

ACTIVITÉS CIRCADIANNES ET STRATÉGIES ÉNERGÉTIQUES DE DEUX  
CHAUVES-SOURIS TROPICALES FACE À DES CONTRAINTES TEMPORELLES  
DANS L'ACQUISITION DE NOURRITURE

Par

François Villeneuve

Mémoire présenté au département de biologie en vue de  
l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, septembre 2008



Library and  
Archives Canada

Published Heritage  
Branch

395 Wellington Street  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

Bibliothèque et  
Archives Canada

Direction du  
Patrimoine de l'édition

395, rue Wellington  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

*Your file* *Votre référence*  
*ISBN: 978-0-494-49630-5*  
*Our file* *Notre référence*  
*ISBN: 978-0-494-49630-5*

**NOTICE:**

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

**AVIS:**

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

---

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.

  
**Canada**

Le 4 février 2009

*le jury a accepté le mémoire de M. François Villeneuve dans sa version finale.*

*Membres du jury*

M. Donald Thomas  
Directeur  
Département de biologie

M. Michel Delorme  
Codirecteur  
- Biôme

M. Marc Bélisle  
Membre  
Département de biologie

M. Marco Festa-Bianchet  
Président-rapporteur  
Département de biologie

## SOMMAIRE

Les petits endothermes, ayant un rapport surface/volume élevé, ont des coûts de thermorégulation élevés. Leur métabolisme nécessite l'ingestion quotidienne d'une grande quantité de nourriture. Parmi ces endothermes, les chauves-souris font face à des contraintes supplémentaires reliées au vol, lesquelles limitent la quantité de réserves adipeuses qu'elles peuvent accumuler. Elles ne peuvent ainsi se permettre d'équilibrer leur bilan énergétique sur de longues périodes par accumulation de réserves.

Les chauves-souris tropicales subissent peu de variations annuelles dans leur photopériode. Elles ont toujours plus ou moins 12 heures pour leurs activités de déplacements et de quête de nourriture. Parmi ces espèces, les frugivores ont un métabolisme plus élevé que les insectivores. Elles ingèrent souvent plus que leur masse corporelle en nourriture quotidiennement. Certaines contraintes peuvent affecter le succès de cette quête de nourriture, par exemple, les pluies tropicales intenses et l'inhibition par la lumière lors des nuits de pleine lune.

Dans cette étude, j'ai voulu vérifier l'effet de la photopériode et de contraintes temporelles dans l'acquisition de nourriture sur les activités circadiennes et les stratégies énergétiques de deux espèces tropicales en captivité, *Carollia perspicillata* et *Glossophaga soricina*. On pouvait s'attendre à ce que ces stratégies varient en fonction de l'état énergétique des individus. Les résultats montrent que *C. perspicillata* était plus inhibée par la lumière que *G. soricina*. Pour cette dernière, une période d'activité s'étendant sur 12 heures semble intrinsèque et indépendante de la photopériode imposée et de l'acquisition d'énergie. Pour les deux espèces, la gestion de la masse corporelle se

fait de façon assez stricte et semble indépendante de la quantité d'énergie ingérée. Malgré le fait que le taux d'ingestion de nourriture peut augmenter de l'ordre de 150 % lorsque les périodes d'alimentation sont réduites, la masse corporelle maximale atteinte est toujours de 20 g chez *C. perspicillata* et de 12 g chez *G. soricina*. Par contre, lorsque l'acquisition d'énergie est insuffisante les deux espèces ont présenté des périodes de torpeur, permettant une économie d'énergie substantielle. Ce fut le cas de sept individus sur treize pour *C. perspicillata* dont la température corporelle baissait alors à 32-33 °C pour des périodes variant de 35 minutes à plus de 9 heures selon la photopériode. Chez *G. soricina*, cinq individus sur six ont présenté des périodes de torpeur lorsque la période d'alimentation fut réduite à 4 heures par jour. Ces périodes ont varié de 75 minutes à près de 6 heures à une température moyenne de 32 °C.

Cette étude montre que, chez ces espèces frugivores, il y a un contrôle serré de la masse corporelle, que les stratégies varient en fonction de l'état des individus et que l'utilisation de la torpeur est fréquente.

## REMERCIEMENTS

Merci d'abord à Don Thomas, qui a accepté de diriger un étudiant ayant un parcours différent de ceux qu'il dirige habituellement. Peut-être ne savait-il pas dans quoi il s'embarquait? Alors, nous étions deux dans le même cas... Mon cheminement fut long et parfois difficile et les échéanciers envisagés... continuellement reportés! Merci d'avoir quand même fait preuve de patience.

Merci aussi à mon codirecteur, Michel Delorme du Biodôme de Montréal. Sa collaboration et ses conseils ont été précieux, autant pour les manipulations que pour la révision des premiers manuscrits de ce mémoire. Merci aussi à Marc Bélisle pour ses commentaires sur la version finale. Merci également aux animaliers du Biodôme et à tout le personnel qui a contribué de près ou de loin à cette recherche, que ce soit en me fournissant le matériel nécessaire, en nourrissant les chauves-souris lorsque je ne pouvais le faire moi-même, en aménageant (et réaménageant) le local ou en fabriquant sur place les différents supports dont j'ai eu besoin.

Plusieurs techniciennes/stagiaires se sont succédé dans le local au Biodôme où deux chauves-souris à la fois étaient sous leur surveillance : merci à Caroline Huel, Nathalie Pelletier, Louisabelle Gagnon et Catherine Bernier.

Merci également à un ex-collègue de travail, Michel Bouchard, informaticien (aujourd'hui à la retraite) qui a conçu un programme tout simple, permettant de filtrer les très nombreuses données acquises automatiquement par les balances.

Un merci spécial à ma conjointe Maud qui non seulement est venue me donner un coup de main à l'occasion, mais qui a su m'endurer et surtout m'attendre pendant les longues heures passées devant l'ordinateur dans ma caverne à chauve-souris.

## TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE .....	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIÈRES .....	v
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	viii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DES FIGURES .....	x
INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE I.....	6
INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LES ACTIVITÉS CIRCADIENNES EN CAPTIVITÉ DE DEUX ESPÈCES DE CHAUVES-SOURIS TROPICALES (PHYLLOSTOMIDAE). .....	6
1.1. Introduction de l'article.....	6
1.2. But de l'étude.....	8
1.3. Matériel et méthodes.....	9
1.3.1. Protocole pour <i>C. perspicillata</i> .....	9
1.3.2. Protocole pour <i>G. soricina</i> .....	11
1.3.3. Analyses statistiques .....	13
1.4. Résultats.....	14
1.4.1. Pour <i>C. perspicillata</i> .....	14
1.4.1.1. Effets de la lumière .....	14
1.4.1.2. Durée de l'alimentation.....	15
1.4.1.3. Activité de vols .....	15

1.4.2.	Pour <i>G. soricina</i> .....	18
1.4.2.1.	Effets de la lumière. ....	18
1.4.2.2.	Durée de l'alimentation.....	18
1.4.2.3.	Activité de vols .....	18
1.5.	Discussion .....	21
CHAPITRE II .....		26
STRATÉGIES ÉNERGÉTIQUES DE DEUX CHAUVES-SOURIS TROPICALES <i>CAROLLIA PERSPICILLATA</i> ET <i>GLOSSOPHAGA SORICINA</i> (CHIROPTERA : PHYLLOSTOMIDAE) FACE À DES CONTRAINTES TEMPORELLES DANS L'ACQUISITION DE NOURRITURE .....		26
2.1.	Introduction de l'article.....	26
2.2.	But de l'étude.....	27
2.3.	Matériel et méthodes.....	30
2.3.1.	Choix des espèces .....	30
2.3.2.	Locaux expérimentaux.....	31
2.3.3.	Photopériodes utilisées.....	32
2.3.4.	Mesure de la $T_c$ .....	32
2.3.5.	Définition de la torpeur .....	33
2.3.6.	Analyses statistiques .....	34
2.4.	Résultats.....	35
2.4.1.	Variation de la masse corporelle ( $M_c$ ) et nourriture ingérée ( $N_i$ ).....	35
2.4.1.1.	<i>C. perspicillata</i> .....	35
2.4.1.2.	<i>G. soricina</i> .....	38
2.4.2.	Variation de la température corporelle ( $T_c$ ) .....	41



2.4.2.1.	<i>C. perspicillata</i> .....	41
2.4.2.2.	Périodes de torpeur .....	43
2.4.2.3.	<i>G. soricina</i> .....	46
2.4.2.4.	Périodes de torpeur .....	47
2.5.	Discussion .....	48
2.5.1.	<i>C. perspicillata</i> .....	48
2.5.1.1.	Masse corporelle ( $M_c$ ) et nourriture ingérée ( $N_i$ ). .....	48
2.5.1.2.	Utilisation de la torpeur .....	51
2.5.2.	<i>G. soricina</i> .....	52
2.5.2.1.	Masse corporelle ( $M_c$ ) et nourriture ingérée ( $N_i$ ). .....	52
2.5.2.2.	Variation dans la $T_p$ et utilisation de la torpeur.....	54
3.	Conclusion .....	57
4.	Bibliographie.....	59

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

BMR	« Basal Metabolic Rate » : Taux métabolique basal
DEE	Dépenses énergétiques quotidiennes
FMR	« Field Metabolic Rate » : Taux métabolique de terrain
$M_c$	Masse corporelle
$N_i$	Nourriture ingérée
$T_a$	Température ambiante
$T_{act}$	Température « active »
$T_c$	Température corporelle
$T_p$	Température de la peau

## LISTE DES TABLEAUX

### CHAPITRE I

- Tableau 1.** Période d'alimentation et activités de vols chez *C. perspicillata* et *G. soricina* soumis à différentes photopériodes.....16

### CHAPITRE II

- Tableau 1.** Variation de la masse corporelle ( $M_c$ ), de la nourriture ingérée ( $N_i$ ) par masse corporelle, du nombre et de la masse des repas chez *C. perspicillata* soumis à cinq photopériodes différentes .....37
- Tableau 2.** Variation de la masse corporelle ( $M_c$ ), de la nourriture ingérée ( $N_i$ ) par masse corporelle et du taux d'ingestion de nourriture chez *G. soricina* soumis à quatre différentes photopériodes.....39
- Tableau 3.** Variation de la température corporelle ( $T_c$ ) chez *C. perspicillata* et de la température de la peau ( $T_p$ ) chez *G. soricina* soumis à quatre différentes photopériodes.....42
- Tableau 4.** Périodes de torpeur chez *C. perspicillata* et *G. soricina*.....45

## LISTE DES FIGURES

### CHAPITRE I

- Figure 1.** Plan d'une des pièces servant à l'expérimentation.....9
- Figure 2.** Aire d'alimentation .....12
- Figure 3.** Aire de repos, montrant le perchoir installé sur la balance .....13
- Figure 4.** Exemple type de l'activité d'alimentation en fonction de la photopériode chez *C. perspicillata*.....17
- Figure 5.** Exemple type de l'activité d'alimentation en fonction de la photopériode chez *G. soricina*.....20

### CHAPITRE II

- Figure 1.** Variation de la masse corporelle ( $M_c$ ) type chez *C. perspicillata* en fonction des différentes photopériodes.....38
- Figure 2.** Relation entre le pourcentage de variation de la  $M_c$  et la  $N_i$  par kg chez *C. perspicillata* soumis à différentes photopériodes.....40
- Figure 3.** Relation entre le pourcentage de variation de la  $M_c$  et la  $N_i$  par kg chez *G. soricina* soumis à différentes photopériodes.....41
- Figure 4.** Variation typique de la  $T_c$  durant 48 heures chez *C. perspicillata* pendant la transition entre le dernier jour à 08N/16J et le premier à 06N/18J.....43
- Figure 5.** Exemple type de périodes de torpeur chez *G. soricina* lors des 3 derniers jours de traitement 04N/20J.....47

## INTRODUCTION

Une bonne partie de l'énergie acquise quotidiennement par un endotherme est utilisée pour maintenir une température corporelle ( $T_c$ ) élevée et constante. La quantité d'énergie requise, par gramme de masse corporelle, sera particulièrement élevée chez les espèces de petite taille. Leur rapport surface/volume élevé augmente beaucoup le coût de thermorégulation. Dans leur cas, le maintien de l'homéothermie exigera donc une grande consommation quotidienne de nourriture (Kleiber, 1961; Delorme et Thomas, 1996; Speakman and Thomas, 2003). Dans des conditions particulières où l'acquisition de nourriture ne peut plus se faire au même rythme ou que les dépenses énergétiques sont augmentées (par exemple lorsque la température ambiante baisse), le coût du maintien d'une  $T_c$  élevée peut devenir prohibitif. Les endothermes présentent différentes adaptations pour faire face à ces coûts énergétiques. Une d'entre elles est de diminuer les coûts de cette thermorégulation en abaissant leur  $T_c$  de façon à diminuer l'écart entre celle-ci et la température ambiante ( $T_a$ ) (Speakman et Thomas, 2003). La torpeur est caractérisée par une baisse du niveau de régulation de la  $T_c$  associée à une baisse correspondante du métabolisme permettant une économie substantielle d'énergie et d'eau (Wang et Wolowyk, 1988 ; Geiser, 1998). On utilise le mot torpeur pour souligner le fait que, durant cette période, le degré de vigilance et de réponses aux stimuli externes est diminué. Cette notion de torpeur se distingue de l'hibernation par une réduction moins importante de la  $T_c$  et par une durée plus courte. C'est chez les petits endothermes que le contrôle de la température est le plus labile. Des périodes de torpeur sont présentes chez les Oiseaux, particulièrement chez les Colibris (Carpenter et Hixon, 1988; Carpenter *et*

*al.*, 1993; Bech *et al.*, 1997; Bucher et Chappell, 1997). Chez les Mammifères, les musaraignes, souris, souris marsupiales (Song *et al.*, 1995), hamsters (Heldmaier et Ruf, 1992), lémurs (Schmid *et al.*, 2000) et chauves-souris, présentent de fréquentes torpeurs, souvent reliées à des conditions environnementales défavorables : baisse de la  $T_a$  ou diminution de la disponibilité de nourriture (Brown *et al.*, 1997; Brown *et al.*, 1999). La profondeur de la torpeur (durée,  $T_c$  atteinte) varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Il y a toujours un compromis à faire entre l'économie d'énergie réalisée et les risques inhérents à une diminution de la vigilance et du métabolisme (Humphries *et al.*, 2003).

Lorsque les ressources sont abondantes et disponibles, certains facteurs peuvent quand même imposer des limites à l'acquisition d'énergie. Puisque la nourriture doit d'abord être ingérée, digérée et les nutriments assimilés, on peut penser qu'il y a certainement une limite quant à la quantité de nourriture que peut traiter le tube digestif par heure ou par jour (Kirkwood, 1983). Une fois assimilés, les nutriments seront traités par le foie puis distribués aux cellules par le système cardio-vasculaire. L'ensemble des limites imposées par ces processus physiologiques, constitue ce qu'on appelle la *limite centrale*. Il existe également des limites périphériques, c'est-à-dire des limites aux sites d'utilisation de l'énergie. Plusieurs études ont tenté de montrer les limites centrales ou périphériques au budget énergétique des endothermes, et ce, tant chez les Oiseaux (Dykstra et Karasov, 1992; McWorther et Martinez del Rio, 2000) que chez les Mammifères (Hammond et Diamond, 1992; Hammond et Diamond, 1994; McDevitt et Speakman, 1994; Koteja, 1995; Hammond et Diamond, 1997).

Il ressort de ces études que le type de limites au budget énergétique et les stratégies utilisées pour atteindre l'équilibre dépendent du style de vie de l'espèce considérée (adaptation à des environnements froids, nombre élevé de petits par portée, etc.). Les limites seraient centrales dans certains cas et périphériques dans d'autres (Koteja, 1996).

Parmi les endothermes, les oiseaux et les chauves-souris font face à des contraintes supplémentaires. Le coût énergétique du vol augmente beaucoup avec l'augmentation de la masse corporelle ( $M_c$ ) et limite ainsi la quantité de réserves adipeuses qu'ils peuvent accumuler (Winter et Helversen, 1998; Speakman et Thomas, 2003). Les chauves-souris insectivores des zones tempérées ont habituellement un taux métabolique basal (BMR) assez bas et ne maintiennent pas leur  $T_c$  à basse température ambiante. Elles sont bien connues pour leur période d'hibernation durant l'hiver alors que leurs ressources alimentaires sont très limitées, voire totalement absentes (McNab, 1982 ; Thomas *et al.*, 1990; Thomas et Cloutier, 1992; Lausen et Barclay, 2003). De plus en plus d'études s'effectuent maintenant en milieu naturel et montrent que plusieurs espèces de Vespertilionidés tempérées utilisent également la torpeur de façon quotidienne (Chruszcz et Barclay, 2002 ; Hickey et Fenton, 1996 ; Hosken et Withers, 1997; Hosken et Withers, 1999; Lausen et Barclay, 2003).

Les chauves-souris frugivores ont, pour leur part, un métabolisme élevé et les nectarivores encore plus. De façon générale, un métabolisme élevé est associé à une meilleure capacité de demeurer en situation d'homéothermie. On ne connaît aucune espèce tropicale présentant de période d'hibernation, même dans les habitats où les

ressources peuvent être assez limitées en certaines saisons. On pourrait s'attendre également à ce que l'utilisation de la torpeur soit réservée aux espèces des zones tempérées. La pression de sélection ne devrait pas favoriser particulièrement cette stratégie chez les espèces tropicales dont les gîtes diurnes présentent des températures élevées. Peu d'études sur les chauves-souris ont été faites en milieu tropical sur des individus en liberté (mais voir Turbill *et al.*, 2003). Un certain nombre d'études en captivité ont cependant montré que des espèces tropicales et subtropicales pouvaient tomber dans une torpeur réversible lorsque soumises à une diminution de température ou à une privation de nourriture, tant chez les Microchiroptères (Audet et Thomas, 1997; Soriano *et al.*, 2002; Kelm et Helversen, 2007) que chez les Megachiroptères (Bartels *et al.*, 1998; Bonaccorso et McNab, 1997; Coburn et Geiser, 1998; Geiser *et al.*, 1996). Ces périodes permettent une économie d'énergie substantielle (Studier et Wilson, 1970; Genoud *et al.*, 1990; Bonaccorso *et al.*, 1992; Genoud, 1993; Coburn et Geiser, 1998; Soriano *et al.*, 2002; Kelm et Helversen, 2007).

Très souvent dans ces études, un certain nombre d'individus demeurent normothermiques alors que d'autres entrent en torpeur. La condition de ces individus, c'est-à-dire l'état de santé et la quantité de réserves disponibles, est probablement le facteur qui détermine l'entrée ou non en torpeur.

La plupart des études sur la torpeur des espèces tropicales sont faites en captivité, sur des individus dont la mobilité est réduite. Des résultats différents, obtenus pour les mêmes espèces, laissent croire que les aptitudes de thermorégulation sont particulièrement influencées par les conditions de captivité, la période de l'année et la condition



nutritionnelle des individus eux-mêmes (Audet et Thomas, 1997 ; Geiser *et al.*, 2000). Ainsi, on ne sait pas si cette stratégie est utilisée régulièrement par les individus en liberté.

Pour les espèces frugivores, l'hypothermie facultative pourrait être une façon de réduire les dépenses énergétiques face à certaines fluctuations dans l'acquisition de nourriture. Les variations saisonnières dans la production de fruits en milieu tropical, de fortes pluies pendant de longues périodes, l'intensité de l'éclairage pendant les périodes de pleine lune sont des facteurs pouvant potentiellement limiter leur quête de nourriture. Une quête peu fructueuse pendant la nuit pourrait forcer ces espèces à diminuer les coûts énergétiques de la thermorégulation durant la journée suivante. On ignore cependant s'il s'agit d'une stratégie de dernier recours ou d'une stratégie utilisée couramment (Audet et Thomas, 1997).

Dans cette étude, nous allons nous intéresser aux stratégies que peuvent utiliser deux chauves-souris frugivores face à des contraintes temporelles dans l'acquisition de nourriture et aux implications des variations de photopériodes sur leur rythme d'activités.

## CHAPITRE I

### INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LES ACTIVITÉS CIRCADIENNES EN CAPTIVITÉ DE DEUX ESPÈCES DE CHAUVES-SOURIS TROPICALES (PHYLLOSTOMIDAE).

#### 1.1. Introduction de l'article

Les chauves-souris sont essentiellement nocturnes. Par contre, le moment d'émergence de leur gîte en début de nuit varie d'une espèce à l'autre. Certaines espèces sortent plus tôt au crépuscule et sont donc exposées à une plus grande lumière que celles qui sortent plus tard. Différentes hypothèses ont été formulées pour tenter de comprendre ces variations interspécifiques. Elles semblent dues principalement à la diète, aux besoins énergétiques et la nécessité d'éviter les prédateurs (Erkert, 1978; Erkert, 1982; Fenton *et al.*, 1994; Gannon et Willig, 1997; Jones et Rydell, 1994; Rydell et Speakman, 1995; Speakman, 1991). Dans ce dernier cas, les espèces plus grandes et plus rapides seraient moins susceptibles à la prédation et semblent sortir plus tôt (Jones et Rydell, 1994; Speakman, 1991). L'activité de certaines espèces d'insectes est à son maximum au coucher du soleil. Les espèces insectivores qui en dépendent ont tendance à quitter plus tôt de façon à profiter de ce pic d'activité. Les insectivores qui dépendent plutôt de papillons de nuit sortent plus tard (Jones et Rydell, 1994; Rydell *et al.*, 1996). Les espèces frugivores et nectarivores sont moins dépendantes à cet égard, d'un pic de disponibilité de nourriture et émergent relativement plus tard (Jones et Rydell, 1994).

Il existe également des variations intraspécifiques qui dépendent de l'âge, des besoins énergétiques et de la taille de la colonie (Duvergé *et al.*, 2000; Fenton *et al.*, 1994; Kunz et Anthony, 1996; Lee et McCracken, 2001). Il existe également des différences quant à la courbe d'activité durant la nuit. Les insectivores présentent généralement une activité bimodale tandis que l'activité est plus continue dans le cas des frugivores (Erkert, 1982).

La synchronisation de l'émergence se fait avec la diminution de l'intensité lumineuse qui dépend essentiellement du coucher du soleil, mais qui peut varier en fonction du couvert nuageux (Erkert, 1978; Erkert, 1982; Kunz et Anthony, 1996). À des latitudes plus élevées, la durée de la nuit et celle du crépuscule varie de façon plus importante avec les saisons qu'à des latitudes plus faibles. Relativement au coucher du soleil, l'émergence des espèces tropicales se fait plus tôt que pour les espèces tempérées (Erkert et Kracht, 1978; Jones et Rydell, 1994). Il y a de plus grandes variations dans le moment d'émergence pour les espèces qui occupent les latitudes plus élevées que pour les espèces plus tropicales (Erkert, 1978; Welbergen, 2008).

Plusieurs espèces montrent également une certaine inhibition face à la lumière de la lune. Lors des nuits de pleine lune, elles réduisent leurs activités en dehors du gîte et par le fait même, les périodes de quête de nourriture (Flores-Crespo *et al.*, 1972; Heithaus *et al.*, 1974; Morrison, 1978; Erkert, 1982; Fleming et Heithaus, 1986; Gannon et Willig, 1997; Korine *et al.*, 2000; Singaravelan et Marimuthu, 2002 ; Börk, 2006; Thies *et al.*, 2006). Ce comportement semble relié aux plus grandes possibilités de devenir la proie de prédateurs nocturnes qui s'orientent visuellement.

Les stratégies de quête de nourriture varient en fonction de l'état énergétique des individus (Stephens, 1981). Les individus présentant un bilan énergétique positif seraient

moins enclins à prendre des risques (par exemple, en choisissant une source de nourriture constante plutôt que variable) que ceux présentant un bilan négatif (Stephens, 1981; Kacelnik et Bateson, 1996; Bateson, 2002).

## 1.2. But de l'étude

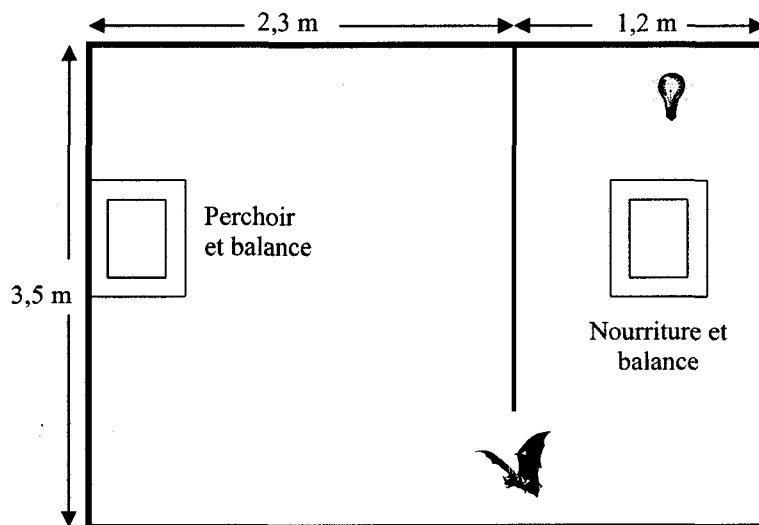
Dans le contexte de la recherche sur les stratégies énergétiques des chauves-souris frugivores face à des contraintes temporelles quant à l'acquisition de nourriture, nous voulions d'abord tester l'effet des modifications de la photopériode sur les activités circadiennes de deux espèces de chauves-souris tropicales. Plus spécifiquement, nous voulions vérifier si une réduction de la période nocturne aurait des répercussions sur la période et la durée de l'alimentation de même que sur la durée de l'activité totale. Nous faisons également l'hypothèse que la lumière pouvait être utilisée comme facteur synchronisateur (Zeitgeber) et inhibiteur permettant de contrôler l'accès à la nourriture lors des différents traitements utilisés. On s'attendait à ce que les espèces frugivores comme *C. perspicillata* ou nectarivores-frugivores comme *G. soricina* synchronisent leurs activités en fonction de la photopériode et également qu'elles soient inhibées par la lumière, ce qui devait permettre de contrôler l'accès à la nourriture simplement en faisant varier l'éclairage sur le poste d'alimentation. Par contre, on pouvait s'attendre à ce que les stratégies soient modifiées lorsque l'équilibre énergétique des individus serait menacé.

### 1.3. Matériel et méthodes

Les manipulations ont eu lieu en captivité au Biodôme de Montréal. On y compte environ 150 *C. perspicillata* et 225 *G. soricina* installées dans deux grottes distinctes et fermées d'un côté par une vitre permettant au public de les observer. Les chauves-souris peuvent sortir de la grotte pour aller dans un local adjacent, retiré de la vue du public, où la nourriture y est disposée. Cette dernière section est éclairée de façon plus intense pendant 2,5 heures, suivie d'une période de pénombre de 15 heures et de noirceur presque totale de 6,5 heures.

#### 1.3.1. Protocole pour *C. perspicillata*

Dans un premier temps, 25 individus de *C. perspicillata* ont été capturés dans la grotte et placés ensemble dans un local où ils pouvaient voler librement. La photopériode initiale a été graduellement modifiée sur 5 jours, de façon à amener les chauves-souris à un cycle de 12 heures de noirceur (de 18h00 à 06h00) et 12 heures de clarté (06h00 à 18h00). Deux pièces ont été aménagées pour l'expérimentation (figure 1).



**Figure 1.** Plan d'une des pièces servant à l'expérimentation.

Chaque pièce était identique et attenante et mesurait 2,5 m X 3,5 m, permettant à l'animal de voler librement. Elles étaient partiellement séparées par une cloison en deux parties inégales. Dans la plus petite section, un support servait à la présentation de la nourriture. Ce support était placé sur une balance électronique (modèle N1D110,  $\pm 0,1$  g Ohaus Corporation, Suisse) reliée à un ordinateur de poche (Ipaq). Cette section était également munie d'un éclairage programmable (figure 2). L'autre section était munie d'un perchoir, placé également sur une balance reliée à un ordinateur (figure 3). L'ensemble du local était tapissé de feuilles plastifiées, empêchant la chauve-souris de se percher ailleurs que sur le perchoir ou le support de nourriture. Ayant deux pièces de ce type cela permettait de traiter deux individus simultanément. Il avait également l'avantage de simuler, à plus petite échelle, l'environnement de la grotte. Il y avait donc une dépense d'énergie, associée au vol, pour atteindre la nourriture.

L'acquisition des données se faisait à raison de 5 données par seconde. À chaque fois la masse ( $\pm 0,1$  g) ainsi que l'heure (hh:mm:ss) étaient enregistrées. Les données étaient transférées quotidiennement à un ordinateur portable et filtrées de façon à éliminer les données répétitives.

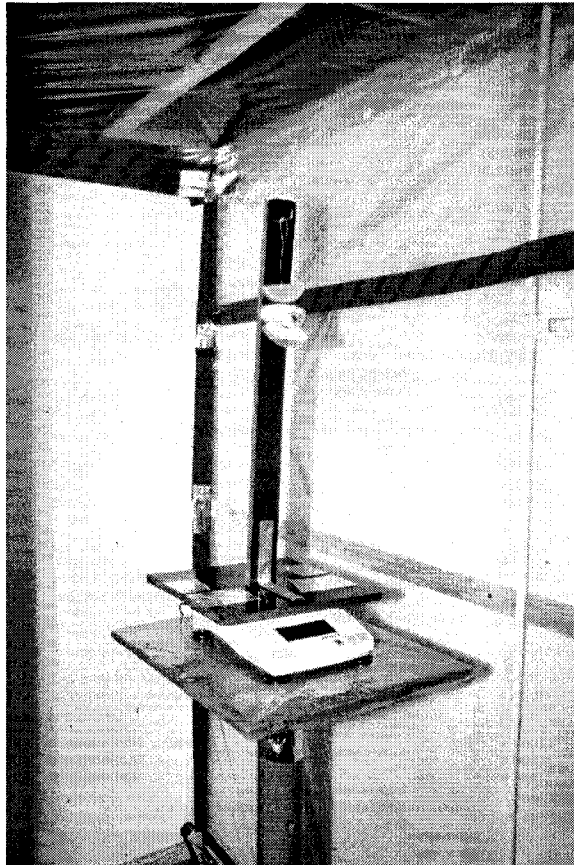
Après la resynchronisation, chaque individu testé a d'abord été soumis à 3 jours d'acclimatation à cet environnement à une photopériode de 12N/12J. Pour les jours suivants, la photopériode a été réduite de 2 heures tous les trois jours jusqu'à une photopériode de 4N/20J. Cette réduction se faisait en allumant la lumière de la section nourriture du local, respectivement à 06h00 pour la photopériode de 12N/12J puis à

04h00, 02h00, 0h00 et 22h00 pour les quatre autres, réduisant ainsi les nuits par la fin. La longueur de nuit disponible pour s'alimenter passait donc de 12, 10, 8, 6 et finalement 4 heures. La nourriture consistait en un morceau de banane mûre (50 à 100 g) renouvelé quotidiennement et installé sur le poste d'alimentation vers 16h00 soit environ 2 heures avant le début de la nuit.

### 1.3.2. Protocole pour *G. soricina*

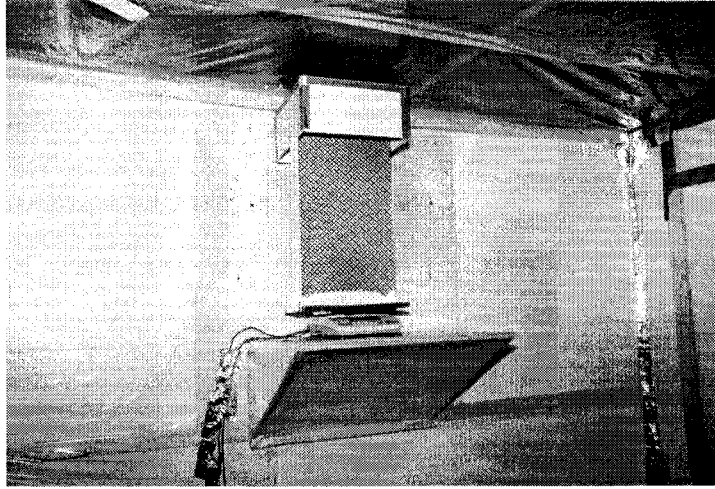
À partir des résultats obtenus avec *C. perspicillata* nous avons modifié le protocole afin de tenter de réduire le temps de resynchronisation pour *G. soricina*. Nous avons également décidé d'éliminer le contrôle 12N/12J étant donné que pour presque tous les paramètres mesurés, il n'y avait aucune différence significative entre le contrôle et la photopériode 10N/14J pour *C. perspicillata* (voir chapitre 2). Trois individus ont été amenés en 3 jours à une photopériode de 10N/14J et maintenus à cette photopériode pour 3 autres jours. Nous nous attendions à une resynchronisation vers la fin de cette période (après 6 jours) car malgré le rythme circadien relativement fixe de cette espèce, le prolongement de la période éclairée (« delay shift ») entraîne habituellement une resynchronisation plus rapide que son raccourcissement (« advance shift ») (Erkert, 1982). Nous avons poursuivi après ces 6 jours avec une première journée à 8N/16J. Devant le manque de synchronisation et surtout l'absence d'inhibition par la lumière pour ces 3 individus (voir les résultats), nous avons modifié le protocole à nouveau. Pour les suivants (n = 8), la nuit commençait à 09h00 et se terminait respectivement à 19h00, 17h00, 15h00 et 13h00 pour des photopériodes de 10N/14J, 08N/16J, 06N/18J et

04N/20J à raison de 3 jours successifs pour chacune. De plus, puisque la présence de lumière dans l'aire d'alimentation n'empêchait aucunement la prise de nourriture, celle-ci était enlevée à la fin de la période nocturne.



**Figure 2.** Aire d'alimentation





**Figure 3.** Aire de repos, montrant le perchoir installé sur la balance.

### 1.3.3. Analyses statistiques

La distribution normale des données (durée des périodes d'alimentation, nombre de vols) a été vérifiée par des tests de Shapiro-Wilk et la racine carrée utilisée lorsque la distribution n'était pas normale. Des analyses de variance à mesures répétées ont été utilisées pour comparer les effets des différentes photopériodes sur les variables mentionnées suivies de test de Tukey posthoc, lorsque les différences étaient significatives (Zar, 1999). Les données présentées sont les moyennes  $\pm$  écart-type. Toutes les analyses ont été faites avec le logiciel R ver 2.7.1 (R Development Core Team, 2008).

## 1.4. Résultats

### 1.4.1. Pour *C. perspicillata*

À cause de problèmes techniques reliés au matériel informatique, le nombre d'individus soumis aux traitements pour lesquels suffisamment de données ont été recueillies est le suivant : 21 pour 12N/12J, 10N/14J et 08N/16J ; 19 pour 06N/18J et 11 pour 04N/20J.

#### 1.4.1.1. Effets de la lumière

La présence de lumière dans l'aire d'alimentation a eu un effet à la fois synchronisateur et inhibiteur sur la quête de nourriture chez *C. perspicillata*. Malgré la présence de nourriture au poste d'alimentation avant la tombée de la nuit, aucun individu n'est allé se nourrir avant la fermeture des lumières, et ce, pour toutes les photopériodes. Typiquement, la quête de nourriture commence dans les minutes qui suivent la fermeture des lumières. Au moment où les lumières se rallument, les chauves-souris cessent généralement de s'alimenter et retournent dans l'autre section, sur leur perchoir. La figure 4 montre un exemple type de l'activité d'alimentation enregistrée par la balance de nourriture pour deux photopériodes successives chez un même individu, au moment de la transition entre la photopériode de 10N/14J et celle de 08N/16J.

Plusieurs individus n'ont pas été totalement inhibés par la présence de lumière et sont retournés se nourrir en début de période de clarté. Pour la période contrôle et les quatre traitements le nombre d'individus se nourrissant de jour est respectivement de 4/21, 3/21, 9/21, 15/19 et 10/11. Les visites y étaient cependant plus rapides et les repas de plus faible masse (voir chapitre 2).

#### 1.4.1.2. Durée de l'alimentation

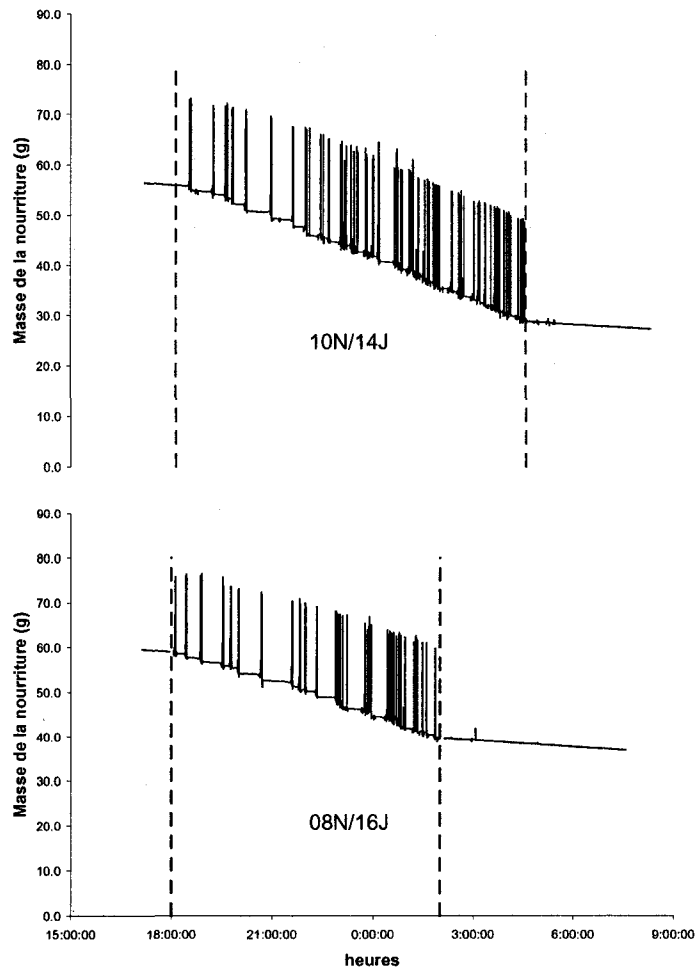
La durée totale de la période d'alimentation (soit le temps entre la première présence sur le perchoir supportant la nourriture après la fermeture des lumières et la dernière visite avant le repos sur le perchoir, incluant les incursions de jour) varie de façon significative entre les photopériodes ( $F_{4,20} = 37,58; p < 0,0001$ ; tableau 1). Elle est de  $11,01 \pm 0,89$  h pour le contrôle et diminue de façon significative par la suite pour les deux photopériodes suivantes, passant respectivement à  $9,57 \pm 0,53$  h (10N/14J) et  $8,22 \pm 0,91$  h (08N/16J). Elle ne diffère plus par la suite entre cette dernière période et les deux suivantes (tests de Tukey, comparaisons posthoc,  $p > 0,05$ ) étant de  $7,66 \pm 1,63$  h (06N/18J) et  $8,41 \pm 1,89$  h (04N/20J).

#### 1.4.1.3. Activité de vols

Le nombre de vols a été comptabilisé comme le nombre de départs du perchoir. Le tableau 1 présente le nombre de vols par heure pour les périodes de nuit et de jour. Le nombre de vols varie beaucoup entre les individus. De nuit, il va en augmentant avec les changements de photopériodes, passant de  $10,8 \pm 4,2$  vols·h<sup>-1</sup> à plus du double pour 06N/18J ( $23,8 \pm 16,7$  vols·h<sup>-1</sup>) et redescendre par la suite (tableau 1). Par contre, seules les périodes 08N/16J et 06N/18J présentent une différence significative avec la période contrôle 12N/12J. De jour, il demeure relativement faible (1 à 3 vols·h<sup>-1</sup>) pour le contrôle et les deux photopériodes suivantes et augmente de façon significative par la suite pour atteindre 6 à 7 vols·h<sup>-1</sup> pour les périodes 06N/18J et 04N/20J.

**Tableau 1.** Période d'alimentation et activités de vols chez *C. perspicillata* et *G. soricina* soumis à différentes photopériodes. Durées moyennes de la période d'alimentation et nombre total moyen de vols ( $\pm$  écart-type) chez *C. perspicillata* soumis à 5 photopériodes différentes et durée d'activité et nombre de vols pour *G. soricina* soumis à 4 photopériodes. Les valeurs de *F* et *p* résultent d'ANOVA à mesures répétées. Pour *G. soricina* la nourriture était enlevée à la fin de la période nocturne. Des exposants différents sur une même ligne indiquent une différence significative (tests de Tukey post-hoc;  $p < 0,05$ ).

	12N/12J	10N/14J	08N/16J	06N/18J	04N/20J	<i>F</i>	<i>p</i>
<b><i>C. perspicillata</i></b>	(n = 21)	(n = 21)	(n = 21)	(n = 19)	(n = 11)		
Période d'alimentation (h)	11,01 <sup>a</sup> ± 0,89	9,57 <sup>b</sup> ± 0,53	8,22 <sup>c</sup> ± 0,91	7,66 <sup>c</sup> ± 1,63	8,41 <sup>c</sup> ± 1,89	37,58	< 0,0001
vols de nuit (n·h <sup>-1</sup> )	10,8 <sup>a</sup> ± 4,2	15,5 <sup>ab</sup> ± 8,8	22,3 <sup>b</sup> ± 19,0	23,8 <sup>b</sup> ± 16,7	18,1 <sup>ab</sup> ± 14,8	3,70	0,018
vols de jour (n·h <sup>-1</sup> )	0,9 <sup>a</sup> ± 1,5	1,1 <sup>a</sup> ± 1,1	3,0 <sup>a</sup> ± 3,5	6,5 <sup>b</sup> ± 7,1	7,3 <sup>b</sup> ± 8,8	16,36	< 0,001
n vols total	145 <sup>a</sup> ± 70	173 <sup>a</sup> ± 82	249 <sup>ab</sup> ± 169	347 <sup>b</sup> ± 237	272 <sup>ab</sup> ± 261	6,90	< 0,001
<b><i>G. soricina</i></b>		(n = 8)	(n = 8)	(n = 8)	(n = 8)		
Période d'alimentation (h)		9,50 <sup>a</sup> ± 0,52	7,78 <sup>b</sup> ± 0,25	5,81 <sup>c</sup> ± 0,06	3,92 <sup>d</sup> ± 0,02	531,45	< 0,0001
activité jour (h)		4,02 ± 2,77	4,03 ± 1,70	5,73 ± 2,93	7,37 ± 3,60	3,04	0,05
activité totale (h)		13,52 ± 2,79	11,81 ± 1,88	11,54 ± 2,92	11,29 ± 3,61	1,17	0,35
vols de nuit (n·h <sup>-1</sup> )		19,1 <sup>a</sup> ± 10,2	24,4 <sup>ab</sup> ± 18,0	31,2 <sup>bc</sup> ± 17,7	38,2 <sup>c</sup> ± 13,1	14,72	< 0,001
vols de jour (n·h <sup>-1</sup> )		12,4 ± 4,5	10,7 ± 9,0	14,2 ± 11,2	17,7 ± 13,1	1,96	0,15



**Figure 4.** Exemple type de l'activité d'alimentation en fonction de la photopériode chez *C. perspicillata*. Transition entre 10N/14J et 08N/16J. La période de noirceur se situe entre les pointillés. Les données sont celles de la variation de masse indiquée par la balance lorsque l'individu s'y accroche. Les pics correspondent à la présence de la chauve-souris sur la nourriture.

## 1.4.2. Pour *G. soricina*

### 1.4.2.1. Effets de la lumière.

Aucun des 3 premiers individus testés n'a semblé se synchroniser avec la lumière pour le début de la prise de nourriture ni n'a cessé celle-ci au moment où les lumières s'allumaient, et ce, pour les deux traitements utilisés (10N/14J et 08N/16J). La figure 5 donne un exemple de l'activité d'alimentation (pour un individu) en fonction du temps lors de la transition 10N/14J à 08N/16J. La quête de nourriture a été indépendante de la photopériode imposée pendant les 7 jours testés.

Il en fut autrement pour les 8 individus dont la nuit a commencé à 09h00 et la nourriture enlevée à la fin de la nuit. Le début de la quête de nourriture a été synchronisé avec la fermeture des lumières, dès les premiers essais. Les chauves-souris étaient actives et s'alimentaient durant les périodes de noirceur, alors que la nourriture était disponible et continuaient d'être actives pour un certain temps par la suite malgré l'ouverture des lumières.

### 1.4.2.2. Durée de l'alimentation

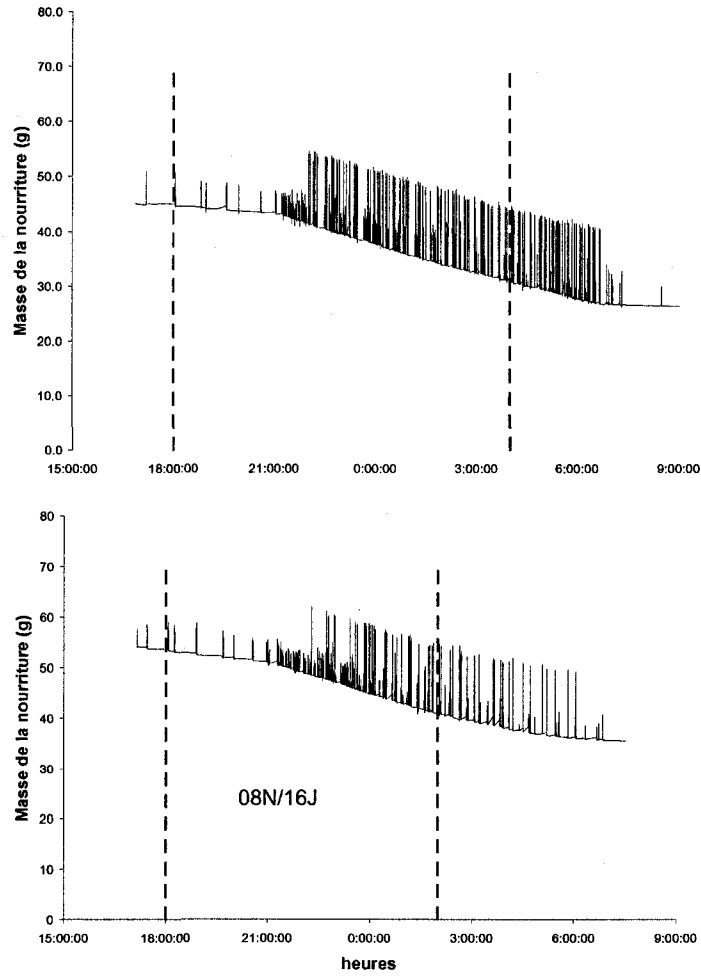
La durée de l'alimentation s'étalait sur pratiquement toute la période pendant laquelle la nourriture était disponible. Elle était donc réduite de deux heures à chaque changement de photopériode. Le tableau 1 présente les résultats moyens pour les 8 individus.

### 1.4.2.3. Activité de vols

Après l'ouverture des lumières, les chauves-souris demeuraient actives pendant environ 4 heures pour les deux premières photopériodes, puis autour de 6 et 7 heures pour les deux

dernières périodes (tableau 1). Ces différences entre les moyennes pour les 4 photopériodes ne sont pas significatives ( $F_{3,7} = 3,04$ ;  $p = 0,05$ ). En faisant la moyenne de l'activité totale, on constate que *G. soricina* demeure active une douzaine d'heures par jour, peu importe la photopériode imposée ou la disponibilité de nourriture ( $F_{3,7} = 1,17$ ;  $p = 0,35$ ).

Le nombre de vols de nuit augmente de façon significative à partir de la période 06N/18J ( $F_{3,7} = 14,72$ ;  $P < 0,001$ ), passant de 19 vols·h<sup>-1</sup> pour la période de 10N/14J à 31 vols·h<sup>-1</sup> et finalement à 38 vols·h<sup>-1</sup> pour la période de 04N/20J soit le double de la période initiale. Les moyennes du nombre de vols durant le jour, où la nourriture n'est pas disponible, ne présentent pas de différences significatives ( $F_{3,7} = 1,96$ ;  $P = 0,15$ ) et se maintiennent entre 10 et 18 vols·h<sup>-1</sup>.



**Figure 5.** Exemple type de l'activité d'alimentation en fonction de la photopériode chez *G. soricina*. Transition entre 10N/14J et 08N/16J. La période de noirceur se situe entre les pointillés. Les données sont celles de la variation de masse indiquée par la balance, les pics correspondent au moment où l'individu s'accroche brièvement à la nourriture.



## Discussion

Les deux espèces étudiées ici ont une distribution principalement tropicale. À ces faibles latitudes, la photopériode change peu avec les saisons. Leur distribution géographique s'étend toutefois jusqu'à des latitudes d'environ 25° Nord et 30° Sud (Alvarez *et al.*, 1991; Cloutier et Thomas, 1992). À 30° Sud, les nuits les plus courtes au moment du solstice seront d'environ 10 heures (CNRC-Canada, 2008). Les photopériodes de 08N/16J, 06N/18J et 04N/20J que nous avons utilisées ne se rencontrent pas dans leur habitat et servaient à tester leur effet sur les cycles circadiens. Les conditions de captivité au Biodôme sont identiques pour les deux espèces :  $T_a$ , photopériode, type de grotte et bien sûr, absence de prédateurs. Les différences de réactions à la lumière que nous avons constatées ne peuvent donc s'expliquer par des distributions géographiques différentes à l'origine ou à une adaptation à des conditions de captivité différentes. On s'attend, en général, à constater une plus grande plasticité dans les rythmes circadiens chez les espèces insectivores et une plus grande rigidité chez les frugivores (Erkert et Kracht, 1978). Pour *C. perspicillata*, une espèce frugivore, la synchronisation avec les nouvelles photopériodes s'est faite sur 5 jours, sans présenter de déphasage. Lors des traitements 12N/12J et 10N/14J, seuls quelques individus et ce, de façon limitée, sont allés se nourrir durant la période éclairée. La présence de lumière sur l'aire d'alimentation a donc eu un effet inhibiteur important chez cette espèce sur la quête de nourriture. Cette quête se synchronise avec la période nocturne et diminue jusqu'à la photopériode 08N/16J où elle demeure stable par la suite et déborde alors sur la période éclairée. Le rythme d'activité nocturne augmente également à mesure que les nuits raccourcissent et est lié à l'augmentation de la prise de nourriture (plus de détails au chapitre 2). Toutefois, cette

augmentation ne semble pas suffisante et à mesure que les nuits raccourcissent, les chauves-souris doivent faire un choix entre cesser de se nourrir et risquer de présenter un déficit énergétique ou vaincre l'inhibition instinctive à la lumière et aller se nourrir « de jour ». C'est ce dernier choix que font 15 individus sur 19 pour la photopériode 06N/18J et 10 sur 11 pour 04N/20J. Les autres ont présenté d'autres stratégies (torpeur et/ou utilisation des réserves adipeuses, voir chapitre 2).

On peut en déduire que lorsqu'elles ne font face à aucun déficit énergétique, et dans les photopériodes habituellement rencontrées, la quête de nourriture chez *C. perspicillata* sera synchronisée avec la période nocturne et que l'intensité lumineuse aura un effet inhibiteur important. Les individus ne seront pas enclins à prendre des risques (« risk averse ») (Stephens, 1981; Bateson et Kacelnik, 1996). Ceci peut également expliquer la diminution de ses activités lors de nuits de pleine lune (Fleming et Heithaus, 1986). Par contre, si la quête de nourriture présente un déficit, les individus seront portés à prendre un risque (« risk prone ») (Stephens, 1981; Bateson et Kacelnik, 1996) et continuer de se nourrir malgré une forte luminosité lunaire ou possiblement poursuivre la quête de nourriture un certain temps à l'aube. Nous verrons dans le chapitre 2 que d'autres stratégies peuvent également être utilisées.

La méthode utilisée pour tenter de synchroniser *G. soricina* était différente, mais après 6 jours on aurait dû s'attendre à une certaine resynchronisation avec la lumière étant donné la méthode utilisée (Erkert, 1982). Ce ne fut pas le cas pour les 3 premiers individus testés. Il est probable qu'une plus longue période aurait été nécessaire. De plus, l'éclairage de l'aire d'alimentation n'a pas ralenti d'aucune façon la prise de nourriture.

Ces individus présentaient un cycle circadien activité/repos d'environ 12h/12h décalé de plus de 2 heures par rapport au début de la nuit imposée. Les chauves-souris ont continué d'aller et venir dans les deux sections du local durant toutes les périodes actives de 12 heures.

Par contre, pour les 8 individus du deuxième groupe (tableau 1), dont la nuit a commencé à 09h00, c'est-à-dire à la même heure que dans leur grotte habituelle, la synchronisation entre le début de cette période et la quête de nourriture fut immédiate. Elles ont également présenté un cycle d'activité/repos voisin de 12h/12h, mais synchronisé avec le début de la nuit imposée. La quête de nourriture se faisait durant pratiquement toute la nuit disponible (10, 8, 6 et 4 heures). Après l'enlèvement de la nourriture, les activités de vol se poursuivaient indépendamment des photopériodes imposées et étaient suivies de 12 heures de repos sur le perchoir.

Il semble y avoir une grande variation dans la plasticité des rythmes circadiens entre les espèces de chauves-souris tropicales. Les espèces insectivores présenteraient des marges plus grandes dans leurs périodes d'activités et se resynchroniseraient rapidement tandis que les espèces frugivores seraient plutôt inflexibles et leur resynchronisation serait lente (Erkert et Kracht, 1978). On peut expliquer cela par les variations des cycles d'activités des proies pour les insectivores. Par contre, il est probablement plus avantageux pour des frugivores-nectarivores d'avoir des rythmes plus constants, les variations dans les disponibilités de nourriture étant moins grandes (Erkert et Kracht, 1978). Notre étude montre une différence importante dans les rythmes circadiens entre *C. perspicillata*, une espèce frugivore et *G. soricina* une frugivore-nectarivore. Nous croyons que cette

différence pourrait être liée au bilan énergétique. Les frugivores-nectarivores comme *G. soricina* ont des besoins énergétiques par gramme de masse corporelle parmi les plus élevés de tous les mammifères (Speakman et Thomas, 2003; Voigt *et al.*, 2006) et sont donc plus sujets à être « sur la marge ». On peut penser que la pression de sélection a favorisé le synchronisme des activités avec un cycle 12/12 et que près de 12 heures d'activités de quête de nourriture, de déplacements entre les gîtes diurnes et les aires d'alimentation, de recherche de nouveaux sites, sont nécessaires pour combler les besoins énergétiques, et ce, indépendamment des variations de luminosité que pourraient présenter des nuits de pleines lunes. Tschapka et Helversen (2007) ont observé une activité de près de 12 heures et des sorties hâtives au crépuscule chez *G. commisarii* une espèce voisine de 9 g. La quête de nectar nécessite un grand nombre de visites à de nombreuses fleurs à chaque nuit, qui n'offrent, en échange de la pollinisation, qu'une faible récompense énergétique (Voigt *et al.*, 2006). Lors des nuits de pleine lune, on peut penser que la réduction des activités de quête de nourriture pourrait entraîner un risque de déficit énergétique. Malgré les risques de prédation, la poursuite des activités pourrait être une des stratégies de compromis, parmi d'autres, utilisée par *G. soricina*. À ce titre, on sait qu'elle peut également utiliser la torpeur (Kelm et Helversen, 2007 ; Rasweiler, 1973; cette étude, voir chapitre 2).

Les besoins énergétiques par g de masse corporelle sont moindres pour *C. perspicillata* (Cloutier et Thomas, 1992). Étant moins « sur la marge », elle peut probablement se permettre de réduire ses activités les soirs de pleine lune. On sait aussi qu'elle peut utiliser la torpeur (Audet et Thomas, 1997 ; cette étude, chapitre 2). Chez *C. castanea*, une espèce de 12 g qui occupe sensiblement le même habitat et a une diète semblable à *C.*

*perspicillata*, il n'y a pas de changement d'activités lors des nuits de pleine lune (Thies *et al.*, 2006). Elle se nourrit particulièrement des fruits de Pipéracées présents dans le sous-bois de forêts en régénération (Fleming, 1991). Les risques de prédatons dans ces milieux fermés seraient moindres que pour les espèces qui se nourrissent en milieu plus ouvert ou plus haut dans la canopée et c'est une espèce plus petite donc énergétiquement plus limitée (Korine *et al.*, 2000; Thies *et al.*, 2006). *C. perspicillata* est une espèce plus grosse (près de 20 g) dont l'habitat comprend également les forêts primaires et, la diète, un certain nombre de fruits de la canopée (Fleming, 1991). La pression de prédation a pu jouer un rôle important dans l'établissement de ses rythmes circadiens qui présentent une plasticité beaucoup plus importante. Elle présente une importante inhibition par la lumière même à une photopériode de 08N/16J qui ne se rencontre pas dans son habitat.

Même si les conditions expérimentales différaient entre les deux espèces testées dans cette étude, nous croyons que les différences présentées dans leurs réactions face à la lumière et dans leur rythme circadien sont intrinsèques et reflètent des adaptations à des styles de vie différents présentant un compromis entre le risque de prédation et le maintien du bilan énergétique.

## CHAPITRE II

### STRATÉGIES ÉNERGÉTIQUES DE DEUX CHAUVES-SOURIS TROPICALES *CAROLLIA PERSPICILLATA* ET *GLOSSOPHAGA SORICINA* (CHIROPTERA : PHYLLOSTOMIDAE) FACE À DES CONTRAINTES TEMPORELLES DANS L'ACQUISITION DE NOURRITURE

#### 2.1. Introduction de l'article

Les petits endothermes ont des dépenses énergétiques très élevées par gramme de  $M_c$  étant donné leur rapport surface/volume très grand et ont, par conséquent, des coûts de thermorégulation élevés (Kleiber, 1961). Ils ont un métabolisme élevé et doivent consommer une grande quantité de nourriture chaque jour. Des contraintes temporelles comme la baisse de la température ambiante, des variations saisonnières dans la disponibilité de nourriture ou une diminution dans le temps disponible pour s'alimenter (mauvais temps, risque de prédation accru) peuvent mettre en péril l'atteinte d'un équilibre énergétique sur une base quotidienne. Différentes stratégies peuvent contrecarrer ces contraintes : migration, diminution des coûts de thermorégulation, utilisation de réserves ou augmentation du taux d'acquisition d'énergie en sont des exemples. Parmi ces stratégies, la torpeur, durant laquelle la température normothermique habituelle de l'ordre de 35 à 40 °C est abaissée à des valeurs entre -3 et 30 °C pour de courtes périodes, est utilisée par un certain nombre d'endothermes pour réduire les coûts de thermorégulation. Cette torpeur a été observée particulièrement lorsque les individus faisaient face à une  $T_a$  relativement basse ou un manque de nourriture (revue par Geiser, 2004). Durant ces périodes, la réduction du taux métabolique était de 5 à 30 % et pouvait

même aller jusqu'à 67 % (Geiser, 2004). Cette hypothermie facultative est connue chez au moins 29 familles dans 11 ordres d'oiseaux et pour les mammifères, chez les Marsupiaux, les Insectivores, les Chiroptères, les Carnivores, les Rongeurs et les Primates (Geiser et Ruf, 1995; McKechnie et Lovegrove, 2002; Dausmann *et al.*, 2005). Même une baisse de moins de 7 °C pourrait produire une économie d'énergie substantielle chez les chauves-souris (Webb *et al.*, 1993). La torpeur n'est pas sans entraîner de conséquences. C'est un compromis entre l'économie d'énergie et la diminution de vigilance et d'autres coûts physiologiques (Choi *et al.*, 1998; Humphries *et al.*, 2003).

Certains petits endothermes ont montré qu'ils étaient capables d'augmenter leur taux d'ingestion de nourriture dans certaines situations. Chez les Oiseaux, de petites espèces vont augmenter leur ingestion lors de l'engraissement avant la migration (Hume et Biebach, 1996; Gannes, 2002) ou lors de restrictions alimentaires (Dykstra et Karasov, 1992; Kelly et Weathers, 2000; Kvist et Lindstrom, 2000; Nicolson *et al.*, 2005) et vont même augmenter leur volume intestinal (Dykstra et Karasov, 1992; Hume et Biebach, 1996; Karasov et Pinshow, 2000; Lee *et al.*, 2002). Chez les Rongeurs, le taux d'ingestion de nourriture peut augmenter jusqu'à cinq à sept fois le BMR durant la gestation et la lactation (Hammond et Diamond, 1992; Hammond et Diamond, 1994; Koteja, 1996; Speakman et McQueenie, 1996). Peu de données sont disponibles sur les chauves-souris (Winter, 1998; Ramirez *et al.*, 2005).

## 2.2. But de l'étude

La chauve-souris frugivore néotropicale *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae) a une  $M_c$  de 16 à 20 g et ingère entre 1,3 et 1,8 fois sa  $M_c$  de fruits quotidiennement (Fleming,

1988; Charles-Dominique, 1991; Delorme et Thomas, 1996). Le temps de transit intestinal est rapide pour les espèces frugivores et est d'environ 20 minutes pour cette espèce (Fleming, 1988 ; Laska, 1990). En utilisant l'équation allométrique de Parra (1978) on peut estimer la capacité totale du tube digestif à environ 1,3 g ( $0,102 \times M_{c(\text{kg})}^{1,08}$ ). Il faudrait entre 18 et 24 repas et donc entre 6 et 8 heures simplement pour ingérer et digérer cette nourriture. Dans son habitat tropical, *C. perspicillata* dispose d'une douzaine d'heures pour la quête et la manipulation de la nourriture, les déplacements du gîte aux aires d'alimentation et la recherche de nouveaux emplacements. On ignore si cette marge disponible est suffisante pour maintenir son bilan énergétique lorsque la pleine lune ou des pluies abondantes viennent restreindre ses activités ou si d'autres stratégies seront alors utilisées. Une autre espèce de Phyllostomidae néotropicale, *Glossophaga soricina* une nectarivore-frugivore de 10 g qui habite le même genre d'habitat, a des besoins énergétiques encore plus élevés. Sa marge de manœuvre pourrait être encore plus mince. En captivité, cette espèce entre en torpeur face à des restrictions dans l'alimentation (Rasweiler, 1973; Kelm et Helversen, 2007).

Plus spécifiquement, cette étude cherche à répondre aux questions suivantes :

Quelles seront les stratégies utilisées par ces deux espèces de chauves-souris frugivores pour maintenir leur bilan énergétique, lorsqu'elles feront face à des contraintes temporelles face à l'acquisition de nourriture? Les stratégies seront-elles différentes pour ces deux espèces de besoins énergétiques et de  $M_c$  différentes? *G. soricina* présentera-t-elle des périodes de torpeur plus fréquentes si elle est soumise à une diète exclusivement



de fruits qui contiennent des sucres plus complexes nécessitant un temps de digestion accru?

Nous faisons l'hypothèse que les stratégies possibles seront les suivantes :

1. augmenter le rythme d'acquisition de nourriture jusqu'à une limite centrale, soit en augmentant la grosseur des repas, leur fréquence ou les deux.
2. utiliser temporairement les réserves adipeuses, ce qui se traduira par une perte de  $M_c$
3. utiliser la torpeur de façon à réduire les coûts de thermorégulation
4. ou une combinaison de ces stratégies

## 2.3. Matériel et méthodes

### 2.3.1. Choix des espèces

#### *Carollia perspicillata*

De la famille des Phyllostomidae, sous-famille des Carollinae, *C. perspicillata* est une frugivore néotropicale de 18,5 g a une distribution géographique qui s'étend du Mexique (Veracruz et Oaxaca) jusqu'au sud de la Bolivie, Paraguay et Brésil, et est également présente à Trinidad, Tobago et Grenade (Cloutier et Thomas, 1992). Elle habite les forêts sèches décidues autant que les forêts humides, mais principalement les forêts secondaires en régénération. Sa nourriture principale est faite de fruits de *Piper spp*, *Solanum spp* et *Cecropia spp*, prélevés dans le sous-bois à faible hauteur et de quelques espèces de la canopée (Fleming, 1991). Grégaire, elle gîte habituellement en groupes de 10 à 100 individus dans des grottes, arbres creux, tunnels et constructions humaines. Les mâles adultes y défendent des sites où se regroupent un mâle adulte, plusieurs femelles et leurs jeunes (Fleming, 1988; Cloutier et Thomas, 1992). Le métabolisme basal et la conductance thermique sont respectivement de 2,11 mL O<sub>2</sub>·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup> et 0,27 mL O<sub>2</sub>·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>·°C (Soriano *et al.*, 2002).

#### *Glossophaga soricina*

Également de la famille des Phyllostomidae, mais de la sous-famille des Glossophaginae, *G. soricina* est une nectarivore-frugivore d'environ 10 g. Sa distribution géographique est semblable à celle de *C. perspicillata* mais est un peu plus étendue au nord et au sud. Elle fréquente une assez grande diversité d'habitats : forêt épineuse, savane et forêt tropicale humide. Elle utilise le même genre de gîte que *C. perspicillata* (Alvarez *et al.*, 1991).

Cette espèce a une diète variée : nectar, pollen, fruits et insectes. Le métabolisme basal et la conductance thermique sont plus élevés que chez *C. perspicillata* et sont respectivement de 2,60 mL O<sub>2</sub>·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup> et 0,40 mL O<sub>2</sub>·g<sup>-1</sup>·h<sup>-1</sup>·°C (Soriano *et al.*, 2002).

### 2.3.2. Locaux expérimentaux

Deux locaux ont été spécifiquement aménagés pour permettre la prise de données de façon automatisée (pour une description détaillée de leur aménagement, voir le chapitre 1). Brièvement, un seul individu à la fois était présent dans chaque local d'expérimentation. Il disposait d'une aire de repos, non éclairée, munie d'un seul endroit pour se percher, relié à une balance électronique (Modèle N1D110, ± 0,1 g Ohaus Corporation, Suisse) elle-même reliée à un ordinateur de poche (Ipaq). Cette section est attenante à une autre section : l'aire d'alimentation. Cette aire comprenait un support permettant d'y suspendre la nourriture, également relié à une balance électronique de même modèle. Elle était munie d'un éclairage programmable. L'acquisition des données se faisait à raison de 5 données par seconde. À chaque fois la masse (± 0,1 g) ainsi que l'heure (hh:mm:ss) étaient enregistrées. Les données étaient transférées quotidiennement à un ordinateur portable et filtrées de façon à éliminer les données répétitives. Ces données des deux balances permettaient d'obtenir la  $M_c$  à chaque fois que les individus revenaient sur leur perchoir ou s'accrochaient à la nourriture. Dans ce dernier cas, les données n'étaient valables que pour *C. perspicillata* car *G. soricina* se nourrissait souvent en faisant du vol sur place ou en s'accrochant pendant une trop courte période pour permettre une lecture stable. Les variations continues de la masse de nourriture permettaient de connaître la masse et la fréquence des repas. La nourriture consistait en

un morceau de banane mûre (50 à 100 g) renouvelé quotidiennement et installé sur le poste d'alimentation. Bien que *G. soricina* soit principalement nectarivore, sa diète au Biodôme comprend également des fruits. Pour la durée de l'expérimentation (12 jours), il n'y avait pas de problèmes de santé anticipés même en n'ayant que des bananes à sa disposition (M. Delorme, communication personnelle).

### 2.3.3. Photopériodes utilisées

Après acclimatation, les photopériodes utilisées ont été les suivantes :

*C. perspicillata* : 3 jours consécutifs à chacune des photopériodes suivantes 12N/12J, 10N/14J, 08N/16J, 06N/18J et 04N/20J. Pour *G. soricina*, nous avons utilisé les mêmes photopériodes sauf 12N/12J.

A chaque changement de photopériode, les nuits étaient raccourcies de deux heures en fin de nuit par l'ouverture automatique des lumières à l'aire d'alimentation. L'aire de repos demeurait toujours dans la pénombre.

### 2.3.4. Mesure de la $T_c$

Pour mesurer la température corporelle ( $T_c$ ), un émetteur (BD-2N, Holohil Systems Ltd.) a été fixé entre les omoplates avec de la colle (Skin-Bond Cement®, Smith and Nephew United Inc., Floride). Le calibrage des émetteurs s'est fait dans l'eau à l'aide d'un thermomètre à mercure ( $\pm 0,1$  °C). La masse de l'émetteur et de la colle n'a pas dépassé 0,6 g, ce qui est inférieur à 5 % de la  $M_c$  tel que suggéré par Aldridge et Brigham (1988). Les données de  $T_c$  ont été recueillies à l'aide d'un récepteur (Lotek, SRX\_400

Receiver/Datalogger) à chaque minute ( $\pm 0,1$  °C). Le local utilisé était adjacent à l'écosystème tropical du Biodôme et y subissait le même contrôle de la température et d'humidité. La  $T_a$  s'est maintenue à  $25,6 \pm 1,6$  °C et l'humidité ambiante à  $68,37 \pm 5,52$  % durant toute la durée de l'expérimentation.

La température de la peau ( $T_p$ ) est une bonne indication de la  $T_c$  chez les chauves-souris de faible masse (Audet et Thomas, 1996; Barclay *et al.*, 1996) du moins à des  $T_a$  assez élevées comme c'est le cas ici (Willis et Brigham, 2003). Pour *C. perspicillata*, la  $T_c$  a été calculée à partir de la  $T_p$  selon l'équation 2 de Audet et Thomas (1996). Pour *G. soricina*, nous avons conservé la  $T_p$ .

#### 2.3.5. Définition de la torpeur

La définition précise de la température à laquelle on considère un individu en torpeur varie beaucoup d'un auteur à l'autre. Barclay *et al.* (2001) ont recensé la littérature à ce sujet. Ils ont noté certaines définitions assez conservatrices. Par exemple, considérer un état de torpeur seulement lorsque la  $T_c$  est égale ou légèrement supérieure à la  $T_a$ . Une telle définition exclurait de la torpeur une  $T_c$  pouvant être significativement différente de la température normothermique. D'autres études ont utilisé une  $T_c$  spécifique en dessous de laquelle ils considèrent les animaux torpides. Une gamme assez large de température a été utilisée : de 26 à 36°C. Ces niveaux ont, dans plusieurs cas, été choisis de façon arbitraire. Barclay *et al.* (2001) suggèrent plutôt de déterminer la  $T_c$  normothermique ( $T_{act}$ ) pour chaque individu (en mesurant, par exemple, la température au moment de la sortie du gîte chez les chauves-souris) et de considérer l'état de torpeur lorsque la  $T_c$  chute sous ce niveau. Dans cette étude, nous avons adapté cette suggestion et déterminé

pour chaque individu la  $T_{act}$  comme étant la  $T_c$  minimale observée durant les phases de repos diurnes des périodes de contrôle 12N/12J pour *C. perspicillata* et la  $T_p$  minimale durant les périodes 10N/14J ou 08N/16J pour *G. soricina* en fonction des données disponibles. Nous avons également comparé cette  $T_{act}$  avec les résultats obtenus en utilisant l'équation (4) suggérée par Willis (2007), pour calculer la température normothermique soit :  $T_{normothermique} = 0,041M_c + 0,040T_a + 31,083$ . Cette comparaison a été faite pour *C. perspicillata*.

Dans la présente étude, toute période de plus de 5 minutes consécutives où la  $T_c$  pour *C. perspicillata* ou la  $T_p$  pour *G. soricina* baissait au-dessous de  $T_{act}$  a été considérée comme le début d'une période de torpeur. On considérait cette période terminée par la suite lorsque se présentait une période de 5 minutes consécutives  $T_c$  ou  $(T_p) > T_{act}$ .

### 2.3.6. Analyses statistiques

La distribution normale des données ( $M_c$ , nourriture ingérée ( $N_i$ ), nombre et masse des repas) a été vérifiée par des tests de Shapiro-Wilk et la racine carrée utilisée lorsqu'elles ne l'étaient pas. Des analyses de variance à mesures répétées ont été utilisées pour comparer les différents paramètres pour les photopériodes suivies de test de Tukey posthoc, lorsque les différences étaient significatives (Zar, 1999). Les données présentées sont les moyennes  $\pm$  l'écart-type. Toutes les analyses ont été faites avec le logiciel R ver 2.7.1 (R Development Core Team, 2008).

## 2.4. Résultats

### 2.4.1. Variation de la masse corporelle ( $M_c$ ) et nourriture ingérée ( $N_i$ )

#### 2.4.1.1. *C. perspicillata*

La moyenne de la  $M_c$  initiale des 21 *C. perspicillata* avant l'expérimentation était de  $16,62 \pm 0,84$  g. Dans le tableau 1, on retrouve les paramètres mesurés selon les différentes photopériodes. La  $M_c$  à la fin de la période est la masse moyenne, à jeun, après chaque photopériode. On constate que, malgré une légère baisse à partir d'une photopériode 08N/16J ( $F_{4,20} = 7,61$ ;  $p < 0,001$ ), la  $M_c$  est maintenue à moins de 0,5 g de la masse initiale. Les variations en cours d'alimentation sont beaucoup plus importantes. La masse maximale atteinte est d'environ 20 g et représente une augmentation de 20% de la masse à jeun. On doit cependant attribuer une partie de cette masse à la réhydratation et au contenu du tube digestif. Cette masse maximale atteinte ne présente pas de différence, peu importe le traitement ( $F_{4,20} = 2,27$ ;  $p = 0,07$ ). Le temps requis pour atteindre cette masse diminue de façon significative entre la période contrôle et les photopériodes subséquentes ( $F_{4,20} = 8,64$ ;  $p < 0,001$ ), passant de plus de 6 heures pour le contrôle à près de 4 heures par la suite. Cette masse maximale est toujours atteinte, en moyenne, durant la période de nuit. La figure 1 montre un exemple type de la variation de la  $M_c$  pour toutes les périodes pour un individu.

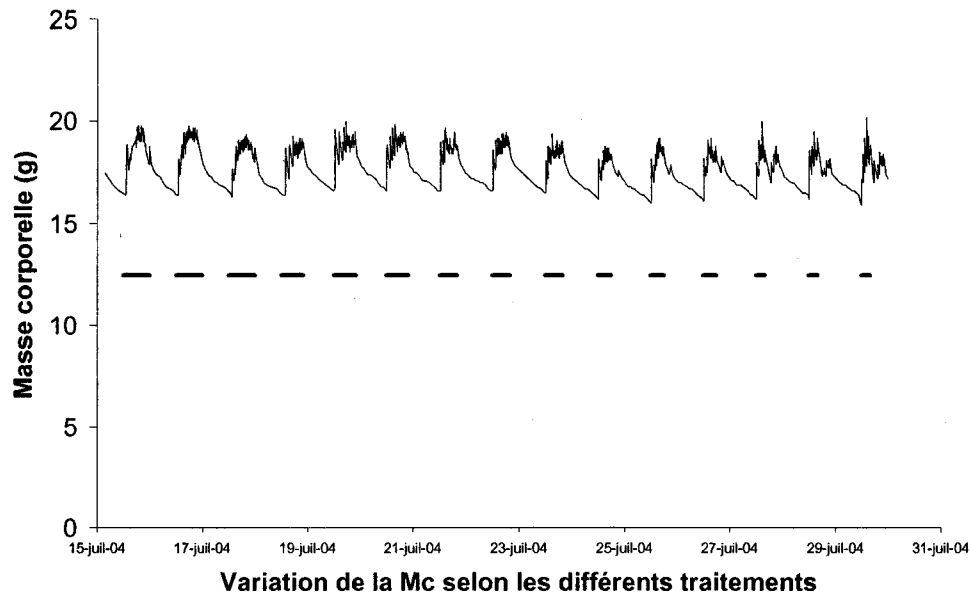
Plusieurs individus n'ont pas été inhibés par la présence de lumière et sont allés se nourrir durant les périodes de clarté. Pour la période contrôle et les quatre traitements le nombre d'individus se nourrissant le jour est respectivement de 4/21, 3/21, 9/21, 15/19 et 10/11.

La quantité de  $N_i$  durant la nuit est semblable pour le contrôle et la période 10N/14J puis diminue de façon significative pour chacune des périodes subséquentes ( $F_{4,20} = 42,19$ ;  $p < 0,001$ ; tableau 1). La masse ingérée durant la nuit à la période la plus courte 04N/20J ne représente plus que 50 % de celle ingérée durant la période contrôle. En tenant compte de l'ensemble des individus, la quantité de  $N_i$  durant le jour demeure faible et non significativement différente pour les trois premiers traitements (moins de 4% de la masse totale ingérée). Elle augmente de façon significative par la suite ( $F_{4,20} = 56,05$ ;  $p < 0,001$ ) et représente respectivement 13 et 37% de la masse totale ingérée pour les périodes 06N/18J et 04N/20J. La quantité *totale* de  $N_i$  pour la période de contrôle est de  $390,26 \pm 74,93 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$  (ce qui représente en moyenne  $18,02 \pm 3,46 \text{ g}$  et donc 1,1 fois la  $M_c$ ) et n'est pas significativement différente de la période 10N/14J. Elle diminue de façon significative par la suite ( $F_{4,20} = 8,61$ ;  $p < 0,001$ ) mais n'est pas significativement différente entre les 3 périodes 08N/16J, 06N/18J et 04N/20J. La moyenne pour ces 3 périodes est de  $336,43 \pm 55,45 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$ . La diminution de  $N_i$  à la dernière période est de près de 20 % par rapport au contrôle. La masse ingérée *par heure* de nuit augmente de façon significative entre le contrôle et les différentes photopériodes ( $F_{4,20} = 34,12$ ;  $p < 0,001$ ). Elle tend à se stabiliser autour de  $2,4 \text{ g}\cdot\text{h}^{-1}$  pour les deux derniers traitements. C'est le nombre de repas par heure qui augmente, passant de 3 pour le contrôle à plus de 4 par la suite ( $F_{4,20} = 10,35$ ;  $p < 0,001$ ), ce qui entraîne l'augmentation de la masse ingérée par heure tandis que la masse des repas demeure semblable autour de 0,6 g ( $F_{4,20} = 2,11$ ;  $p = 0,09$ ). Durant le jour, la lumière semble avoir un certain effet inhibiteur sur la masse des repas. Celle-ci demeure en moyenne inférieure à 0,3 g, soit 50 % de la masse des repas de nuit.



**Tableau 1.** Variation de la masse corporelle ( $M_c$ ), de la nourriture ingérée ( $N_i$ ) par masse corporelle, du nombre et de la masse des repas chez *C. perspicillata* soumis à 5 photopériodes différentes. Valeurs moyennes  $\pm$  écart-type. Les valeurs de  $F$  et de  $P$  sont tirées des ANOVA à mesures répétées. Des lettres différentes en exposant indiquent des différences significatives ( $P < 0,05$ ) entre les photopériodes pour un même paramètre suite à des tests HSD de Tukey post analyse. Le nombre d'individus était de 21 pour le contrôle (12N/12J), 10N/14J et 08N/16J, de 19 pour 06N/18J et de 11 pour 04N/20J, à moins d'indication contraire entre parenthèses.

Paramètres	contrôle 12N/12J	10N/14J	08N/16J	06N/18J	04N/20J	F	P
$M_c$ à jeun en fin de période de jour (g)	16,67 <sup>a</sup> $\pm$ 0,91	16,54 <sup>a</sup> $\pm$ 0,90	16,28 <sup>b</sup> $\pm$ 0,80	16,42 <sup>ab</sup> $\pm$ 0,83	16,22 <sup>b</sup> $\pm$ 0,80	7,61	<0,001
$M_c$ max atteinte (g)	20,11 $\pm$ 1,02	20,11 $\pm$ 1,22	20,12 $\pm$ 1,34	20,10 $\pm$ 1,22	19,75 $\pm$ 1,14	2,27	0,07
Temps requis pour atteindre $M_c$ max (h)	6,37 <sup>a</sup> $\pm$ 2,64	4,76 <sup>b</sup> $\pm$ 1,96	4,44 <sup>b</sup> $\pm$ 1,78	3,68 <sup>b</sup> $\pm$ 1,38	3,52 <sup>b</sup> $\pm$ 1,63	8,64	<0,001
$N_i$ de nuit (g·kg <sup>-0,75</sup> ·d <sup>-1</sup> )	387,76 <sup>a</sup> $\pm$ 76,66	381,02 <sup>a</sup> $\pm$ 77,06	335,88 <sup>b</sup> $\pm$ 63,87	291,02 <sup>c</sup> $\pm$ 52,66	197,67 <sup>d</sup> $\pm$ 29,91	42,19	<0,001
$N_i$ de jour (g·kg <sup>-0,75</sup> ·d <sup>-1</sup> )	2,50 <sup>a</sup> $\pm$ 5,45	2,60 <sup>a</sup> $\pm$ 6,76	13,93 <sup>a</sup> $\pm$ 21,08	43,66 <sup>b</sup> $\pm$ 43,47	116,23 <sup>c</sup> $\pm$ 58,80	56,05	<0,001
$N_i$ totale (g·kg <sup>-0,75</sup> ·d <sup>-1</sup> )	390,26 <sup>a</sup> $\pm$ 74,93	383,62 <sup>ab</sup> $\pm$ 74,95	349,82 <sup>bc</sup> $\pm$ 56,37	334,69 <sup>c</sup> $\pm$ 50,83	313,90 <sup>c</sup> $\pm$ 58,54	8,61	<0,001
Taux de $N_i$ nuit (g·h <sup>-1</sup> )	1,64 <sup>a</sup> $\pm$ 0,29	1,88 <sup>b</sup> $\pm$ 0,37	2,02 <sup>b</sup> $\pm$ 0,38	2,32 <sup>c</sup> $\pm$ 0,41	2,47 <sup>c</sup> $\pm$ 0,39	34,12	<0,001
Nb repas·h <sup>-1</sup> nuit	3,06 <sup>a</sup> $\pm$ 1,15	3,68 <sup>b</sup> $\pm$ 1,28	3,95 <sup>b</sup> $\pm$ 1,30	4,18 <sup>b</sup> $\pm$ 1,49	4,36 <sup>b</sup> $\pm$ 1,49	10,35	<0,001
Masse d'un repas (g)	0,58 $\pm$ 0,15	0,56 $\pm$ 0,18	0,55 $\pm$ 0,17	0,62 $\pm$ 0,22	0,63 $\pm$ 0,25	2,11	0,09
nuit	0,29 <sup>a</sup> $\pm$ 0,10 (4)	0,19 <sup>ab</sup> $\pm$ 0,01 (3)	0,24 <sup>ab</sup> $\pm$ 0,11 (9)	0,18 <sup>b</sup> $\pm$ 0,05 (15)	0,20 <sup>ab</sup> $\pm$ 0,06 (10)	4,32	0,01
jour							



**Figure 1.** Variation de la masse corporelle ( $M_c$ ) type chez *C. perspicillata* en fonction des différentes photopériodes. Trois journées consécutives pour chacune des périodes. Les traits indiquent la durée de la nuit dans chaque cas. Durée de l'expérimentation : 15 jours.

#### 2.4.1.2. *G. soricina*

La façon de se nourrir de *G. soricina* est différente de *C. perspicillata*. Ses capacités de faire du vol sur place lui permettent de se nourrir sans s'accrocher au morceau de banane comme le faisait *C. perspicillata*. Également, après avoir quitté le perchoir, il y avait prise de nourriture à plusieurs reprises lors d'un même vol, avant de retourner au perchoir. Il a donc été impossible de suivre les variations de  $M_c$  avec autant de précisions. La moyenne de la  $M_c$  initiale des 8 individus avant l'expérimentation était de  $10,02 \pm 0,63$  g. Le tableau 2 présente les paramètres mesurés. La  $M_c$  à jeun en fin de période ne varie pas de façon significative, sauf pour la photopériode la plus courte ( $F_{3,7} = 7,12$ ;  $p = 0,002$ ) où il y a diminution. Cette diminution est de l'ordre de 4 % de la  $M_c$  initiale.

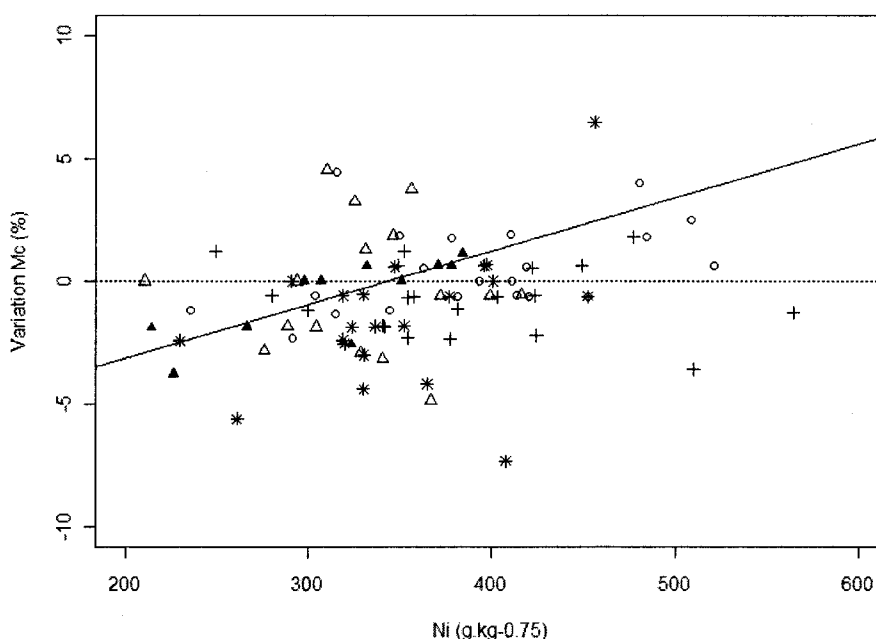
**Tableau 2.** Variation de la masse corporelle ( $M_c$ ), de la nourriture ingérée ( $N_i$ ) par masse corporelle et du taux d'ingestion de nourriture chez *G. soricina* soumis à quatre différentes photopériodes. Valeurs moyennes  $\pm$  écart-type. Les valeurs de  $F$  et de  $P$  sont tirées des ANOVA à mesures répétées. Des lettres différentes en exposant indiquent des différences significatives ( $P < 0,05$ ) entre les photopériodes pour un même paramètre suite à des tests HSD de Tukey post analyse. Le nombre d'individus était de 8 pour chacune des photopériodes.

Paramètres	10J/14N	08J/16N	06J/18N	04J/20N	$F$	$P$
$M_c$ à jeun en fin de période (g)	9,29 <sup>a</sup> $\pm$ 0,52	9,33 <sup>a</sup> $\pm$ 0,61	9,37 <sup>a</sup> $\pm$ 0,72	8,86 <sup>b</sup> $\pm$ 0,56	7,12	0,002
$M_c$ en fin de nuit (g)	11,37 <sup>a</sup> $\pm$ 0,75	11,56 <sup>ab</sup> $\pm$ 0,77	11,84 <sup>b</sup> $\pm$ 0,91	11,46 <sup>a</sup> $\pm$ 0,81	3,19	0,04
$N_i$ (g·kg <sup>-0,75</sup> ·d <sup>-1</sup> )	389,55 <sup>a</sup> $\pm$ 69,97	372,23 <sup>a</sup> $\pm$ 51,93	367,26 <sup>a</sup> $\pm$ 36,81	291,60 <sup>b</sup> $\pm$ 37,78	8,99	< 0,001
$N_i$ (g·h <sup>-1</sup> )	1,24 <sup>a</sup> $\pm$ 0,22	1,45 <sup>a</sup> $\pm$ 0,18	1,93 <sup>b</sup> $\pm$ 0,14	2,30 <sup>c</sup> $\pm$ 0,24	60,18	< 0,0001

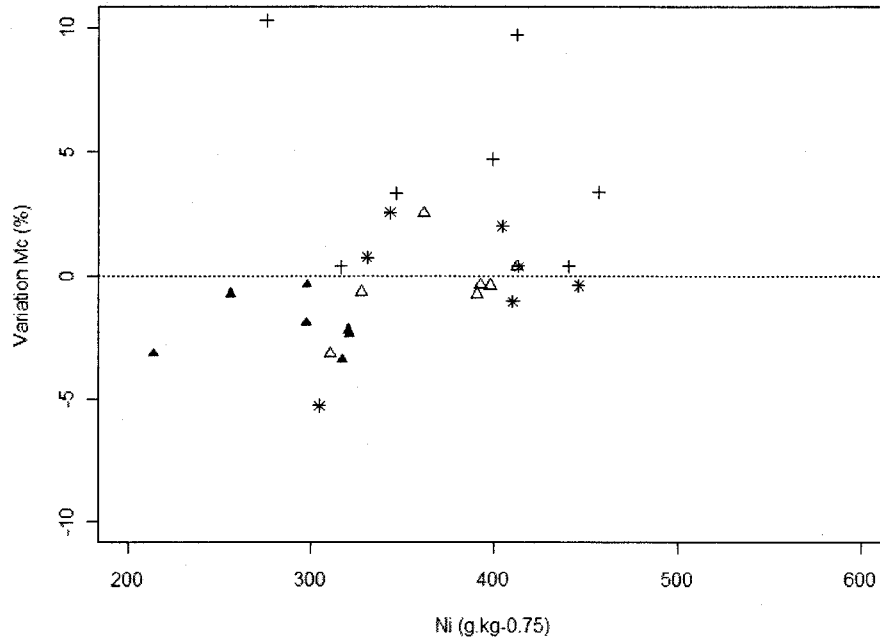
La  $M_c$  en fin de nuit varie de façon significative entre les photopériodes ( $F_{3,7} = 3,19$ ;  $P = 0,04$ ) mais les écarts sont faibles, de moins de 0,5 g. Malgré le fait que, contrairement au protocole utilisé pour *C. perspicillata*, les chauves-souris ne pouvaient se nourrir durant les périodes de jour, elles ont ingéré, en moyenne, la même quantité de nourriture lors des nuits de 10, 8 et 6 heures (tableau 2) soit  $376 \pm 53,09$  g·kg<sup>-0,75</sup>·d<sup>-1</sup>. (C'est environ 12 g, ce qui correspond à 1,2 fois leur  $M_c$ ). Ce ne fut pas le cas pour la nuit de 4 heures alors que la quantité ingérée est de  $291,60 \pm 37,78$  ce qui représente une diminution de 25% par rapport aux périodes précédentes ( $F_{3,7} = 8,99$ ;  $p < 0,001$ ). Le maintien de la quantité ingérée pour les 3 premières périodes s'est fait par une augmentation du taux d'ingestion par heure ( $F_{3,7} = 60,18$ ;  $P < 0,0001$ ) passant de  $1,24 \pm 0,22$  g·h<sup>-1</sup> pour la période de 10 heures à  $1,93 \pm 0,14$  g·h<sup>-1</sup> pour la période de 6 heures. Le taux maximum atteint lors des nuits de 4 heures est de  $2,30 \pm 0,24$  g·h<sup>-1</sup>.

Il n'y a pas de différences significatives entre les deux espèces quant à la  $N_i$  par  $M_c$  lorsqu'on compare chaque traitement. (Tests de t : 10N/14J :  $t = 0,19$ ;  $dl = 27$ ;  $P = 0,85$  ; 08N/16J :  $t = 0,98$ ;  $dl = 27$ ;  $P = 0,34$ ; 06N/18J :  $t = 1,63$ ;  $dl = 25$ ;  $P = 0,12$ ; 04N/20J :  $t = 0,94$ ;  $dl = 17$ ;  $P = 0,36$ )

Les figures 2 et 3 présentent la relation entre le pourcentage de variation de la  $M_c$  avant et après chaque traitement et la  $N_i$  pour *C. perspicillata* et *G. soricina*. On y constate qu'il n'y a pas de relation significative entre les deux paramètres, sauf lors de la photopériode la plus courte (04N/20J) pour *C. perspicillata*.



**Figure 2.** Relation entre le pourcentage de variation de la  $M_c$  et la  $N_i$  par kg chez *C. perspicillata* soumis à différentes photopériodes.  $n = 21$ , sauf pour 06N/18J,  $n = 19$  et 04N/20J,  $n = 11$ . La ligne pointillée indique une variation de la  $M_c$  nulle. La seule relation significative entre les deux paramètres est lors de la photopériode la plus courte. Elle est indiquée par la droite de régression (pente = 0,02;  $r^2 = 0,63$ ;  $dl = 1,9$ ;  $P = 0,003$ ). Symboles : (o) = 12N/12J; (+) = 10N/14J; (\*) = 08N/16J; (Δ) = 06N/18J et (▲) = 04N/20J.



**Figure 3.** Relation entre le pourcentage de variation de la  $M_c$  et la  $N_i$  par kg chez *G. soricina* soumis à différentes photopériodes ( $n = 7$ ). La ligne pointillée indique une variation de la  $M_c$  nulle. Ces données ne montrent pas de corrélation significative entre les deux paramètres. Symboles : (+) = 10N/14J; (\*) = 08N/16J; ( $\Delta$ ) = 06N/18J et ( $\blacktriangle$ ) = 04N/20J.

## 2.4.2. Variation de la température corporelle ( $T_c$ )

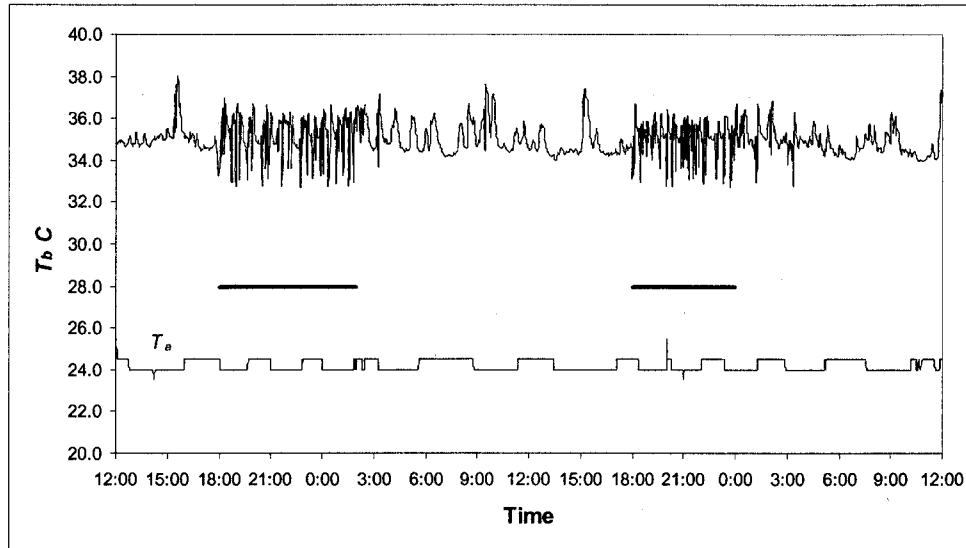
### 2.4.2.1. *C. perspicillata*

Les  $T_c$  moyennes entre les périodes ne changent pas de façon significative de nuit ( $F_{4,16} = 0,39$ ;  $p = 0,818$ ), comme de jour ( $F_{4,16} = 1,94$ ;  $p = 0,127$ ) (tableau 3). Les moyennes générales pour l'ensemble des individus sont de  $36,02 \pm 1,35$  °C de nuit et de  $35,23 \pm 1,07$  °C de jour. Des tests de  $t$  pairés entre la nuit et le jour pour une même période montrent des différences significatives pour le contrôle 12N/12J et toutes les périodes sauf 04N/20J. Dans ce dernier cas cependant, les données n'étaient disponibles que pour quatre individus.

**Tableau 3.** Variation de la température corporelle ( $T_c$ ) chez *C. perspicillata* et de la température de la peau ( $T_p$ ) chez *G. soricina* soumis à quatre différentes photopériodes. Valeurs moyennes  $\pm$  écart-type. Les valeurs de  $F$  et de  $p$  sont tirées des ANOVA à mesures répétées. Des lettres différentes en exposant indiquent des différences significatives ( $p < 0,05$ ) entre les photopériodes pour un même paramètre suite à des tests HSD de Tukey post analyse. La dernière ligne présente les valeurs des tests de  $t$  entre la nuit et le jour (jour inactif pour *G. soricina*) pour les différentes photopériodes.

	contrôle 12N/12J	10N/14J	08N/16J	06N/18J	04N/20J	$F$	$p$
<i>C. perspicillata</i>							
$T_c$ (°C)							
nuit	35,81 $\pm$ 1,01 (15)	36,03 $\pm$ 1,72 (14)	35,98 $\pm$ 1,26 (13)	36,265 $\pm$ 1,34 (11)	36,16 $\pm$ 1,72 (6)	0,39	0,818
jour	35,12 $\pm$ 0,89 (15)	35,17 $\pm$ 1,07 (11)	35,41 $\pm$ 1,17 (13)	35,43 $\pm$ 1,19 (11)	34,71 $\pm$ 1,33 (4)	1,94	0,127
Tests de $t$ pairés nuit vs jour	$t = 4,51$ ; $dl = 14$ ; $P < 0,001$	$t = 6,60$ ; $dl = 10$ ; $P < 0,0001$	$t = 2,67$ ; $dl = 12$ ; $P = 0,020$	$t = 2,32$ ; $dl = 9$ ; $P = 0,046$	$t = 2,36$ ; $dl = 3$ ; $P = 0,10$		
<i>G. soricina</i>							
$T_p$ (°C)							
nuit		35,98 $\pm$ 0,05	36,42 $\pm$ 0,66	36,76 $\pm$ 0,98	37,09 $\pm$ 1,31	2,26	0,13
jour actif		35,57 $\pm$ 0,49	35,96 $\pm$ 0,97	35,92 $\pm$ 1,21	35,76 $\pm$ 1,51	0,26	0,86
jour inactif		34,33 <sup>ab</sup> $\pm$ 0,72	34,96 <sup>a</sup> $\pm$ 0,62	34,60 <sup>a</sup> $\pm$ 1,12	33,14 <sup>b</sup> $\pm$ 1,70	5,60	0,01
Tests de $t$ pairés, nuit vs jour inactif	$t = 3,46$ ; $dl = 1$ ; $P = 0,18$	$t = 4,58$ ; $dl = 14$ ; $p < 0,001$	$t = 10,40$ ; $dl = 7$ ; $p < 0,001$	$t = 14,34$ ; $dl = 5$ ; $p < 0,001$			

Durant la nuit, la  $T_c$  montre des oscillations rapides, reliées aux activités de vols et à la prise de nourriture suivies, durant le jour, par des oscillations plus lentes (figure 4). L'écart  $T_c - T_a$  s'est maintenu en moyenne à  $11,52 \pm 1,61$  °C durant les nuits et à  $10,72 \pm 1,76$  °C durant le jour.



**Figure 4.** Variation typique de la  $T_c$  durant 48 heures chez *C. perspicillata* pendant la transition entre le dernier jour à 08N/16J et le premier à 06N/18J. Les traits noirs représentent les périodes de noirceur.  $T_a$  = température ambiante.

#### 2.4.2.2. Périodes de torpeur

La température normothermique ( $T_{act}$ ) moyenne déterminée par notre méthode était de  $33,41 \pm 1,27$  °C ( $n = 15$ ) tandis que celle calculée à l'aide de l'équation (4) de Willis (2007) est de  $32,71 \pm 0,06$  °C ce qui est légèrement inférieur (tests de  $t$  pairés;  $t = 2,16$ ;  $p = 0,048$ ). Nous ne croyons pas que cette différence moyenne de 0,7 °C ait pu nous faire surestimer les périodes de torpeur de façon importante. Nous estimons que notre

définition de torpeur est préférable pour notre étude, car elle tient compte des légères variations qu'il pouvait y avoir dans la calibration des émetteurs et de possibles variations individuelles indépendantes de la  $M_c$ .

Plus de la moitié des individus (7/13), pour lesquels suffisamment de données sont disponibles, a présenté des périodes de torpeur durant les périodes diurnes. Le tableau 4 présente les durées et leurs étendues de même que les  $T_c$  minimales moyennes pour chacun des traitements. Les durées moyennes tendent à augmenter avec les photopériodes, mais ne présentent pas de différences significatives ( $F_{3,5} = 1,63$ ;  $P = 0,295$ ) à cause de la grande étendue et du faible nombre de données. Pour l'ensemble des traitements, les périodes de torpeur moyennes varient entre 0,58 et 9,65 heures par jour. Deux des cinq individus, qui avaient présenté des périodes de torpeur à 06N/18J, n'ont pas présenté de torpeur pour la période 04N/20J. Dans un des deux cas cependant, l'émetteur venait d'être remplacé. Dû à des problèmes techniques, nous n'avons pas de données pour les trois autres individus.



**Tableau 4.** Périodes de torpeur chez *C. perspicillata* et *G. soricina*. Valeurs moyennes  $\pm$  écart-type de la durée totale, de l'étendue et de la  $T_c$  minimale atteinte lors des périodes de torpeur chez *C. perspicillata* et *G. soricina* soumis à quatre différentes photopériodes. Les valeurs de  $F$  et de  $p$  sont tirées des ANOVA à mesures répétées sauf indication contraire. Des lettres différentes en exposant indiquent des différences significatives ( $p < 0,05$ ) entre les photopériodes pour un même paramètre suite à des tests HSD de Tukey post analyse.

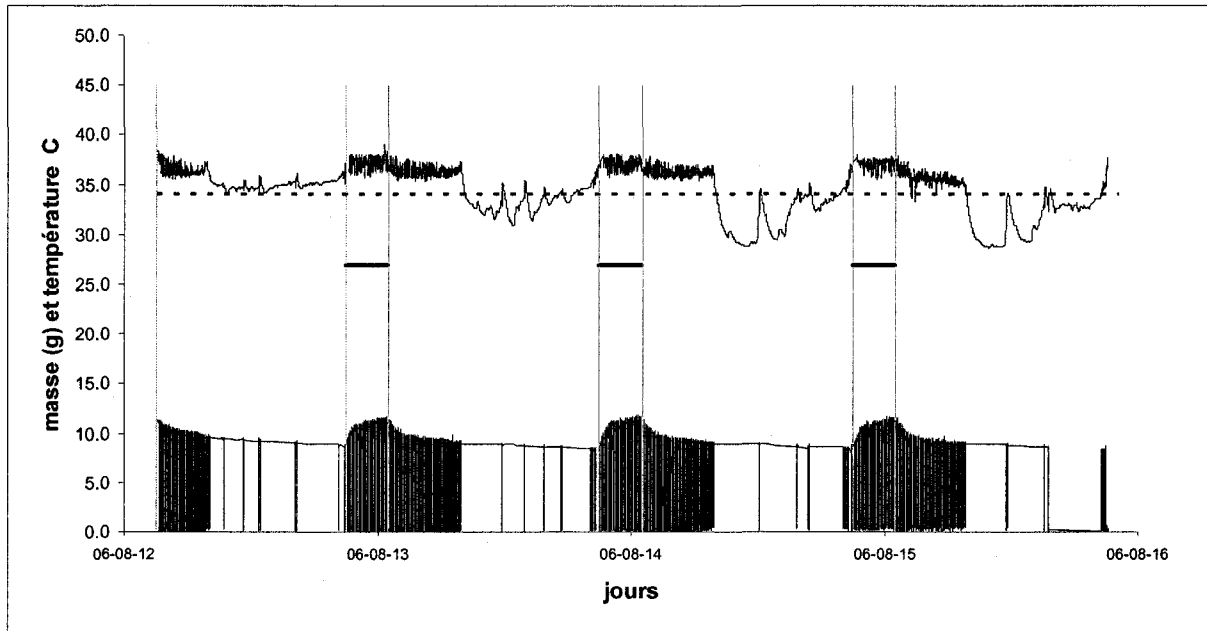
	10N/14J	08N/16J	06N/18J	04N/20J	$F$	$p$
<i>C. perspicillata</i>						
Durée totale (h·d <sup>-1</sup> )	0,67 $\pm$ 0,14 (3)	2,55 $\pm$ 1,27 (5)	4,56 $\pm$ 4,13 (5)	5,68 (1)	1,63	0,295
Étendue (h·d <sup>-1</sup> )	0,58 – 0,83	1,03 – 4,55	0,85 – 9,65			
$T_c$ min (°C)	32,56 <sup>a</sup> $\pm$ 1,67 (3)	33,29 <sup>a</sup> $\pm$ 0,87 (5)	32,87 <sup>a</sup> $\pm$ 0,99 (5)	30,52 <sup>b</sup> (1)	19,37	0,003
<i>Glossophaga</i>						
Durée totale (h·d <sup>-1</sup> )			0,62 (1)	2,56 $\pm$ 1,86 (5)		
Étendue (h·d <sup>-1</sup> )				1,15 – 5,76		
$T_p$ min (°C)			32,48 (1)	31,60 $\pm$ 0,95 (5)	$t = 2,07$ (dl = 4)	0,11

Les moyennes des  $T_c$  minimales varient de façon significative ( $F_{3,5} = 19,37$ ;  $P = 0,003$ ), les différences étant entre la période 04N/20J et les autres. La moyenne générale des périodes 10N/14J, 08N/16J et 06N/18J est de  $32,96 \pm 1,07$  °C. Elle baisse à 30,52 °C pour le seul individu pour lequel des données sont disponibles au traitement 04N/20J. L'écart  $T_{c \text{ min}} - T_a$  pour les périodes de torpeur est en moyenne de  $8,22 \pm 1,65$  °C. Cet écart est de 6,3 °C pour l'individu présentant de la torpeur au traitement 04N/20J.

#### 2.4.2.3. *G. soricina*

Les moyennes ont été calculées pour les valeurs nocturnes et de jour, en tenant compte des périodes actives ou non durant le jour (tableau 3). La période appelée « jour actif » était caractérisée par une poursuite régulière des activités de vol et prenait fin de façon abrupte alors que la chauve-souris retournait sur son perchoir et y demeurait pour le reste de la période éclairée (« jour inactif »). C'est seulement dans cette dernière période que des baisses de  $T_p$  significatives ont été observées, d'où la décision de les traiter à part.

Entre les périodes, les moyennes ne varient pas de façon significative de nuit ( $F_{3,7} = 2,26$ ;  $p = 0,13$ ; moyenne globale :  $36,66 \pm 0,95$  °C), ni de jour lors des périodes actives ( $F_{3,7} = 0,26$ ;  $p = 0,86$ ; moyenne globale :  $35,87 \pm 1,12$  °C), mais elles varient lors des périodes inactives de jour ( $F_{3,7} = 5,60$ ;  $p = 0,01$ ) alors que la  $T_p$  moyenne à la période 04N/20J est de  $33,14 \pm 1,70$  °C, ce qui est 1,5 °C de moins que les deux autres périodes. Des tests de  $t$  pairés entre la période de nuit et la période inactive de jour montrent des différences significatives pour les trois dernières photopériodes (tableau 3).



**Figure 5.** Exemple type de périodes de torpeur chez *G. soricina* lors des 3 derniers jours de traitement 04N/20J. Le tracé du haut indique la  $T_p$  (°C) et celui du bas les variations de  $M_c$  (g, même échelle) enregistrées par la balance du perchoir. Les trois traits horizontaux indiquent les périodes de noirceur de 4 heures pendant lesquelles la nourriture était disponible. La température normothermique  $T_{p\ act}$  pour cet individu a été établie à 34,1 °C (trait pointillé).

#### 2.4.2.4. Périodes de torpeur

Cinq des six individus pour lesquels les données sont disponibles jusqu'à 04N/20J ont présenté des périodes de torpeur. Un seul a présenté de la torpeur à un traitement de 06N/18J et 5 au traitement 04N/20J. Dans ce dernier cas, les périodes de torpeur avaient une durée moyenne de  $2,56 \pm 1,86 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$  et une étendue moyenne de 1,15 à  $5,76 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$ . La figure 5 montre un exemple type. La température normothermique pour cet individu était  $T_{p\ act} = 34,1 \text{ °C}$ . L'activité de vol est indiquée par les variations de  $M_c$  enregistrées par la balance du perchoir. Elle se continue pour un total de douze heures puis la chauve-souris regagne son perchoir. C'est alors qu'il y a relâchement de la  $T_p$  entrecoupé de quelques

« réveils ». Il y a reprise des activités de vols plusieurs minutes avant le début de la disponibilité de nourriture.

## 2.5. Discussion

### 2.5.1. *C. perspicillata*

#### 2.5.1.1. Masse corporelle ( $M_c$ ) et nourriture ingérée ( $N_i$ ).

Malgré des contraintes temporelles dans l'acquisition de nourriture, *C. perspicillata* une chauve-souris frugivore de 16-18 g réussit à maintenir sa  $M_c$  à  $\pm 0,5$  g de sa masse initiale. Une première réduction de 2 heures de la durée de la nuit n'a pas fait de différence sur la  $M_c$  ni sur la  $N_i$  totale. Il y a une légère (mais significative) augmentation du taux d'ingestion de nourriture qui passe de  $1,64 \text{ g}\cdot\text{h}^{-1}$  à  $1,88 \text{ g}\cdot\text{h}^{-1}$ . Cette augmentation se fait par une diminution du temps entre les repas, tandis que la masse des repas demeure stable. Ceci tend à montrer que *C. perspicillata* n'est pas près d'une limite centrale lors d'une nuit de 12 ou de 10 heures et qu'elle dispose d'une marge de manœuvre. Il faut réduire la durée de la nuit de 33 % (08N/16J) avant de constater un effet sur la  $M_c$ . Cette perte est alors faible et de l'ordre de 2,3 % (mais significative), alors que la diminution de l'ingestion de nourriture est de l'ordre de 10,5 %. Face à des nuits encore plus réduites, de 50 % et 66,7 % respectivement pour les périodes 06N/18J et 04N/20J, il n'y a pas eu de perte de  $M_c$  additionnelle ni de variation significative de la  $N_i$  totale. Cela s'explique, en partie, par une nouvelle augmentation du taux d'ingestion durant la nuit qui passe à près de  $2,5 \text{ g}\cdot\text{h}^{-1}$  ce qui est 1,5 fois le taux de la période 12N/12J en plus d'une augmentation de prise de nourriture durant les périodes éclairées. Celle-ci atteint 5,32 g

à la période de 04N/20J, ce qui représente 37 % de la  $N_i$  totale. Ceci montre un compromis entre l'instinct de fuir la lumière et la nécessité de maintenir un bilan énergétique équilibré. Malgré une augmentation importante du taux d'ingestion de nourriture, les nuits raccourcies ne permettent plus de maintenir cet équilibre. Elles doivent alors se nourrir durant les périodes éclairées particulièrement pour les deux photopériodes les plus courtes. Par contre, le pourcentage de variation de la  $M_c$  à chaque période ne présente pas de corrélation significative avec la  $N_i$ , sauf pour la photopériode la plus courte.

Cette étude montre également que peu importe la photopériode imposée, la  $M_c$  maximale atteinte de 20 g ne varie pas et semble donc faire l'objet d'un contrôle très strict. On peut probablement attribuer une partie de ce 20 % d'augmentation à la réhydratation et au contenu temporaire du tube digestif, mais aussi à une accumulation de graisse corporelle. Or il a été montré que, chez beaucoup de mammifères, le taux plasmatique d'une hormone, la leptine, sécrétée par les cellules adipeuses contrôlait en retour l'appétit (en la diminuant) et augmentait le taux métabolique (Trayhurn *et al.*, 2000 ; Sahu, 2004). On peut penser que chez les chauves-souris, la pression de sélection est très forte pour un contrôle d'une  $M_c$  maximale spécifique, car les coûts énergétiques du vol augmentent proportionnellement à cette masse (Speakman et Thomas, 2003). Avec l'augmentation du taux d'ingestion à mesure que les photopériodes étaient réduites, cette  $M_c$  critique est atteinte de plus en plus tôt dans la nuit. On peut faire l'hypothèse ici qu'à ce moment, les chauves-souris cessent de s'alimenter plus tôt, utilisent une partie de leurs réserves adipeuses avant de retrouver leur appétit et qu'alors, il ne reste plus suffisamment de

temps de noirceur pour reformer suffisamment de réserves. Elles doivent donc retourner se nourrir durant les périodes de clarté et/ou utiliser la torpeur pour maintenir leur  $M_c$ .

En ingérant  $336,43 \pm 55,45 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$  et en utilisant la torpeur, *C. perspicillata* réussit à maintenir sa  $M_c$  près de sa masse initiale. Le contenu en énergie des bananes étant de  $3,71 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$  (USDA, 2007), c'est donc une moyenne d'énergie ingérée de  $1248,16 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$  ou  $57,7 \text{ kJ}\cdot\text{d}^{-1}$  (pour une chauve-souris de  $16,6 \text{ g}$ ) qui était nécessaire pour maintenir sa  $M_c$ . Delorme et Thomas (1996) ont estimé à  $1339,5 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$  l'énergie de maintenance nécessaire pour la même espèce, dans des conditions de captivité qui ne permettaient pas le vol et sans contraintes temporelles pour l'acquisition de nourriture. Dans notre étude, les chauves-souris devaient voler pour atteindre la nourriture, ce qui augmente sensiblement la dépense énergétique. On peut attribuer le maintien de leur  $M_c$  malgré cette relativement faible ingestion d'énergie, à l'utilisation de la torpeur.

Le nombre de repas de nuit atteint un plateau à environ  $4\cdot\text{h}^{-1}$  avec une masse moyenne de  $0,6 \text{ g}$  par repas. Ceci semble indiquer qu'un taux d'ingestion de  $2,4 \text{ g}\cdot\text{h}^{-1}$  serait près d'une limite centrale pour cette espèce. Pour une chauve-souris de  $16,6 \text{ g}$ , c'est donc un taux d'ingestion d'énergie de  $192,5 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{h}^{-1}$  (toujours en supposant l'ingestion de bananes). En milieu naturel, le taux métabolique (FMR) de *C. perspicillata* a été estimé à  $79,3 \text{ kJ}\cdot\text{d}^{-1}$  pour un individu de  $19,5 \text{ g}$  avec l'eau doublement marquée (Thomas, 1988). Par contre, à l'aide de modèle de budget temps-énergie, ce même taux est estimé à  $55\text{-}60 \text{ kJ}\cdot\text{d}^{-1}$  (Speakman et Thomas, 2003). Cet écart entre  $55$  et  $79,3 \text{ kJ}\cdot\text{d}^{-1}$  correspond à des dépenses de  $1054 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$  à  $1520 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$ . En supposant un taux d'énergie métabolisable de  $82 \%$  (Delorme et Thomas, 1996), un individu de  $16,6 \text{ g}$  aurait besoin

entre 6,7 et 9,6 heures d'alimentation, au taux maximal, pour combler ses besoins quotidiens. Ceci laisse une marge de manœuvre pour les déplacements et la recherche de nouvelles sources de nourriture lors de nuit de 12 heures. Pour une femelle en lactation, dont les besoins en énergie peuvent atteindre  $96,3 \text{ kJ}\cdot\text{d}^{-1}$  (Delorme et Thomas, 1996), il faudrait 10,8 heures d'alimentation. La marge de manœuvre s'en trouve réduite.

#### 2.5.1.2. Utilisation de la torpeur

La thermorégulation chez *C. perspicillata* a été peu étudiée, mais on sait qu'en captivité elle est capable de relâcher sa  $T_c$  jusqu'à 23-25 °C lorsqu'elle est privée de nourriture à des  $T_a$  de 21 °C et présente des périodes d'hypothermie (Audet et Thomas, 1997). Dans notre étude, la  $T_a$  a été maintenue à  $25,6 \pm 1,6$  °C, ce qui est dans l'ordre de grandeur des ses gîtes diurnes en milieu naturel (Audet et Thomas, 1997 ; Speakman et Thomas, 2003). Malgré cette  $T_a$  relativement élevée, plus de la moitié des individus testés ont présenté des périodes de torpeur. Même s'il s'agissait de torpeurs superficielles, elles pourraient entraîner une économie d'énergie substantielle, particulièrement lorsqu'elles s'étendent sur plusieurs heures comme c'est le cas pour les deux photopériodes les plus courtes. Nos données n'ont pas permis de relier de façon significative l'utilisation de la torpeur avec la  $M_c$ , la  $N_i$  ou la durée des activités de vol. Notre faible échantillon en est possiblement la cause. On devrait s'attendre à ce que les individus de plus faible masse ou ayant eu une ingestion de nourriture plus faible recourent davantage à la torpeur (Audet et Thomas, 1997).

## 2.5.2. *G. soricina*

### 2.5.2.1. Masse corporelle ( $M_c$ ) et nourriture ingérée ( $N_i$ ).

*G. soricina* a maintenu sa  $M_c$  à des photopériodes réduites de 08N/16J et 06N/18J alors que *C. perspicillata* avait présenté une faible baisse (mais significative) dès la période 08N/16J. Ceci est d'autant plus remarquable que *G. soricina* n'avait accès à la nourriture que durant les périodes nocturnes. C'est seulement lorsque la nuit est réduite au tiers (4 heures) qu'il y a chute de  $M_c$ . Cette  $M_c$  en fin de nuit, c'est-à-dire à la fin de la période d'alimentation demeure passablement constante pour toutes les photopériodes à environ 11,6 g (malgré des différences statistiquement significatives, les écarts moyens sont de moins de 0,5 g). C'est en moyenne plus de 20 % d'augmentation par rapport à la  $M_c$  à jeun. Alors que cette masse est atteinte après dix heures d'alimentation pour la première photopériode, elle l'est après seulement quatre heures pour la dernière. On peut penser ici aussi comme pour *C. perspicillata* qu'il pourrait y avoir augmentation de la masse adipeuse et contrôle hormonal de cette masse maximale. Avec l'équation allométrique de Voigt (2000), sur les coûts générés lors du vol horizontal (« power input » :  $P_f$ ) chez *G. soricina* on peut calculer l'effet d'une augmentation de  $M_c$  de 9,3 à 11,6 g au cours de la nuit. Le  $P_f$  passe alors de 1,33 à 1,64 W soit une augmentation de plus de 20 %. On peut penser que la pression de sélection doit favoriser un contrôle précis de la  $M_c$  maximale atteinte.

Pour les photopériodes 10N/14J et 08N/16J, les individus ont maintenu leur  $M_c$  et leur  $T_p$ , en ingérant, en moyenne, 12,0 g de bananes pour un individu de 9,3 g ce qui équivaut à  $1486,6 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$  d'énergie ingérée. Dans des conditions de captivité, Kelm et



Helversen (2007) ont montré, pour la même espèce que 43,8 kJ de nectar (99 % d'assimilation de l'énergie) était nécessaire pour un individu de 10,1 g afin de demeurer normothermique ce qui équivaut à  $1374,8 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$ . On peut alors estimer que *G. soricina*, dans notre étude, aurait été capable d'assimiler près de 90 % de l'énergie des bananes. Le taux d'ingestion de nourriture a pratiquement doublé entre la période initiale ( $1,24 \text{ g}\cdot\text{h}^{-1}$ ) et la photopériode la plus courte ( $2,30 \text{ g}\cdot\text{h}^{-1}$ ). Pour un individu de 9,3 g, c'est un taux d'ingestion de  $284,9 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{h}^{-1}$ , soit près de 1,5 fois plus élevé que celui de *C. perspicillata*. Les dépenses énergétiques quotidiennes de cette espèce (DEE) sont estimées à environ  $43\text{-}48 \text{ kJ}\cdot\text{d}^{-1}$  (Kelm et Helversen, 2007 ; Helversen et Winter, 2003), soit environ  $1391 \text{ à } 1520 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{d}^{-1}$ . En supposant un taux d'énergie métabolisable de 90 % pour des bananes, il faudrait entre 5 et 6 heures d'alimentation, au taux d'ingestion maximum, à un individu de 9,3 g, pour équilibrer son bilan énergétique. *G. soricina* possède donc une importante marge de manœuvre dans le taux d'ingestion d'énergie et dans des conditions normales, ce taux ne devrait pas présenter de limite centrale. À ce rythme, c'est  $102 \text{ kJ}\cdot\text{d}^{-1}$  qui pourrait être assimilé pour un individu de 9,3 g pendant une nuit de 12 heures. Ces résultats sont plus élevés que ce qui a été observé pour d'autres Glossophaginés (Winter, 1998).

En milieu naturel, *G. soricina* a une diète qui varie géographiquement et avec les saisons. Elle se nourrit principalement de nectar et de pollen au nord de sa distribution géographique de même que durant les saisons sèches. Dans ce dernier cas, elle se nourrit d'insectes durant la saison humide. Au nord-est du Brésil, elle se nourrit exclusivement de fruits (Alvarez *et al.*, 1991). Dans les études en laboratoire et même sur le terrain,

portant sur l'énergétique des Glossophaginés, on ne considère aucunement le fait que ces espèces peuvent être en partie frugivores. Toutes les études en captivité sont faites avec des solutions sucrées diluées. Quoique possédant des adaptations évidentes permettant de se spécialiser dans la prise de nectar des fleurs, plusieurs espèces utilisent les fruits comme une part importante de leur diète (Alvarez *et al.*, 1991). Dans notre étude, tous les individus testés ont maintenu leur  $M_c$  et leur  $T_c$  avec une diète composée exclusivement de bananes, même avec un temps d'alimentation réduit de moitié. Des essais, visant à déterminer l'effet compensatoire lorsque des nectars de concentration variée étaient utilisés, ont montré que la quantité d'énergie ingérée semblait limitée par les capacités des reins à gérer cet apport accru d'eau (Ramirez *et al.*, 2005 ; Ayala-Berdon *et al.*, 2008). A notre avis, il est probable que la présence de fruits dans la diète de plusieurs Glossophaginés constitue un apport énergétique non négligeable.

#### 2.5.2.2. Variation dans la $T_p$ et utilisation de la torpeur

Tant que les chauves-souris demeurent actives, qu'elles soient en quête de nourriture ou après le début de la période éclairée la  $T_p$  demeure normothermique autour de 36-37 °C pour toutes les photopériodes imposées. Typiquement, comme mentionné précédemment, elles retournent au perchoir et cessent leurs déplacements après une période de près de 12 heures. Il y a alors relâchement de la  $T_p$ , de l'ordre de 1-2 °C en moyenne. Dans notre étude, un seul individu sur 8 a présenté des périodes de torpeur, même avec une réduction de moitié dans le temps disponible pour l'alimentation (photopériode 06N/18J). Par contre, c'est 5 sur 6 individus qui présentent des périodes de torpeur à une photopériode réduite à 04N/20J. Les  $T_{p\_}$  minimales atteintes sont en moyennes de  $31,60 \pm 0,95$  °C dans

ce dernier cas et sont donc encore 6 °C au-dessus de la  $T_a$ . Malgré l'économie d'énergie supplémentaire qu'il y aurait avec une torpeur plus profonde (ex :  $T_c = T_a$ ) il ne semble pas que ce soit une stratégie caractéristique de cette espèce. L'économie d'énergie peut être substantielle lors des périodes de torpeur. Le taux métabolique peut alors baisser jusqu'à 5 % de celui des individus normothermiques à la même  $T_a$  (Kelm et Helversen, 2007). En utilisant l'équation de Kelm et Helversen (2007), basée sur une torpeur de 12 h comparée à une période de 12 h de normothermie, on peut même estimer qu'à la période 04N/20J, l'économie réalisée par l'ensemble des individus, dont la moyenne de  $T_p$  était de  $33,14 \pm 1,70$  °C serait de l'ordre de 60 % par rapport au coût de la normothermie même en assumant que  $T_p \approx T_c - 1$ .

Le faible nombre de données ne nous permet pas de relier de façon significative la torpeur et la  $M_c$  sauf en excluant une des 5 données à 04N/20J, il y a alors une nette corrélation négative entre la  $M_c$  en fin de nuit et la durée de la torpeur ( $r = - 0,97$  ;  $p < 0,01$ ).

Nous croyons que la torpeur superficielle, chez les espèces de chauves-souris tropicales frugivores, constitue une stratégie relativement courante, qui permet d'économiser substantiellement d'énergie durant le jour, suivant une quête de nourriture moins fructueuse. C'est ce facteur, associé à une perte de  $M_c$ , qui en serait le déclencheur principal. La température ambiante de leur gîte, durant le jour, étant relativement élevée, ne jouerait pas vraiment de rôle à cet effet, bien que l'économie d'énergie réalisée en dépende. La diminution de la  $T_c$  de quelques degrés est suffisante pour une économie d'énergie appréciable et présente un avantage important sans trop de conséquences métaboliques ou de diminution de vigilance. Chez ces espèces, la gestion de la  $M_c$  semble

être réglée de façon très stricte. La faible accumulation de graisse corporelle ne permet pas d'étendre la gestion du bilan énergétique sur plusieurs jours.

### 3. Conclusion

Nous avons étudié les changements dans les activités circadiennes de même que les stratégies énergétiques de deux espèces de chauves-souris tropicales, l'une essentiellement frugivore et l'autre frugivore-nectarivore, face à des modifications de la photopériode. Les stratégies utilisées présentent à la fois des ressemblances et des différences, reliées à l'histoire de vie de ces deux espèces. Chez *C. perspicillata*, une espèce frugivore de 16-18 g, les activités de vols et de quête de nourriture sont fortement inhibées par la lumière lors de photopériodes habituelles. Par contre, contrainte à une réduction importante de la période nocturne, cette inhibition sera partiellement levée et la quête de nourriture se poursuivra pendant la période éclairée. Pour *G. soricina* une espèce frugivore-nectarivore, plus petite (9-10 g), la période d'activité semble se poursuivre pendant 12 heures, peu importe la photopériode imposée. En captivité, elle n'a pas présenté d'inhibition à la lumière lors de la quête de nourriture.

Pour les deux espèces, le contrôle de la  $M_c$  semble se faire de façon très stricte. Il y a une  $M_c$  maximale qu'elle ne dépasse pas, peu importe la disponibilité de nourriture. L'augmentation importante des coûts de déplacements liée à une  $M_c$  élevée paraît limiter l'accumulation de réserves adipeuses et la gestion du bilan énergétique ne peut donc s'étendre sur plusieurs jours. Cette étude a montré également que les deux espèces ne sont pas près de leur limite centrale dans des conditions de photopériodes normales. Elles peuvent augmenter leur taux d'ingestion de nourriture de près de 150 % lorsqu'elles y sont contraintes. Elles peuvent ainsi atteindre leur  $M_c$  maximale plus rapidement. Malgré cela, si la période de jeûne qui suit est longue, les réserves adipeuses ne seront pas

suffisantes et elles devront utiliser la torpeur pour diminuer les coûts de thermorégulation. Notre étude nous amène à faire l'hypothèse que pour ces deux espèces tropicales et probablement pour les autres espèces frugivores de taille semblable, face à la contrainte imposée par une  $M_c$  maximale, la torpeur, du moins une torpeur superficielle, est une stratégie courante utilisée durant la période de jour, lorsque la quête de nourriture de la nuit précédente a été déficiente.

#### 4. Bibliographie

Aldridge, H.D., et Brigham, R.M. (1988). Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: a test of the 5% "rule" of radio-telemetry. *J. Mamm.*, 69 (2), 379-382.

Alvarez, J., Willig, M.R., Jones, J.K. et Webster, W.D. (1991). *Glossophaga soricina*. Mammalian Species no 379. Am. Soc. Mamm.

Audet, D., et Thomas, D.W. (1996). Evaluation of the accuracy of body temperature measurement using external radio transmitters. *Can. J. Zool.* 74, 1778-1781.

Audet, D., et Thomas, D.W. (1997). Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. *J. Comp. Physiol. B* 167 (2), 146-152.

Ayala-Berdon, J., Schondube, J.E., Stoner, K.E., Rodriguez-Peña, N. et Martínez Del Río (2008). The intake responses of three species of leaf-nosed Neotropical bats. *J. Comp. Physiol. B.* 178, 477-485.

Barclay, R.M.R., Lausen, C.L. et Hollis, L. (2001). What's hot and what's not: defining torpor in free-ranging birds and mammals. *Can. J. Zool.* 79 (10), 1885-1890.

Barclay, R.M.R., Kalcounis, M., Crampton, L., Stefan, C., Vonhof, M., Wilkinson, L. et Brigham, R.M. (1996). Can external radiotransmitters be used to assess body temperature and torpor in bats? *J. Mammal.* 77, 1102-1106.

Bartels, W., Law, B.S. et Geiser, F. (1998). Daily torpor and energetics in a tropical mammal, the northern blossom-bat *Macroglossus minimus* (Megachiroptera). *J. Comp. Physiol. B* 168, 233-239.

Bateson, M. (2002). Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proc. Nutr. Soc.* 61, 509-516.

Bech, C., Abe, A.S., Steffensen, J.F., Berger, M., et Bicudo, J.E.P.W. (1997). Torpor in three species of brazilian hummingbirds under semi-natural conditions. *Condor* 99 (3), 780-788.

Bonaccorso, F.J., Arends, A., Genoud, M., Cantoni, D., et Morton, T. (1992). Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *J. Mammal.* 73, 365-378.

Bonaccorso, F.J. et McNab, B.K. (1997). Plasticity of energetics in blossom bats (Pteropodidae): Impact on distribution. *J. Mammal.* 78 (4), 1073-1088.

Börk, K. S. (2006). Lunar phobia in the greater fishing bat *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Rev. Biol. Trop.* 54 (4), 1117-1123.

Brown, C.R., Everitt, V.J., et Baxter, R.M. (1999). Comparative metabolism, thermoregulation and morphology in two populations of vlei rats (*Otomys irroratus*). *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Env. Physiol.* 169 (1), 19-24.

Brown, C.R., Hunter, E.M., et Baxter, R.M. (1997). Metabolism and thermoregulation in the forest shrew *Myosorex varius* (Soricidae: Crocidurinae). *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* 118 (4), 1285-1290.

Bucher, T.L. et Chappell, M.A. (1997). Respiratory exchange and ventilation during nocturnal torpor in hummingbirds. *Physiol. Zool.* 70 (1), 45-52.

Carpenter, F.L. et Hixon, M.A. (1988). A new function for torpor : fat conservation in a wild migrant hummingbird. *Condor* 90, 373-378.

Carpenter, F.L., Hixon, M.A., Beuchat, C.A., Russell, R.W. et Paton, D.C. (1993). Biphasic mass gain in migrant hummingbirds: body composition changes, torpor, and ecological significance. *Ecology* 74 (4), 1173-1182.

Charles-Dominique, P. (1991). Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 7, 243-256.

Choi, I.H., Cho, Y., Oh, Y.K., Jung, N.P. et Shin, H.C. (1998). Behavior and muscle performance in heterothermic bats. *Physiol. Zool.* 71 (3), 257-266.

Chruszcz, B.J. et Barclay, R.M.R. (2002). Thermoregulatory ecology of a solitary bat, *Myotis evotis*, roosting in rock crevices. *Funct. Ecol.* 16, 18-26.

Cloutier, D. et Thomas, D.W. (1992). *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species* no 417, 1-9.

CNRC-Canada. (2008). Heures normales pour le lever/coucher du soleil. Accessible au site suivant : <http://hia-ihc.nrc-cnrc.gc.ca/cgi-bin/sunmoon.pl>

Coburn, D. et Geiser, F. (1998). Seasonal changes in energetics and torpor patterns in the subtropical blossom-bat *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Oecologia* 113, 467-473.

Dausmann, K.H., Glos, J., Ganzhorn, J.U. et Heldmaier, G. (2005). Hibernation in the tropics: lessons from a primate. *J. Comp. Physiol. B* 175, 147-155.



- Delorme, M. et Thomas, D.W. (1996). Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *J. Comp. Physiol B.* 166, 427-434.
- Duvergé, P. L., Jones, G., Rydell, J. et Ransome, R. D. (2000). Functional significance of emergence timing in bats. *Ecography* 23, 32-40.
- Dykstra, C.R. et Karasov, W.H. (1992). Changes in gut structure and function of house wrens (*Troglodytes aedon*) in response to increased energy demands. *Physiol. Zool.* 65, 422-442.
- Erkert, H.G. (1978). Sunset-related timing of flight activity in neotropical bats. *Oecologia.* 37, 59-67.
- Erkert, H.G. (1982). Ecological aspects of bat activity rhythms. In *Ecology of Bats*, T. H. Kunz, ed. (New York: Plenum Press), pp. 201-242.
- Erkert, H.G. et Kracht, S. (1978). Evidence for ecological adaptation of circadian systems. *Oecologia.* 32, 71-78.
- Fenton, M.B., Rautenbach, I.L., Smith, S.E., Swanepoel, C.M., Grosell, J. et Jaarsveld, van J. (1994). Raptors and bats: threats and opportunities. *Anim. Behav.* 48, 9-18.
- Fleming, T.H. (1988). *The short-tailed fruit bat.* (Chicago: Un. Chicago Press).
- Fleming, T.H. (1991). The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *J. Mammal.* 72 (3), 493-501.
- Fleming, T.H. et Heithaus, E.R. (1986). Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *J. Mammal.* 67 (4), 660-671.
- Flores-Crespo R., Linhart S.B., Burns R.J., et Mitchell G.C. (1972). Foraging behavior of the common vampire bat related to moonlight. *J. Mammal.* 53, 366-368.
- Gannes, L.Z. (2002). Mass change pattern of blackcaps refuelling during spring migration: Evidence for physiological limitations to food assimilation. *Condor*, 104, 231-239.
- Gannon, M.R. et Willig, M.R. (1997). The effect of lunar illumination on movement and activity of the red fig-eating bat (*Stenoderma rufum*). *Biotropica* 29 (4), 525-529.
- Geiser, F. (1998). Evolution of daily torpor and hibernation in birds and mammals - importance of body size. *Clin. Exper. Pharm. Physiol.* 25 (9), 736-739.
- Geiser, F. (2004). Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Ann. Rev. Physiol.* 66, 239-74.

Geiser, F., et Ruf, T. (1995). Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: Physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiol. Zool.* 68 (6): 935-966.

Geiser, F., Holloway, J.C., Körtner, G., Maddocks, T.A., Turbill, C. et Brigham, R.M. (2000). Do patterns of torpor differ between free-ranging and captive mammals and birds? In *Life in the cold*, G. Heldmaier et M. Klingenspor, eds (Berlin: Springer-Verlag), pp. 95-102.

Geiser, F., Coburn, D.K., Körtner, G., et Law, B.S. (1996). Thermoregulation, energy metabolism, and torpor in blossom-bats, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *J. Zool.* 239 (3), 583-590.

Genoud, M. (1993). Temperature regulation in subtropical tree bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 104 (A), 321-331.

Genoud M, Bonaccorso, F.J., Arends, A. (1990). Rate of metabolism and temperature regulation in small tropical insectivorous bats (*Peropteryx macrotis* and *Natalus tumidirostris*). *Comp. Biochem. Physiol.* 97 (A), 229-234.

Hammond, K.A. et Diamond, J. (1992). An experimental test for a ceiling on sustained metabolic rate in lactating mice. *Physiol. Zool.* 65, 952-977.

Hammond, K.A. et Diamond, J. (1994). Limits to dietary nutrients intake and intestinal nutrient uptake in lactating mice. *Physiol. Zool.* 67, 282-303.

Hammond, K.A. et Diamond, J. (1997). Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature* 386, 457-462

Heithaus, E.R., Opler, P.A., Baker, H.G. (1974). Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: Plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412-19.

Heldmaier, G. et Ruf, T. (1992). Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Env. Physiol.* 162, 696-706.

Helversen, O. von, et Winter, Y. (2003). Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. In *Bat Ecology*, T. H. Kunz et M. B. Fenton, eds. (Chicago: Un. Chicago Press), pp 346-397.

Hickey, M.B.C. et Fenton, M.B. (1996). Behavioural and thermoregulatory responses of female hoary bats, *Lasiurus cinereus* (Chiroptera, vespertilionidae), to variations in prey availability. *Ecoscience* 3 (4), 414-422.

- Hosken, D.J., et Withers, P.C. (1997). Temperature regulation and metabolism of an Australian bat, *Chalinolobus gouldii* (Chiroptera, Vespertilionidae) when euthermic and torpid. *J. Comp. Physiol. B, Biochem. Syst. Env. Physiol.* 167 (1), 71-80.
- Hosken, D.J., et Withers, P.C. (1999). Metabolic physiology of euthermic and torpid lesser long-eared bats, *Nyctophilus geoffroyi* (Chiroptera : Vespertilionidae). *J. Mammal.* 80 (1), 42-52.
- Hume, I.D. et Biebach, H. (1996). Digestive tract function in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*. *J. Comp. Physiol. B* 166 (6), 388-395.
- Humphries, M.M., Thomas, D.W., et Kramer, D.L. (2003). The role of energy availability in mammalian hibernation: A cost-benefit approach. *Physiol. Biochem. Zool.* 76 (2), 165–179.
- Jones, G. et Rydell, J. (1994). Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. *Phil. Trans. Biol. Sc.* 346 (1318), 445-455.
- Kacelnik, A. et Bateson, M. (1996). Risky theories – the effects of variance on foraging decisions. *Am. Zool.* 36, 402–434.
- Karasov, W.H. et Pinshow, B. (2000). Test for physiological limitation to nutrient assimilation in a long-distance passerine migrant at a springtime stopover site. *Physiol. Biochem. Zool.* 73 (3), 335-343.
- Kelly, J.P. et Weathers, W.W. (2000). Effects of feeding time constraints on body mass regulation and energy expenditure in wintering dunlin (*Calidris alpina*). *Behav. Ecol.* 13 (6), 766–775.
- Kelm, D.H. et Helversen, O. von. (2007). How to budget metabolic energy: torpor in a small Neotropical mammal. *J. Comp. Physiol. B* 177, 667–677
- Kirkwood, J.K. (1983). A limit to metabolizable energy intake in mammals and birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 75 (A), 1-3.
- Kleiber, M. (1961). *The Fire of Life: An introduction to animal energetics.* (New York : John Wiley and Sons).
- Korine, C., Kalko, E.K.V. et Herre, E.A. (2000). Fruit characteristics and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs. *Oecologia.* 123, 560-568.
- Koteja, P. (1995). Maximum cold-induced energy assimilation in a rodent, *Apodemus flavicollis*. *Comp. Biochem. Physiol. Physiol.* 112 (3-4), 479-485.

- Koteja, P. (1996). Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus* - the central limitation hypothesis. *Physiol. Zool.* 69 (5), 981-993.
- Kunz, T.H. et Anthony, E.L.P. (1996). Variation in the timing of nightly emergence behavior in the little brown bat, *Myotis lucifugus* (Chiroptera : Vespertilionidae). *Contr. Mammal. Mus. Tex. Tech. Un.* 225-235.
- Kvist, A. et Lindstrom, A. (2000). Maximum daily energy intake: It takes time to lift the metabolic ceiling. *Physiol. Biochem. Zool.* 73 (1), 30-36.
- Laska, M. (1990). Food transit times and carbohydrate use in three Phyllostomid bat species. *Z. Säugetierkunde* 55, 49-54.
- Lausen, C.L., et Barclay, R.M.R. (2003). Thermoregulation and roost selection by reproductive female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) roosting in rock crevices. *J. Zool.* 260, 235-244.
- Lee, Y-F. et McCracken, G.F. (2001). Timing and variation in the emergence and return of Mexican Free-tailed Bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Zool. Studies* 40 (4), 309-316.
- Lee, K.A., Karasov, W.H. et Caviedes-Vidal, E. (2002). Digestive response to restricted feeding in migratory yellow-rumped warblers. *Physiol. Biochem. Zool.* 75 (3), 314-323.
- McDevitt, R.M., et Speakman, J.R. (1994). Limits to sustainable metabolic rate during transient exposure to low temperatures in short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). *Physiol. Zool.* 67, 1103-1116.
- McKechnie, A.E., et Lovegrove, B.G. (2002). Avian facultative hypothermic responses: A review. *Condor*, 104, 705-724.
- McNab, B.K. (1982). Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In: *Ecology of bats*. T.H. Kunz, ed, (New-York: Plenum Press).
- McWhorter, T.J., et Martinez del Rio, C. (2000). Does gut function limit hummingbird food intake? *Physiol. Biochem. Zool.* 73 (3), 313-324.
- Morrison, D.W. (1978). Lunar phobia in a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Anim. Behav.* 26, 852-855.
- Nicolson, S.W., Hoffmann, D. et Fleming, P.A. (2005). Short-term energy regulation in nectar-feeding birds: the response of Whitebellied Sunbirds (*Nectarinia talatala*) to a midday fast. *Funct. Ecol.* 19, 988-994.

Parra, P. 1978. Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. In *The Ecology of Arboreal Folivores*, G. Montgomery, ed. (Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press), pp. 205-229.

Ramírez, N.P., Herrera, L.H.M., Mirón, L.M. (2005). Physiological constraint to food ingestion in a new world nectarivorous bat. *Physiol. Biochem. Zool.* 78 (6), 1032-1038.

Rasweiler, J.J. (1973). Care and management of the long-tongued bat, *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomatidae), in the laboratory, with observations on estivation induced by food deprivation. *J. Mammal.* 54 (2), 391-404.

R Development Core Team. (2008). R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. url: <http://www.R-project.org>

Rydell, J. et Speakman, J.R. (1995). Evolution of nocturnality in bats: Potential competitors and predators during their early history. *Biol. J. Linn. Soc.* 54, 183-191.

Rydell, J., Entwistle, A. et Racey, P.A. (1996). Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, 76, (2) 243-252.

Sahu, A. (2004). Minireview: a hypothalamic role in energy balance with special emphasis on leptin. *Endocrinology* 145 (6), 2613-2620.

Schmid, J., Ruf, T., et Heldmaier, G. (2000). Metabolism and temperature regulation during daily torpor in the smallest primate, the pygmy mouse lemur (*Microcebus myoxinus*) in Madagascar. *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Env. Physiol.* 170 (1), 59-68.

Singaravelan, N. et Marimuthu, G. (2002). Moonlight inhibits and lunar eclipse enhances foraging activity of fruit bats in an orchard. *Current Science.* 82 (8), 1020-1022.

Song, X., Kortner, G., Geiser, F. (1995). Reduction of metabolic rate and thermoregulation during daily torpor. *J. Comp. Physiol. B Biochem. Sys. Env. Physiol.* 165 (4), 291-297.

Soriano, P.J., Ruiz, A. et Arends, A. (2002). Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from Andean cloud forests. *J. Mammal.* 83 (2), 445-457.

Speakman, J.R. (1991). Why do insectivorous bats in Britain not fly in daylight more frequently? *Func. Ecol.* 5, 518-524.

Speakman, J.R. et McQueenie, J. (1996). Limits to sustained metabolic rate: the link between food intake, basal metabolic rate, and morphology in reproducing mice, *Mus musculus*. *Physiol. Zool.* 69, 746-769.

Speakman, J.R. et Thomas, D.W. (2003). Physiological ecology and energetics of bats. In *Bat Ecology*, T.H. Kunz et M.B. Fenton, eds. (Chicago: Un. Chicago Press), pp 430-490.

Stephens, D.W. (1981). The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.* 29, 628–629.

Studier, E.H. et Wilson, D.E. (1970). Thermoregulation in some neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 34, 251-262.

Thies, W., Kalko, E.K.V. et Schnitzler, H.U. (2006). Influence of environment and resource availability on activity patterns of *Carollia castanea* (Phyllostomidae) in Panama. *J. Mammal.* 87 (2), 331-338.

Thomas, D. W. (1988). Données provenant de D. Thomas présentées dans T.H. Fleming. *The Short-tailed Fruit Bat: A Study in Plant Animal Interactions*. (Chicago: Univ. Chicago Press).

Thomas, D.W, Dorais, M. et Bergeron, J-M. (1990). Winter energy budgets and cost of arousals for hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *J. Mamm.* 71 (3), 475-479.

Thomas, D.W. et Cloutier, D. (1992). Evaporative water-loss by hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *Physiol. Zool.* 65 (2): 443-456

Trayhurn, P., Beattie, J.H., Rayner, D.V. (2000). Leptin-signals and secretions from white adipose tissue. In *Life in the Cold*, G. Heldmaier et M. Klingenspor, eds. (Berlin: Springer-Verlag), pp. 459-469.

Tschapka, M. et Helversen, O. von. (2007). Phenology, nectar production and visitation behaviour of bats on the flowers of the bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a Costa Rican lowland rain forest. *J. Trop. Ecol.* 23, 385-395.

Turbill, C., Law, B.S. and Geiser, F. (2003). Summer torpor in a free-ranging bat from subtropical Australia. *J. Therm. Biol.* 28, 223–226.

USDA (2007). USDA National Nutrient Database for Standard Reference, Release 20, 2007. Accessible au site suivant : [http://www.nal.usda.gov/fnic/foodcomp/cgi-bin/list\\_nut\\_edit.pl](http://www.nal.usda.gov/fnic/foodcomp/cgi-bin/list_nut_edit.pl)

Voigt, C.C. (2000). Intraspecific scaling of flight power in the bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae). *J. Comp. Physiol. B* 170, 403-410.

Voigt, C.C., Kelm, D.H. et Visser, G.H. (2006). Field metabolic rates of phytophagous bats: do pollination strategies of plants make life of nectar-feeders spin faster? *J. Comp. Physiol. B* 176, 213-222.

Wang, L.C. et Wolowyk, M.W. (1988). Torpor in mammals and birds. *Can. J. Zool.* 66, 133-137.

Webb, P.I., Speakman, J.R. et Racey, P.A. (1993). The implication of small reductions in body temperature for radiant and convective heat loss in resting endothermic brown long-eared bats (*Plecotus auritus*). *J. Therm. Biol.* 18 (3), 131-135.

Welbergen, J.A. (2008). Variation in twilight predicts the duration of the evening emergence of fruit bats from a mixed-species roost. *Anim. Behav.* 75, 1543-1550.

Willis, C.K.R. (2007). An energy-based body temperature threshold between torpor and normothermia for small mammals. *Physiol. Biochem. Zool.* 80 (6), 643-651.

Willis, C.K.R. et Brigham, R.M. (2003). Defining torpor in free-ranging bats: experimental evaluation of external temperature-sensitive radiotransmitters and the concept of active temperature. *J. Comp. Physiol. B* 173, 379-389.

Winter, Y. et Helversen, O. von. (1998). The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds? *J. Comp. Physiol. B* 168, 105-111.

Winter, Y. (1998). In vivo measurement of near maximal rates of nutrient absorption in a mammal. *Comp. Biochem. Physiol.* 119A (3), 853-859.

Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. 4<sup>e</sup> éd. (Upper Saddle River: Prentice Hall)