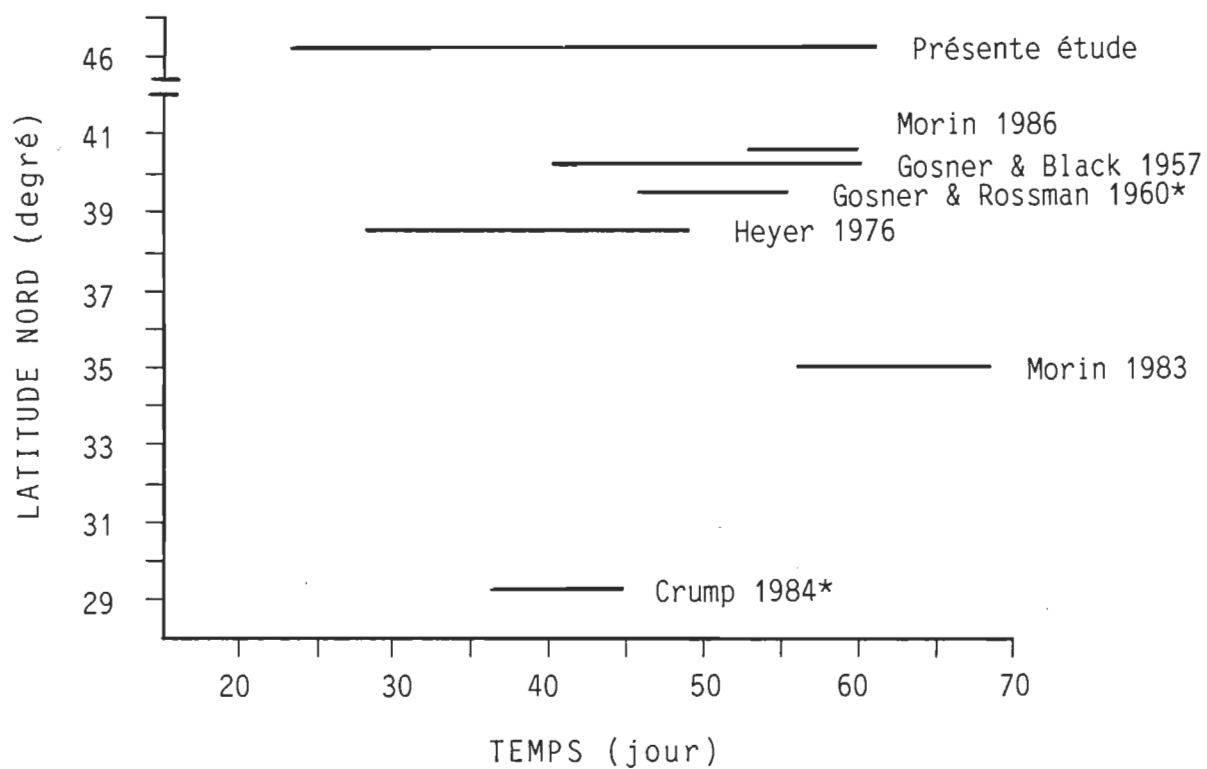


Figure 5,39. Dur e de la p riode larvaire chez Hyla crucifer   diff rentes latitudes. *: En laboratoire   la temp rature de la pi ce.

de B. americanus sur le continent nord-américain dure entre 35 et 54 jours (fig. 5,40). La valeur moyenne de 38 jours obtenue pour Bufo dans la Basse Mauricie est ainsi conforme à l'étendue de ces données. Comme chez Rana et Hyla, la durée de la phase larvaire chez Bufo demeure très variable. Quoique la période de fraie soit liée à la latitude (gradient positif, cf. Section 4.7.1) de même que la durée du développement embryonnaire (au moins chez Rana selon la figure 4,4), la durée de la période larvaire est très variable et ne présente pas de lien évident avec la latitude. C'est que plusieurs facteurs entrent en jeu comme il sera discuté dans la prochaine section.

5.5.2 Croissance et différenciation larvaire

La croissance des têtards d'Anoures est définie comme une augmentation de la taille corporelle (bio-volume, longueur ou poids). Chez les jeunes têtards, elle est normalement rapide jusqu'à ce qu'une taille maximale soit atteinte juste avant le début de la métamorphose, cette dernière étant caractérisée par une diminution de la taille corporelle des têtards (Porter 1972, Duellman & Trueb 1986). Cette diminution de la taille corporelle (a.d. plus de 50% de la taille maximale) résulte principalement de la déshydratation des tissus corporels, de la réduction des contenus intestinaux et de la résorption des branchies, de la queue et d'autres tissus larvaires (Voir Adolph, 1931b, et Wilbur & Collins, 1973, pour des révisions de la littérature). Les têtards cessent également de s'alimenter au cours de la période métamorphique (Jenssen 1967, DeBenedictis 1974, Duellman & Trueb 1986).

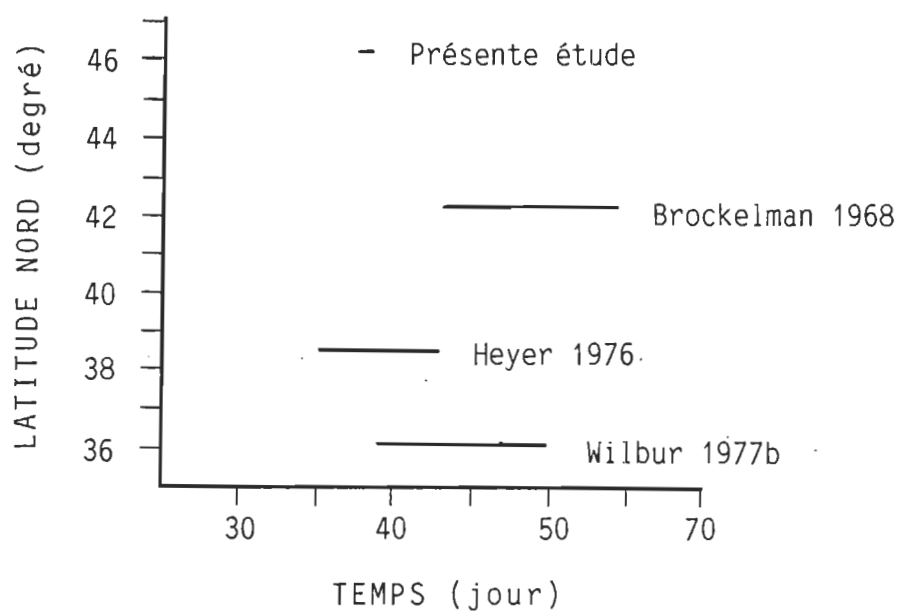


Figure 5,40. Durée de la période larvaire chez Bufo americanus à différentes latitudes.

La différenciation larvaire des Anoures peut être définie comme l'évolution du stade de développement depuis le bourgeonnement du membre postérieur jusqu'à l'atteinte du climax métamorphique. La métamorphose est un processus hormonal; les taux de croissance et de différenciation sont fonctions des niveaux d'hormones circulant dans le sang, lesquels sont en retour fonctions du stade de développement atteint (Etkin 1964, Freiden & Just 1970, in Smith-Gill & Berven 1979). Le taux de différenciation définit la vitesse à laquelle le prochain stade de développement sera atteint et est en corrélation avec le taux de changements hormonaux. Par conséquent, le taux de croissance est fonctionnellement dépendant de la différenciation, mais la réciproque n'est pas vraie (Smith-Gill & Berven 1979).

La croissance et la différenciation des têtards d'Anoures à l'étude ont été décrites en fonction des dates d'échantillonnage, d'une part, et du nombre cumulé de degrés-jours ($> 5^{\circ}\text{C}$), d'autre part. Les courbes de croissance des populations larvaires d'Anoures rapportées en littérature présentent une forme sigmoïde, alors que les courbes de différenciation sont relativement linéaires. Plusieurs auteurs utilisent la régression linéaire pour décrire la croissance ou la différenciation larvaires des Anoures (genre Rana) et signalent qu'il existe une corrélation entre les variables liées (taille corporelle ou stade larvaire) et le temps écoulé depuis le début de l'étude (Adolph 1931b, Calef 1973, Wilbur 1977c, Smith-Gill & Berven 1979, Dash & Hota 1980, Hota & Dash 1981). Dans le cas de la croissance, ces relations sont toutefois uniquement valables pour la période prémétamorphique, soit avant la diminu-

tion de la taille corporelle des têtards. Dans la littérature disponible, seul Calef (1973) a établi une corrélation et une régression linéaire entre l'une des variables liées, soit la taille corporelle, et le nombre de degrés-jours cumulés depuis l'éclosion chez une population larvaire naturelle.

Peu d'auteurs ont réalisé une étude aussi détaillée que la nôtre sur le développement des têtards de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica, particulièrement dans les petits étangs temporaires en milieux tempérés froids. Ainsi, certains de nos résultats ne peuvent être comparés avec les résultats d'études antérieures. La discussion qui suit confrontera les résultats de notre étude à ceux rapportés en littérature. Je tenterai de comparer spécifiquement les courbes et les taux de croissance et de différenciation, la taille corporelle à la métamorphose et la variabilité de la taille corporelle à tout moment au cours de la période larvaire. À la fin de cette section, la discussion sera plus générale comparant les modèles de croissance ou de métamorphose des larves d'Amphibiens de Wilbur & Collins (1973) à celui de Smith-Gill & Berven (1979) et abordant les principaux facteurs de régulation du développement larvaire chez les Anoures.

Rana sylvatica - Chez la population larvaire de R. sylvatica à l'étang de la Sablière, les courbes de l'évolution du bio-volume moyen en fonction des variables indépendantes (date et degré-jour) sont de formes sigmoïdes (cf. fig. 5,12). Les courbes de croissance des têtards de R. sylvatica rapportées en littérature présentent également une forme

relativement sigmoïde jusqu'à ce qu'une taille maximale soit atteinte juste avant la métamorphose (Adolph 1931a,b, Herreid & Kinney 1967, Wilbur & Collins 1973, Smith-Gill & Berven 1979). Les courbes de différenciation de la population larvaire de R. sylvatica à l'étude (cf. fig. 5,10) et celles rapportées en littérature (Herreid & Kinney 1967, Smith-Gill & Berven 1979) révèlent que la progression du stade larvaire moyen en fonction des variables indépendantes est relativement linéaire. Toutefois, à ma connaissance, aucun auteur n'a encore étudié la progression des variables liées (bio-volume moyen et stade larvaire moyen) suivant le nombre cumulatif de degrés-jours chez les têtards de R. sylvatica.

Dans la littérature consultée, seules les études de Smith-Gill & Gill (1978) et de Smith-Gill & Berven (1979) fournissent des quantifications sur les taux de croissance et de différenciation larvaires chez R. sylvatica. Ils ont également démontré que ces taux étaient très variables. Toutefois, la forme sous laquelle ils présentent les vitesses de croissance et de différenciation des têtards de R. sylvatica ne permet aucune comparaison avec nos résultats. La population larvaire de R. sylvatica à l'étude présentait une vitesse moyenne de croissance de 0,030 ml/jr et une vitesse moyenne de différenciation de 0,421 stade/jr. En raison des variations intrapopulations des taux de croissance et de différenciation chez les têtards de Rana, ces vitesses moyennes ne reflètent que la tendance générale de la population larvaire de R. sylvatica à l'étang de la Sablière. Ainsi, malgré l'éclosion massive des oeufs de Rana, l'étendue des données aux différents échantil-

lonnages a présenté une gamme de 2 à 11 classes de bio-volumes (sur une échelle de 17) et une gamme de 1 à 9 stades de développement différents.

À l'étang de la Sablière, le bio-volume initial des têtards de Rana était inférieur à 0,15 ml, alors qu'au cours de la période larvaire, quelques têtards atteignaient une taille maximale de 1,60 ml. Smith-Gill & Gill (1978) et Formanowicz & Brodie (1982) signalent que le bio-volume moyen des jeunes têtards de R. sylvatica est de 0,06 ml et de 0,20 ml respectivement. La taille initiale des têtards de R. sylvatica en Basse Mauricie est ainsi comparable à celles relevées dans la littérature. Selon les conditions expérimentales (densité, laboratoire, milieu naturel et nourriture), la taille corporelle (poids humide) des têtards de R. sylvatica peut atteindre des maxima de 0,30 à 2,85 g (Adolph 1931b, Herreid & Kinney 1967, Wilbur & Collins 1973, Wilbur 1977c). Chez les têtards d'Anoures, un bio-volume d'un millilitre équivaut à un poids humide d'un gramme. Par conséquent, le bio-volume maximal que peut atteindre un têtards de R. sylvatica varie entre 0,30 et 2,85 ml. Le maximum de 1,60 ml en Basse Mauricie est presque deux fois plus petit que le 2,85 ml. Par contre l'on sait que les oeufs sont au départ plus petits au nord qu'au sud (cf. Section 4.7.3). Alors peut-être que les têtards près de la métamorphose montrent la même différence.

Au cours de la période métamorphique (stades XVIII-XXV de Taylor & Kollros, 1946), le bio-volume individuel des têtards de R. sylvatica variait entre 0,30 et 1,30 ml, alors que le bio-volume moyen de la

population larvaire de R. sylvatica à l'étang de la Sablière fluctuait entre 0,38 et 1,15 ml. En Amérique du Nord, les têtards de R. sylvatica peuvent se métamorphoser à une taille individuelle de 0,03 à 1,18 ml (après transformation du poids en volume), alors que le bio-volume moyen des populations larvaires de R. sylvatica au climax métamorphique peut varier entre 0,08 et 1,10 ml (Adolph 1931b, Lynn & Edelman 1936, Wilbur 1972, 1977c, Wilbur & Collins 1973, Doty 1978, Smith-Gill & Berven 1979, Formanowicz & Brodie 1982). Les têtards de R. sylvatica en Basse Mauricie se métamorphosent ainsi à une taille comparable à celles relevées sous différentes latitudes et sous diverses conditions expérimentales.

La perte métamorphique de bio-volume moyen chez la population larvaire de R. sylvatica (67%) est beaucoup plus importante que celles des populations larvaires de B. americanus (29%) et d'H. crucifer (25%). Plusieurs auteurs signalent que la taille corporelle des têtards de R. sylvatica diminue au cours de la métamorphose (Adolph 1931a,b, Herreid & Kinney 1967, Wilbur & Collins 1973, Smith-Gill & Berven 1979, Formanowicz & Brodie 1982). Toutefois, seul Adolph (1931b) a réussi à quantifier cette diminution de la taille corporelle chez les têtards de R. sylvatica. Il estime qu'en moyenne 60% du poids corporel des têtards de R. sylvatica sont perdus au cours de la métamorphose. La perte métamorphique de la taille moyenne du corps enregistrée chez la population larvaire de R. sylvatica en Basse Mauricie est ainsi comparable à celle rapportée par Adolph.

Compte tenu de la grande variabilité des taux de croissance et

de différenciation chez les têtards de R. sylvatica, les grandes variations observées dans la taille corporelle à la métamorphose (0,03-1,30 ml) et dans la durée de la période larvaire (cf. Section 5.5.1) étaient prévisibles. Les variations intrapopulations dans les paramètres du développement (période larvaire, taille corporelle et taux de croissance et de différenciation) chez les têtards de R. sylvatica sont plus importantes que celles relevées chez les têtards de B. americanus et d'H. crucifer. Ainsi comparativement aux têtards de Bufo et d'Hyla, les têtards de Rana présentent de fortes tailles et de grandes périodes larvaires. Ce qui tend à augmenter l'étendue probable des variations intrapopulations dans les paramètres du développement chez les populations larvaires de R. sylvatica.

Hyla crucifer - Comme chez R. sylvatica, les courbes de croissance des populations larvaires d'H. crucifer aux étangs Clair et de la Sablière présentent une forme relativement sigmoïde (cf. fig. 5,7 et 5,8). Les courbes de différenciation de ces populations révèlent que la progression du stade larvaire moyen en fonction des variables indépendantes (date et degré-jour) est relativement linéaire (cf. fig. 5,3 et 5,4). Dans la littérature disponible, aucun auteur n'a encore tracé les courbes de croissance ou de différenciation chez les têtards d'Anoures du genre Hyla.

La vitesse moyenne de croissance de la population larvaire d'H. crucifer à l'étang Clair en 1981 était de 0,010 ml/jr comparative-ment à 0,012 ml/jr à l'étang de la Sablière. Dans la littérature dispo-

nible, seules les études de Morin (1983, 1986) fournissent des quantifications sur les vitesses de croissance des têtards d'H. crucifer, alors que je n'ai trouvé aucun auteur n'ayant quantifié la vitesse de différenciation de ces têtards. Morin a constaté que la vitesse moyenne de croissance des têtards d'H. crucifer en Caroline du Nord variait entre 0,7 et 7,3 mg de poids humide/jr (0,0007 et 0,0073 ml/jr). La croissance des têtards de la rainette crucifère en Basse Mauricie était ainsi environ deux fois plus rapide qu'en Caroline du Nord. Les vitesses moyennes de croissance et de différenciation des populations larvaires d'Hyla aux étangs Clair et de la Sablière reflètent en fait la tendance générale de ces populations. C'est que l'ajout des têtards nouvellement éclos pendant un certain laps de temps tend à réduire les valeurs moyennes du stade larvaire et du bio-volume, et les vitesses moyennes de croissance et de différenciation. De plus, les conditions environnementales (densité, ressources alimentaires et température) ont vraisemblablement changé au cours de la période d'éclosion des oeufs d'Hyla (1-1,5 mois). Il a pu en résulter des différences significatives dans les taux de développement larvaire entre les têtards issus des oeufs au début et à la fin de la période d'éclosion.

Au début de l'étude, les têtards d'Hyla n'occupaient qu'une classe de bio-volume et de 2 à 4 stades de développement différents à chaque échantillonnage. Les variations intrapopulations des taux de croissance et de différenciation, d'une part, et l'ajout de nouvelles éclosions, d'autre part, ont toutefois contribué à accroître l'étendue des données (13 stades différents et 14 classes de bio-volumes à l'étang

Clair). Chez les jeunes têtards (stades 20-25 de Gosner, 1960), le bio-volume des têtards était inférieur à 0,05 ml ($< 0,37$ mg en poids sec; racine cubique du bio-volume) et la longueur corporelle inférieure à 4,0 mm. Peu de temps après l'éclosion des oeufs d'H. crucifer, la longueur totale moyenne des jeunes têtards serait de 4,21 mm au New Jersey (Gosner & Black 1957) et de 4,46 mm en Floride (Gosner & Rossman 1960). Crump (1984) signale que, dans le nord de l'état de la Floride, le poids sec des têtards d'H. crucifer à l'éclosion varie entre 0,32 et 0,53 mg ($X = 0,397-0,454$ mg). Au cours de la période larvaire, les valeurs maximales de bio-volume et de longueur corporelle relevées chez les têtards d'Hyla à l'étang de la Sablière s'élevaient à 0,45 ml et à 1,25 cm, alors que celles-ci étaient de 0,75 ml et de 1,35 cm à l'étang Clair. En Amérique du Nord, les têtards d'H. crucifer peuvent atteindre des tailles maximales (longueur totale) de 3,3 et de 3,9 cm (Harper 1939 (in Gosner & Rossman 1960), Wright & Wright 1949, Gosner & Black 1957). Les tailles initiales et maximales des têtards d'H. crucifer en Basse Mauricie sont ainsi comparables à celles relevées dans la littérature.

À l'atteinte du climax métamorphique, le bio-volume moyen des têtards d'Hyla se chiffrait à 0,43 ml à l'étang Clair et à 0,29 ml à l'étang de la Sablière, alors que la longueur corporelle moyenne des têtards était de 1,18 cm à l'étang Clair (E.C.) et de 1,20 cm à l'étang de la Sablière (E.S.). La longueur corporelle (E.C.: 0,97-1,31 cm; E.S.: 1,15-1,23 cm) et le bio-volume (E.C.: 0,30-0,60 ml; E.S.: 0,25-0,30 ml) individuel des têtards à la métamorphose étaient toutefois relativement variables. Selon Simard (1982), la taille métamorphique

(longueur totale) des têtards d'H. crucifer au Québec est en moyenne de 1,45 cm. Dans l'état de la Floride, Crump (1984) et Gosner & Rossman (1960) ont constaté que les têtards de la rainette crucifère peuvent se métamorphoser à une taille corporelle moyenne de 1,03 à 1,21 cm. Gosner & Black (1957) signale que des têtards d'H. crucifer récoltés dans divers étangs du New Jersey présentaient à la métamorphose une longueur corporelle moyenne de 1,09 cm. Dans le sud du Michigan, la longueur corporelle moyenne des têtards d'H. crucifer à la métamorphose serait de 1,25 cm (Delzell 1958). Le poids moyen des têtards de cette espèce au moment de la métamorphose peut varier de 11,48 à 19,37 mg de poids sec en Floride (Crump 1984) et de 49 à 348 mg de poids humide en Caroline du Nord (Morin 1983, 1986). Au cours de la période métamorphique, le bio-volume moyen des têtards d'H. crucifer variait entre 0,10 et 0,31 ml chez des individus provenant de divers étangs de l'état de New York (Formanowicz & Brodie 1982). D'une façon générale, les tailles initiales, maximales et métamorphiques des têtards d'H. crucifer en Basse Mauricie sont comparables à celles relevées sous diverses latitudes en Amérique du Nord. Rappelons que la taille des oeufs ne semble pas présenter de variations liées à la latitude mais plutôt des variations importantes au sein des populations et au sein d'une même ponte (cf. Section 4.7.3).

Gosner & Black (1957), Formanowicz & Brodie (1982) et Simard (1982) signalent que la taille corporelle des têtards d'H. crucifer diminue au cours de la métamorphose. À ma connaissance, aucun auteur n'a encore quantifié cette diminution de la taille corporelle chez ces

têtards. Au cours de la métamorphose, le bio-volume moyen de la population larvaire d'H. crucifer chutait de 25% à l'étang de la Sablière, alors qu'il demeurait relativement constant à l'étang Clair. Il m'est toutefois impossible d'identifier les causes de l'écart observé entre le patron de croissance de la population larvaire d'Hyla à l'étang Clair et celui de l'étang de la Sablière.

La comparaison de mes résultats avec ceux relevés dans la littérature illustre bien la grande variabilité des taux de croissance et de différenciation chez les têtards d'H. crucifer. Cette grande variabilité des taux de développement larvaire peut entraîner des variations intrapopulations considérables dans la taille corporelle à la métamorphose (0,94-2,01 cm et 0,05-0,60 ml) et la durée de la période larvaire (cf. Section 5.5.1). Chez cette espèce, l'étalement dans le temps de la saison de reproduction tend à accroître l'étendue probable des variations intrapopulations des paramètres du développement larvaire (période larvaire, taille corporelle et taux de croissance et de différenciation). Ainsi, bien que cette espèce possède une faible taille corporelle, elle peut tout de même présenter des variations intrapopulations considérables dans les paramètres du développement larvaire.

Bufo americanus - Comme les autres espèces à l'étude, la population larvaire de B. americanus à l'étang de la Sablière présentait des courbes de croissance sigmoïdes et des courbes de différenciation relativement linéaires (cf. fig. 5,14 et 5,16). Wilbur (1977b) a également constaté que la croissance des têtards de B. americanus est sigmoïde

jusqu'à ce qu'une taille maximale soit atteinte juste avant le climax métamorphique. Les courbes de croissance des têtards du genre Bufo rapportées en littérature présentent aussi une forme relativement sigmoïde (Guyétant 1976). Dans la littérature disponible, je n'ai toutefois trouvé aucun auteur ayant tracé la courbe de différenciation des têtards de B. americanus.

Comparativement à H. crucifer et à R. sylvatica, B. americanus est sans contredit l'espèce qui présente le plus faible taux de croissance larvaire mais par contre le plus grand taux de différenciation. Ainsi les taux moyens de croissance et différenciation de la population larvaire de Bufo sont de 0,007 ml/jr et de 0,569 stade/jr respectivement, alors que ceux-ci sont supérieurs à 0,010 ml/jr et inférieurs à 0,425 stade/jr chez les populations d'Hyla et de Rana. Ces vitesses de croissance et de différenciation ne représentent toutefois que la tendance générale de la population larvaire de Bufo en cet étang. Ainsi, malgré l'éclosion massive des oeufs de Bufo, l'étendue des données aux différents échantillonnages a présenté une gamme de 1 à 5 classes de bio-volumes (sur une échelle de 7) et une gamme de 2 à 16 stades de développement différents. Cette variabilité du stade larvaire et de la taille corporelle des têtards à chaque échantillonnage résulte principalement d'une différenciation et d'une croissance différentielles entre les membres de cette population larvaire. Inédits chez cette espèce, les résultats de la présente étude (étendue des données et taux de croissance et de différenciation) ne peuvent être comparés avec des travaux antérieurs.

Peu de temps après l'éclosion massive des oeufs de Bufo, le bio-volume des têtards était inférieur à 0,05 ml, alors qu'au cours de la période larvaire, un bio-volume maximal de 0,30 ml a été relevé chez quelques têtards. Durant la période métamorphique (stades XVIII-XXV de Taylor & Kollros, 1946), la taille corporelle des têtards variait entre 0,10 et 0,30 ml, alors que le bio-volume moyen de la population larvaire de Bufo à l'étang de la Sablière fluctuait entre 0,15 et 0,21 ml. Formanowicz & Brodie (1982) signalent que des têtards de B. americanus récoltés dans divers étangs de la Caroline du Nord présentaient à la métamorphose une taille moyenne variant entre 0,10 et 0,20 ml. Dans l'état de New York, Wilbur (1977b) a constaté que des têtards du crapaud d'Amérique élevés sous diverses conditions (densité, laboratoire et milieu naturel) se métamorphosaient à une taille moyenne de 0,07 à 0,30 g de poids humide (0,07 à 0,30 ml). La valeur moyenne et l'étendue des variations de la taille corporelle des têtards de Bufo à la métamorphose sont ainsi semblables dans la Basse Mauricie, la Caroline du Nord et l'état de New York. Chez les têtards de B. americanus, la variabilité de la taille corporelle à la métamorphose (0,07-0,30 ml) et de la durée de la période larvaire (cf. Section 5.5.1) démontrent que ces têtards peuvent présenter des variations intrapopulations considérables dans les taux de croissance et de différenciation. Ces variations sont toutefois moins importantes que celles relevées chez les têtards d'H. crucifer et de R. sylvatica.

Au cours de la métamorphose, la perte de bio-volume moyen est de 29% chez la population larvaire de B. americanus à l'étang de la

Sablière. Formanowicz & Brodie (1982) observent également que la métamorphose des têtards de B. americanus est accompagnée d'une diminution de la taille corporelle. Selon Wilbur (1977b), le poids corporel des têtards de B. americanus régresse d'environ 0,05 g au cours de la métamorphose. Ce qui équivaut à la perte métamorphique de 0,06 g (0,06 ml) relevée chez la population de Bufo à l'étude.

Sommairement, la présente étude révèle qu'il existe une corrélation et une régression linéaires positives entre les variables liées (bio-volume moyen et stade moyen) et les variables indépendantes (date et degré-jour) chez les populations larvaires d'Anoures des étangs Clair et de la Sablière. Nos résultats confirment ainsi les observations de Smith-Gill & Berven (1979) à l'effet que le stade de développement et le bio-volume des têtards d'Anoures peuvent être exprimés comme une fonction linéaire du temps (taux de croissance et de différenciation linéaires). La vitesse moyenne de croissance de la population larvaire de R. sylvatica était supérieure à celles d'H. crucifer et de B. americanus. Cette dernière espèce, malgré la très faible vitesse de croissance, possédait tout de même la plus grande vitesse de différenciation. Le développement larvaire d'Hyla était également plus rapide à l'étang de la Sablière qu'à l'étang Clair en raison des basses températures à cet endroit. Au cours de la métamorphose, la perte de bio-volume moyen chez la population larvaire de R. sylvatica était beaucoup plus importante que celles des populations larvaires de B. americanus et d'H. crucifer. Contrairement à l'étang de la Sablière, l'atteinte du climax métamorphique chez la population larvaire d'H. crucifer à l'étang Clair ne se tra-

duisait pas en une diminution de la taille moyenne du corps des têtards. Les variations intrapopulations dans les paramètres du développement (période larvaire, taille corporelle et taux de croissance et de différenciation) chez les têtards de R. sylvatica étaient plus importantes que celles relevées chez les têtards de B. americanus et d'H. crucifer. Ainsi, comparativement aux têtards de Bufo et d'Hyla, les têtards de Rana présentaient de fortes tailles corporelles et de grandes périodes larvaires. Ce qui tend à augmenter l'étendue probable des variations intrapopulations dans les paramètres du développement chez la population larvaire de R. sylvatica.

Modèle de croissance ou de métamorphose

Le modèle de croissance des larves d'Amphibiens proposé par Wilbur & Collins (1973) suggère que l'initiation du climax métamorphique est fonction de la taille corporelle des larves. Il y aurait ainsi une taille minimale spécifique qui doit être atteinte avant que la métamorphose ne soit possible. Ces auteurs estiment que le taux de croissance et le patron de croissance des larves jouent un rôle majeur en déterminant la durée de la période larvaire. Les résultats de plusieurs études réalisées chez diverses espèces d'Anoures sont conformes au modèle de Wilbur & Collins (Wilbur 1976, 1977b, 1980, 1982, Collins 1979, Dash & Hota 1980, Travis 1981, Semlitsch & Caldwell 1982). Toutefois, à l'intérieur des limites de tailles corporelles qui rendent possible la métamorphose, l'initiation de la métamorphose dépendra de facteurs autres

que ceux directement rattachés à la taille corporelle. Par conséquent, la taille corporelle d'une larve d'Anoures est un facteur quantitatif tangible qui, dans des conditions complexes, détermine le moment précis à partir duquel la larve peut amorcer sa phase métamorphique. Une insuffisance de la taille chez une larve sera compensée par une prolongation de la période larvaire.

Smith-Gill & Berven (1979) estiment que le modèle de croissance des larves d'Amphibiens proposé par Wilbur & Collins (1973) ignore les différences physiologiques potentielles entre 3 phases du développement chez les Anoures, soient la fin de l'embryogénèse (stades 20-25 de Gosner, 1960), la croissance (stades I-XVII de Taylor & Kollros, 1946) et la métamorphose (stades XVIII-XXV). Ils proposent comme alternative que la durée de la période larvaire est déterminée par le taux de différenciation, alors que le modèle de Wilbur & Collins est basé sur le taux de croissance. Le modèle de métamorphose des larves d'Amphibiens de Smith-Gill & Berven suggère que l'atteinte du climax métamorphique dépend principalement du taux de différenciation, alors que la taille corporelle des larves à un stade de développement donné est fonction des taux de croissance et de différenciation. Contrairement au modèle de Wilbur & Collins, le modèle de Smith-Gill & Berven se limite à la période larvaire (stades I-XX). Smith-Gill & Berven confrontent leur modèle à celui de Wilbur & Collins et font ressortir les divergences entre ces 2 modèles. Ils passent en revue les diverses études qui confirment leur modèle de métamorphose et certaines de ces études sont également les pierres angulaires dudit modèle.

Les résultats de la présente étude ne me permettent pas de confirmer ou de réfuter les modèles de Wilbur & Collins (1973) et de Smith-Gill & Berven (1979). Dans le cas des têtards d'Anoures qui colonisent les étangs temporaires, le modèle de Smith-Gill & Berven (taux de différenciation) me semble plus réaliste que celui Wilbur & Collins (taux de croissance). Les conditions environnementales (compétition, disponibilité de la nourriture, prédation, température, stabilité des étangs, etc.) dans les étangs temporaires sont très variables. Chez les espèces d'Anoures adaptées aux étangs temporaires, il me semble ainsi peu probable que la sélection naturelle ait favorisé l'évolution d'un patron de développement larvaire dans lequel les têtards doivent nécessairement atteindre une taille corporelle minimale spécifique avant que la métamorphose ne soit possible.

Régulation de la croissance et de la différenciation

Les taux naturels de croissance et de différenciation des populations larvaires d'Anoures peuvent présenter de grandes variations et plusieurs facteurs environnementaux sont reconnus pour influencer ces taux. En étang temporaire, les facteurs environnementaux qui me semblent les plus importants et les plus susceptibles d'influencer le développement larvaire des Anoures sont: la densité larvaire (compétition intra- et interspécifique), la qualité et la quantité de nourriture disponible et le régime des températures environnementales. Toutefois, ces facteurs environnementaux n'affectent pas de la même façon la crois-

sance et la différenciation des têtards d'Anoures (Smith-Gill & Berven 1979). Les diverses espèces d'Anoures peuvent également présenter des sensibilités spécifiques à un facteur environnemental donné, et chacune des étapes du développement "larvaire" (fin embryogénèse, croissance et métamorphose) répond différemment aux facteurs environnementaux (Smith-Gill & Gill 1978, Smith-Gill & Berven 1979). Selon Travis (1981, 1983), les variations intrapopulations du développement larvaire observées chez les populations de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica, à l'étude, peuvent également résulter en partie des différences génétiques entre les individus.

La grande variabilité des taux de croissance et de différenciation chez une population larvaire d'Anoures peut conduire à des variations significatives dans la distribution de fréquences des stades larvaires et des tailles corporelles. La probabilité de survie des têtards en est affectée, ce qui risque d'influer sur la structure des communautés larvaires d'Anoures. Les fluctuations de cette structure de communauté peuvent à leur tour avoir des répercussions sur la structure des populations de prédateurs, particulièrement ceux qui sélectionnent un type de proie en particulier. À l'autre extrême, ces fluctuations peuvent favoriser la prédation et dans ce cas, les prédateurs peuvent modifier la structure de la communauté larvaire d'Anoures. Par exemple, chez une population de prédateurs qui sélectionnent les têtards de petites tailles, une accélération de la croissance larvaire des Anoures affectera la structure de cette population, alors qu'une réduction de la croissance permettra aux prédateurs d'influencer la structure de la com-

mumauté larvaire d'Anoures.

Qualité et quantité de nourriture disponible - De nombreuses études documentent les effets de la qualité et de la quantité de nourriture disponible sur le développement larvaire des Anoures (Wilbur 1977b,c, 1980, Doty 1978, Steinwascher 1978, Collins 1979, Hota & Dash 1981, Steinwascher & Travis 1983). Les effets de la densité sur le développement larvaire ont toutefois été interprétés comme étant dus à la compétition pour la nourriture (Wilbur 1976, 1977b,c, Smith-Gill & Gill 1978, Steinwascher 1978, Dash & Hota 1980, Smith 1983). La quantité de nourriture disponible et la densité larvaire n'agissent pas indépendamment, mais les effets de l'abondance et de la rareté des ressources alimentaires sur le développement larvaire des Anoures sont comparables à ceux des faibles et des fortes densités larvaires respectivement. Par conséquent, seuls les effets de la densité sur le développement larvaire des Anoures seront décrits dans la présente discussion.

Densité - Plusieurs auteurs signalent que le développement larvaire des Anoures (genre Bufo, Hyla et Rana) est significativement influencé par les densités larvaires intra- et interspécifiques (compétition). Des études réalisées en milieux naturels révèlent que les effets des fortes densités intra- et interspécifiques chez une population larvaire d'Anoures sont de réduire les valeurs moyennes des taux de croissance et de différenciation et ainsi celles des taux de survie et de la taille corporelle des têtards à la métamorphose tout en prolongeant la durée moyenne de la période larvaire de cette population

(DeBenedictis 1970, Wilbur 1972, 1976, 1977b, 1980, Wilbur & Collins 1973, Collins 1979, Morin 1983). En laboratoires, de nombreux auteurs ont également observé des effets compétitifs similaires à ceux relevés en milieux naturels (Shvarts & Pyastolova 1970a,b, Wilbur 1977b,c, 1980, 1982, Smith-Gill & Gill 1978, Dash & Hota 1980, Hota & Dash 1981). Il appert que la croissance et la différenciation des têtards d'Anoures répondent différemment aux fortes densités larvaires. Ainsi, chez les têtards du genre Rana, les fortes densités retardent ou inhibent plus la croissance que la différenciation, produisant, à n'importe quel stade larvaire donné, des têtards plus petits que ceux obtenus sous des densités moins élevées (Gromko et al. 1973, Smith-Gill & Berven 1979).

Dans la présente étude, les effets de la densité (compétition) ont probablement affecté le développement de la population larvaire d'H. crucifer à l'étang de la Sablière, mais ne peuvent justifier les variations intersites de leur développement (cf. Section 5.1). La densité larvaire étant supérieure à l'étang de la Sablière, la compétition intra- et interspécifique était ainsi probablement plus intense à l'étang de la Sablière qu'à l'étang Clair. Les vitesses moyennes de croissance et de différenciation de la population larvaire d'Hyla étaient toutefois moins rapides à l'étang Clair qu'à l'étang de la Sablière. De plus, les valeurs moyennes de la période larvaire et de la taille corporelle des têtards d'Hyla, à n'importe quel stade larvaire donné, à l'étang Clair étaient supérieures à celles relevées à l'étang de la Sablière. Donc, les têtards étaient plus gros à l'étang Clair mais prenaient plus de temps à atteindre le même stade larvaire en rai-

son des basses températures de l'eau à cet endroit. Les effets probables de la densité auraient ainsi favoriser une réduction des variations intersites dans les taux de croissance et de différenciation et dans la durée de la période larvaire, mais ils auraient toutefois favoriser une augmentation de la variation intersite de la taille corporelle des têtards. À l'étang de la Sablière, les effets de la densité ont également pu affecter le développement des populations larvaires de B. americanus et de R. sylvatica. Toutefois, l'objectif de la présente étude n'était pas une analyse du phénomène de la compétition chez les populations larvaires d'Anoures. Ainsi, je n'ai réalisé aucune étude de ce phénomène.

Compte tenu des taux de différenciation et de croissance différentiels entre les membres d'une population larvaire d'Anoures, quelques individus peuvent se développer aux dépens des plus petits membres de la population. Ainsi, sous des densités élevées, les têtards de tailles supérieures (ou les plus vieux stades) retardent ou inhibent la croissance et la différenciation des plus petits têtards (Shvarts & Pyastolova 1970a,b, Wilbur & Collins 1973, Wilbur 1976, 1977b, Smith-Gill & Gill 1978, Steinwascher 1978, 1979, Smith-Gill & Berven 1979). Une grande variété d'effets complexes de la densité sur le développement larvaire a ainsi été observée chez les têtards d'Anoures et elle inclut des interactions positives (Voir Steinwascher, 1978, 1979, pour des révisions de la littérature) aussi bien que négatives. Les causes de ces effets dépendant de la densité ont été interprétées comme étant dues à la compétition par interactions comportementales ou par interférences

chimiques (inhibiteurs de développement libérés par les plus gros têtards) entre les têtards (Voir Steinwascher, 1978, 1979, pour des révisions de la littérature) et à la compétition pour la nourriture (Wilbur 1976, 1977b,c, Smith-Gill & Gill 1978, Steinwascher 1978, Dash & Hota 1980, Smith 1983). De plus, différents mécanismes compétitifs peuvent agir conjointement ou peuvent varier en importance selon les conditions au sein de chaque étang (Wilbur 1977c, Steinwascher 1978, 1979, Seale 1980, Alford & Crump 1982).

Chez une population larvaire d'Anoures, l'étendue des variations intrapopulations des taux de croissance et de différenciation, de la durée de la période larvaire et de la taille corporelle des têtards à la métamorphose s'accroît avec une augmentation de la densité larvaire ou de l'intensité de la compétition (Wilbur 1977b, Steinwascher 1978, 1979, Collins 1979, Dash & Hota 1980, Semlitsch & Caldwell 1982). Les populations larvaires d'Anoures présentent généralement une distribution normale des tailles corporelles à la métamorphose (Wilbur & Collins 1973, Wilbur 1976). Les fortes densités larvaires génèrent une réduction de la taille corporelle moyenne des têtards et une augmentation de l'asymétrie de la distribution intrapopulation des tailles. Il en résulte que cette distribution normale des tailles corporelles à la métamorphose devient alors asymétrique ou biaisée (Wilbur & Collins 1973, Wilbur 1976, Steinwascher 1978, 1979, Semlitsch & Caldwell 1982). Dans la présente étude, les effets de la densité ont probablement contribué à accroître l'asymétrie de la distribution des tailles corporelles et des stades larvaires observée en quelques occasions chez les

populations larvaires d'Anoures à l'étude. Toutefois, les principales causes de cette asymétrie étaient un petit effectif larvaire et une faible étendue des données de stades et de tailles suite à l'éclosion massive des oeufs ou à l'émergence des individus métamorphosés. Dans le cas des populations larvaires d'H. crucifer, l'étalement des éclosions dans le temps a également contribué à augmenter l'asymétrie de ces distributions. De plus, la chute de la taille corporelle enregistrée chez les têtards de Bufo, d'Hyla et de Rana atteignant le climax métamorphique a certainement favoriser une augmentation de l'asymétrie des distributions intrapopulations des tailles corporelles.

Compte tenu des habiletés compétitives inégales entre les têtards d'Anoures, les diverses espèces larvaires d'Anoures peuvent présenter des sensibilités spécifiques aux densités intra- et/ou interspécifiques (Smith-Gill & Gill 1978, Smith-Gill & Berven 1979, Semlitsch & Caldwell 1982, Wilbur 1982, Morin 1983, Smith 1983). Un taux de croissance larvaire rapide est considéré comme un indice de supériorité compétitive en raison d'une compétition et d'une prédation régularisées par la taille corporelle des têtards. Des études qui ont confronté les têtards de R. sylvatica à ceux de R. pipiens révèlent que les têtards de R. sylvatica possèdent une habileté compétitive supérieure à celle des têtards de R. pipiens (DeBenedictis 1970, Smith-Gill & Berven 1979). Ainsi, sous de fortes densités larvaires, les têtards de R. sylvatica se développent aux dépens des têtards de R. pipiens. Bien que les têtards de R. sylvatica soient plus petits que ceux de R. pipiens à n'importe quel stade larvaire donné, leur taux de croissance est beaucoup plus

rapide que celui des têtards de R. pipiens. La comparaison interspécifique des taux de croissance larvaire des Anoures suggère que les têtards d'H. crucifer présentent une habileté compétitive inférieure à celle des têtards des genres Bufo, Hyla (autres espèces) et Rana (Morin 1983, 1986). Toutefois, les taux moyens de croissance des populations larvaires d'Anoures à l'étang de la Sablière suggèrent que l'habileté compétitive des têtards de R. sylvatica était supérieure à celle d'H. crucifer, alors que cette dernière était plus grande que celle de B. americanus. De plus, dans le cas de la nourriture en suspension, les habiletés d'ingestion et de filtration des têtards de Rana sont supérieures à celles des têtards de Bufo, alors que les têtards d'Hyla présentent les habiletés les plus limitées (cf. Section 5.5.3). Ainsi, sous de fortes densités larvaires et en l'absence de prédateurs, les têtards d'H. crucifer peuvent être exclus par compétition des communautés larvaires d'Anoures (Morin 1983, Smith 1983).

Dans la nature, une augmentation rapide de la densité des populations et des communautés larvaires d'Anoures est un phénomène commun. Les étangs colonisés par les têtards d'Anoures ne s'assèchent pas seulement dans les régions arides, mais aussi dans les régions nordiques. En étangs temporaires (e.g. Étangs Clair et de la Sablière), la compétition peut être un facteur écologique très important dans la régulation de la croissance et de la différenciation larvaires des Anoures. Ainsi l'évaporation progressive de l'eau des étangs temporaires cause une diminution de la taille des étangs résultant en une augmentation progressive de l'intensité de la compétition entre les têtards pour

l'espace et la nourriture.

Température - Le régime des températures environnementales est un facteur abiotique majeur dans le développement larvaire des Anoures. Les patrons altitudinal et latitudinal de variation intraspécifique du développement larvaire chez les Anoures résultent des fluctuations de la longueur de la saison de croissance (nombre de jours où la température moyenne est supérieure à 5,0°C), laquelle diminue avec une augmentation de l'altitude ou de la latitude (Collins 1979, Smith-Gill & Berven 1979). La température de l'eau des étangs est reconnue pour influencer les taux de croissance et de différenciation, la durée de la période larvaire et la taille corporelle des têtards d'Anoures à la métamorphose (Collins 1979, Heyer 1979, Smith-Gill & Berven 1979, Wilbur 1980, Floyd 1984). Selon Smith-Gill & Berven (1979), la métamorphose est beaucoup plus sensible à la température que l'embryogénèse et la différenciation est plus susceptible aux variations de la température de l'eau que la croissance.

Les effets des basses températures (au-dessus des limites inférieures spécifiques de tolérance thermique) sont de réduire les taux de croissance et de différenciation, de prolonger la durée de la période larvaire et d'augmenter la taille corporelle des têtards d'Anoures (Voir Smith-Gill & Berven, 1979, pour une révision de la littérature). Ainsi les basses températures retardent plus la différenciation que la croissance de sorte que les têtards qui se développent en eau froide sont plus volumineux, à n'importe quel stade larvaire donné, que ceux qui se

développent dans une eau plus chaude. Aux basses températures, le maintien du métabolisme chez un poïkilotherme exige moins d'énergie et l'organisme peut canaliser une plus grande proportion de ses énergies dans la croissance (Hochachka & Somero 1973, in Smith-Gill & Berven 1979). Contrairement aux basses températures, les effets des températures élevées (sous les limites supérieures de tolérance thermique) sont d'augmenter les taux de croissance et de différenciation et de réduire la durée de la période larvaire et la taille corporelle des têtards à la métamorphose (Voir Smith-Gill & Berven, 1979, pour une révision de la littérature). L'augmentation de la température de l'eau se traduit ainsi en une accélération du développement larvaire, mais l'accélération de la différenciation est supérieure à celle de la croissance produisant à la métamorphose des individus plus petits que ceux obtenus à des températures inférieures.

Dans la présente étude, les variations intersites du développement larvaire chez les populations d'H. crucifer résulteraient principalement d'un écart de température entre les étangs Clair et de la Sablière. L'eau de l'étang Clair était généralement plus froide que celle de l'étang de la Sablière. Les vitesses moyennes de croissance et de différenciation de la population larvaire d'Hyla étaient moins rapides à l'étang Clair qu'à l'étang de la Sablière (cf. Section 5.1). Il en a résulté que les valeurs moyennes de la période larvaire et de la taille corporelle des têtards d'Hyla, à n'importe quel stade larvaire donné, à l'étang Clair étaient supérieures à celles relevées à l'étang de la Sablière. Ces résultats illustrent bien les effets des basses

températures sur le développement larvaire des Anoures et confirment ainsi ma suggestion que le développement des têtards d'Hyla à l'étang Clair a été affecté par les basses températures. Bien que la température de l'eau ait régularisé le développement des populations larvaires de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica à l'étang de la Sablière, il m'est impossible de déterminer l'impact réel de la température sur le développement larvaire de ces populations.

Sommairement, la grande variabilité du développement larvaire chez les Anoures démontrent l'importance de reconnaître l'hétérogénéité environnementale dans les études réalisées en milieux naturels. Ainsi de nombreux facteurs sont reconnus pour régulariser le développement larvaire des Anoures et il est virtuellement impossible d'isoler les effets individuels de chacun des facteurs dans la régulation du développement larvaire des populations naturelles d'Anoures. Par exemple, la température de l'eau serait le facteur majeur dans la régulation du développement larvaire de la population d'H. crucifer à l'étang Clair, mais la densité larvaire, des facteurs génétiques et les ressources alimentaires disponibles ont également pu contribuer à cette régulation. La variabilité intrapopulation de l'un des paramètres (croissance, différenciation, période larvaire et taille corporelle) du développement larvaire chez cette population peut ainsi refléter l'interaction de la compétition, des facteurs génétiques, des ressources alimentaires et de la température. Une étude qui a analysé les effets de la compétition sur la variation de la taille corporelle des têtards à la métamorphose pourrait démontrer que la compétition justifiait la variation observée

en milieu naturel. Toutefois, elle ne pourrait prédire si la compétition était la seule source naturelle de variation de la taille corporelle, ni qu'elle était la source majeure de variation (Heyer 1979). Ce qui nous amène à discuter de l'évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures.

5.5.3 Évolution spatio-temporelle des populations larvaires d'Anoures

Les populations larvaires d'Anoures ne se distribuent pas d'une façon homogène au sein des étangs étudiés et la distribution spatiale de ces populations évolue dans le temps. Bien que les populations larvaires d'Anoures soient potentiellement d'importants membres des écosystèmes d'eau douce, la distribution spatiale de ces populations et son évolution temporelle sont peu connues pour la majorité des espèces d'Amphibiens.

Un étang contient les ressources utilisées par diverses espèces larvaires d'Amphibiens et ces dernières peuvent les utiliser de différentes façons. Les larves d'Amphibiens peuvent subdiviser l'habitat en terme d'espace, de nourriture ou de temps (Heyer 1973, 1979). La majorité des espèces n'utilisent toutefois qu'une faible portion de l'habitat (Heyer 1979). Au sein d'un étang donné, le partage spécifique des microhabitats implique des différences morphologiques et comportementales qui produisent des variations dans l'exposition à la prédation

et la ration alimentaire (Wilbur 1980).

La distribution spatiale des populations larvaires d'Anoures est considérée comme une réponse différentielle des larves aux gradients environnementaux (Seale & Beckvar 1980, Alford & Crump 1982, Breden et al. 1982, Branch 1983). Le gradient thermique serait le plus influent (Beiswenger 1977, 1978, Floyd 1984). Toutefois les fluctuations de la température de l'eau des étangs se retrouvent si étroitement liées aux changements de l'intensité lumineuse qu'il est difficile de séparer les effets de la température de celles de la lumière. La distribution spatiale des populations larvaires d'Anoures peut ainsi résulter de réponses phototactiques et thermotactiques (de Vlaming & Bury 1970, Beiswenger 1977, 1978). Il est également suggéré que des facteurs tels l'oxygène dissous (Turnipseed & Altig 1975, Beiswenger 1977, Heyer 1979), la prédation (Heyer 1976, 1979, Heyer et al. 1975, Turnipseed & Altig 1975, Taylor 1983), la répartition spatiale des ressources alimentaires (Heyer 1973, 1976, 1979) et de la végétation (Beiswenger 1972, Turnipseed & Altig 1975), et les traits morphologiques de l'habitat (Beiswenger 1972) peuvent influencer la distribution spatiale de ces populations.

Les interactions entre les larves d'Anoures peuvent polariser leur distribution spatiale dans les étangs. Ces interactions sont principalement l'attraction sociale ou l'agrégation (Blaustein & O'Hara 1981, Waldman 1981, 1982b, Breden et al. 1982, Branch 1983), la compétition (Seale & Beckvar 1980, Wilbur 1980, Alford & Crump 1982) et la ségrégation (Alford & Crump 1982, Breden et al. 1982, Branch 1983). La

distribution spatiale des populations larvaires d'Anoures au sein d'un étang donné peut ainsi résulter de l'interaction de nombreux facteurs abiotiques et biotiques. L'importance spécifique de ces facteurs serait toutefois très variable.

Rana sylvatica - À l'étang de la Sablière, la distribution spatiale de la population larvaire de R. sylvatica était relativement homogène (cf. fig. 5,22). L'éclosion massive des oeufs de Rana est survenue aux alentours du 22 avril et avant de se disperser dans l'étang, les jeunes têtards sont demeurés de 3 à 5 jours à proximité des enveloppes de gelée desquelles ils sont issus. Les pontes de Rana étant regroupées en un amas dans une petite anse de la section Bras de l'étang, cette distribution était ainsi limitée à la section Bras (483m²) pour les 2^{èmes} semaines de vie larvaire. L'augmentation du niveau d'eau de l'étang (début mai - mi-mai) résultant de fortes précipitations a favorisé la dispersion des têtards et ainsi à la mi-mai, ils étaient omniprésents dans cet étang (1891 m²). Par la suite, les variations de la surface de l'étang et la chute de l'effectif (émergence, émigration et mortalité) ont concouru à créer une hétérogénéité de la distribution des têtards et à les confiner dans des zones plus restreintes (432 à 1133 m²). Toutefois, les fluctuations de la surface de ces zones seraient principalement gouvernées par les variations de la surface de l'étang. Les têtards de Rana sélectionnaient ainsi, sans égard à la végétation, les zones de l'étang les moins susceptibles à un assèchement rapide.

Bien que de nombreux auteurs aient traité divers aspects de la vie larvaire chez R. sylvatica, la distribution spatiale des têtards demeure encore peu étudiée. DeBenedictis (1970) signale simplement que les têtards de R. sylvatica ne semblent pas se regrouper et ne démontrent aucune évidence de comportement territorial ou de hiérarchies sociales entre eux. En laboratoire, Herreid & Kinney (1967) ont constaté que les têtards de R. sylvatica sélectionnent préférentiellement des échelles de températures lorsqu'ils sont soumis à un gradient thermique. Les auteurs présument que ces têtards sont capables de sélectionner des microhabitats particuliers en réponse au gradient thermique d'un étang. Ces préférences thermiques peuvent toutefois varier en fonction du stade larvaire et sont certainement modifiées par les conditions environnementales telle la localisation de la nourriture dans l'étang (Herreid & Kinney 1967) ou la localisation de prédateurs (Gélinas 1986).

Hyla crucifer - Les premiers têtards d'H. crucifer ont été observés au début de mai et à la mi-mai aux étangs de la Sablière et Clair respectivement. Au début, la distribution spatiale des populations larvaires d'Hyla était hétérogène (cf. fig. 5,20 et 5,24). Ainsi, en raison d'une reproduction étalée dans le temps et d'un faible effectif, ces têtards sont capturés dans des zones restreintes (8 à 45 m²). Ces zones pourraient correspondre aux sites de pontes initiale d'Hyla dans les étangs. Effectivement, Morin (1986) a observé que les jeunes têtards d'H. crucifer restent cachés dans la litière benthique durant les 2^{es} semaines de leur développement larvaire. Par la suite, les variations de la surface des étangs, la migration et l'ajout de têtards nou-

vement éclo ont concouru à augmenter l'homogénéité de cette distribution. La surface totale des zones d'occupation des têtards d'Hyla à l'étang Clair passait ainsi de 16 à 291 m² de la mi-mai à la mi-juillet, alors qu'à l'étang de la Sablière, celle-ci passait de 16 à 888 m² de la mi-mai à la fin de mai. Au cours du mois de juin, la surface totale des zones d'occupation des têtards à l'étang de la Sablière diminuait et présentait certaines fluctuations (598 à 750 m²). Ces fluctuations seraient principalement gouvernées par la dispersion des têtards et les variations de la superficie de l'étang. À partir de la mi-juillet, la répartition spatiale des têtards à l'étang Clair se révélait de plus en plus hétérogène (surface: 20 à 150 m²) en raison d'une chute d'effectif (mortalité et émergence).

À l'étang Clair, la population larvaire d'H. crucifer affectionnait principalement les zones de l'étang caractérisées par la présence de végétation et une profondeur d'eau inférieure à 40 cm. La répartition spatiale de la végétation de ce site serait le facteur environnemental le plus influent sur la distribution spatiale de cette population. À l'étang de la Sablière, le milieu étant plutôt pauvre en végétation aquatique, les têtards d'H. crucifer occupaient surtout les zones les moins susceptibles à un assèchement.

La distribution spatiale des populations larvaires d'H. crucifer demeure encore mal connue. La dispersion spatiale des oeufs d'H. crucifer permet une distribution avantageuse des têtards dans tout l'étang (Whitaker 1971). Cet avantage est toutefois peu perceptible

dans la présente étude, mais pourrait justifier la rapide colonisation de l'étang de la Sablière. Les têtards d'H. crucifer coloniseraient uniquement les zones couvertes de végétation (Morin 1986). Brattstrom (1962) suggère que les têtards d'H. crucifer sélectionnent les zones les plus chaudes des étangs. À l'étang Clair, les têtards d'Hyla se retrouvaient dans les zones potentiellement les plus chaudes de l'étang, alors qu'à l'étang de la Sablière, ces zones étaient occupées par les têtards de B. americanus. Heyer (1976) signale toutefois que les préférences de microhabitats des têtards d'H. crucifer changent au cours de l'ontogénèse. Il a ainsi observé que les petits têtards se retrouvent normalement dans les zones peu profondes et couvertes de végétation, et en grandissant, ils vont coloniser des zones plus profondes et plus ouvertes de l'étang. Un tel changement ontogénétique de la distribution spatiale a été noté chez la population larvaire d'H. crucifer à l'étang Clair, mais pas à l'étang de la Sablière qui est un milieu pauvre en végétation aquatique. Selon Turnipseed & Altig (1975), des facteurs tels l'oxygène dissous et la prédation peuvent limiter la répartition des têtards d'Hylidés à la périphérie des bandes de végétation aquatique. La grande affinité des petites larves d'Amphibiens pour les zones peu profondes et couvertes de végétation leur fournit une protection contre la prédation (Taylor 1983). Chez les larves d'Amphibiens, la sélection de ces zones dans les étangs temporaires serait le moyen le plus usuel d'échapper à la prédation (Wilbur 1980).

À l'étang Clair, la distribution spatiale des petits têtards d'Hyla leur confère ainsi une protection contre la prédation. À mesure

que les têtards se développent, ils augmentent leur habileté locomotrice et la taille de leur corps. Ce qui leur permet de fuir plus rapidement les prédateurs et probablement d'atteindre une taille refuge à la prédation de certains organismes invertébrés. Ils peuvent ainsi quitter les zones peu profondes et coloniser des zones plus profondes et plus ouvertes de l'étang. Au cours de la phase métamorphique, la résorption de la queue et l'apparition des pattes concourent à diminuer l'habilité natale des têtards. Ils sont alors plus susceptibles à la prédation. Pour échapper à la prédation, ils limitent leur distribution spatiale aux zones de l'étang Clair caractérisées par une abondante végétation et une profondeur d'eau moyenne (≤ 30 cm). Il est toutefois évident qu'à l'approche de la période d'émergence, les têtards doivent probablement se diriger vers les rives de l'étang.

Bufo americanus - La population larvaire de B. americanus à l'étang de la Sablière présentait sans contredit la distribution spatiale la plus hétérogène (cf. fig. 5,26). Les pontes de Bufo ont été déposées d'une façon assez homogène dans la zone la plus profonde de l'étang Rond, l'une des 2 parties de l'étang de la Sablière. Ainsi, peu de temps après l'éclosion massive des oeufs (mi-mai), les têtards se distribuaient d'une façon plus ou moins homogène à l'étang Rond. À la fin de mai, les têtards avaient tendance à se regrouper en petits agrégats près de la ligne de rivage de cet étang. Par la suite, cette tendance s'est amplifiée et au début de juin, la majorité des têtards de cette population étaient regroupés en agrégats de dimensions variables à la périphérie de l'étang Rond. Cette distribution spatiale contagieuse

des têtards de Bufo a persisté jusqu'à la fin de la période larvaire. À l'étang de la Sablière, les têtards de B. americanus affectionnaient des zones bien spécifiques localisées sur le pourtour de l'étang Rond. Ces zones étaient caractérisées par une faible profondeur d'eau, un substrat sablonneux, une absence quasi totale de végétation, un ensoleillement important et une berge pratiquement dépourvue de végétation. La population larvaire de Bufo à l'étang de la Sablière n'utilisait ainsi qu'une faible portion de l'habitat disponible.

En milieu naturel, les têtards du genre Bufo tendent à s'agréger (Guyétant 1976, Breden et al. 1982) sur le substrat (Heyer 1973, Seale & Beckvar 1980, Hillis et al. 1984) dans les zones les plus chaudes et les moins profondes des étangs (Wassersug 1971, Beiswenger 1977, 1978, 1981, Floyd 1984). Ces conditions environnementales sont comparables à celles relevées dans les zones d'agrégation des têtards de B. americanus à l'étang de la Sablière. Il est suggéré que des facteurs tels l'intensité lumineuse et la température (Beiswenger 1977, 1978), la pente du fond de l'étang ou les différences de pression liées à la profondeur (Beiswenger 1977) et les réponses thigmotactiques (Wassersug & Seibert 1975, Beiswenger 1977) peuvent diriger le mouvement des têtards de Bufo vers les zones peu profondes des étangs.

La réponse différentielle des têtards du genre Bufo au gradient thermique d'un étang serait la cause majeure de leur distribution spatiale contagieuse (Brattstrom 1962, Beiswenger 1977, 1978). Toutefois, selon Beiswenger & Test (1967), ceci n'explique pas entièrement la

tendance de ces têtards à s'agréger. Sous conditions naturelles, les agrégations de têtards de Bufo surviennent en réponse à plusieurs facteurs (Beiswenger 1977, 1978).

Beiswenger (1975) a reconnu qu'il existait 5 types d'agrégations chez les têtards du genre Bufo, soient les bancs de têtards, les courants de têtards et les groupes d'alimentation, métamorphiques et nécrophages. Dans certains types d'agrégations, les interactions sociales seraient plus importantes que les facteurs environnementaux dans la formation et l'intégration du groupe (Beiswenger 1978). Ainsi Waldman (1981, 1982b) observe-t-il, en laboratoire comme en milieu naturel, que les têtards de B. americanus s'associent préférentiellement aux têtards issus de la même ponte; le mécanisme de reconnaissance demeure toutefois inconnu.

Les études de Breden et al. (1982) révèlent aussi qu'en milieu naturel les têtards de B. woodhousei tendent à s'associer à des individus de même classe de taille. Mais ces agrégations pourraient résulter du fait que les classes de taille répondent différemment aux facteurs environnementaux (e.g. préférendum thermique). Ils estiment que leurs résultats peuvent avoir des implications dans les observations de Waldman, selon lesquelles les têtards de B. americanus s'associent préférentiellement avec les têtards issus de la même ponte. Compte tenu que le mécanisme de reconnaissance est inconnu, Breden et al. présume que la taille du corps des têtards peut être un paramètre important. Ainsi, si l'éclosion des pontes se produit à des temps différents et si les

têtards maintiennent une taille différentielle, l'attraction des têtards vers les individus d'une taille similaire peut assurer la cohésion de l'agrégat.

Les gradients photométrique et thermique de l'étang de la Sablière seraient les principaux facteurs environnementaux impliqués dans l'agrégation des têtards de Bufo. Ainsi ces derniers s'agrégaient préférentiellement dans les zones de l'étang qui offraient le maximum d'insolation. Un point intéressant est le laps de temps écoulé entre l'éclosion des oeufs de Bufo et la formation des agrégats de têtards. L'éclosion des oeufs est survenue à la mi-mai, alors que les premières agrégations proprement dites ont été observées au début de juin. Le comportement grégaire des têtards de Bufo à l'étang de la Sablière s'est ainsi développé au cours des 2-3èmes semaines de vie larvaire. La variabilité du nombre de têtards au sein des agrégats était très importante (20 -> 4000 têtards/agrégat). De plus, la variation intra-agrégat de la taille du corps des têtards était comparable à la variation intra-population de ces tailles chez la population larvaire de Bufo dans ce site. Ces observations vont à l'encontre de l'hypothèse de Breden et al. (1982) sur un regroupement par classe de taille.

Il est suggéré que le comportement grégaire permet une exploitation plus efficace des ressources alimentaires (Beiswenger 1975, Wilbur 1977b). Les avantages alimentaires obtenus au sein d'un agrégat de têtards incluent une plus grande probabilité de trouver les parcelles éparses de nourriture, une utilisation plus efficace des zones d'alimen-

tation et une augmentation de la disponibilité de la nourriture en suspension par les courants d'eaux générés par l'agrégat (Beiswenger 1975, Wilbur 1977b, Waldman 1982b, Branch 1983). Le comportement grégaire fournit également une protection contre la prédation (Brockelman 1968, Wassersug 1971) par la confusion, la dissuasion, la saturation et une détection plus efficace et plus hâtive des prédateurs (Blaustein & O'Hara 1981, Waldman 1981, 1982b, Branch 1983). Dans le cas des têtards du genre Bufo, ils sont non palatables pour une grande variété de prédateurs (Wassersug 1971, 1973, Cooke 1974, Waldman 1981, 1982b). Le gréganisme, la non-palatabilité et la visibilité des têtards de Bufo suggèrent que l'agrégation peut servir de fonction aposématique (Wassersug 1973).

Chevauchement des zones d'occupation - À l'étang de la Sablière, les zones d'occupation des populations larvaires de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica se chevauchaient en une seule occasion, soit de la mi-mai à la fin mai (cf. fig. 5,22; 5,24 et 5,26). De la mi-mai à la mi-juin, les têtards de Rana et d'Hyla cohabitaient dans une aire plus ou moins vaste. Les zones d'occupation des têtards d'Hyla étaient presque toujours totalement comprises dans celles de Rana. Le chevauchement des microhabitats utilisés par les têtards de ces deux espèces est également signalé par Heyer (1976). La majorité des têtards de Bufo étant généralement regroupés en agrégats sur le pourtour de l'étang, ils sont spatialement isolés des populations larvaires d'Hyla et de Rana. Seale & Beckvar (1980) ont également observé que le comportement grégaire des têtards de B. americanus les isole, à la périphérie

des étangs, des populations d'H. crucifer et de R. sylvatica. Dans un étang temporaire, Heyer (1976) a constaté que le microhabitat utilisé par les têtards d'Hyla est plus vaste que celui des têtards de Rana. J'ai observé l'inverse à l'étang de la Sablière, mais cette divergence pourrait simplement résulter d'une différence dans l'abondance relative des populations larvaires. Quant aux têtards de Bufo, ils n'utilisaient qu'une faible portion de l'habitat comme l'avait signalé Heyer (1976).

Compte tenu que les têtards de Bufo, d'Hyla et de Rana sont du même niveau trophique, le chevauchement de leurs zones d'occupation dans un étang peut être un indice de compétition interspécifique. Les suggestions de compétition probable entre des larves d'Anoures basées uniquement sur des indices d'habitat ou de chevauchement de microhabitat, sans égard à l'écologie de l'alimentation, doivent toutefois être interprétées avec certaines précautions (Steinwascher & Travis 1983). Les têtards des genres Bufo, Hyla et Rana sont des brouteurs et filtreurs non-sélectifs (Seale & Wassersug 1979, Seale 1980, Seale & Beckvar 1980, Steinwascher & Travis 1983). Ils se nourrissent en broutant et en filtrant le plancton, le périphyton et les détritrus. Chez les têtards d'Anoures, les taux de filtration et d'ingestion de la nourriture en suspension sont fonctions de la concentration de la nourriture dans la colonne d'eau et de l'efficacité de l'appareil filtreur des têtards. Il existe une concentration minimale de nourriture en suspension sous laquelle la nourriture ne peut être ingérée ou filtrée par les têtards (Seale & Wassersug 1979, Seale & Beckvar 1980). Ces concentrations minimales pour les têtards de Rana et de Bufo sont inférieures à celle

des têtards d'Hyla (Seale & Beckvar 1980). Dans le cas de la nourriture en suspension, les habiletés d'ingestion et de filtration des têtards de Rana sont supérieures à celles des têtards de Bufo, alors que les têtards d'Hyla présentent les habiletés les plus limitées. Les têtards d'Hyla possèdent ainsi de faibles habiletés compétitives comme l'on constaté Seale & Beckvar (1980) et Morin (1983), des concentrations de phytoplanctons sous le seuil critique conduisent à la mort de ces têtards (Gélinas 1986). Les observations de Seale & Beckvar (1980) sont conformes à l'hypothèse d'une compétition d'exploitation ou d'interférence entre les têtards de Bufo, d'Hyla et de Rana. Heyer (1976) suggère toutefois qu'il est plus vraisemblable que la compétition survienne entre les têtards d'Hyla et de Rana compte tenu du chevauchement de leur distribution spatiale. Il en serait de même à l'étang de la Sablière. Les têtards de Bufo étant généralement isolés à la périphérie de l'étang, il est douteux qu'ils aient été des compétiteurs importants pour les têtards d'Hyla et de Rana.

Toute variation du patron de distribution spatiale d'une population larvaire d'Anoures peut provoquer des fluctuations dans l'intensité de la compétition. L'évolution temporelle de la distribution spatiale des populations larvaires peut ainsi contribuer à augmenter ou à réduire l'intensité de la compétition. Il a été établi antérieurement que la compétition peut influencer la structure des communautés larvaires d'Anoures (cf. Section 5.5.2). Par conséquent, l'évolution spatio-temporelle d'une population larvaire d'Anoures pourrait agir sur la structure de sa communauté.

5.5.4 Évolution de la structure de la communauté

L'évolution de la structure des communautés larvaires d'Anoures est importante pour les organismes qui exercent une prédation sur les têtards d'Anoures. Aux étangs Clair et de la Sablière en 1981, ces communautés ont été décrites en termes de densité, de nombre absolu de têtards, de composition spécifique, de bio-volume et de biomasse (cf. Section 5.4). La complexité et l'originalité de notre étude lui confèrent un caractère inédit. À ma connaissance, aucun auteur n'a fait une étude aussi détaillée que la nôtre sur l'évolution de la structure des communautés larvaires d'Anoures dans les petits étangs temporaires des latitudes nordiques.

Heatwole (1982) a établi qu'une communauté larvaire d'Amphibiens est composée d'au moins 3 populations (espèces) d'Amphibiens. La structure d'une communauté larvaire donnée est fonction de facteurs tels que la phénologie de la reproduction, le nombre de pontes déposées dans l'étang, les taux de survie embryonnaire et larvaire et les paramètres du développement larvaire (période larvaire, taille corporelle et taux de croissance et de différenciation) de chacune de ses populations larvaires d'Amphibiens. Il a été signalé antérieurement que chacun de ces facteurs était très variable chez les Anoures (cf. Section 5.5.2). La structure d'une communauté larvaire d'Anoures peut ainsi présenter de grandes variations annuelles pour un étang donné (e.g. étang Clair) et intersites pour une région donnée (e.g. étangs Clair et de la Sablière). Cette variabilité de la structure des communautés larvaires

d'Anoures serait particulièrement importante dans les petits étangs temporaires des latitudes nordiques (e.g. étang Clair). Dans ce type de milieu, les communautés larvaires d'Amphibiens sont généralement composées d'un nombre limité de populations (espèces). Ainsi toute variation de la structure de l'une de ces populations peut entraîner des variations importantes de la structure de sa communauté.

Le printemps 1981 fut très hâtif, permettant à H. crucifer et à R. sylvatica de frayer plus tôt (10 et 20 jours respectivement) que d'habitude. La discussion qui suit tentera de déterminer quelle serait normalement la structure des communautés larvaires d'Anoures étudiées. Elle analysera ainsi les effets des variations phénologiques de la période de fraie d'Hyla (10 jrs) et de Rana (20 jrs) sur la structure des communautés larvaires d'Anoures. Cette discussion suppose que le nombre de pontes déposées dans l'étang, que la durée de la période embryonnaire, que les taux de survie embryonnaire et larvaire et que les paramètres du développement larvaire (période larvaire, taille corporelle et taux de croissance et de différenciation) sont constants (i.e. identiques à ceux relevés en 1981) chez les populations larvaires d'Anoures. En 1981, la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière était composée des têtards de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica. Par contre, la communauté larvaire d'Anoures à l'étang Clair ne contenait pratiquement qu'une seule espèce (population) d'Anoures, soit H. crucifer. Cette communauté a ainsi perdu très tôt ses têtards de B. americanus et de R. sylvatica, et contenait peu de têtards de R. clamitans. Par conséquent, seule la communauté larvaire d'Anoures

de l'étang de la Sablière sera prise en considération dans la discussion qui suit.

5.5.4.1 Communauté observée en 1981

En mai, l'effectif de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière s'est accru et a atteint à la fin de ce mois un maximum de 57790 individus (tableau 5,16). L'accroissement de l'effectif, d'une part, et la migration des têtards, d'autre part, ont concouru à augmenter l'homogénéité de la distribution spatiale des têtards de cette communauté. Au début, la taille corporelle des individus de la communauté larvaire était inférieure à 0,55 ml et R. sylvatica dominait la communauté (fig. 5,41). La taille des têtards de Rana variait entre 0,05 et 0,55 ml, alors que celle-ci était inférieure à 0,05 ml chez H. crucifer. Il est ainsi apparu, le 19 mai, une brèche dans la distribution des tailles corporelles de la communauté (fig. 5,42). Au début, en raison de la faible biomasse de la population d'H. crucifer, la biomasse de la communauté était identique ou voisine de celle de la population de Rana (fig. 5,43 et tableau 5,16). La faible biomasse ($\leq 0,01 \text{ g/m}^2$) de la population d'Hyla résultait d'une petite taille corporelle ($\bar{X} = 0,02 \text{ ml}$) et d'un effectif peu élevé (225 à 757 individus). Compte tenu du mode de reproduction d'H. crucifer, le nombre absolu de têtards d'Hyla passait de 225 à 5331 individus de la mi-mai à la mi-juin. Au cours de cette période, l'effectif chez Rana chutait de 14182 à 4680 individus. Les fréquences de Rana comparées à celles d'Hyla ont passé d'un rapport de 49:1 à un rapport de 13:1 du 13 au 19 mai respectivement.

TABLEAU 5,16

Effectifs, bio-volumes et biomasses des populations larvaires de Bufo americanus, d'Hyla crucifer et de Rana sylvatica et de la communauté larvaire d'Anoures entre le 5 mai et le 15 juin 1981 à l'étang de la Sablière.

DATE	Effectif				Bio-volume (ml) (moyenne)				Biomasse (g/m ²)			
	<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>	Comm.	<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>	Comm.	<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>	Comm.
5/05	14526			14526	0,05-0,15 (0,09)			0,05-0,15	0,90			0,90
13	14182	225		14407	0,05-0,25 (0,12)	0,00-0,05 (0,02)		0,00-0,25	0,90	0,002		0,902
19	10616	757		11373	0,10-0,55 (0,22)	0,00-0,05 (0,02)		0,00-0,05 0,10-0,55	1,60	0,01		1,61
26	7012	3966	46812	57790	0,20-1,10 (0,58)	0,00-0,05 (0,02)	0,00-0,05 (0,02)	0,00-0,05 0,20-1,10	3,70	0,07	0,90	4,67
6/05	5138	4756	11935	21829	0,60-1,60 (1,04)	0,00-0,25 (0,08)	0,05-0,10 (0,07)	0,00-0,25 0,60-1,60	4,90	0,30	0,80	6,00
15	4680	5331	5615	15626	0,60-1,70 (1,15)	0,05-0,40 (0,18)	0,10-0,30 (0,20)	0,05-0,40 0,60-1,70	3,70	0,70	0,80	5,20

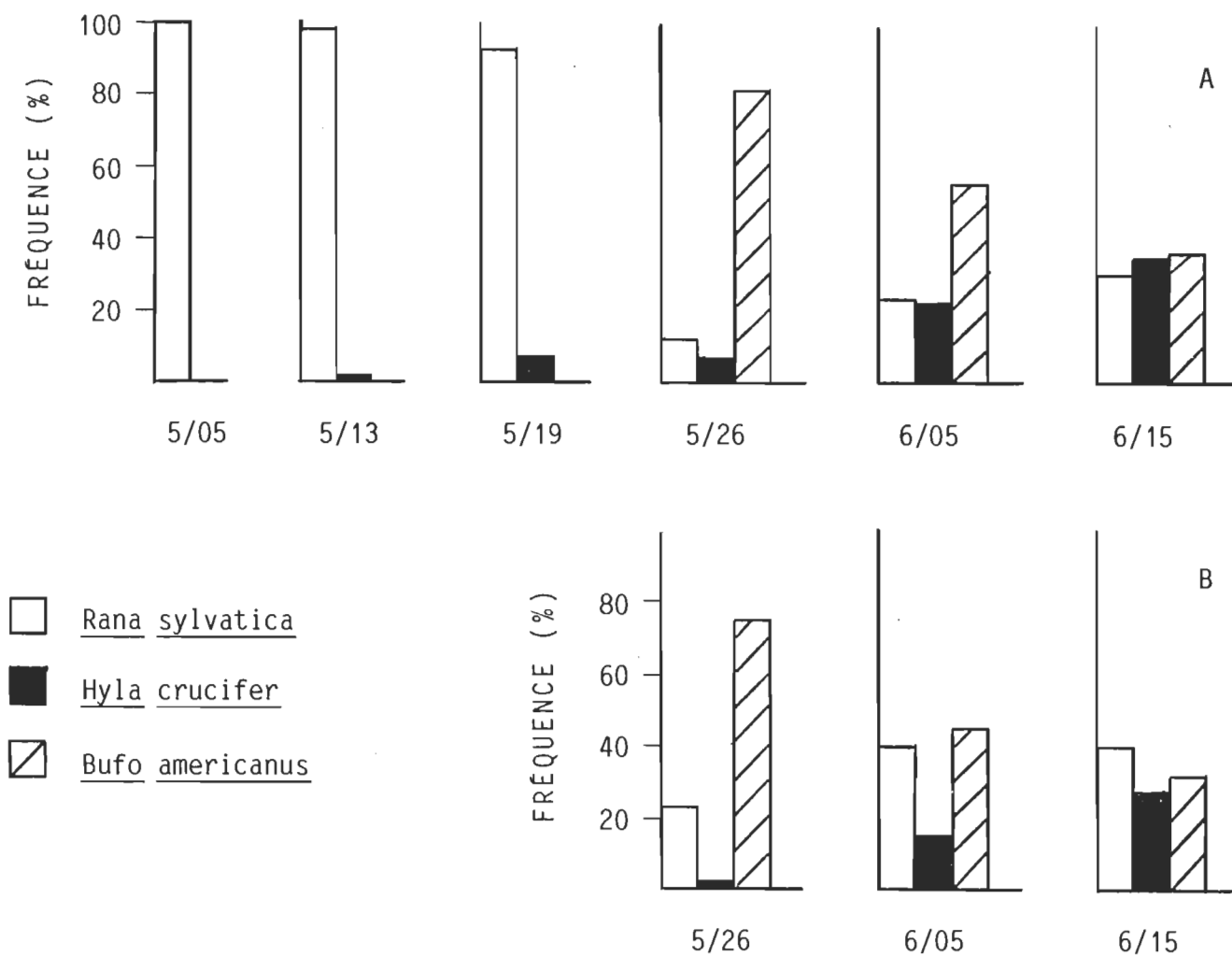


Figure 5,41. Évolution comparative de la structure de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière A) structure observée en 1981 et B) structure hypothétique advenant un décalage phénologique.

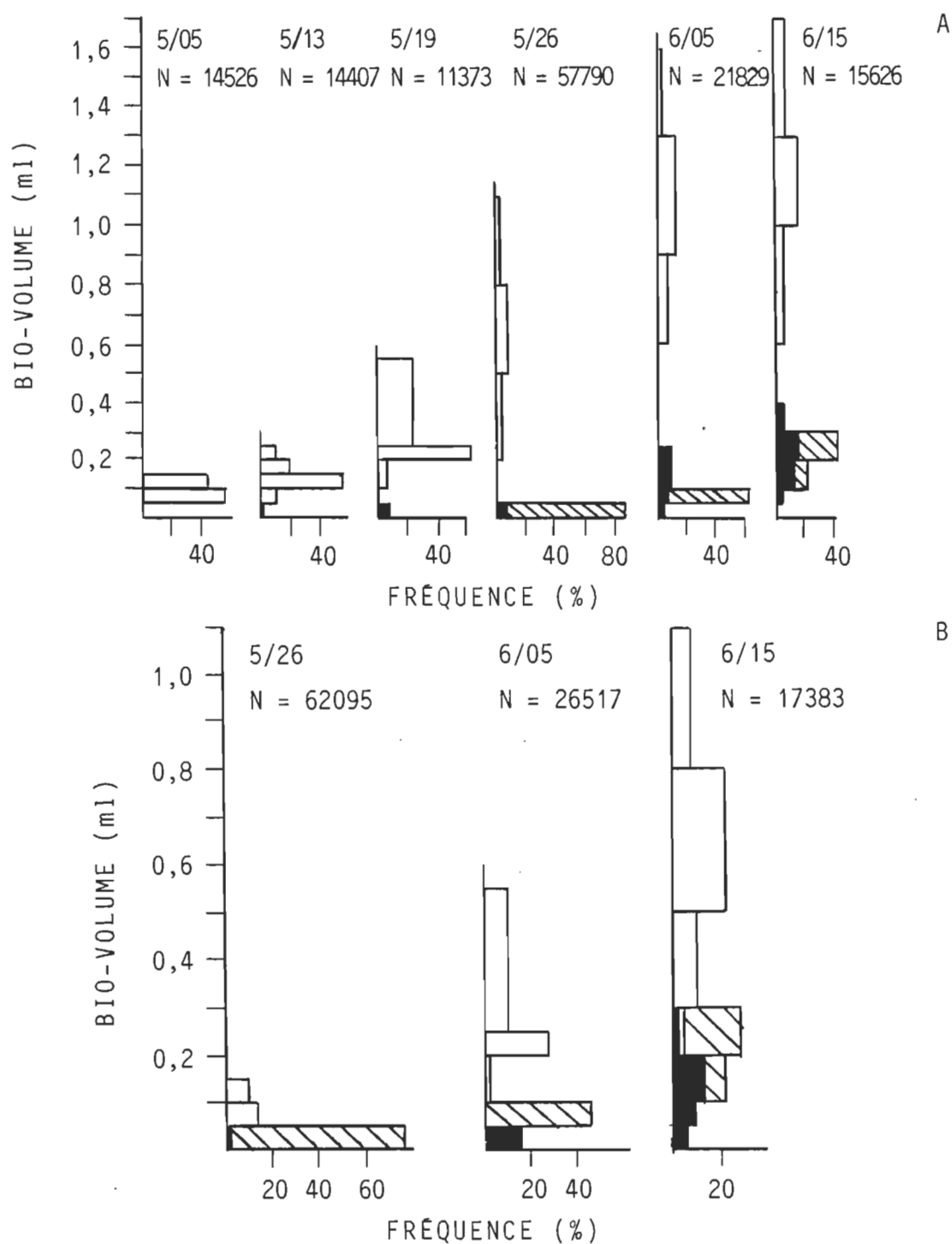


Figure 5.42. Histogrammes de fréquences des bio-volumes larvaires de la communauté d'Anoures de l'étang de la Sablière entre le 5 mai et le 15 juin 1981 (A) et entre le 26 mai et le 15 juin advenant un décalage phénologique de la période de fraie d' *Hyla crucifer* et de *Rana sylvatica* (B). □ : *Rana sylvatica*; ■ : *Hyla crucifer*; ▨ : *Bufo americanus*.

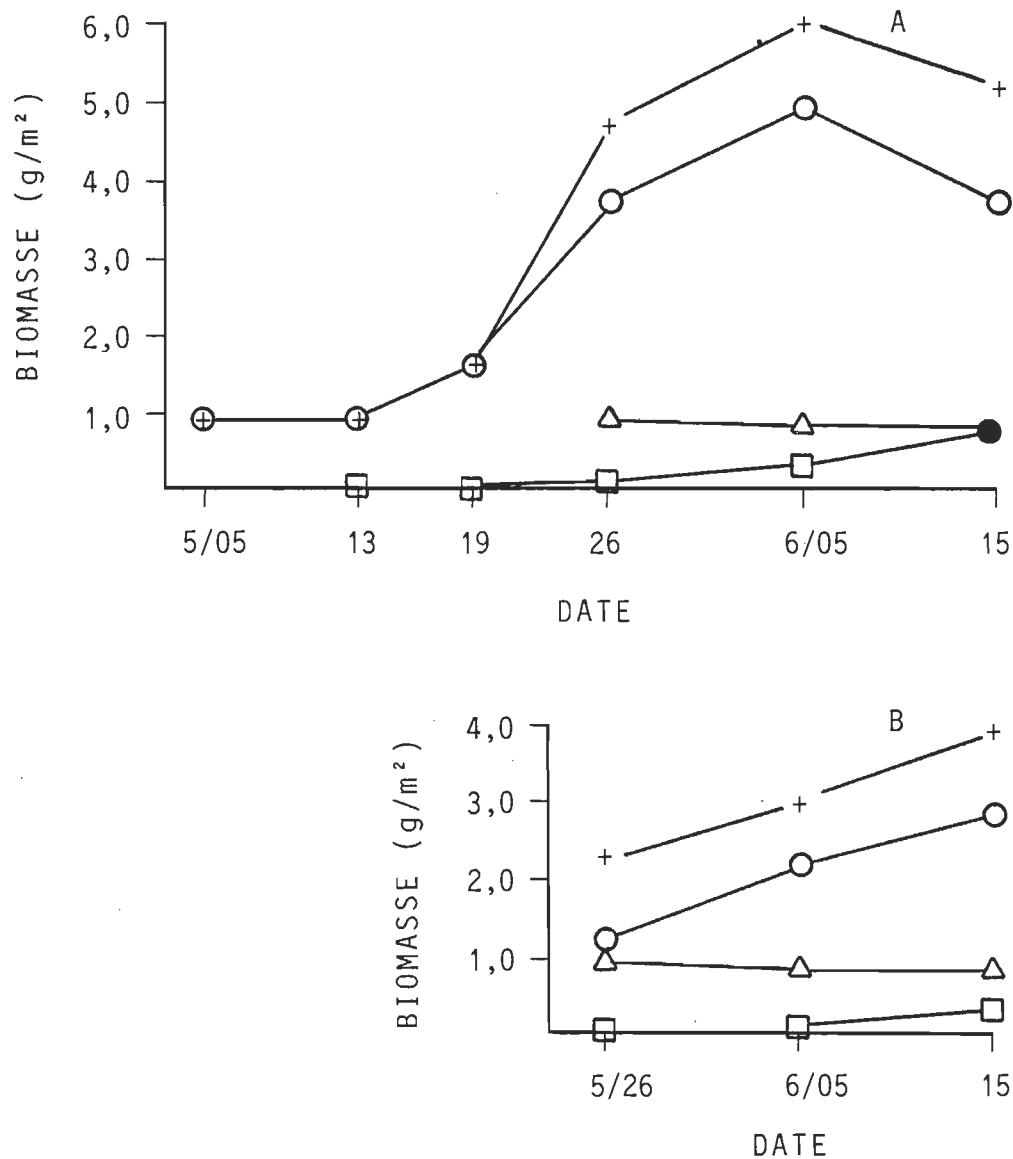


Figure 5,43. Évolution comparative de la biomasse de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière A) biomasse observée en 1981 et B) biomasse hypothétique advenant un décalage phénologique. + : Communauté; O : *Rana sylvatica*; Δ : *Bufo americanus*; □ : *Hyla crucifer*.

Les têtards de B. americanus sont apparus dans la communauté à la fin de mai; à partir de ce moment, Bufo dominait (fig. 5,41 et tableau 5,16). Le nombre absolu de têtards de Bufo présentait, à la fin de mai, un maximum de 46182 individus, alors qu'il n'était plus que de 5615 individus à la mi-juin. Compte tenu des variations temporelles de l'effectif des populations larvaires d'Anoures, Bufo, Rana et Hyla présentaient des rapports de fréquences qui ont passé de 12:2:1 à 1:1:1 respectivement de la fin de mai à la mi-juin. Malgré la dominance marquée en effectif de la population de Bufo dans la communauté, Rana, Bufo et Hyla présentaient, à la fin de mai, des rapports de biomasses d'environ 53:13:1. La taille corporelle moyenne de Rana (0,58 ml) était ainsi 29 fois plus grande que celles (0,02 ml) de Bufo et d'Hyla. Nous étions alors en présence d'une communauté larvaire dans laquelle 88% des individus avaient une taille inférieure à 0,05 ml et la taille des têtards de Rana fluctuait entre 0,20 et 1,10 ml. À partir de la fin de mai, en raison d'une croissance différentielle et d'une spécificité de taille, les tailles étaient distribuées en 2 modes bien distincts: le bio-volume moyen de Rana comparé à ceux de Bufo et d'Hyla passait d'un rapport de 29:1 à la fin de mai à un rapport de 6:1 à la mi-juin. Les têtards progressaient en taille, mais il subsistait toujours une brèche dans les classes de tailles intermédiaires et l'importance de cette brèche variait entre 0,15 et 0,35 ml. Ainsi, au cours du mois de juin, le bio-volume des têtards de Rana oscillait entre 0,60 et 1,70 ml, alors que ceux d'Hyla et de Bufo étaient inférieurs à 0,40 ml. La majorité des membres de la communauté présentaient ainsi au cours de ce laps de temps une taille inférieure à 0,40 ml.

En juin, les variations de la surface de l'étang, d'une part, et la chute de l'effectif de la communauté, d'autre part, concouraient à réduire l'homogénéité de la distribution spatiale des membres de la communauté. Au début du mois, la biomasse de la communauté et de la population de Rana atteignaient des maximums de 6,0 et de 4,9 g/m² respectivement. La biomasse de la population de Bufo se chiffrait alors à 0,8 g/m² et celle d'Hyla à 0,3 g/m². L'augmentation de la surface de l'étang enregistrée à la mi-juin a provoqué une dilution de la biomasse de la population de Rana et ce paramètre régressait de 1,2 g/m², alors que la biomasse de la communauté chutait de 0,8 g/m². Ce phénomène de dilution n'était toutefois pas perceptible chez Hyla et Bufo. Ainsi, du début de juin à la mi-juin, la biomasse de la population de Bufo se stabilisait à 0,8 g/m², alors que celle d'Hyla passait de 0,3 à 0,7 g/m². Pendant ce laps de temps, les têtards progressaient en tailles et la fréquence des espèces s'équilibrait. Les rapports de biomasses entre Rana, Bufo et Hyla passaient ainsi de 16:3:1 à 5:1:1 respectivement du 5 au 15 juin. Par conséquent, l'augmentation de la taille corporelle moyenne chez les populations de Bufo et d'Hyla, et de l'effectif chez Hyla ont rehaussé l'importance relative de ces populations en terme de biomasse.

Une des observations intéressantes de notre étude est la brèche (0,15 à 0,35 ml) qui est apparue, à la fin mai, dans la distribution des tailles corporelles de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière. Malgré la croissance des têtards, cette brèche a persisté jusqu'à la fin de l'étude. Les prédateurs avaient alors à leur disposi-

tion des proies de petites (Bufo et Hyla) et de grosses (Rana) tailles et aucune proie de tailles intermédiaires n'était disponible. Cette distribution bimodale des tailles pourrait avoir un impact sur la dynamique des populations de prédateurs sélectifs, tels que les larves de Dytiques, et éventuellement vice versa.

5.5.4.2 Communauté théorique advenant un décalage phénologique

Le décalage phénologique de la période de fraie des populations d'H. crucifer (10 jrs) et de R. sylvatica (20 jrs) modifierait le patron de développement larvaire observé en 1981 chez la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière. Les têtards d'Hyla et de Rana coloniseraient simultanément, à la mi-mai, cet étang et R. sylvatica serait l'espèce dominante. L'éclosion massive des oeufs de B. americanus surviendrait à la fin de mai; à ce moment, Bufo dominerait la communauté (fig. 5,41). À la fin de mai, l'effectif maximal de la communauté (62095 ind.) serait supérieur à celui relevé en 1981 (57790 ind.), les populations de Bufo et de Rana présentant alors des effectifs maximaux (tableau 5,17). Ces deux populations seraient codominantes au début de juin. Comme en 1981, l'importance relative des populations s'équilibrerait à la mi-juin. Par la suite, la chute de l'effectif chez les populations de Bufo et de Rana, d'une part, et l'ajout de têtards d'Hyla nouvellement éclos (fin de mai - fin de juin), d'autre part, auraient concouru à rehausser l'importance relative de la population d'Hyla.

TABLEAU 5,17

Effectifs, bio-volumes et biomasses des populations larvaires de Bufo americanus, d'Hyla crucifer et de Rana sylvatica et de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière entre le 26 mai et le 15 juillet advenant un décalage phénologique de la période de fraie d'Hyla crucifer et de Rana sylvatica. ND: Non disponible.

DATE	Effectif				Bio-volume (ml) (moyenne)				Biomasse (g/m ²)			
	<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>	Comm.	<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>	Comm.	<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>	Comm.
5/26	14526	757	46812	62095	0,05-0,15 (0,09)	0,00-0,05 (0,02)	0,00-0,05 (0,02)	0,00-0,15	1,20	0,02	0,90	2,12
6/05	10616	3966	11935	26517	0,10-0,55 (0,22)	0,00-0,05 (0,02)	0,05-0,10 (0,07)	0,00-0,55	2,12	0,07	0,80	3,00
15	7012	4756	5615	17383	0,20-1,10 (0,58)	0,00-0,25 (0,08)	0,10-0,30 (0,20)	0,00-1,10	2,80	0,30	0,80	3,90
25	5138	5331	ND	>10469	0,60-1,60 (1,04)	0,05-0,40 (0,18)	0,10-0,35 (0,21)	0,05-0,40 0,60-1,60	2,82	0,51	ND	>3,34
7/05	4680	ND	ND	>4680	0,60-1,70 (1,15)	0,35-0,50 (0,38)	0,10-0,35 (0,15)	0,10-0,50 0,60-1,70	4,90	ND	ND	>4,90
15	ND	ND	----	ND	0,45-0,75 (0,58)	0,25-0,35 (0,29)	-----	0,25-0,35 0,45-0,75	ND	ND	----	ND

Ainsi, à partir de la fin de juin, Hyla tendrait à dominer la communauté.

Au début, le bio-volume des têtards de Rana varierait entre 0,05 et 0,55 ml, alors que celui-ci serait inférieur à 0,10 ml chez Bufo et Hyla (tableau 5,17). L'importance relative des classes de tailles supérieures dans la communauté augmenterait, à partir de la mi-juin, en raison d'une importante chute de l'effectif chez Bufo (fig. 5,42 et tableau 5,17). À ce moment, le bio-volume moyen chez Rana serait de 0,58 ml comparativement à 0,20 ml chez Bufo et à 0,08 ml chez Hyla. Comme en 1981, les tailles de la communauté seraient distribuées en 2 modes bien distincts: les populations de Rana, d'Hyla et de Bufo présenteraient ainsi des rapports de bio-volumes moyens qui vont de 5:1:1 à la fin de juin à 8:2:1 au début de juillet. À la mi-juillet, malgré la disparition (émergence et mortalité) des têtards de Bufo au sein de la communauté et la perte métamorphique de la taille corporelle chez Hyla et Rana, les tailles corporelles de la communauté seraient toujours distribuées en 2 modes bien distincts. Le bio-volume moyen de Rana comparé à celui d'Hyla présenterait ainsi un rapport de 2:1. De la fin de juin à la mi-juillet, l'importance de la brèche (0,10 à 0,20 ml) dans la distribution des tailles corporelles de la communauté serait inférieure à celle observée en 1981 (0,15 à 0,35 ml).

Contrairement à 1981, la courbe de l'évolution de la biomasse de la communauté serait initialement distincte de celle de la population de Rana (fig. 5,43). À partir du début de juillet, ces deux courbes auraient toutefois tendances à se confondre. La biomasse de la commu-

nauté et des populations d'Hyla et de Rana serait croissante passant de la fin de mai au début de juillet de 2,12 à 4,90 g/m² chez la communauté, de 0,02 à 0,51 g/m² chez Hyla et de 1,20 à 4,90 g/m² chez Rana (tableau 5,17). Quant à la population larvaire de Bufo, la biomasse de cette population tendrait à se stabiliser à 0,80 g/m². En présence du décalage phénologique, l'écart entre les valeurs minimale (2,12 g/m²) et maximale (4,90 g/m²) de biomasses de la communauté serait inférieur à celui observé en 1981 (min.: 0,90 g/m²; max.: 6,00 g/m²). Les effets du décalage phénologique sur l'évolution de la biomasse de la communauté résulteraient des variations temporelles de la structure (composition spécifique) de la communauté, d'une part, et des variations temporelles de la surface de l'étang (biomasse spécifique des populations), d'autre part.

Chapitre VI

Courbe et modèle de survie des populations

Le suivi de la viabilité embryonnaire et du nombre absolu de têtards réalisé pour chacune des espèces à l'étude permet de tracer spécifiquement la courbe de survie des oeufs et des larves d'Anoures recensés aux étangs Clair et de la Sablière. Pour une espèce donnée, la courbe de survie révélera l'espérance moyenne de vie, la phase critique du cycle de vie embryonnaire et larvaire, et le type de courbe de survie. Dans la présente étude, les courbes de survie couvrent la période incluse entre la fécondation des oeufs et le début de l'émergence des individus métamorphosés. Compte tenu qu'il a été impossible d'isoler les étangs au moyen d'une enceinte, le nombre total d'individus métamorphosés issus des étangs étudiés ne peut être déterminé. Finalement, les courbes de survie permettront de suggérer des modèles de survie. Il est opportun de diviser la période embryonnaire en 2 étapes: la période embryonnaire proprement dite (stades 1-19 de Gosner, 1960), soit de la fécondation des oeufs jusqu'au début de l'éclosion et la période de l'éclosion (stades 20-25 de Gosner) au cours de laquelle les embryons issus des oeufs acquièrent les caractéristiques larvaires (alimentation et locomotion). Quant à la période de développement larvaire, elle est divisée en 4 étapes: le bourgeonnement du membre postérieur (stades I-V de Taylor & Kollros, 1946), le développement du pied postérieur (stades VI-X), les stades prémétamorphiques (XI-XVII) et les stades métamorphiques (XVIII-XXV).

6.1 Résultats

Bufo americanus - La courbe de survie des oeufs et des larves de B. americanus à l'étang de la Sablière en 1981 est du type III (fig. 6,1A). Cette courbe de survie laisse supposer que le modèle de survie de Bufo à l'étang de la Sablière est le suivant:

- 1- La période embryonnaire est l'étape du cycle de vie de Bufo qui présente le plus grand taux de survie. Ainsi, à l'éclosion, la survie embryonnaire moyenne a été estimée à environ 96%. La période embryonnaire serait en moyenne d'une dizaine de jours.
- 2- La période de l'éclosion, le bourgeonnement du membre postérieur et le développement du pied postérieur constituent les phases critiques du cycle de vie embryonnaires et larvaire de Bufo. Ainsi, au cours de ces phases, la survie globale des oeufs et des larves passe de 96% à environ 10%. Compte tenu de l'étalement des données du stade de développement et de l'allure de la courbe de survie, il m'est impossible d'identifier (sur la courbe) et d'analyser spécifiquement chacune de ces 3 étapes de développement. Ces dernières représentent environ la moitié du temps cumulé (≈ 48 jrs) entre la fraie et l'atteinte du climax métamorphique. Elles justifient une perte quotidienne d'environ 3% de la population initiale (oeufs). Par conséquent, la mortalité est importante dans les 20 jours qui ont suivi l'éclosion et environ 10% des larves issues des pontes complètent avec succès l'étape du développement du

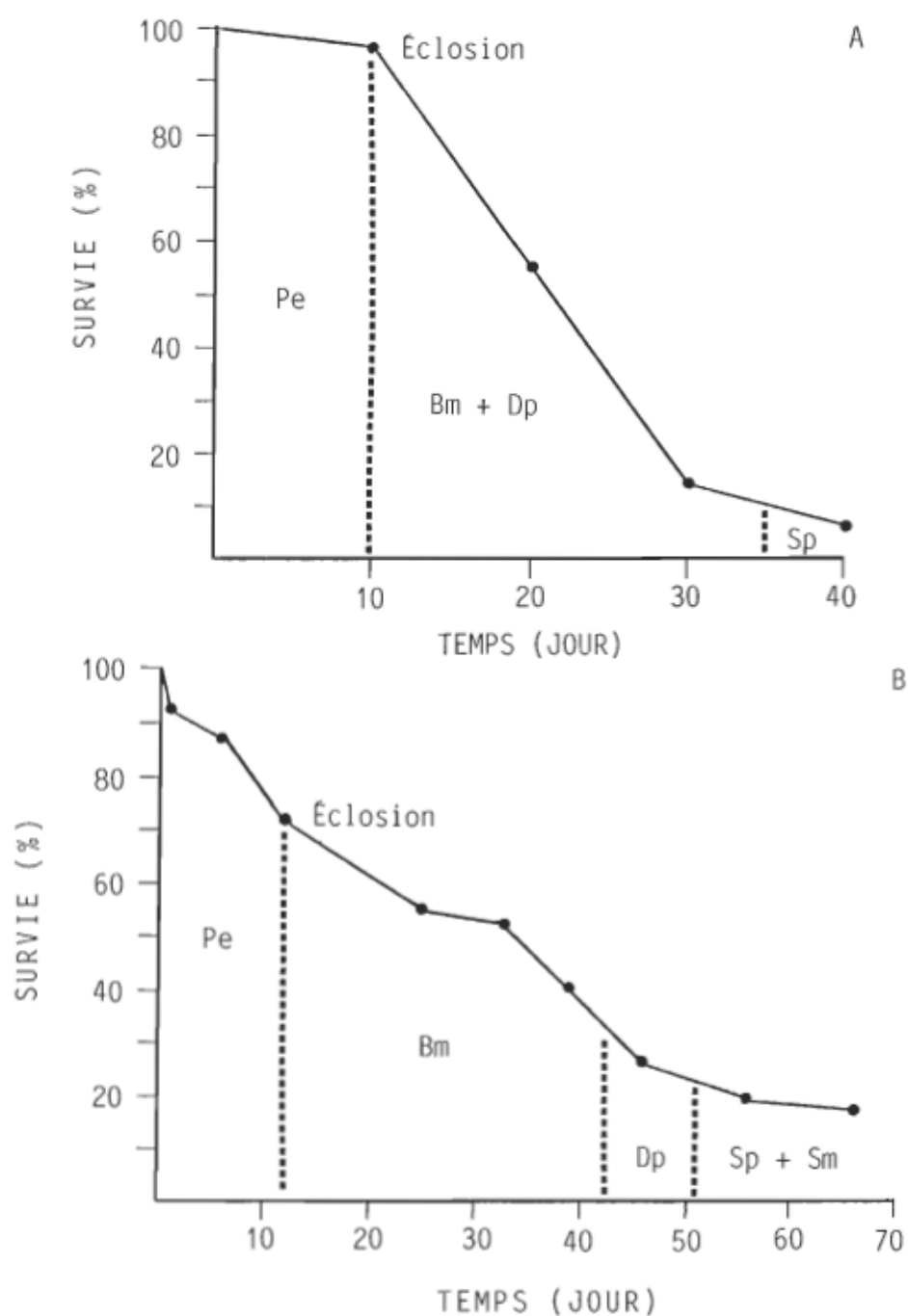


Figure 6,1. Courbes de survie des oeufs et des larves de *Bufo americanus* (A) et de *Rana sylvatica* (B) à l'étang de la Sablière en 1981. Pe : période embryonnaire (stades 1-25 de Gosner (1960)); Bm : bourgeonnement du membre postérieur (stades I-V de Taylor & Kollros (1946)); Dp : développement du pied postérieur (stades VI-X); Sp : stades pré-métamorphiques (XI-XVII); Sm : stades métamorphiques (XVIII-XXV).

pied postérieur. La durée moyenne de vie prémétamorphique (oeufs et larves) serait d'approximativement 20 jours et l'espérance moyenne de vie larvaire d'environ 10 jours.

- 3- À l'approche du climax métamorphique (stades prémétamorphiques), la survie globale des oeufs et des larves a été estimée à 6,7%. La perte de la population initiale enregistrée entre l'étape précédente du développement et l'atteinte des stades métamorphiques est d'approximativement 3% ($< 1\%/jr$). Au terme de la présente étude, la survie larvaire de Bufo était d'environ 7%.

La survie des oeufs de B. americanus à l'étang Clair en 1981 était identique à celle observée à l'étang de la Sablière, soit d'environ 96%. Toutefois, la communauté larvaire d'Amphibiens de l'étang Clair a perdu très tôt ses têtards de Bufo. Il est ainsi impossible de tracer la courbe de survie et de suggérer un modèle de survie pour les oeufs et les larves de Bufo à l'étang Clair.

Hyla crucifer - Il a été établi antérieurement que les oeufs d'H. crucifer sont dispersés dans le temps et dans l'espace. La survie des oeufs et le nombre initial de têtards d'Hyla au sein des étangs étudiés sont ainsi inconnus. En raison de l'étalement de la période de fraie, il y a ajout de têtards nouvellement éclos pendant un certain laps de temps. Cet ajout de nouvelle éclosion masque ainsi l'action des mécanismes régulateurs des populations larvaires d'Anoures. Compte tenu de ces considérations, il m'est impossible de décrire la courbe et le

modèle de survie des oeufs et des larves d'H. crucifer.

Rana sylvatica - La survie des oeufs et des larves de R. sylvatica à l'étang de la Sablière en 1981 est résumée à la figure 6,1B. Comme chez B. americanus, les oeufs et les larves de R. sylvatica présentent une courbe de survie de type III. Le taux de survie, du stade embryonnaire aux stades métamorphiques, chez Rana est toutefois supérieur à celui de Bufo. Ainsi, peu de temps avant l'émergence des premiers individus métamorphosés, ce paramètre a été estimé à 17,7% chez Rana, comparativement à 6,7% chez Bufo. L'espérance moyenne de vie prémétamorphique (oeufs et larves) chez Rana serait d'approximativement 35 jours et la durée moyenne de vie larvaire d'environ 30 jours. Ces valeurs sont supérieures à celles observées chez Bufo, soient de 20 jours et de 10 jours respectivement. Toutefois, le taux de survie embryonnaire de Rana (72%) est inférieur à celui de Bufo (96%), alors que la survie larvaire de Rana (25%) est supérieure à celle de Bufo (7%).

Les résultats obtenus m'amènent à suggérer que le modèle de survie des oeufs et des larves de R. sylvatica à l'étang de la Sablière en 1981 est le suivant:

- 1- La période embryonnaire constitue l'une des phases critiques du cycle de vie embryonnaire et larvaire de Rana. À l'éclosion, la survie embryonnaire moyenne a été estimée à environ 72%. Cette période (\approx 12 jrs) représente approximativement le sixième du temps écoulé entre la fraie et

l'atteinte du climax métamorphique, et justifie une perte quotidienne d'environ 2% de la population initiale.

- 2- La période de l'éclosion et le bourgeonnement du membre postérieur sont les 2 autres phases critiques de ce cycle de vie. Ainsi, au cours de ces étapes du développement, la survie globale des oeufs et des larves chute à environ 35%, soit une perte de la population initiale d'environ 1% par jour. La durée de ces étapes est d'une trentaine de jours, soit approximativement la moitié du temps cumulé tout au cours des périodes embryonnaire et larvaire. À la fin de cette étape, la survie larvaire serait d'environ 49%.
- 3- Lors du développement du pied postérieur, la survie totale des oeufs et des larves passe de 35 à 23%. Ainsi, les larves, atteignant cette étape du développement, augmentent considérablement leur probabilité de survie. Le développement du pied postérieur s'effectue en une dizaine de jours et justifie une perte quotidienne d'environ 1% de la population initiale. Il appert qu'environ 32% des larves issues des pontes complètent avec succès cette étape de la période larvaire.
- 4- À l'approche du climax métamorphique (stades prémétamorphiques et métamorphiques), la survie globale des oeufs et des larves a été estimée à 17,7%. Le laps de temps écoulé entre l'apparition du pied postérieur et l'atteinte des stades métamorphiques est d'une quinzaine de jours. Cette

étape du développement présente un faible taux quotidien de diminution de la population initiale, soit inférieur à 0,4%/jr. Au terme de la présente étude, la survie larvaire de Rana était d'environ 25%.

À l'étang Clair en 1981, la survie embryonnaire de R. sylvatica a été nulle. Il est ainsi impossible de tracer la courbe de survie et de suggérer un modèle survie pour les oeufs et les larves de Rana à l'étang Clair.

6.2 Discussion

Les faibles taux de survie prémétamorphique et larvaire observés chez B. americanus et R. sylvatica en Basse Mauricie résultant en des courbes de survie de type III seraient caractéristiques chez les Anoures (Herreid & Kinney 1966, Calef 1973, Licht 1974, Cecil & Just 1979, Yorke 1983). Ainsi, plusieurs auteurs ont rapporté de faibles taux de survie prémétamorphique et larvaire pour diverses espèces d'Anoures (tableau 6,1). Chez les Anoures, la mortalité survient habituellement très tôt au cours de la vie larvaire (Turner 1962, Herreid & Kinney 1966, 1967, Calef 1973, Licht 1974, Walters 1975, Yorke 1983). En Amérique du Nord, seulement 5 études (Turner 1960, Merrell 1968, Licht 1974, Doty 1978, Seigel 1983) ont contrôlé la survie naturelle des larves d'Anoures dans les étangs temporaires, alors qu'en littérature, on retrouve très peu de modèles détaillés de la survie naturelle des

TABLEAU 6,1

Tableau synoptique de la survie globale (%SG) des oeufs et des larves et de la survie larvaire (%SL) des Anoures d'après un relevé de littérature.

Espèces d'Anoures	%SG (X)	%SL (X)	Lieu d'observation	Référence
<u>Bufo americanus</u>	3,9 6,7	5,3 7,0	Michigan Québec	Brockelman 1968 Présente étude
<u>Rana aurora</u>	5,0 <1,0 ¹ 4,8 ²	<1,0 ¹ 5,3 ²	Colombie Britanique Colombie Britannique	Calef 1973 Licht 1974
<u>R. catesbeiana</u>		11,8 - 17,6	Kentucky	Cecil & Just 1979
<u>R. pipiens</u>	(5,8)* 1,0 - 6,0 (2,7)*		Minnesota Wisconsin	Merrell 1968 Hine et al. 1981
<u>R. pretiosa</u>	<1,0 ¹ 5,2 ²	<1,0 ¹ 7,3 ²	Colombie Britannique	Licht 1974
<u>R. p. pretiosa</u>	0,0 - 8,5 (4,4)		Wyoming	Turner 1960-62
<u>R. sylvatica</u>	(3,7) 0,2 - 8,1 (2,6)* 63,5 17,7	65,7 25,0	Alaska Rhode Island New Jersey Québec	Herreid & Kinney 1966 Doty 1978 Seigel 1983 Présente étude
<u>Polypedates leucomystax</u>	2,0	2,8 - 3,4 (3,0)	Malaysia	Yorke 1983

*Moyenne des données de l'auteur.

¹En étangs.

²En rivières.

oeufs et des larves d'Anoures. Peu d'études identifient ainsi d'une façon précise la phase critique du cycle de vie embryonnaire et larvaire des Anoures et le taux de mortalité associé à chacune des étapes de ce cycle de vie. La présente étude suggère que la période de l'éclosion, le bourgeonnement du membre postérieur et le développement du pied postérieur sont les phases critiques du cycle de vie embryonnaire et larvaire de B. americanus. Dans le cas de R. sylvatica, ces phases sont les périodes embryonnaires et de l'éclosion, et le bourgeonnement du membre postérieur. Nos résultats supportent ainsi les assertions que, chez les Anoures, la mortalité prémétamorphique est très importante peu de temps après l'éclosion.

À ma connaissance, seul Herreid & Kinney (1966) ont réussi à déterminer l'espérance moyenne de vie prémétamorphique (oeufs et larves) d'une espèce d'Anoures nord-américaines. Herreid & Kinney ont constaté qu'elle serait d'une vingtaine de jours chez R. sylvatica au sein de petits étangs en Alaska. Les espérances moyennes de vie prémétamorphique de B. americanus (20 jrs) et de R. sylvatica (35 jrs) dans la Basse Mauricie sont ainsi comparables (Bufo) et légèrement supérieures (Rana) à celle rapportée par Herreid & Kinney (1966).

Une révision de la littérature révèle que la survie globale des oeufs et des larves d'Anoures varie entre 0,0 et 63,5% (tableau 6,1). À l'étang de la Sablière en 1981, les valeurs de 6,7% et de 17,7% ont été obtenues pour B. americanus et pour R. sylvatica respectivement. Pour ce qui est de la survie larvaire des Anoures rapportée en

littérature, elle se chiffre entre 1,0 et 65,7%. Dans la présente étude, ce paramètre a été estimé à 7,0% chez Bufo et à 25,0% chez Rana. Les taux de survie observés par Seigel (1983) chez R. sylvatica sont supérieurs à ceux rapportés par d'autres auteurs. Ainsi, on constate au tableau 6,1 que le taux de survie des Anoures est généralement inférieur à 10%. Seigel suggère que les grands taux de survie observés chez Rana résulteraient d'une courte période de développement larvaire combinée à l'absence quasi totale de prédateurs vertébrés dans l'étang étudié.

Selon Licht (1974), le taux de mortalité prémétamorphique chez Rana aurora et R. pretiosa augmente rapidement après l'éclosion, mais par la suite, il diminue graduellement. Toutefois il n'identifie pas d'une façon précise l'étape critique du cycle de vie de ces Anoures.

Calef (1973) note que la survie naturelle des larves de Rana aurora, dans le lac Marion, C.B., aurait 2 phases: une chute rapide de la survie larvaire au cours du premier mois de développement suivie d'un déclin moins rapide jusqu'à ce qu'approximativement 5% de la population survive à la métamorphose. Dans les 4 semaines qui ont suivi l'éclosion, la perte de la population larvaire était d'environ 75%, comparativement à 20% au cours de la 2e phase de survie. À l'étang de la Sablière, les pertes des populations larvaires de B. americanus et de R. sylvatica enregistrées durant les quatre premières semaines de vie larvaire étaient de 88% et de 34% respectivement. Ainsi la chute d'effectif (%) relevée, au cours de cette période, par Calef chez R. aurora est comparable à celle de B. americanus, mais supérieure à celle de R. sylvatica.

tica. Les résultats de Calef me permettent d'estimer les pertes quotidiennes de cette population de R. aurora à 3% au cours de la 1ère phase de survie et à moins de 0,5% durant la 2e phase. Compte tenu qu'il n'a pas réalisé un suivi du développement larvaire, il m'est impossible d'identifier, outre l'éclosion, les phases critiques du cycle de vie de R. aurora. À l'étang de la Sablière, la période de l'éclosion est également une phase critique du cycle de vie de B. americanus et de R. sylvatica.

Herreid & Kinney (1966, 1967) présentent un modèle détaillé de la survie naturelle des oeufs et des larves de R. sylvatica en Alaska. Ils notent une chute importante de la survie au cours du 1er mois de développement suivie d'une diminution du taux de mortalité lors du bourgeonnement du membre postérieur. Dans la présente étude, la mortalité était également importante au cours du 1er mois de développement, alors que le bourgeonnement du membre postérieur était l'une des phases critiques du cycle de vie de B. americanus et de R. sylvatica. Ainsi la diminution du taux de mortalité était plus tardive que celle observée par Herreid & Kinney, soit à l'atteinte des stades prémétamorphiques chez Bufo et lors du développement du pied postérieur chez Rana.

Herreid & Kinney (1966, 1967) ont divisé le développement de Rana dans les étangs en 2 périodes: la période I ou embryonnaire (stades 1-25 de Gosner) et la période II ou larvaire (stades I-XXV de Taylor & Kollros). La période I représentait approximativement le tiers du temps écoulé entre la fraie et l'atteinte du climax métamorphique, et justi-

fiait la perte de 50% de la population initiale. Cette mortalité équivalait à une perte quotidienne de 2,5% de la population initiale, comparativement à 1,2% au cours de la période II. Selon la désignation utilisée dans la présente étude, les périodes embryonnaire et de l'éclosion seraient les phases critiques du cycle de vie embryonnaire et larvaire de R. sylvatica en Alaska. À l'étang de la Sablière, la période de l'éclosion, le bourgeonnement du membre postérieur et le développement du pied postérieur constituent les phases critiques du cycle de vie embryonnaire et larvaire de Bufo. Au cours de ces phases (\approx 24 jrs), une perte de 86% de la population initiale est enregistrée à un taux quotidien d'environ 3%. Dans le cas de Rana, les phases critiques du cycle de vie sont les périodes embryonnaire et de l'éclosion, et le bourgeonnement du membre postérieur. Ces phases durent une quarantaine de jours et justifient une perte de la population initiale d'approximativement 65%, soit une perte quotidienne supérieure à 1,5%. Ainsi, les chutes d'effectifs enregistrées chez Bufo et Rana à l'étang de la Sablière sont plus tardives et plus étalées dans le temps que celle relevées par Herreid & Kinney chez R. sylvatica en Alaska. Herreid & Kinney signalent que la survie embryonnaire moyenne de Rana était de 82,7% au stade de la gastrula (stades 8-11 de Gosner), alors qu'au climax métamorphique, la survie prémétamorphique moyenne a été estimée à 3,7%. À l'éclosion des oeufs, la survie embryonnaire de Bufo et de Rana à l'étang de la Sablière était de 96% et de 72% respectivement, alors qu'au terme de la présente étude, la survie prémétamorphique a été estimée à 6,7% chez Bufo et à 17,7% chez Rana. Les taux de survie relevés dans la présente étude sont ainsi généralement supérieurs à ceux de

R. sylvatica en Alaska (Herreid & Kinney 1966, 1967).

Bien que les modèles de survie des oeufs et des larves d'Anoures soient rares dans la littérature, les modèles suggérés pour B. americanus et R. sylvatica en Basse Mauricie sont comparables à ceux relevés dans la littérature. Les phases critiques du cycle de vie embryonnaire et larvaire de Bufo et de Rana, et les taux de mortalité associés à ces phases sont également comparables à ceux rapportés pour diverses espèces d'Anoures. Il a été établi que la survie des oeufs et des larves d'Amphibiens est hautement variable. De plus, aucune étude à long terme de la dynamique des populations (oeufs et larves) d'Amphibiens n'est actuellement disponible. Il serait ainsi aisé de suggérer qu'il ne peut exister de modèle réaliste de la survie naturelle des oeufs et des larves d'Anoures. Toutefois les résultats issus de diverses études de survie des oeufs et des larves d'Anoures présentent certaines analogies. La compilation de ces résultats me permet de suggérer un modèle de survie naturelle des oeufs et des larves d'Anoures.

En milieu naturel, le modèle de survie des oeufs et des larves d'Anoures serait le suivant :

- 1- La période embryonnaire est l'étape du cycle de vie qui présente les plus grandes variations du taux de survie. À l'éclosion, la survie embryonnaire peut ainsi varier de nulle à près de 100% (cf. tableau 4,14). Par conséquent, la période embryonnaire peut constituer, en certaines occasions, une phase critique du cycle de vie des Anoures.

Cette phase serait particulièrement critique chez les espèces présentant au moins une des caractéristiques suivantes: une reproduction printanière, une fraie en milieu temporaire ou une longue période embryonnaire.

2- La période de l'éclosion, le bourgeonnement du membre postérieur et le développement du pied postérieur sont les principales phases critiques du cycle de vie des Anoures. Les études disponibles révèlent qu'une importante mortalité survient habituellement très tôt dans la vie larvaire. Ainsi la perte de la population initiale (oeufs) enregistrée dans les 4 semaines suivant l'éclosion peut même atteindre 75 à 96%.

3- Comparativement aux étapes précédentes du cycle de vie, les stades prémétamorphiques et métamorphiques sont des étapes qui présentent habituellement de faible taux de mortalité. Ainsi les larves, atteignant ces étapes du cycle de vie, augmentent considérablement leur probabilité de survie.

La survie naturelle (prémétamorphique et larvaire) des Anoures est relativement variable. Ce paramètre peut ainsi varier spécifiquement (tableau 6,1), annuellement (Turner 1960, Doty 1978, Cecil & Just 1979, Hine et al. 1981) et d'un étang à l'autre (Licht 1974, Cecil & Just 1979, Seigel 1983, Smith 1983). La variabilité des taux de survie chez les Anoures est plus importante en étangs temporaires (0,0 à 65,7%) qu'en étangs permanents (1,0 à 17,6%). Par conséquent, les données recueillies au cours d'une étude ne peuvent donner une image juste de la

survie d'une année à l'autre, d'une espèce à l'autre et d'un étang à l'autre.

Les taux de survie prémétamorphique et larvaire des Anoures sont fonctions des effets relatifs de facteurs abiotiques (conditions climatiques, permanence de l'étang, conditions physico-chimiques, etc.), biotiques (compétition, prédation, taux de développement, etc.) et génétiques. Toute variation de l'importance de ces effets peut provoquer des fluctuations plus ou moins significatives des taux de survie. L'étendue de ces fluctuations et leur effet sur la structure (nombre, bio-volume et biomasse) des communautés larvaires d'Anoures sont pratiquement inconnus. Les communautés larvaires d'Anoures des étangs temporaires ne contenant qu'un nombre limité d'espèces, toute variation du taux de survie d'une espèce peut provoquer une modification plus ou moins importante de la structure de ces communautés.

Dans la présente étude, l'effet de la variabilité des taux de survie sur la structure des communautés larvaires d'Anoures en étangs temporaires est très apparent. Ainsi, les écarts observés entre la structure de ces communautés à l'étang Clair et à l'étang de la Sablière résultent principalement de la variation des taux de survie de B. americanus et de R. sylvatica. La communauté larvaire d'Anoures de l'étang de la Sablière était composée des têtards de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica, alors que celle de l'étang Clair ne contenait pratiquement qu'une seule espèce, soit H. crucifer. Ainsi la communauté larvaire d'Anoures de l'étang Clair a perdu très tôt ses têtards de Rana

et de Bufo. Il en a résulté des différences considérables entre la structure (nombre, bio-volume et biomasse) de ces deux communautés (cf. Section 5.4). Cet exemple représente un cas extrême de variations des taux de survie prémétamorphique et de leur effet sur la structure des communautés larvaires d'Anoures dans les étangs temporaires. Toutefois, les nombres spécifiques d'oeufs d'Anoures déposés par les adultes dans un étang donné et sur une période donnée sont plutôt de pauvres indices de la structure d'une communauté larvaire.

CONCLUSION

La phénologie globale de la reproduction observée dans la présente étude est une caractéristique particulière des étangs nordiques. Les gradients latitudinaux spécifiques de variation de la période de fraie provoquent une coïncidence phénologique accrue au niveau du développement embryonnaire et larvaire chez les espèces étudiées. Les espèces qui vont frayer dans un étang dépendent de la communauté amphibiennne adulte autour de l'étang. Dans les étangs temporaires des latitudes nordiques, on note le caractère stochastique de la présence et du nombre des reproducteurs.

Les pontes d'Amphibiens constituent un microhabitat où les organismes invertébrés peuvent obtenir une protection contre la prédation, un milieu tampon face aux conditions environnementales, une source alimentaire et un avantage thermique. L'association entre les larves de Trichoptères et les pontes d'Amphibiens ne relève pas essentiellement d'une relation trophique, mais d'une relation complexe impliquant des facteurs abiotiques et biotiques. Quant à la prédation des larves de Diptères Chironomidés, notamment Parachironomus sp., sur les oeufs d'Amphibiens, l'association entre les intervenants pourrait relever d'un phénomène d'inféodation. Dans les étangs temporaires, la prédation des larves d'Insectes sur les oeufs d'Amphibiens peut être considérée, en certaines occasions, comme un facteur initial de régulation des populations larvaires d'Amphibiens. Les 5 principaux facteurs limitatifs de la prédation des larves d'Insectes sur les pontes d'Amphibiens sont la morphologie du prédateur, l'épaisseur de la gangue ovulaire des

pontes, le nombre de prédateurs par ponte, la coïncidence phénologique entre les intervenants et la distribution spatiale des pontes. La répartition spatiale homogène des pontes de B. americanus et contagieuse de R. sylvatica sont classiques. Le regroupement des pontes d'A. maculatum à l'étang Clair était consécutif à la pauvreté du nombre de supports végétaux. L'agrégation des pontes de Rana et d'Ambystoma favorise la création d'un microhabitat susceptible d'être colonisé par des organismes prédateurs.

Les résultats obtenus concourent avec le relevé de littérature pour faire ressortir la grande variabilité de la survie embryonnaire. La survie moyenne des pontes d'Amphibiens à l'étang de la Sablière était beaucoup plus grande que celle relevée à l'étang Clair où a sévi une sévère pression de prédation exercée par les larves de Diptères Chironomides. Les pontes ont également subi l'action dommageable des larves de Trichoptères de plusieurs genres. Toutefois, ces derniers occasionnent un taux minime de mortalité.

Malgré la grande variabilité des paramètres (périodes embryonnaire et de fraie, viabilité et fertilité) du développement embryonnaire chez les Amphibiens, les valeurs obtenues pour les espèces étudiées en Basse Mauricie sont compatibles avec les données de littérature. Les nombres spécifiques d'oeufs d'Amphibiens déposés sur une période donnée par les adultes sont plutôt de pauvres indices de la structure initiale des communautés larvaires. C'est la sommation des facteurs qui agissent sur le développement embryonnaire qui détermine la structure initiale

des communautés larvaires d'Amphibiens. Par exemple, l'écart observé entre la composition spécifique de la communauté larvaire d'Amphibiens à l'étang Clair et celle de la Sablière résulterait principalement de la prédation sur les oeufs dans le premier étang.

La présente étude révèle qu'il existe une corrélation et une régression linéaire entre les variables liées (bio-volume moyen et stade moyen) et les variables indépendantes (date et degré-jour). Le stade de développement et le bio-volume des têtards d'Anoures peuvent être exprimés comme une fonction linéaire du temps et du nombre cumulé de degrés-jours atmosphériques (taux de croissance et de différenciation linéaires). Les taux naturels de croissance et de différenciation des populations larvaires d'Anoures sont spécifiques mais très variables. En étang temporaire, les facteurs environnementaux les plus importants et les plus susceptibles d'influencer le développement larvaire sont la densité (compétition), la qualité et la quantité de nourriture disponible et le régime des températures environnementales. Toutefois ces facteurs affectent différemment la croissance et la différenciation des têtards. La température gouverne principalement la différenciation, alors que la compétition et la disponibilité de nourriture risquent d'affecter la croissance. Chez les espèces d'Anoures adaptées aux petits étangs temporaires des latitudes nordiques, le modèle de croissance ou de métamorphose de Smith-Gill & Berven (1979; taux de différenciation) est plus réaliste que celui de Wilbur & Collins (1973; taux de croissance). D'après les résultats obtenus, les facteurs influençant le développement larvaire ne semblent pas avoir agi intensément. La tempé-

rature peut expliquer la variation des taux de croissance et de différenciation entre les deux populations d'Hyla. La compétition pourrait avoir influencé le développement larvaire, mais la comparaison de nos résultats (taux de croissance, taille à la métamorphose et durée de la période larvaire) avec les données de littérature ne permet pas de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse. À l'étang de la Sablière, les zones d'occupation des populations larvaires de B. americanus, d'H. crucifer et de R. sylvatica se chevauchaient en une seule occasion, alors que les têtards de Rana et d'Hyla cohabitaient dans une aire plus ou moins vaste tout au long de l'étude. Il serait ainsi plus probable que la compétition survienne entre les têtards d'Hyla et de Rana.

Les faibles taux de survie prémétamorphique et larvaire observés chez les populations d'Anoures en Basse Mauricie, résultant en des courbes de survie de type III, seraient caractéristiques chez les Anoures. Les taux naturels de survie prémétamorphique et larvaire des Anoures sont toutefois relativement variables. Les phases critiques du cycle de vie embryonnaire et larvaire de B. americanus et de R. sylvatica étaient les périodes embryonnaire et de l'éclosion, le bourgeonnement du membre postérieur et le développement du pied postérieur. Ces phases sont comparables à celles suggérées dans la littérature.

L'évolution de la structure des communautés larvaires d'Anoures est très dynamique et les résultats obtenus à un moment donné ne peuvent toujours donner une image juste de ce que sera la distribution spatiale et la structure de la communauté quelques jours plus tard. Une

des observations intéressantes de la présente étude est la brèche qui existe dans la distribution des tailles corporelles de la communauté larvaire d'Anoures à l'étang de la Sablière. Les tailles de cette communauté étaient ainsi distribuées en 2 modes bien distincts. Les prédateurs avaient à leur disposition des proies de petite taille (Bufo et Hyla) et de grosse taille (Rana) mais aucune proie de taille intermédiaire. Ceci pouvait avoir des répercussions sur la structure des populations de prédateurs et éventuellement vice versa car les prédateurs pouvaient sélectionner un type de proie en particulier.

Les facteurs de régulation des populations larvaires d'Amphibiens agissent stochastiquement, de concert ou de façon antagoniste, comme c'est le cas chez les oeufs. La régulation des populations larvaires d'Amphibiens en étang temporaire résulte de l'interaction de la compétition, de la prédation et de la stabilité de l'habitat larvaire. Ces trois facteurs de régulation sont caractéristiques des espèces d'Amphibiens qui colonisent les petits étangs temporaires des latitudes nordiques. Les communautés larvaires d'Amphibiens de ce type d'étang ne contenant qu'un nombre limité d'espèces (populations), tout mécanisme de régulation qui agira au niveau d'une population affectera la structure de la communauté. Compte tenu que c'est la sommation des interactions et des actions individuelles des facteurs de régulation des populations qui agit comme force organisationnelle des communautés larvaires d'Amphibiens, il ne se dégage pas un seul facteur prévisionnel majeur de régulation dans l'organisation des communautés. En étang temporaire, la régulation des communautés larvaires d'Amphibiens résulterait de l'ac-

tion de la compétition, de la prédation et de la stabilité de l'habitat larvaire, mais leur action est tout à fait stochastique de même que leur interaction. On s'approche donc dans le cas des têtards d'Amphibiens d'une communauté à équilibre nul où on peut passer d'une communauté à une seule espèce une année à une communauté composée de 3 à 4 espèces l'année suivante.

La poursuite de l'étude de la dynamique spatio-temporelle des communautés larvaires d'Amphibiens de mares temporaires doit miser sur la réalisation d'étude à long terme ou en milieu semi-contrôlé. Elle devrait avoir comme objectif de mesurer le degré de stochasticité de l'un ou l'autre des facteurs de régulation des communautés. La réalisation d'une étude semblable pour chacun des facteurs de régulation nous permettrait de connaître l'étendue de la variabilité de chacun de ces facteurs et enfin d'avoir une vue d'ensemble sur les forces organisationnelles des communautés larvaires d'Amphibiens.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- ADOLPH, E.F. 1931a. The size of the body and the size of the environment in the growth of the tadpoles. Biol. Bull. 61: 350-375.
- ADOLPH, E.F. 1931b. Body size as a factor in the metamorphosis of tadpoles. Biol. Bull., 61: 376-386.
- ALFORD, R.S. & CRUMP, M.L. 1982. Habitat partitioning among size classes of larval southern leopard frogs, Rana utricularia. Copeia, 1982: 367-373.
- ALTIG, R. 1970. A key to the tadpoles of the continental United States and Canada. Herpetologica, 26: 180-207.
- ANDERSON, J.D., HASSINGER, D.D. & DALRYMPLE, G.H. 1971. Natural mortality of eggs and larvae of Ambystoma t. tigrinum. Ecology, 52: 1107-1112.
- BAGDONAS, K.R. 1968. Variation in Rocky Mountain wood frogs. Unpublished M.Sc. Thesis, Colo. State Univ., 61 p.
- BEATTIE, R.C. 1980. A physico-chemical investigation of the jelly capsules surrounding eggs of the Common frog (Rana temporaria temporaria). J. Zool., Lond. 190: 1-25.
- BEISWENGER, R.E. 1972. Aggregative behavior of tadpoles of the American toad, Bufo americanus, in Michigan. Ph.D. Thesis, Univ. Michigan, Ann Arbor, 290 p.
- BEISWENGER, R.E. 1975. Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, Bufo americanus. Herpetologica, 31: 222-233.
- BEISWENGER, R.E. 1977. Diel patterns of aggregative behavior in tadpoles of Bufo americanus, in relation to light and temperature. Ecology, 58: 98-108.
- BEISWENGER, R.E. 1978. Responses of Bufo tadpoles (Amphibia, Anura, Bufonidae) to laboratory gradients of temperature. J. Herpetol., 12: 499-504.
- BEISWENGER, R.E. 1981. Predation by Gray Jays on aggregating tadpoles of the boreal toad (Bufo boreas). Copeia, 1981: 459-460.
- BEISWENGER, R.E. & TEST, F.H. 1967. Effects of environmental temperature on movements of tadpoles of the American toad, Bufo terrestris americanus. Pap. Michigan Acad. Sci., Arts Lett., 51: 127-141.

- BELLIS, E.D. 1957. An ecological study of the wood frog, Rana sylvatica Le Conte. Ph.D. Thesis, Univ. Minnesota, 169 p.
- BELLIS, E.D. 1961. Growth of the Wood Frog, Rana sylvatica. Copeia, 1961: 74-77.
- BERVEN, K.A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog Rana sylvatica. I. An experimental analysis of life history traits. Evolution, 36: 962-983.
- BERVEN, K.A., GILL D.E. & SMITH-GILL S.J. 1979. Countergradient selection in the green frog, Rana clamitans. Evolution, 33: 609-623.
- BISHOP, S.C. 1941. The salamanders of New York. New York State Mus. Bull., 324: 1-365.
- BISHOP, S.C. 1943. Handbook of salamanders. Comstock Publ. Co., Ithaca, New York, 555 p.
- BLAUSTEIN, A.R. & O'HARA R.K. 1981. Genetic control for sibling recognition? Nature, 290: 246-248.
- BOCKERMANN, W.C.A. 1957. Frogs' eggs parasitized by dipterous larvae. Herpetologica, 13: 321-322.
- BRANCH, L.C. 1983. Social behavior of the tadpoles of Phyllomedusa vaillanti. Copeia, 1983: 420-428.
- BRATTSTROM, B.H. 1962. Thermal control of aggregation behavior in tadpoles. Herpetologica, 18: 38-46.
- BREDEN, F., LUM, A. & WASSERSUG, R. 1982. Body size and orientation in aggregates of toad tadpoles Bufo woodhousei. Copeia, 1982: 672-680.
- BROCKELMAN, W.Y. 1968. Natural regulation of density in tadpoles of Bufo americanus. Ph.D. Thesis, Univ. Michigan, Ann Arbor, 78 p.
- BROCKELMAN, W.Y. 1969. An analysis of density effects and predation in Bufo americanus tadpoles. Ecology, 50: 632-644.
- BROWN, L.E. 1972. Propagation: Amphibians. Part I: Frogs and Toads, p. 146-147. In: P.L. Altman & D.S. Dittmer (eds.), Biology Data Book, Biological Handbook. Federation of American Societies for Experimental Biology, Bethesda, Maryland, 606 p.
- CALEF, G.W. 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of Rana aurora. Ecology, 54: 741-758.
- CARGO, D.G. 1960. Predation of eggs of the spotted salamander, Ambystoma maculatum, by the leech, Macrobdella decora. Chesapeake Sci., 1: 119-120.

- CAUGHLEY, G. 1980. Analysis of Vertebrate Populations. John Wiley & Sons, New York, 234 p.
- CECIL, S.C. & JUST, J.J. 1979. Survival rate, population density and development of a naturally occurring anuran larvae (Rana catesbeiana). Copeia, 1979: 447-453.
- CHRISTEIN, D. & TAYLOR, D.H. 1978. Population dynamics in breeding aggregations of the American toad Bufo americanus (Amphibia, Anura, Bufonidae). J. Herpetol., 12: 17-24.
- COLLINS, J.T. 1974. Amphibians and reptiles in Kansas. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Public Educ. Ser., Number 1, 282 p.
- COLLINS, J.P. 1975. A comparative study of the life history strategies in a community of frogs. Ph.D. Thesis, Univ. Michigan, Ann Arbor, 148 p.
- COLLINS, J.P. 1979. Intrapopulation variation in the body size at metamorphosis and timing of metamorphosis in the bullfrog, Rana catesbeiana. Ecology, 60: 738-749.
- COOK, F.R. 1984. Introduction aux Amphibiens et Reptiles du Canada. Musées nationaux du Canada, 211 p.
- COOKE, A.S. 1974. Differential predation by newts on anuran tadpoles. Br. J. Herpet., 5: 386-390.
- CORY, L. & MANION, J.J. 1953. Predation on eggs of the wood frog, Rana sylvatica, by leeches. Copeia, 1953: 66.
- CRUMP, M.L. 1982. Amphibian reproductive ecology on the community level, p. 21-36. In: Scott, N.J. Jr. (ed.). A symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologist's League, August 1977. U.S. Dept. Int., Fish & Wildl. Serv., Wildl. Research Report 13, Washington, D.C., 239 p.
- CRUMP, M.L. 1984. Intraclutch egg size variability in Hyla crucifer (Anura: Hylidae). Copeia, 1984: 302-308.
- DALRYMPLE, G.H. 1970. Caddis fly larvae feeding upon eggs of Ambystoma t. tigrinum. Herpetologica, 26: 128-129.
- DASH, M.C. & HOTA, A.K. 1980. Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of Rana tigrina tadpoles. Ecology, 61: 1025-1028.
- DeBENEDICTIS, P.A. 1970. Interspecific competition between tadpoles of Rana pipiens and Rana sylvatica: an experimental field study. Ph. D. Thesis, Univ. Michigan, Ann Arbor, 72 p.

- DeBENEDICTIS, P.A. 1974. Interspecific competition between tadpoles of Rana pipiens and Rana sylvatica: an experimental field study. *Ecol. Monogr.*, 44: 129-151.
- DELZELL, D.E. 1958. Spatial movement and growth of Hyla crucifer. Ph. D. Thesis, Univ. Michigan, 254 p.
- DeVLAMING, V.L. & BURY, R.B. 1970. Thermal selection in tadpoles of the tailed-frog, Ascaphus truei. *J. Herpetol.*, 4: 179-189.
- DOTY, T.L. 1978. A study of larval amphibian population dynamics in a Rhode Island vernal pond. Ph.D. Thesis, Univ. Rhode Island, 132 p.
- DOWLING, H.G. 1974. Herpetological phenology, p. 35-40. In: H.G. Dowling (ed.). 1974 Yrbk. of Herpetol., *Herpetol. Infor. Search Syst.* (Amer. Mus. Nat. Hist.) N.Y., 256 p.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill Book Co., New York, 670 p.
- EHRLICH, D. 1979. Predation by bullfrog tadpoles (Rana catesbeiana) on eggs and newly hatched larvae of the plains leopard frog (Rana blairi). *Bull. MD. Herpetol. Soc.*, 15: 25-26.
- ENVIRONNEMENT CANADA, ENVIRONNEMENT ATMOSPHÉRIQUE. 1981. Sommaire météorologique mensuel. Mois d'avril 1981 à Trois-Rivières, Qc., 2 p.
- ENVIRONNEMENT CANADA, ENVIRONNEMENT ATMOSPHÉRIQUE, 1981. Sommaire météorologique mensuel. Mois de mai 1981 à Trois-Rivières, Qc., 2 p.
- ENVIRONNEMENT CANADA, ENVIRONNEMENT ATMOSPHÉRIQUE, 1981. Sommaire météorologique mensuel. Mois de juin 1981 à Trois-Rivières, Qc., 2 p.
- ENVIRONNEMENT CANADA, ENVIRONNEMENT ATMOSPHÉRIQUE, 1981. Sommaire météorologique mensuel. Mois de juillet 1981 à Trois-Rivières, Qc., 2 p.
- ETKIN, W. 1964. Metamorphosis, p. 427-468. In: J. Moore (ed.). *Physiology of the Amphibian*. Academic Press, New York, 654 p.
- FLOYD, R.B. 1984. Variation in temperature preference with stage of development of Bufo marinus larvae. *J. Herpetol.*, 18: 153-158.
- FORMANOWICZ, D.J. Jr. & BRODIE, E.D. Jr. 1982. Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. *Copeia*, 1982: 91-97.
- FREDA, J. 1983. Diet of larval Ambystoma maculatum in New Jersey. *J. Herpetol.*, 17: 177-179.

- FREIDEN, E. & JUST J.J. 1970. Hormonal responses in amphibian metamorphosis, p. 2-52. In: G. Litwack (ed.). Biochemical actions of hormones. Academic Press, New York.
- GAGNON, D. 1981. Viabilité embryonnaire de la grenouille des bois, Rana sylvatica Le Conte, 1825 (Amphibia, Anura, Ranidae). Rapport inédit, Univ. Qué. Trois-Rivières, 76 p.
- GASCON, C. & PLANAS, D. 1986. Spring pond water chemistry and the reproduction of the wood frog, Rana sylvatica. Can. J. Zool., 64: 543-550.
- GÉLINAS, D. 1986. Écologie de la prédation des larves de Dytiscus verticalis (Coleoptère, Dytiscidae) sur un peuplement de têtards d'Anoures en mare temporaire. Mémoire M.Sc., Univ. Qué. Trois-Rivières, 149 p.
- GILBERT, P.W. 1942. Observations on the eggs of Ambystoma maculatum with especial reference to the green algae found within the egg envelopes. Ecology, 23: 215-227.
- GOFF, L.J. & STEIN, R. 1978. Ammonia: Basis for algal symbiosis in salamander egg masses. Life Science, 22: 1463-1468.
- GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica, 16: 183-190.
- GOSNER, K.L. & BLACK, I.H. 1957. Larval development in New Jersey Hylidae. Copeia, 1957: 31-36.
- GOSNER, K.L. & ROSSMAN, D.A. 1960. Eggs and larval development of the tree frogs Hyla crucifer and Hyla ocularis. Herpetologica, 16: 225-232.
- GREER, B.J. & WELLS, K.D. 1980. Territorial and reproductive behavior of the tropical american frog Centrolenella fleischmanni. Herpetologica, 36: 318-326.
- GROMKO, M.H., MASON, F.S. & SMITH-GILL, S.J. 1973. Analysis of the crowding effect in Rana pipiens tadpoles. J. Exp. Zool., 186: 63-72.
- GUYÉTANT, R. 1966. Observations écologiques sur les pontes de Rana temporaria L. dans la région de Besançon. Ann. Scient. Univ. Besançon, Physiol. et Biol. Animales, 2: 1-7.
- GUYÉTANT, R. 1976. Mise en évidence d'interactions intraspécifiques chez les têtards d'amphibiens anoures. Biol. Behav., 1: 339-352.
- HAMMEN, C.S. & HUTCHISON, V.H. 1962. Carbon dioxide assimilation in the symbiosis of the salamander Ambystoma maculatum and the alga Oophila ambystomatis. Life Science, 10: 527-532.

- HARPER, F. 1939. A southern subspecies of the spring peeper (Hyla crucifer). Notulae Naturae, 27: 1-4.
- HARRIS, R.N. 1980. The consequences of within-year timing of breeding in Ambystoma maculatum. Copeia, 1980: 719-722.
- HASSINGER, D.D. 1970. Notes on the thermal properties of frog eggs. Herpetologica, 26: 49-51.
- HAYNES, C.M. & AIRD, S.D. 1981. The distribution and habitat requirements of the wood frog (Ranidae: Rana sylvatica Le Conte) in Colorado. Colo. Div. Wildl., Spec. Rep., 50: 1-29.
- HEATWOLE, H. 1982. A review of structuring in herpetofaunal assemblages, p. 1-19. In: Scott, N. J. Jr. (ed.). A symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologist's League, August 1977. U.S. Dept. Int., Fish & Wildl. Serv., Wildl. Research Report 13, Washington, D.C., 239 p.
- HERREID, C.F. Jr. & KINNEY, S. 1966. Survival of Alaskan woodfrog (Rana sylvatica) larvae. Ecology, 47: 1039-1041.
- HERREID, C.F. Jr. & KINNEY, S. 1967. Temperature and development of the wood frog, Rana sylvatica, in Alaska. Ecology, 48: 579-590.
- HEUSSER, H. 1970. Laich-Fressen durch Kaulquappen als mögliche Ursache spezifischer Biotoppräferenzen und Kurzer Laichzeiten bei europäischen Froschlurchen (Amphibia, Anura). Oecologia, 4: 83-88.
- HEYER, W.R. 1973. Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical in Thailand. J. Herpetol., 7: 337-361.
- HEYER, W.R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. Smithsonian Contrib. Zool., 242: 1-27.
- HEYER, W.R. 1979. Annual variation in larval amphibian populations within a temperate pond. J. Wash. Acad. Sci., 69: 65-74.
- HEYER, W.R., McDIARMID, R.W. & WEIGMANN, D.L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. Biotropica, 7: 100-111.
- HILLIS, D.M., HILLIS, A.M. & MARTIN, R.F. 1984. Reproductive ecology and hybridization of the endangered Houston toad (Bufo houstonensis). J. Herpetol., 18: 56-72.
- HINE, R.L., LES, B.L. & HELLMICH, B.F. 1981. Leopard frog populations and mortality in Wisconsin, 1974-76. Tech. Bull. No. 122, Dept. Natural Resources, Wisconsin, 39 p.
- HOCHACHKA, P.W. & SOMERO, G.N. 1973. Strategies of biochemical adaptation Saunders, Philadelphia.

- HOLMES, R.T., SHERRY, T.W. & STURGES, F.W. 1986. Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: long-term trends at Hubbard Brook. *Ecol. Monogr.*, 56: 201-219.
- HOTA, A.K. & DASH, M.C. 1981. Growth and metamorphosis of Rana tigrina larvae: effects of food level and larval density. *Oikos*, 37: 349-352.
- HOWARD, R.D. 1978. The influence of male defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology*, 59: 789-798.
- HOWARD, R.D. 1980. Mating behavior and mating success in wood frogs Rana sylvatica. *Anim. Behav.*, 28: 705-716.
- JÉGO, P., JOLY, J. & BOISSEAU, C. 1980. Les gangues ovulaires des Amphibiens (protéines sécrétées par l'oviducte) et leurs rôles dans la fécondation. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20: 557-567.
- JENSSSEN, T.A. 1967. Food habits of the green frog, Rana clamitans, before and during metamorphosis. *Copeia*, 1967: 214-218.
- JOHN, K.R. & FUSARO, J.M. 1981. Growth and metamorphosis of solitary Rana pipiens tadpoles in confined space. *Copeia*, 1981: 737-741.
- JØRGENSEN, C.B. 1981. Ovarian cycle in a temperate zone frog, Rana temporaria, with special reference to factors determining number and size of eggs. *J. Zool., Lond.* 195: 449-458.
- KARNS, D.R. 1983. Toxic bog water in northern Minnesota peatlands: ecological and evolutionary consequences for breeding amphibians. Ph.D. Thesis, Univ. Minnesota, 300 p.
- KEEN, W.H. 1975. Breeding and larval development of three species of Ambystoma in Central Kentucky (Amphibia: Urodela). *Herpetologica*, 31: 18-21.
- KIVIAT, E. & STAPLETON, J. 1983. Bufo americanus (American Toad). Estuarine habitat. *Herp. Review*, 14: 46.
- KLUGE, A.G. 1981. The life history, social organization and parental behavior of Hyla rosenbergi Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Misc. Publ. Mus. of Zool. Univ. of Mich.*, 160: 1-170.
- KOSKELA, P. & PASANEN, S. 1975. The reproductive biology of the female common frog, Rana temporaria L., in northern Finland. *Aquilo (Zool.)*, 16: 1-12.
- KRAMER, D.C. 1978. Viability of the eggs of Pseudacris triseriata (Amphibia, Anura, Hylidae). *J. Herpetol.*, 12: 119-120.
- KRUSE, K.C. 1981. Mating success, fertilization potential, and male body size in the American toad (Bufo americanus). *Herpetologica*, 37: 228-233.

- KRUSE, K.C. & MOUNCE, M. 1982. The effects of multiple matings on fertilization capability in male American toads (Bufo americanus). J. Herpetol., 16: 410-412.
- KUSANO, T. 1980. Breeding and egg survival of a population of a Salamander, Hynobius nebulosus tokyoensis Tago. Res. Popul. Ecol., 21: 181-196.
- LECLAIR, R. Jr. & BARIBEAU, L. 1982. Problématique des Anoures au Québec. Min. du Loisir, Chasse et Pêche, Bibliothèque Nationale du Québec, 69 p.
- LECLAIR, R. Jr. & BOURASSA, J.P. 1981. Observation et analyse de la prédation des oeufs d'Ambystoma maculatum (Shaw) (Amphibia, Urodela) par des larves de Diptères chironomides, dans la région de Trois-Rivières (Québec). Can. J. Zool., 59: 1339-1343.
- LECLAIR, R. Jr., BOURASSA, J.P. & GAGNON, D. 1983. Exploitation de pontes d'Amphibiens par des larves de Diptères Chironomides: étude de la coïncidence phénologique. Bull. Soc. Ent. France, Tome 88: 268-271.
- LICHT, L.E. 1969. Palatability of Rana and Hyla eggs. Am. Midl. Nat., 82: 296-298.
- LICHT, L.E. 1971. Breeding habits and embryonic thermal requirements of the frogs, Rana aurora aurora and Rana pretiosa pretiosa, in the Pacific northwest. Ecology, 52: 116-124.
- LICHT, L.E. 1974. Survival of embryos, tadpoles, and adults of the frogs Rana aurora aurora and Rana pretiosa pretiosa sympatric in southwestern British Columbia. Can. J. Zool., 52: 613-627.
- LICHT, L.E. 1975. Comparative life history features of the western spotted frog, Rana pretiosa, from low- and high-elevation populations. Can. J. Zool., 53: 1254-1257.
- LICHT, L.E. 1976. Sexual selection in toads (Bufo americanus). Can. J. Zool., 54: 1277-1284.
- LORAIN, R.K. 1984. Hyla crucifer (Northern Spring Peeper). Reproduction. Herp. Review, 15: 16-17.
- LYNN, W.G. & EDELMAN, A. 1936. Crowding and metamorphosis in the tadpole. Ecology, 17: 104-109.
- MARTOF, B.S. & HUMPHRIES, R.L. 1959. Variation in Rana sylvatica. Amer. Midl. Nat., 61: 350-389.
- McALISTER, W.H. 1962. Variation in Rana pipiens Schreber in Texas. Am. Midl. Nat., 67: 334-363.

- McCAFFERTY, W.P. 1981. Aquatic Entomology. Science Books International, Boston, Massachusetts, 448 p.
- MEEKS, D.E. & NAGEL, J.W. 1973. Reproduction and development of the wood frog, Rana sylvatica, in Eastern Tennessee. *Herpetologica*, 29: 188-191.
- MERRELL, D.J. 1968. A comparison of the estimated size 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. Univ. Minn. Bull. Mus. Nat. Hist. Occ. Pap., No. 15, 23 p.
- MITCHELL, J.C. 1979. The concept of phenology and its application to the study of amphibian and reptiles life histories. *Herp. Review*, 10: 51-54.
- MOORE, J.A. 1939. Temperature tolerance and rates of development in the eggs of amphibian. *Ecology*, 20: 459- 478.
- MOORE, J.A. 1940. Adaptative differences in the egg membranes of frogs. *Am. Nat.*, 74: 89-93.
- MOORE, J.A. 1963. Patterns of evolution in the genus Rana, p. 315-338. In: G.L. Jepsen, G.G. Simpson & E. Mayer (eds.), *Genetics, paleontology and evolution*. Antheneum, New York, 474 p.
- MORIN, P.J. 1983. Competitive and predatory interactions in naturel and experimental populations of Notophthalmus viridescens dorsalis and Ambystoma tigrinum. *Copeia*, 1983: 628-639.
- MORIN, P.J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator-prey system. *Ecology*, 67: 713-720.
- MOULTON, J.M. 1954. Notes on the natural history, collection and maintenance of the salamander Ambystoma maculatum. *Copeia*, 1954: 64-65.
- MOUNT, R.H. 1975. The reptiles and amphibians of Alabama. Auburn Univ. Agric. Exp. Sta., 347 p.
- MURPHY, T.D. 1961. Predation on eggs of the salamander, Ambystoma maculatum, by caddis fly larvae. *Copeia*, 1961: 495-496.
- NEILSEN, C.L., POUGH, F.H. & GORN, J.A. 1977. The effect of acid precipitation on reproduction in salamanders: eggs transplantation studies. *Am. Zool.*, 17: 947.
- NELSON, C.E. 1980. What determines the species composition of larval amphibian pond communities in South Central Indiana? *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 89: 149 p.

- PETRANKA, J.W. 1984. Breeding migrations, breeding season, clutch size, and oviposition of stream-breeding Ambystoma texanum. J. Herpetol., 18: 106-112.
- PIERCE, B.A., HOSKINS, J.B. & EPSTEIN, E. 1984. Acid tolerance in Connecticut wood frogs (Rana sylvatica). J. Herpetol., 18: 159-167.
- POLLISTER, A.W. & MOORE, J.A. 1937. Tables for the normal development of Rana sylvatica. Anat. Rec., 68: 489-496.
- PORTER, K.R. 1972. Herpetology. W.B. Saunders Co., Philadelphia, PA, 524 p.
- POUGH, F.H. 1976. Acid precipitation and embryonic mortality of spotted salamanders, Ambystoma maculatum. Science, 192: 68-70.
- POUGH, F.H. & WILSON, R.E. 1977. Acid precipitation and reproductive success of Ambystoma salamanders. Water, Air and Soil Pollut., 7: 307-316.
- ROBERTS, W. & LEWIN, V. 1979. Habitat utilization and population densities of the amphibians of Northeastern Alberta. Can. Field-Nat., 93: 144-154.
- REDDY, M.S. & SESHADRI, H.S. 1978. Studies on toad (Bufo melanostictus) egg coat jelly glycoprotein: part I -- Isolation, chemical composition & biological role. Indian J. Biochem. Biophys., 15: 465-470.
- RUCKDESCHEL, F.R. 1981. BASIC Scientific Subroutines, Volume II. BYTE Publications / McGraw-Hill, Peterborough, NH, 790 p.
- SALTHER, S.N. & MECHAM, J.S. 1974. Reproductive and courtship patterns, p. 309-521. In: B. LOFTS, Physiology of Amphibia, vol. 11, Acad. Press.
- SAVAGE, R.M. 1961. The ecology and life history of the common frog. Hafner, New York, 220 p.
- SEALE, D.B. 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and competition in a pond ecosystem. Ecology, 61: 1531-1550.
- SEALE, D.B. 1982. Physical factors influencing oviposition by the woodfrog, Rana sylvatica, in Pennsylvania. Copeia, 1982: 627-635.
- SEALE, D.B. & BECKVAR, N. 1980. The comparative ability of anuran larvae (Genera: Hyla, Bufo and Rana) to ingest suspended blue-green algae. Copeia, 1980, 495-503.

- SEALE, D.B. & WASSERSUG, R.J. 1979. Suspension feeding dynamics of anuran larvae related to their functional morphology. *Oecologia*, 39: 259-272.
- SEIGEL, R.A. 1983. Natural survival of eggs and tadpoles of the wood frog, Rana sylvatica. *Copeia*, 1983: 1096-1098.
- SEMLITSCH, R.D. & CALDWELL, J.P. 1982. Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of Scaphiopus holbrooki. *Ecology*, 63: 905-911.
- SHOOP, C.R. 1974. Yearly variation in larval survival of Ambystoma maculatum. *Ecology*, 55: 440-444.
- SHVARTS, S.S. & PYASTOLOVA, O.A. 1970a. Regulators of growth and development of amphibian larvae. I. Specificity of effects. *Sov. J. Ecol.*, 1: 58-62.
- SHVARTS, S.S. & PYASTOLOVA, O.A. 1970b. Regulators of growth and development of amphibian larvae. II. Diversity of effects. *Sov. J. Ecol.*, 1: 122-134.
- SIMARD, B. 1982. Étude de la répartition du régime alimentaire et de l'utilisation de l'habitat chez deux rainettes sympatriques Hyla crucifer et Hyla versicolor. Travail d'initiation à la recherche, B.Sc., Univ. Laval, Qué., 40 p.
- SMITH, D.C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (Pseudacris triseriata) on Isle Royale, Michigan. *Ecology*, 1983: 501-510.
- SMITH-GILL, S.J. & BERVEN, K.A. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *Am. Nat.*, 113: 563-585.
- SMITH-GILL, S.J. & BERVEN, K.A. 1980. In vitro fertilization and assessment of male reproduction potential using mammalian gonadotropin-releasing hormone to induce spermiation in Rana sylvatica. *Copeia*, 1980: 723-728.
- SMITH-GILL, S.J. & GILL, D.E. 1978. Curvilinearities in the competition equations: an experiment with ranid tadpoles. *Am. Nat.*, 112: 557-570.
- STEINWASCHER, K. 1978. Interference and exploitation competition among tadpoles of Rana utricularia. *Ecology*, 59: 1039-1046.
- STEINWASCHER, K. 1979. Host-parasite interaction as a potential population-regulation mechanism. *Ecology*, 60: 884-890.
- STEINWASCHER, K. & TRAVIS, J. 1983. Influence of food quality and quantity on early larval growth of two anurans. *Copeia*, 1983: 238-242.

- TAYLOR, J. 1983. Size-specific associations of larval and neotic Northwestern salamanders, Ambystoma gracile. J. Herpetol., 17: 203-209.
- TAYLOR, A.C. & KOLLROS, J.J. 1946. Stages in the normal development of Rana pipiens larvae. Anat. Rec., 94: 7-23.
- THOMPSON, E.L., GATES, J.E. & TAYLOR, G.J. 1980. Distribution and breeding habitat selection of the Jefferson salamander, Ambystoma jeffersonianum in Maryland. J. Herpetol., 14: 113-120.
- TOME, M.A. & POUGH, F.H. 1982. Responses of amphibians to acid precipitation. In: Acid Rain / Fisheries, Proceedings of an International Symposium on Acid Precipitation and Fisheries Impacts in Northeastern North America, Ithaca, New York, August 2-5, 1981. p. 245-254. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- TRAVIS, J. 1981. Control of larval growth variation in a population of Pseudacris triseriata (Anura: Hylidae). Evolution, 35: 423-432.
- TRAVIS, J. 1983. Variation in growth and survival of Hyla gratiosa larvae in experimental enclosures. Copeia, 1983: 232-237.
- TURNER, F.B. 1960. Population structure and dynamics of the Western spotted frog, Rana pretiosa Baird & Girard, in Yellowstone Park, Wyoming. Ecol. Monogr., 30: 251-278.
- TURNER, F.B. 1962. The demography of frogs and toads. Quart. Rev. Biol., 37: 303-314.
- TURNIPSEED, G. & ALTIG, R. 1975. Population density and age structure of three species of Hylid tadpoles. J. Herpetol., 9: 287-291.
- TYLER, M.J. 1962. A record of the parasitism of New Guinea frogs' eggs by Dipterous larvae. W. Aust. Nat., 8: 102-103.
- VIAL, J.L. 1972. Propagation: Amphibians. Part II: Salamanders, p. 147-148. In: P.L. Altman & D.S. Dittermer (eds.), Biology Data Book, Biological Handbook. Federation of American Societies for Experimental Biology, Bethesda, Maryland. 606 p.
- VILLA, J. 1977. A symbiotic relationship between frog (Amphibia, Anura, Centrolenidae) and fly larvae (Drosophilidae). J. Herpetol., 11: 317-322.
- VILLA, J. 1979. Two fungi lethal to frog eggs in Central America. Copeia, 1979: 650-655.
- VILLA, J. 1980. "Frogflies" from Central and South America with notes on other organisms of the Amphibian egg microhabitat. Brenesia, 17: 49-68.

- VILLA, J. & TOWNSEND, D.S. 1983. Viable frog eggs eaten by Phorid fly larvae. *J. Herpetol.*, 17: 278-281.
- VOLPE, E.P. 1953. Embryonic temperature adaptation and relationships in toads. *Physiol. Zool.*, 26: 344-354.
- WALDMAN, B. 1981. Sibling recognition in toad tadpoles: the role of experience. *Z. Tierpsychol.*, 56: 341-358.
- WALDMAN, B. 1982a. Adaptative significance of communal oviposition in wood frogs (Rana sylvatica). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10: 169-174.
- WALDMAN, B. 1982b. Sibling association among schooling toad tadpoles: field evidence and implications. *Anim. Behav.*, 30: 700-713.
- WALDMAN, B. & RYAN, M.J. 1983. Thermal advantages of communal egg mass deposition in wood frogs (Rana sylvatica). *J. Herpetol.*, 17: 70-72.
- WALTERS, B. 1975. Studies of interspecific predation within an amphibian community. *J. Herpetol.*, 9: 267-279.
- WARD, D. & SEXTON, O.J. 1981. Anti-predator role of a salamander egg membranes. *Copeia*, 1981: 724-726.
- WASSERSUG, R. 1971. On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica. *Am. Midl. Nat.*, 86: 101-109.
- WASSERSUG, R.J. 1973. Aspects of social behavior in Anuran larvae, p. 273-297. In: J.L. Vial (ed.), *Evolutionary biology of the Anurans: contemporary research on major problems*. Univ. Missouri Press, Columbia, 470 p.
- WASSERSUG, R.J. & SEIBERT, E.A. 1975. Behavioral responses of amphibian larvae to variation in dissolved oxygen. *Copeia*, 1975: 86-103.
- WELLS, K.D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Ani. Behav.*, 25: 666-693.
- WELLS, K.D. & TAIGEN, T.L. 1984. Reproductive behavior and aerobic capacities of male American toad (Bufo americanus): is behavior constrained by physiology? *Herpetologica*, 40: 292-298.
- WERNER, J.K. & McCUNE, M.B. 1979. Seasonal changes in Anuran populations in a Northern Michigan pond. *J. Herpetol.*, 13: 101-104.
- WIEST, J.A. Jr. 1982. Anuran succession at temporary ponds in a Post Oak-Savanna Region of Texas, p. 39-47. In: Scott, N. J. Jr. (ed.), *A symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologist's League, August 1977*. U.S. Dept. Int., Fish & Wildl. Serv., Wildl. Research Report 13, Washington, D.C., 239 p.

- WIGGINS, G.B. 1977. Larvae of the North America caddisfly genera (Trichoptera). Univ. Toronto Press, 401 p.
- WHITAKER, J.O. Jr. 1971. A study of Western chorus frog, Pseudacris triseriata, in Vigo County, Indiana. J. Herpetol., 5: 127-150.
- WILBUR, H.M. 1971. Competition, predation and the structure of the Ambystoma-Rana sylvatica community. Ph.D. Thesis, Univ. Mich., 142 p.
- WILBUR, H.M. 1972. Competition, predation and the structure of the Ambystoma-Rana sylvatica community. Ecology, 53: 3-21.
- WILBUR, H.M. 1976. Density-dependent aspects of metamorphosis in Ambystoma and Rana sylvatica. Ecology, 57: 1289-1296.
- WILBUR, H.M. 1977a. Propagule size, number, and dispersion pattern in Ambystoma and Asclepias. Am. Nat., 111: 43-68.
- WILBUR, H.M. 1977b. Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in Bufo americanus. Ecology, 58: 196-200.
- WILBUR, H.M. 1977c. Interactions of food level and population density in Rana sylvatica. Ecology, 58: 206-209.
- WILBUR, H.M. 1980. Complex life cycles. Ann. Rev. Ecol. Syst., 11: 67-93.
- WILBUR, H.M. 1982. Competition between tadpoles of Hyla femoralis and Hyla gratiosa in laboratory experiments. Ecology, 63: 278-282.
- WILBUR, H.M. & COLLINS, J.P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. Science, 182: 1305-1314.
- WILBUR, H.M., MORIN, P.J. & HARRIS, R.N. 1983. Salamander predation and the structure of experimental communities: anuran responses. Ecology, 64: 1423-1429.
- WILSON, R.E. 1976. An ecological study of Ambystoma maculatum and Ambystoma jeffersonianum. Ph.D. Thesis, Cornell University, 116 p.
- WOOD, J.T. & WILKINSON, R.H. 1952. Observations on the egg masses of spotted salamanders, Ambystoma maculatum (Shaw), in the Williamsburg Area. Virginia J. Sci., 3: 68-70.
- WOODRUFF, D.S. 1976. Embryonic mortality in Pseudacris (Anura: Leptodactylidae). Copeia, 1976: 445-449.
- WOODWARD, B.D. 1982. Local intraspecific variation in clutch parameters in the spotted salamander (Ambystoma maculatum). Copeia, 1982: 157-160.

- WRIGHT, A.H. & WRIGHT, A.A. 1949. Handbook of frogs and toads of United States and Canada. Comstock Publ. Ithaca, New York, 640 p.
- YORKE, C.D. 1983. Survival of embryos and larvae of the frog Polypedates leucomystax in Malaysia. J. Herpetol., 17: 235-241.
- ZAR, J.H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey, 620 p.
- ZWEIFLE, R.G. 1977. Upper thermal tolerances of anuran embryos in relation to stage of development and breeding habits. Am. Mus. Novitates, 2617: 1-23.