THESE de DOCTORAT de l'UNIVERSITE PARIS 7

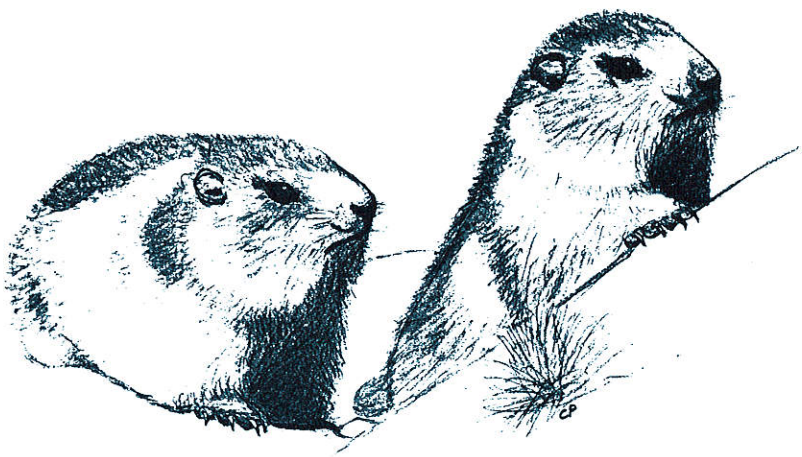
spécialité : Structures et Fonctions dans l'Evolution des Vertébrés

(U.F.R. : Biologie - Sciences de la Nature)

présentée en vue de l'obtention du DOCTORAT de l'UNIVERSITE PARIS 7

Organisation socio-spatiale et distribution des activités chez la marmotte alpine (*Marmota marmota* Linné 1758)

par Catherine PERRIN



soutenue le 28 juin 1993 devant le jury composé de :

M. A. DE RICQLES	Professeur à l'Université PARIS 7	Président
M. J. FERRON	Professeur à l'Université du QUEBEC à Rimouski	Rapporteur
M. J.-C. LEFEUVRE	Professeur à l'Université RENNES I	Rapporteur
M. P. CHARLES-DOMINIQUE	Directeur de Recherche C.N.R.S.	Examinateur
M. C. GRENOT	Directeur de Recherche C.N.R.S.	Examinateur
M. M. LE BERRE	Maître de Conférences à l'Université LYON 1	Examinateur

THESE de DOCTORAT de l'UNIVERSITE PARIS 7

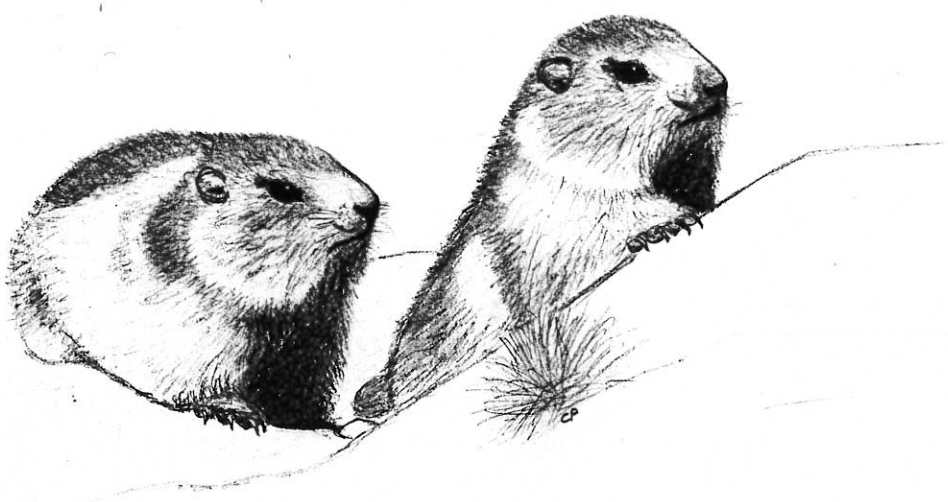
spécialité : Structures et Fonctions dans l'Evolution des Vertébrés

(U.F.R. : Biologie - Sciences de la Nature)

présentée en vue de l'obtention du DOCTORAT de l'UNIVERSITE PARIS 7

Organisation socio-spatiale et distribution des activités chez la marmotte alpine (*Marmota marmota* Linné 1758)

par Catherine PERRIN



soutenue le 28 juin 1993 devant le jury composé de :

M. A. DE RICQLES	Professeur à l'Université PARIS 7	Président
M. J. FERRON	Professeur à l'Université du QUEBEC à Rimouski	Rapporteur
M. J.-C. LEFEUVRE	Professeur à l'Université RENNES I	Rapporteur
M. P. CHARLES-DOMINIQUE	Directeur de Recherche C.N.R.S.	Examinateur
M. C. GRENOT	Directeur de Recherche C.N.R.S.	Examinateur
M. M. LE BERRE	Maître de Conférences à l'Université LYON 1	Examinateur

A mes parents,
A mon frère,

A Nounou-2, Maya, Lune,
Culotte, Le huron,
et toutes les autres marmottes…

"Nous n'héritons pas la terre de nos ancêtres,
nous l'empruntons à nos enfants."

Antoine de Saint-Exupéry

"L'obstacle est matière à action."

Marc Aurèle

"Le microbe n'a pas le temps d'examiner le biologiste."

Henri Michaux

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS

J'exprime ma respectueuse reconnaissance à Monsieur le Professeur A. de Ricqlès qui m'a fait l'honneur de présider ce jury. Je le remercie vivement de m'avoir accueillie dans son D.E.A., puis dans sa formation doctorale, et de m'avoir accordé sa confiance pour l'entreprise de ce travail, dont le domaine de recherche était nouveau pour moi.

Monsieur le Professeur J. Ferron a accepté avec beaucoup de gentillesse le lourd travail de rapporteur, qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude. Je le remercie très sincèrement pour sa compréhension et sa grande disponibilité, ayant toujours pris le temps de répondre rapidement à mon courrier, et je lui en sais gré. Je lui suis très reconnaissante pour ses critiques constructives sur ce travail, et je le remercie chaleureusement d'avoir bien voulu franchir l'Atlantique pour participer à ce jury.

J'adresse mes plus sincères remerciements à Monsieur le Professeur J.-C. Lefeuvre, qui a bien voulu accepter avec une infinie gentillesse d'être rapporteur de ce travail. Je tiens tout particulièrement à saluer son vif intérêt quant aux travaux entrepris sur la marmotte alpine.

J'exprime ma profonde gratitude à Monsieur P. Charles-Dominique qui a accepté avec beaucoup d'amabilité de prendre part à ce jury.

Je remercie chaleureusement Monsieur C. Grenot qui a bien voulu participer à ce jury. Qu'il trouve ici l'expression de ma sincère reconnaissance pour toute l'attention et l'intérêt qu'il a portés, depuis mon stage de D.E.A., à mon cheminement de chercheur.

Je remercie Monsieur M. Le Berre d'avoir créé le projet de recherche "Dynamique de l'occupation de l'espace par la marmotte alpine" et de m'avoir accordé son entière confiance pour ce travail.

J'exprime mes sincères remerciements à Monsieur le Professeur L. Le Guelte pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire de Socioécologie de l'Université Claude Bernard Lyon 1, tout au long de ce travail de thèse. Je lui suis très reconnaissante pour son aide et sa gentillesse. Je lui sais gré de m'avoir fourni une source de financement et de m'avoir donné l'occasion de m'intitier à l'enseignement, en me confiant pendant trois ans des enseignements de T.P. d'éthologie.

Je remercie également tous les membres de l'équipe de Socioécologie de l'Université Claude Bernard Lyon 1, pour avoir toujours trouver le temps de lire avec attention le manuscrit de ce travail, et de me faire part de leurs critiques. Je remercie particulièrement D. Allainé, pour ses nombreux conseils, sa patience et sa disponibilité.

Cette étude a été réalisée dans la Réserve Naturelle de la Grande Sassière, Parc National de la Vanoise. Je remercie la Direction et le Conseil Scientifique du Parc d'avoir accepté que ce travail se déroule dans ce magnifique site protégé, et d'avoir assuré un soutien logistique en nous fournissant un hébergement sur le site d'étude.

J'exprime ma gratitude aux membres de la cellule scientifique du Parc, et particulièrement J.-P. Martinot, pour tout l'intérêt qu'ils ont porté à cette étude. Je tiens à remercier amicalement J.-P. Martinot pour son aide, notamment pour l'inventaire des vertébrés présents à la Sassière, et pour m'avoir toujours fourni avec gentillesse et patience les renseignements demandés.

Il m'est particulièrement agréable de témoigner toute mon amitié à l'équipe des gardes de la Réserve Naturelle de la Grande Sassière, particulièrement B. David et J.-P. Ferbayre, qui m'ont toujours chaleureusement accueillie, et dont l'aide a été bien appréciable. Leur serviabilité et leur gentillesse m'ont beaucoup touchée.

J'ai eu la joie de rencontrer Monsieur le Professeur K.B. Armitage (Department of Systematics and Ecology, University of Kansas) lors du 1er Symposium International sur la marmotte alpine et le genre *Marmota*. Son enthousiasme et sa simplicité n'ont fait qu'accroître mon admiration pour son travail. Je tiens à lui exprimer ici toute ma respectueuse reconnaissance pour de fructueuses discussions et pour ses chaleureux encouragements. Je le remercie vivement d'avoir pris le temps de lire un article et d'y apporter ses critiques constructives.

Je voudrais rendre hommage ici à feu Georges Zelenka, qui fut le premier chercheur européen à entreprendre une étude sur la marmotte alpine. Ses nombreuses observations, ainsi que ses données techniques, m'ont été plus qu'utiles. Je tiens à saluer l'initiative de Monsieur le Professeur F. Bourlière qui a publié, en sa mémoire, les premiers résultats de sa thèse, mettant ainsi à disposition de précieux renseignements.

Je témoigne toute mon amitié à Madame C. Jacquet (I.N.S.E.R.M. U.271, E.N.V. de Lyon), dont les conseils avisés, en particulier en matière d'anesthésie, me furent bien utiles. Un grand merci pour le Zolétil! Je tiens à saluer son expérience et sa pratique, doublées d'une inégalable bonne humeur.

Je remercie Monsieur le Professeur C. Baudoin et Monsieur P. Gouat (Laboratoire d'Ethologie expérimentale et comparée, C.N.R.S. - U.R.A. 667, Université Paris XIII) d'avoir aimablement accepté de discuter de ce travail et pour leurs critiques utiles.

Je remercie également Monsieur G. Yoccoz et Monsieur J.-L. Chassé (Laboratoire de Biométrie, C.N.R.S. - U.R.A. 243, Université Lyon 1) pour avoir pris le temps de réfléchir à un problème de traitement statistique.

Je remercie Monsieur J.-L. Rouannet (Laboratoire de Physiologie de la thermorégulation, C.N.R.S. - U.R.A 1341, Université Lyon 1) pour m'avoir aimablement prêté un planimètre.

Je tiens à remercier Monsieur A. Griot de m'avoir si sympathiquement fait bénéficier de ses innombrables connaissances botaniques, ainsi que Monsieur P. Berthet pour la détermination de quelques plantes.

Je remercie du fond du cœur Martine Roger pour m'avoir fait bénéficier de son expérience de "thésarde", pour avoir pris le temps de lire le manuscrit de ce travail et pour ses précieux conseils.

Je remercie chaleureusement Nathalie Cochet pour son aide efficace lors des sessions de piègeage de 1991, pour sa serviabilité constante et son amicale complicité.

Je tiens également à remercier amicalement Luc Jacquet pour son solide coup de main lors des deux saisons de piégeage.

Je témoigne toute mon amitié à Madame Y. Bugnon (Laboratoire de Socioécologie, U.C.B.L.1) dont j'ai apprécié, tout au long de mon séjour au laboratoire, la serviabilité, la gentillesse et la bonne humeur. J'exprime également toute ma sympathie à Madame F. Ebren (Laboratoire de Socioécologie, U.C.B.L.1).

Je ne terminerai pas sans oublier tous les amis, ainsi que mon frère Michel, qui, à un moment ou un autre, m'ont soutenue et encouragée.

Je ne remercierai jamais assez mes parents pour toute leur confiance et leur soutien à tous niveaux. Sans eux ce travail n'aurait pas pu voir le jour. Ils m'ont donné les moyens et la force de mener cette recherche à son terme, malgré les nombreuses difficultés; je leur en suis infiniment reconnaissante.

Ce travail fait partie du programme de recherche "Dynamique de l'occupation de l'espace par la marmotte alpine". Il a été réalisé dans le cadre du contrat E.G.P.N. n° 90-294 (Ministère de l'Environnement), en collaboration avec le Parc National de la Vanoise.

INTRODUCTION

La description des structures sociales et des interactions entre les animaux dans les groupes sociaux constitue depuis longtemps un thème de prédilection des éthologistes. La socialité, présente dans de nombreux groupes d'animaux des invertébrés aux vertébrés, a suscité de nombreuses interrogations quant à son origine.

Certaines études ont souligné l'importance de la **parenté** dans la formation adaptative du comportement social (ex.: Hamilton, 1964; Alexander, 1974; Trivers, 1985). D'autres études ont souligné l'importance des **facteurs écologiques** dans l'origine adaptative et le maintien de la vie en groupe et du comportement social (ex.: Crook, 1965, 1970; Lack, 1968). D'autres encore ont insisté sur le fait que les groupes ou comportements sociaux que nous observons peuvent résulter de l'**inertie phylogénétique**, c'est-à-dire que ce sont des patrons qui se sont développés pendant des temps évolutifs à l'intérieur de la phylogénie des animaux en question (Wilson, 1975).

Ces différents courants peuvent être rangés en trois classes d'hypothèses. Ces classes ne sont pas mutuellement exclusives, et chacune pourrait avoir une influence indépendante et importante dans l'explication de l'origine et du maintien de la socialité pour toute espèce, population ou groupe particulier (Slobodchikoff & Shields, 1988).

Les **hypothèses génétiques** supposent que des degrés élevés de parenté entre membres de groupe sont nécessaires et suffisants pour expliquer le type de société observée. Les **hypothèses écologiques** supposent que des facteurs environnementaux non-génétiques sont nécessaires et suffisants pour expliquer un système social. Finalement, l'**hypothèse phylogénétique** suppose qu'un système social a évolué dans un contexte de conditions ayant eu lieu plus tôt dans l'histoire évolutive de la lignée en question, et ne représente pas une adaptation à des conditions actuelles (Slobodchikoff & Shields, 1988).

L'accent récent porté sur la **génétique** vient de l'attention générée par la quantification de la valeur sélective nette ("inclusive fitness") par Hamilton (1964), qui voulait explorer les effets de la parenté sur l'évolution du comportement altruiste. La règle d'Hamilton (1964) établit qu'un comportement altruiste évoluera seulement lorsque le gain pour le bénéficiaire d'un comportement (le bénéficiaire B étant un individu différent de l'acteur ou donneur C), multiplié par la probabilité (r) que B et C aient des gènes communs, est supérieur au coût de ce comportement pour B et C. Lorsque la probabilité d'être apparenté est nulle, le coût pour C est souvent supérieur au bénéfice pour B. A l'origine Hamilton (1964) a proposé que le système social des abeilles mellifères pouvait s'être produit en partie à cause de l'haplodiploïdie, les ouvrières pouvant être plus étroitement apparentées les unes aux autres qu'elles ne le seraient avec leur propre progéniture si elles se reproduisaient. Cependant, parmi les hyménoptères, les espèces eusociales représentent une proportion relativement faible. Néanmoins, toutes les femelles d'abeilles et de guêpes non-sociales ont la même probabilité que les abeilles mellifères

d'être plus proches génétiquement entre sœurs qu'avec la progéniture. D'autre part, certains insectes eusociaux comme les termites sont diploïdes (Noirot, 1989). Chez le seul mammifère eusocial connu, le rat-taupe, *Heterocephalus glaber*, les mâles et les femelles sont diploïdes (Braude & Lacey, 1992). Chez cette espèce donc, comme pour les hyménoptères, les explications fondées sur l'haplodiploïdie ne permettent pas à elles seules de comprendre le développement de l'eusocialité. Le processus de sélection de parentèle ("kin selection") est un des mécanismes responsables de l'altruisme, et est évoqué, parmi d'autres facteurs, pour expliquer la coopération entre individus apparentés, notamment lors de l'élevage des jeunes, chez un certain nombre d'oiseaux et de mammifères (Bertram, 1983).

Ainsi, parmi les vertébrés, les groupes d'apparentés peuvent être un point de départ commun à la formation des groupes sociaux. Cependant, la parenté ne semble pas être forcément une condition nécessaire et suffisante pour la socialité (Slobodchikoff & Schultz, 1988). Alors que les modèles de socialité liée à la parenté ont été largement explorés (ex.: Alexander, 1974; Sherman, 1980; Michener, 1983), les **facteurs écologiques** contribuant au développement et à la maintenance des groupes sociaux ont été moins modélisés. Crook et son école (Crook, 1965; Crook & Garthan, 1966; Crook, 1970, 1972; Crook *et al.*, 1976) se sont attachés à décrire les relations entre système social, abondance et distribution des ressources, chez les oiseaux et les mammifères sociaux. Puis, des études similaires ont été réalisées sur les antilopes (Jarman, 1974) et les primates (Terbergh & Janson, 1986). Ainsi, nacquit la **socioécologie** (Crook, 1970; Gautier, 1982), qui correspond à l'étude de l'écologie des groupes sociaux. Les hypothèses écologiques supposent que des fonctions coût-bénéfice sont les facteurs moteurs de l'évolution de la socialité. Comme le notait Alexander (1974), il existe toujours des coûts et bénéfices à la vie en groupe. L'implication est qu'un type particulier de groupe, ou un comportement social à l'intérieur d'un groupe, aura lieu seulement quand les bénéfices pour l'effecteur excèdent les coûts pour ce même effecteur. La plupart des hypothèses suggèrent que les groupes se sont formés afin d'exploiter des ressources qui ne pouvaient pas être exploitées aussi efficacement par des individus solitaires (ex.: Crook, 1972; Slobodchikoff, 1984; Wittenberger & Hunt, 1985; Slobodchikoff & Schulz, 1988). Ces hypothèses impliquent que la présence de conspécifiques génère un bénéfice direct net pour un individu qui se joint à un groupe, ou qui interagit à l'intérieur de celui-ci (ex.: Alexander, 1974; Lott, 1984; Wittenberger & Hunt, 1985). Les ressources correspondent à une variété de facteurs qui peuvent affecter la valeur sélective : nourriture, espace, partenaires sexuels, partenaires sociaux non-sexuels, sites nids refuges, climat et temps. Les ressources peuvent inclure d'autres animaux, les groupes sociaux possédant un bénéfice potentiel de défense du groupe d'autres animaux, particulièrement les prédateurs (Slobodchikoff & Shields, 1988).

Les hypothèses **phylogénétiques** sont habituellement proposées en dernier ressort, lorsque l'estimation extensive des coûts et bénéfices ne permet pas de démontrer un bénéfice net dans un cas particulier, ou lorsque l'analyse comparative ou l'expérimentation ne permettent pas de confirmer le type de socialité attendu dans un cas particulier (ex.: Berger, 1988). Afin de déduire les patrons phylogénétiques de socialité, l'approche comparative est utilisée, avec des corrélations entre les systèmes sociaux et les types morphologiques qui sont supposés refléter la phylogénie réelle (ex.: Lin & Michener, 1974; Brown, 1975). De tels arguments phylogénétiques suggèrent que tout facteur écologique ou génétique influençant la valeur adaptative de la socialité ont été opératifs sur une échelle de temps évolutif. Selon ces arguments, les espèces existantes ne sont pas capables de répondre à des conditions immédiates d'une manière adaptative.

Slobodchikoff & Schulz (1988) suggèrent qu'il semble plus probable que les facteurs génétiques, écologiques et phylogénétiques aient tous contribué à l'origine et au maintien de la socialité dans des groupes spécifiques d'animaux. Le mélange de facteurs causaux à un moment donné, pour une espèce donnée, représente probablement une solution spécifique à un ensemble particulier de pressions de sélection, étant donné les contraintes historiques de la phylogénie de l'espèce.

Le groupe des **Sciuridés terrestres** est un modèle particulièrement intéressant pour étudier l'évolution de la socialité chez les vertébrés, car on y trouve un large éventail de systèmes d'organisation socio-spatiale, allant de la défense de territoires individuels à la constitution de harems égalitaires. De plus, ces animaux sont des sujets de choix sur le plan de l'étude éthologique, car ils ont des mœurs diurnes, ils sont sédentaires, et leur taille est suffisamment importante pour qu'ils puissent être relativement facilement observés et distingués en tant qu'individus.

En ce qui concerne l'organisation socio-spatiale, Michener (1983) a identifié chez les Sciuridés terrestres nord-américains cinq niveaux de structure sociale le long d'un continuum, l'unité sociale de base étant la famille dirigée par la mère. Ces différents grades de socialité sont :

1 : asocial

2 : regroupements unifamiliaux de femelles apparentées

3 : regroupement de femelles apparentées et territorialité des mâles

4 : harems polygynes dominés par un mâle

5 : harems polygynes égalitaires

Les caractéristiques associées, ainsi que les espèces types, sont présentées dans le tableau 1.

Tableau 1 : Evolution de la socialité chez les Sciuridés terrestres nord-américains (synthèse d'après Michener, 1983).

niveau de socialité / caractéristiques	**1** **asocial**	**2** **regroupements unifamiliaux de femelles apparentées**	**3** **regroupements de femelles apparentées territorialité des mâles**	**4** **harems polygynes dominés par 1 mâle**	**5** **harems polygynes égalitaires**
partage territoire mâle-femelle(s)	NON	après appariement	au-delà de l'appariement les territoires des mâles chevauchent ceux de femelle(s) adulte(s)	1 mâle et plusieurs femelles avec portées mâle domine	mâle ne domine pas
Association de jeunes de portées ≠ après sevrage	NON	NON	possible peu de distinction par les mères	fréquente	OUI aucune distinction
Dispersion fils	peu après le sevrage	hors aire natale	tendent à quitter	quittent harem	quittent harem
Dispersion filles		près ou avec mère	s'éloignent moins	peuvent y rester	restent
interactions	agonistiques	agressives entre groupes voisins	amicales		amicales (mâle-jeunes)

S. franklini
S. lateralis
M. monax

S. armatus, S.beldingi
S. elegans, S. richardsonii
S. tereticaudus

S. townsendi
S. tridecemlineatus

S. columbianus
S. parryii

S. beecheyi

C. gunnisoni
M. flaviventris

C. ludovicianus
M. olympus

(*S. : Spermophilus - M. : Marmota - C. : Cynomys*)

Trois tendances caractérisent la complexification du système social :

- la rétention des filles près ou sur le domaine vital de la mère, d'où formation de regroupements unifamiliaux.

- l'affaiblissement de la distinction entre portées de femelles voisines, favorisant la formation de regroupements multifamiliaux cohésifs.

- l'englobement par le territoire du mâle des territoires de plusieurs femelles au-delà de la période d'appariement, conduisant à la formation de harems.

Ferron (1991) examine les différentes revues comparatives ayant trait à l'organisation socio-spatiale des Sciuridés (Armitage, 1981, 1988; Barash, 1974a; Hoogland, 1981; Michener, 1983; Murie & Michener, 1984) et propose une hypothèse globale relative aux déterminants biologiques et environnementaux de l'organisation socio-spatiale de ces Sciuridés, prenant en compte ces différents facteurs tant au niveau interspécifique qu'intraspécifique. Ferron (1991) en déduit que les trois facteurs suivants seraient des conditions facilitantes de l'évolution de la socialité :

- la vie en milieu ouvert, où la nourriture herbacée est relativement concentrée et la pression de prédation forte, favorise le regroupement des individus.

- la coïncidence des cycles d'activité des jeunes et des adultes favorise le développement de la cohésion dans le groupe (Michener, 1984).

- la densité de population influençant la stratégie d'appariement de l'espèce, peut avoir localement des effets sur l'organisation socio-spatiale (Dobson, 1984; Ferron & Ouellet, 1989).

Lorsque ces trois conditions sont rencontrées, le principal déterminant du niveau de socialité atteint serait le report de la maturité sexuelle, dû à une saison d'activité courte ou à une mauvaise alimentation, lesquels, combinés à une taille corporelle élevée, ont pour effet de retarder la croissance des jeunes (Armitage, 1981).

Dans sa théorie sur l'évolution des sociétés de marmottes, Barash (1974a) établit une corrélation entre l'âge de dispersion et la sévérité de l'environnement, celle-ci augmentant avec l'altitude et la latitude. Une courte saison de croissance végétale serait la cause du retard de dispersion, les animaux vivant dans des environnements sévères ayant besoin de plus de temps pour accumuler de la masse corporelle en vue de la dispersion et de la reproduction. Armitage (1981), quant à lui, ne considère pas la masse corporelle comme la seule variable cruciale, mais considère le retard de dispersion et, donc la socialité, comme une tactique d'histoire de vie. Chez les espèces dont la progéniture ne peut pas être mature en une saison, les parents continuent à investir dans les jeunes au-delà du sevrage, en fournissant une source de nourriture, une meilleure protection contre la prédation et un hibernaculum, augmentant ainsi la probabilité de produire des descendants reproducteurs.

Parmi les Sciuridés terrestres, les **marmottes** fournissent une opportunité de comprendre l'évolution de la socialité, par la variété d'organisation sociale trouvée au sein du genre, comme l'avait souligné Barash (1973). Parmi les 14 espèces existantes, 4 espèces nord-américaines sont particulièrement bien étudiées d'un point de vue socioécologique.

Marmota monax vit à faible altitude et est généralement considérée comme une espèce asociale (Michener, 1983), les jeunes se dispersant l'année de leur naissance et se reproduisant l'année d'après (Grizzell, 1955; Bronson, 1963, 1964; Davis, 1981; Ouellet & Ferron, 1986). Néanmoins, la comparaison de différentes populations révèle l'existence d'une certaine plasticité dans l'organisation socio-spatiale de cette espèce, une forte densité de population semblant favoriser le développement d'un niveau de socialité plus élevé (Ferron & Ouellet, 1989; Ferron, 1991). Dans ce sens, Meier (1992) observe dans une population des mâles constituant des harems en s'attachant à un ou plusieurs groupes de femelles apparentées; les groupes de femelles consistent en une femelle adulte, ses jeunes de l'année et parfois une fille de l'année précedente.

Marmota flaviventris, qui se rencontre de moyenne à haute altitude (Frase & Hoffman, 1980), forme des harems polygynes, qui se développent généralement par le recrutement des filles. La dispersion a lieu le plus souvent après la première année, et la reproduction à l'âge de 2 ans (pour revue voir Armitage, 1991a).

Marmota olympus (Barash, 1973) et *Marmota caligata* (Barash, 1974; Holmes, 1984). vivent à altitude élevée et forment des groupes sociaux distincts dont les membres partagent un domaine vital commun. Les jeunes quittent le groupe natal à l'âge de 2 ans et se reproduisent au plus tôt à l'âge de 3 ans.

L'organisation socio-spatiale des autres espèces de marmottes n'est pas encore bien caractérisée. L'information disponible laisse à penser qu'elles sont toutes plutôt sociales (Arnold, 1992b).

La connaissance scientifique de la biologie de la **marmotte alpine, *Marmota marmota*** (L. 1758), est restée jusqu'à récemment assez maigre, particulièrement en ce qui concerne sa vie sociale. Ceci est assez surprenant compte-tenu de l'abondance de cette espèce, de la relative facilité à observer son comportement *in natura*, et, comme l'a souligné Barash (1976), de la prééminence historique de l'éthologie européenne. Les données publiées par Couturier (1964) bien que touffues, restent somme toute assez anecdotiques, et les descriptions comportementales assez anthropomorphiques. Le premier scientifique européen qui a étudié la biologie sociale de la marmotte alpine *in natura*, en marquant les individus et en les observant sur une assez longue période, fut Zelenka (1965). C'est finalement un américain, Barash (1976), qui publie le premier dans une revue internationale un article sur la marmotte alpine, à partir d'une étude ponctuelle effectuée dans le Parc National de la Vanoise. Puis, il faut attendre la fin des années 80 pour voir un regain d'intérêt pour cette espèce avec les

travaux de Mann & Janeau (1988), puis ceux d'Arnold (1988), qui entame le premier programme de recherche à long terme sur la marmotte alpine, dans les Alpes de Berchtesgaden à 1100-1500 m d'altitude. La problématique d'Arnold est alors centrée sur l'importance de la thermorégulation sociale de cette espèce (1988) et le retard de dispersion (1990a, 1990b), étudié d'un point de vue de la dynamique de population et de l'écophysiologie; il n'envisage cependant pas l'analyse des relations sociales, ni de l'utilisation de l'espace.

L'objectif de notre étude est d'apporter des informations nouvelles sur l'écoéthologie de la marmotte alpine, par l'étude de ses activités d'une part, et, d'autre part, en essayant de décrire et clarifier son organisation socio-spatiale, en abordant trois aspects majeurs : la composition de l'unité sociale et sa dynamique, l'analyse des interactions sociales et l'utilisation de l'espace.

Dans un premier temps, une mise au point bibliographique approfondie a été effectuée (**chapitre 1**), afin de faire le point des connaissances sur cette espèce et de présenter ses caractéristiques biologiques, ceci étant indispensable pour envisager la compréhension du fonctionnement d'un système biologique.

Le système social d'une espèce pouvant dépendre des conditions écologiques et pouvant varier d'une population à une autre, les caractéristiques du site d'étude sont présentées dans le **chapitre 2**.

L'originalité de cette étude ainsi que les conditions *sine qua non* de l'étude du comportement *in natura*, ont nécessité la mise au point d'une technique de capture non traumatisante et d'une technique de marquage, ainsi que d'une méthodologie idoine, exposées dans le **chapitre 3**.

Dans le **chapitre 4**, nous abordons l'étude de l'activité en proposant un éthogramme, en suivant le cycle d'activité et la distribution temporelle des activités tout au long de la saison.

Dans un deuxième temps, l'organisation socio-spatiale (**chapitres 5 et 6**) est considérée. Nous abordons la description de la structure sociale de l'espèce, puis à un deuxième niveau l'analyse des interactions dans le **chapitre 5**.

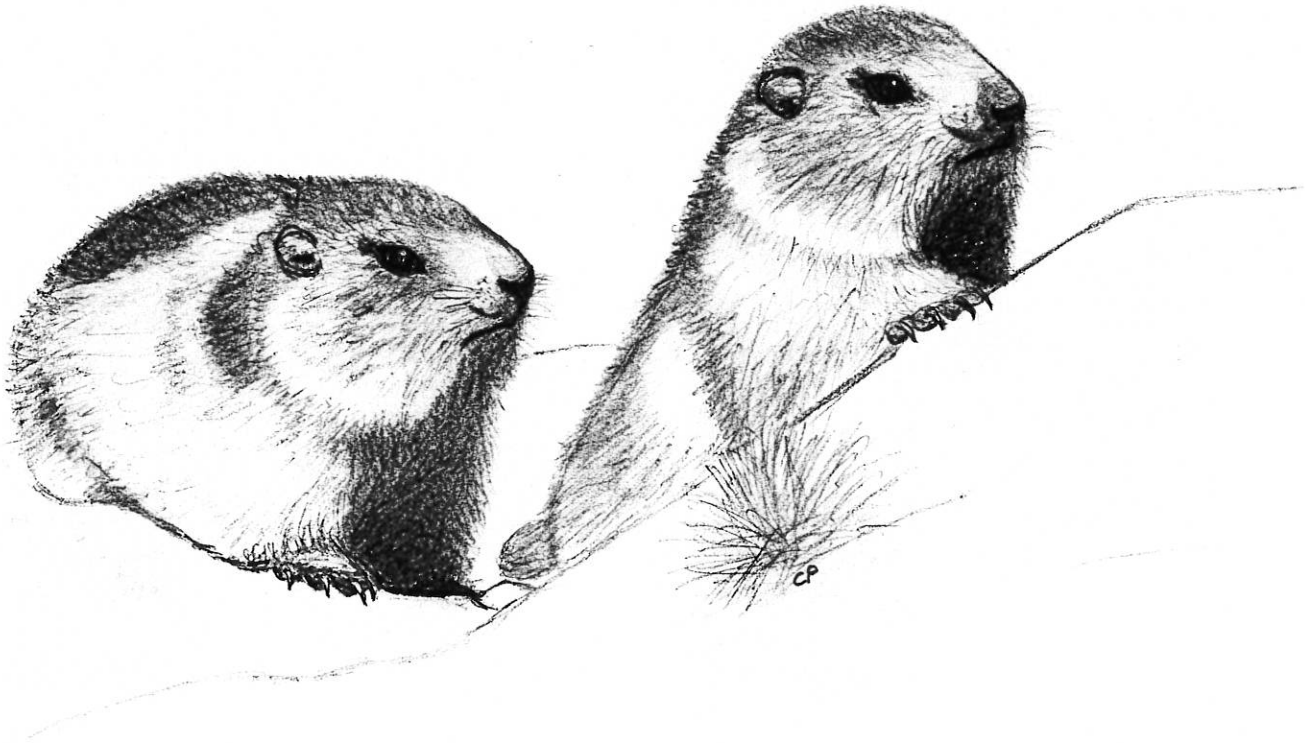
Pour comprendre l'organisation sociale d'une espèce donnée, il est nécessaire d'aller au-delà de l'analyse des relations sociales et d'étudier la ou les stratégie(s) d'occupation de l'espace, ce que nous abordons dans le **chapitre 6**.

Enfin, cet ensemble de connaissances nous amène à nous interroger sur les caractéristiques de l'organisation sociale de la marmotte alpine, dans un cadre général plus théorique (**chapitre 7**).

CHAPITRE 1

PRESENTATION DE L'ESPECE

MARMOTA MARMOTA



1. SYSTEMATIQUE - GENERALITES

1.1. POSITION SYSTEMATIQUE

Embranchement : VERTEBRES
Classe : MAMMALIA
Ordre : Rodentia
Sous-ordre : Protogomorpha
Super-famille : Sciuroidea
Famille : Sciuridae
Sous-famille : Sciurinae
Tribu : Marmotini
Sous-tribu : Marmotina
Genre : *Marmota*
Espèce : *marmota*
Sous-espèce : *marmota*

Les noms vernaculaires sont : marmotte, marmotte alpine, marmotte des Alpes.

Le nom marmotte est dérivé probablement du nom latin *Mus montanus*, qui signifie souris des montagnes. Le naturaliste romain Pline la dénommait *Mus alpinus* (souris des Alpes). L'évolution du nom à travers les époques aboutit aujourd'hui à marmotte : mus alpini, mus moutain, murmentis, murmento ou murmantin, suivant les régions.

Contrairement à certaines autres espèces de marmottes eurasiennes, *Marmota marmota* est une espèce bien définie. Elle a été décrite pour la première fois en 1758 par Linné, qui la dénomme alors *Mus marmota*. En 1779, Blumenbach crée le genre *Marmota*, et *Mus marmota* devient *Marmota alpina*, puis *M. marmota*. Les Alpes sont la localité-type de l'espèce.

Kratochvil (1961) distingue deux sous-espèces : la forme typique *Marmota m. marmota* et une forme des Monts Tatras (ex-Tchécoslovaquie) *Marmota m. latirostris*.

1.2. LES SCIURIDES

La famille des Sciuridés (Gray, 1821) est relativement bien représentée au sein des rongeurs puisqu'elle contient 261 espèces appartenant à 51 genres.

Leur répartition géographique est pratiquement mondiale. En effet, les seules régions dont ils sont absents sont : la partie australe de l'Amérique du Sud, l'Australie, Madagascar, les régions polaires et certaines régions hyperarides (Sahara et Arabie, par exemple).

Cette famille se caractérise par une grande diversité quant aux niches écologiques occupées. Elle regroupe à la fois des espèces arboricoles, terrestres, semi-fouisseuses, adaptées au vol plané. Les Sciuridés occupent aussi bien des milieux fermés (forêts), qu'ouverts (prairies, steppes, déserts, toundra).

Taxonomiquement, on distingue deux sous-familles :

- les **Petauristinae** (écureuils volants) : présence d'un patagium (adaptation au vol plané), mœurs nocturnes.

- les **Sciurinae** Gray 1821 (écureuils arboricoles et terrestres) : pas de patagium, mœurs diurnes.

La sous-famille des Sciurinae est divisée en trois tribus :

- **Tamiini** Black, 1963 : tamias (genres *Tamias* et *Eutamias*).
- **Sciurini** Burmeister, 1854 : écureuils arboricoles (genres *Sciurus* et *Tamiasciurus*).
- **Marmotini** Simpson, 1945 : écureuils terrestres.

La tribu des Marmotini est elle-même divisée en trois sous-tribus (Hafner, 1984) :

- **Ammospermophilina** (nouvelle forme) : genre *Ammospermophilus*.
- **Spermophilina** Moore, 1959 : chiens de prairie (genre *Cynomys*) et spermophiles (genre *Spermophilus*, antérieurement *Citellus*).
- **Marmotina** Moore, 1959 : marmottes (genre *Marmota*).

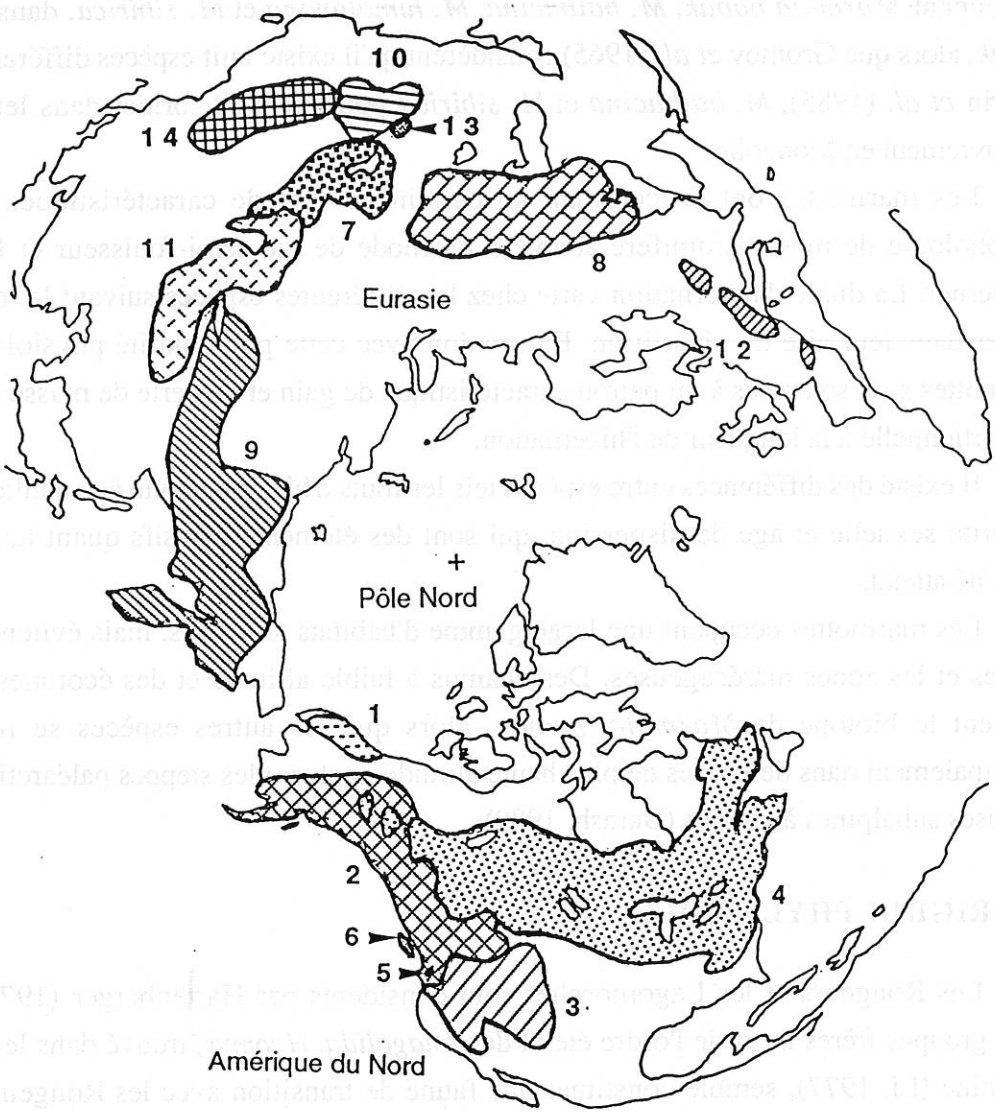
1.3. LES MARMOTTES (genre *Marmota* Blumenbach, 1779).

Les marmottes sont les plus grands écureuils terrestres.

L'aire de répartition du genre *Marmota* s'étend sur la totalité de la région holarctique (figure 1).

En ce qui concerne le nombre d'espèces au sein du genre, la taxonomie est encore confuse, mais on peut considérer qu'il existe:

- 6 espèces nord-américaines :
  - *Marmota broweri* Hall & Gilmore, 1934
  - *Marmota caligata* (Eschscholtz, 1829)
  - *Marmota flaviventris* (Audubon & Bachman, 1841)
  - *Marmota monax* (Linnaeus, 1758)
  - *Marmota olympus* (Merriam, 1898)
  - *Marmota vancouverensis* Swarth, 1911
- 5 ou 8 espèces eurasiennes, suivant les auteurs :
  - *Marmota baibacina* Kastschenko, 1899
  - *Marmota bobak* (Muller, 1776)
  - *Marmota camtschatica* (Pallas, 1811)
  - *Marmota caudata* (Geoffroy, 1842-1843)
  - *Marmota himalayana* (Hodgson, 1841
  - *Marmota marmota* (Linnaeus, 1758)
  - *Marmota menzbieri* (Kashakarov, 1925)
  - *Marmota sibirica* (Radde, 1862)



Amérique du Nord	Eurasie
1 : *Marmota broweri*	**7** : *Marmota baibacina*
2 : *M. caligata*	**8** : *M. bobak*
3 : *M. flaviventris*	**9** : *M. camtschatica*
4 : *M. monax*	**10** : *M. caudata*
5 : *M. olympus*	**11** : *M. himalayana*
6 : *M. vancouverensis*	**12** : *M. marmota*
	13 : *M. menzbieri*
	14 : *M. sibirica*

Figure 1 : Distribution géographique mondiale des différentes espèces de marmottes (adapté de Barash, 1989).

Ellerman et Morrison-Scott (1951) et Corbet (1978) ne distinguent que cinq espèces, regroupant *Marmota bobak*, *M. baibacina*, *M. himalayana* et *M. sibirica*, dans *Marmota bobak*, alors que Gromov *et al.* (1965) considèrent qu'il existe huit espèces différentes. Selon Smirin *et al.* (1985), *M. baibacina* et *M. sibirica* pourraient s'hybrider dans leur zone de recouvrement en Mongolie.

Les marmottes ont en commun un certain nombre de caractéristiques, dont une morphologie de mésomammifère adapté à un mode de vie semi-fouisseur et la capacité d'hiberner. La durée d'hibernation varie chez les différentes espèces suivant la longueur de l'hiver dans leur aire de répartition. En relation avec cette particularité physiologique, les marmottes sont soumises à un patron caractéristique de gain et de perte de masse corporelle, proportionnelle à la longueur de l'hibernation.

Il existe des différences entre espèces tels les traits d'histoire de vie âge adulte, âge de la maturité sexuelle et âge de dispersion, qui sont des éléments décisifs quant au niveau de socialité atteint.

Les marmottes occupent une large gamme d'habitats terrestres, mais évitent les forêts denses et les zones marécageuses. Des champs à faible altitude et des écotones forestiers forment le biotope de *Marmota monax*, alors que les autres espèces se rencontrent principalement dans des zones de plus haute altitude, incluant les steppes paléarctiques et les pelouses subalpines à alpines (Barash, 1989).

2. ORIGINE PHYLETIQUE

Les Rongeurs et les Lagomorphes sont considérés par Hartenberger (1977) comme deux groupes frères issus de l'ordre éteint des *Anagalida*. *Heomys*, trouvé dans le Paléocène de Chine (Li, 1977), semble constituer une faune de transition avec les Rongeurs, mais la structure de ses molaires empêche de voir en lui l'ancêtre direct des Rongeurs (Chaline & Mein, 1979).

Au Paléocène supérieur, un groupe d'*Anagalida* proche du genre *Heomys* de Chine aurait émigré d'Asie en Amérique du Nord où il se serait différencié en Paramyidés. Le plus ancien Paramyidé connu, *Paramys atavus* du Paléocène d'Amérique du Nord, qui est aussi le plus ancien rongeur, ne nous donne aucun renseignement sur les ancêtres des Rongeurs car il a déjà acquis tous les caractères propres à cet ordre (Chaline & Mein, 1979).

Au cours de l'Eocène, les Paramyidés d'Amérique du Nord, isolés géographiquement par suite de l'ouverture du détroit de Behring, vont évoluer indépendamment des formes eurasiennes. Issus de ce groupe, apparaissent à l'Oligocène inférieur les Sciurinés avec la forme *Protosciurus* (Chaline & Mein, 1979).

Les *Marmotini* apparaissent au Miocène avec *Miospermophilus* (Hafner, 1984). Dérivant de celui-ci, apparaît la lignée donnant naissance aux sous-tribus des Marmotina, des Spermophilina et des Ammospermophilina (figure 2). Le genre *Marmota*, étroitement lié aux

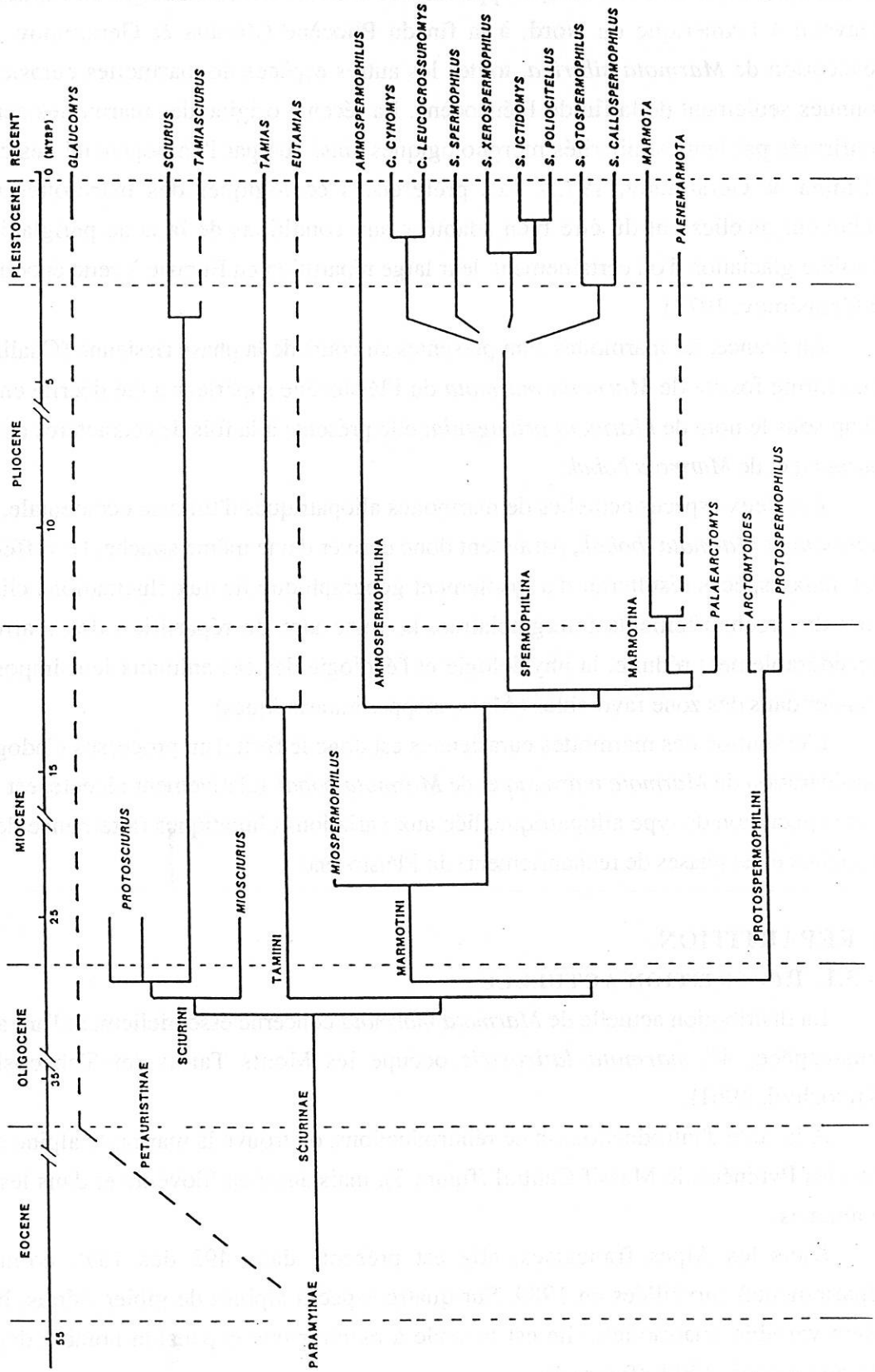


Figure 2 : Phylogénie résumée des Sciuridés néarctiques. Les relations présumées sans documentation fossile sont indiquées par des tiretés (extrait de Hafner, 1984).

genres *Spermophilus* et *Cynomys*, apparaît au Pliocène. *Marmota* migre en Eurasie, reliée à nouveau à l'Amérique du Nord, à la fin du Pliocène (Zimina & Geraminov, 1973). A l'exception de *Marmota sibirica*, toutes les autres espèces de marmottes eurasiennes sont connues seulement de la fin du Pléistocène. La récente origine des marmottes actuelles est confirmée par leurs similarités morphologiques ainsi que par l'homogénéité des caryotypes (Zimina & Geraminov, 1973). Les préférences écologiques des marmottes modernes indiquent qu'elles ont dû être bien adaptées aux conditions de la zone périglaciaire de la dernière glaciation d'où certainement leur large répartition en Eurasie à cette époque (Zimina & Gerasimov, 1973).

En France, les marmottes sont présentes au cours de la phase rissienne (Chaline, 1969). Une forme fossile de *Marmota marmota* du Pléistocène supérieur a été décrite en 1839 par Kaup sous le nom de *Marmota primigenia*; elle présente à la fois des caractères de *Marmota marmota* et de *Marmota bobak*.

Les deux espèces actuelles de marmottes allopatriques d'Eurasie occidentale, *Marmota marmota* et *Marmota bobak*, paraissent donc dériver d'une même souche. La différenciation des deux espèces résulterait d'un isolement géographique lié aux fluctuations climatiques. Lors des réchauffements interglaciaires, la vaste aire de répartition des marmottes fut considérablement réduite, la physiologie et l'écologie des ces animaux leur imposant de se réfugier dans des zone favorables (Alpes, steppes eurasiatiques).

L'évolution des marmottes eurasiennes est donc le fruit d'un processus cladogénétique. La séparation de *Marmota marmota* et de *Marmota bobak* relativement récente, est le résultat d'une spéciation de type allopatrique, liée aux variations climatiques (alternance de périodes glaciaires et de phases de réchauffement) du Pléistocène.

3. REPARTITION

3.1. REPARTITION ACTUELLE

La distribution actuelle de *Marmota marmota* concerne essentiellement l'arc alpin. Une sous-espèce, *M. marmota latirostris* occupe les Monts Tatras (ex-Tchécoslovaquie) (Kratochvil, 1961).

A la suite d'introductions et de réintroductions, on trouve la marmotte alpine également dans les Pyrénées, le Massif Central (figure 3), mais aussi en Slovénie et dans les Carpates roumaines.

Dans les Alpes françaises, elle est présente dans 493 des 1579 communes (9 départements) surveillées en 1989. Sur quatre espèces alpines de gibier (tétras, bartavelle, lièvre variable, marmotte), elle est la seule à montrer une expansion notable depuis 1964 (Magnani *et al.*, 1990) (figure 4).

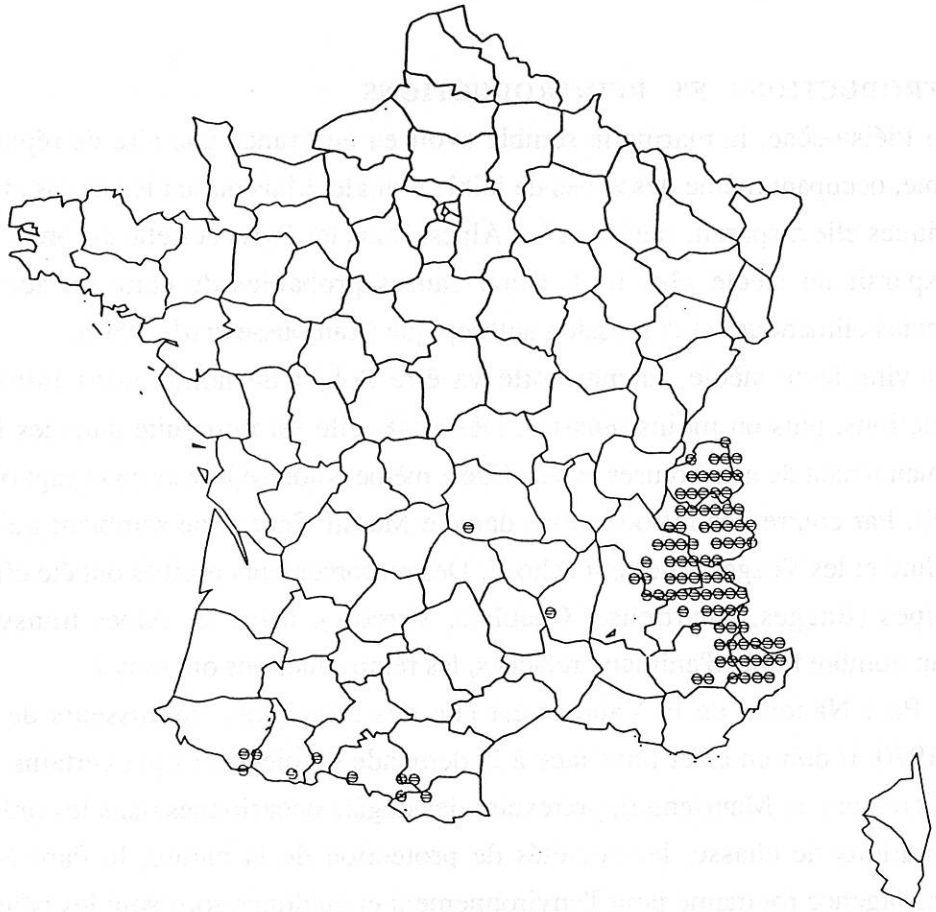


Figure 3 : Répartition de la marmotte en France (extrait de Fayard *et al.*, 1984).

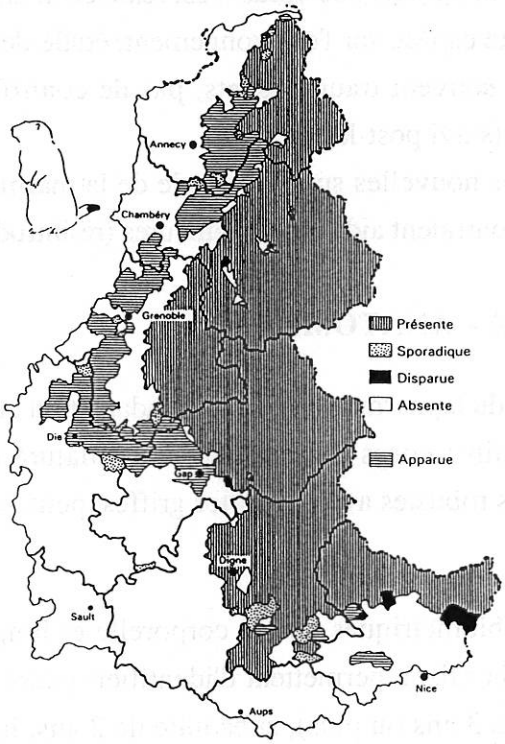


Figure 4 : Statut territorial de la marmotte dans les Alpes françaises en 1989 (extrait de Magnani *et al.*, 1990).

3.2. INTRODUCTIONS ET REINTRODUCTIONS

Au Pléistocène, la marmotte semble avoir eu en France une aire de répartition assez importante, occupant même des zones de faible altitude. Mais durant les temps préhistoriques et historiques elle disparaît, sauf dans les Alpes. Dans les Pyrénées elle est présente en 1775, mais disparaît un siècle plus tard. Deux causes probables de cette rétraction sont les changements climatiques et la pression anthropique (Ramousse *et al.*, 1992).

Au vingtième siècle, la marmotte va être l'objet de nombreuses introductions et réintroductions, plus ou moins réussies. Dès 1948, elle est introduite dans les Pyrénées, et occupe maintenant de nombreuses zones. Elle a même colonisé le versant espagnol (Herrero *et al.*, 1988). Par contre, les introductions dans le Massif Central ne semblent guère réussies. Dans le Jura et les Vosges, elles ont échoué. Des renforcements positifs ont été effectués dans les Préalpes (Bauges, Chartreuse, Chablais, Vercors). Dans les Alpes transylvaniennes, malgré un nombre faible d'animaux relâchés, les réintroductions ont réussi.

Le Parc National de la Vanoise est l'un des principaux fournisseurs de marmottes. Depuis 1970, il doit en effet faire face à la demande de piègeages par certains agriculteurs (particulièrement en Maurienne), prétextant des dégâts occasionnés dans les prés de fauche. Les fédérations de chasse, les sociétés de protection de la nature, le Parc National des Pyrénées, l'agence roumaine pour l'environnement et quelques zoos sont les bénéficiaires de ces captures.

Malheureusement, ces introductions et réintroductions ne sont pas toujours bien contrôlées scientifiquement. Aucune étude n'est réalisée ni en amont des captures (évaluation de l'impact réel de cette espèce sur l'environnement, étude de faisabilité), ni lors des captures (moyens de piégeage souvent traumatisants, pas de contrôle de la composition idoine du propagule), ni en aval (suivi post-lâcher).

Des informations nouvelles sur la biologie de la marmotte, ainsi qu'une méthodologie plus stricte de lâcher pourraient aider à de meilleures (ré)introductions.

4. MORPHOLOGIE - ANATOMIE

La morphologie de la marmotte reflète une adaptation au fouissage et un mode de vie en grande partie souterrain : corps cylindrique, musculature du train antérieur developpée, membres courts, pattes robustes avec de fortes griffes, petites oreilles, nombreuses vibrisses.

4.1. BIOMETRIE

Les paramètres biométriques masse corporelle et longueur "Tête + Corps", mesurés relativement tôt dans la saison permettent d'identifier quatre classes d'âge (Zelenka, 1965) : adulte (individu âgé de 3 ans ou plus), subadulte de 2 ans, immature de 1 an ("yearling") et jeune de l'année. Les valeurs mesurées lors notre étude sont données dans le tableau 2 et les

Tableau 2 : Paramètres biométriques de *Marmota marmota* mesurés dans la population du vallon de la Sassière en 1990 et 1991.

Le premier nombre donne la moyenne, le deuxième l'écart-type, [;] donne l'intervalle de mesures et le dernier nombre la taille de l'échantillon. T1 et T2 sont des périodes ; T1 = fin mai à mi-juin ; T2 = fin juin à mi-juillet ou fin juillet.

CLASSE D'AGE	ADULTE				2 ANS				1 AN			
Sexe	mâle		femelle		mâle		femelle		mâle		femelle	
Période	T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2
Masse corporelle (g)	4031 ± 344 [3550;4400] 8	4400 ± 390 [3900;4900] 6	3700 ± 436 [3400;4200] 3	4000 ± 265 [3800;4800] 3	3236 ± 329 [2750;3850] 7	3400 1	3100 ± 321 [2650;3500] 5	3800 1	1918 ± 315 [1600;2400] 12	3140 ± 358 [2800;3600] 5	2075 ± 556 [1500;2600] 4	3000 ± 707 [2500;3500] 2
Longueur Tête + Corps (cm)	49,1 ± 2,0 [47,0 ; 52,7] 12		48,3 ± 1,3 [46,0 ; 49] 6		47,0 ± 1,2 [45,4 ; 48,5] 7	45,0 1	44,9 ± 2,3 [42,0 ; 47,4] 5	46,0 1	39,1 ± 2,5 [34,5 ; 42] 11	45,5 ± 0,7 [45,0 ; 46,0] 2	40,8 ± 4,6 [35,0 ; 45,0] 4	40,9 1
Longueur Queue (cm)	19,9 ± 1,6 [16,5 ; 23,0] 12		18,2 ± 1,4 [16,0 ; 19,5] 6		19,5 ± 1,1 [17,5 ; 20,5] 7	21,0 1	18,6 ± 2,1 [15,3 ; 21,0] 5	21,0 1	17,3 ± 1,7 [15,2 ; 20,0] 11	20,3 ± 2,5 [18,5 ; 22,0] 2	17,5 ± 1,1 [17,0 ; 19,0] 4	19,0 1
Distance ano-génitale (cm)	4,9 ± 0,5 [4,0 ; 5,7] 14		2,2 ± 0,2 [1,8 ; 2,4] 6		4,6 ± 0,2 [4,3 ; 5,0] 6		2,0 ± 0,2 [1,7 ; 2,2] 5		3,6 ± 0,3 [3,1 ; 4,0] 11	4,2 ± 0,3 [3,9 ; 4,5] 3	2,1 ± 0,2 [1,9 ; 2,3] 4	1,6 1

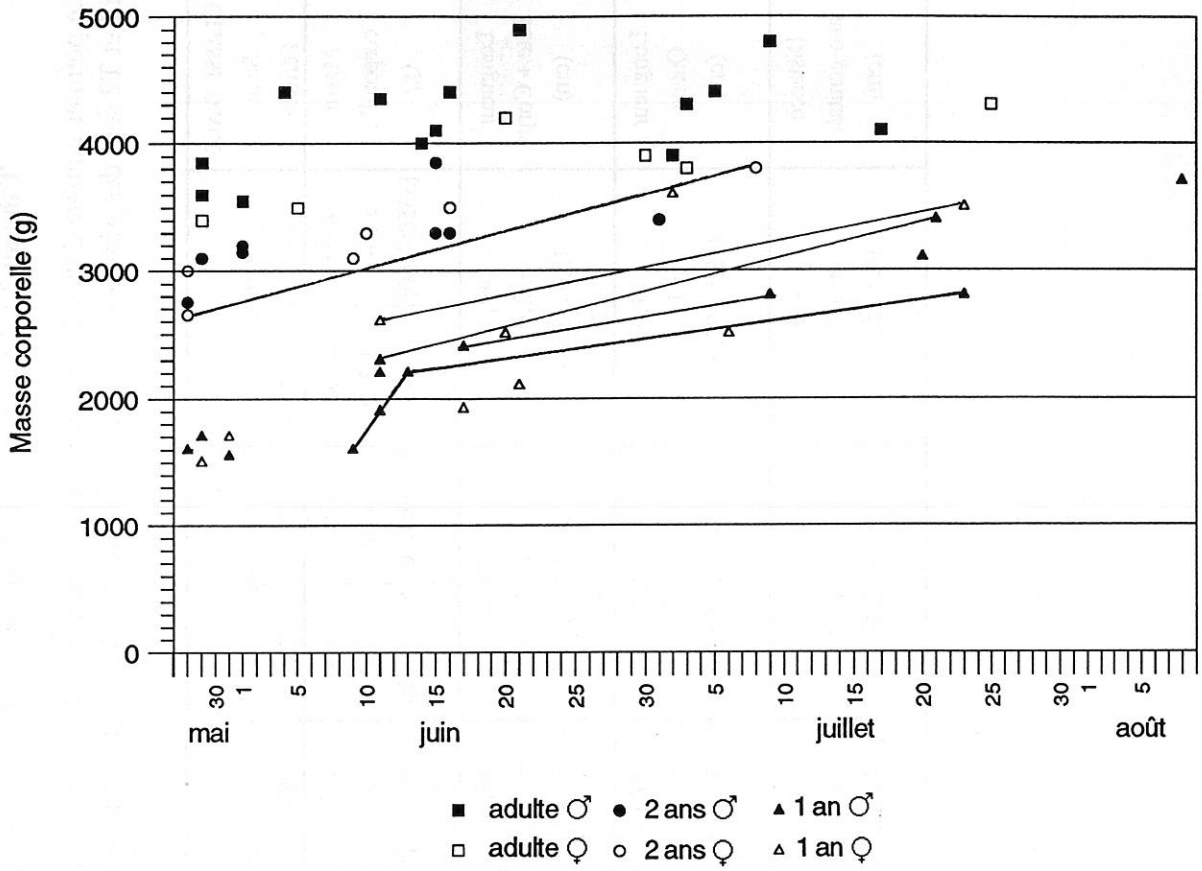


Figure 5 : Masse corporelle des individus capturés dans la population du vallon de la Sassière en 1990 et 1991, pour les classes d'âge adulte, 2 ans et 1 an.
Les points des individus recapturés au cours d'une même saison sont reliés.

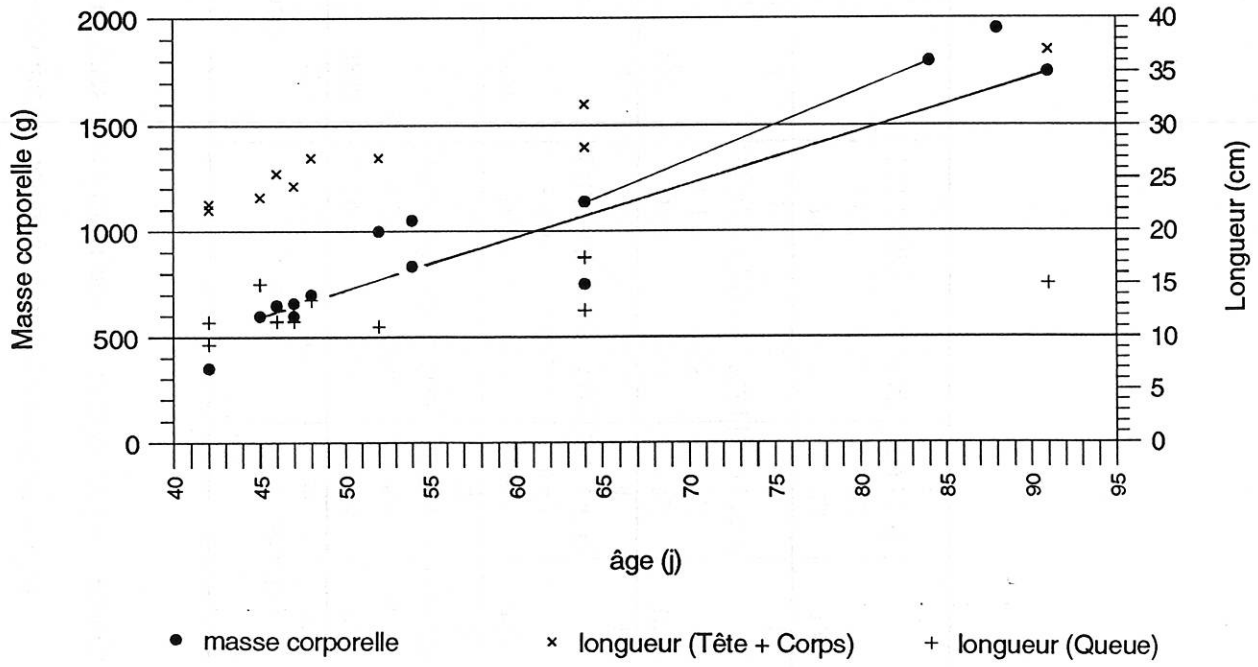


Figure 6 : Paramètres biométriques masse corporelle, longueur "Tête + Corps" et longueur "Queue" des jeunes de l'année en fonction de l'âge, mesurés sur les individus capturés dans la population du vallon de la Sassière en 1990 et 1991.

figures 5 et 6. Le taux de croissance, combinée à l'accumulation de graisses, estimé sur quelques individus recapturés, est compris entre 15 et 33 g/j (figures 5 et 6).

La classe de sexe est déterminée à partir de la distance ano-génitale (Couturier, 1964; Zelenka, 1965; Lattmann, 1973; Naef-Danzer, 1984). Celle-ci est supérieure à 3 cm chez les mâles et inférieure à 3 cm chez les femelles, pour les adultes, les 2 ans et les 1 an (tableau 2).

La femelle a cinq paires de mamelles : une pectorale, deux abdominales et deux inguinales.

4.2. Caracteristiques squelettiques et dentaires

La marmotte possède 7 vertébres cervicales, 12 dorsales, 7 lombaires, 5 sacrées et 21 à 22 caudales (Couturier, 1964)

La marmotte est un plantigrade vrai, elle appuie au sol tout l'autopode (carpe et tarse compris). La main ne possède que 4 doigts, en léger varus, le pouce ayant disparu. Selon Couturier (1964), la crête sagittale médiane du pariétal serait très développée chez les mâles.

La marmotte possède 22 dents. La formule dentaire est :

$$I\ \frac{1}{1} + C\ \frac{0}{0} + Pm\ \frac{2}{1} + M\ \frac{3}{3}$$

Les incisives sont de type hypsodonte, de teinte de plus en plus orangée au fil des années (elles seraient même teintées de noir chez les vieux sujets) (Couturier, 1964).

A la fin de la première année, le jeune perd ses 6 prémolaires; à l'âge d'un an, il a sa denture définitive.

Couturier (1964) signale l'amphiartrose symphisaire des deux demi-mandibules.

4.3. Phaneres

La fourrure est épaisse et serrée sur le dessus (poils de 3 à 6 cm), moins dense sur la poitrine et l'abdomen. Les poils de jarre sont ras et denses sur la tête, les mains et les pieds. Les poils de bourre sont noirâtres et mesurent environ 2 cm.

La coloration est extrêmement variable : en général, le dessous du tronc et du cou est gris, roux, fauve; les flancs et les membres sont blonds, la queue est noire et la tête est grise, la mandibule tirant sur le jaunâtre. Selon Couturier (1964), l'albinisme total est exceptionnel, le mélanisme, par contre, est plutôt banal.

La mue a lieu une fois par an. Les périodes de mue rapportées dans la littérature varient d'un auteur à l'autre : de fin mai à fin juillet d'après Couturier (1964), d'août à début septembre d'après Zelenka (1965). En fait, elles semblent dépendre de l'âge et de l'état physiologique des animaux. Sur notre site d'étude, les individus de 1 an commencent à muer fin mai-début juin et les individus de 2 ans en juin-juillet. Ils finissent tous leur mue vers mi-août. J'ai pu constater un décalage entre les femelles adultes non-reproductrices et les femelles adultes reproductrices. Les premières commencent à muer vers mi-juin et ont fini vers mi-

juillet, alors que les secondes ne commencent à muer que vers mi-août et finissent vers mi-septembre. Enfin, les adultes et les 2 ans ont plutôt tendance à muer par plaques, alors que la mue des 1 an est plutôt progressive, commençant par le train postérieur pour finir par le train antérieur (obs. pers.).

La marmotte est dotée de longues vibrisses : moustaches, sourcils, au niveau des joues et du menton, qui jouent le rôle de récepteurs tactiles particulièrement utiles dans le terrier.

Les doigts sont munis de fortes griffes noirâtres, un peu plus grandes aux pattes antérieures que postérieures.

La marmotte possède cinq callosités à la main et sept au pied. La paume et la plante sont nues et noirâtres.

4.4. GLANDES TEGUMENTAIRES ODORANTES

Les écureuils terrestres possèdent une variété de glandes de marquage olfactif, incluant des glandes orales, anales et dorsales (Halpin, 1984). Chez la marmotte alpine, il semble exister plusieurs glandes faciales (Koenig, 1957). Cependant ce type de glandes n'a été mis en évidence histologiquement au sein du genre *Marmota* que chez *Marmota monax* (Meier *et al.*, 1982; Walro *et al.*, 1983). Ces glandes apocrines sont situées dans le tissu conjonctif des parois de la cavité buccale, et le canal excréteur s'ouvre au niveau de l'épithélium cutané à la commissure des lèvres. Les sécrétions sont ensuite répandues sur la surface jugale et le substrat par frottement du museau sur celui-ci (Meier *et al.*, 1982). Ces glandes sont plus grosses chez les mâles adultes au printemps (Meier *et al.*, 1982). Le marquage avec ces glandes semble permettre le signalement de l'occupation d'un terrier (Ouellet & Ferron, 1988).

La marmotte alpine possède également des glandes anales. Au nombre de trois, elles sont bien visibles sur une marmotte capturée et manipulée qui contracte alors ses sphincters avec éversion de la muqueuse. Ces glandes sont utilisées chez d'autres espèces de marmottes lors de rencontres agressives (*M. flaviventris* : Armitage, 1976; *M. monax* : Haslett, 1973). Haslett (1973) a mis en évidence que chez *Marmota monax* la sécrétion de ces glandes inhibe l'activité des animaux. Elle pourrait servir de phéromone d'alarme chez cette espèce, et probablement chez d'autres marmottes.

4.5. ORGANES SENSORIELS

La vue : l'iris est marron, la pupille ovalaire. La disposition latérale des yeux donne un champ visuel panoramique très large, d'environ 300°. La rétine ne serait composée que de cônes (Rochon-Duvigneaud *in* Couturier, 1964).

L'ouïe : on sait seulement qu'elle est fine, mais il n'y a pas de données sur la gamme de fréquence perçue.

Le toucher : les vibrisses particulièrement développées permettent une connaissance tactile parfaite du terrier.

L'odorat est certainement bien développé, comme chez tous les rongeurs (animaux macrosmatiques), mais il existe peu de données à ce sujet.

5. CYCLES BIOLOGIQUES (figure 7)

5.1. HIBERNATION

La présentation de la marmotte implique de parler de l'hibernation, adaptation au froid, qui est une des caractéristiques principales de cette espèce.

Nous rappellerons quelques généralités sur l'adaptation au froid avant de discuter du cas de la marmotte.

5.1.1. Généralités sur l'adaptation au froid

On peut classer les mammifères qui s'adaptent au froid en deux grandes catégories : ceux qui maintiennent leur homéothermie (la plupart des cas) et ceux qui ne la maintiennent pas.

5.1.1.1. Maintien de l'homéothermie

Selon l'équation de Scholander, pour un mammifère au repos : $M = C (T_b - T_a)$, où M = métabolisme, C = conductance, T_b = température centrale, T_a = température ambiante. L'animal peut jouer sur ces trois paramètres, séparément ou simultanément (Canguilhem, 1985a) par :

- amélioration du métabolisme : par thermogénèse sans frisson, à partir du développement du tissu adipeux brun (petits mammifères), riche en mitochondries et gouttelettes lipidiques (contenant des triglycérides). Dans les mitochondries, l'oxydation des triglycérides, associée à un découplage des phosphorylations oxydatives, augmente la production de chaleur aux dépens de la synthèse d'ATP.

- économie d'énergie : en jouant sur C ou sur $(T_b - T_a)$ (cas le plus fréquent).

• diminution de la conductance qui permet le déplacement de la zone de neutralité thermique vers les basses températures; elle peut se faire par augmentation de l'épaisseur de la fourrure (grands mammifères terrestres) ou par formation d'une couche de graisse superficielle (lard ou panne chez les mammifères aquatiques).

• diminution du gradient $(T_b - T_a)$ par diminution de l'apport de chaleur à la peau (mammifères marins) grâce à un système d'échange de chaleur par contre-courant (manchon veineux entourant les artères des membres) ou grâce à un phénomène de vasoconstriction périphérique (= "shunt" circulatoire ou "blood shift") (N. Cochet, comm. pers.).

Il existe d'autres types d'adaptation :

- augmentation de la taille : en effet, selon les lois de Bergmann et Allen, la masse corporelle est plus grande et les extrémités proportionnellement plus petites chez un animal

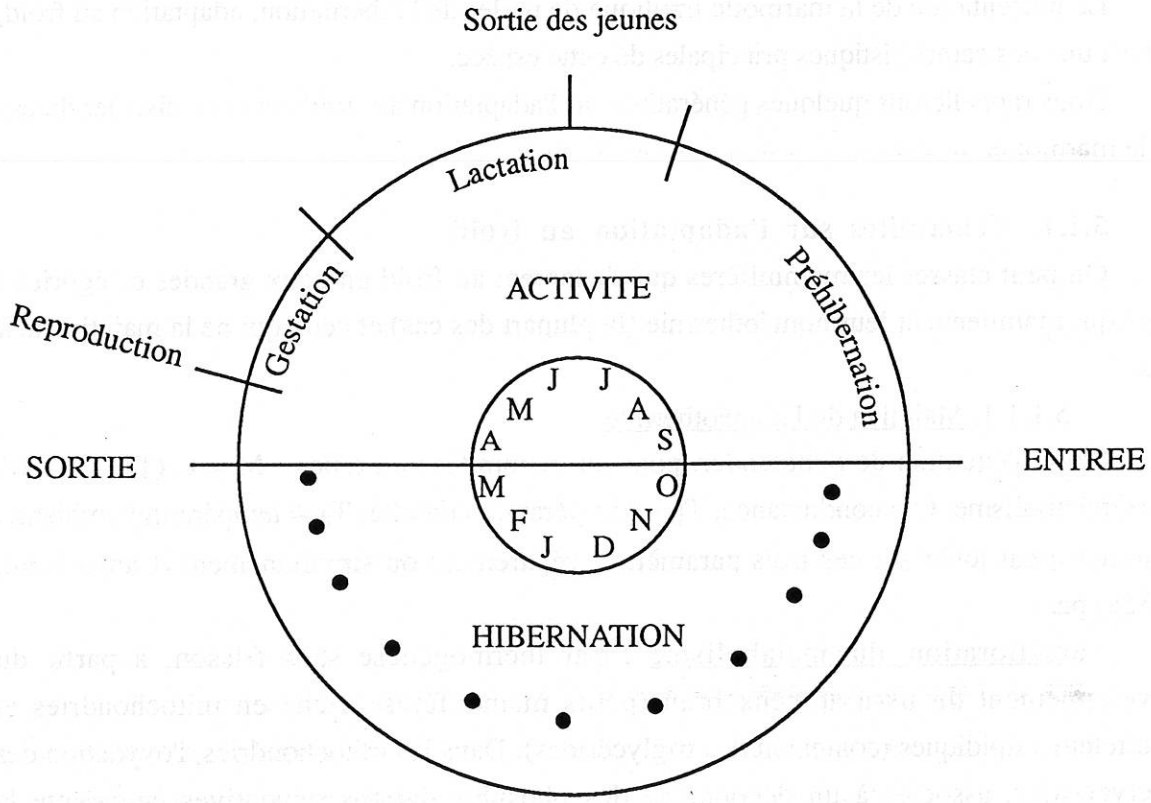


Figure 7 : Cycle annuel de *Marmota marmota.*

Les lettres dans le cercle central représentent les mois de l'année

● : réveil périodique

polaire que chez un animal tropical. D'après la loi des surfaces, la dépense énergétique est d'autant plus faible que l'animal est plus gros; de plus, en fonction de la morphologie, plus la taille de l'animal est importante, plus le rapport surface/volume est faible, donc les pertes de chaleurs réduites.

- adaptations comportementales : migrations (cétacés, chiroptères), jeûne (au bout d'un certain temps de jeûne, la dépense énergétique par unité de poids diminue).

5.1.1.2. Abandon de l'homéothermie

Lors de l'hibernation et de la torpeur, l'homéothermie est abandonnée de façon momentanée et réversible, en association avec un jeûne plus ou moins prolongé.

- dans le cas de la **torpeur**, il y a chute de la température, mais à des niveaux moins bas et pour des durées plus courtes que dans l'hibernation vraie. Elle peut suivre un rythme circadien (durant le sommeil diurne de certains petits rongeurs et petits marsupiaux) ou circannuel chez de gros animaux, "faux hibernants" (ours, blaireau).

- dans le cas de l'**hibernation** il existe un changement du niveau de la régulation de la température, qui correspond à une stabilisation de la température interne à environ 1°C au-dessus de la température ambiante. Parmi les mécanismes impliqués se trouvent : l'inhibition de la thermogénèse, par le biais d'un nouvel équilibre acido-basique sanguin [diminution du pH sanguin (Malan, 1988)], l'abaissement du métabolisme de repos et l'engraissement durant la saison d'activité. Ce dernier constitue une réserve alimentaire, mais permet aussi une diminution de la conductance et des changements morphologiques diminuant les pertes de chaleur. Tous les hibernants présentent des réveils périodiques, au cours desquels ils retrouvent une température corporelle élevée. La durée et la fréquence de ceux-ci varient suivant les espèces, mais dans tous les cas le coût énergétique est extrêmement important. Durant ces phases d'euthermie, la chaleur produite provient principalement du tissu adipeux brun, par thermogénèse sans frisson (Aloia, 1981).

En conditions naturelles, l'hibernation serait induite, entre autres par la privation de nourriture, et facilitée par une certaine condition corporelle, notamment la présence d'un taux important de graisses (Lyman & Dawe, 1960). Les résultats des travaux d'Ambid *et al.* (1990) sur le lérot, *Eliomys quercinus*, vont dans le sens de l'hypothèse de l'influence de la chute de la prise alimentaire sur l'induction de l'hibernation.

Les hibernants vrais sont essentiellement des rongeurs, on trouve aussi quelques chiroptères et des insectivores.

5.1.2. Les marmottes

Toutes les espèces de marmottes possèdent cette capacité à hiberner. Elles ont toutes de ce fait, un rythme saisonnier d'activité : hibernation en hiver, activité au printemps, en été et au début de l'automne.

Il existe des variations interspécifiques et intraspécifiques considérables dans les dates d'entrée en hibernation et d'émergence, en relation avec les différentes conditions environnementales. Les populations de haute latitude et de haute altitude montrent une variabilité saisonnière réduite dans leur cycle annuel (Barash, 1989).

L'hibernation apparaît résulter d'un rythme principalement interne de gain de masse corporelle et de dépôts de graisse, qui varie inter- et intraspécifiquement. Ce rythme persiste en conditions constantes de laboratoire. En effet, Davis (1967a) a montré que le taux de gain de masse corporelle chez *Marmota monax* change saisonnièrement même en conditions alimentaires constantes. *Marmota flaviventris* montre également des cycles circannuels de consommation alimentaire, de masse corporelle et de taux métabolique en conditions constantes (Ward & Armitage, 1981).

Un métabolisme faible jouerait en faveur des marmottes. Il leur permet en effet d'utiliser une proportion élevée de l'énergie (E) assimilée dans la production plutôt que dans la maintenance (Kilgore & Armitage, 1978). En effet chez *M. flaviventris*, l'efficience respiratoire ($E_{maintenance}/E_{assimilée}$) est de 77% alors que chez les homéothermes typiques elle est de 98%; l'efficience de croissance tissulaire ($E_{production}/E_{assimilée}$) est de 23% excédant largement les 1,5 à 2,5% rapportés pour les Mammifères herbivores; enfin le rapport Production/Maintenance est d'environ 30% , alors qu'il est typiquement de 1,1 à 3% chez les homéothermes (Kilgore & Armitage, 1978).

La diminution saisonnière du métabolisme pourrait faciliter le gain de masse corporelle, créant une prédisposition physiologique pour l'hibernation, et permettant un dépôt de graisses sans augmentation importante de la prise alimentaire. Ceci a d'ailleurs été mis en évidence chez *Marmota flaviventris* par Ward & Armitage (1981).

Pour plus de détails, il existe une littérature riche sur l'hibernation chez les mammifères, dont la marmotte (voir revues *in* Davis, 1976, et Lyman *et al.*, 1982).

5.1.3. La marmotte alpine

5.1.3.1. Préparation à l'hibernation

Comme tous les hibernants, au cours de la "belle" saison la marmotte augmente sa masse corporelle, par constitution du tissu adipeux brun, l'engraissement étant maximal juste avant l'entrée en hibernation. D'après Zelenka (1965), un mois avant l'entrée en hibernation la graisse mésentérique peut représenter 12% de la masse corporelle totale.

Quelques semaines avant l'entrée en hibernation, la marmotte accumule du foin dans l'hibernaculum pour confectionner un nid. Il existe à côté de cet hibernaculum une chambre à part où les animaux vont déféquer, les latrines hivernales. Peu de temps avant l'hibernation, l'issue du terrier est fermée par un bouchon, formé d'un amalgame de terre et de graviers, poils, débris de foin, d'environ 1 m à 1,5 m de long, placé à environ 50 à 80 cm de l'entrée (Couturier, 1964).

5.1.3.2. L'hibernation

Les dates d'entrée en hibernation (fin septembre-fin octobre) varient en fonction de l'altitude et de l'emplacement. Au laboratoire, l'hibernation commence quelques jours après avoir placé les animaux à 7-8°C (Arnold, 1988).

Lors de l'entrée en hibernation, la marmotte, enfouie dans le foin, prend alors une posture caractéristique en boule qui limite les pertes de chaleur : la tête est fléchie entre les cuisses, la queue en hyperflexion sur la tête, le dos rond, les membres antérieurs rabattus sur la poitrine et les pattes postérieures sur les joues (Couturier, 1963).

Cette phase est caractérisée par la chute de la température corporelle, et par les modifications concomitantes du métabolisme. La température rectale qui est de 38 à 40°C en période estivale, chute jusqu'à 4,5°C en phase d'hypothermie. La consommation d'oxygène pendant l'hibernation est vingt fois moindre que pendant la période d'activité. Le rythme cardiaque est ralenti : 180 à 220 battements/min. en période d'activité *versus* 38 (pour une $T_{rectale}$ = 9°C) à 28 ($T_{rect.}$= 6°C) b/min. (Couturier, 1963, 1964). Le rythme respiratoire diminue également : 60 inspirations/min. en période d'activité *versus* 2 ($T_{rect.}$ = 9,5°C) à 1 ($T_{rect.}$= 6°C) i/min. (Couturier, 1963).

Au cours de l'hibernation, il y a augmentation de la carbonémie (Dubois, 1896; Malan *et al.*, 1973), déshydratation et diminution de la masse corporelle.

La période des réveils, en laboratoire, varie suivant les auteurs. Arnold (1988) trouve des durées moyennes d'hypothermie de 344 h (± 43) et d'euthermie de 24,8 h (± 10,5). Cochet (1991) obtient respectivement des durées de 116 à 184 h, et de 45 à 50 h. Le nombre de réveils d'octobre à mars en conditions artificielles s'échelonne de 9 à 14 (Arnold, 1988). Les premiers et les derniers cycles sont plus courts (Arnold, 1988), conformément au patron généralement observé chez les hibernants (Morrison & Galster, 1975; Pivorun, 1976; Torke & Twente, 1977; French, 1982).

Lors des phases de réveil, la température corporelle augmente jusqu'à 32-35°C, restant inférieure à la température corporelle pendant la période d'activité. Les rythmes cardiaque et respiratoire s'accélèrent. Le réchauffement est plus rapide que le refroidissement : 8 à 9 h *vs* 24 à 42 h (Cochet, 1991).

Un rythme circadien libre-cours a été mis en évidence pendant l'hibernation. La périodicité s'échelonne de 25 à 34 heures suivant les individus. Pendant les phases de réveil, la marmotte n'est réellement active que 10 à 15% du temps (Cochet *et al.*, 1992). D'après les observations de Couturier (1963), la marmotte défèque lors des premiers réveils, rarement après; par contre elle urine environ une fois par mois tout au long de l'hibernation.

Arnold (1988) a montré que les entrées en hibernation et les réveils sont hautement synchronisés pour tous les membres d'un même groupe familial. Il a mis en évidence chez cette espèce la pratique de la thermorégulation sociale : par contact corporel, des individus du même groupe euthermiques permettent un réchauffement passif des marmottes torpides. Les

bénéficiaires sont essentiellement les jeunes de l'année; en effet, ceux-ci ont moins de réserves graisseuses que les individus plus âgés (Bibikov, 1968; Armitage *et al.*, 1976) et leur petite taille implique une plus grande perte de chaleur (Mills & South, 1972; Thäti, 1978). Ainsi, l'économie d'énergie réalisée par réchauffement passif diminue les risques de mortalité hivernale de cette classe d'individus (Arnold, 1990b). Nous reparlerons dans la suite de ce travail de ce phénomène, car les implications au niveau de la socialité sont très importantes.

La température à l'intérieur d'hibernaculums naturels de marmottes n'est en fait pas stable. Arnold *et al.* (1991) ont montré qu'elle chute de façon exponentielle tout le long de la saison d'hibernation, passant d'environ 12°C en automne à pratiquement 0°C au printemps. Des mesures de consommation d'oxygène au laboratoire montrent que des marmottes torpides ont une dépense énergétique minimale pour des températures ambiantes supérieures à 5°C. Le métabolisme augmente avec la chute de la température en dessous de 5°C. Dans leur expérimentation, la température du terrier est inférieure à 5°C pendant environ les deux tiers de l'hibernation. Mais, plus il y aurait d'animaux hibernant ensemble, plus la chute de la température du terrier en dessous de ce seuil critique serait retardée. Ainsi des conditions hivernales sévères seraient adoucies grâce à l'hibernation sociale.

5.1.3.3. Après l'hibernation

A la sortie d'hibernation, la marmotte a subi un certain nombre de modifications anatomo-physiologiques : diminution de la plupart des organes (foie, rate, reins, poumons, cœur), de la masse musculaire, modification de la formule sanguine. Par contre, les glandes génitales sont bien développées (Couturier, 1963).

Plusieurs auteurs ont constaté l'involution de certaines glandes endocrines : préhypophyse, thyroïde, surrénales, îlots de Langherans, parathyroïde, thymus (*in* Couturier, 1963). *In natura*, la perte de masse corporelle (Mc) est égale en moyenne à 30% de la Mc à l'entrée en hibernation (Arnold, 1990b). Elle peut être plus élevée, en particulier chez les subadultes, lorsque des jeunes sont présents dans le groupe, et que les premiers réchauffent les seconds (cf § 5.1.3.2) (Arnold, 1990b). Couturier (1963) a observé en conditions artificielles une perte de Mc de 50%, parfois plus. Cette perte est essentiellement due à la disparition complète ou presque de la graisse (Couturier, 1963).

Les dates de sortie dépendent, comme celles d'entrée, des sites. Elles s'échelonnent entre mi-mars et mi-avril. Généralement les marmottes vivant à basse altitude se réveillent plus tôt que celles vivant plus haut. Mais dans certains cas, on observe l'inverse, ceci en relation avec une différence de durée d'ensoleillement (Zelenka, 1965). Müller-Using (1954) signale à cet égard que des marmottes habitant de fortes pentes près des crêtes sortent plus tôt que celles vivant plus bas, là où la neige persiste plus longtemps. Ce sont les mâles adultes qui sortent le plus tôt d'hibernation et les juvéniles les derniers (Arnold, 1988).

Les sorties courtes au début se font de plus en plus longues au cours du temps. Pendant les premiers jours les marmottes ne mangent pas, en dehors d'un peu de neige, continuant à vivre sur les réserves graisseuses restantes (Zelenka, 1965; Wieser, 1983).

5.2. CROISSANCE - LONGEVITE

La période d'hibernation entraîne un arrêt de la croissance, d'où un développement particulièrement lent pour un rongeur. La marmotte alpine n'atteint sa taille adulte qu'à l'âge de 3 ans (Zelenka, 1965; Arnold, 1990a).

A la naissance, les jeunes pèsent environ 30 g. A 10 jours ils pèsent environ 90 g, à 25 jours plus de 200 g, et à 40 jours, lors de leur première sortie, ils pèsent de 300 à 350 g (Zelenka, 1965; Wieser, 1983; figure 6). Aux environs de 90 jours, ils peuvent atteindre les 2 kg. Un taux de croissance de 25 g/j et 33 g/j a pu être calculé sur deux jeunes recapturés (figure 6).

Il n'existe pas de données sur la longévité *in natura* de la marmotte. Couturier (1964) estime la longévité potentielle à environ 14 ans. Il cite le cas d'un individu ayant vécu plus de 13 ans et demi au jardin zoologique de Londres.

5.3. CYCLE REPRODUCTEUR

La reproduction a lieu environ 15 jours après la sortie d'hibernation (Müller-Using, 1957; Humbeck, 1958; Couturier, 1964; Wieser, 1983). L'accouplement se déroule pratiquement toujours dans le terrier, très rarement à l'extérieur.

Selon Arnold (1985), la périodicité de la reproduction ainsi que la taille de la portée dépendraient de la différence de masse corporelle pour la femelle entre deux années consécutives, cette différence résultant du gain pondéral durant l'été et de la perte hivernale. On peut alors observer des cas de reproduction annuelle et des cas de reproduction bisannuelle.

La femelle est réceptive au maximum un jour (Müller-Using, 1957; Psenner, 1957; Hembeck, 1958).

Seule la femelle dominante du groupe produit des jeunes viables (Zelenka, 1965; Naef-Danzer, 1984; Lenti Boero, 1988b; Arnold, 1990a; mais voir Barash, 1976). Les femelles subordonnées qui tentent de se reproduire soit échouent dans la conception, soit résorbent leur portée, ce qui est commun chez les marmottes (Bibikov, 1968).

La femelle dominante serait susceptible de s'accoupler avec tous les mâles en présence (Müller-Using, 1957; Hembeck, 1958; Arnold, 1990a).

5.3.1. Maturité sexuelle

Les individus peuvent être sexuellement matures à l'âge de 2 ans, mais ne se reproduisent habituellement pas avant l'âge de 3 ans (Psenner, 1960; Couturier, 1964; Kratochvil, 1964; Zelenka, 1965; Ratti, 1970; Lenti Boero & Boero, 1989). Chez les femelles

subordonnées, la reproduction peut être inhibée par la présence d'une femelle adulte dominante (Arnold, 1900a).

5.3.2. Gestation - Parturition

La gestation dure 33 à 34 jours (Psenner, 1957).

La parturition a lieu dans le terrier de mise-bas, qui peut être l'hibernaculum. Quelques jours avant la mise-bas, la femelle ne tolèrerait plus aucun de ses congénères aux alentours de ce terrier (Zelenka, 1965; Wieser, 1983).

In natura, la portée est de 2 à 6 jeunes (Arnold, 1990a). En élevage, elle peut aller jusqu'à 7 (Psenner, 1960).

5.3.3. Ontogenèse - Lactation (Wieser, 1983)

Les petits sont nidicoles. Ils naissent nus et aveugles. Ils dépendent donc de la chaleur de la mère. Celle-ci ne les quitte au début que pour de brefs instants, pour manger, et les recouvre alors de foin.

Dès le deuxième jour, ils font entendre de faibles cris, dont la fréquence et l'intensité augmentent petit à petit.

A partir du cinquième jour, un léger duvet sombre recouvre la peau.

A partir du 15ème jour, la femelle s'allonge parfois à l'écart des jeunes. Ceux-ci deviennent capables de régler leur température au niveau de 38-39°C.

Vers le 25ème jour, les incisives percent et les yeux s'ouvrent.

A 30 jours, le développement du pelage est fini. La femelle ne se couche alors avec les jeunes que pour les allaiter. Ces derniers commencent déjà à jouer.

C'est vers le 39ème-40ème jour qu'ils sortent pour la première fois du terrier. Jusque là ils ne sont nourris qu'avec le lait maternel, la seule végétation introduite par la femelle étant du foin pour isoler la chambre-nid. Dès leur sortie, les jeunes se nourrissent progressivement de plantes, et continuent à têter au moins jusqu'à l'âge de 65 jours; l'allaitement n'est pratiquement jamais réalisé à l'extérieur du terrier.

6. DONNEES ECOLOGIQUES

6.1. HABITAT

La marmotte vit entre 800 et 3200 m d'altitude (Forter, 1975). Mais l'intervalle altitudinal le plus utilisé est 1400-2700 m, avec un *preferendum* à 2300-2700 m (Grimod *et al.*, 1991).

Elle fréquente donc les étages subalpin et alpin. Elle s'installe sur les versants exposés à l'adret, évitant apparemment les pentes orientées au nord (Couturier, 1964; Forter, 1975). Elle occupe les milieux ouverts herbacés (pelouses, prairies), plus ou moins encombrés de rochers, et légèrement pentus (20 à 25°) (Grimod *et al.*, 1991). Elle se rencontre rarement en forêt, et si tel est le cas, c'est en lisière ou dans les clairières.

Le terrier est extrêment important pour la marmotte, puisqu'elle y est confinée pendant les 5 mois et demi à 6 mois et demi que dure l'hibernation, et qu'elle y passe en période d'activité plus de 50% de son temps.

On distingue deux grands types de terriers : le terrier principal et le terrier secondaire (Couturier, 1964; Zelenka, 1965).

Le **terrier principal** possède une issue principale et des issues secondaires; elles sont suivies de galeries, de 3 à 10 m de long, parfois plus, débouchant dans une ou plusieurs chambres (Couturier, 1964). C'est dans la chambre principale que se déroulent l'hibernation, l'accouplement, la mise-bas et l'élevage des jeunes. Les dimensions en sont de 40x40x[80-100] cm (Couturier, 1964). Le terrier s'enfonce plus ou moins profondément dans le sol, souvent de quelques mètres, mais peut aussi se trouver non loin de la surface, la nature du terrain imposant la profondeur, ainsi que la direction, parfois brisée par un bloc rocheux imprévu (Couturier, 1964). En été, elle sert de refuge frais le jour et de lieu de repos la nuit. Le deuxième type de chambre correspond à des latrines que l'animal utiliserait, selon Couturier (1964), seulement en hiver; en été elle dépose ses excréments dans des latrines externes.

Il existe plusieurs **terriers secondaires** sur le domaine vital; ils ne possèdent en général qu'une ouverture, ils peuvent se situer sous un rocher ou en plein milieu de la pelouse. Ils sont utilisés essentiellement lors d'un dérangement brusque qui ne permet pas à la marmotte de réintégrer le terrier principal.

Une faune pholéophile très variée habite les terriers de marmottes : arthropodes commensaux, dont des coléoptères et des diptères (Marié, 1930, 1937). On y trouve également des champignons dermatophytes (Gallo *et al.*, 1992). Des caractéristiques supplémentaires quant à ces deux types de terriers seront données dans la suite de ce travail (chapitre 6).

Exceptionnellement une vipère (obs. pers.), un mustélidé, un jeune renard ou un lièvre variable peuvent pénétrer dans un terrier occupé (Couturier, 1964).

6.2. REGIME ALIMENTAIRE

La marmotte est essentiellement herbivore, *sensu lato*. Elle consomme des Poacées, Fabacées, Polygonacées, Astéracées, Apiacées. Elle mange les tiges, feuilles, fleurs, graines, bourgeons, racines, bulbes, tubercules, fruits, écorces. Elle privilégie les Dicotylédones pendant toute la période estivale et favorise les fleurs surtout en juillet (Massemin, 1992). Les Poacées, peu consommées, tendent à être remplacées par les Dicotylédones en septembre (Massemin, 1992). Certains individus mangent de la prêle marginée, riche en silice, probablement pour s'user les dents (Perrin, non-publié), comme *Marmota olympus* qui mâche occasionnellement des morceaux de cônifères arbrisseaux, probablement pour leur valeur abrasive (Barash, 1989).

Accessoirement, la marmotte alpine peut être carnivore et consommer des vers, larves et imagos d'insectes (Orthoptères, Coléoptères) (Couturier, 1964; Parc National des Pyrénées, 1989; obs. pers.). D'après Couturier (1964), elle pourrait manger des œufs d'oiseaux et même des oisillons. Au cours de la présente étude, ce comportement n'a jamais été observé, mais à plusieurs reprises j'ai pu assister à des attaques de marmottes par des traquets motteux, lorsque celles-là passent près d'une zone de nidification.

Les marmottes auraient un besoin accru en NaCl en été, qu'elles satisferaient en utilisant les salines mises à la disposition des ongulés (Couturier, 1964). Lors des sessions de captures (essentiellement juin), les marmottes consomment, en effet, le sel placé comme appât. Ce comportement a également été observé chez *Marmota monax* par Weeks & Kirkpatrick (1978); ce besoin accru saisonnier en Na serait lié à l'augmentation de K dans les tissus méristématiques des végétaux consommés; une balance sodique négative au printemps pourrait être un facteur limitant la population. Dans le sens de cette hypothèse, Aumann & Emlen (1965) ont trouvé que la reproduction en élevage de *Microtus pennsylvanicus,* soumis à un régime déficitaire en Na, était plus faible que celle d'animaux fournis en NaCl.

L'eau libre, l'eau préformée et l'eau métabolique des aliments semblent être un apport hydrique suffisant, mais il peut arriver parfois que la marmotte boive directement au torrent (obs. pers.).

6.3. PREDATION

Le principal prédateur de la marmotte est l'aigle royal, *Aquila chrysaetos* (Couturier, 1964; Huber, 1978; Wieser, 1983; Hainard, 1989). La marmotte constitue la base de sa nourriture en été. Ce sont les jeunes et les marmottes faibles qui sont bien sûr les proies les plus faciles. L'aigle les capture en volant au ras-du-sol. A sa vue, les marmottes émettent un sifflement d'alarme unique et se réfugient dans leur terrier.

Le deuxième prédateur est le renard, *Vulpes vulpes*. Lorsqu'il est repéré, les marmottes émettent également un cri d'alarme, mais différent de celui émis pour l'aigle. Il est en effet constitué par la répétition de plusieurs unités sonores. Le renard utilise plusieurs stratégies de capture : l'affût à la sortie d'un terrier, l'approche en rampant, la surprise, meilleur atout. Sans ce dernier effet, le renard a une faible probabilité de réussir à capturer une marmotte adulte; c'est pourquoi il s'attaque plutôt aux individus jeunes, isolés, malades, blessés. Lorsqu'il s'attaque à un adulte, il doit parfois, à l'issue d'un violent combat, renoncer à la proie convoitée (Couturier, 1964).

Des prédateurs occasionnels existent également : le chien (*Canis domesticus)* la martre (*Martes martes*), l'hermine (*Mustela erminea*), le grand corbeau (*Corvus corax*) (Wieser, 1983), l'autour des palombes (*Accipiter gentilis*) (Couturier, 1964; Perrone *et al.*, 1992), dangereux avant tout pour les jeunes. La martre et l'hermine pourraient dérober les petits sans défense dans leur terrier, tandis que le grand corbeau les enlèverait parfois lors de leurs

premières sorties en plein air (Wieser, 1983). Le passage d'un chocard (*Pyrrhocorax graculus)* planant entraîne également des cris d'alarme, à cause de sa silhouette.

La marmotte réagit également au passage du gypaète barbu (*Gypaetus barbatus)*. Mais si des tentatives d'attaque par les subadultes ont pu être observées, il n'existerait apparemment pas de prédation directe par les adultes, qui ne consomment que des marmottes déjà mortes (Heredia & Herrero, 1992).

C'est au printemps, quand les animaux n'ont presque plus de réserves et qu'ils doivent parcourir parfois de grandes distances pour trouver des plages d'herbe, que l'impact de prédation serait le plus fort (Couturier, 1964; Zelenka, 1965; Wieser, 1983).

Enfin, citons au rang des prédateurs l'homme. Si aujourd'hui la marmotte n'est plus guère chassée, elle a constitué depuis la préhistoire jusqu'à la seconde guerre mondiale un gibier important (cf. § 7).

6.4. PARASITISME

Le tableau 3 est une synthèse d'après les travaux de Sabatier (1989). Il nous donne les espèces de parasites, leur fréquence, ainsi que leur spécificité d'hôte, à partir d'une étude réalisée sur des marmottes provenant du massif de la Vanoise et des Alpes de Haute-Provence.

La pathogénie du parasitisme est encore mal connue. Cependant dans l'état actuel des connaissances, elle ne semble pas provoquer de mortalité importante mis à part quelques rares cas dus à des coccidioses (Sabatier, 1989). Néanmoins, Arnold & Lichtenstein (1993) ont récemment mis en évidence une corrélation entre l'importance de l'infestation par *Echynonyssus blanchardi* et le succès reproducteur des marmottes alpines. La mortalité hivernale des jeunes augmente avec la charge de cet ectoparasite, probablement parce que celle-ci réduit la capacité des parents, ainsi que des subordonnés, aidant à réchauffer les jeunes pendant l'hibernation. Cependant, Arnold & Lichtenstein (1993) ne trouvent pas de relation entre la charge parasitaire et la taille du groupe ou la densité de marmottes. Il semble donc que la charge de *Echynonyssus blanchardi* puisse diminuer la valeur sélective de la marmotte alpine, mais qu'elle ne soit pas un coût de socialité.

La marmotte est une bonne illustration de coévolution parasites-hôtes. Hugot (1980 *in* Sabatier, 1989) a étudié l'évolution du genre *Citellina* (Nématodes). Pour cela, il a analysé les stades de différenciation de certaines structures céphaliques, ce qui lui permet de différencier cinq types. En les classant selon un axe évolutif, il aboutit à trois lignées. Or, si l'on compare l'arbre phylogénétique des citellines avec celui des Sciuridés, on s'aperçoit que l'on peut les superposer. Enfin, si l'on sait que pratiquement toutes les espèces de citellines ne sont connues que chez des hôtes phylogénétiquement proches, on peut conclure à un phénomène de coévolution. En pratique il devient possible sur un hôte de *Citellina* donné de "prédire" la structure de l'espèce hébergée. En prenant l'exemple de la marmotte alpine (maillon le plus

Tableau 3 : Les parasites de *Marmota marmota* (synthèse d'après Sabatier, 1989).

Embranchement Classe	Espèce	Localisation	Fréquence	Spécificité
Protozoaires				
Coccidiomorphes	*Eimeria arctomysi*	Tube digestif	+++++	M.m. ?
	Eimeria marmotae	"	+++++	M.m. ?
	Eimeria monacis	"		
	Eimeria perforoïdes	"		
	Sarcocystis sp.	muscles striés	++	?
	Toxoplasma gondii	myocarde plaques de Peyer foie, canaux biliaires	+	!
Plathelminthes				
Trématodes	*Dicrocoelium lanceolatum*	foie, canaux biliaires	++++	Ub.
Cestodes	*Ctenotaenia marmotae*	intestin grêle	+++++	M.
	Paranoplocephala transversaria	"	++	M.
	Cysticercus longicaulis (=*Taenia crassiceps*)	cavité splanchnique "	+++	!
	Tetrathiridium sp. (=*Mesocestoïdes sp.*)	" "	++	!
Némathelminthes				
Nématodes	*Citellina alpina*	coecum-côlon	+++++?	M.m.
	Ascaris laevis	intestin grêle	+++++	R.
	Ostertagia circumcincta	estomac	+++	!
	Ostertagia trifurcata	"	+++	!
	Trichuris sp.	coecum-côlon	++++	R.?
	Capillaria hepatica	foie, canaux biliaires	+++	Ub.
	Spiruridae sp.	oesophage, estomac	++	?
	Oxyuris marmotae	coecum-côlon	++	?
Arthropodes				
Arachnides	*Echynonyssus blanchardi*	peau, pelage	++++	R.
	Laelaps agilis	"	++	!
Insectes	*Gyropus ovalis*	"	+	!
	Oestromyia sp	tissu conjonctif sous-cutané	++	R.?

Fréquence des parasites :

+++++ : majeurs et très fréquents
++++ : à occurence présentant de fortes disparités; d'assez fréquents à rares
+++ : vraisemblablement assez rares
++ : rarissimes ou connus comme tels
+ : ne devant pas évoluer spontanément chez *Marmota marmota*

Spécificité d'hôte :

M.m. : parasite inféodé strictement à *Marmota marmota*
M. : parasite inféodé strictement au genre *Marmota*
R. : parasite inféodé aux rongeurs
! : parasite pour lequel *M. marmota* est un hôte inhabituel
Ub. : parasite ubiquiste
? : données insuffisantes

récent du rameau phylétique), la théorie est vérifiée : *Citellina alpina* appartient bien au type le plus évolué.

7. LA MARMOTTE ET L'HOMME

Il semble que la marmotte ait été un gibier précieux pour l'hominidé du Paléolithique supérieur, qui l'aurait chassée à la fois pour sa chair et sa fourrure (Couturier, 1964). Certains sites préhistoriques (particulièrement des abris rocheux et des cavernes) recèlent des quantités importantes d'ossements de marmottes, débris de cuisine : Lazaret de Nice, homme de l'acheuléen; Cavernes de Méaudres, Engins, Saint-Agnan et La Chapelle-en-Vercors, homme du magdalénien.

Pour l'instant, on ne connait que trois peintures rupestres de marmottes en France : Combarelles en Dordogne, Gourdan en Haute-Garonne et Isturitz dans les Pyrénées Atlantiques (Jean, 1981).

Les marmottes d'Asie Centrale pourraient être à l'origine du développement de la "Grande Peste" du XIVe siècle (de 1346 à 1352). La maladie se serait propagée jusqu'en Europe par le commerce de la fourrure, le long de la Route de la soie (Mc Evedy, 1988). D'après Couturier (1964), aucun cas n'aurait été signalé en France, alors que d'autres espèces eurasiennes sont aujourd'hui encore des réservoirs du bacille pesteux (Bibikov, 1992).

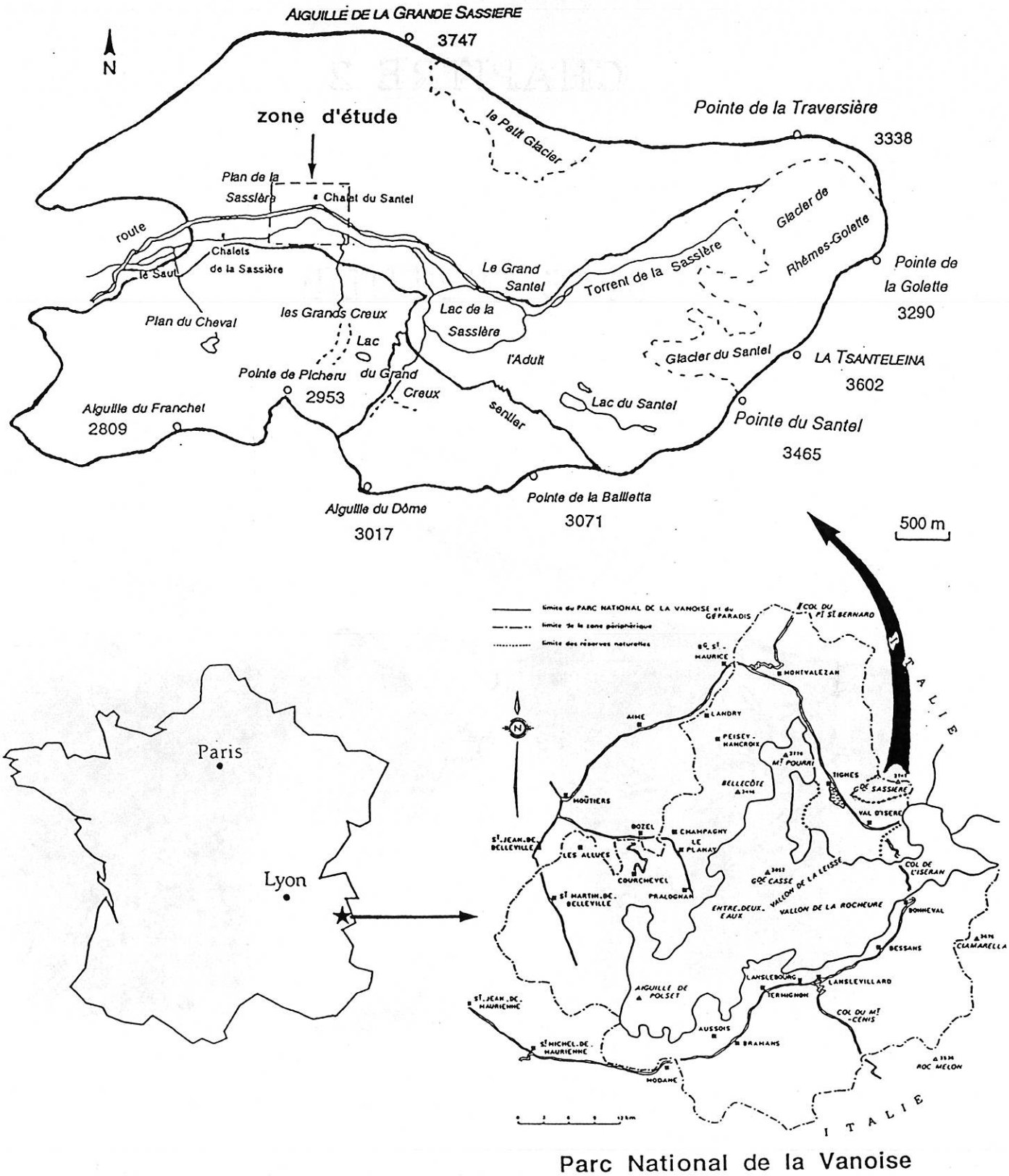
Jusqu'au début du siècle, la marmotte a été beaucoup chassée. Différents modes de chasse et de capture étaient utilisés : chasse à l'approche, à l'affût, à la surprise, capture avec chien, par enfumage du terrier, par piègeage, à la main ou au "bonnet" pour les jeunes sujets, et par déterrage en hiver (Couturier, 1964). La chair, la fourrure ainsi que la graisse étaient utilisées. La graisse servait à l'encausticage des meubles, à l'éclairage, au graissage des chaussures, exceptionnellement pour la cuisine; elle était également utilisée comme analgésique contre les rhumatismes et les entorses.

Aujourd'hui, bien que la marmotte reste une espèce gibier en dehors des zones protégées (arrêté ministériel du 26 juin 1987, J.P. Martinot comm.pers.), elle n'est plus guère chassée, de plus sa commercialisation est interdite (arrêté du 17 avril 1981, J.P. Martinot comm.pers.).

CHAPITRE 2

SITE D'ETUDE

RESERVE NATURELLE DE LA GRANDE SASSIERE



Parc National de la Vanoise

Figure 8 : Localisation du site d'étude.

1. CHOIX DU SITE

La marmotte étant classée espèce gibier par arrêté ministériel du 26 juin 1987 (art.1) (J.P. Martinot, comm. pers.), l'étude de sa socioécologie impliquait de travailler dans un premier temps sur une population non susceptible de subir des prélèvements artificiels (chasse, piégeages...). La nécessité de travailler dans une zone protégée s'imposait.

Une collaboration a donc été établie avec le Parc National de la Vanoise, Parc National de zone montagnarde le plus proche de Lyon, intéressé par ce programme de recherche et susceptible de fournir une aide matérielle.

Après l'examen de sites situés dans la vallée de la Maurienne (Bonneval-sur-Arc, Col de la Madeleine), dans la zone centrale du Parc (vallée de la Rocheure), puis dans la vallée de la Tarentaise (Réserve de la Grande Sassière), notre choix s'est finalement porté sur ce dernier site (figure 8). La Réserve de la Grande Sassière présentait à la fois un intérêt écoéthologique et la possibilité de disposer d'un soutien logistique immédiat pour la première saison d'étude, en 1990.

2. LA RESERVE NATURELLE DE LA GRANDE SASSIERE (PARC NATIONAL DE LA VANOISE)

Le Parc National de la Vanoise, créé en 1963, est le premier en date des parcs nationaux français. Cest l'un des quatre parcs nationaux de montagne.

Il est situé dans les Alpes centrales, entre les hautes vallées de la Maurienne et de la Tarentaise, dans le département de Savoie (figure 8). Couvrant en zone centrale une superficie de 52 800 ha, il jouxte sur 14 km le Parc National italien du Grand-Paradis; l'ensemble constitue ainsi la plus grande réserve d'Europe occidentale avec 125 000 ha.

La variété de ses roches, liée à une structure géologique très complexe, l'amplitude altitudinale, la position de carrefour climatique, contribuent à la remarquable richesse géologique, floristique et faunistique du massif.

Le vallon de la Sassière (45°29'N, 6°59'E) a été classé en réserve naturelle et intégré au Parc National de la Vanoise en 1972.

Ce vallon est la première vallée importante affluente de celle de l'Isère sur sa rive droite. Il se trouve dans la partie la plus interne de la Haute-Tarentaise, bien protégé des vents d'Ouest par les massifs plus occidentaux dont celui de Bellecôte est le plus élevé. Il domine la rive orientale du lac du Chevril.

Avant la mise en réserve, l'influence humaine s'est manifestée dans le vallon par le pacage d'ovins transhumants, puis par la construction de deux barrages hydro-électriques,

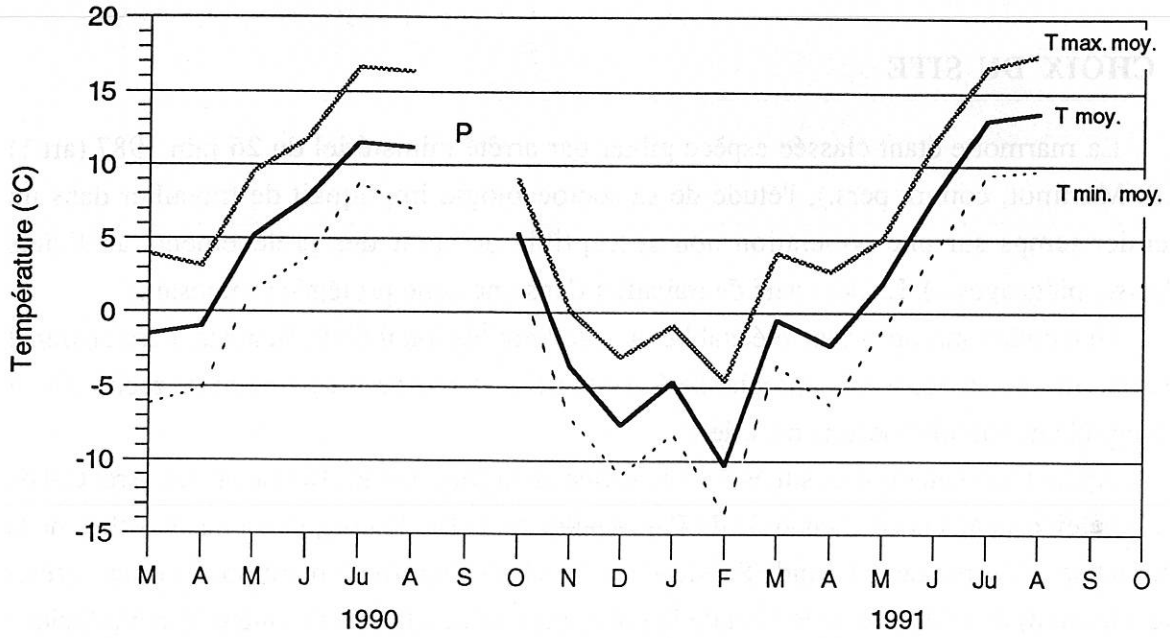


Figure 9 : Températures (moyenne, minimale moyenne et maximale moyenne) enregistrées par la station météorologique de Tignes (Savoie, Tarentaise, alt. 2115 m) de mars 1990 à avril 1991, par la station de Lanslebourg-Mt Cenis (Savoie, Haute-Maurienne, alt. 2000 m) de mai à octobre 1991.

(P = station en panne)

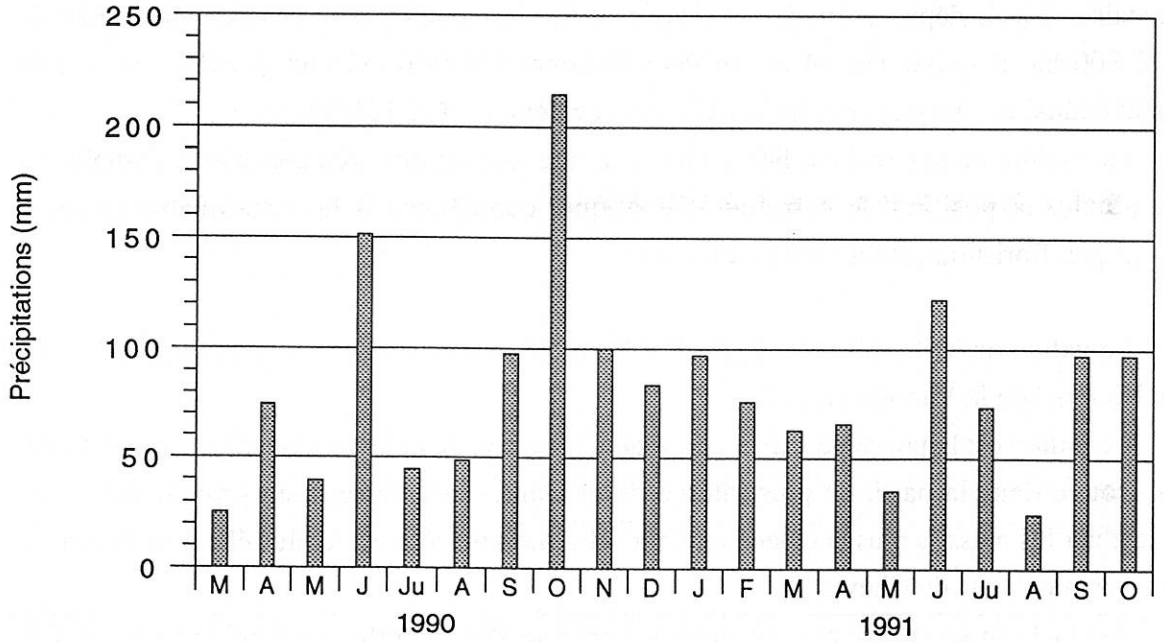


Figure 10 : Précipitations mensuelles enregistrées à partir du poste climatologique des Brévières (Savoie, Tignes, alt.1560 m) de mars 1990 à octobre 1991.

l'un de taille réduite au niveau du Saut, l'autre beaucoup plus important sur l'emplacement du lac de la Sassière.

Le vallon de la Sassière présente une grande unité lithologique car ce sont les schistes lustrés qui constituent la roche-mère dominante de toute la rive droite, alors que sur la rive gauche ils forment l'important dôme de Picheru (alt. 2953 m). Dans la partie Sud orientale, les marbres chloriteux occupent une vaste zone dominée par la Pointe de la Bailletta (alt. 3071 m) et surtout la Tsanteleina (alt. 3602 m) (Gensac & Rothé, 1974).

Le climat est un climat de haute montagne, très contrasté, avec de fortes précipitations hivernales sous forme de neige bien que pour le vallon proprement dit, l'enneigement soit nettement inférieur aux régions plus occidentales comme le bassin de Tignes (Gensac & Rothé, 1974). Les données climatiques thermiques et pluviométriques pour la région au cours de l'étude sont données dans les figures 9 et 10 respectivement.

La réserve se situe entièrement au-dessus de 1850 m, la végétation appartient donc aux étages subalpin et alpin. La mise en réserve du vallon a eu pour conséquence l'arrêt du pacage des moutons transhumants, ce qui a permis la réapparition, voire l'extension, de certaines espèces parmi les plus intéressantes de la flore de Savoie. Cette partie du Parc est considérée comme l'une des plus riches en espèces végétales de grand intérêt, et peut-être comme la plus remarquable par la grande variété des phytocénoses (Trotereau, 1976).

La faune de la réserve comprend les vertébrés suivants [liste non-exhaustive, en particulier pour les micro-mammifères (Rongeurs, Insectivores)].

Poissons : pas de faune spontanée, mais quelques espèces à intérêt piscicole qui ont été implantées dans le lac de la Sassière : truite, *Salmo fario*; omble *Thymallus thymallus*.

Amphibiens (Anoures) : grenouille rousse, *Rana temporaria*.

Reptiles : (Sauriens) lézard vivipare (supposé), *Lacerta vivipara*; (Ophidiens) vipère aspic, *Vipera aspis*.

Oiseaux :

- rapaces : aigle royal, *Aquila chrysaetos* (non-nicheur); buse variable, *Buteo buteo*; épervier, *Accipiter nisus* (non-nicheur); faucon crécerelle, *Falco tinnunculus*. Fréquentation occasionnelle du gypaète barbu, *Gypaetus barbatus*, et du circaète Jean-Le-Blanc, *Circaetus gallicus*.
- galliformes : lagopède alpin, *Lagopus mutus*; perdrix bartavelle, *Alectoris graeca*; tétras lyre, *Tetrao tetrix* .
- cuculiformes : coucou gris, *Cuculus canorus*.
- passériformes : accenteur alpin, *Prunella collaris*; accenteur mouchet, *Prunella modularis*; alouette des champs, *Alauda arvensis*; bec croisé, *Loxia curvirostra*; bergeronnette grise, *Motacilla alba*; chocard à bec jaune, *Pyrrhocorax graculus;*

cincle plongeur, *Cinclus cinclus*; corneille noire, *Corvus corone*; crave à bec rouge, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*; grand corbeau, *Corvus corax*; linotte mélodieuse, *Carduelis flavirostris*; merle à plastron, *Turdus torquatus*; merle de roche, *Monticola saxatilis*; mésange boréale, *Parus montanus*; mésange huppée, *Parus cristatus*; mésange noire, *Parus ater*; niverolle, *Montifringilla nivalis*; pinson des arbres, *Fringilla coelebs*; pipit spioncelle, *Anthus spinoletta*; rouge-queue noir, *Phoenicurus ochruros*; tichodrome échelette, *Tichodroma muraria* ; traquet motteux, *Oenanthe oenanthe*; traquet tarier, *Saxicola rubetia*.

Mammifères :

- rongeurs : campagnol des champs, *Microtus arvalis*; campagnol des neiges, *Microtus nivalis*; mulot à gorge jaune, *Apodemus flavicollis*; marmotte, *Marmota marmota*.
- lagomorphes : lièvre variable, *Lepus timidus*; lièvre brun, *Lepus capensis*.
- ongulés sauvages : bouquetin, *Capra ibex*; chamois, *Rupicapra rupicapra*. Fréquentation occasionnelle du chevreuil, *Capreolus capreolus* (J.P. Martinot, comm. pers.) et du sanglier, *Sus scrofa*, en période de chasse (B. David, comm. pers.).
- carnivores : fouine, *Martes foina*; hermine, *Mustela erminea*; renard, *Vulpes vulpes*. Fréquentation exceptionnelle du blaireau, *Meles meles* (B. David, comm. pers.).

Plusieurs tentatives de prédation sur la marmotte par le renard et l'aigle ont été observées. En 1991, un couple de renards et des renardeaux occupaient un terrier au-dessus du site d'étude dans le cirque de la Sassière (à plus de 2400 m); de nombreux restes de marmottes ont été trouvés non loin de là.

3. ZONE D'ETUDE

La zone d'étude est située dans la partie inférieure du vallon, entre le Saut et le lac de la Sassière (figure 8).

Elle s'étend sur environ 10 ha de part et d'autre du chalet du Santel (alt. 2347 m). On y distingue six types de groupements végétaux regroupés en trois catégories (Gensac et Rothé, 1974) (figure 11) :

• les hydroséries, pour lesquelles l'eau constitue le facteur dominant :

- groupements ripicoles des torrents (ou glières) : l'eau intervient par son action mécanique (zones 1a et 1b).
- groupements marécageux : l'eau intervient par une imprégnation constante du sol, au niveau de surfaces planes (zone 2).

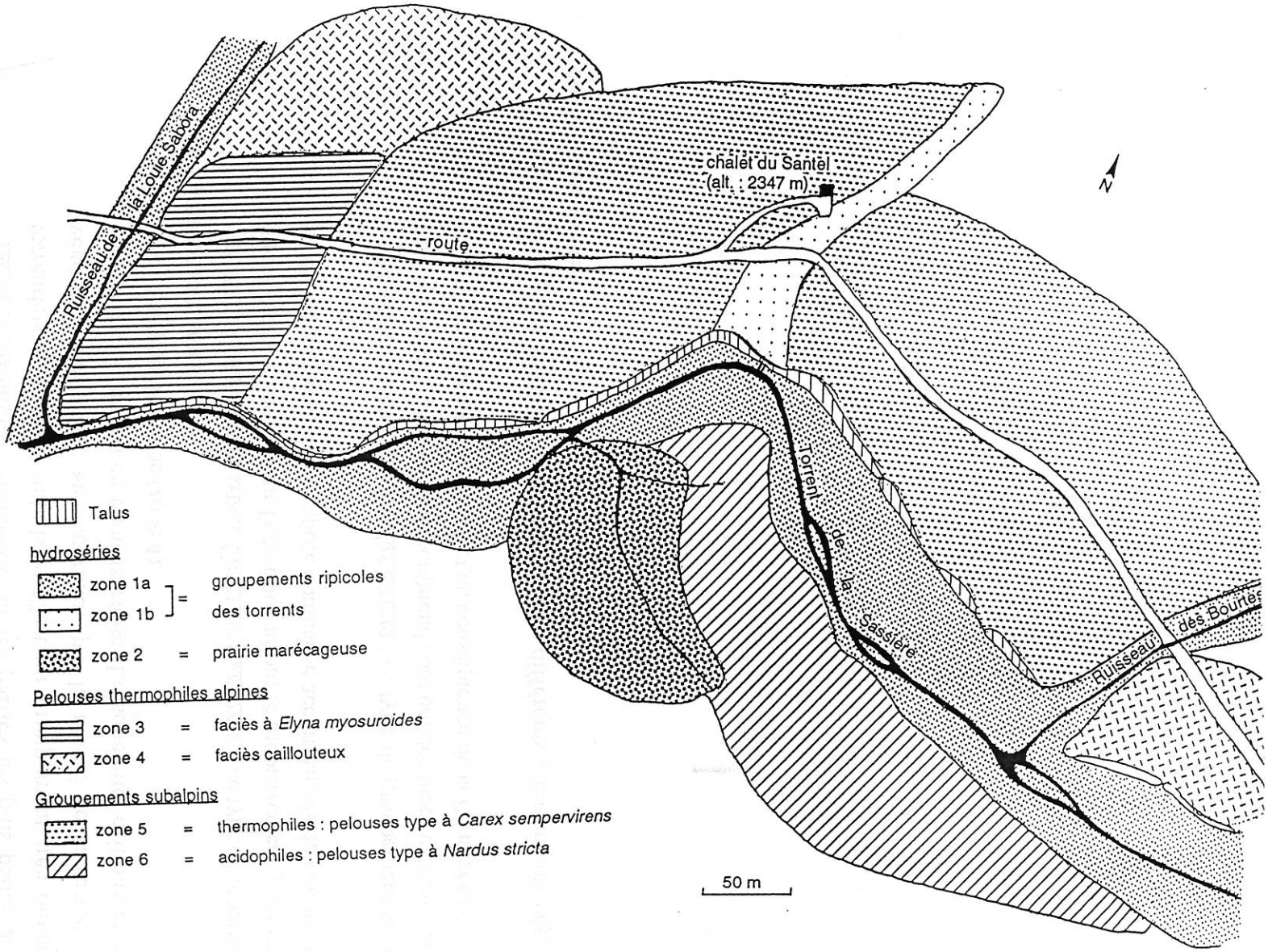


Figure 11 : Cartographie des différents groupements végétaux présents sur la zone d'étude.

• les pelouses thermophiles alpines :

- faciès à *Elyna myosuroides* : occupent le bas du versant d'adret sur les parties les plus plates (zone 3).

- faciès caillouteux : installées sur les parties les plus plates des cônes torrentiels et éboulis stabilisés. C'est un groupement très ouvert où la végétation ne couvre au maximum que la moitié de la surface du sol, l'instabilité du milieu en étant la cause. Le squelette, cailloux et graviers, occupe un grand volume (zone 4).

• les groupements subalpins :

- thermophiles, pelouses type à *Carex sempervirens* : ce type de groupement est principalement localisé sur l'adret du vallon; le recouvrement y est total et *C. sempervirens* joue le rôle d'espèce dominante accompagnée de *Poa alpina* (zone 5).

- acidophiles, pelouses à *Nardus stricta* : ce type de groupement se situe à la base des versants; son substrat comprend souvent des blocs calcaires entraînant une grande hétérogénéité du sol et en conséquence de la flore (zone 6).

La liste des espèces végétales présentes dans les différents groupements végétaux est donnée dans l'annexe 1.

CHAPITRE 3

METHODOLOGIE

Le but d'une étude détermine en grande partie les méthodes utilisées. Comme pour toute étude comportementale *sensu lato*, il est implicite pour les intervenants de limiter au maximum les perturbations du sytème étudié (liées à leur présence, à leur matériel ou au prélèvement d'animaux). Toutefois l'étude écoéthologique d'une espèce implique de pouvoir identifier les individus : classes d'âge, de sexe, parenté. Dans cette étude, nous avons cherché à savoir quelle était la composition de l'unité sociale (effectifs par classes d'âge, de sexe), comment elle évolue dans le temps (qui quitte la cellule, quand et comment), quels sont les types d'interactions sociales au sein d'une unité et entre unités, et comment l'espace est utilisé.

Le mode de vie diurne dans un milieu ouvert de l'espèce étudiée, associé à une taille moyenne, permet d'emblée d'opter pour une **méthode d'observation directe** des animaux.

L'identification de ceux-ci et leur suivi visuel rendent obligatoires la capture et le marquage.

1. TECHNIQUE

1.1. CAPTURE

1.1.1. Choix du piège

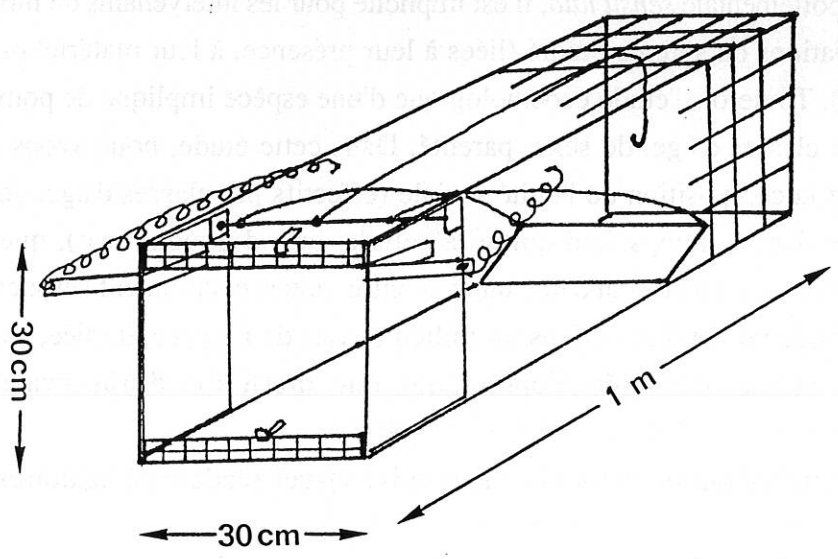
Tous les auteurs nord-américains étudiant l'écoéthologie des Sciuridés capturent les animaux avec des pièges-boîtes ou pièges-cages de la Tomahawk Live Trap Company (Wisconsin, U.S.A.) (Armitage, 1962, 1973, 1974, 1975, 1977, 1982, 1986a...; Armitage & Johns, 1982; Barash, 1973a, 1973b, 1974b; Holekamp; 1986; Jamieson & Armitage, 1987; McLean, 1983; Nuckle & Bergeron, 1983; Nowicki & Armitage, 1979; etc...). Les autres types de pièges (pièges à mâchoires, lacets) ont d'emblée été écartés à cause d'une part de la réglementation (seuls les pièges à mâchoires homologués sont autorisés, arrêté ministériel du 23 janvier 1989), et d'autre part des traumatismes que leur utilisation entraîne. La revue des différents systèmes de capture utilisables sur la marmotte effectuée par Naef-Danzer (1984) conclut d'ailleurs à une plus grande efficacité des pièges-boîtes et également des filets rabattants.

En 1990, un premier type de piège-boîte a été mis au point et construit au laboratoire, et utilisé lors de la première saison d'étude (figure 12a). En 1991, nous avons opté pour une copie du piège Tomahawk d'utilisation plus facile (figure 12b).

1.1.2. Piégeage

Le piègeage est effectué dans chacun des groupes situés à proximité du chalet du Santel pour des raisons pratiques, les opérations de marquage étant effectuées à cet endroit. Les groupes choisis sont des groupes voisins afin de pouvoir étudier le type de relations existant entre membres de groupes différents. Dans chaque groupe, les pièges sont disposés dans la

a



b

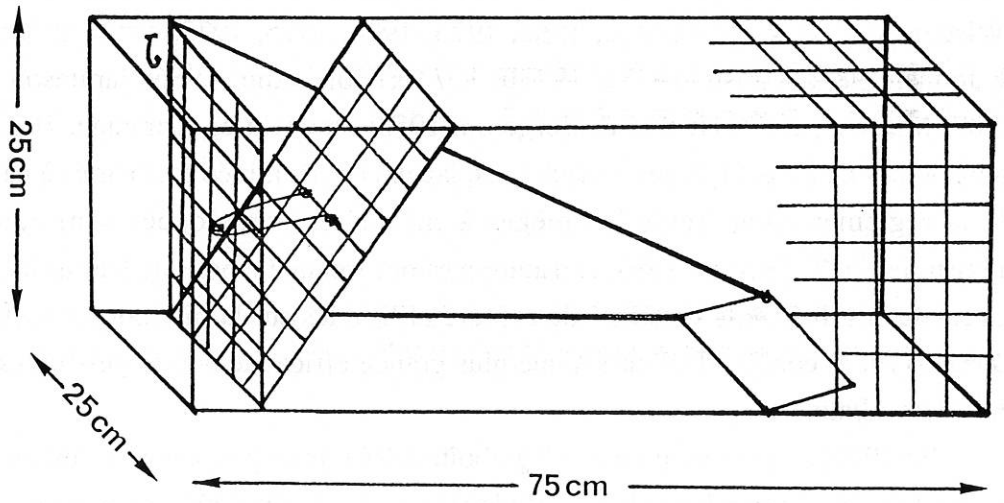


Figure 12 : Pièges-cages utilisés pour la capture des marmottes.

Le principe de fonctionnement est le même dans les deux cas: l'appât est disposé en arrière de la pédale; en appuyant sur celle-ci l'animal déclenche la fermeture.

zone des terriers principaux. En effet, tous les membres du groupe étant étroitement inféodés à cette zone, la probabilité de capture y est plus grande. Les pièges sont installés près des entrées, sur les sentes régulièrement empruntées par les marmottes. Cinq à dix pièges sont utilisés par groupe.

Les pièges sont appâtés et laissés ouverts deux à trois jours afin que les animaux s'y habituent. Différents appâts ont été employés : pomme, carotte, sel pour bétail, pain, fenouil, beurre d'arachide, biscuits, flocons d'avoine. Le sel est l'appât le plus attirant, probablement à cause d'un besoin accru en sodium que présentent les herbivores au printemps (cf. chapitre 2, § 2.6.2.).

Une fois les pièges armés, ils sont surveillés en permanence à 50-100 m de distance. Dès qu'une marmotte est capturée, une couverture est placée sur le piège afin de calmer l'animal. Puis, on fait entrer celui-ci dans un sac de grosse toile pour le transporter jusqu'au point de travail.

1.1.3. Efficacité du piégeage

En 1990, le choix du site a reporté la période de piégeage dans la Réserve de la Grande Sassière au 11 juin. Les difficultés rencontrées avec le marquage nous ont obligés à recapturer la plupart des animaux, ce qui a prolongé la période de piégeage jusqu'au 10 août. Nous avons pu alors observer que l'efficacité du piégeage diminue au cours de la saison, phénomène déjà noté par d'autres auteurs (Mann et Janeau, 1988), et également sur d'autres espèces de marmottes comme *Marmota flaviventris* (K.B. Armitage, comm. pers.). Ceci est certainement lié à une diminution d'appétence vis-à-vis des appâts, conséquemment aux changements de besoins nutritionnels des animaux et de la disponibilité alimentaire du milieu. Plus tôt dans la saison le piégeage est effectué, plus grande est la probabilité de capture (W. Arnold, comm. pers.).

En 1991, la session de capture a débuté plus tôt (28 mai) et a duré une quinzaine de jours. Toutefois, le déneigement tardif du site (alt. 2340 m) limite son accès. Fin mai, la route conduisant à la Réserve n'était dégagée que sur une petite partie, nous obligeant à accéder au site à pied et limitant le transport de matériel. Cependant, en 1990 comme en 1991, même en période relativement optimale pour le piégeage, il restait des individus, appartenant clairement à l'un des groupes, dont la capture s'est révélée impossible.

1.2. Identification - Marquage

1.2.1. Identification

Pour éviter le stress des manipulations et tout risque de morsure, l'animal est tranquillisé. Il est pesé dans le sac de toile avec un peson (précision de 1%). Puis, une dose de Zolétil 100 (Laboratoire Reading) est injectée par voie intramusculaire à raison de 15 à 20 mg/kg. Ce tranquilisant, d'usage relativement récent en France, permet une anesthésie rapide

(3 à 5 min. par voie IM) avec une bonne relaxation musculaire et un réveil calme (au bout d'une à deux heures). Une fois l'animal tranquillisé, les longueurs "Tête + Corps" et "Queue" sont mesurées; ces paramètres biométriques, ainsi que la masse corporelle, permettent de déterminer la classe d'âge (chapitre 1, §. 4.1.). Quatre classes d'âge sont considérées : adulte (3 ans ou plus), 2 ans, 1 an, jeune de l'année. Le sexe de l'animal est également identifié à partir de la distance ano-génitale (chapitre 1, § 4.1.).

Enfin, l'animal est marqué. Rappelons que dans cette étude le marquage artificiel s'imposait du fait de la quasi absence de caractéristiques individuelles identifiables à la distance d'observation choisie. Des différents procédés de marquages utilisables en éthologie (voir revue *in* Lehner, 1979) deux ont été retenus : le marquage auriculaire et la coloration du pelage.

1.2.2. Marquages auriculaires

Ce type de marquage, employé par pratiquement tous les auteurs travaillant sur l'éco-éthologie des Sciuridés (voir auteurs cités § 1.1.1., ainsi que Ferron 1985, Ferron & Ouellet, 1986), a déjà été utilisé sur la marmotte alpine (Zelenka, 1965; Naef-Danzer, 1984).

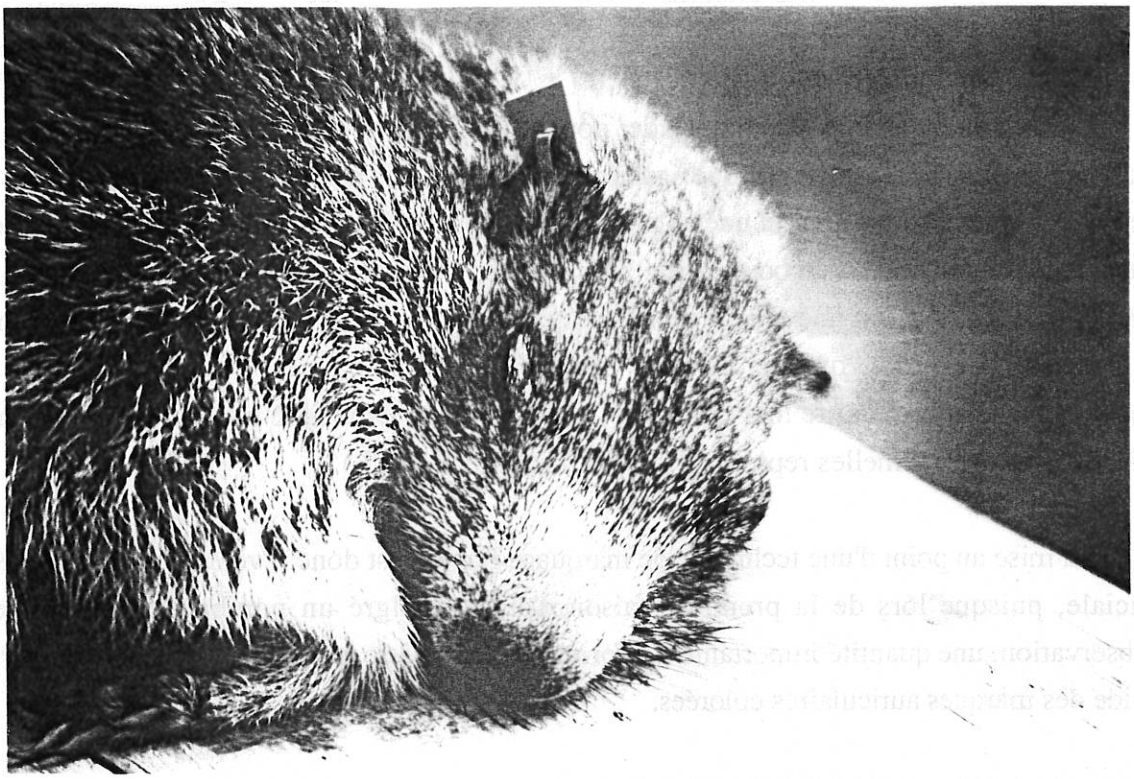
Dans notre étude, deux types de marquage sont effectués :

- sur une oreille, une barrette métallique numérotée Presadom n°3 est posée à l'aide d'une pince de sertissage idoine. Ce type de barrette (en alliage inoxydable, non-toxique) permet théoriquement un suivi tout au long de la vie de l'animal, mais n'est lisible que lorsqu'on a l'animal en mains.

- sur l'autre oreille, une seconde marque est posée qui doit permettre la reconnaissance à distance. Il s'agit d'un morceau de plastique de couleur propre à chaque individu (figure 13a). Deux systèmes d'accrochage ont été testés en 1990 : par rivet de marque auriculaire Simplex Baby (Chevillot) et par barrette métallique Presadom. Le deuxième système s'avérant plus performant, a été conservé en 1991. Quatre types de plastique ont été testés : P.V.C., polyuréthane (Allflex) et plastique dur Gravograph en 1990, plastique Darvic (utilisé pour le marquage de mouettes tridactyles, D. Allainé, comm. pers.) en 1991. Les trois types de plastique utilisés en 1990 se sont révélés médiocres; en effet, sur 22 animaux marqués un seul l'est resté pratiquement jusqu'à la fin de la saison d'étude, les autres ayant perdu rapidement leurs marques soit en les rongeant, soit en les arrachant quand elles étaient trop lourdes. Le plastique Darvic s'est révélé beaucoup plus efficace. A noter que la marque doit être compatible avec le mode de vie semi-hypogée de la marmotte; elle doit être suffisamment grande pour être visible d'assez loin, mais pas trop compte-tenu de la petite taille de l'oreille (hauteur de 1,3 à 3 cm). Les marques posées mesurent 1,5 cm x 1,5 cm.

La liste descriptive des marmottes capturées lors de notre étude est donnée en annexe 2.

a



b

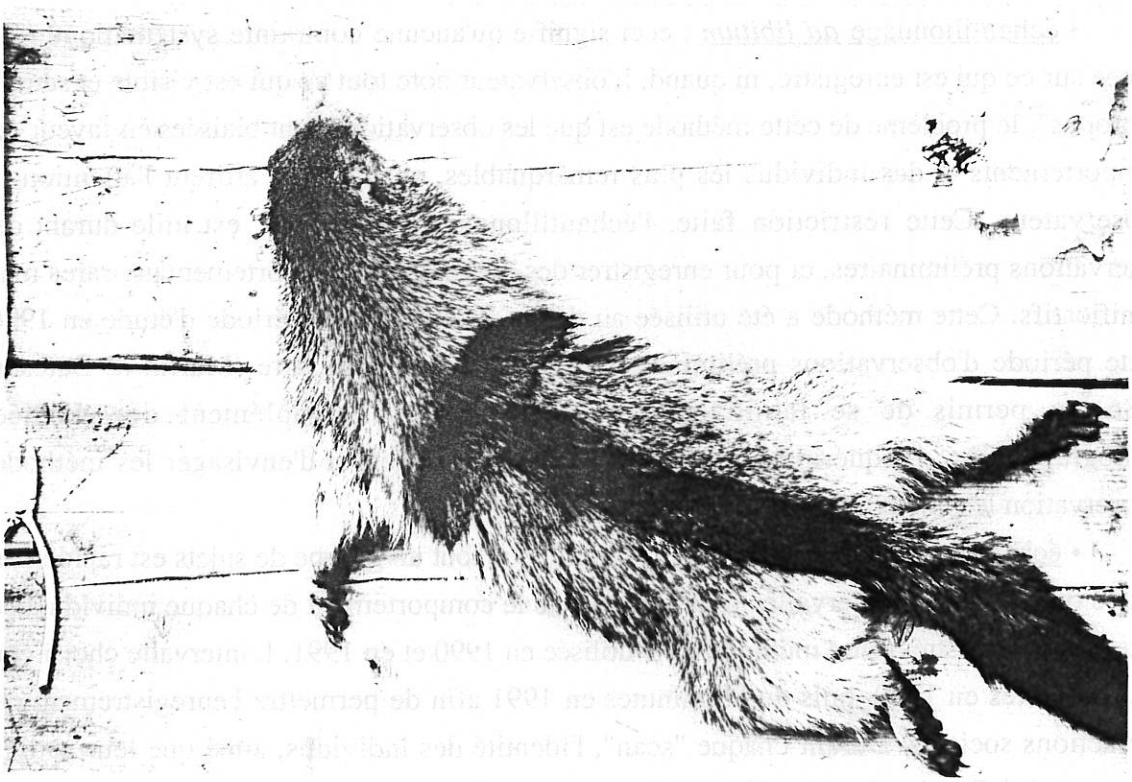


Figure 13 : Marquage des marmottes.

a : marquage auriculaire

b : marquage du pelage

1.2.3. Marquage du pelage

Lors de la deuxième saison d'étude, nous avons associé au marquage auriculaire, un marquage du pelage dorsal, technique également utilisée par les auteurs précédemment cités. Il consiste en une décoloration ou une coloration (noire) réalisées avec des produits capillaires traditionnellement utilisés en cosmétique. Ces produits sont très bien tolérés par les animaux. Une lettre, un chiffre ou une figure géométrique est assigné à chaque individu (figure 13b). Ce type de marquage, qui permet une excellente reconnaissance à distance, présente l'inconvénient de disparaître lors de la mue, et donc n'est plus visible au maximum à la mi-août, sauf pour les femelles reproductrices (cf. chapitre 1, § 4.3.).

La mise au point d'une technique de marquage fiable s'est donc révélée délicate. Elle est cruciale, puisque lors de la première saison d'étude, malgré un nombre élevé d'heures d'observation, une quantité importante d'information n'a pu être récoltée, en raison de la perte rapide des marques auriculaires colorées.

2. METHODES D'OBSERVATION

2.1. METHODES D'ENREGISTREMENT DU COMPORTEMENT

Parmi les sept types majeurs de méthode d'observation existant (Altmann, 1974), trois ont été utilisés :

• <u>échantillonnage *ad libitum*</u> : ceci signifie qu'aucune contrainte systématique n'est placée sur ce qui est enregistré, ni quand. L'observateur note tout ce qui est visible et semble "à propos"; le problème de cette méthode est que les observations sont biaisées en faveur des comportements et des individus les plus remarquables, et qui donc attirent l'attention de l'observateur. Cette restriction faite, l'échantillonnage *ad libitum* est utile durant des observations préliminaires, et pour enregistrer des évènements comportementaux rares mais significatifs. Cette méthode a été utilisée au début de la première période d'étude en 1990. Cette période d'observations préliminaires, importante et nécessaire (Martin & Bateson, 1986), a permis de se familiariser avec l'espèce, en complément des données bibliographiques, d'acquérir l'expérience de leur observation et d'envisager les méthodes d'observation les mieux adaptées à utiliser par la suite.

• <u>échantillonnage par "scan"</u> : ceci signifie que tout un groupe de sujets est rapidement balayé ou "scanné", à intervalles réguliers, et que le comportement de chaque individu à cet instant est enregistré. Cette méthode a été utilisée en 1990 et en 1991. L'intervalle choisi était de 10 minutes en 1990, puis de 30 minutes en 1991 afin de permettre l'enregistrement des interactions sociales. Durant chaque "scan", l'identité des individus, ainsi que leur activité étaient notées. De plus, leur localisation était portée sur une carte du site.

• <u>toutes les occurences d'un certain type de comportement</u> [= "all occurences of some behaviour" (Altmann,1974; Lehner, 1979); = "behaviour sampling" (Martin & Bateson,

1986)] : ceci signifie que l'observateur regarde le groupe entier de sujets et enregistre chaque occurence d'un type particulier de comportement, en même temps que les individus impliqués. Cette méthode peut être utilisée si :

(1) les conditions d'observation sont très bonnes.

(2) les comportements ont été soigneusement définis et sont ainsi facilement reconnaissables.

(3) les comportements n'ont pas lieu plus souvent que l'observateur ne peut les enregistrer.

Cette méthode a été utilisée en 1991 pour l'étude des interactions sociales. On peut considérer que les trois conditions sont remplies : (1) l'observation d'un animal diurne de taille moyenne en milieu ouvert est aisée, (2) les comportements ont été définis lors des observations préliminaires, (3) les interactions sociales ne sont pas des comportements trop fréquents (5 interactions/animal/heure au maximum, cf. chapitre 5), ce qui est cohérent avec ce que l'on trouve dans la littérature sur des espèces supposées proches sur le plan social (Barash, 1989). Cette méthode est celle généralement utilisée par les auteurs nord-américains (ex.: Armitage, 1974...1986; Barash, 1973a, b, 1974; Betts, 1976; Downhower & Armitage, 1981; McLean, 1983; Nowicki & Armitage, 1979; etc...).

2.2. DISTANCES D'OBSERVATION, MATERIEL, PERIODES D'OBSERVATION

Un point fixe d'observation est déterminé pour chaque groupe. Il est choisi en fonction de la topographie, de telle manière que l'observateur ne gêne pas les animaux et qu'il puisse appréhender de ce point la quasi totalité du domaine vital. Il se situe en fonction des groupes de 80 à 200 mètres du système principal de terriers.

L'observation directe est effectuée à l'aide de jumelles (8x40) et d'un télescope Kowa (x11-x33). Elle est complétée par des enregistrements vidéoscopiques au moyen d'un caméscope 8 mm (EVC-X 10 Sony) sur lequel est adapté un objectif 500 mm à miroir, ce qui permet un agrandissement de 40 fois. Les enregistrements ainsi obtenus en 1990 ont permis de compléter les observations directes pour la constitution de l'éthogramme. En 1991, le caméscope a été utilisé pour l'enregistrement des interactions sociales. Il était pointé sur la zone des terriers principaux où se déroulent l'essentiel des interactions intragroupe, et permettait ainsi de compléter la prise de données lors des rares fois où des interactions avaient lieu simultanément dans la zone des terriers principaux et dans une autre partie du domaine vital.

Comme nous l'avons vu précédemment l'accessibilité du site détermine la date de piégeage et en conséquence le début de la période d'observation. En 1990, celle-ci a débuté à la mi-juin et s'est prolongée jusqu'à la fin du mois de septembre, mais a été interrompue

plusieurs fois du fait de la recapture des animaux. En 1991, elle a commencé à la mi-juin et s'est déroulée sans interruption jusqu'à la fin septembre.

L'étude a porté essentiellement sur trois groupes familiaux voisins, les groupes A, B et C, situés à proximité du chalet du Santel. Un groupe était observé par jour. En 1990, les animaux étaient observés au moment où ils sont le plus actifs, selon la méthode employée par Armitage (1973, 1974b), c'est-à-dire en début de matinée et en fin d'après-midi en juillet-août, et en milieu de journée en septembre, pendant un total de 325 heures. En 1991, chaque groupe était observé pendant 7 heures d'affilée, alternativement le matin de 07:00 à 14:00, et l'après-midi de 14:00 à 21:00, afin de couvrir toute la période d'activité journalière, pendant 470 heures d'observation directe et 39 heures d'enregistrement vidéoscopique.

3. METHODES D'ANALYSE DES DONNEES

3.1. TRAITEMENT DES DONNEES

3.1.1. Comportement social

Les interactions sociales n'ont pu être étudiées quantitativement que durant la deuxième saison d'étude, à cause de la mise au point du système de marquage (cf. § 1.2.). Plus de 4000 interactions ont été enregistrées pour l'ensemble des trois groupes étudiés. La contribution relative des différentes catégories de comportement social a été calculée dans chacun des trois groupes, ainsi que la proportion d'interactions intra- et inter-groupes.

Un taux d'interactions pour les différentes catégories de comportement a été calculé pour chaque jour d'observation dans chacun des groupes; ce taux est égal au nombre total d'interactions divisé par le produit du nombre total d'animaux dans le groupe et du nombre d'heures d'observation.

Afin de déterminer le profil comportemental de chaque individu et de voir s'il existe des différences, un taux pour les différentes catégories de comportement social est calculé pour chaque individu. Dans chaque groupe, un découpage temporel est réalisé en fonction d'évènements sociaux (sortie des jeunes, dispersion, évincement éventuel du mâle adulte). Un taux d'interactions individuel est ainsi calculé pour chaque période.

Enfin, dans le but de déterminer si les différents types d'interactions ont lieu au hasard ou non parmi les classes d'âge et de sexe, un taux est calculé pour chaque paire possible dans chacun des groupes.

3.1.2. Organisation spatiale

Lors de chaque "scan", la position approximative de chaque individu est reportée sur une carte du site, réalisée à partir d'une carte I.G.N. et d'une photographie aérienne de la Réserve.

La taille du domaine vital des individus et du groupe est estimée à partir de la surface du polygone obtenu en reliant les points extrêmes où sont observés les animaux lors des "scans"

(Mohr, 1947). En 1990, cette surface a été calculée selon la technique décrite par Armitage (1975); celle-ci consiste à découper, puis peser sur une balance de précision, la surface à estimer, puis, celle-ci est évaluée à partir de sa masse comparativement à une référence. En 1991, la surface du domaine vital a été calculée au moyen d'un planimètre Ott. La surface de recouvrement des domaines vitaux est calculée de la même manière. Le taux de recouvrement, exprimé en %, est égal au rapport surface de recouvrement par surface du domaine vital, et est calculé pour les deux domaines vitaux se recouvrant; la moyenne des deux valeurs est ensuite calculée.

Les domaines de fourragement ("foraging") de groupe et individuels sont définis à partir des points extrêmes de recensement pour lesquels l'activité de fourragement est enregistrée (Frase et Armitage, 1984). Un individu est considéré en activité de fourragement s'il est en train d'ingérer de la végétation avec la tête baissée, s'il se déplace présumément à la recherche de nourriture avec la tête baissée, ou s'il mâche avec la tête relevée (Holmes, 1984). Les surfaces ont été mesurées et calculées de la même manière que pour les domaines vitaux.

La proportion du domaine vital occupée par l'ensemble des individus de chaque groupe a été calculée pour chaque tranche horaire pour les quatre mois. La surface correspond au polygone obtenu en reliant les points de chaque individu pour les deux "scans" effectués au cours d'une heure d'observation. Elle est ensuite exprimée en pourcentage de la taille du domaine vital pour le mois concerné. Puis, la médiane des valeurs obtenues pour le mois entier est calculée, ainsi que l'écart absolu par rapport à la médiane.

Pour l'étude de l'utilisation de l'espace, la localisation de chaque animal est convertie en coordonnées d'une grille de maille 6 m x 6 m, superposée au plan du site. Le logiciel tableur-grapheur WINGZ est utilisé pour tracer à partir des coordonnées des blocs-diagrammes en trois dimensions, la hauteur de pic représentant la fréquence d'observation dans chaque case (Frase & Armitage, 1984; Armitage, 1986a; Rayor, 1988). L'index de recouvrement d'utilisation de l'espace calcule la fréquence avec laquelle deux individus sont trouvés dans des cases identiques (Oosting, 1956). Cet index reflète plus exactement l'intensité d'utilisation de l'espace dans des zones de recouvrement que la surface de recouvrement simple.

Sur les domaine vitaux de chacun des groupes suivis, toutes les entrées de terriers ont été recensées. La distance par rapport à des repères topographiques ainsi que la distance entre entrées de terrier étaient mesurées à l'aide d'un topofil, puis la position de chaque entrée était reportée sur le plan du site. La largeur et la hauteur de l'entrée, ainsi que son orientation, le volume du déblai et les indices d'occupation "odeur, fèces, débris de foin, mouches" étaient systématiquement notées. Toutes les latrines existantes ont également été recensées, leur position déterminée de la même manière que pour les entrées de terriers et leur importance classée en fonction du nombre de fèces contenues.

3.1.3. Distribution des activités

Afin de déterminer le rythme d'activité diurne au cours de la saison, le pourcentage d'animaux visibles (hors-sol) est calculé par tranche horaire, dans chacun des groupes, pour les quatre mois d'étude. Ce pourcentage est calculé à partir des observations effectuées lors des deux "scans" horaires, cumulées pour chaque mois sur l'ensemble des jours d'observation.

Le budget activité-temps est estimé à partir des données recueillies lors des "scans". Pour chaque groupe, un pourcentage d'observations est calculé pour chaque activité par rapport au total d'observations. Ceci est réalisé pour chaque mois afin de déterminer s'il existe une variation saisonnière de la distribution des activités.

3.2. ANALYSE STATISTIQUE

3.2.1. Analyse descriptive (ou exploratoire)

L'analyse factorielle (ou multivariée) permet la représentation synthétique d'un grand nombre de données résultant de l'étude de plusieurs caractères quantitatifs ou qualitatifs sur une population. Elle a pour but de révéler les relations entre caractères et de proposer une structure de la population, afin :

- de repérer des groupes d'individus, homogènes vis-à-vis de l'ensemble des caractères,
- de révéler des différences entre individus ou groupes d'individus, relativement à l'ensemble des caractères,
- de mettre en évidence des individus au comportement atypique,
- de condenser l'information qui permet de décrire la position d'un individu dans l'ensemble de la population.

D'autre part, l'analyse factorielle permet la construction de variables statistiques artificielles qui "expliquent" les variables statistiques mesurées sur la population; cette phase de l'analyse permet la définition de variables dont la liaison avec chaque variable mesurée est optimale.

L'Analyse Factorielle des Correspondances (A.F.C.) s'utilise sur des données discrètes. Elle a été appliquée dans le cadre de l'analyse temporelle des activités, pour l'étude de la répartition journalière et saisonnière des activités. Une A.F.C. a donc été effectuée sur une matrice réalisée à partir des effectifs bruts pour les différentes activités, calculés par tranche horaire pour chacun des groupes et pour chacun des mois. Ces effectifs correspondent à la somme des individus observés pour chaque catégorie comportementale pour les deux "scans" réalisés par heure, sur l'ensemble des journées d'observation.

3.2.2. Analyse inférentielle

Les tests utilisés sont pour l'essentiel des tests non-paramétriques. Ces tests présentent l'avantage de faire abstraction de la forme de distribution des mesures, et sont donc adaptés au traitement de variables comportementales dont la distribution ne suit pas une loi normale (Siegel, 1956). Ils ont également été utilisés pour comparer des échantillons de taille très réduite. Les tests utilisés sont :

- le test de tendance (cf. annexe 7)
- le test de chi-deux au risque choisi de 5% (analyse des comportements sociaux, des interactions par paires, de l'utilisation de l'espace, de la répartition des activités). Les contributions relatives au χ^2 supérieures ou égales à la contribution relative moyenne (= valeur totale du χ^2/nombre de termes) sont considérées comme importantes dans l'interprétation biologique.
- le test binomial et le test de probabilité exacte de Fisher (analyse des interactions par paires)
- le test de Mann-whitney (U) et le test de Kruskall-Wallis (H)
- le test d'analyse de variance de Friedman (χ^2_r)
- le test du cœfficient de corrélation de Spearman r_s

Pour étudier l'effet de différents facteurs sur la taille du domaine vital individuel la méthode des modèles logistiques linéaires généralisés (*Generalized Linear Models*) (Nelder & Wedderburn, 1972) a été utilisée. Cette méthode permet de quantifier l'effet de différents facteurs (ou variables externes) sur une variable à expliquer θ. Il existe plusieurs classes de modèles, mais dans tous les cas, les modèles postulent une relation linéaire entre une transformation donnée de la variable à expliquer (la transformation dépend toujours de la classe de modèle considérée) et les variables externes.

Pour une classe de modèle donnée, le modèle le plus simple est :

$$\lambda = \mu$$

où λ est la transformation de la variable à expliquer θ, et μ est la moyenne de toutes les valeurs que peut prendre θ.

On prend ensuite en compte progressivement les variables externes pour déterminer la nature de leur effet. Le modèle complet est une combinaison linéaire de la moyenne générale μ, des effets principaux liés aux variables externes (a_i et b_j) et des interactions (c_{ij}), et de l'erreur associée au modèle (ε_{ijk}) :

$$\lambda = \mu + a_i + b_j + c_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

A chaque modèle correspond une vraisemblance V. On teste la différence entre les vraisemblances de deux modèles successifs pour déterminer l'effet des facteurs et retenir le modèle le mieux ajusté.

Nous avons utilisé le modéle linéaire, qui correspond au modèle dit "à erreur normale" dans le logiciel G.L.I.M. (Baker & Nelder, 1978).

Il est utilisé dans le cas de l'étude d'une variable gaussienne (ou continue).

Dans le cas de ce modèle, la variable à expliquer n'est pas transformée :

$$\lambda = \theta = \alpha_i\beta$$

La différence de vraisemblances de deux modèles successifs est testée avec un test F (Fisher) à [(ddl1 - ddl2) ; ddl2] nombre de degré de liberté.

CHAPITRE 4

ETHOGRAMME

ET

REPARTITION TEMPORELLE

DES ACTIVITES

1. CYCLE D'ACTIVITE

La marmotte présente un rythme circannuel d'activité caractérisé, comme pour tout hibernant, par une phase hétérothermique en hiver (hibernation) et une phase homéothermique durant le reste de l'année (phase d'activité) (Morrison & Galster, 1975) (cf. chapitre 1, § 5.).

Les résultats présentés ci-après ne concernent que la phase d'activité.

1.1. RENTREE ET EMERGENCE DES MARMOTTES : INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE

1.1.1. Rentrée au terrier

A mesure que la saison avance, les marmottes réintègrent leur terrier en fin de journée de plus en plus tôt (maximum = 21:15 fin juillet *vs* max. = 19:45 mi-septembre) (figure 14). Pour des données correspondant à des journées ensoleillées, on observe une corrélation positive très significative entre l'heure de rentrée des marmottes et l'heure de coucher du soleil (coefficient de corrélation de Spearman $r_S = 0,705$; $p<0.0005$; $n = 129$).

D'autres facteurs peuvent influencer la rentrée vespérale des marmottes, tels que des facteurs météorologiques ou humains. Des précipitations (neige, orage) en fin de journée, ainsi qu'un temps maussade (neige, pluie, brouillard) pendant toute la journée ont pour conséquence la rentrée précoce des marmottes. Le même effet s'observe en fin de saison, lorsqu'elles subissent un dérangement humain en fin de journée (figure 14).

Les individus d'un même groupe peuvent réintégrer simultanément leur terrier, mais très souvent les marmottes se succèdent. En effet, l'intervalle de temps moyen entre deux individus rentrant successivement est, tous groupes confondus, de 4 mn 30 (± 6 mn 20, n = 133). Cependant la rentrée des animaux est relativement concentrée dans le temps puisque l'intervalle maximal moyen (temps écoulé entre la rentrée du premier et du dernier individu dans un groupe) est de 18 mn 15 (± 10 mn 25, n = 28). Il ne semble pas y avoir d'ordre fixe de rentrée des individus dans les trois groupes.

Les marmottes réintègrent soit directement leur terrier, soit s'assoient d'abord à l'entrée où elles peuvent rester pendant plusieurs minutes avant de rentrer définitivement. Un même individu peut rester ainsi assez longtemps, alors que d'autres individus du groupe rentrent tour à tour. Les individus qui font ainsi une pause avant de rentrer peuvent rester simplement assis, tout en gardant un état de vigilance comme en témoignent les alarmes au renard observées à plusieurs reprises en fin de journée. Ils peuvent aussi se toiletter, déféquer, c'est également l'occasion de brèves interactions sociales. Signalons enfin qu'en milieu de saison, la collecte et la rentrée de foin se font souvent en fin de journée juste avant la rentrée des animaux au terrier.

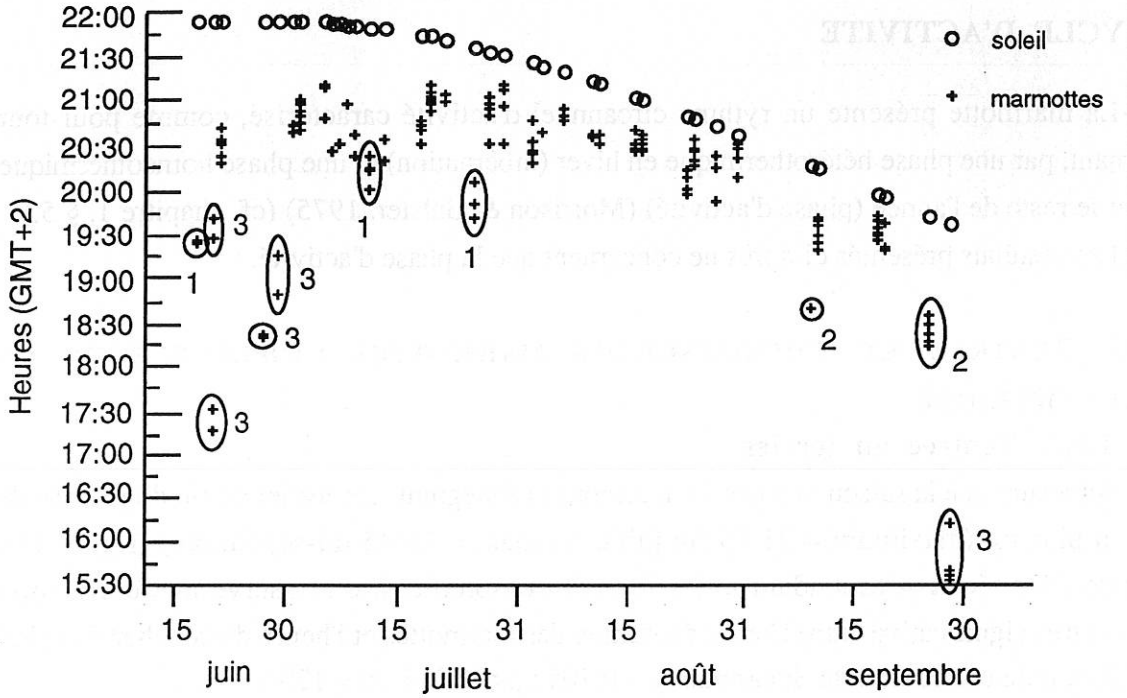


Figure 14 : Variation saisonnière de l'heure de rentrée au terrier des marmottes.

Les points non entourés correspondent aux journées ensoleillées.

1 : temps ensoleillé mais changement météorologique (neige, orage) en fin de journée

2 : temps ensoleillé mais dérangement humain (touristes) en fin de journée

3 : temps maussade (neige, pluie, brouillard) pendant toute la journée

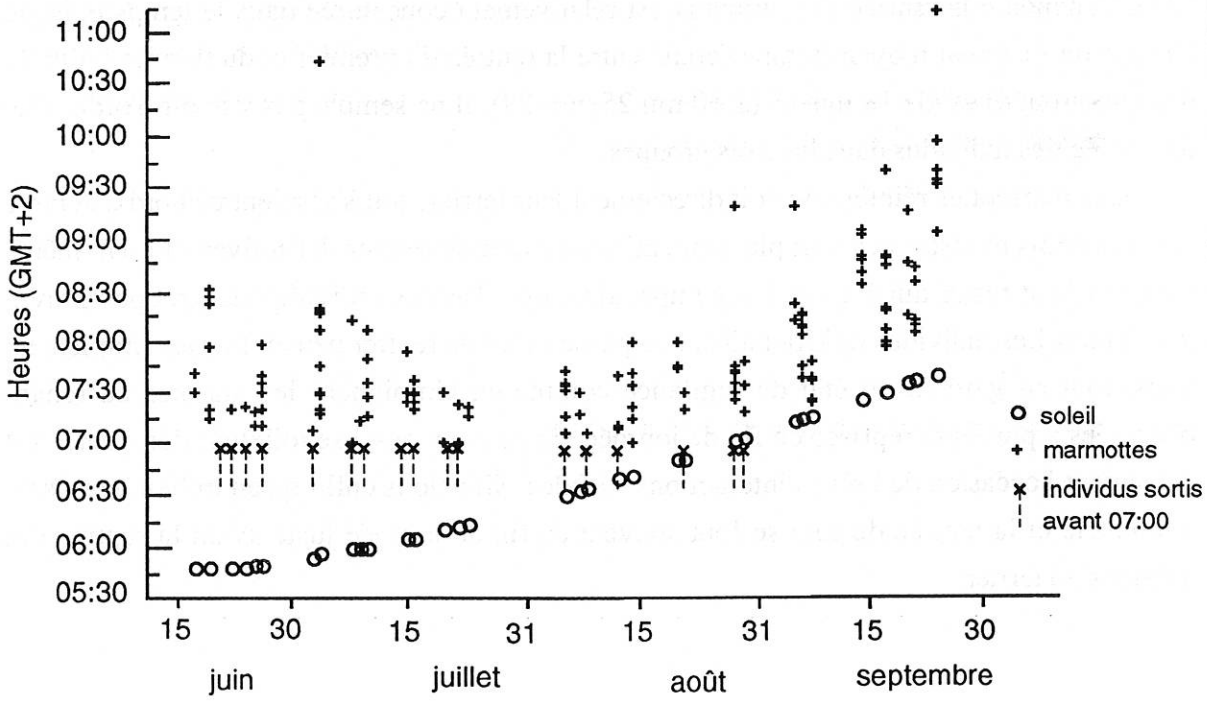


Figure 15 : Variation saisonnière de l'heure d'émergence du terrier des marmottes.

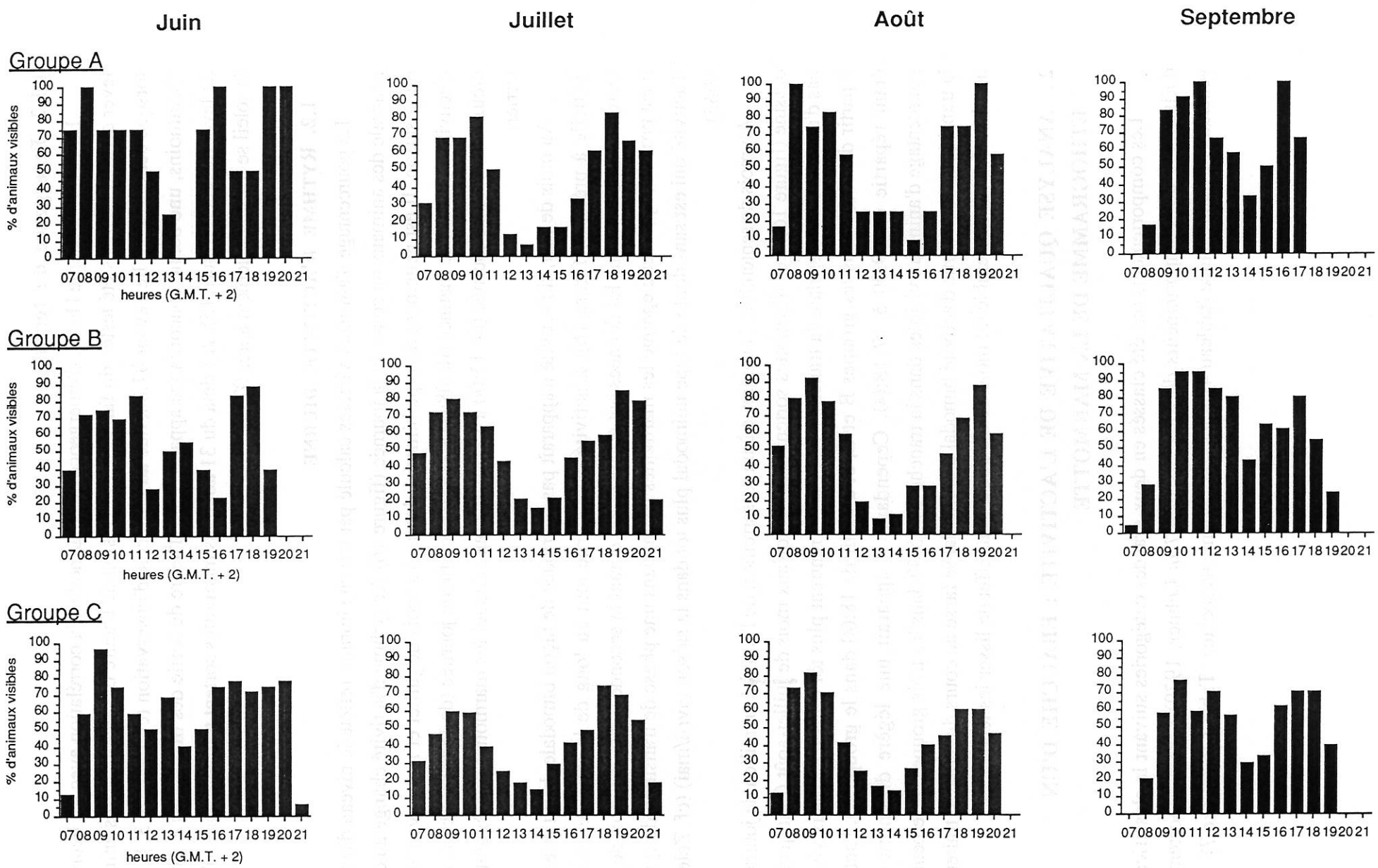


Figure 16 : Pourcentage d'animaux visibles au cours de la journée dans les groupes A, B et C.
(pour chaque tranche horaire seule la première heure est indiquée)

1.1.2. Emergence du terrier

En ce qui concerne l'heure d'émergence des marmottes, la corrélation avec les heures de lever du soleil n'a pas été testée du fait de l'imprécision de l'heure d'émergence des animaux lorsque celle-ci avait lieu avant 07:00, due au protocole d'observation (cf. chapitre 3, § 2.2.). Néanmoins, une bonne concordance apparaît entre l'heure de sortie des marmottes et l'heure de lever du soleil (figure 15). Au-delà du 31 août, les marmottes sortent toujours après 07:00, le soleil se levant également après 07:00.

1.2. RYTHME D'ACTIVITE DIURNE

Le pourcentage d'animaux visibles calculé par tranche horaire reflète le niveau d'activité générale des animaux au cours de la journée (figure 16). Le rythme d'activité change au cours de la saison. Il est nettement de type bimodal durant les mois de juillet et août, avec un pic d'activité en milieu de matinée (de 08:00 à 11:00) et en fin de journée (de 18:00 à 20:00), et un creux en milieu de journée (de 12:00 à 15:00) au cours duquel les marmottes réintègrent leur terrier.

Au mois de juin, si l'activité n'apparaît pas distribuée de façon bimodale, le rythme reste difficile à préciser (figure 16). L'activité est répartie tout au long de la journée sans pic marqué. Rappelons que les données ont été récoltées durant la seconde moitié du mois de juin; il est probable qu'à cette époque les marmottes soient dans une phase de transition du rythme d'activité qui est sans doute de type unimodal plus tôt dans la saison (avril/mai) (cf. Zelenka, 1965).

Au mois de septembre, la tendance à un resserrement de l'activité en milieu de journée se dessine (figure 16). Les marmottes sortent plus tard qu'aux mois de juillet-août (pratiquement pas d'animaux visibles dans la tranche 07-08:00) et rentrent plus tôt (plus d'animaux visibles à partir de 20:00 dans les groupes B et C, et à partir de 18:00 dans le groupe A), l'activité étant répartie de 09:00 à 17-18:00. Cependant, il apparait une légère diminution du pourcentage d'animaux visibles dans la tranche 14-15:00 dans les trois groupes. Il se peut que la transition d'un rythme d'activité bimodal à unimodal se fasse au cours du mois; le traitement des données sur l'ensemble du mois a sans doute pour effet de lisser les tendances.

2. ANALYSE QUALITATIVE DE L'ACTIVITE : EBAUCHE D'UN ETHOGRAMME DE LA MARMOTTE

Les comportements ont été classés en deux grandes catégories suivant la classification d'Eisenberg des comportements de rongeurs (1967 *in* Lehner, 1979) : les comportements généraux de maintenance (tableau 4) et les comportements sociaux (Table 1 *in* annexe 7).

Tableau 4 : Principaux comportements de maintenance observés.

- Postures de surveillance et de repos :
  - postures assises
  - postures allongées
  - posture debout
  - posture demi-sorti
- Locomotion ; battement de queue
- Comportement d'ingestion
- Comportement éliminatoire des rejecta
- Collecte et transport de matériel pour le nid
- Creusement
- Autotoilettage
- Vocalisations
- Marquage

2.1. COMPORTEMENTS DE MAINTENANCE

2.1.1. Postures de surveillance et de repos

Postures assises :

1) l'animal est accroupi, les quatre pattes sont en appui au sol, les pattes antérieures sont en extension et le train antérieur redressé (figure 17a).

2) l'animal est assis sur le train postérieur, le train antérieur est relevé et les pattes antérieures pendent (figure 17b).

Ces postures peuvent apparaître dans plusieurs contextes. La posture 1 est observée en général lorsque l'animal est au repos; parallèlement celui-ci peut observer le milieu. Lorsque la température extérieure est faible ou lorsqu'il y a du vent, la marmotte assise adopte une posture plus ramassée, le dos étant arrondi et la tête rentrée. Elle réduit ainsi la surface corporelle exposée et limite les pertes de chaleur. La posture 2 apparaît dans un contexte d'alerte. L'animal redressé augmente ainsi son champ de vision. Associée à une vocalisation, elle est observée chez celui qui donne l'alarme, et chez les individus ayant perçu le signal. La posture 2 peut aussi apparaître lors du comportement alimentaire (cf. § 2.1.3.).

Postures allongées :

1) l'animal est allongé, les pattes fléchies, la tête relevée ou baissée (figure 17c).
2) l'animal est étalé, la surface ventrale complètement en contact avec le substrat, les pattes écartées plus ou moins étendues, la tête posée sur la surface d'appui (figure 17d). Les pattes antérieures écartées du corps peuvent parfois ne pas reposer sur le substrat. Cette posture est adoptée sur des rochers ou déblais de terriers.

Ces postures sont associées au repos; la posture 1 permet parallèlement une surveillance du milieu. Une fonction thermorégulatrice peut également être associée à ces postures allongées. Türk et Arnold (1988) ont montré que lors de jours chauds des marmottes ainsi allongées, particulièrement sur des rochers, peuvent diminuer leur température corporelle en éliminant le surplus de chaleur par conductance.

En position allongée, l'animal peut s'étirer et bailler.

Posture debout

L'animal est en appui sur ses pattes postérieures en extension, le corps redressé, les pattes antérieures pendent (figure 17e). Observée dans un contexte d'alerte, cette posture peut être associée à des émissions sonores.

Posture demi-sorti

La marmotte est à moitié sortie (tête plus tronc et pattes antérieures) d'un terrier et reste un moment dans cette posture en effectuant une exploration visuelle des alentours, avant de sortir complètement. Dans certains cas, elle ne sort que la tête.

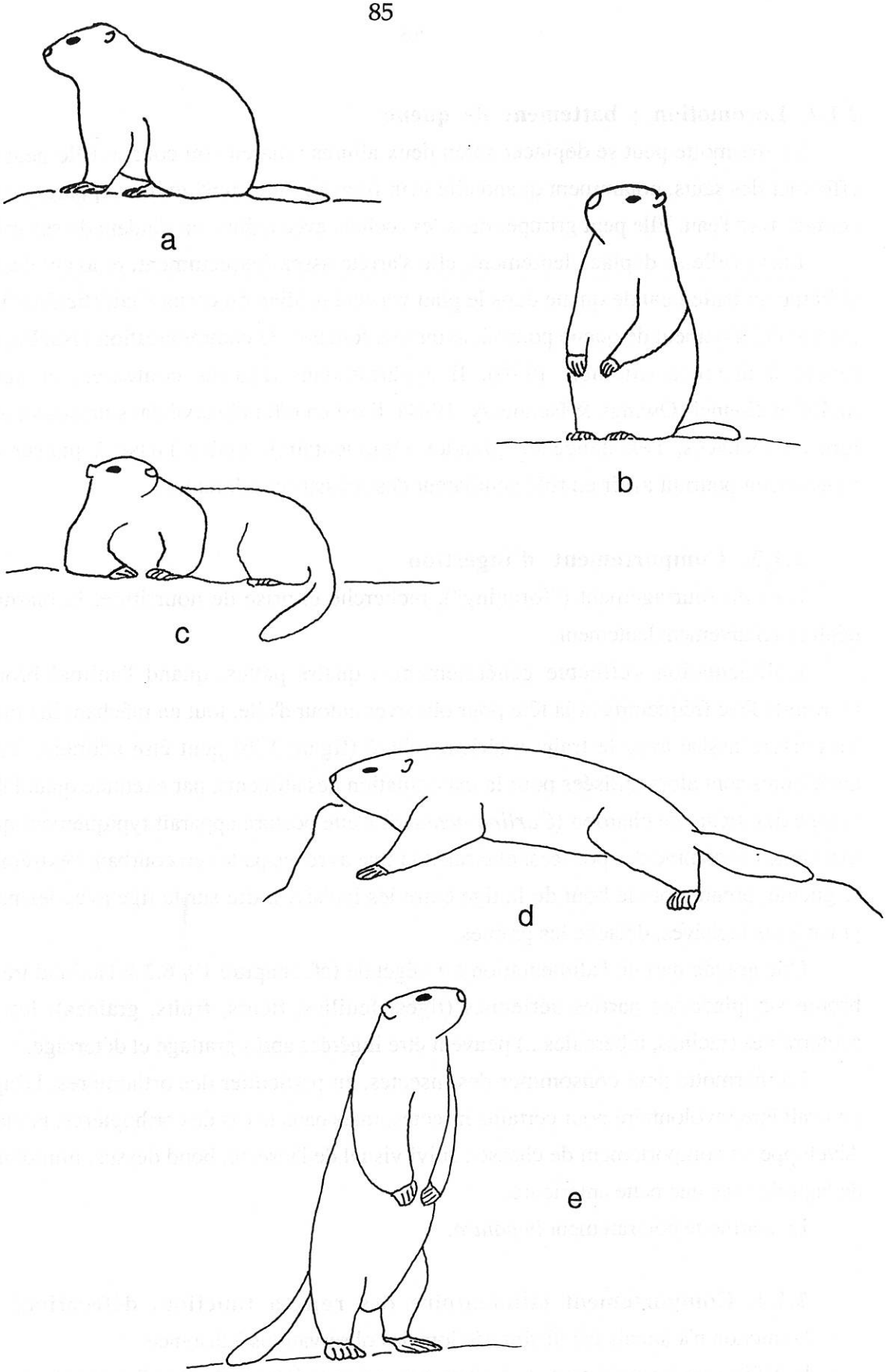


Figure 17 : Postures de surveillance et de repos.

a, b : postures assises
c, d : postures allongées
e : posture debout

2.1.2. Locomotion ; battement de queue

La marmotte peut se déplacer selon deux allures : marche ou course. Elle peut parfois effectuer des sauts, notamment quand elle veut franchir un torrent, évitant apparemment tout contact avec l'eau. Elle peut grimper dans les rochers avec agilité, en s'aidant de ses griffes.

Lorsqu'elle se déplace lentement, elle s'arrête assez fréquemment, et avant de repartir effectue un battement de queue dans le plan vertical médian du corps ("tail flicking"). L'acte moteur du battement de queue pourrait avoir une fonction de communication visuelle, comme repère à distance (Steiner, 1970). Il apparaît dans d'autres contextes, et peut être multifonctionnel (Owings & Hennessy, 1984). Il est en effet observé dans un contexte social lors de menaces; l'existence de glandes tégumentaires anales laisse à penser que ce mouvement pourrait avoir un rôle ventilateur des substances odorantes.

2.1.3. Comportement d'ingestion

Lors du fourragement ("foraging"), recherche et prise de nourriture, la marmotte se déplace relativement lentement.

L'alimentation s'effectue généralement à quatre pattes, quand l'animal broute. La marmotte lève fréquemment la tête pour observer autour d'elle, tout en mâchant la nourriture. La posture assise avec le train antérieur relevé (figure 17b) peut être adoptée, les pattes antérieures sont alors utilisées pour la manipulation des aliments, par exemple quand l'animal mange des cœurs de chardon (*Carlina acaulis)*. Cette posture apparaît typiquement quand la marmotte consomme des poacées; elle saisit la tige avec les pattes en courbant l'extrémité vers la gueule, prend alors le bout de la tige entre les incisives, tire sur la tige avec les pattes et, grâce à ses incisives, détache les graines.

Une grande part de l'alimentation est végétale (cf. chapitre 1 § 6.2.); l'animal tranche et broute sur place les parties aériennes (tiges, feuilles, fleurs, fruits, graines); les parties souterraines (racines, tubercules...) peuvent être ingérées après grattage et déterrage.

La marmotte peut consommer des insectes, en particulier des orthoptères. L'ingestion pourrait être involontaire pour certains insectes, mais dans le cas des orthoptères, la marmotte développe un comportement de chasse : suivi visuel de l'insecte, bond dessus, immobilisation de la proie avec une patte antérieure.

La marmotte boit rarement *in natura.*

2.1.4. Comportement éliminatoire des rejecta (miction, défécation)

- la miction n'a jamais été distinguée lors des observations à distance.
- la défécation est réalisée dans les latrines, qui sont fréquentées par l'ensemble du groupe. L'animal se plaque à reculons contre le trou, et lève la queue verticalement; il reste alors un certain moment dans cette position, le temps de la défécation.

2.1.5. Collecte et transport de matériel pour le nid

Les marmottes collectent et transportent du matériel végétal pour la litière. Les matériaux sont récoltés avec la gueule et à l'aide d'une ou deux pattes antérieures. L'animal arrache le foin avec les incisives, forme un "fagot" et tasse avec une ou deux pattes. Il ramène ensuite le foin en "botte" dépassant de chaque côté de la gueule; il peut s'arrêter plusieurs fois, et arranger la charge par quelques coups de pattes antérieures appliqués latéralement.

Le comportement est effectué plus fréquemment en fin de période d'activité, avant l'hibernation; la quantité de matériel transporté semble plus importante qu'en début de saison.

2.1.6. Creusement

Le creusement se fait avec les pattes antérieures, actionnées alternativement; la terre libérée est balayée sous et derrière le corps où elle est reprise par les pattes postérieures, qui la repoussent. Parfois l'animal peut pousser avec le museau un caillou, voire le transporter dans la gueule.

Dans quelques cas, un bouchage de terrier a été observé : un animal bouche le terrier d'un autre, parfois alors qu'un individu est présent dans le terrier, en grattant les matériaux du déblai avec les pattes antérieures, l'animal se positionne dos à l'entrée, puis repousse et tasse avec les pattes postérieures.

2.1.7. Autotoilettage

Le toilettage par l'individu lui-même est considéré comme une activité de confort et de soin de la surface corporelle.

Il se fait par léchage, mordillement, grattage et frottage du pelage. Les parties sont essentiellement circonscrites à la région ventrale (thoracique, abdominale, inguinale), les côtés de l'abdomen et du thorax, les pattes. L'animal est assis, les pattes plus ou moins en extension.

Pour nettoyer sa queue, la marmotte s'assoit, la queue ramenée en avant ventralement, le corps arqué, les pattes postérieures légèrement ou complètement soulevées; la queue est saisie entre les pattes antérieures et portée à la gueule, léchée et mordillée tout du long, les pattes se déplacent de la partie proximale à la partie distale à mesure que l'opération progresse. Parfois, la marmotte perd l'équilibre et tombe sur le dos ou le côté.

Le grattage à l'aide des griffes des pattes postérieures intéresse les côtés de la tête (en particulier les oreilles), du thorax et d'une partie limitée de l'abdomen, la région occipitale (la tête étant tournée sur le côté, le museau en l'air), la gorge et la région ventrale du thorax.

2.1.8. Vocalisations

Hors du terrier, les vocalisations sont des signaux d'alarme ainsi que des cris et grognements émis lors de lutte.

Il existe deux types de signaux d'alarme : un sifflement unique associé à un stimulus aérien (prédateur tel que l'aigle) ou des sifflements en série associés à un stimulus terrestre (prédateur tel que le renard, être humain) (Couturier, 1964; Hofer & Ingold, 1984; Lenti Boero, 1988a). Du point de vue phonation, ces deux types de sifflement sont considérés comme de réels sifflements, les cordes vocales n'étant pas en vibration (Bassano *et al.*, 1992).

On distingue deux types de sifflements en série : les sifflements brefs, poussés lors d'un seul bout non-répété, et les sifflements longs, groupés en bouts suivis par une pause et émis à nouveau (Lenti Boero, 1992). Les sifflements en série longs peuvent être émis dans un contexte hors alarme, particulièrement le matin au lever, parfois le soir peu avant le coucher (obs. pers.). Ils pourraient entre autre avoir une fonction de marquage territorial (Bopp, 1952).

Les sifflements sont émis l'animal étant en posture assise sur son arrière train avec le train antérieure relevé (posture 2) ou étant debout. Quand la marmotte est surprise, le sifflement unique peut être émis en courant. Le sifflement unique entraîne la fuite des individus alentour. Les sifflements en série entraînent souvent la prise de posture assise avec le train antérieur relevé (posture 2), qui peut aussi être suivie de fuite. Il ne semble pas y avoir de sentinelle, le signal d'alarme étant émis par le premier individu qui réagit au stimulus.

2.1.9. Marquage

La marmotte développe au moins un type de comportement de marquage, associé à la présence de glandes odorantes (cf. chapitre 1, § 4.4.). Il s'effectue grâce à un mouvement de rotation de la tête, par frottement de la face, des commissures jusqu'à la partie postérieure de la joue. Il est réalisé sur divers substrats tels que terre, rochers, cailloux. Lorsque le dépôt est réalisé sur un substrat terreux, celui-ci est en général préalablement gratté.

Ce comportement de marquage pourrait avoir une fonction de familiarisation et de sécurisation. Des observations préliminaires ont montré que le marquage peut être exécuté dans un contexte social et avoir une fonction de marquage territorial (Porteret, 1992).

2.2. LE COMPORTEMENT SOCIAL

Les comportements sociaux de *Marmota marmota* étant définis en détail dans le chapitre 5 (§ 2.1.), il ne nous a pas semblé utile de les exposer ici.

Le comportement sexuel n'a pas été étudié du fait des dates d'observation qui se situaient après la période de reproduction.

3. BUDGET ACTIVITE-TEMPS (annexe 3)

L'analyse du budget activité-temps est présentée sous forme d'article dans l'annexe 3. Elle est donc intentionnellement abrégée dans ce paragraphe où ne sont donnés que les principaux résultats.

Lors de la saison d'étude de 1990, le budget activité-temps a été estimé à partir des relevés effectués, dans le groupes étudiés, toutes les 10 minutes, de juillet à septembre. Il apparaît que les activités les plus fréquemment observées sont le fourragement (55% des observations en moyenne), les postures (20%), les déplacements (10%), puis les interactions sociales (6%) (Fig. 2 *in* annexe 3).

La distribution des activités varie au cours de la saison. En particulier, le fourragement augmente au mois d'août, alors que les postures et les interactions sociales deviennent plus rares. Puis, le fourragement diminue en septembre et les postures sont plus souvent observées. Les interactions sociales, plus fréquentes en juillet, après s'être raréfiées en août, sont à nouveau plus souvent observées en septembre.

4. DISTRIBUTION TEMPORELLE DES ACTIVITES (annexe 4)

L'étude de la distribution des activités au cours de la journée a été faite au moyen d'une Analyse Factorielle des Correspondances (A.F.C.). Celle-ci a été réalisée sur les effectifs bruts d'animaux observés pour chaque activité par tranche horaire, dans les trois groupes (A, B et C), pour les quatre mois d'étude (juin, juillet, août, septembre).

Cinq catégories comportementales ont été considérées (définitions voir § 2.).

- fourragement (recherche et prise de nourriture)
- postures
- locomotion (déplacement, entrée et sortie de terrier)
- interactions sociales
- autres : regroupe tous les comportements observés moins fréquemment tels que la toilette, l'alerte, le marquage, la défécation, le transport de foin, le creusement.

Une catégorie supplémentaire a été considérée : les individus non-visibles, ce qui correspond aux individus sous terre.

L'analyse est effectuée sur les tranches horaires de la journée de 07:00 à 21:00 (GMT + 2) (cf. chapitre 3, § 2.2.).

• axes factoriels à considérer : selon la règle 1 de Jambu (1989), le nombre d'axes factoriels à étudier est tel que la somme des % de variance expliquée par ces axes est égale ou supérieure à 80%. On retient ici les trois premiers axes, le cumul du pourcentage de variance étant égal à 84,47% (axe 1 : 52,21%; axe 2 : 20,88%; axe 3 : 11,38%) (annexe 5).

• interprétation des axes factoriel par les points variables :

Les points explicatifs sont ceux dont la contribution absolue (Ca) est supérieure à la moyenne des Ca. Les points expliqués contribuent peu à la construction de l'axe, mais sont fortement corrélés à lui.

Dans l'analyse effectuée, chacun des axes ne s'interprète que par des points explicatifs (annexe 5).

points à coordonnées négatives		points à coordonnées positives
	axe 1	
Fourragement		Non-visibles
	axe 2	
Interactions sociales		
	axe 3	
Postures		Interactions sociales

• interprétation des axes factoriels par les points tranches horaires :

Note : ( ) : rappel des points variables constitutifs de l'axe

en gras : points explicatifs; en standard : points expliqués

points à coordonnées négatives		points à coordonnées positives
	axe 1	
(Fourragement)		(Non-visibles)
JUIN		
A : 11 - 16 - 19		14 - 21
B : 08 - 10 - **11** - **17** - **18**		07 - 16 - 20 - 21
C : **09** - **19** - **20**		**07** - **21**
JUILLET		
A : **18** - 19		07 - 12 - **13** - 14 - 15 - 21
B : 08 - **09** - 18 - **19** - **20**		**13** - **14** - **15** - 21
C : 09 - **18** - **19** - 20		**07** - 11 - **12** - **13** - **14** - **15** - 16 - **21**
AOUT		
A : 10 - 18 - **19**		07 - 12 - 13 - 14 - 15 - 21
B : **08** - **09** - **10** - 18 - **19** - 20		**12** - **13** - **14** - 15 - 16 - **21**
C : **08** - **09** - **10** - 18 - **19**		**07** - 11 - **12** - **13** - **14** - **15** - 16 - **21**
SEPTEMBRE		
A : 09 - 10		07 - 08 - 14 - 18 - 19 - 20 - 21
B : **09** - **10** - **11** - **12** - **13** - 15 - 16 - **17**		**07** - 08 - 14 - 19 - **20** - **21**
C : **10** - **12** - 16 - **17** - **18**		**07** - **08** - **14** - 15 - 19 - **20** - **21**
	axe 2	
(Interactions sociales)		
JUIN		
A : néant		17 - 18
B : **09** - 12 - **13** - **14** - **15**		19
C : **08** - **10** - 11 - **13** - 15 - **16** - **17** - **18**		
JUILLET		
A : **09** - **10**		néant
B : **08** - **11**		"
C : néant		**20**
AOUT		
A : néant		néant
B : **07**		**20**
C : néant		**19**

	axe 3	
SEPTEMBRE		
A : néant		15
B : "		néant
C : **09**		"
(Postures - Locomotion)		(Interactions sociales)
JUIN		
A : **07** - **09** - 12 - **15**		néant
B : néant		**13**
C : néant		néant
JUILLET		
A : **07** - **08** - **11** - **16** - **17**		néant
B : **07** - **10** - **16** - **17**		"
C : **10** - **11**		"
AOUT		
A : **08** - **09**		**16**
B : **07**		néant
C : **20**		"
SEPTEMBRE		
A : **11** - **12**		néant
B : néant		"
C : **11**		"

L'axe 1 oppose les heures où le fourragement est l'activité prépondérante aux heures où les animaux ne sont pas visibles, c'est-à-dire qu'ils n'ont pas d'activité hors-sol (figure 18).

En juin, le fourragement est épars dans la journée et les heures durant lesquelles cette activité est observée variables d'un groupe à l'autre. Les animaux sont typiquement non-visibles tôt le matin (07:00) et tard le soir (20-21:00).

En juillet et août, les tranches horaires pour lesquelles le fourragement est important apparaissent en début de journée, surtout en août (08:00 - 09:00 - 10:00), et en fin de journée (18-19:00 - voire 20:00) pour les deux mois. Les marmottes ne sont pas visibles globalement pour les deux mois à la première et à la dernière heure d'observation (07:00 et 21:00) et en milieu de journée (de 11 jusqu'à 15-16:00) (figure 18).

En septembre, le fourragement est réalisé soit en milieu de matinée (groupe A), soit en milieu de journée (groupe B de 09:00 à 17:00, groupe C de 10:00 à 18:00). Les animaux ne sont pas visibles durant les deux premières heures d'observation (07-08:00) et durant les trois dernières heures (19:00 à 21:00). On observe également une tendance à la non-visibilité dans la tranche 14-15:00 (figure 18).

L'axe 2 est défini par les interactions sociales et les heures caractéristiques où celles-là ont lieu.

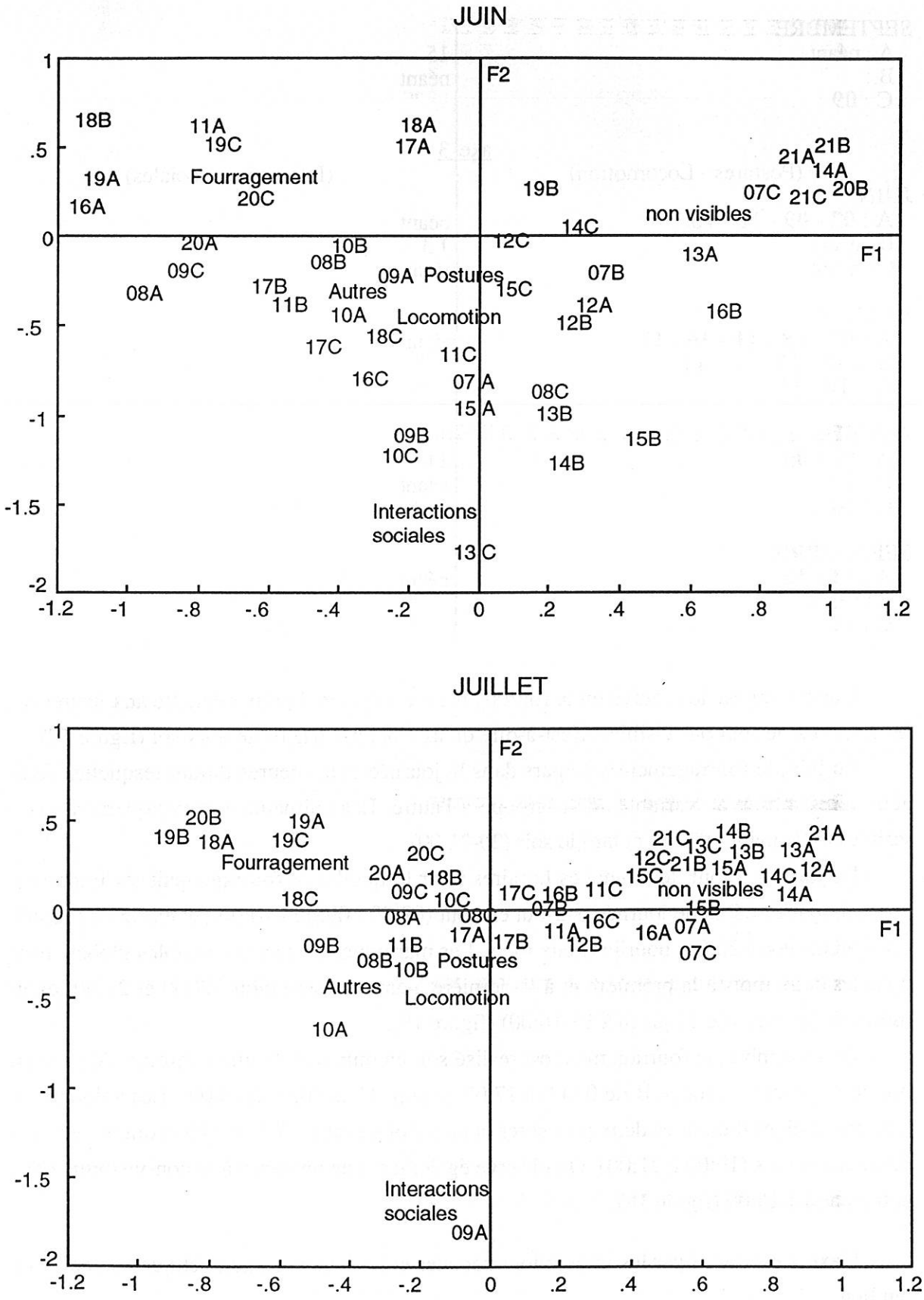
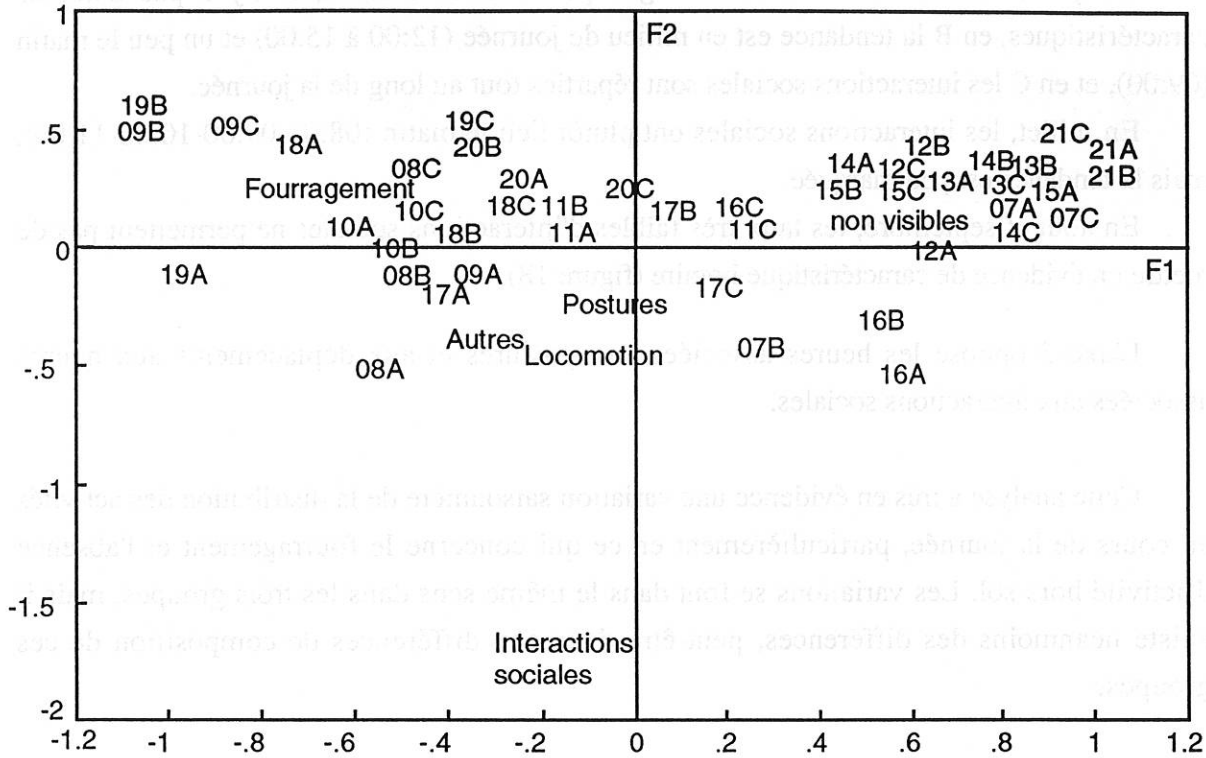


Figure 18 : Plans factoriels F1/F2 de l'A.F.C. "Activité-tranches horaires".

Afin de simplifier la lecture, les 4 mois ont été séparés; seule la première heure de chaque tranche horaire est indiquée.
A,B,C : groupes familiaux étudiés

AOUT



SEPTEMBRE

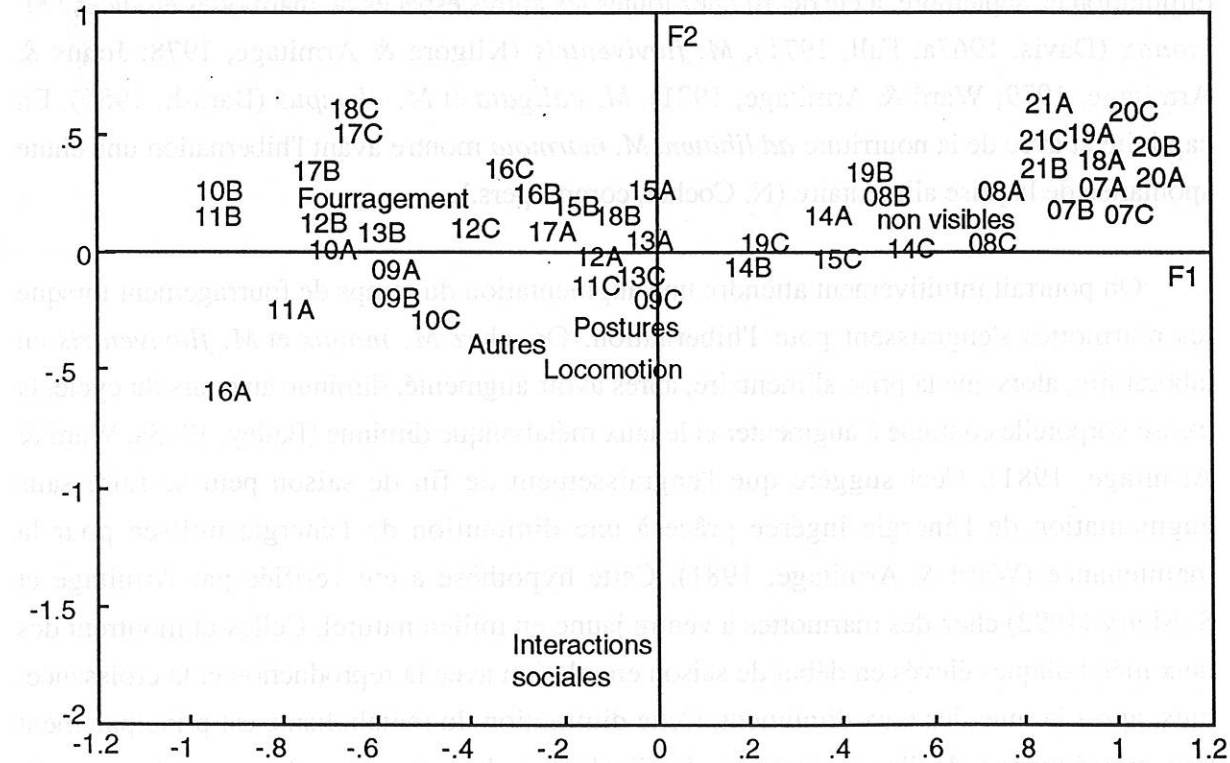


Figure 18 (suite) : Plans factoriels F1/F2 de l'A.F.C. "Activité-tranches horaires".

Afin de simplifier la lecture , les 4 mois ont été séparés; seule la première heure de chaque tranche horaire est indiquée.
A,B,C : groupes familiaux étudiés

En juin, elles sont variables d'un groupe à l'autre : en A, il n'y a pas d'heures caractéristiques, en B la tendance est en milieu de journée (12:00 à 15:00) et un peu le matin (09:00), et en C les interactions sociales sont réparties tout au long de la journée.

En juillet, les interactions sociales ont plutôt lieu le matin (08:00-09:00-10:00-11:00), mais la tendance est peu marquée.

En août et septembre, les taux très faibles d'interactions sociales ne permettent pas de mettre en évidence de caractéristique horaire (figure 18).

L'axe 3 oppose les heures associées aux postures et aux déplacements aux heures associées aux interactions sociales.

Cette analyse a mis en évidence une variation saisonnière de la distribution des activités au cours de la journée, particulièrement en ce qui concerne le fourragement et l'absence d'activité hors-sol. Les variations se font dans le même sens dans les trois groupes, mais il existe néanmoins des différences, peut-être dues aux différences de composition de ces groupes.

5. DISCUSSION

5.1. VARIATION SAISONNIERE DU FOURRAGEMENT

Le rythme de fourragement observé chez *Marmota marmota*, augmentation en août et diminution en septembre, a été décrit chez toutes les autres espèces de marmottes étudiées : *M. monax* (Davis, 1967a; Fall, 1971), *M. flaviventris* (Kilgore & Armitage, 1978; Johns & Armitage, 1979; Ward & Armitage, 1981), *M. caligata* et *M. olympus* (Barash, 1989). En captivité et avec de la nourriture *ad libitum*, *M. marmota* montre avant l'hibernation une chute spontanée de la prise alimentaire (N. Cochet, comm. pers.).

On pourrait intuitivement attendre une augmentation du temps de fourragement lorsque les marmottes s'engraissent pour l'hibernation. Or, chez *M. monax* et *M. flaviventris* en laboratoire, alors que la prise alimentaire, après avoir augmenté, diminue au cours du cycle, la masse corporelle continue à augmenter et le taux métabolique diminue (Bailey, 1965a; Ward & Armitage, 1981). Ceci suggère que l'engraissement de fin de saison peut se faire sans augmentation de l'énergie ingérée grâce à une diminution de l'énergie utilisée pour la maintenance (Ward & Armitage, 1981). Cette hypothèse a été vérifiée par Armitage et Salsbury (1992) chez des marmottes à ventre jaune en milieu naturel. Celles-ci montrent des taux métaboliques élevés en début de saison en relation avec la reproduction et la croissance; puis, après la mue, les taux diminuent. Cette diminution du métabolisme est principalement une conséquence de l'augmentation de l'isolation thermique produite par la mue, la conductance chutant de 25%. Ainsi, en diminuant les coûts liés à la maintenance, l'animal peut investir plus d'énergie pour la production (graisses) pour un même niveau d'ingéré.

L'économie d'énergie résultant de la mue peut fournir 20 à 46% de la croissance journalière. En fait, par ce mécanisme d'économie, l'animal peut soit maintenir un même niveau d'ingéré et donc augmenter son taux de croissance, soit maintenir un taux de croissance stable en diminuant l'ingéré. Il semble que toutes les espèces de marmottes, dont *Marmota marmota* comme le montre notre étude, développent la deuxième stratégie, à savoir diminuer le fourragement plutôt que d'augmenter le taux de croissance. Il est probable que certains facteurs limitent le taux de croissance, comme le taux de digestion et l'assimilation d'herbage, le contenu protéique de la nourriture, etc..., mais ces facteurs ne sont pour l'instant pas connus (Armitage & Salsbury, 1992).

Si le fourragement est ajusté aux besoins métaboliques en fonction de la phase du cycle annuel (recherche de partenaires, lactation, croissance), il est probable qu'il soit également ajusté aux variations des conditions environnementales. Avec l'appauvrissement du milieu en fin de saison, les coûts liés au fourragement augmentent certainement. En milieu de type alpin, la croissance végétale cesse au milieu de l'été, la plus grande partie de la végétation devient sèche et sénescente à la fin de l'été. A cette époque, *M. flaviventris* passe une plus grande partie de son temps à la recherche même de la nourriture (Melcher *et al.*, 1989), suggérant qu'elle essaie de sélectionner des plantes de valeur nutritionnelle relativement élevée (Frase & Armitage, 1989). Pour maintenir un niveau d'ingéré énergétique équivalent à celui de milieu de saison, la marmotte devrait faire face aux changements phénologiques des plantes, qui entrainent des variations de qualité et quantité d'aliments, en passant plus de temps à la recherche de nourriture, donc en augmentant ses déplacements, ce qui entraîne un coût énergétique, et augmente peut-être le risque de prédation. La meilleure stratégie semble donc de diminuer le fourragement, parallèlement à la diminution de la disponibilité alimentaire, tout en continuant à stocker de la graisse à un taux stable.

Enfin, il existe probablement chez la marmotte une relation entre le déclin du fourragement et le niveau d'engraissement atteint. En effet, chez l'animal hibernant il existe une régulation à long terme de la prise d'aliments en relation avec le niveau des réserves de l'organisme (Mrosovsky, 1976; Mrosovsky & Melnyk, 1982). Cette valeur régulée de l'énergie corporelle que l'on peut assimiler à la masse totale des réserves adipeuses sera le facteur déclenchant de la prise d'aliments (Le Magnen, 1981). Le lérot, *Eliomys quercinus*, par exemple, devient spontanément hypophagique, à une période de son cycle annuel où ses réserves adipeuses sont maximales (Ambid *et al.*, 1986). Finalement, l'absence d'alimentation peut induire l'hibernation (Lyman & Dawe, 1960; Ambid, 1971, 1980; Canguilhem, 1985b). Les résultats obtenus chez le lérot conduisent à l'hypothèse suivante quant au mécanisme d'induction de l'hibernation par l'absence de nourriture : la chute de la prise alimentaire pré-hibernale favorise l'induction d'une hypoglycémie à l'origine d'une baisse de tonus sympathique avec pour conséquence une diminution de la dépense énergétique, elle-même

responsable de la perte de l'homéothermie (Ambid *et al.*, 1990). Il serait intéressant de tester cette hypothèse chez un autre hibernant comme la marmotte.

5.2. ACTIVITE ET CONTRAINTE THERMIQUE

Les heures de sortie et de rentrée de la marmotte alpine changent saisonnièrement avec les heures de lever et de coucher du soleil (figures 14 et 15), comme observé également chez *Marmota flaviventris* (Melcher *et al.*, 1990), supportant l'hypothèse que la lumière est un facteur clé contrôlant la distribution circadienne d'activité (Aschoff, 1966).

Le changement saisonnier de la distribution de l'activité, bimodale en plein été et unimodale en début et fin de saison, est un patron commun à toutes les espèces de marmottes étudiées : *Marmota monax* (Bronson, 1962; Meier, 1985), *M. flaviventris* (Armitage, 1965; Travis & Armitage, 1972), *M. olympus* (Barash, 1973a), *M. caligata* (Barash, 1989), *M. marmota* (notre étude). La contrainte thermique semble être un facteur prépondérant limitant l'activité de nombreuses espèces de Sciuridés diurnes (Travis & Armitage, 1972; Ferron, 1983; Türk & Arnold, 1988; Melcher *et al.*, 1990).

Alors que la température de l'air est un facteur important dans les échanges thermiques, sa seule considération n'est pas suffisante pour rendre compte des pressions thermiques que rencontre l'animal. C'est en fait la température opérative standard, T_{es} ("standard operative temperature" Bakken, 1976, 1980, 1981) qui permet d'estimer la charge thermique totale sur un animal. La T_{es} permet de décrire l'environnement thermique global de l'animal en tenant compte des effets de radiation et de convection (Bakken, 1980).

Les espèces de marmottes vivant en altitude, comme *Marmota marmota* et *M. flaviventris,* rencontrent des conditions climatiques extrêmes incluant des périodes de froid aussi bien que des périodes de chaleur (Türk & Arnold, 1988; Melcher *et al.*, 1990). Dans l'habitat de *M. flaviventris*, de type montagnard proche de celui de la marmotte alpine, lors de journées ensoleillées, la T_{es} augmente rapidement après le lever du soleil, reste élevée jusqu'en fin d'après-midi, puis chute rapidement après le coucher du soleil. De la fin de la matinée jusqu'en milieu d'après-midi, la T_{es} excède souvent la limite supérieure de la zone de neutralité thermique, c'est-à-dire 20°C (Melcher *et al.*, 1990). Dans une population de marmotte alpine située à plus faible altitude que celle de la Sassière, Türk et Arnold (1988) ont observé le même type de variation de la T_{es} que dans le cas de *M. flaviventris*.

L'habitat typique de la marmotte (milieu ouvert de montagne) offrant peu d'ombre, l'animal est pratiquement toujours exposé aux radiations solaires, plus intenses en altitude (Favarger, 1989), dès qu'il quitte son terrier. Les marmottes présentent peu de capacités physiologiques pour éliminer le surplus de chaleur. Elles n'halètent pas et n'ont presque pas de glandes sudoripares (Pattie, 1967). La salivation, signe d'hyperthermie, peut être observée lors de jours chauds ensoleillés sur des marmottes capturées, mais c'est une méthode

inefficace de refroidissement qui semble n'être utilisée uniquement qu'en cas d'urgence (Schmidt-Nielsen, 1979). La fourrure dense, qui de plus absorbe fortement les radiations solaires (Pattie, 1967; Hayes, 1976), ainsi qu'une épaisse couche de graisse sous-cutanée, gênent l'élimination de l'excès de chaleur corporelle. Pour faire face à l'hyperthermie, la marmotte doit donc compenser une thermorégulation physiologique inadéquate par une thermorégulation de type comportemental.

M. marmota et *M. flaviventris* peuvent fourrager à des T_{es} élevées en tolérant une augmentation de la température corporelle jusqu'à 40°C (respectivement Türk & Arnold, 1988; Melcher *et al.*, 1990). Afin d'éviter une augmentation au-delà de 40°C, *M. flaviventris* réduit ses épisodes de fourragement, entre lesquels elle s'assoit sur des rochers, au niveau desquels la vitesse du vent, plus élevée que dans les zones de fourragement, peut réduire la T_{es} de 10°C (Melcher *et al.*, 1990). La marmotte alpine peut diminuer sa température corporelle en s'allongeant sur des rochers (Türk & Arnold, 1988). La fourrure ventrale étant plus courte et deux à trois fois moins dense que la fourrure dorsale, l'isolation y est plus faible (Bibikov, 1968). En position allongée, la conduction est augmentée, ce qui permet à l'animal d'éliminer de la chaleur (Türk & Arnold, 1988).

Un autre moyen probablement plus efficace pour échapper à la chaleur est de réintégrer le terrier. *M. flaviventris* devient sévèrement stressée en conditions de laboratoire, quand la température ambiante est de 25°C; sa consommation d'oxygène diminue parallèlement à une diminution du tonus musculaire qui permet de réduire la production de chaleur (Armitage *et al.*, 1990). Dans le milieu naturel de *M. flaviventris*, les jours de beau temps, la T_{es} excède souvent 25°C entre 11:00 et 16:00; les animaux cessent alors l'activité hors-sol et réintègrent leur terrier (Melcher *et al.*, 1990).

Chez *M. marmota*, Türk et Arnold (1988) ont observé que lorsque la T_{es} est inférieure à 25°C, l'activité augmente avec la température, mais à partir de 25°C, plus la température augmente moins les animaux sont actifs, et plus ils passent de temps dans leur terrier. Ceci corrobore nos observations de réduction de l'activité en milieu de journée pendant les deux mois les plus chauds (juillet et août), conduisant à une activité de type bimodale.

Cette contrainte thermique limitant la période d'activité hors-sol, réduit le temps disponible pour le fourragement. Notre étude montre que pendant les mois de juillet et août, *Marmota marmota* fourrage essentiellement en début de matinée et en fin d'après-midi, ce qui est également observé chez *Marmota flaviventris*. Cependant, chez la marmotte à ventre jaune, cette distribution concerne surtout les adultes et les 1 an; les jeunes de l'année, moins sensibles à l'effet de la chaleur à cause de leur petite taille, fourragent en effet plus que les deux autres classes d'âge aux heures de mi-journée (Melcher *et al.*, 1990).

Le deuxième aspect de la contrainte thermique est celui lié au froid. Les marmottes réduisent en effet leur activité pour des T_{es} basses afin d'éviter les coûts élevés de thermorégulation (Melcher *et al.*, 1989). Chez *M. flaviventris*, les T_{es} pour toutes les classes d'âge sont souvent en-dessous de 0°C avant 08:00 (Melcher *et al.*, 1990). Or, à 5°C la consommation d'oxygène est deux fois celle enregistrée dans la zone de neutralité thermique (Kilgore & Armitage, 1978; Armitage *et al.*, 1990). Les marmottes doivent donc faire face à des demandes thermorégulatrices élevées si elles sont actives hors-sol durant les heures les plus froides. Les jeunes, à cause de leur petite taille qui leur fait perdre proportionnellement plus de chaleur, sont plus sensibles à ce type de contrainte qu'ils évitent en sortant plus tard et en rentrant plus tôt le soir (Melcher *et al.*, 1990). Bien que nous n'ayons pas fait de mesures de T_{es}, on peut penser qu'en septembre du fait d'une température ambiante plus faible et d'effets de radiation plus limités dans la journée, les T_{es} restent basses plus longtemps le matin et le deviennent plus tôt le soir, par rapport au milieu de l'été. Il existe donc, peut-être, parallèlement à l'effet de la photopériode, un effet thermique qui retarde la sortie et avance la rentrée des marmottes en fin de saison. A cette époque, la contrainte hyperthermique en milieu de journée est certainement moins importante qu'en milieu de saison, ce qui permet aux animaux de centrer leur activité en milieu de journée. Cependant, dans l'habitat de *M. flaviventris*, en septembre les jours de beau temps, les T_{es} en milieu de journée peuvent rester élevées, à cause notamment de la hauteur de la végétation qui diminue la vélocité du vent près du sol (Melcher *et al.*, 1990). La diminution d'activité observée dans notre étude entre 14:00 et 15:00 est probablement due à cet effet de pression thermique persistante.

Si les marmottes ajustent généralement leur activité aux conditions thermiques environnementales, elles peuvent cependant parfois fourrager à des T_{es} basses. En effet, à des T_{es} modérées, le temps peut ne pas être utilisé pour le fourragement, parce que les animaux ont mangé à satiété durant les épisodes de fourragement précédents et ont besoin de temps pour digérer, ou parce que le temps est utilisé pour d'autres activités. Les jeunes évitent en général l'activité hors-sol pour des T_{es} basses, mais peuvent parfois fourrager à de telles T_{es} si cela se révèle nécessaire pour faire face à la demande énergétique journalière élevée, et préférable à l'abstention de fourragement (Melcher *et al.*, 1990).

Finalement, le fourragement à des T_{es} basses ou élevées peut être lié à l'évitement d'interactions sociales agonistiques. L'animal dominant étant actif durant les moments favorables sur le plan énergétique, le subordonné peut modifier sa distribution d'activité en fourrageant aux heures stressantes afin d'éviter toute agression (Melcher *et al.*, 1990). Néanmoins, cette solution ne peut être adoptée à long terme, car le temps de fourragement est probablement réduit de moitié, entraînant un déficit énergétique considérable (Armitage, 1991a). L'animal n'a plus alors comme solution que de se disperser pour éviter l'harassement social.

6. CONCLUSIONS

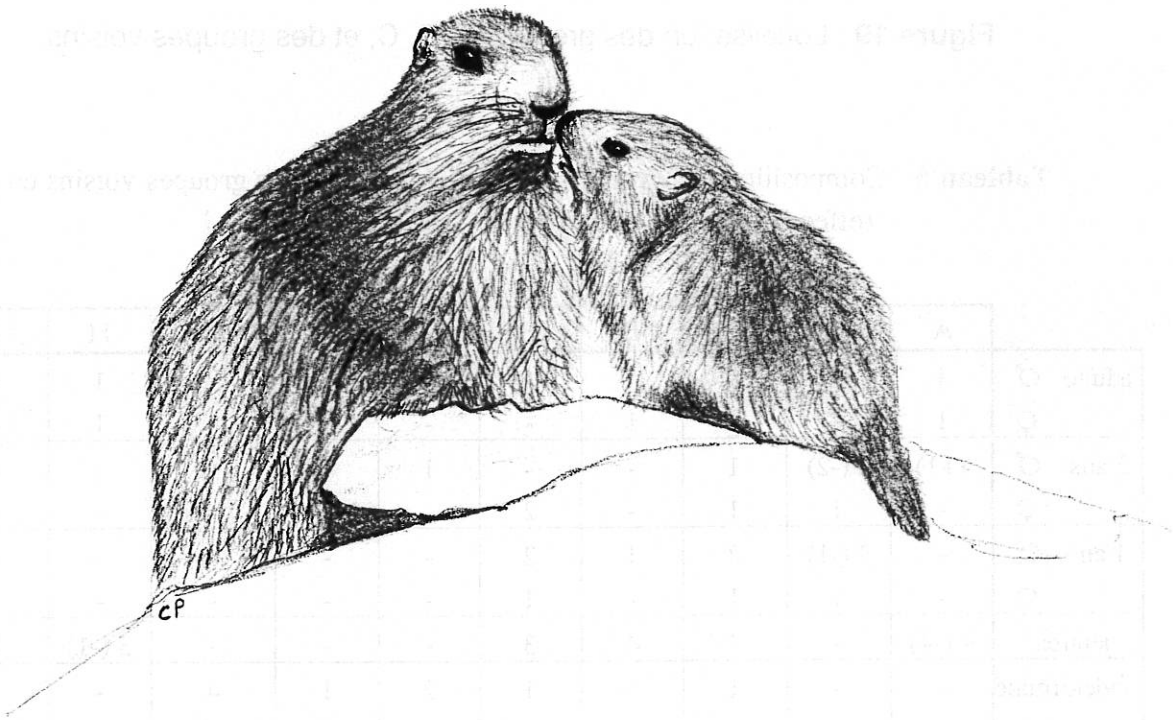
Le début et la fin de la période d'activité de *Marmota marmota* sont liés à l'heure de lever et de coucher du soleil, et varient de façon concomitante au cours de la saison. La lumière semble donc jouer un rôle dans le contrôle du rythme circadien d'activité.

Le budget activité-temps varie au cours de la saison. En particulier, le fourragement tend à augmenter en août et à diminuer en septembre, phénomène commun à toutes les espèces de marmottes étudiées jusqu'à présent. C'est probablement par une réduction du taux métabolique que *Marmota marmota* continue à s'engraisser en fin de saison, alors que la prise alimentaire est réduite, comme observé chez *M. monax* et *M. flaviventris*.

Le rythme d'activité diurne change au cours de la saison. Alors qu'il est de type bimodal en juillet et août, au mois de septembre, les pics d'activité tendent à se resserrer en milieu de journée, patron commun à toutes les espèces de marmottes étudiées. La contrainte thermique est probablement un facteur important dans la détermination des patrons d'activité au cours de la journée, en particulier en ce qui concerne le fourragement.

CHAPITRE 5

ORGANISATION SOCIALE



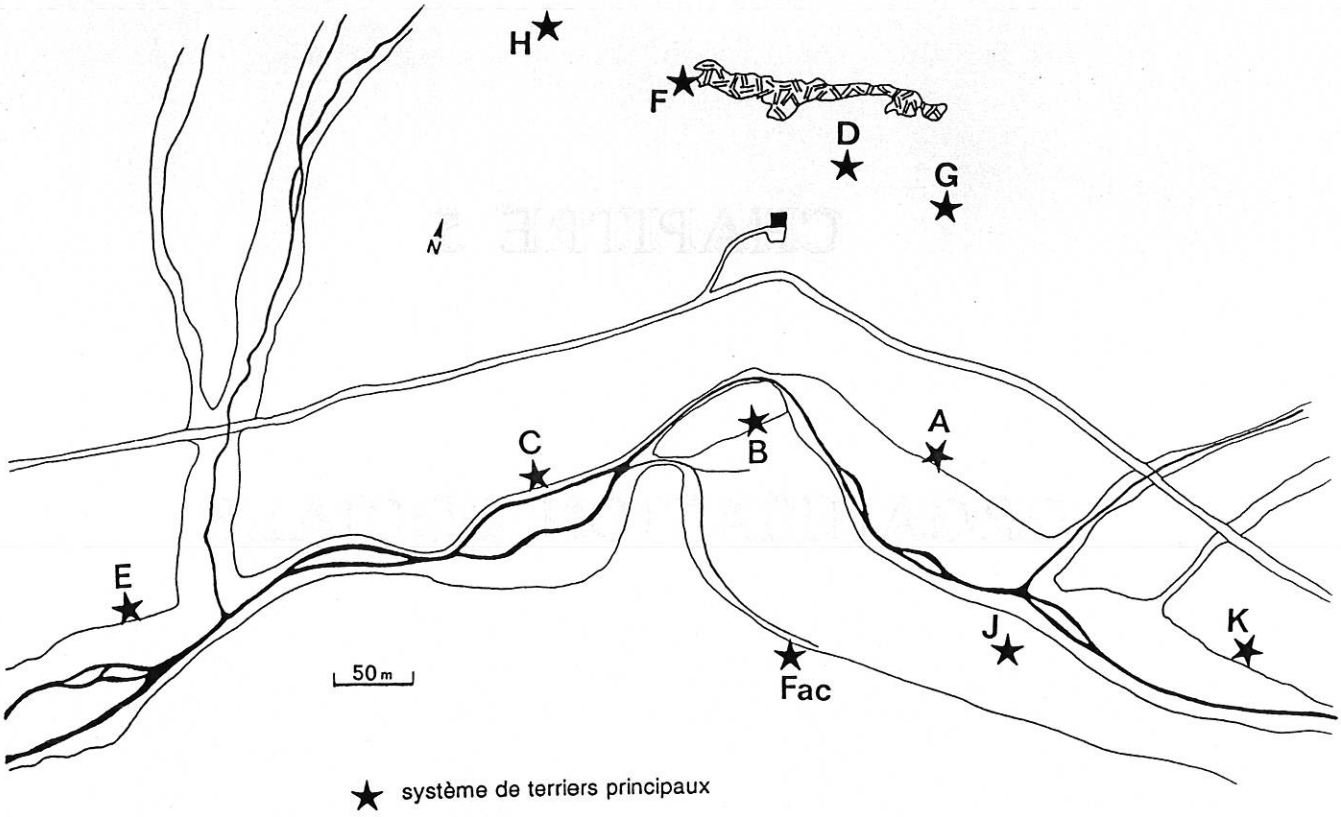


Figure 19 : Localisation des groupes A, B, C, et des groupes voisins.

Tableau 5 : Composition des groupes étudiés (A, B, C) et des groupes voisins en 1991 (effectifs par classes d'âge et de sexe).

	A	B	C	D	E	F	Fac	G	H	J	K
adulte ♂	1	1	1	1	1	-	1	-	1	-	(+1)
♀	1	1	1	1	-	-	1	-	1	-	-
2 ans ♂	(+1)	4 (-2)	1	-	-	1	-	-	-	-	-
♀	-	1	1	-	2	-	-	-	-	-	-
1 an ♂	-	2 (-1)	2	1	2	-	-	-	-	-	-
♀	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-
jeunes	4 (-4)	-	4	4	3	-	-	-	3 (-1)	4	-
indéterminé supposé	-	-	1 ad.	-	1 ad. ♀	2 ad.	1 ad.	4 2 ad, 2 2a	-	2 ad.♀♂	2
total	6 (3)	10 (7)	12	7	7	3	3	4	5 (4)	6	2 (3)

ad. : adulte - 2a : 2 ans

(+) (-) : changements d'effectif pour une classe donnée

( ) : effectif total après tous les changements

1. STRUCTURE SOCIALE

1.1. LOCALISATION DES GROUPES

La figure 19 donne la localisation et la composition en 1991 des trois groupes étudiés, ainsi que des groupes voisins.

La taille des groupes varie de 2 à 12 individus (tableau 5). Sur onze groupes, deux contiennent plus de deux adultes : les groupes C et Fac qui comptent trois adultes. Il n'y a que deux groupes où les quatre classes d'âge (adulte, 2 ans, 1 an, jeune de l'année) sont représentées (groupes C et E). Des jeunes sont nés dans six groupes.

La distance entre les systèmes de terriers principaux de deux groupes voisins est comprise entre 71 m et 300 m, et est égale en moyenne à 187 m (± 66 m, n = 22).

1.2. DYNAMIQUE DE LA COMPOSITION DES GROUPES

L'étude comportementale a été effectuée sur les trois groupes voisins A, B et C. Leur observation régulière a permis de suivre précisément les changements dans leur composition.

Les individus sont considérés comme appartenant au même groupe lorsqu'ils partagent un domaine vital commun et qu'ils utilisent le même système principal de terriers (Barash, 1976; Arnold, 1990b).

1.2.1. Groupe A (tableau 6a)

En 1990, deux mâles adultes sont présents dans ce groupe. Aucune femelle adulte n'a été capturée. Cependant, deux individus, appartenant manifestement au groupe, n'ont pu être déterminés, faute de capture.

Aucun jeune n'est présent en 1990; mais il y a eu reproduction les deux années précédentes (1988 et 1989), puisque deux individus de 1 an et trois individus de 2 ans sont présents dans le groupe.

Un changement d'effectif a été constaté le 16 août, mais du fait d'une interruption des observations entre le 31 juillet et le 16 août, ce changement a pu intervenir n'importe quand durant ce laps de temps. Il correspond à la disparition des trois individus de 2 ans (deux mâles et une femelle), et également à la disparition d'un individu de 1 an.

A partir de cette date, la composition du groupe, qui totalise cinq individus, reste stable.

L'année suivante, au moment des premières observations (fin mai 1991), il ne reste plus que trois individus.

Les deux mâles adultes ont été recapturés. La femelle adulte piégée correspond probablement à l'un des indéterminés de 1990. Il y a donc eu disparition d'un indéterminé et de l'individu de 1 an.

Au cours de la saison, plusieurs changements ont lieu :

- la dispersion d'un mâle adulte (n° barrette auriculaire Z 6380) un peu avant le 17 juin, qui s'est installé non loin de son territoire natal (groupe K).

Tableau 6 : Dynamique de la composition des groupes A, B et C en 1990 et 1991 (effectifs par classes d'âge et de sexe).

a

		1990		1991						
Groupe	A	15 juin	16 août	4 juin	17 juin	1er juil.	18 juil.	19 juil.	20 juil.	22 juil.
adulte	♂	2	2	2	1	1	1	1	1	1
	♀	-	-	1	1	1	1	1	1	1
2 ans	♂	2	-	-	-	-	-	-	-	1
	♀	1	-	-	-	-	-	-	-	-
1 an	♂	2	1	-	-	-	-	-	-	-
	♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-
indéterminé		2	2	-	-	-	-	-	-	-
jeunes		-	-	-	-	4	2	1	-	-
total		9	5	3	2	6	4	3	2	3

b

		1990			1991			
Groupe	B	11 juin	8-14 juil.	14 juil.	29 mai	6 juin	9 juil.	22 juil.
adulte	♂	2	1	1	1	1	1	1
	♀	1	1	1	1	1	1	1
2 ans	♂	-	-	-	4	4	3	2
	♀	-	-	-	1	1	1	1
1 an	♂	4	4	4	2	1	1	1
	♀	1	1	1	1	1	1	1
indéterminé		-	-	-	-	-	-	-
jeunes		-	-	3	-	-	-	-
total		8	7	10	10	9	8	7

c

		1990				1991	
Groupe	C	20 juin	27 juin	6 juil.	16 août	30 mai	2 juil.
adulte	♂	1	1	1	1	1	1
	♀	1	1	1	1	1	1
2 ans	♂	-	-	-	-	1	1
	♀	1	1	1	1	1	1
1 an	♂	1	1	1	1	2	2
	♀	1	1	1	1	1	1
indéterminé		2	2	1	1	1	1
jeunes		-	5	4	3	-	4
total		7	12	10	9	8	12

- la sortie de 4 jeunes de l'année le 1er juillet.

Puis au cours du mois de juillet, le mâle adulte résidant restant (Z 6351) est évincé le 17 juillet par un mâle adulte étranger (Z 6328). Ce dernier était le résidant du groupe B en 1990; il a été évincé lui-même par un autre mâle (Z 6340) en 1991.

L'installation de ce nouveau mâle est suivie dans les trois jours de la mort de tous les jeunes. Des flairages sans menace ont été observés entre ce nouveau mâle et la femelle adulte. Aucune interaction agonistique entre ces deux individus n'a été relevée.

Puis, un nouvel évènement va à nouveau modifier quelque peu la composition du groupe; il s'agit de l'intégration, le 22 juillet, d'un mâle de 2 ans (Z 6327), originaire du groupe B.

A partir de cette date, la composition du groupe A ne change plus.

1.2.2. Groupe B (tableau 6b)

Le 11 juin 1990 deux mâles adultes et une femelle adulte sont présents dans le groupe. Il n'y a pas d'individus de 2 ans. Par contre, on note la présence de 5 individus de 1 an. Dans cette portée, la sex-ratio est déséquilibrée en faveur des mâles (4 : 1).

La dynamique de ce groupe est liée à deux évènements sociaux :

- la disparition d'un des deux mâles adultes (Z 6331) entre le 8 et le 14 juillet.
- la sortie de 3 jeunes de l'année le 14 juillet.

Il y a donc eu reproduction en 1990, ainsi qu'en 1989, mais pas en 1988.

A partir de la sortie des jeunes jusqu'à fin septembre, la composition du groupe reste stable.

En 1991, tous les individus de l'année précédente sont présents; il n'y a donc pas eu de pertes pendant l'hibernation.

Fin mai, le mâle adulte résidant en 1990 (Z 6328) se fait évincer par un nouveau mâle (Z 6340), dont la provenance n'est pas connue et qui s'installe alors dans le groupe. De nombreuses interactions agonistiques (menace, poursuite, lutte) ont été observées entre ces deux individus.

Un deuxième changement a lieu le 6 juin avec la mort d'un individu de 1 an, blessé certainement par un renard, si l'on en juge par les morsures examinées. Pendant quelques jours il a été vu pratiquement immobile, apparemment très affaibli, se réfugiant dans des terriers secondaires.

Enfin, deux mâles de 2 ans quittent le groupe : Z 6329 le 9 juillet et Z 6327 le 22 juillet (qui s'installe dans le groupe A).

En août et septembre, le groupe, composé de 7 individus, reste stable.

1.2.3. Groupe C (tableau 6c)

En 1990, la détermination de la composition du groupe est biaisée, comme pour le groupe A, par le fait que deux individus sont indéterminés.

Néanmoins, nous savons que début juin sont présents : un mâle adulte, une femelle adulte, une femelle de 2 ans (qui pourrait être une petite adulte), deux 1an (un mâle et une femelle).

Deux évènements sociaux vont alors modifier la composition :

- la sortie de 5 jeunes de l'année le 27 juin.
- la disparition d'un individu indéterminé le 6 juillet.

Mais, alors que dans le groupe B tous les jeunes survivent, dans le groupe C il y a disparition de deux petits, un le 6 juillet et un entre le 31 juillet et le 16 août.

Puis de mi-août à fin septembre, la composition reste stable.

On constate qu'il y a eu reproduction en 1990 et l'année précédente.

En 1991, on retrouve les mêmes individus qu'à la fin de la saison 1990, hormis la femelle adulte (Z 6400) qui a disparu. Elle a en fait quitté le groupe; elle a été en effet recapturée en 1992 dans le groupe F (D. Allainé, comm. pers.).

Le mâle adulte capturé n'était pas marqué, et correspond sans doute à l'indéterminé restant en 1990. L'adulte indéterminé, quant à lui, correspond peut-être au mâle adulte piégé en 1990 (Z 6386), qui n'a pu être recapturé en 1991.

La femelle adulte est celle capturée en 1990 (Z 6383 en 1990 = Z 6395 en 1991).

Le seul changement dans le groupe est la sortie de quatre jeunes le 2 juillet. Puis, le groupe, composé de 12 individus, ne se modifie plus jusqu'à la fin de la saison.

1.3. PARAMETRES DE REPRODUCTION

Lorsqu'il y a eu reproduction, une seule portée par groupe a été observée. La taille varie de trois à cinq petits (tableau 7).

Les dates de sortie des jeunes du terrier natal s'échelonnent, toutes saisons confondues, du 22 juin au 14 juillet. Pour une même saison, il peut y avoir un écart relativement important (plus de 15 jours) entre la sortie des jeunes de groupes différents (ex.: groupes B et D, tableau 7). Cette variabilité est peut-être due à des différences dans les dates de sortie d'hibernation et par conséquent de reproduction. Ceci est d'autant plus évident que le groupe D, dans lequel la reproduction a eu lieu le plus tôt, occupe un domaine vital exposé au sud et fortement pentu, donc où le déneigement est rapide. Fin mai, il était en effet complètement déneigé, alors que le domaine vital du groupe B était encore enneigé par endroits.

La disparition de jeunes, durant la période estivale, ne peut s'expliquer par la dispersion (Arnold, 1990a). Elle peut être due à des maladies, à la prédation (aigle royal et renard roux, présents sur le site d'étude), mais aussi à l'infanticide (cf. annexe 6).

Tableau 7 : Paramètres de reproduction dans quatre groupes en 1990 et 1991.

	Groupe	Dates de Reproduction (estimées)	Sortie des jeunes (observées)	Taille de portée	Mortalité estivale (nb de jeunes)	Mortalité hivernale
1990	A	-	-	-	-	-
	B	3-4 mai	14 juillet	3	0	0
	C	16-17 avril	27 juin	5	2	0
	D	13-14 avril	24 juin	4	2	0
1991	A	20-21 avril	1er juillet	4	4	-
	B	-	-	-	-	-
	C	21-22 avril	2 juillet	4	0	0
	D	11-12 avril	22 juin	4	0	0

Note : le groupe D n'a pas été étudié sur le plan comportemental, mais sa composition est connue pour les deux saisons 1990 et 1991.

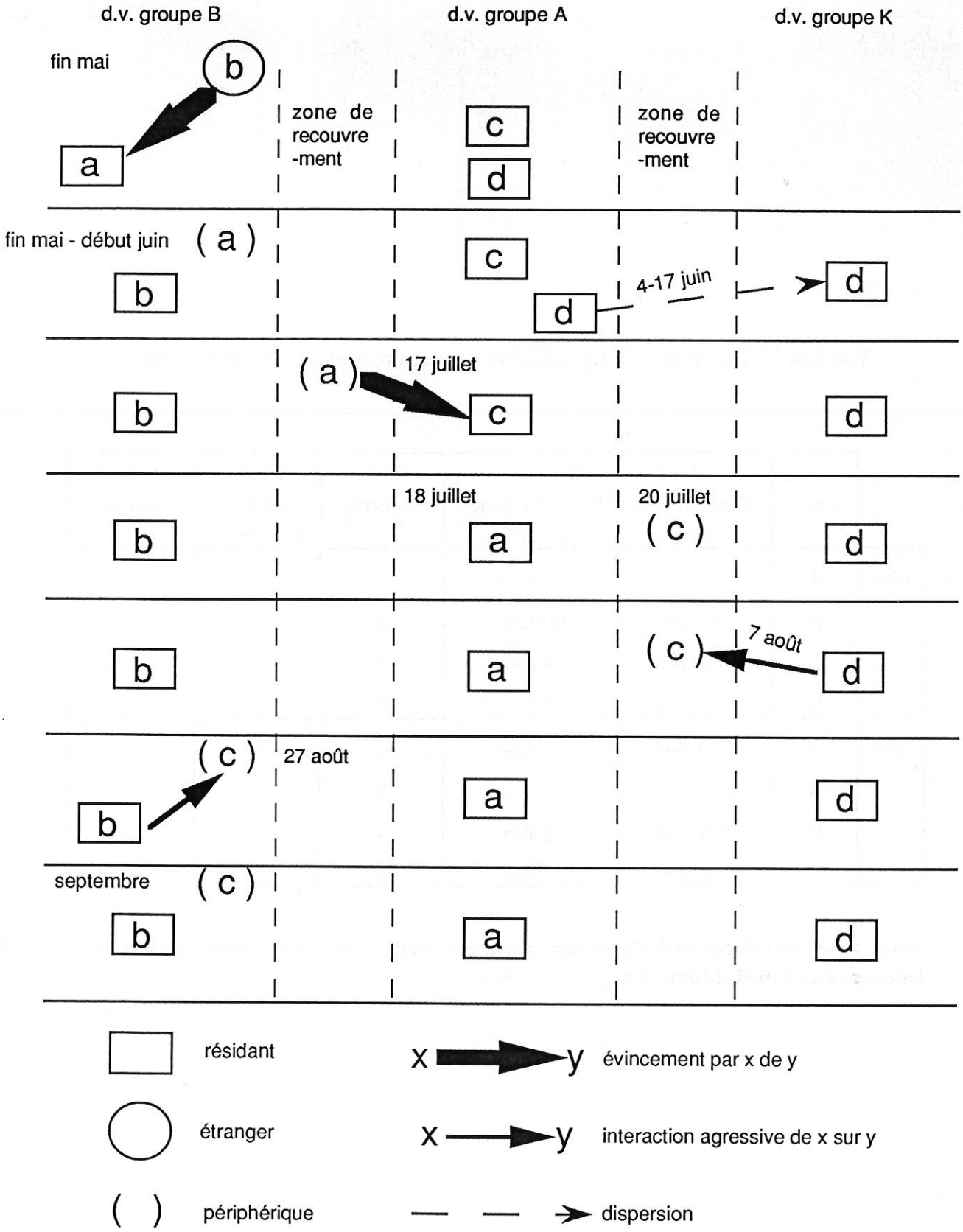


Figure 20 : Remplacement des mâles résidants dans les groupes A et B en 1991.

marquage auriculaire : a = ♂ Z6328; b = ♂ Z6340; c = ♂ Z6351; d = ♂ Z6380
d.v. : domaine vital

1.4. DISPERSION

La dispersion ("dispersal") se rapporte au déplacement qu'un animal effectue lorsqu'il quitte son domaine natal pour établir son propre espace vital ou de manière plus générale lorsqu'il déplace totalement son champ d'activité vers une zone qu'il ne fréquentait pas auparavant (Stoddart, 1970). Les auteurs anglo-saxons ont forgé le mot "disperser" pour qualifier un animal qui a effectué un mouvement de dispersion, terme que l'on peut traduire par le néologisme de "dispersant" (Saucy, 1988).

Dans le cas de la marmotte alpine, les disparitions des individus de 2 ans et des adultes sont considérées comme des cas de dispersion (Arnold, 1990a).

Huit cas ont été observés dans les trois groupes en deux ans. L'individu du groupe C qui a quitté le groupe en 1990 n'était pas déterminé. Parmi les sept autres, deux étaient adultes et les autres âgés de 2 ans; il n'y avait qu'une femelle.

La dispersion a lieu généralement courant juillet (groupe B en 1990, 1991, groupe C en 1990); elle a été observée plus tôt (début juin dans le groupe A en 1991), mais aussi plus tard (fin juillet/début août dans le groupe A en 1990).

Le lieu de dispersion est connu pour quatre individus :

- le mâle adulte Z 6331 du groupe B a été recapturé en 1991 dans le groupe H à 300m de son groupe natal (cf. figure 19). Il était en couple et s'était reproduit (3 jeunes).
- le mâle Z 6380 du groupe A s'est installé dans le groupe voisin K, à 250 m de son groupe natal (cf. figure 19).
- le mâle Z 6327 du groupe B a été intégré dans le groupe voisin A, à 125 m de son groupe originaire.
- le mâle Z 6329 du groupe B a été identifié (grâce à sa marque auriculaire colorée), début septembre, au niveau du Plan du Cheval à environ 1,5 km de son site natal (I. Rodrigue, comm. pers.).

1.5. EVINCEMENT DE MALES ADULTES RESIDANTS

Ceci correspond au remplacement d'un mâle adulte résidant d'un groupe par un mâle étranger à l'issue d'interactions agonistiques. Lorsque cet évincement est réussi, le mâle étranger obtient un territoire et le mâle ex-résidant perd le sien.

En 1991, quatre tentatives ont été observées. Deux ont abouti (figure 20) et deux ont échoué. Une était en voie d'achèvement fin mai, les trois autres ont eu lieu entre le 3 et le 17 juillet. Trois étaient le fait d'adultes et une d'un mâle de deux ans.

Dans les groupes où il y avait des jeunes de l'année (groupes A et H), la tentative d'évincement, ou l'évincement lui-même, se sont accompagnés d'infanticide (annexe 6). Il n'y avait pas de subadultes présents dans ces groupes.

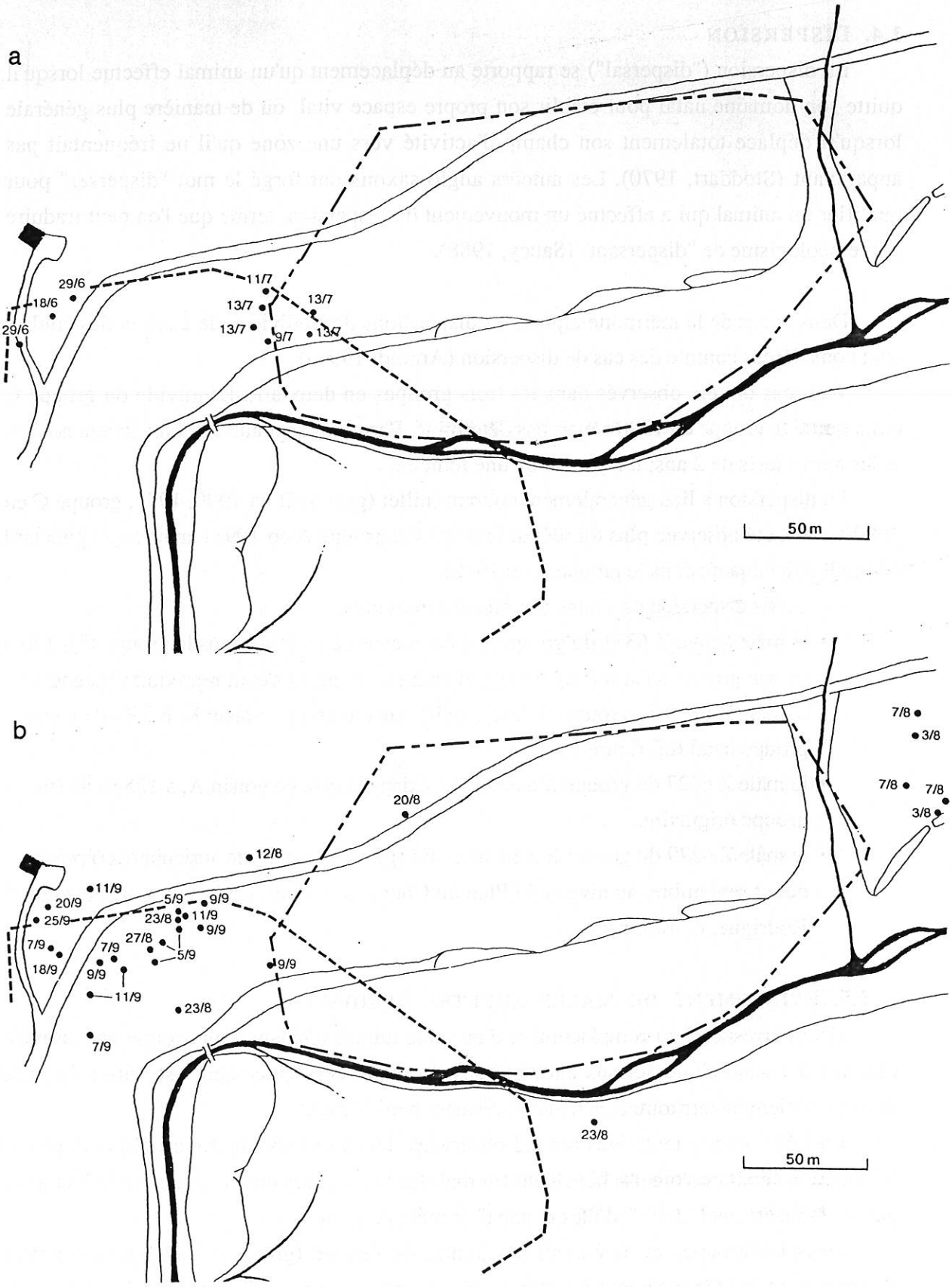


Figure 21 : Localisations des mâles périphériques en 1991.

a : mâle **a** (Z 6328), ex-résidant du groupe B

b : mâle **c** (Z 6351), ex-résidant du groupe A

—— - - —— limites domaine vital groupe A

------ limites domaine vital groupe B

Dans trois cas, l'intrusion d'un mâle étranger a eu lieu alors que le mâle résidant n'était pas dans la zone des terriers principaux. Quant au premier évincement ayant eu lieu dans le groupe B (fin mai), il n'a été observé que lorsqu'il était pratiquement achevé; on ne sait donc pas si la disparition momentanée du mâle résidant a favorisé l'intrusion du mâle étranger. A noter que quelques jours avant d'évincer le mâle c du groupe A (Z6351), le mâle a (Z6328) s'est rapproché du groupe A (figure 21).

Dans les deux cas où l'évincement a réussi, le mâle évincé est devenu un mâle dit périphérique. Chez *Marmota flaviventris*, ce terme désigne un mâle qui vit près d'une colonie, qui peut avoir des contacts sensoriels avec les membres de ce groupe (il peut les voir, entendre les cris d'alarme, recevoir des stimuli chimiques), mais n'a pas de contacts sociaux directs (Armitage, 1974b). Dans le cas de la marmotte alpine, de rares contacts étaient observés entre le mâle périphérique et le mâle résidant; il s'agissait de menaces et de poursuites (figure 20). Ceci peut avoir pour conséquence le déplacement du mâle périphérique. Ainsi, le mâle c, subissant les interactions agressives du mâle d, a abandonné son nouveau terrier, notamment après que le mâle d eut bouché le terrier du mâle c alors que celui-ci était dedans. Il a alors été observé entre le 12 et le 23 août, traversant successivement les domaines vitaux des groupes A, J puis B (figure 21). Son statut était alors celui d'un passager ("transient"), terme qui désigne, chez *Marmota flaviventris*, un mâle se déplaçant à travers une localité sans rester plus de quelques jours (Armitage, 1974b); il peut être assimilé également à un vagabond ("floater"), ce qui correspond à un dispersant ou un ancien mâle territorial évincé qui n'a pas de domaine vital bien défini (Arnold, 1990). Finalement, il s'est installé dans un terrier sur le domaine vital du groupe B. Là, il a été la cible de quelques poursuites par le mâle résidant (figure 20). Il a alors occupé un autre terrier sur le domaine vital du groupe B, mais en limite; il a finalement hiberné dans ce terrier. Notons qu'aucun des deux mâles évincés n'a tenté de regagner son ex-territoire.

2. INTERACTIONS SOCIALES

2.1. DEFINITIONS DES INTERACTIONS (Table 1 *in* annexe 7)

Les patrons comportementaux sociaux ont été classés en quatre catégories suivant la classification utilisée par Sheppard et Yoshida (1971), Ferron (1980, 1981, 1985) et Holekamp (1986) :

- comportements de reconnaissance
- comportements cohésifs
- comportements agonistiques
- comportement d'éloignement

2.1.1. Comportement de reconnaissance

L'identification individuelle par l'odeur apparaît largement répandue parmi les mammifères (Halpin, 1980), et ceci semble être vrai chez les Sciuridés (Halpin, 1984). Le comportement de reconnaissance (Sheppard & Yoshida, 1971), appelé cérémonial d'accueil (Steiner, 1975), traduction de "greeting", par d'autres auteurs (King, 1955; Armitage, 1962; Barash, 1973; Steiner, 1975) a été observé chez la plupart des espèces de Sciuridés étudiées (revue *in* Steiner, 1975; Kivett *et al.*, 1976), incluant *Marmota marmota* (Müller-Using, 1955; Münch, 1958). Ces patrons comportementaux entraînent l'investigation de zones odorantes, particulièrement au niveau des glandes apocrines des commissures buccales (Steiner, 1975), suggèrant que ces odeurs peuvent jouer un rôle dans la communication olfactive (Halpin, 1984). Ce comportement de reconnaissance peut dans certains cas n'impliquer aucun contact, comme chez *Marmota flaviventris* (Barash, 1989), mais plus généralement se fait par des contacts naso-corporels et surtout naso-nasaux, naso-buccaux, voire bucco-buccaux ("kissing" King, 1955) (Steiner, 1975; Table 1 *in* annexe 7). D'une manière générale, l'initiateur applique son museau ou la bouche pendant quelques secondes sur la bouche du récepteur qui peut répondre ou non. Une observation plus fine révèle que le contact est établi avec les lèvres du partenaire, et, dans la plupart des cas, avec la portion postérieure de celles-ci (*angulus oris*), que l'initiateur flaire, suggérant une investigation olfactive (Steiner, 1975). Lors de ces contacts, l'initiateur prélève peut-être certaines sécrétions du récepteur, et en même temps laisse ses propres odeurs, permettant un partage d'odeurs (Steiner, 1975).

Certains auteurs incluent le cérémonial d'accueil dans les comportements dits amicaux (par ex. Armitage, 1973). Chez *Marmota flaviventris*, ce comportement n'est pratiquement jamais suivi de fuite ou de poursuite, et peut précéder le toilettage mutuel ("allogrooming"), le jeu ou l'approche sexuelle. Cependant, chez d'autres espèces, comme *M. olympus*, le flairage peut avoir une forte composante agonistique, comme le montre la corrélation positive entre la durée de flairage et la probabilité d'occurence d'un acte agonistique suivant (Barash, 1989). D'autres auteurs (Sheppard & Yoshida, 1971; Holmes & Sherman, 1982; Mc Lean, 1982) considèrent le comportement de flairage comme une interaction "neutre" ou de type intermédiaire, qui n'est ni agonistique, ni amicale. Sheppard et Yoshida (1971) ont montré que chez *Spermophilus richardsoni*, le comportement suivant le flairage pouvait être cohésif ou agonistique, selon que les individus impliqués sont apparentés ou non.

Chez *Marmota marmota*, le flairage peut être suivi de l'un ou l'autre de ces comportements ou d'aucun, et a donc été considéré, dans notre étude, comme un comportement de reconnaissance neutre.

2.1.2. Comportements cohésifs

Le terme de comportement cohésif a été utilisé initialement par Sheppard et Yoshida (1971). D'autres auteurs utilisent le terme de comportement amical (Ewer, 1968). Ce sont des comportements de nature non agressive qui tendent à maintenir le contact ou la cohésion des

individus (King, 1955), et favorisent la coopération. Ils traduisent une tolérance sociale. Ce sont principalement des comportements d'apaisement et de jeu.

2.1.2.1. Comportements d'apaisement

Le comportement principal observé est le toilettage mutuel ou toilettage social ("allogrooming"). Il s'agit de toilettage réalisé par un conspécifique. Il englobe des activités de léchage, démêlage, mordillement de la fourrure, et concerne différentes parties (tête, en particulier la nuque; corps, essentiellement le dos). S'il est généralement asymétrique, il peut dans certains cas être réciproque.

2.1.2.2. Jeu

Il est très difficile de fournir une définition satisfaisante des activités de jeu. D'une part, la grande variabilité interspécifique des schèmes limite la généralisation de définitions fondées sur les caractéristiques structurelles du jeu. D'autre part, les hypothèses fonctionnelles restent difficiles à tester. Caro (1990) tente de donner une définition se basant sur la combinaison des deux approches : "On appelle jeu toute activité locomotrice, accomplie après la naissance, qui semble, aux yeux d'un observateur, n'apporter aucun bénéfice immédiat évident au joueur, et dans laquelle des séquences motrices ressemblant à celles utilisées dans des contextes fonctionnels sérieux peuvent être mises en œuvre sous une forme différente. Les actes moteurs qui constituent le jeu présentent, au moins en partie, les caractéristiques structurelles suivantes : exagération des mouvements, répétition, fragmentation ou désorganisation des séquences."

On distingue le jeu social, impliquant une interaction avec des congénères, des jeux solitaires (jeu d'objet, jeu locomoteur, jeu de prédation).

Bekoff (1972) définit le jeu social comme "un comportement réalisé durant des interactions sociales dans lesquelles il y a une diminution de la distance sociale entre les protagonistes, et pas d'évidence d'investigation sociale ou de comportements agonistiques (offensifs ou défensifs), ou de type subordination, de la part des membres de la dyade (triade, etc...), quoique ces actions peuvent avoir lieu en tant qu'actes dérivés durant le jeu".

Chez les marmottes, le jeu social a été décrit chez plusieurs espèces (Armitage, 1962; Zelenka, 1965; Holmes, 1979; Nowicki & Armitage, 1979; Jamieson & Armitage, 1987; Barash, 1989) et constitue une part importante du répertoire comportemental (Barash, 1989). L'essentiel du jeu est constitué par le "simulacre de lutte"(Zelenka, 1965), "play-fighting" des anglo-saxons (Armitage, 1962), dont les patrons moteurs sont similaires à ceux observés chez les adultes durant la lutte. Mais, si la distinction entre jeu et lutte peut paraître évidente chez certains sujets (jeunes), elle devient subjective avec l'âge des protagonistes, les deux comportements constituant un continuum, le jeu dérivant vers la lutte chez les individus plus âgés. Néanmoins, l'exécution semble plus lente dans le jeu, et l'intensité des mouvements

plus faible que durant la lutte. D'autre part, si des petits cris et des soufflements peuvent éventuellement accompagner le jeu, il n'y a manifestement pas de cris aussi forts que ceux émis durant les luttes.

Les différents patrons moteurs du comportement de jeu sont décrits dans le tableau 1 (Table 1) de l'annexe 7.

2.1.2.3. Autres comportements cohésifs

Ils correspondent à :

- un animal qui tente d'initier un comportement cohésif, mais le récepteur s'éloigne.
- des prises de contact différentes du toilettage mutuel : poser une patte antérieure sur la tête ou le dos, poser la tête sur le corps, mettre la tête entre les pattes antérieures, emboiter le corps de l'autre.
- soins aux jeunes : ce type de comportement a été très rarement observé. Il s'agissait de têtée, et d'un comportement réalisé lors du premier jour de sortie, consistant en un refoulement d'un jeune essayant de sortir, en le poussant avec le museau dans le terrier.

2.1.3. Comportements agonistiques

Le comportement agonistique fait référence à tout comportement associé à un conflit ou une lutte entre deux individus (Scott, 1956). Lorsqu'il y a rencontre de nature agonistique entre deux individus, il peut y avoir menace et/ou agression. La menace est un signal d'avertissement visant à intimider un adversaire potentiel, tandis que l'agression est une action entreprise envers ce dernier (Ferron, 1979).

2.1.3.1. Menace

Elle se caractérise par une posture arquée au niveau du dos, une pilo-érection de la queue et des battements rapides de forte amplitude de celle-ci, selon un axe antéro-postérieur et latéral. Ces éléments se retrouvent chez la plupart des Sciuridés. La queue peut être agitée dans d'autres situations, mais les mouvements sont beaucoup plus rapides et prononcés en cas de menace. Soulignons également que chez tous les Sciuridés terrestres, on a signalé lors de menaces offensives le comportement de "faire le gros dos" (Ferron, 1979). Chez certaines espèces, c'est la seule posture de menace rapportée, tandis que chez d'autres, le redressement de tout le corps de l'animal peut aussi servir de signal de menace (revue *in* Ferron, 1979), ce qui est le cas de *Marmota marmota* (Table 1 *in* annexe 7). Lorsque les adversaires sont à proximité, la posture de menace offensive peut se transformer en parade latérale.

A deux reprises, j'ai pu observer deux individus qui sont restés "museau-à-museau" immobiles pendant quelques minutes avant une lutte.

Enfin, il existe également une posture de menace défensive, l'aplatissement de l'animal au sol, ventre à terre, réalisée en particulier au terme d'une poursuite.

2.1.3.2. Agression

Elle comprend :

- la poursuite : un individu poursuit un autre en courant, beaucoup plus rapidement que lors du jeu, et sur de plus grandes distances. Des cris peuvent être émis. Lorsque la course se prolonge un certain temps, elle peut être ponctuée de plusieurs arrêts de courte durée.

- la lutte : les animaux peuvent lutter en boxant. En appui sur les pattes postérieures, les deux individus se prennent par les pattes antérieures en se poussant violemment avec celles-ci. Ils peuvent lutter également au corps-à-corps; ils roulent à terre, en se jetant l'un sur l'autre, parfois après avoir boxé, échangent des coups avec les pattes et des morsures. Ces luttes sont souvent accompagnées de cris puissants. Elles peuvent également s'accompagner de grognements (obs. pers.). Parfois, ces luttes entraînent la mort. Enfin, dans certains cas, un troisième individu peut assister à la lutte, très près des deux lutteurs, mais il n'intervient pas ou très peu.

2.1.4. Eloignement

Le comportement d'éloignement est à rapprocher du comportement dit d'évitement ("avoidance"), considéré par certains auteurs comme agonistique (Michener, 1973; Johns & Armitage, 1979; Holmes & Sherman, 1982). Mais, comme le souligne Davis (1984), peut-on considérer qu'un animal qui regarde un autre ou qui s'éloigne de lui se comporte réellement de façon agonistique ? Ainsi, ce type de comportement est -il considéré à part des comportements agonistiques par d'autres auteurs (Sheppard & Yoshida, 1971; Yeaton, 1972; Ferron, 1985; Holekamp, 1986).

Dans notre étude, il est observé aussi bien dans un contexte cohésif qu'agonistique, et est donc considéré à part. Le terme d'éloignement est préféré à évitement, car il est plus neutre. Il englobe deux types de comportements (Table 1 *in* annexe 7).

Les paragraphes 2.2., 2.3. et 2.4. sont détaillés dans l'annexe 7. Ils sont donc intentionnellement abrégés dans ce chapitre; en particulier, pour tout ce qui a trait à l'analyse statistique le lecteur devra se référer à l'annexe 7. Néanmoins, l'essentiel des résultats est donné afin de permettre la compréhension de la discussion qui suit.

2.2. DIFFERENCES DANS LES PATRONS COMPORTEMENTAUX

2.2.1. Contribution relative des interactions

Les quatre types d'interactions définis § 2.1. ne sont pas distribués au hasard dans les trois groupes. On observe plus de comportements de reconnaissance et de comportements cohésifs, mais moins de comportements agonistiques et d'éloignement (Table 3 *in* annexe 7).

Il existe des différences entre groupes dans les contributions de certains patrons sociaux. On observe moins de jeu dans les groupes A et B, mais plus dans le groupe C, plus de

Tableau 8 : Taux individuels de comportements sociaux dans le groupe A.

	Reconnaissance		Toilettage mutuel		Jeu	Agonistique		Eloigne-ment
	initié	reçu	initié	reçu		initié	reçu	
T1								
Ad M	0.43	0.43	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ad F	0.43	0.43	0.00	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00
T2								
Ad M	0.78	0.44	0.39	0.10	0.05	0.15	0.10	0.00
Ad F	0.44	1.12	0.20	0.39	0.05	0.05	0.05	0.00
Jeunes	0.55	0.46	0.04	0.06	0.45	0.00	0.00	0.00
T3								
Ad M	0.32	0.36	0.08	0.22	0.00	0.00	0.02	0.00
Ad F	0.16	0.24	0.10	0.14	0.00	0.02	0.00	0.00
2a M	0.44	0.32	0.24	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00

Ad. : adulte ; 2a : 2 ans ; M : mâle ; F : femelle - T1 : fin juin ; T2 : début juillet ; T3 : août et septembre

comportements agonistiques dans le groupe B et moins dans le groupe C, et plus d'éloignement dans le groupe B.

2.2.2. Interactions entre groupes

Les interactions entre membres de groupes différents sont très rares (de 1 à 5% du total d'interactions). Elles sont principalement, voire totalement, de type agonistique. Il s'agit le plus souvent de menace. A l'occasion d'une intrusion du mâle adulte du groupe C sur le domaine vital du groupe B, des comportements de reconnaissance ont été observés entre les individus du groupe et le mâle étranger, dont les deux tiers étaient suivis d'agression.

2.3. VARIATION SAISONNIERE

Le taux du total d'interactions diminue dans les deux groupes au cours de la période d'observation.

Le taux de comportement de reconnaissance diminue dans le groupe B. Les augmentations observées dans le groupe A (Fig.1 *in* annexe 7) sont liées à la présence de jeunes, puis à la présence d'un nouveau mâle résidant. Une augmentation du taux de comportement de reconnaissance est observée pendant la seconde moitié de septembre dans les groupes A et C (Fig.1 *in* annexe 7).

Les comportements cohésifs diminuent au cours de la saison dans les groupes B et C. Cependant, le jeu tend à augmenter à la fin de septembre dans le groupe C; le toilettage mutuel à cette époque augmente également dans ce groupe, ainsi que dans le groupe A (Fig.1 *in* annexe 7).

Les interactions agonistiques diminuent au cours de la saison.

Pour l'analyse des fréquences de comportements sociaux (§ 2.4.) et d'interactions par paires (§ 2.5.), le temps d'observation a été divisé en trois périodes selon le mois et les changements de composition. La période T1 correspond à fin juin, la période T2 à juillet et la période T3 à août et septembre, lorsque la composition du groupe est stable.

2.4. FREQUENCES INDIVIDUELLES DE COMPORTEMENTS SOCIAUX

Les comportements sociaux ne sont pas distribués de façon équiprobable entre les membres dans les différents groupes. Si l'on considère l'ensemble des comportements, les adultes initient moins d'actes que les animaux des autres classes d'âge.

<u>Groupe A</u> (tableau 8)

En T2, la femelle adulte est plus flairée et est plus toilettée que les autres individus. En T3, le nouveau mâle de 2 ans effectue l'essentiel du flairage et de toilette mutuelle observés.

Tableau 9 : Taux individuels de comportements sociaux dans le groupe C.

	Reconnaissance		Toilettage mutuel		Jeu	Agonistique		Eloigne-ment
	initié	reçu	initié	reçu		initié	reçu	
T1								
Ad M	0.78	0.88	0.54	0.63	0.88	0.00	0.00	0.05
Ad F	0.49	0.39	0.10	0.39	1.17	0.15	0.10	0.00
Ad ?	0.48	0.68	0.20	0.24	0.34	0.10	0.10	0.39
2a M	0.93	1.07	0.24	0.39	3.12	0.10	0.10	0.00
2a F	0.59	0.54	0.20	0.20	3.46	0.00	0.05	0.00
1a M1	0.73	0.54	0.49	0.44	3.61	0.00	0.00	0.00
1a M2	0.68	0.68	0.39	0.24	4.59	0.00	0.00	0.00
1a F	0.59	0.44	0.73	0.34	3.32	0.00	0.00	0.00
T2								
Ad M	0.34	0.51	0.15	0.03	0.08	0.13	0.07	0.00
Ad F	0.31	0.36	0.03	0.20	0.15	0.00	0.00	0.02
Ad ?	0.26	0.34	0.07	0.11	0.08	0.00	0.00	0.00
2a M	0.49	0.82	0.03	0.02	0.92	0.00	0.00	0.02
2a F	0.49	0.43	0.16	0.06	0.46	0.00	0.00	0.02
1a M1	0.46	0.49	0.08	0.02	1.91	0.02	0.08	0.00
1a M2	0.65	0.74	0.08	0.11	1.44	0.00	0.00	0.00
1a F	0.80	0.77	0.16	0.08	2.19	0.00	0.00	0.00
Jeunes	0.62	0.47	0.03	0.05	1.29	0.00	0.00	0.00
T3								
Ad M	0.47	0.48	0.13	0.12	0.02	0.04	0.04	0.00
Ad F	0.23	0.29	0.03	0.03	0.02	0.02	0.03	0.04
Ad ?	0.28	0.35	0.07	0.05	0.00	0.06	0.05	0.00
2a M	0.29	0.35	0.05	0.03	0.04	0.06	0.07	0.02
1a	0.40	0.43	0.18	0.09	0.04	0.03	0.04	0.00
Jeunes	0.61	0.46	0.15	0.24	0.59	0.00	0.00	0.00

Ad. : adulte ; 2a : 2 ans ; M : mâle ; F : femelle - T1 : fin juin ; T2 : juillet ; T3 : août et septembre

Groupe B (Table 4 *in* annexe 7)

Si l'on considère tous les comportements initiés, des différences s'observent entre individus pour les trois périodes.

Globalement les deux adultes (le mâle seulement en T3) et les mâles de 2 ans n°1 et 2 initient moins d'actes. Le mâle adulte tout au long de l'étude reçoit significativement plus d'actes que les autres individus du groupe.

Pendant toute la saison, le mâle adulte menace et poursuit plus que les autres individus. Les mâles de 2 ans n°1 et 2 flairent plus, mais jouent moins que les autres, alors que les 1 an, tout au moins pendant les deux premières périodes jouent significativement plus. Le mâle 2 ans n°4 effectue plus de toilette mutuelle. Les mâles de 2 ans sont les seuls à recevoir des actes agonistiques.

Groupe C (Tableau 9)

Les individus de 1 an initient plus de comportements à l'inverse des adultes; les jeunes initient également plus de comportements en T3.

Les adultes jouent moins, mais flairent plus. La femelle de 1 an en T1, ainsi que la femelle de 2 ans en T2 tendent à faire plus de toilettage mutuel. En T3, les jeunes jouent significativement plus que les autres classes d'âge.

En ce qui concerne les actes reçus, les seules différences sont observées en T2, période à laquelle la femelle adulte et les jeunes sont plus toilettés, alors que le mâle de 2 ans et le mâle de 1 an n°1 le sont moins.

2.5. ANALYSE DES INTERACTIONS PAR PAIRES

Groupe A (tableau 10)

Interactions de reconnaissance

En T1, le nombre de flairages est trop faible pour faire une analyse. En T2, on n'observe pas de différence entre les quatre paires de classes d'âge (adulte-->adulte, adultes-->jeunes, jeunes-->adultes, jeunes-->jeunes) ($\chi^2 = 1,076$; 1 ddl; $p>0,3$). En T3, le mâle de 2 ans flaire les deux adultes de façon équivalente (test binomial, N = 22, x = 7, p = 0,134).

Interactions de toilettage mutuel

En T2, on n'observe pas de différence entre les paires (test de Fisher, p = 0,53). En T3, le mâle de 2 ans toilette de façon équivalente les deux adultes (test binomial, N = 12, x = 4, p = 0,388).

Interactions de jeu

Le jeu n'est observé qu'entre les jeunes, en T2.

Tableau 10 : Fréquences d'interactions de flairage, toilettage mutuel et jeu par paires dans le groupe A.

Interactions de flairage

Période T1 (fin juin; 7 heures)

↗	ad M	ad F
ad M		3
ad F	3	

Période T2 (début juillet; 20,5 heures)

↗	ad M	ad F	jeunes
ad M		11	5
ad F	3		6
jeunes	6	12	27

Période T3 (août - septembre; 57 heures)

↗	ad M	ad F	2a M
ad M		5	11
ad F	3		5
2a M	15	7	

Interactions de toilettage mutuel

Période T1 (fin juin; 7 heures)

↗	ad M	ad F
ad M		2
ad F	0	

Période T2 (début juillet; 20,5 heures)

↗	ad M	ad F	jeunes
ad M		6	2
ad F	1		3
jeunes	1	2	0

Période T3 (août - septembre; 57 heures)

↗	ad M	ad F	2a M
ad M		3	1
ad F	3		3
2a M	8	4	

Interactions de jeu

Période T2 (début juillet; 20,5 heures)

	ad F	jeunes
ad M	1	0
ad F		0
jeunes		14

(aucune interaction de ce type n'a été observée lors des périodes T1 et T3)

ad : adulte - 2a : 2 ans - M : mâle - F : femelle

Groupe B

Interactions de reconnaissance (tableau 11)

En T1, on observe une différence significative entre paires de classes d'âge ($\chi^2 = 7,26$; 4 ddl; $p<0,001$) : les adultes se flairent moins qu'attendu, mais les adultes flairent plus les 2 ans et les 2 ans plus les adultes. Le mâle adulte étant l'individu le plus flairé (Table 4 *in* annexe 7), l'est-il préférentiellement par un ou des individus, compte-tenu de leur potentiel de flairage ? On observe une différence significative ($\chi^2 = 73,34$; 7 ddl; $p<0,001$) : les trois femelles (adulte, 2 ans et 1an) flairent moins qu'attendu le mâle, mais le mâle 2 ans n°2 le flaire plus.

En T2, il existe toujours une différence significative entre paires de classe d'âge ($\chi^2 = 12,01$; 4 ddl; $p<0,02$) : les adultes se flairent moins qu'attendu, mais flairent plus les 2 ans. Le mâle adulte est toujours moins flairé qu'attendu par les trois femelles, mais plus par le mâle 2 ans n°4 et le mâle de 1 an ($\chi^2 = 19,73$; 6 ddl; $p<0,001$).

En T3, on observe également une différence entre paires ($\chi^2 = 19,09$; 4 ddl; $p<0,001$) : toujours moins de flairages entre adultes, mais aussi moins entre 2 ans, et plus entre adultes et 2 ans. Le mâle adulte est moins flairé qu'attendu par le mâle 2 ans n°3 et la femelle de 1 an, mais plus par le mâle 2 ans n°4 ($\chi^2 = 11,398$; 5ddl; $p<0,05$).

Interactions de toilettage mutuel (tableau 12)

En T1, on n'observe pas de différence entre paires de classes d'âge ($\chi^2 = 4,14$; 4ddl; $p>0,3$). Le mâle adulte, l'individu le plus toiletté, ne l'est pas préférentiellement par une classe d'âge (femelle adulte, 2 ans, 1 an), compte-tenu de leur potentiel de toilettage ($\chi^2 = 2,64$; 2 ddl; $p>0,2$).

En T2, le mâle adulte est significativement plus toiletté par le mâle 2 ans n°4 ($\chi^2 = 7,99$; 1 ddl; $p<0,005$), mais moins par la femelle de 2 ans ($\chi^2 = 6,274$; 1 ddl; $p<0,02$).

En T3, Le mâle adulte est significativement plus toiletté par le mâle 2 ans n°4 ($\chi^2 = 5,29$; 1 ddl; $p<0,05$).

Interactions de jeu (tableau 13)

En T1, on observe une différence entre paires de classes d'âge ($\chi^2 = 9,93$; 4 ddl; $p<0,05$) : les adultes jouent moins entre eux, les 2 ans et les 1 an jouent aussi moins les uns avec les autres, mais les 1 an jouent plus entre eux.

En T2, les adultes ne jouent presque plus, et pas entre eux. Il n'y a pas de différence entre les paires restantes ($\chi^2 = 0,046$; 1 ddl; $p>0,8$). Cependant, parmi les 2 ans, on constate que le mâle n°4 joue plus avec le mâle n°3 qu'attendu, mais moins avec la femelle ($\chi^2 = 14,977$; 1 ddl; $p<0,001$).

En T3, on n'observe pas de différence entre paires ($\chi^2 = 3,21$; 1 ddl; $p>0,5$).

Tableau 11 : Fréquences d'interactions de flairage par paires dans le groupe B.

Période T1 (juin - début juillet; 54,7 heures)

↗	ad M	ad F	2a M1	2a M2	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M		6	1	10	11	9	10	7	2
ad F	6		2	2	3	4	13	4	7
2a M1	22	4		5	5	4	3	2	3
2a M2	84	2	4		2	9	12	1	1
2a M3	27	4	4	3		7	7	5	5
2a M4	26	4	1	5	6		4	1	5
2a F	12	15	3	7	5	4		5	2
1a M	18	4	2	2	5	2	6		6
1a F	5	6	2	1	4	4	2	8	

Période T2 (fin juillet; 27,2 heures)

↗	ad M	ad F	2a M2	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M		1	0	2	4	1	2	0
ad F	2		1	3	0	5	0	3
2a M2	2	1		2	2	1	1	0
2a M3	9	2	2		3	1	1	0
2a M4	13	0	2	3		1	3	1
2a F	1	4	1	1	1		2	2
1a M	10	0	1	1	2	2		2
1a F	1	3	0	0	1	4	2	

Période T3 (août - septembre; 97,9 heures)

↗	ad M	ad F	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M		3	0	8	8	3	2
ad F	4		3	3	4	3	3
2a M3	5	3		6	6	5	6
2a M4	25	4	7		9	8	9
2a F	11	4	5	9		6	2
1a M	12	4	4	10	8		7
1a F	1	3	7	18	3	8	

ad : adulte - 2a : 2 ans - 1a : 1 an - M : mâle - F : femelle

Tableau 12 : Fréquences d'interactions de toilettage mutuel par paires dans le groupe B.

Période T1 (juin - début juillet; 54,7 heures)

↱	ad M	ad F	2a M1	2a M2	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M		1	0	0	0	0	2	1	0
ad F	3		0	0	1	1	3	1	0
2a M1	4	0		1	0	1	0	1	0
2a M2	0	0	0		0	0	0	1	2
2a M3	3	0	0	0		2	0	1	0
2a M4	14	1	3	2	5		1	0	0
2a F	5	3	0	2	3	3		1	1
1a M	6	0	1	0	0	1	0		0
1a F	3	0	0	0	1	1	1	0	

Période T2 (fin juillet; 27,2 heures)

↱	adM	ad F	2a M2	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M		0	0	0	0	1	0	0
ad F	1		0	0	1	0	0	0
2a M2	0	0		1	1	0	1	0
2a M3	2	1	0		4	0	0	0
2a M4	10	0	0	3		0	2	0
2a F	1	6	1	2	0		3	0
1a M	3	0	0	0	0	0		0
1a F	0	0	0	0	0	2	0	

Période T3 (août - septembre; 97,9 heures)

↱	ad M	ad F	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M		0	0	0	0	0	1
ad F	2		0	2	1	2	1
2a M3	2	1		4	3	1	0
2a M4	16	0	2		0	2	4
2a F	4	0	1	0		2	0
1a M	7	2	1	3	2		2
1a F	0	0	0	0	0	2	

ad : adulte - 2a : 2 ans - 1a : 1 an - M : mâle - F : femelle

Tableau 13 : Fréquences d'interactions de jeu par paires dans le groupe B.

Période T1 (juin - début juillet; 54,7 heures)

	ad F	2a M1	2a M2	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M	0	0	0	0	0	1	0	0
ad F		1	0	9	0	7	3	6
2a M1			5	3	3	2	3	4
2a M2				6	3	7	3	3
2a M3					31	29	12	15
2a M4						6	3	1
2a F							15	13
1a M								26
1a F								

Période T2 (fin juillet; 27,2 heures)

	ad F	2a M2	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M	0	0	0	0	0	0	0
ad F		1	1	0	0	0	0
2a M2			0	4	0	0	0
2a M3				1	1	4	0
2a M4					0	5	1
2a F						5	1
1a M							10
1a F							

Période T3 (août - septembre; 97,9 heures)

	ad F	2a M3	2a M4	2a F	1a M	1a F
ad M	1	0	0	0	0	0
ad F		1	1	0	1	0
2a M3			1	8	2	1
2a M4				4	10	5
2a F					9	2
1a M						7
1a F						

ad : adulte - 2a : 2 ans - 1a : 1 an - M : mâle - F : femelle

Tableau 14 : Comparaison des fréquences d'interactions cohésives et agonistiques par paires de classes d'âge et de sexe dans le groupe B.

paires de classes d'âge et de sexe	Interactions cohésives	Interactions agonistiques		
Ad M : Ad F	8	0	$\chi^2 = 8$	$p<0,01$
Ad M : 2a F	14	0	$\chi^2 = 14$	$p<0,001$
Ad M : 2a M	73	103	$\chi^2 = 5,1$	$p<0,025$
Ad M : 1a M	22	0	$\chi^2 = 22$	$p<0,001$
Ad M : 1a F	4	0		
Ad F : 2a F	20	1	$\chi^2 = 17,2$	$p<0,001$
Ad F : 2a M	22	1	$\chi^2 = 19,2$	$p<0,001$
Ad F : 1a M	9	0	$\chi^2 = 9$	$p<0,01$
Ad F : 1a F	9	0	$\chi^2 = 9$	$p<0,01$
2a F : 2a M	74	2	$\chi^2 = 68,2$	$p<0,001$
2a F : 1a M	37	1	$\chi^2 = 34,1$	$p<0,001$
2a F : 1a F	21	0	$\chi^2 = 21$	$p<0,001$
2a M : 2a M	92	6	$\chi^2 = 75,5$	$p<0,001$
2a M : 1a M	58	0	$\chi^2 = 58$	$p<0,001$
2a M : 1a F	40	0	$\chi^2 = 40$	$p<0,001$
1a M : 1a F	49	1	$\chi^2 = 46,1$	$p<0001$

Ad. : adulte ; 2a : 2 ans ; 1a : 1 an ; M : mâle ; F : femelle

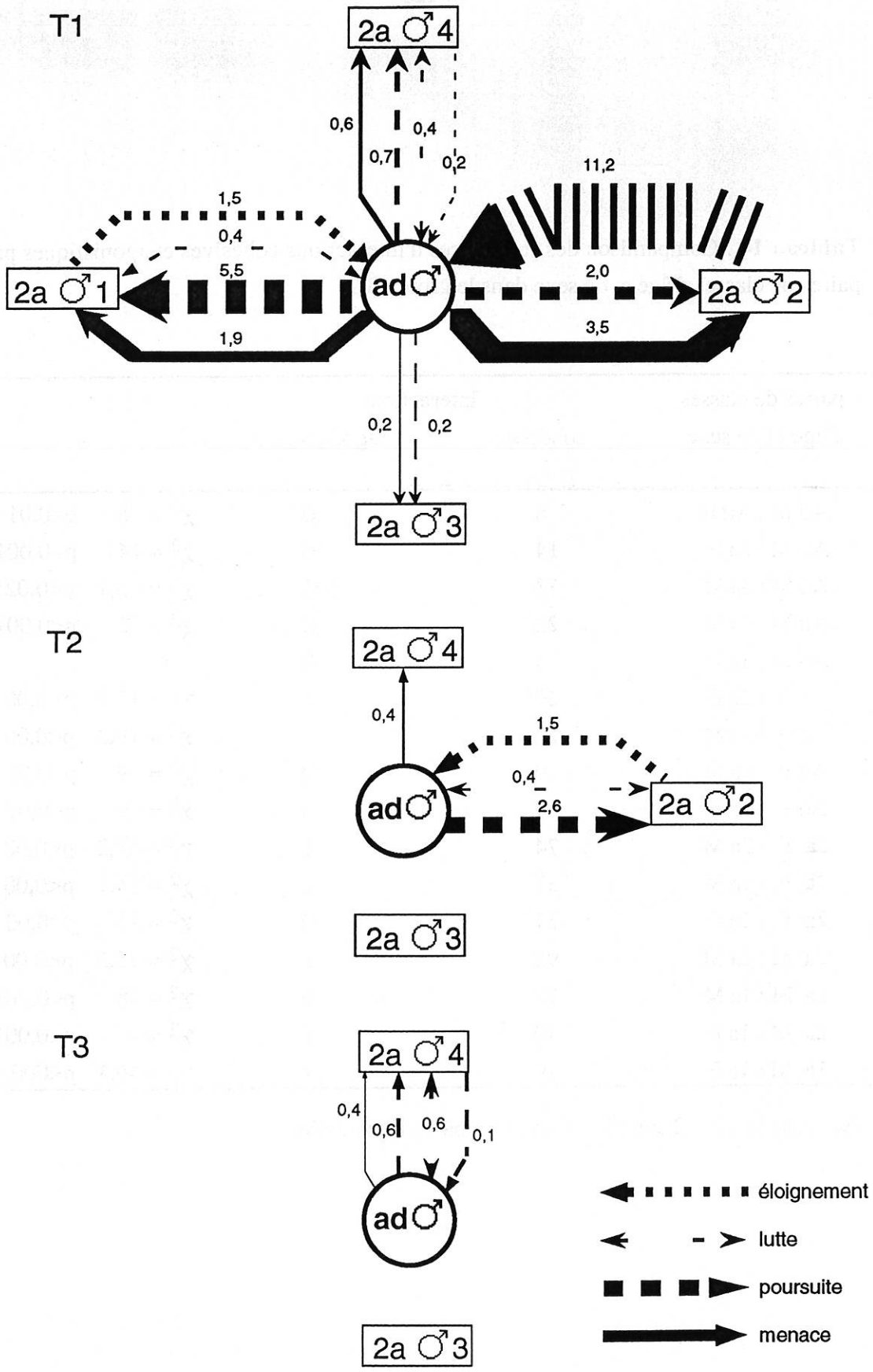


Figure 22 : Sociogrammes des interactions agonistiques et d'éloignement entre le mâle adulte et les mâles de 2 ans dans le groupe B.

les taux d'interactions par paires sont donnés en nombre d'interactions/10 heures
Tx : période

Interactions agonistiques

Pratiquement toutes les interactions agonistiques observées dans le groupe (90%) ont lieu entre le mâle adulte et les mâles de 2 ans. Pour toutes les autres paires, significativement plus d'interactions cohésives que d'agonistiques sont observées (tableau 14).

En T1, donc avant les cas de dispersion, le mâle adulte menace plus le mâle de 2 ans n°2 et moins le mâle 2 ans n°4 (χ^2 = 24,5; 3 ddl; p<0,001), et poursuit plus le mâle 2 ans n°1 et moins les mâles n°3 et 4 (χ^2 = 35,52; 3 ddl; p<0,001). Il ne lutte qu'avec le mâle n°1 et n°4. A la même période, le mâle 2 ans n°2 s'écarte significativement plus du mâle adulte (χ^2 = 149,61; 3 ddl; p<0,001) que les autres (figure 22).

En T2, après la dispersion du mâle 2 ans n°1, le mâle adulte menace, toutefois à un taux plus faible, le mâle n°4 seulement; il ne poursuit que le mâle n°2, et ne lutte qu'avec lui. Ce mâle de 2 ans est le seul à s'éloigner du mâle adulte (figure 22).

En T3, après la dispersion du mâle 2 ans n°2, le mâle adulte menace, poursuit et lutte uniquement avec le mâle n°4, qui tend à s'éloigner de celui-ci (figure 22).

Groupe C

Interactions de reconnaissance (tableau 15)

En T1, il existe une différence significative entre paires de classes d'âge (χ^2 = 23,49; 34ddl; p<0,001) : on observe moins d'interactions de reconnaissance entre adultes et entre deux ans, mais les adultes flairent plus les deux ans.

En T2, il n'y a pas de différence (χ^2 = 12,096; 9 ddl; p<0,2).

En T3, on observe une différence (χ^2 = 4,11; 1 ddl; p<0,05), les jeunes se flairant plus entre eux.

Interactions de toilettage mutuel (tableau 16)

En T1, les 1 an se toilettent significativement moins entre eux, mais sont plus toilettés par les autres individus (χ^2 = 4,855; 1 ddl; p<0,05). On n'observe pas de différence pour les autres classes d'âge. On n'observe pas de toilettage mutuel entre les deux ans en T1 et en T2. Des χ^2 case-à-case effectués pour T2, ne montrent pas de préférence dans le toilettage. Les jeunes ne se toilettent pas mutuellement en T2; ils ne le font qu'en T3, mais pas plus entre eux qu'avec les autres (χ^2 = 0,35; 1 ddl; p>0,5).

Interactions de jeu (tableau 17)

En T1, on observe une différence significative entre paires de classes d'âge (χ^2 = 25,69; 4 ddl; p<0,001) : les adultes jouent moins entre eux, les 2 ans également, mais les adultes et 2 ans jouent plus entre eux qu'attendu. En ce qui concerne les 1 an, on constate que la femelle joue moins qu'attendu avec le mâle n°1 (χ^2 = 15,97; 2 ddl; p<0,001).

Tableau 15 : Fréquences d'interactions de flairage par paires dans le groupe C.

Période T1 (fin juin; 20,5 heures)

↗	ad M	ad F	ad ind	2a M	2a F	1a M1	1a M2	1a F
ad M		0	3	5	1	2	4	1
ad F	1		0	7	1	1	0	0
ad ind	3	0		2	2	1	0	2
2a M	4	5	2		0	0	3	5
2a F	2	1	2	0		4	2	0
1a M1	3	2	3	0	4		3	0
1a M2	4	0	1	3	1	3		1
1a F	2	0	3	5	1	0	1	

Période T2 (juillet; 61,2 heures)

↗	ad M	ad F	ad ind	2a M	2a F	1a M1	1a M2	1a F	jeunes
ad M		1	6	3	0	3	0	2	4
ad F	2		0	3	2	3	4	0	5
ad ind	5	0		2	4	2	2	3	1
2a M	4	3	2		6	2	3	2	8
2a F	1	4	4	6		1	3	6	5
1a M1	4	3	2	2	1		3	4	9
1a M2	1	4	2	4	3	2		10	15
1a F	2	2	4	3	6	4	10		17
jeunes	12	9	4	27	5	11	21	20	47

Période T3 (août - septembre; 68,3 heures)

↗	ad M	ad F	ad ind	2a M	1a	jeunes
ad M		1	3	3	2	14
ad F	1		1	4	4	2
ad ind	2	1		2	2	3
2a M	3	3	2		5	3
1a	3	5	2	6	19	22
jeunes	18	5	4	6	24	60

ad : adulte - 2a : 2 ans - 1a : 1 an - M : mâle - F : femelle - ind : indéterminé

Tableau 16 : Fréquences d'interactions de toilettage mutuel par paires dans le groupe C.

Période T1 (fin juin; 20,5 heures)

↗	ad M	ad F	ad ind	2a M	2a F	1a M1	1a M2	1a F
ad M		0	4	3	0	1	0	3
ad F	0		0	1	0	1	0	1
ad ind	4	0		0	0	0	0	0
2a M	0	2	0		0	1	0	2
2a F	0	0	0	0		3	1	0
1a M1	0	1	1	0	4		4	0
1a M2	1	1	0	2	0	3		1
1a F	8	4	0	2	0	1	0	

Période T2 (juillet; 61,2 heures)

↗	ad M	ad F	ad ind	2a M	2a F	1a M1	1a M2	1a F	jeunes
ad M		4	3	0	0	1	1	0	0
ad F	0		0	0	2	0	0	0	0
ad ind	0	2		0	0	0	1	1	0
2a M	0	1	0		0	0	0	0	1
2a F	1	2	2	0		0	0	1	4
1a M1	0	2	2	0	0		1	0	0
1a M2	0	0	0	0	1	0		1	3
1a F	1	0	0	0	0	0	2		6
jeunes	0	1	0	1	1	0	2	2	0

Période T3 (août - septembre; 68,3 heures)

↗	ad M	ad F	ad ind	2a M	1a	jeunes
ad M		0	1	1	1	3
ad F	0		0	1	0	1
ad ind	3	2		1	1	1
2a M	1	0	1		2	2
1a	0	0	1	0	2	13
jeunes	4	2	0	0	6	20

ad : adulte - 2a : 2 ans - 1a : 1 an - M : mâle - F : femelle - ind : indéterminé

Tableau 17 : Fréquences d'interactions de jeu par paires dans le groupe C.

Période T1 (fin juin; 20,5 heures)

	ad F	ad ind	2a M	2a F	1a M1	1a M2	1a F
ad M	0	0	3	7	3	3	0
ad F		0	8	2	10	2	2
ad ind			2	2	2	0	1
2a M				12	11	14	11
2a F					4	19	15
1a M1						28	11
1a M2							18
1a F							

Période T2 (juillet; 61,2 heures)

	ad F	ad ind	2a M	2a F	1a M1	1a M2	1a F	jeunes
ad M	0	1	1	0	1	1	0	1
ad F		0	0	5	0	2	1	1
ad ind			0	2	1	1	0	0
2a M				5	15	5	7	5
2a F					3	7	7	0
1a M1						19	45	14
1a M2							23	15
1a F								32
jeunes								107

Période T3 (août - septembre; 68,3 heures)

	ad F	ad ind	2a M	1a	jeunes
ad M	0	0	0	0	1
ad F		0	0	0	0
ad ind			0	0	0
2a M				2	0
1a					1
jeunes					72

ad : adulte - 2a : 2 ans - 1a : 1 an - M : mâle - F : femelle - ind : indéterminé

En T2, il existe toujours une différence entre paires de classes d'âge (χ^2 = 261,82; 9 ddl; p<0,001) : les adultes jouent plus avec les 2 ans, les 1 an jouent plus entre eux, ainsi que les jeunes, mais les 2 ans et les 1 an jouent moins avec les jeunes qu'attendu. A l'inverse de ce qu'on observe en T1, on constate en T2 que la femelle 1 an joue plus qu'attendu avec le mâle 1 an n°1 (χ^2 = 21,11; 2 ddl; p<0,001).

En T3, le jeu n'est plus observé qu'entre les jeunes.

Les interactions agonistiques au sein du groupe C sont très rares; les seules interactions observées ont lieu entre adultes et entre adultes et 2 ans.

3. DISCUSSION

3.1. STRUCTURE SOCIALE

3.1.1. Unité sociale

Notre étude confirme que l'unité sociale de la marmotte alpine est le groupe familial dont les membres hibernent ensemble et partagent un domaine vital commun (Zelenka, 1965; Neaf-Danzer, 1985; Mann & Janeau, 1988; Arnold, 1990b). La composition typique est un couple d'adultes résidants et des individus dits subordonnés (Arnold, 1990b), issus de portées successives, d'âge varié : jeunes, 1 an, 2 ans, adultes. Le nombre de subordonnés varie en fonction de différents facteurs tels que la rythmicité de la reproduction, la dispersion, le recrutement, la taille de portée. Dans notre étude le nombre maximal de subordonnés enregistré est 10 (groupe C en 1991); dans la population étudiée par Arnold (1990b), dans les Alpes de Berchtesgaden (alt. 1100 à 1500 m), ce nombre peut aller jusqu'à 18. L'accouplement de la femelle avec un mâle autre que le mâle territorial, l'immigration et le remplacement d'un individu territorial peuvent conduire à des groupes contenant des animaux non-apparentés (Arnold 1990b; notre étude). Sur notre site d'étude, les jeunes de l'année restent au sein du groupe, alors que Arnold (1990b) a observé des cas de mélange de jeunes de groupes voisins. Seuls les enfants seraient tolérés, et, parfois, hiberneraient une année avec leur groupe natal, et l'année d'après avec le groupe voisin.

Si la majorité des animaux vit en groupe, certains individus peuvent être contraints de vivre seuls, au moment de la dispersion ou après la perte d'un territoire. D'après Arnold (1990a), ces individus échouent en majorité dans leur tentative de redevenir résidant. La mortalité semble être très élevée parmi ces individus; seulement 10% des dispersants sur une grande distance gagnent un territoire ailleurs, et aucun des ex-territoriaux évincés ne redevient territorial (Arnold, 1990a).

3.1.2. Reproduction

Dans la population de la Sassière, une seule portée par groupe est observée dans les trois groupes familiaux étudiés, ainsi que dans les autres groupes identifiés (Allainé *et al.*, comm. pers.); donc, dans cette population, une seule femelle par groupe se reproduit. Comme décrit par d'autres auteurs, seule la femelle dominante produit des jeunes qui survivent (Zelenka, 1965; Naef-Danzer, 1984; Lenti Boero, 1988; Arnold, 1990a; mais voir Barash, 1976). Le système d'appariement de la marmotte alpine semble donc être la monogamie, considérant que la reproduction par un couple d'adultes dans un groupe familial en est caractéristique (Kleiman, 1977). Néanmoins, Arnold (1990a) observe des femelles subordonnées en œstrus, voire gestantes, mais qui ne conduisent jamais à terme de portées. Arnold (1990a) propose l'hypothèse de l'infanticide par la femelle territoriale des jeunes de la subordonnée, à l'instar d'autres espèces de Sciuridés comme *Cynomys ludovicianus* par exemple (Hoogland, 1985), mais aucune preuve n'est disponible. Les infanticides constatés dans la population de la Sassière ne semblent avoir été perpétrés que par des mâles (annexe 6).

Une deuxième hypothèse explicative est la suppression sociale de la reproduction, une conséquence de la hiérarchie de dominance parmi les individus dits subordonnés (Harcourt, 1987). Une telle suppression est plus répandue chez les femelles, parce que, contrairement aux mâles, les femelles subordonnées peuvent être rendues complètement stériles (Abbott, 1987). L'infécondité sociale, bien illustrée chez les primates (voir revue *in* Abbott, 1987), a été également observée chez d'autres espèces de mammifères comme la mangouste pygmée, le chacal, le campagnol, le rat-taupe, ainsi que certaines espèces de marmottes dont *M. flaviventris* (Armitage, 1986b, 1991a) et *M. caligata* (Wasser & Barash, 1983). Deux causes majeures de l'infertilité sont évoquées : le stress social par harassement comportemental et l'exclusion de la femelle subordonnée de ressources cruciales comme la nourriture (Harcourt, 1987). La suppression de la reproduction liée au stress social peut se faire à 5 niveaux : retard de la puberté, inhibition de l'ovulation, échec de l'implantation de l'embryon, avortement spontané et mortalité infantile élevée (Abbott, 1987). Apparemment, les mammifères sociaux de familles différentes emploient des mécanismes similaires de stress social pour biaiser le rendement reproducteur en faveur des femelles socialement dominantes. Une telle infertilité chez les femelles subordonnées semble avoir lieu quand les femelles reproductrices ont besoin d'aide pour l'élevage des jeunes, afin que ceux-ci aient une chance maximale de survie (Wasser & Barash, 1983). Dans ce cadre-là, la suppression sociale de la reproduction des femelles subordonnées chez la marmotte alpine pourrait effectivement s'envisager.

En ce qui concerne les mâles, si les mâles territoriaux ont un succès reproducteur plus élevé que les mâles subordonnés, la situation est moins évidente (Arnold, 1992b). En effet, plusieurs auteurs signalent que des mâles autres que le mâle territorial peuvent participer à la reproduction sans agression ouverte ou compétition pour l'accès à la femelle réceptive (Müller-Using, 1957; Hembeck, 1958; Arnold, 1990a). Malheureusement, les analyses

effectuées dans une population des Alpes de Berchtesgaden, par électrophorèse d'enzymes (Arnold, 1990a), ainsi que par empreinte d'ADN ("DNA fingerprinting") (Raßmann *et al.*, sous presse) n'ont pas permis une estimation claire de la paternité, le polymorphisme des marqueurs génétiques étant pratiquement manquant dans la population en question. Néanmoins, les résultats de cette étude ont tout de même permis de démontrer l'exclusion de la paternité du mâle territorial dans un certain nombre de cas. Raßmann *et al.* (sous presse) estiment grossièrement que environ 30% des jeunes dans les groupes contenant plusieurs mâles adultes sont engendrés probablement par les mâles subordonnés. Cependant, il semblerait que parmi les mâles subordonnés seuls les fils du mâle territorial soient fertiles. En effet, ces derniers ont, durant la période de reproduction, des concentrations plasmatiques d'androgènes comparables à celles des mâles territoriaux, contrairements aux subordonnés qui ne sont pas apparentés au mâle territorial (Arnold, 1992b). Chez tous les mâles subordonnés, fils et non-fils du mâle territorial, les concentrations d'androgènes sont corrélées négativement aux concentrations de corticostéroïdes, mais seuls les fils montrent des concentrations plasmatiques de corticostéroïdes faibles durant la saison de reproduction (Arnold & Dittami *in* Arnold, 1992b). La suppression des androgènes liée à des taux élevés de corticostéroïdes est typique chez les perdants d'un conflit (Rose *et al.* 1975; Ramenofsky, 1984; Wingfield, 1984; Sapolsky & Ray, 1989; Sachser, 1990; Cardwelle & Liley, 1991). Ainsi, l'agression fréquente et la dominance du mâle territorial pourrait inhiber la fonction de reproduction chez les non-fils (Arnold & Dittami *in* Arnold, 1992b).

Beaucoup de groupes ne contiennent pas de jeunes de l'année, parce que, d'une part, comme nous l'avons vu, seules les femelles territoriales se reproduisent, et, d'autre part, parce qu'elles cessent fréquemment de mettre bas l'année suivant celle durant laquelle elles se sont reproduites (Arnold, 1990b). La reproduction de la femelle, ainsi que la taille de la portée, dépendraient de la différence de masse corporelle entre deux années consécutives, résultant du gain estival et de la perte hivernale (Arnold, 1985). La stratégie de reproduction de la marmotte alpine semble donc affectée par les conditions environnementales, comme observé chez *Marmota flaviventris*. En effet, chez cette espèce, dans les zones en altitude à courte saison de croissance (mesurée comme la période durant laquelle les adultes non-reproducteurs gagnent de la masse corporelle), les femelles peuvent occasionnellement ou régulièrement arrêter de se reproduire lors d'années consécutives (Andersen *et al.*, 1976). Les femelles reproductrices utilisent la graisse restante après l'hibernation comme source d'énergie durant les premières étapes de la reproduction (Andersen *et al.*, 1976), comme *Marmota monax* (Snyder *et al.*, 1961), et probablement *M. marmota* (cf. Zelenka, 1965). Cependant, les réserves graisseuses restantes ne garantissent pas à elles seules le succès de la reproduction; une fois ces réserves épuisées, la disponibilité alimentaire du milieu doit permettre de prendre le relais de façon adéquate pour maintenir la portée. La demande

énergétique des femelles reproductrices est très élevée (Melcher *et al.*, 1989). Leur masse corporelle ne commence à augmenter qu'après le sevrage (Armitage & Salsbury, 1992). La gestation diminue donc le temps disponible pour l'engraissement. Ainsi, la courte période suivant le sevrage peut ne pas permettre l'accumulation suffisante de graisses pour fournir l'énergie pour l'hibernation, l'activité post-émergence et la reproduction (Andersen *et al.*, 1976; Phillips, 1984). La stratégie optimale pour la femelle est de maximiser la quantité de graisses et de minimiser leur utilisation lors de l'hibernation (en sélectionnant le meilleur hibernaculum par exemple). Le facteur critique est la durée totale durant laquelle le gain de masse corporelle est possible, durée qui dépend du début du fourragement, donc de la fonte des neiges. Dans notre étude, dans les deux groupes où la reproduction a eu lieu relativement tôt (C et D en 1990), il y a eu reproduction l'année suivante; pour le groupe C, il s'agissait de la même femelle, quant au groupe D, on ne peut rien affirmer, la femelle adulte n'ayant été capturée qu'en 1991. Cependant, celle-ci s'est à nouveau reproduite en 1992 (R. Ramousse, comm. pers.). A noter que sur le domaine vital de ce groupe, le déneigement est plus précoce.

3.1.2. Dispersion

Chez la marmotte alpine, la dispersion a lieu à l'âge de deux ans, mais peut être retardée, d'où des groupes comptant plus de deux adultes (Zelenka, 1965; Barash, 1976; Lenti Boero & Boero, 1989; Arnold, 1990a; annexe 3). En effet, la plupart des 2 ans et environ le tiers des 3 et 4 ans restent une année supplémentaire dans leur groupe natal (Arnold, 1990a). Les dispersants des deux sexes ne sont pas plus lourds à la sortie d'hibernation que les non-dispersants, quel que soit leur âge; cependant, les pertes de masse corporelle durant l'hiver précédent sont plus élevées chez les animaux qui quittent le groupe natal au printemps. Les mâles quittent le site natal plus tard que les femelles, et la dispersion serait retardée lorsque des jeunes de 1 an ou des jeunes de l'année sont présents dans le groupe (Arnold, 1990a).

3.1.4. Comparaison avec d'autres espèces de marmottes

De toutes les espèces de marmottes dont l'organisation sociale est plus ou moins connue, *Marmota monax* est la seule qui généralement ne vit pas en unités sociales aisément identifiables. Toutefois son système social présente une certaine variabilité, imputable en partie à la densité de population (Ferron, 1991, 1993). Dans certaines populations *M. monax* est solitaire et asociale (Ouellet & Ferron, 1986; Ferron & Ouellet, 1989), la structure sociale étant limitée à une association très brève entre le mâle et la femelle adulte au moment de la reproduction, et au lien mère-jeunes, qui prend fin au moment du sevrage, lorsque les jeunes de l'année quittent le site natal. Dans certaines populations, *M. monax* est territoriale (Meier, 1985) et dans d'autres non, pouvant établir un système hiérarchique entre voisins (Bronson, 1963, 1964). Des regroupements familiaux rudimentaires ont été observés, constitués chacun d'une femelle et de ses jeunes de l'année précédente (Smith, 1972). Meier (1992) observe

dans une population de l'Ohio des groupes sociaux constitués d'un mâle adulte associé à un ou plusieurs groupes de femelles apparentées comprenant une femelle adulte, un individu de 1 an (le plus souvent une femelle), et des jeunes de l'année.

La marmotte à ventre jaune, *Marmota flaviventris*, présente une structure sociale beaucoup plus développée. Elle vit soit solitairement, soit en groupes sociaux (Armitage, 1986b). On distingue deux types de groupes sociaux : les femelles établissent des lignées matriarcales de plusieurs adultes étroitement apparentées, principalement des paires mère-fille ou sœur-sœur (Armitage, 1984, 1986b, 1988); les mâles, quant à eux, s'attachent à une ou plusieurs lignées pour former des harems (Armitage, 1988). Les lignées peuvent inclure des jeunes de l'année et des 1 an (Armitage, 1991a). Les animaux dits périphériques vivent près des animaux en colonie, mais leur domaine vital s'étend en dehors de ceux des résidants coloniaux, et ils n'interagissent pratiquement pas avec ceux-là. Les mâles s'aventurent occasionnellement dans la colonie. Les femelles solitaires peuvent être associées à des jeunes de l'année, mais rarement à des 1 an. Enfin, des mâles passagers ("transients") sont observés irrégulièrement (Armitage & Downhower, 1974). Chez la marmotte à ventre jaune, tous les mâles quittent le site natal (Armitage & Downhower, 1974; Downhower & Armitage, 1981), alors que 53% des femelles de 1 an deviennent résidantes dans leur colonie natale (Armitage, 1984).

L'unité sociale de la marmotte olympique, *Marmota olympus*, est constituée d'un mâle adulte (occasionnellement il peut y avoir un deuxième mâle), une ou plusieurs femelles adultes (2 à 3), occasionnellement des individus de 2 ans, des individus de 1 an et des jeunes de l'année (Barash, 1973a). Lorsqu'un deuxième mâle adulte est présent, il est subordonné au mâle résidant. Ce mâle dit "satellite" occupe un terrier en périphérie de la colonie (de 40 à 150 m); il tend à éviter le mâle résidant tôt dans la saison, puis, au cours de l'été, il est incorporé dans la colonie et hiberne avec le groupe (Barash, 1973a). Les mâles satellites sont en général plus jeunes que le mâle résidant, et sont plus fréquents quand les prairies sont grandes et qu'il y a plus d'une femelle adulte dans la colonie (Barash, 1989). Il existe des individus passagers, mais leur fréquence est plus faible que dans le cas de *M. flaviventris* et *M. monax* (Barash, 1989). Les femelles se reproduisent en alternance tous les deux ans. La dispersion a lieu à 2 ans, mais certains individus peuvent rester dans leur groupe natal. Il semblerait y avoir une tendance pour les femelles à rester dans leur colonie natale et pour les mâles à émigrer, mais plus de données sont nécessaires (Barash, 1989).

La structure sociale de *M. caligata* ressemble à celle de *M. olympus*. On retrouve un mâle dominant, éventuellement un mâle satellite, une ou plusieurs femelles adultes suivant les populations et les années (Barash, 1974b, 1989; Holmes, 1984), une seule classe d'âge autre qu'adulte (Holmes, 1984) ou plusieurs (Barash, 1974b). Les femelles se reproduisent

biennalement, dans certains cas triennalement, et en alternance quand elles sont plusieurs. L'âge de dispersion est 2 ans, mais certains individus peuvent rester plus longtemps dans leur site natal. Les femelles ont une probabilité plus grande d'être recrutées que les mâles (Barash, 1989).

La structure sociale de *Marmota marmota* est proche de celle de *M. olympus* et *M. caligata*. Cependant, certains éléments diffèrent. Alors que les deux espèces nord-américaines peuvent être monogames ou polygames, les données disponibles sur la marmotte alpine laissent à penser que cette espèce est plutôt monogame (Arnold, 1990a; notre étude). Les seuls cas de polygamie évoquée (Zelenka, 1965; Barash, 1976) font en fait référence au système social (plus d'une femelle adulte dans le groupe) et non au système d'appariement (cf. Wieckler & Seibt, 1983), et ne présentent pas de preuves évidentes telles qu'un nombre de petits supérieur à la taille maximale de portée, une analyse génétique déterminant la maternité...

La dispersion a lieu au moins à l'âge de deux ans chez les trois espèces, comme chez d'autres espèces eurasiennes telles que *M. bobak* (Ismagilov, 1965), *M. baibacina* (Berendyaev & Kulkova, 1965), *M. sibirica* (Suntzov, 1981), *M. menzbieri* (Maschkin, 1982) et *M. caudata* (Ebenhöh & Arnold, *in* Arnold 1990a). Mais, alors que chez les deux espèces nord-américaines il existe une tendance à une plus grande dispersion des mâles, comme chez tous les Sciuridés terrestres sociaux nord-américains, Arnold (1990a) a montré que chez la marmotte alpine ce sont les mâles qui tendent à rester plus longtemps dans le groupe natal.

3.2. INTERACTIONS SOCIALES

3.2.1. Contribution des différents patrons sociaux

Nos résultats confirment la nature sociale de la marmotte alpine comme décrit antérieurement par Barash (1976). Les interactions sociales entre membres d'un même groupe sont essentiellement des interactions de reconnaissance et des interactions de type cohésif. A l'inverse, les interactions entre membres de groupes différents sont rares et de nature essentiellement agonistique (menace). Ces patrons comportementaux sont comparables à ceux observés chez d'autres espèces de Sciuridés hautement sociales telles que *Marmota olympus* (Barash, 1973), *M. caligata* (Holmes, 1984), *M. flaviventris* (Johns & Armitage, 1979; Armitage & Johns, 1982), *Cynomys ludovicianus* (King, 1955; Hoogland, 1981) et *C. gunnisoni* (Rayor, 1988). Les différences comportementales suggèrent que les membres du groupe sont distingués des membres d'un groupe différent (cf. Hare, 1992). La nature agonistique du comportement entre membres de groupes différents laisse à penser que la compétition comportementale a lieu principalement entre individus non-familiers.

La discrimination d'individus familiers par l'odeur semble probable chez *M. marmota*. Les flairages suivis d'agression observés lors de l'intrusion du mâle adulte du groupe C dans

le groupe B, montrent que les individus peuvent identifier par le flairage un individu étranger à leur groupe. Néanmoins, à ce stade de l'étude, on ne peut pas savoir s'il s'agit d'une identification purement individuelle ou d'une identification d'odeur de groupe, constituée par le mélange de sécrétions lors de flairages (Steiner, 1975). Le comportement dit de reconnaissance, en assurant la familiarisation des individus appartenant au même groupe, aurait alors une composante cohésive. Ceci permettrait d'expliquer les comportements observés lors des flairages du mâle adulte par les mâles de 2 ans dans le groupe B. Les agressions ou tentatives d'agression par le mâle adulte pourraient alors s'interpréter comme un refus de partage d'odeurs, afin d'isoler socialement ces deux individus, ce qui contribuerait, en partie, à favoriser leur départ du groupe.

Le comportement de jeu a été observé chez différentes espèces de Sciuridés. Chez les marmottes, ce comportement est plus commun chez les espèces sociales telles que *M. olympus* et *M. caligata* (Barash, 1989) et *M. marmota* (notre étude), ce qui va dans le sens de considérer que le jeu renforce la formation, la fortification et le maintien des liens sociaux entre conspécifiques (revue *in* Bekoff & Byers, 1981; Fagen, 1981; Smith, 1982; Poole, 1985). Chez la marmotte à ventre jaune, la fonction du jeu semble mieux expliquée par l'hypothèse de l'entrainement moteur (Jamieson & Armitage, 1987). Cependant même si cette hypothèse et l'hypothèse de la cohésion sociale sont largement distinctes, elles ne sont pas mutuellement exclusives.

Même si chez beaucoup d'espèces de Sciuridés le toilettage mutuel semble peu commun, ce comportement est probablement plus fréquent qu'on ne le pense, car chez certaines espèces il est pratiquement entièrement restreint au nid (Ferron, 1980). Le toilettage mutuel est fréquent hors du terrier chez les espèces ayant un niveau de socialité élevé, telles que *Cynomys ludovicianus* (King, 1955). Barash (1973a, 1974b) regroupe le toilettage et le cérémonial d'accueil dans ses études de *Marmota olympus* et *Marmota caligata*, mais ne considère pas ce comportement dans son étude sur *M. marmota* (1976). Or, les résultats présentés ici montrent que ce comportement est une partie non-négligeable du comportement social de cette espèce. Dans le groupe B, le mâle adulte, qui est l'individu le plus agressif, reçoit la plus grande partie des toilettages (43%); ce patron est en accord avec le fait de considérer que le toilettage mutuel peut avoir une fonction apaisante et permettre à un subordonné de coexister avec des dominants (Armitage, 1973). Le toilettage mutuel peut aussi servir de stimulus pour prolonger les contacts sociaux ou partager des odeurs (Betts, 1976).

Comme attendu chez une espèce sociale, le comportement agonistique entre membres du même groupe est le type d'interaction sociale le moins fréquent. Cependant, les trois groupes étudiés présentent des taux différents de comportements agonistiques, en partie à cause des différences de structure de groupe. La proportion relativement élevée d'interactions agonistiques dans le groupe B (11%) est liée à la dispersion des deux mâles de 2 ans et peut-être aussi à la présence d'un nouveau mâle résidant non-apparenté aux subadultes. A

l'inverse, le faible taux de comportements agonistiques enregistré dans le groupe C pourrait être lié à la présence de jeunes de l'année et des individus de 2 ans, qui n'ont pas quitté le groupe.

3.2.2. Variation saisonnière

La diminution de la fréquence des interactions sociales au cours de la saison est un patron apparemment commun aux écureuils terrestres (Armitage, 1962, 1973; Bronson, 1964; Yeaton, 1972; Barash, 1973a). En diminuant les interactions sociales, les marmottes peuvent allouer plus de temps au fourragement. En effet, le développement d'activités nécessitant du temps comme le jeu (Fagen, 1977) réduit aussi le temps utilisable pour le fourragement (Webb, 1984). Comme nous l'avons vu (chapitre 4), parallèlement au "déclin social", la marmotte augmente le fourragement en août. De plus, en réduisant la fréquence d'interactions, les marmottes réduisent les coûts énergétique liés, ce qui leur permet d'investir plus d'énergie dans la production. En effet, bien qu'il n'existe pas de données sur les coûts énergétiques réels liés aux interactions sociales chez les marmottes, on peut supposer que ces coûts ne sont pas négligeables, tout au moins pour ce qui est du jeu (cf. Webb, 1984), les poursuites et les luttes. Des études effectuées sur d'autres espèces de mammifères ont montré que le jeu disparaît du répertoire comportemental lorsque les animaux subissent des carences alimentaires, ce qui laisse à penser que ce type d'activité s'accompagne de coûts énergétiques importants (Caro, 1990).

Barash (1976) avait également noté ce déclin des interactions sociales, mais il avait arrêté ses observations à la mi-août. Or, nous avons observé une augmentation des comportements de reconnaissance et des comportements cohésifs durant la seconde moitié de septembre dans les groupes A et C. Comme nous l'avons vu, après avoir augmenté le fourragement, les marmottes le réduisent en fin de saison, d'autres activités telles que les postures et les interactions sociales devenant alors plus fréquentes (annexe 3). Dans le groupe A, l'augmentation du taux de toilettage est due au mâle de 2 ans. Dans le groupe C, une augmentation du toilettage est observée, ainsi que du jeu, mais dans ce dernier cas uniquement parmi les jeunes. Une telle augmentation des comportements cohésifs dans deux groupes et son absence dans un groupe (B) est problématique. Cet accroissement est-il une cause ou un effet ? Bien que plus de données soient nécessaires pour expliquer ce phénomène, plusieurs hypothèses peuvent être suggérées. Chez une espèce telle que *M. marmota*, chez laquelle les membres du groupe hibernent ensemble et pour laquelle la thermorégulation sociale est très importante, particulièrement quand des jeunes sont présents (Arnold, 1990b), l'augmentation des interactions cohésives pourrait être liée au besoin de renforcer la cohésion du groupe juste avant l'hibernation, après une période de "latence sociale". D'un autre côté, l'absence d'augmentation dans un groupe pourrait être un effet du "climat social" rencontré lors de la saison. En effet, un taux relativement élevé d'interactions agonistiques a été observé seulement dans le groupe B. Dans ce groupe, le mâle adulte est un immigrant et des niveaux

élevés de comportement agressif ont été observés d'abord entre lui et les deux mâles de 2 ans dispersants, puis, à un moindre taux, entre lui et le mâle de 2 ans n°4. Il est probable qu'une certaine tension persiste dans le groupe, tension qui, bien que ne concernant directement que deux individus, est sans doute perçue par les autres membres du groupe et pourrait peut-être agir sur eux. De toutes façons, les explications diffèrent sans doute suivant les comportements. Le jeu à la fin de la saison n'est effectué que par les jeunes, et pourrait donc avoir une composante ontogenétique, comme le toilettage mutuel pour cette cohorte. Un changement de la charge parasitaire durant la saison pourrait expliquer l'augmentation du toilettage mutuel, mais de récentes données (Arnold & Lichtenstein, 1993) montrent que cette charge diminue du printemps à l'automne, et il reste à expliquer pourquoi seulement certains individus seraient affectés dans deux des trois groupes observés.

A l'instar des autres patrons comportementaux, l'agonisme diminue durant l'été. C'est une tendance générale parmi toutes les espèces de marmottes étudiées (Barash, 1989). Dans le groupe B, le comportement agonistique était fréquent tôt dans la saison et a certainement joué un rôle dans la dispersion des mâles de 2 ans n°1 et n°2. Ces derniers étaient en effet les récepteurs pratiquement exclusifs des menaces et poursuites effectuées par le nouveau mâle résidant. Comme ces mâles de 2 ans ont quitté le groupe durant juillet, la diminution de l'agonisme pourrait résulter de leur départ. Cependant, une certaine agressivité du mâle adulte persiste envers le mâle de 2 ans n°4, mais à un taux plus faible que pour les deux dispersants. Un changement dans l'allocation énergétique lié à la contrainte de produire et stocker des graisses pourrait expliquer la diminution des taux d'interactions agonistiques. Les coûts énergétiques de lutte ou de dominance peuvent être importants chez les endothermes (Røskaft *et al.*, 1986; Hogstadt, 1987) Chez certaines espèces d'écureuils terrestres, les changements dans le métabolisme du mâle sont liés à la fin de la saison de reproduction. Chez *Spermophilus richardsoni*, la perte de masse corporelle des mâles pendant la saison de reproduction est attribuable à des dépenses métaboliques accrues, dues au contrôle des femelles en œstrus, mais aussi à l'engagement dans des poursuites et des luttes avec d'autres mâles, et à une diminution concomitante du temps disponible pour s'alimenter (Michener & Locklear, 1990). Chez *Spermophilus saturatus*, les changements de la dépense énergétique journalière, élevée durant la saison de reproduction, sont attribués notamment aux changements de l'activité (Kenagy, 1987). Chez *Marmota flaviventris*, la diminution de la consommation d'oxygène des mâles durant le mois de juin suggère que cette consommation peut être plus élevée durant le pic de la saison de reproduction (Armitage & Salsbury, 1992). La faible masse corporelle du mâle adulte immigrant (Z 6340) du groupe B mesurée début juillet (annexe 2) est certainement liée à son activité intense, tout au moins pendant le mois de juin et probablement avant. Fin mai, de nombreuses interactions de poursuite et de lutte ont été observées entre cet individu et l'ex-résidant. Puis, il a continué à manifester ce type d'interactions vis-à-vis des deux mâles dispersants. Les poursuites, qui sont des courses

parfois très rapides de plusieurs minutes, ainsi que les luttes sont des activités probablement coûteuses énergétiquement. Vient alors un moment critique où la marmotte doit commencer à sauvegarder de l'énergie afin de constituer ses réserves graisseuses, en partie en réduisant les coûts d'activité (Melcher *et al.*, 1989). La diminution de l'agonisme pourrait aussi être liée à des changements hormonaux, en particulier de testostérone. En effet, cette hormone est connue pour avoir des conséquences sur le plan morphologique, physiologique, mais aussi comportemental, notamment au niveau de l'agressivité (Ketterson & Nolan, 1992). Cette hypothèse de diminution de l'agonisme liée à des changements hormonaux a été proposée par Bronson (1964) pour *Marmota monax*, espèce chez laquelle une régression des testicules et une diminution du taux de testostérone ont été observées après la période de reproduction (Baldwin *et al.*, 1985; Concannon *et al.*, 1992). Une investigation chez *M. marmota* en environnement semi-naturel vérifie cette hypothèse. Cette étude révèle que les testicules sont bien visibles jusqu'à mi-juillet et que les taux de testostérone restent élevés de mars à début juillet, pour ensuite diminuer jusqu'à un minimum en octobre (Saboureau, 1992).

3.2.3. Variabilité individuelle et dynamique sociale

Lors de notre étude, des différences dans les taux de comportements sociaux ont été observés entre classes d'âge et de sexe. Des différences individuelles existent également, comme mentionné par Barash (1976), probablement en relation avec la structure d'âge et de sexe du groupe, mais aussi en relation avec les phénotypes comportementaux individuels, à l'instar de ce qui est observé chez *M. flaviventris* (Armitage, 1991a). Plusieurs points suggèrent que, comme chez la marmotte à ventre jaune (Armitage, 1991a), il existe une composante ontogenétique de l'expression de la variabilité comportementale chez la marmotte alpine. On constate en effet que :

- les adultes initient moins de comportements non agonistiques que les plus jeunes marmottes.
- les jeunes de l'année ne montrent pas de comportement agonistique, alors que ce type de comportement est exprimé par les adultes, les 2 ans et certains individus de 1 an.
- le jeu se poursuit plus tard dans la saison chez les 1 an que chez les 2 ans, qui eux-mêmes continuent à jouer plus tard dans la saison que les adultes, pour lesquels le jeu représente une partie mineure de leur comportement.
- seuls les jeunes recommencent à jouer en fin de saison.
- les jeunes ne commencent à faire du toilettage mutuel qu'en fin de saison.

Une étude des mêmes individus pendant plusieurs années serait nécessaire pour confirmer cette hypothèse de la composante ontogenétique dans la variabilité individuelle chez la marmotte alpine.

L'effet de la variabilité individuelle est difficile à quantifier dans cette étude, étant donné qu'il n'y a pratiquement toujours qu'un seul individu dans chaque catégorie d'âge et de sexe

dans chacun des groupes, ce qui permet seulement des comparaisons d'individus de groupes différents. Néanmoins, les différences observées entre les mâles de 2 ans dans le groupe B illustrent cette variabilité individuelle. En effet, les deux futurs dispersants jouent moins que les autres mâles de 2 ans et reçoivent des taux beaucoup plus élevés de comportements agonistiques. Le mâle 2 ans n°2 a fortement tendance à s'éloigner. Inversement, le mâle 2 ans n°4 initie les taux les plus élevés de toilettage mutuel.

En général, la dispersion chez les Sciuridés terrestres n'est pas liée aux taux de comportement social, mais certains faits suggèrent que les mécanismes sociaux sont tout de même importants (Holekamp, 1984a). L'agression pourrait induire la dispersion chez les femelles (Armitage, 1981), et même, chez les mâles elle pourrait l'accélerer ou la faciliter comme suggéré pour *M. flaviventris* (Armitage, 1973, 1974b; Downhower & Armitage, 1981), pour *Cynomys gunnisoni* (Rayor, 1985) et *Spermophilus elegans* (Pfeifer, 1982). Les causes proximales de la dispersion chez *Marmota marmota* sont encore largement méconnues. Plusieurs facteurs semblent influencer la dispersion, tels que l'âge, le sexe, la perte de masse corporelle durant l'hibernation et l'absence d'immatures dans le groupe (Arnold, 1990b). Dans notre étude, les faits suggèrent que la dispersion des deux mâles de 2 ans du groupe B est liée à l'agression par le mâle adulte. En effet, 90% des interactions agonistiques dans le groupe ont été observés entre le mâle adulte et les deux futurs dispersants, pour lesquels les interactions avec le mâle adulte sont significativement plus souvent agonistiques que cohésives (Table 5 *in* annexe 7). La dispersion de marmottes subordonnées provoquée par l'agression des animaux territoriaux a été notée par Naef-Danzer et Hottinger (*in* Arnold, 1990a). Les observations de notre étude, bien que restreintes à deux cas, confirment ce fait. En conjonction avec des niveaux élevés d'interactions agonistiques, un faible niveau d'interactions cohésives, comme observé pour les mâles de 2 ans n°1 et n°2, pourrait induire la dispersion, comme le suggérent Armitage & Johns (1982) pour *M. flaviventris*. Inversement, des interactions agonistiques rares et des interactions cohésives importantes pourraient retarder la dispersion et faciliter le recrutement d'individus matures, comme dans le groupe C en 1991. De plus, la présence de jeunes dans ce groupe illustre les bénéfices résultant de la présence d'animaux non-dispersants plus âgés : ceux-ci aident à réchauffer leurs frères et sœurs plus jeunes durant les réveils lors de l'hibernation, réduisant le coût lié et augmentant la survie des jeunes (Arnold, 1990b).

Il est possible que l'absence de parenté entre le mâle adulte et les individus de 2 ans du groupe B ait pu influencer la dispersion. La parenté du mâle adulte peut être exclue car il est devenu résidant dans le groupe après la naissance des subordonnés. Cependant, la dispersion plus fréquente de subordonnés non-apparentés aux animaux territoriaux apparaît être un épiphénomène de la présence moins fréquente de jeunes dans de tels groupes, qui en retour est due à la quasi absence de reproduction les années où l'animal territorial change (Arnold, 1990a). Ceci pourrait expliquer ce qui a eu lieu dans le groupe B, où il n'y a pas eu

reproduction en 1991. Mais l'évincement du mâle territorial s'est terminé après la période de reproduction, l'absence de reproduction est donc peut-être liée à d'autres facteurs tels que l'insuffisance des réserves restantes après l'hibernation.

La théorie de la sélection de parentèle ("kin selection") suggère que le comportement amical est fréquent entre apparentés (Hamilton, 1964). D'un autre côté, Armitage (1991a) souligne l'importance de la familiarité comme base de la reconnaissance de parentèle. Nous n'avons pas d'information sur l'apparentement des animaux étudiés, mais on peut assurer la familiarité entre les membres du groupe B (excepté le mâle adulte) ainsi qu'entre les membres du groupe C. Les interactions sociales entre toutes les classes d'âge et de sexe sont pratiquement toutes de reconnaissance et cohésives, sauf celles impliquant le mâle adulte dans le group B. Le nouveau mâle adulte et le mâle de 2 ans du groupe A en 1991 sont familiers, puiqu'ils étaient avant dans le même groupe (B). Ainsi, la familiarité pourrait-elle expliquer le recrutement du mâle de 2 ans.

Armitage (1975) souligne l'effet de l'individualité comportementale sur les processus de dispersion *versus* recrutement chez *M. flaviventris*. Il semble que la même tendance existe chez *M. olympus* et *M. caligata* (Barash, 1989). La variabilité comportementale individuelle semble être un facteur important dans la détermination de la dispersion chez *M. marmota*.

4. CONCLUSIONS

L'unité sociale de *Marmota marmota* est le groupe familial dont les membres partagent un domaine vital commun et hibernent ensemble. La composition typique est un couple d'adultes et des jeunes issus de portées successives. La dispersion a lieu au minimum à l'âge de deux ans, mais peut être retardée, ce qui aboutit à des groupes avec plus de deux adultes. Durant la saison d'activité, la composition du groupe est généralement soumise à des changements liés à la sortie des jeunes, la dispersion, la mortalité, l'évincement du mâle résidant; elle tend cependant à se stabiliser à partir du mois d'août.

Lorsqu'il y a reproduction effective, une seule portée par groupe est observée. Ceci laisse supposer que le système d'appariement de la marmotte alpine est la monogamie. Dans la population de la Sassière, les femelles semblent pouvoir se reproduire deux ans de suite, peut-être même trois.

Des individus solitaires sont observés. Ce sont des individus en phase de dispersion et des mâles adultes ex-résidants évincés de leur territoire. L'infanticide par le nouveau mâle résidant des jeunes du mâle évincé peut alors être observé. Le mâle évincé devient périphérique.

La structure sociale de *Marmota marmota* est proche de celle de *M. olympus* et de *M. caligata*, mais semble différer quant au système d'appariement et au biais sexuel de la dispersion.

Les interactions sociales sont globalement celles décrites chez les autres espèces de marmottes. Elles consistent en comportements de reconnaissance ou d'identification (flairages), de comportements cohésifs (toilettage mutuel, jeu), de comportements agonistiques (menace, poursuite, lutte) et de comportements d'éloignement.

Les interactions au sein des groupes sont majoritairement cohésives ce qui confirme la tendance hautement sociale de cette espèce au sein des Sciuridés terrestres. Les interactions entre groupes sont peu fréquentes et de nature agonistique.

Les taux d'interactions diminuent au cours de la saison en relation probable avec un changement dans l'allocation d'énergie en vue de l'hibernation. Certaines relations cohésives augmentent peu avant l'entrée en hibernation simultanément à un regroupement des animaux sur les terriers principaux.

Des différences dans la proportion relative des divers types de comportements existent entre les groupes et les individus qui les composent. La moindre fréquence des actes agonistiques, l'abondance du jeu et son maintien en fin de saison chez les immatures suggèrent l'intervention d'une composante ontogenétique dans la variabilité comportementale individuelle. Les actes agonistiques sont nettement plus nombreux dans l'un des groupes dont le mâle adulte est un immigrant récent. Celui-ci dirige la majeure partie des agressions envers trois mâles de deux ans dont deux ont quitté le site natal en cours d'étude, ce qui laisse à penser que l'agression pourrait jouer un rôle en tant que facteur proximal de la dispersion chez cette espèce.

Les évènements sociaux propres à chaque groupe, la variabilité individuelle et le degré de familiarité entre individus peuvent ainsi influencer la qualité des interactions sociales et la dispersion. Les relations entre animaux familiers sont amicales et peuvent faciliter la rétention des immatures dans leur groupe natal, ainsi que leur recrutement par les adultes qui émigrent.

CHAPITRE 6

ORGANISATION SPATIALE

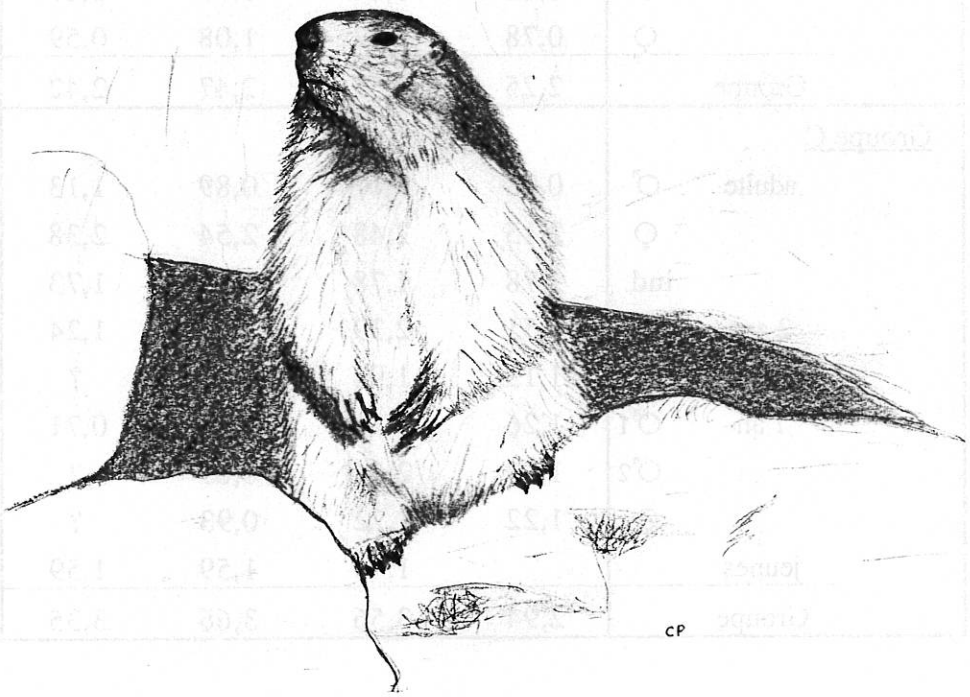


Tableau 18 : Superficie des domaines vitaux (en ha) individuels et de groupe dans les groupes A, B et C.

		Juin	Juillet	Août	Sept.	Saison
Groupe A						
adulte	♂1	1,53	1,75	-	(0,36)	1,98*
	♂2	-	-	1,85	1,17	2,18*
	♀	0,91	1,68	1,72	0,74	1,96
2 ans	♂	(cf. gB)	(cf. gB)	0,78	0,70	1,15*
Groupe		1,66	2,22	1,95	1,38	2,65
Groupe B						
adulte	♂	1,24	1,85	1,66	2,06	2,36
	♀	1,24	1,40	0,81	0,87	2,07
2 ans	♂1	1,65	1,03	-	-	1,89*
	♂2	0,60	1,66	-	-	1,86*
	♂3	0,99	1,21	1,68	0,93	2,13
	♂4	1,20	1,60	1,27	1,12	2,24
	♀	1,20	1,64	1,05	1,02	2,40
1 an	♂	0,60	0,64	1,07	0,67	1,40
	♀	0,78	0,57	1,08	0,59	1,53
Groupe		2,25	2,55	2,47	2,42	3,12
Groupe C						
adulte	♂	0,98	2,17	0,89	1,13	2,16
	♀	2,15	2,48	2,54	2,38	3,07
	ind.	1,78	1,78	0,79	1,73	2,61
2 ans	♂	1,51	2,39	1,19	1,24	2,83
	♀	1,15	1,94	0,93	?	2,02*
1 an	♂1	1,26	1,32	1,35	0,71	2,24
	♂2	1,68	2,14	0,69	?	2,38*
	♀	1,22	1,22	0,93	?	1,75*
jeunes			1,40	1,59	1,59	1,79
Groupe		2,94	3,56	3,66	3,35	4,13

( ) : individu n'appartenant plus au groupe
* : domaine vital calculé sur moins de quatre mois
? : individu non-identifiable

1. DOMAINE VITAL ET DOMAINE DE FOURRAGEMENT : TAILLE ET EFFETS DE DIFFERENTS FACTEURS

Rappelons brièvement que le domaine vital est estimé à partir de la surface du polygone obtenu en reliant les points extrêmes où sont observés les animaux lors des "scans", quelle que soit leur activité, alors que le domaine de fourragement n'est défini qu'à partir de relevés pour lesquels l'animal fourrage (cf. chapitre 3, § 3.1.2.).

1.1. DOMAINE VITAL

Le tableau 18 donne les tailles de domaine vital par individu et par groupe, pour chaque mois et pour l'ensemble de la saison. Les domaines vitaux individuels par mois ont été calculés en moyenne à partir de 28 points pour le groupe A, 53 points pour le groupe B, et 39 points pour le groupe C, excepté pour la classe des jeunes pour lesquels les domaines vitaux ont été calculés à partir de 147 points en moyenne, les quatre individus étant regroupés. Les domaines vitaux individuels pour la saison ont été calculés en moyenne à partir de 67 points pour le groupe A, 220 points pour le groupe B et 140 points pour le groupe C, exception faite des jeunes, leur domaine vital pour la saison ayant été calculé à partir de 442 points.

La taille du domaine vital du groupe pour la saison est comprise entre 2,65 et 4,13 ha; celle du domaine individuel sur la saison est comprise entre 1,15 et 3,07 ha.

Les tailles de domaines vitaux des trois groupes étudiés diffèrent significativement (test de Kruskall-Wallis, H = 9,846 ; 2 ddl ; p<0,008). Le groupe C a le plus grand domaine vital et le groupe A le plus petit (test de Mann-Whitney, $U_{A/B} = 0$, $U_{B/C} = 0$, $U_{A/C} = 0$; p = 0,014 médianes : A = 1,81 ± 0,28 - B = 2,45 ± 0,09 - C = 3,96 ± 0,23).

La taille du domaine vital du groupe varie au cours des mois (analyse de variance de Friedman, $\chi^2_r = 7,4$; k = 4; n = 3; p = 0,033). Elle est plus petite en juin et plus grande en juillet (médianes : juin = 2,25 ± 0,43 - juillet = 2,55 ± 0,45 - août = 2,47 ± 0,57 - septembre = 2,42 ± 0,66). Par contre, on n'observe pas d'effet du mois sur la taille du domaine vital individuel ni dans le groupe B ($\chi^2_r = 3,17$; 3 ddl; p>0,3), ni dans le groupe C ($\chi^2_r = 5,25$; 3 ddl ; p>0,1); le nombre réduit de valeurs en A ne permet pas d'effectuer d'analyse de variance. En fait, on constate que la taille varie d'un mois à l'autre, mais pas de la même manière suivant les individus. Par exemple dans le groupe B, le mâle adulte est le seul à avoir un domaine vital maximal en septembre; la femelle adulte, les mâles de 2 ans n°2 et n°4 ainsi que la femelle ont un domaine vital maximal en juillet; le mâle de 2 ans n°3 et les 1 an ont un domaine vital maximal en août. De même, dans le groupe C, la taille maximale de domaine vital s'observe dans certains cas en juillet (mâle adulte, indéterminé, mâle et femelle de 2 ans,

Tableau 19 : Identification des facteurs influençant la taille du domaine vital. Choix du modèle par partition du test de rapport de vraisemblance.

modèles testés	V	ddl	F	ddl	test
(1) $\lambda = \mu$	2,65	15			
(2) $\lambda = \mu + G$	2,24	13			
différence entre (2) et (1)	0,41	2	1,18	(2 ; 13)	NS
(3) $\lambda = \mu + G + A$	1,22	11			
différence entre (3) et (2)	1,02	2	4,63	(2 ; 11)	*
(4) $\lambda = \mu + G + A + S$	1,16	10			
différence entre (4) et (3)	0,06	1	0,48	(1 ; 10)	NS
(5) $\lambda = \mu + A$	1,95	13			
différence entre (5) et (1)	0,70	2	2,34	(2 ; 13)	NS
(6) $\lambda = \mu + A + S$	1,89	12			
différence entre (6) et (5)	0,06	1	0,36	(1 ; 12)	NS
(7) $\lambda = \mu + A + S + G$	1,16	10			
différence entre (7) et (6)	0,73	2	3,14	(2 ; 10)	NS
(8) $\lambda = \mu + S$	2,61	14			
différence entre (8) et (1)	0,04	1	0,21	(1 ; 14)	NS
(9) $\lambda = \mu + S + G$	2,20	12			
différence entre (9) et (8)	0,41	2	1,10	(2 ; 12)	NS
(10) $\lambda = \mu + S + G + A$	1,16	10			
différence entre (10) et (9)	1,04	2	4,49	(2 ; 10)	*
(11) $\lambda = \mu + G + A + (G.A)$	1,07	9			
différence entre (11) et (3)	0,15	2	0,60	(2 ; 9)	NS
(12) $\lambda = \mu + G + A + (G.S)$	1,11	8			
différence entre (12) et (3)	0,11	3	0,26	(3 ; 8)	NS
(13) $\lambda = \mu + G + A + (A.S)$	1,00	8			
différence entre (13) et (3)	0,22	3	0,57	(3 ; 8)	NS

μ = moyenne générale ; G = facteur groupe ; A = facteur âge ; S = facteur sexe

NS = non significatif ; * = significatif (au risque 5 %)

mâle de 1 an n°2 et femelle de 1 an) et dans d'autres cas en août (femelle adulte, mâle de 1 an n°1 et jeunes).

Il existe une différence significative entre les tailles des domaines vitaux individuels dans le groupe B (test de Kruskall-Wallis : H = 15,93 ; 8 ddl ; p<0,05), mais pas dans le groupe C (H = 10,91 ; 7 ddl ; p>0,1). Il apparaît que le mâle adulte a un domaine vital significativement plus grand que la femelle adulte, la femelle de 2 ans et les 1 an, et que le mâle de 2 ans n°4 a un domaine vital significativement plus grand que ceux des deux individus de 1 an (test de Mann-Whitney, tableau 1 *in* annexe 8).

Influence des facteurs groupe, âge et sexe sur la taille du domaine vital.

Pour étudier l'effet des facteurs groupe, âge et sexe sur la taille du domaine vital pour la saison, nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé.

Aucune variable externe considérée indépendamment des autres n'a d'effet significatif sur la taille du domaine vital (tableau 19). Cependant, il existe un effet de l'âge (A) compte-tenu de l'effet du groupe (G) (modèle (3), tableau 19). Cela signifie que, dans chacun des groupes, il existe une différence entre les tailles des domaines vitaux des trois classes d'âge considérées, que ces différences se font dans le même sens dans les trois groupes, mais que les valeurs pour une même classe d'âge ne sont pas équivalentes dans les trois groupes. Ceci explique alors pourquoi il n'y a pas d'effet de l'âge seul. A noter que le modèle $\lambda = \mu + A + G$ donne une valeur au seuil de significativité, probablement parce que l'on n'a pas le même nombre de valeurs pour les deux facteurs. On a besoin d'un facteur pour que l'autre s'exprime, mais on peut soupçonner que les deux ont biologiquement une valeur identique.

Les valeurs de taille de domaine vital estimées issues du modèle retenu ($\lambda = \mu + G + A$) et calculées avec le logiciel G.L.I.M. sont données dans le tableau 20 :

Tableau 20 : Prédiction de la taille du domaine vital (en ha) en fonction de l'âge et du groupe.

Groupe / Age	A	B	C
adulte	2,07	2,21	2,61
2 ans	2,02	2,14	2,56
1 an	1,50	1,60	2,02

Ajustement au modèle retenu : $\lambda = \mu + G + A$

Les adultes et les 2 ans ont des domaines vitaux de taille équivalente, plus grands que ceux des 1 an. La taille augmente du groupe A au groupe C.

Tableau 21 : Superficie des domaines de fourragement (en ha) individuels et de groupe dans les groupes A, B et C.

		Juin	Juillet	Août	Sept.	Saison
Groupe A						
adulte	♂1	0,71	1,22	-	(0,26)	1,49*
	♂2	-	-	1,76	0,94	2,15*
	♀	0,20	1,64	1,72	0,74	1,96
2 ans	♂	(cf. gB)	(cf. gB)	0,67	0,54	0,99*
Groupe		0,76	1,94	1,81	1,27	2,63
Groupe B						
adulte	♂	0,92	1,75	1,59	1,56	2,34
	♀	1,24	1,40	0,81	0,87	2,07
2 ans	♂1	1,45	1,01	-	-	1,74*
	♂2	0,58	1,62	-	-	1,85*
	♂3	0,83	1,12	1,68	0,92	2,13
	♂4	1,13	1,59	1,26	1,11	2,24
	♀	1,06	1,64	1,05	1,02	2,40
1 an	♂	0,59	0,64	0,97	0,63	1,31
	♀	0,72	0,57	1,08	0,59	1,53
Groupe		2,25	2,51	2,44	1,96	3,12
Groupe C						
adulte	♂	0,81	2,17	0,85	1,13	2,16
	♀	2,05	2,48	2,54	2,37	3,01
	ind.	1,32	1,65	0,44	1,56	2,48
2 ans	♂	0,60	2,39	1,19	1,24	2,79
	♀	0,85	1,77	0,91	?	1,93*
1 an	♂1	1,23	1,31	1,35	0,68	2,24
	♂2	1,61	2,10	0,69	?	2,37*
	♀	0,98	1,19	0,93	?	1,66*
jeunes			1,36	1,59	1,55	1,77
Groupe		2,92	3,25	3,64	3,28	4,10

( ) : individu n'appartenant plus au groupe
* : domaine de fourragement calculé sur moins de quatre mois
? : individu non identifiable

1.2. DOMAINE DE FOURRAGEMENT

Le tableau 21 donne les tailles de domaine de fourragement par individu et par groupe, pour chaque mois et pour la saison entière. Les domaines de fourragement individuels par mois ont été calculés en moyenne à partir de 14 points pour le groupe A, 32 points pour le groupe B, et 21 points pour le groupe C, excepté pour la classe des jeunes pour lesquels les domaines vitaux ont été calculés à partir de 96 points en moyenne, les quatre individus étant regroupés. Les domaines de fourragement individuels pour la saison ont été calculés en moyenne à partir de 32 points pour le groupe A, 113 points pour le groupe B et 75 points pour le groupe C, exception faite des jeunes, leur domaine vital pour la saison ayant été calculé à partir de 288 points.

Le domaine de fourragement du groupe pour la saison est compris entre 2,63 et 4,10 ha; le domaine individuel sur la saison est compris entre 0,99 et 3,01 ha.

Les tailles de domaines de fourragement, à l'instar de celles des domaines vitaux, diffèrent d'un groupe à l'autre (test de Kruskall-Wallis : H = 9,846 ; 2 ddl ; p<0,008). Le groupe C a le plus grand domaine de fourragement et le groupe A le plus petit (test de Mann-Whitney : $U_{A/B} = 0$, $U_{B/C} = 0$, $U_{A/C} = 0$; p = 0,014 ; médianes : A = 1,54 ± 0,43 - B = 2,35 ± 0,19 - C = 3,27 ± 0,19).

Contrairement au domaine vital, il n'y a pas d'effet significatif de la période sur la taille de domaine de fourragement du groupe (analyse de variance de Friedman : $\chi^2_r = 5,4$; k = 4; N = 3; p = 0,175). L'effet ne s'observe pas non plus au niveau individuel (B : $\chi^2_r = 7,29$; 3 ddl ; p>0,05 - C : $\chi^2_r = 7,32$; 3 ddl ; p >0,05). Cependant, comme pour le domaine vital, on constate qu'il existe bel et bien des variations de taille d'un mois à l'autre, mais qu'elles ne se font pas dans le même sens pour tous les individus.

Comme pour le domaine vital, on observe des différences entre individus dans le groupe B, mais pas dans le groupe C (H = 9,39 ; 7 ddl ; p>0,2). Les différences dans le groupe B ne sont significatives que si l'on ne tient pas compte des deux mâles de 2 ans qui émigrent, et pour lesquels il n'y aa de données que pour les mois de juin et de juillet (H = 13,17 ; 8 ddl ; p>0,10 - H = 13,73 ; 6 ddl ; p<0,05). On constate alors que le mâle adulte et le mâle de 2 ans n°4 ont des domaines de fourragement significativement plus grands que les individus de 1 an, et que la femelle de 2 ans a un domaine de fourragement significativement plus grand que le mâle de 1an (test de Mann-Whitney, tableau 2 *in* annexe 8).

Il existe une très forte corrélation positive entre la taille du domaine vital et la taille du domaine de fourragement pour chacun des mois, mais la corrélation est un peu moins forte au mois de juin (juin : coefficient de corrélation de Spearman $r_S = 0,748$; n = 19 ; p<0,01 - juillet: $r_S = 0,955$; n = 20 ; p<0,01 - août : $r_S = 0,99$; n = 19 ; p<0,01 - septembre : $r_S =$

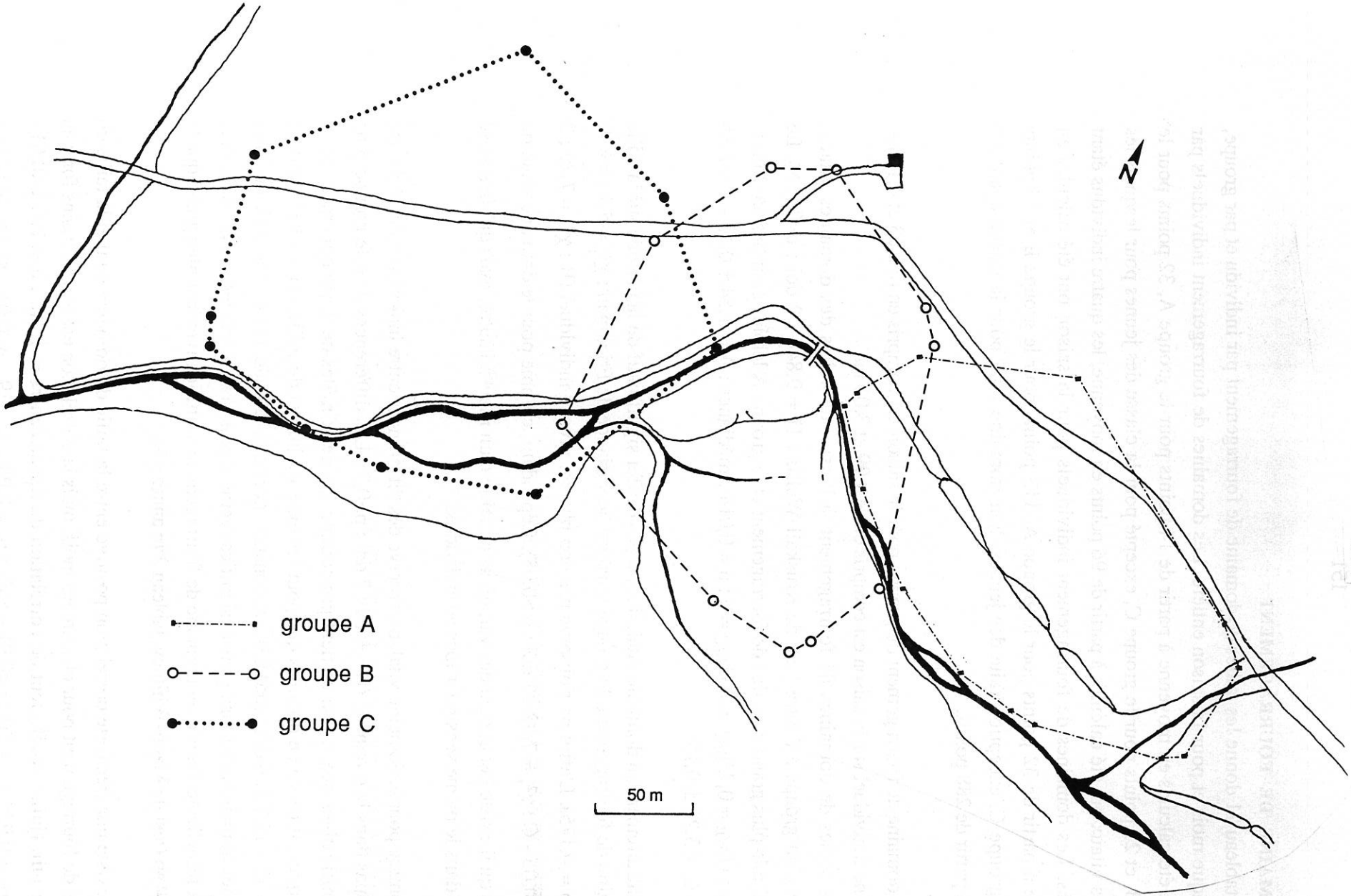


Figure 23 : Représentation des domaines vitaux pour la saison des groupes A, B et C.

0,977 ; n = 17 ; p<0,01). Ceci montre que globalement le domaine vital et le domaine de fourragement sont pratiquement confondus. Au mois de juin, la plus faible corrélation laisse à penser qu'à cette époque le domaine vital n'est pas entièrement défini par les déplacements liés à la recherche et à la prise de nourriture. C'est à cette époque que les interactions sociales sont les plus fréquentes. Certains de ces déplacements peuvent donc avoir une composante sociale et intervenir dans la défense du territoire. C'est d'ailleurs également à ce moment que le taux de marquage est le plus élevé (Porteret, 1992).

2. RECOUVREMENT SPATIAL

2.1. RECOUVREMENT ENTRE GROUPES VOISINS

Les domaines vitaux des groupes étudiés se chevauchent légèrement (figure 23). Le taux moyen de recouvrement pour la saison est compris entre 8 et 12% (tableau 22). Parallèlement à la variation saisonnière de la taille du domaine vital, on observe une variation du taux de recouvrement, lequel est faible, voire nul, en juin et septembre, et maximal en juillet (tableau 22).

Tableau 22 : Recouvrement des domaines vitaux (en %) des groupes A, B et C pris deux à deux.

		Juin	Juillet	Août	Sept.	Saison
A/B	% A	0,6	6,3	5,6	0	8,7
	% B	0,4	5,5	4,5	0	7,4
B/C	% B	0	11,8	0,4	1,2	13,1
	% C	0	8,4	0,3	0,9	9,9

Le taux moyen de recouvrement des domaines de fourragement pour la saison est du même ordre que pour le domaine vital, 7 à 11% (tableau 23), et évolue de la même manière au cours de la saison.

Tableau 23 : Recouvrement des domaines de fourragement (en %) des groupes A, B et C pris deux à deux.

		Juin	Juillet	Août	Sept.	Saison
A/B	% A	1,3	3,1	6,1	0	7,6
	% B	0,4	2,4	4,5	0	6,4
B/C	% B	0	11,2	0,4	0	12,8
	% C	0	8,6	0,3	0	9,8

jeunes, plus petit que ceux des autres classes d'âge, ne recouvre que 51 à 79% du domaine vital des autres individus.

Utilisation de l'espace.

Rappelons que pour l'étude de l'utilisation de l'espace, la localisation de chaque animal est convertie en coordonnées d'une grille. L'index de recouvrement d'utilisation de l'espace calcule la fréquence avec laquelle deux individus sont trouvés dans des cases identiques (Oosting, 1956). Cet index reflète plus exactement l'intensité d'utilisation de l'espace dans des zones de recouvrement que la surface de recouvrement simple.

Les taux moyens de recouvrement de l'utilisation de l'espace sont compris entre 17 et 70% (tableau 24).

Dans le groupe A, le taux plus faible s'observe entre le premier mâle adulte et la femelle adulte (24%).

Dans le groupe B, exception faite des mâles de 2 ans futurs dispersants (n°1 et n°2), les taux sont compris entre 48 et 70%, la valeur la plus élevée étant entre les deux individus de 1 an. Les valeurs plus faibles pour les mâles de 2 ans futurs dispersants (17 à 43%) sont difficilement comparables aux autres, car elles correspondent à des données pour juin et juillet, alors que les autres correspondent aux données pour toute la saison. Néanmoins, on constate une légère différence entre les deux 2 ans dispersants, le mâle n°2 ayant globalement des taux de recouvrement plus élevés que le mâle n°1.

Dans le groupe C, les taux de recouvrement de l'utilisation de l'espace sont relativement homogènes; ils sont compris entre et 41 et 63%.

3. STRUCTURE DU DOMAINE VITAL

Le domaine vital est constitué de deux à trois zones. La première zone est celle du système principal où sont situés le ou les terriers principaux (cf. chapitre 1, § 6.1.). On trouve en effet plusieurs entrées, et sans investigation approfondie de celles-ci, on ne peut être sûr qu'elles débouchent toutes dans le même terrier. La seconde zone, constituant le reste du domaine vital, est la zone périphérique, qui entoure le système principal. Sur cette zone on ne trouve que des terriers secondaires.

Dans les groupes A et B, une troisième zone a été identifiée : le système annexe. Il comprend des entrées de terriers dont les caractéristiques sont celles des entrées de terriers principaux, mais il constitue un ensemble séparé topographiquement du système principal (figures 24 et 25) et est utilisé beaucoup moins fréquemment que le système principal.

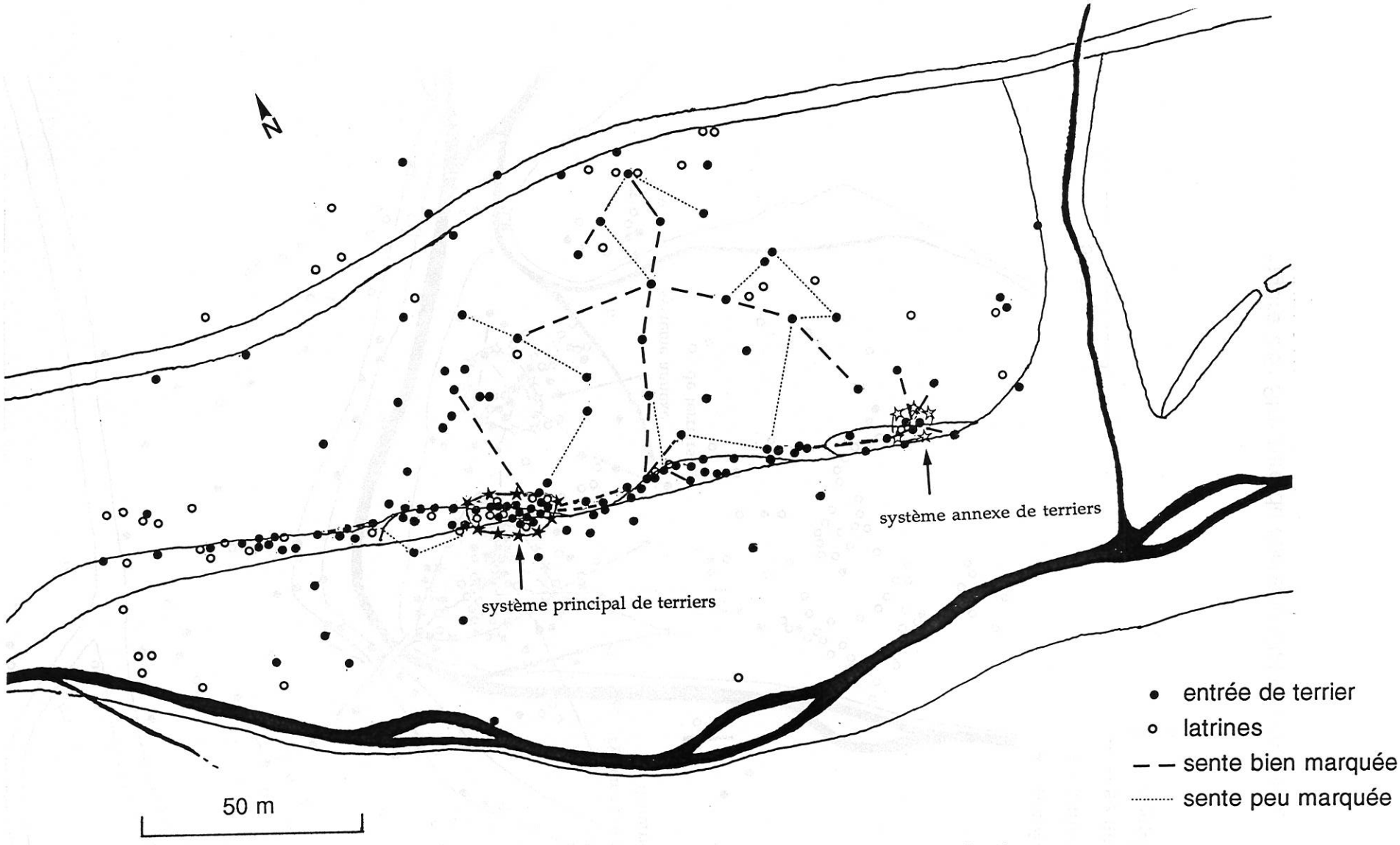


Figure 24 : Structure du domaine vital du groupe A.

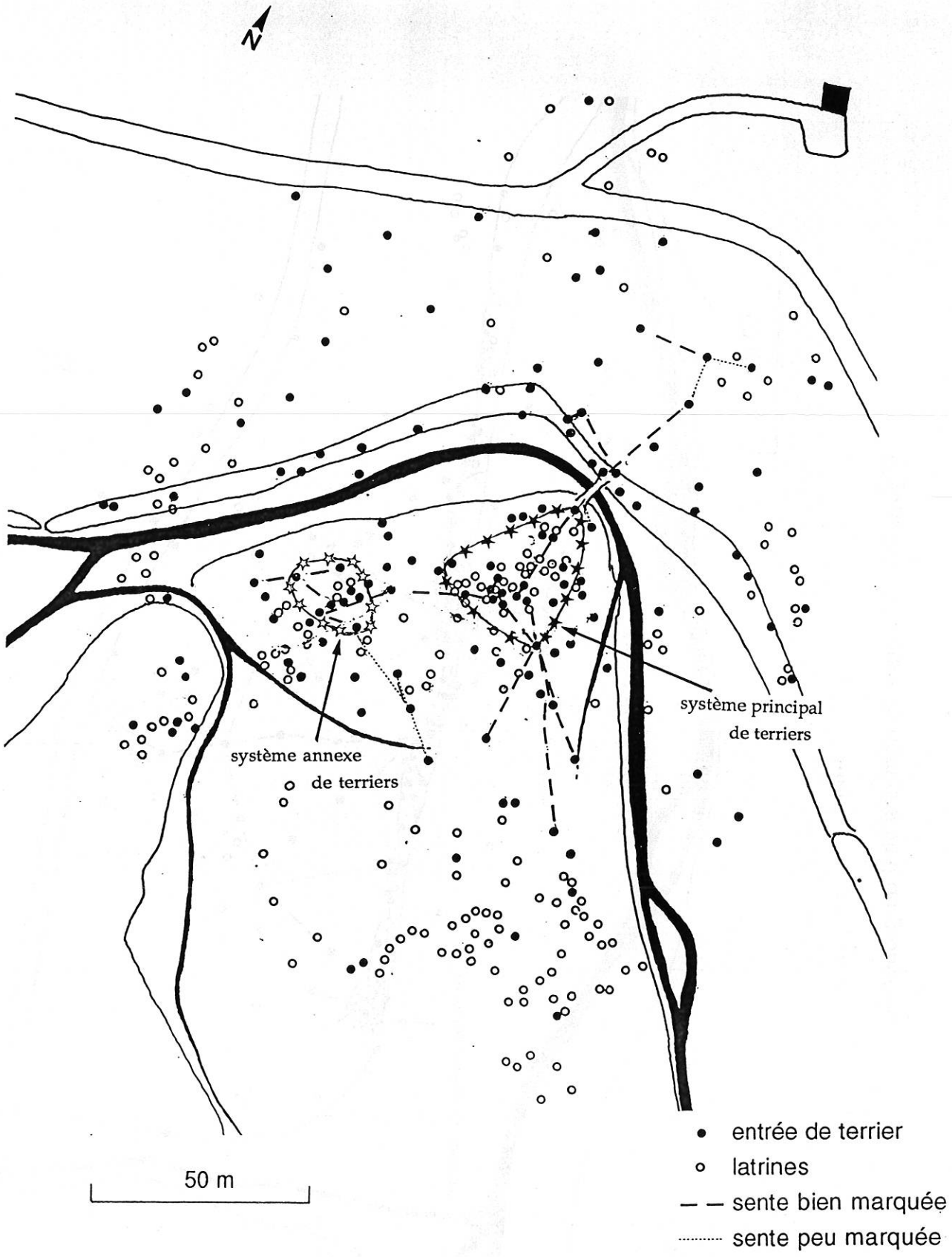


Figure 25 : Structure du domaine vital du groupe B.

Tableau 25 : Taille des entrées de terriers sur les domaines vitaux des groupes A, B et C.

Le premier nombre donne la moyenne, le deuxième l'écart-type et n la taille de l'échantillon.

	largeur (cm)			hauteur (cm)			superficie (cm^2)		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
système principal	22,3 ± 4,2 n = 12	23,5 ± 4,6 n = 13	22,5 ± 3,5 n = 14	17,8 ± 3,6	20,4 ± 3,1	17,1 ± 2,6	1281 ± 541	1528 ± 488	1220 ± 320
système annexe	26,3 ± 3,2 n = 3	24,3 ± 5,5 n = 8		17,7 ± 1,5	17,4 ± 5,4		1468 ± 284	1390 ± 827	
terriers secondaires	18,3 ± 3,6 n = 114	19,5 ± 3,1 n = 103	18,4 ± 2,9 n = 85	14,6 ± 2,7	16,1 ± 2,9	16,2 ± 2,7	848 ± 277	988 ± 243	934 ± 218

Tableau 26 : Nombre et densité d'entrées de terriers et de latrines sur les domaines vitaux des groupes A, B et C.

		entrées de terriers			latrines		
		nombre	% du total	densité (n/100 m^2)	nombre	% du total	densité (n/100 m^2)
A	syst. princ.	12	9	14,6	6	13	7,3
	syst. ann.	3	2	18,3	1	2	6,1
	zone périp.	120	89	0,5	38	85	0,1
	Total	135		0,5	45		0,2
B	syst. princ.	13	10	2,4	32	17	5,9
	syst. ann.	8	6	6,1	12	6	9,1
	zone périp.	113	84	0,4	144	77	0,5
	Total	134		0,4	188		0,6
C	syst. princ.	14	13	1,9	9	11	1,2
	zone périp.	95	87	0,2	75	89	0,2
	Total	109		0,3	84		0,2

syst.: système ; princ.: principal ; ann.: annexe ; périp.: périphérique

3.1. LES TERRIERS

Les terriers principaux se distinguent des terriers secondaires par des indices de fréquentation beaucoup plus marqués :

- déblais très volumineux, reflétant un creusement important, donc des galeries longues
- présence de fèces et de foin sur les déblais
- présence de mouches en été
- odeur *sui generis* de la marmotte dans l'entrée

Le terrier principal se distingue du terrier secondaire également par les dimensions de son entrée. La superficie de celle-ci est significativement plus importante dans le cas du terrier principal : de 1220 à 1528 cm^2 *versus* 848 à 988 cm^2 pour le terrier secondaire (test de Mann-Whitney, U = 2104; p = 0,0001) (tableau 25). Par contre, on n'observe pas de différence significative entre la superficie des entrées de terriers des systèmes principal et annexe (U = 207,5; p = 0,9713).

Le nombre d'entrées de terriers relevées sur les domaines vitaux des trois groupes est compris entre 109 et 135, soit une densité de 3 à 5 entrées de terriers par 1000 m^2 (tableau 26). Si la plupart se situent dans la zone périphérique (84 à 89%), les zones des systèmes principal et annexe se caractérisent par une densité très élevée par rapport à la zone périphérique, mais variable d'un groupe à l'autre (tableau 26).

Les orientations des entrées de terriers les plus fréquentes varient d'un groupe à l'autre (figure 26) : Sud-Ouest et Sud pour le groupe A, Sud et Sud-Est pour les groupe C. Dans le groupe B, il n'y a pas de nette différence entre les fréquences des orientations. Ceci est lié à l'orientation globale du domaine vital de chaque groupe. Les groupes A et C occupent des zones contenant des talus orientés au Sud-Ouest pour A et au Sud pour C. Le groupe B, quant à lui, occupe le fond du vallon; son système principal se situe sur une petite butte morainique dont un versant est exposé au Nord.

Dans les trois groupes, certaines espèces végétales se retrouvent assez fréquemment associées aux déblais de terriers : *Achillea millefolium*, *Alchemilla glaberina*, *Cerastium strictum*, *Epilobium angustifolium*, *Euphorbia cyparissiae*, *Helianthemum grandiflorum*, *Potentilla grandiflora*, *Taraxacum alpinum*, *Thymus serpyllum*, *Veronica allioni*, ainsi que diverses poacées.

Dans le groupe A, où le système principal est situé dans un talus, 53% des entrées de terriers se situent dans le talus. Dans le groupe C, où le système principal se trouve en partie dans un talus, 38% des entrées de terriers se situent dans le talus. Dans le groupe B, dont le système principal ne se trouve pas dans un talus, seulement 16% des entrées de terriers se

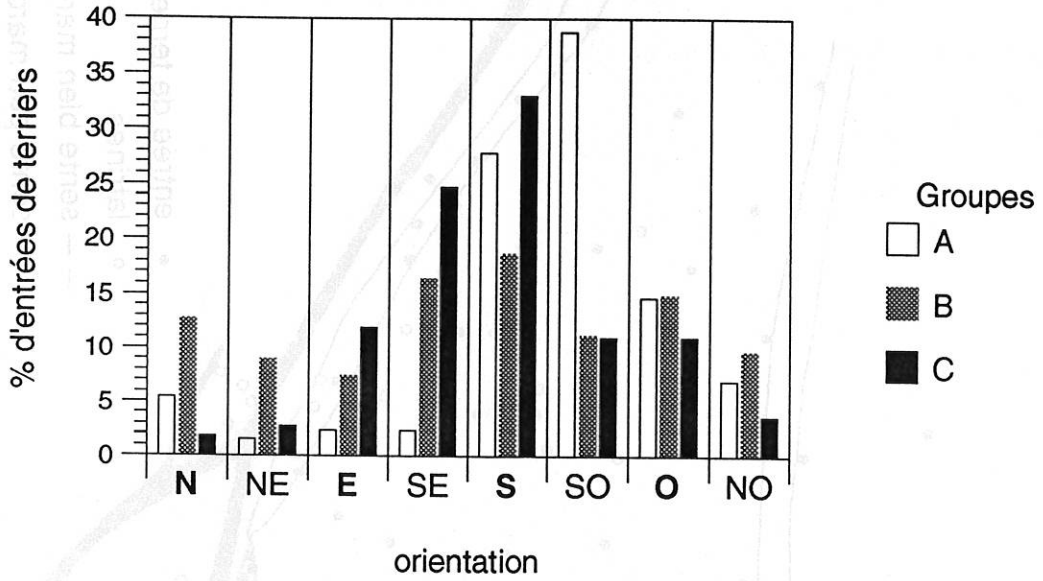


Figure 26 : Répartition de l'orientation des entrées de terriers sur les domaines vitaux des groupes A, B et C.

Tableau 27 : Répartition des différents types de latrines sur les différentes zones du domaine vital des groupes A, B et C (en % du total de latrines de chaque zone).

		1	2	3	4
A	syst. princ.	17	83	0	0
	syst. ann.	0	0	100	0
	zone perip.	81	16	3	0
B	syst. princ.	16	37	44	3
	syst. ann.	33	50	17	0
	zone périp.	65	30	5	0
C	syst. princ.	0	45	22	33
	zone périp.	46	39	15	0

type 1 = latrines de moins de 10 fèces
type 2 = " de 10 à 20 fèces
type 3 = " de 21 à 50 fèces
type 4 = " de plus de 50 fèces

Figure 27: Structure du domaine vital du groupe C.

situent dans un talus (figures 24, 25, 27). Il semble donc qu'il y ait une relation entre la situation du système principal par rapport au talus et l'exploitation de ce type de zone en termes de terriers.

Enfin, signalons que des sentes, plus ou moins marquées, témoignant du passage plus ou moins systématique des marmottes, relient certaines entrées de terriers soit entre elles, soit à des sites de fourragement (figures 24, 25 et 27).

3.2. LES LATRINES

Le nombre de latrines relevées sur les domaines vitaux des trois groupes est compris entre 45 et 188, soit une densité de 2 à 6 par 1000 m^2 (tableau 26). Comme pour les terriers, la majorité des latrines (77 à 89%) est dans la zone périphérique. Cependant, la densité est plus élevée dans les zones des systèmes principal et annexe; elle est assez variable d'un groupe à l'autre.

Dans la zone périphérique, on trouve surtout des petites latrines (type 1, moins de 10 fèces) (tableau 27), alors que sur les systèmes principal et annexe, les latrines sont plutôt moyennes à grosses (type 2 et 3, de 10 à 50 fèces). Les très grosses latrines (type 4, plus de 50 fèces) ne sont présentes que dans les groupes B et C, probablement à cause du nombre d'individus plus important que dans le groupe A; ce type de latrines ne se rencontre que sur le système principal.

Les latrines sont concentrées soit sur le système principal, soit au niveau de la zone périphérique, dans les zones de recouvrement de domaines vitaux. Cela est frappant pour le groupe B dans la zone de pelouse à *Nardus stricta*, où il y a chevauchement des domaines vitaux de 3 groupes familiaux (groupes B, Fac et J) (figure 25). Les latrines semblent utilisées de la même manière par tous les membres du groupe, tout du moins sur le système principal.

4. OCCUPATION DE L'ESPACE AU COURS DU TEMPS

L'occupation du domaine vital, en terme de proportion de cet espace utilisé par tous les individus du groupe, reflète l'activité des animaux et la dispersion des individus sur cette surface. Lorsque la surface occupée est nulle soit les animaux sont dans leurs terriers, soit ils sont regroupés sur le système principal.

On remarque dans les trois groupes une tendance globale identique (figure 28). Durant les mois de juillet et août, l'occupation de l'espace est de type bimodal. La surface occupée est plus importante en début et surtout en fin de journée (18-19:00), alors qu'elle est nulle en milieu de journée. En septembre l'occupation est plutôt de type unimodal. En juin, le patron est moins net; néanmoins, on remarque une tendance légèrement bimodale. Rappelons que les données de juin correspondent à la seconde moitié du mois. Ce rythme diurne d'occupation de l'espace variant au cours de la saison est directement lié au rythme d'activité des animaux (cf.

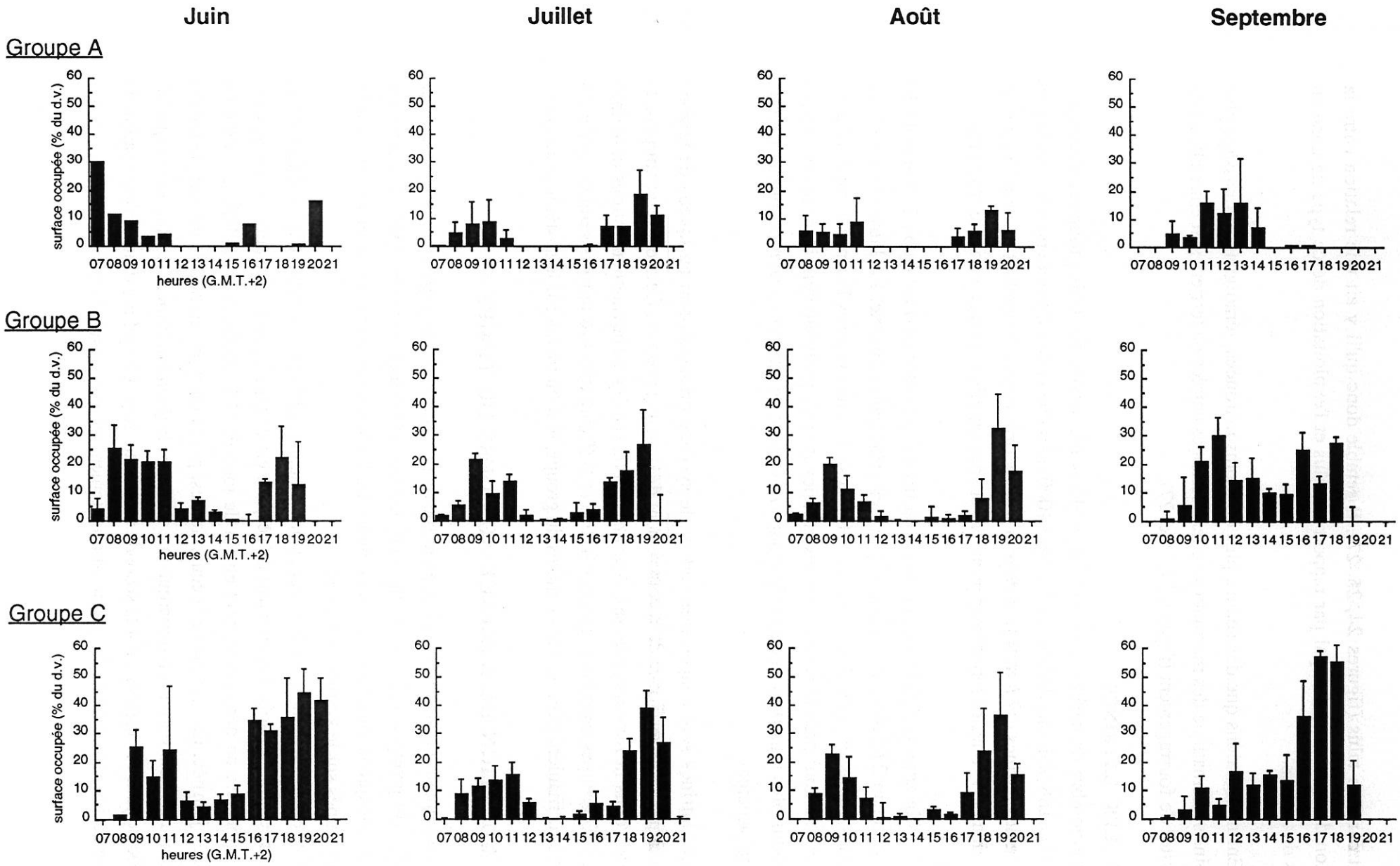


Figure 28 : Occupation du domaine vital au cours de la journée pour les groupes A, B et C (surface exprimée en % du domaine vital).
(pour chaque tranche horaire seule la première heure est indiquée)

chapitre 4, § 1.2.). Si on retrouve une tendance globale, on observe néanmoins des différences entre groupes notamment en septembre.

La surface occupée augmente du groupe A aux groupes B puis C, proportionnellement au nombre d'individus présents dans le groupe (figure 28).

5. UTILISATION DE L'ESPACE

Les domaines vitaux des trois groupes ne sont pas homogènes comme en témoignent les différences de topographie, de groupements végétaux rencontrés, de concentrations de terriers des deux grands types (principaux et secondaires). Ces domaines ont été découpés en plusieurs zones : système principal de terriers, système annexe de terriers (lorsqu'il existe), et zone périphérique, cette dernière étant elle-même découpée en fonction des groupements végétaux présents (cf. chapitre 2, § 3.).

Le système principal est la zone la plus utilisée, proportionnellement à sa taille, dans les trois groupes (groupe A : χ^2 = 2904 - 2 ddl - p<0,001; groupe B : χ^2 = 11887 - 2 ddl - p<0,001; groupe C : χ^2 = 13224 - 1 ddl - p<0,001) (figure 29). En effet, 29 à 41 % des observations se situent à cet endroit. Le système annexe, quoique beaucoup moins utilisé que le système principal (4 à 9% des observations), semble être tout de même bien exploité compte-tenu de sa surface (figure 29).

Dans les trois groupes, les marmottes n'exploitent pas de la même manière les différentes zones périphériques. Dans le groupe A (χ^2 = 22,55 - 2 ddl - p<0,001), les animaux utilisent plus qu'attendu la zone de pelouse à *Carex sempervirens* (contribution relative au χ^2 cr = 9,35) et moins la glière (cr = 9,7). Dans le groupe B (χ^2 = 289,1 - 3 ddl - p<0,001), on observe une plus grande exploitation de la pelouse à *Nardus stricta* (cr = 80,75) et une moindre utilisation de la pelouse à *Carex sempervirens* (cr = 134,63). Dans le groupe C (χ^2 = 495,72 - 3 ddl - p<0,001), les marmottes utilisent plus la pelouse à *Carex sempervirens* en dessous de la route (cr = 271,13) et moins celle au-dessus de la route (au nord) (cr = 136,41).

5.1. DYNAMIQUE DE L'UTILISATION DE L'ESPACE

L'utilisation de l'espace varie au cours de la saison.

En 1990, on constatait une utilisation accrue du système principal en septembre dans les deux groupes étudiés (B et C). L'utilisation du système annexe dans le groupe B diminuait au cours de la saison. Dans le groupe C, l'utilisation des prairies et des talus augmentait en août et diminuait en septembre (annexe 3).

En 1991, on observe également que l'utilisation de l'espace varie au cours de la saison (groupe A : χ^2 = 23,3 - 12 ddl - p<0,05; groupe B : χ^2 = 150,7 - 15 ddl - p<0,001; groupe C: χ^2 = 54,0 - 12 ddl - p<0,001) (figure 30).

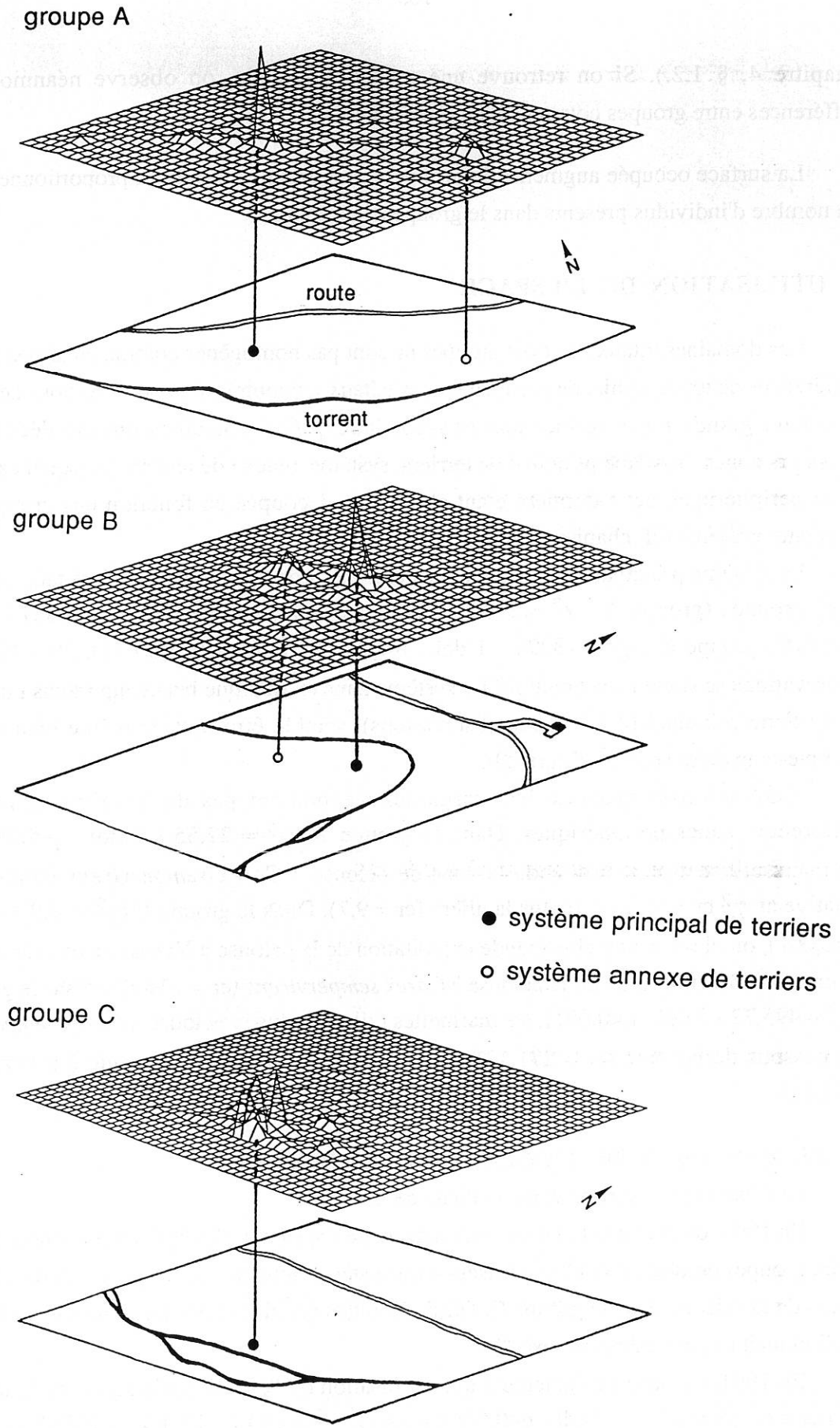
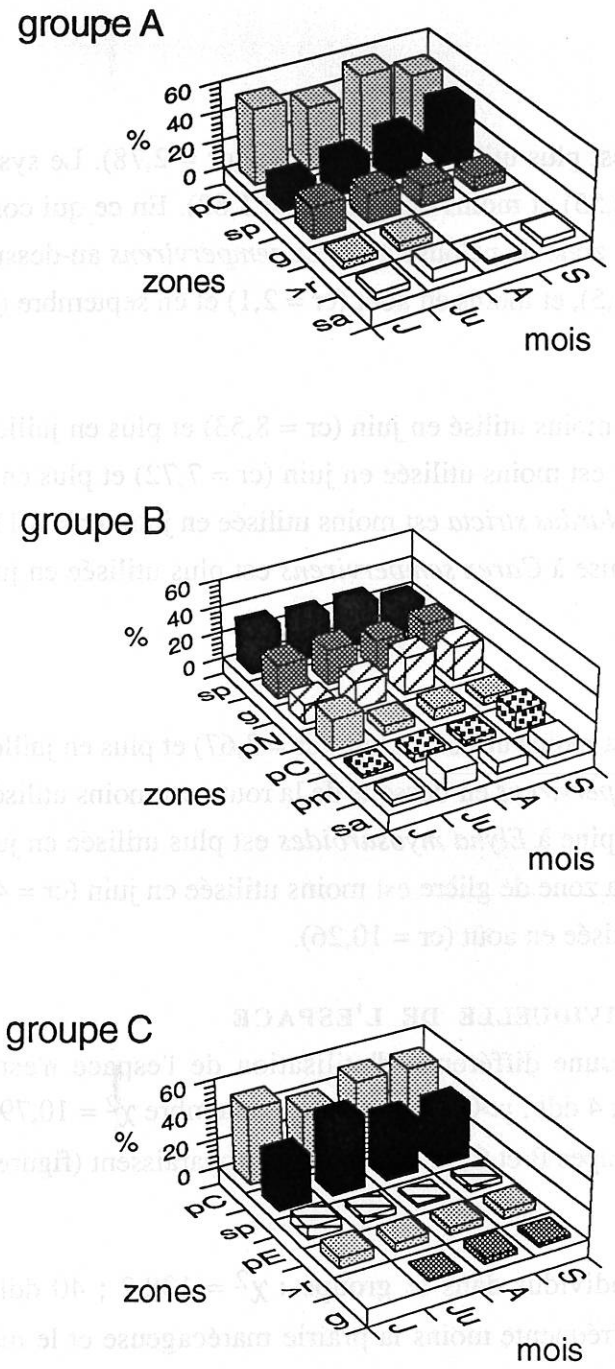


Figure 2 9 : Bloc-diagramme en 3 dimensions de l'utilisation de l'espace par les groupes A, B et C pour la saison 1991.



J : juin - Ju : juillet - A : août - S : septembre

sp : système principal de terriers - sa : système annexe de terriers - pC : pelouse à *Carex sempervirens*
>r : pelouse à *Carex sempervirens* au-dessus de la route (au Nord) - g : glière (= groupement ripicole des torrents) - pN : pelouse à *Nardus stricta* - pm : prairie marécageuse
pE : pelouse à *Elyna myosuroides*

Figure 3 0 : Utilisation de l'espace au cours de la saison dans les groupes A, B et C (en % d'observations).

Note : l'ordre des différentes zones dans chacune des 3 figures est imposé par une présentation optimale tenant compte de la hauteur des blocs.

Groupe A

Le système principal est plus utilisé en septembre (cr = 2,78). Le système annexe est plus utilisé en juillet (cr = 2,55) et moins en août (cr = 1,82). En ce qui concerne les zones périphériques, la partie de la zone de pelouse à *Carex sempervirens* au-dessus de la route est plus utilisée en juillet (cr = 5,5), et moins en août (cr = 2,1) et en septembre (cr = 1,17).

Groupe B

Le système annexe est moins utilisé en juin (cr = 8,53) et plus en juillet (cr = 9,02). La zone de prairie marécageuse est moins utilisée en juin (cr = 7,72) et plus en septembre (cr = 29,6). La zone de pelouse à *Nardus stricta* est moins utilisée en juin (cr = 8,11) et plus en août (cr = 6,72). La zone de pelouse à *Carex sempervirens* est plus utilisée en juin (cr = 51,5) et moins en juillet (cr = 6,65).

Groupe C

Le système principal est moins utilisé en juin (cr = 3,67) et plus en juillet (cr = 7,97). La zone de pelouse à *Carex sempervirens* en-dessous de la route est moins utilisée en juillet (cr = 5,52). La zone de pelouse alpine à *Elyna myosuroides* est plus utilisée en juin (cr = 7,10) et moins en août (cr = 4,06). La zone de glière est moins utilisée en juin (cr = 4,10) et en juillet (cr = 3,32), mais est plus utilisée en août (cr = 10,26).

5.2. UTILISATION INDIVIDUELLE DE L'ESPACE

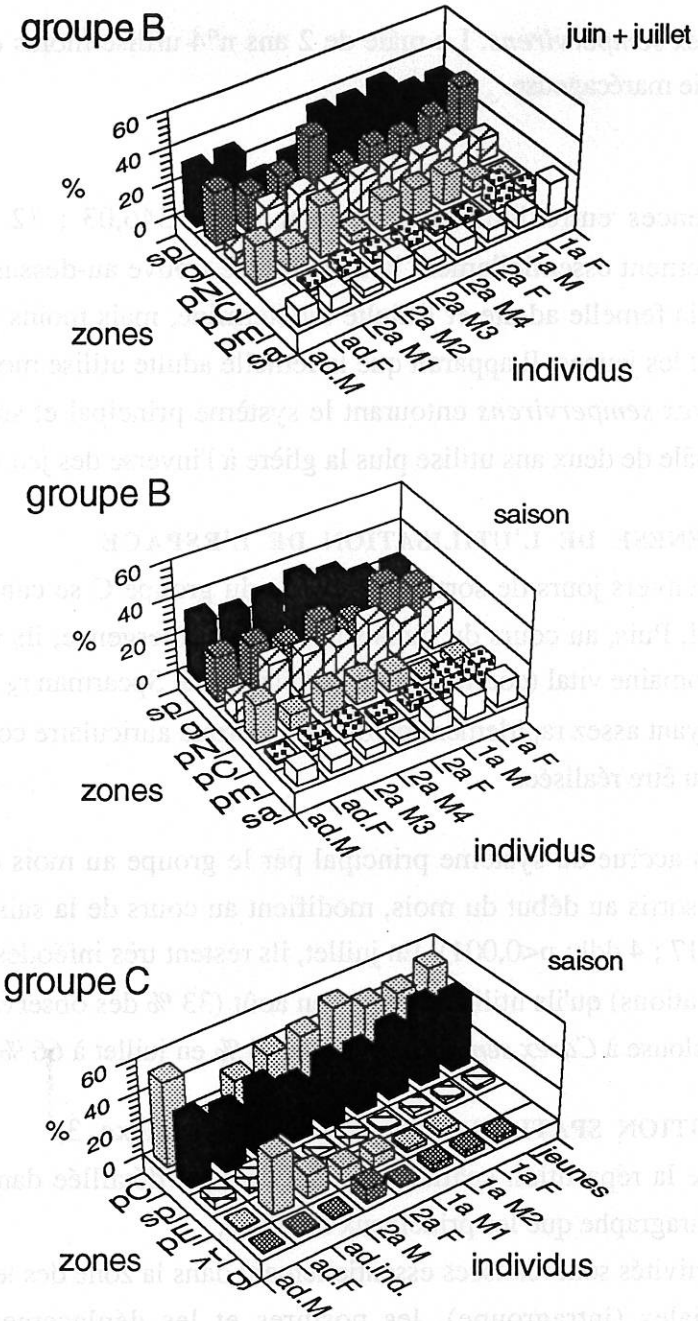
Dans le groupe A, aucune différence d'utilisation de l'espace n'est observée entre individus (en juin $\chi^2 = 1,55$; 4 ddl ; $p>0,8$ - en août et septembre $\chi^2 = 10,79$; 8 ddl ; $p>0,2$).

A l'inverse dans les groupes B et C, des différences apparaissent (figure 31).

Groupe B

En juin et juillet (9 individus dans le groupe : $\chi^2 = 138,2$; 40 ddl ; $p<0,001$), on observe que le mâle adulte fréquente moins la prairie marécageuse et le mâle de 1 an plus qu'attendu. Le mâle adulte utilise également moins la pelouse à *Nardus stricta*, mais plus la pelouse à *Carex sempervirens*; celle-ci est également plus utilisée par le mâle de 2 ans n°1, mais moins par le mâle de 2 ans n°2 et les deux individus de 1 an. Le mâle de deux ans n°2 et la femelle de 1 an utilisent plus la glière, alors que le mâle de 2 ans n°3 l'utilise moins. On observe que les mâles de 2 ans n°1 et n°2, futurs dispersants, fréquentent moins le système principal. Le mâle de 2 ans n°3 fréquente moins le système annexe qu'attendu, contrairement à la femelle de 1 an.

Si l'on compare les individus présents dans le groupe tout au long de la saison (n = 7), il existe toujours une différence interindividuelle ($\chi^2 = 146,35$ - 30 ddl - $p<0,001$). On observe les mêmes tendances pour le mâle adulte que pour la première analyse (voir ci-dessus). Les deux individus de 1 an utilisent plus le système annexe et la prairie marécageuse, mais moins



M : mâle - F : femelle - ind. : indéterminé - ad. : adulte - 2a : 2 ans - 1a : 1 an

sp : système principal de terriers - sa : système annexe de terriers - pC : pelouse à *Carex sempervirens*
>r : pelouse à *Carex sempervirens* au-dessus de la route (au Nord) - g : glière(= groupement ripicole des torrents) - pn : pelouse à *Nardus stricta* - pm : prairie marécageuse
pE : pelouse à *Elyna myosuroides*

Figure 31: Utilisation de l'espace par individus dans les groupes B et C (en % d'observations).

Note : l'ordre des différentes zones dans chacune des 3 figures est imposé par une présentation optimale tenant compte de la hauteur des blocs.

la pelouse à *Carex sempervirens*. Le mâle de 2 ans n°4 utilise moins qu'attendu le système annexe et la prairie marécageuse.

Groupe C

Des différences entre individus existent (χ^2 = 346,03 ; 32 ddl ; p<0,001). Ces différences concernent essentiellement la zone qui se trouve au-dessus de la route : elle est plus utilisée par la femelle adulte et l'adulte indéterminé, mais moins par le mâle adulte, la femelle de 1 an et les jeunes. Il apparaît que la femelle adulte utilise moins qu'attendu la zone de pelouse à *Carex sempervirens* entourant le système principal et située en dessous de la route, et que le mâle de deux ans utilise plus la glière à l'inverse des jeunes.

5.3. ONTOGENESE DE L'UTILISATION DE L'ESPACE

Lors des premiers jours de sortie, les jeunes du groupe C se cantonnent au niveau du système principal. Puis, au cours du mois suivant leur émergence, ils vont progressivement augmenter leur domaine vital (coefficient de corrélation de Spearman r_S = 0,985 ; p<0,01 ; n = 10). Les jeunes ayant assez rapidement perdu leur marque auriculaire colorée, aucune analyse individuelle n'a pu être réalisée.

L'utilisation accrue du système principal par le groupe au mois de juillet est due aux jeunes. Ceux-ci, sortis au début du mois, modifient au cours de la saison leur utilisation de l'espace (χ^2 = 37,17 ; 4 ddl ; p<0,001). En juillet, ils restent très inféodés au système principal (64 % des observations) qu'ils utilisent moins en août (33 % des observations) pour exploiter plus la zone de pelouse à *Carex sempervirens* (de 34 % en juillet à 66 % en août).

5.4. REPARTITION SPATIALE DES ACTIVITES (annexe 3)

L'analyse de la répartition spatiale des activités est détaillée dans l'annexe 3, ne sont donnés dans ce paragraphe que les principaux résultats.

Certaines activités sont réalisées essentiellement dans la zone des terriers principaux : les interactions sociales (intragroupe), les postures et les déplacements. Le fait que les déplacements soient observés plus souvent dans cette zone est dû au fait que cette catégorie comprend les entrées et sorties de terriers. Le fourragement est réalisé un peu partout, mais surtout dans les zones périphériques.

5.5. UTILISATION DES ROCHERS

Le système principal ainsi que le système annexe du groupe B se situent dans deux petites buttes morainiques qui surplombent au nord le torrent de la Sassière et au sud la prairie marécageuse ainsi que la pelouse à *Nardus stricta*. Sur ces deux buttes se trouvent de nombreux rochers, à l'inverse des groupes A et C; certains se situent sur la partie la plus élevée (figure 32, rochers numérotés). Les marmottes utilisent régulièrement certains de ces rochers. Elles sont soit assises, soit allongées, sont au repos ou regardent les alentours.

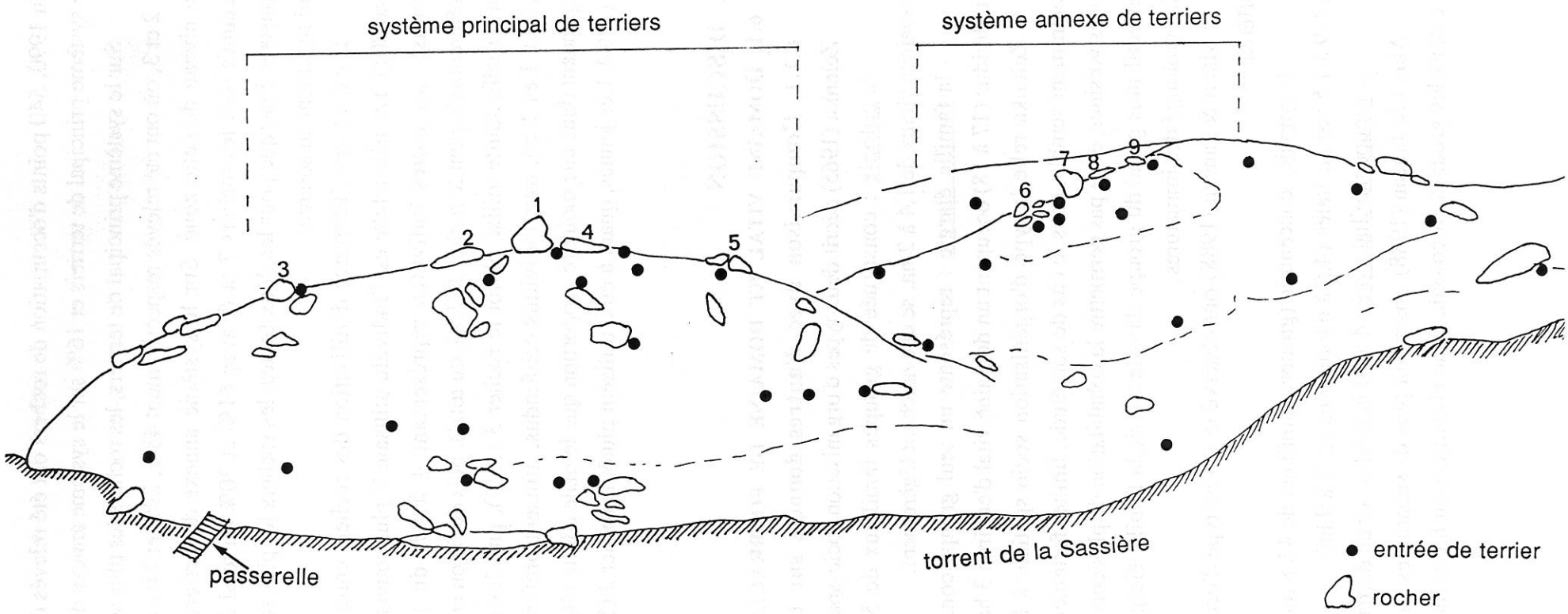


Figure 3 2: Rochers et entrées de terriers sur les systèmes principal et annexe du groupe B (vus du côté Nord).

En 1990, 540 points d'occupation de rochers ont été relevés dans le groupe B, dont 84% sur le système principal de terriers et 16% sur le système annexe de terriers.

Sur le système principal de terriers, les rochers les plus souvent occupés sont les rochers 1, 2 et 3, où ont été relevés respectivement 48%, 29% et 14% du total des points d'occupation au niveau de cette zone. Sur le système annexe de terriers, les rochers les plus souvent occupés sont les rochers 7 et 6, avec 61% et 30% du total des points pour cette zone. On constate donc que pour les deux buttes, les rochers les plus souvent utilisés sont des rochers qui se situent au sommet.

Il existe une différence d'utilisation des rochers entre individus (χ^2 = 90,11; 6 ddl; p<0,001). Le mâle adulte est l'individu utilisant le plus souvent les rochers (19% du total des points), les autres individus représentant 4 à 9% du total. Le mâle adulte utilise préférentiellement le rocher 1 (55% du total), puis de façon équivalente les rochers 2 , 3 et 7. La femelle adulte utilise plutôt le rocher 3 (35%), puis les rochers 1 (25%), 2 (15%) et 7 (10%). Les 1 an, tous individus confondus, utilisent préférentiellement le rocher 1, mais cependant dans une moindre proportion que le mâle adulte (40%), puis les rochers 2 (27%) et 7 (12%). Les jeunes, quant à eux, utilisent plutôt le rocher 2 (50%), puis le rocher 1 (20%).

6. DISCUSSION

6.1. DOMAINE VITAL ET DOMAINE DE FOURRAGEMENT

6.1.1. Comparaison avec d'autres données sur la marmotte alpine

Zelenka (1965) décrit deux types d'organisation socio-spatiale chez la marmotte alpine :

- la colonie : constituée de groupes familiaux de 5 à 12 individus occupant des domaines vitaux de 1,4 à 2 ha, se chevauchant légèrement.

- la famille élargie : représente un seul groupe constitué d'un plus grand nombre d'individus (17 à 18) occupant un domaine vital d'environ 3 ha.

Zelenka relie le type d'organisation socio-spatiale à l'habitat. La présence de forêt notamment semble, dans le cas de son étude, limiter fortement les communications avec les zones voisines, et ne pas permettre la cohabitation de plusieurs groupes familiaux. Il interprète l'effectif plus grand du groupe dans le cas de la famille élargie comme résultant d'un séjour plus prolongé des immatures.

Mann & Janeau (1988) ont observé le même type d'occupation de l'espace sur un site différent :

- la colonie : concentrée (groupes familiaux de 4 à 8 individus sur des domaines vitaux de 0,9 à 1,5 ha) ou étalée (4,5 à 6 individus sur 8 à 9 ha).

- le groupe familial isolé : 4 à 20 individus sur un domaine vital de 2 à 5,75 ha.

Mann & Janeau (1988) observent plus de subadultes dans les groupes familiaux isolés que dans les groupes en colonie. Une classification hiérachique ascendante réalisée sur les

domaines vitaux en fonction de leur recouvrement par les différents écofaciès identifiés sur le site, sépare les domaines vitaux à forte présence de mélèzes et d'élément rocheux (domaine vital de groupe isolé plus grand), un ensemble de domaines à recouvrement herbacé et forte présence d'éléments rocheux (domaines vitaux de groupes isolés plus petits, colonie concentrée) et domaines situés sur pelouse alpine à faible recouvrement rocheux (colonie étalée). On constate par ailleurs que le groupe familial isolé qui a le plus petit domaine vital, a la plus forte répartition de l'écofaciès "pelouse à *Helianthemum nummularium*, *Festuca ovina* et *Onobrychis montana*", écofaciès présent dans tous les groupes. *Onobrychis montana* est consommée par *Marmota marmota* (obs. pers.), les Fabacées étant largement présentes dans son régime alimentaire (Massemin, 1992). A l'inverse, cet écofaciès est plus faiblement représenté dans le cas de la colonie étalée. L'élément rocheux semble également être un facteur influençant la taille du domaine vital; là où il est pratiquement absent (colonie étalée), les domaines vitaux sont très étendus, à l'inverse des autres groupes.

Sur notre site d'étude, l'organisation socio-spatiale est de type "colonie" (mais cf. discussion *in* annexe 3), l'habitat étant continu (pas de forêt). Cependant, les tailles de domaines vitaux des trois groupes étudiés sont plus élevées que celles notées dans les études de Zelenka et Mann & Janeau. A noter que sur notre site d'étude, l'élément rocheux est relativement peu présent, surtout dans les groupes A et C.

6.1.2. Facteurs influençant la taille du domaine vital

Il existe chez les mammifères une relation linéaire entre la superficie du domaine vital et la masse corporelle (McNab, 1963; Lindstedt *et al.*, 1986; Swihart *et al.*, 1988). Cette relation supporte l'hypothèse que les animaux sélectionnent leur domaine vital afin de satisfaire leurs demandes métaboliques sur des périodes biologiquement critiques (Lindstedt *et al.*, 1986). Cependant, il faut tenir compte du régime alimentaire dans cette relation; en effet, chez les Sciuridés, à masse comparable, les écureuils granivores (arboricoles) ont tendance à avoir des domaines vitaux supérieurs à ceux des écureuils herbivores (terrestres), à cause de la dispersion de la nourriture (Ferron, 1991). Les différences de taille de domaine vital observées dans les trois études sur *Marmota marmota* pour un même type d'occupation de l'espace n'est finalement pas surprenante. Il semble en effet que la superficie du domaine vital puisse varier d'une population à l'autre à l'intérieur d'une même espèce (Ferron, 1993). Ainsi, chez *Marmota monax*, des différences d'organisation sociale mais aussi des différences de densité de population et de superficie moyenne de domaines vitaux ont été observées entre plusieurs populations (Ferron & Ouellet, 1989). La superficie des domaines vitaux tend à diminuer lorsque la densité de population augmente (Ferron, 1993), phénomène plus généralement observé chez les Sciuridés (Heaney, 1984). Cependant, d'autres facteurs peuvent influencer la taille du domaine vital, comme la disponibilité alimentaire (Ferron, 1993). Taille de domaine vital et qualité du fourrage sont inversement corrélées chez de nombreux animaux, probablement parce que les individus sont sélectionnés pour restreindre

leur activité à l'espace nécessaire pour satisfaire leurs besoins et pour éviter des domaines trop grands imposant des coûts supplémentaires inutiles (Barash, 1989). Chez *Marmota monax*, il semble exister une relation inverse entre l'abondance de nourriture et la taille du domaine vital (Grizzell, 1951; DeVos & Gillespie, 1960), mais les seules données disponibles sont d'ordre qualitatif (Ferron, 1993). Chez *M. flaviventris*, la taille du domaine de fourragement augmente les années durant lesquelles la disponibilité alimentaire est plus faible (déneigement plus tardif); les marmottes semblent donc compenser la réduction saisonnière des ressources alimentaires en fourrageant sur de plus grandes aires (Johns & Armitage, 1979). L'augmentation expérimentale de la qualité du fourrage entraîne chez *Marmota caligata* une utilisation accrue de la zone fertilisée, par tous les individus exceptés les mâles adultes en juin. A cette époque, l'utilisation de l'espace par les mâles adultes est donc influencée par d'autres facteurs que nutritionnels. Plus tard dans la saison, par contre, les mâles adultes changent leur patron d'utilisation de l'espace comme les autres individus (Barash, 1989). D'autres facteurs, tels que la reproduction, peuvent également engendrer des fluctuations de la superficie des domaines vitaux. Mais pour une même espèce, ces variations peuvent différer d'une population à l'autre, en fonction d'autres facteurs comme ceux décrits plus haut (disponibilité alimentaire et densité de population) (Ferron, 1993). Ainsi chez *M. monax*, une diminution marquée de la superficie des domaines vitaux des mâles s'observe dans une population du Québec (Ferron & Ouellet, 1989), alors qu'elle est de moindre importance dans une population de l'Ontario (Smith, 1972) et que, à l'inverse, dans une population de l'Ohio, les mâles augmentent légèrement leur domaine vital après la saison de reproduction (Meier, 1985). Chez les femelles, Ferron & Ouellet (1989) notent une augmentation très marquée de la superficie du domaine vital au Québec, ainsi que Meier (1985) en Ohio, alors que Smith (1972) observe une légère baisse en Ontario.

L'aire du domaine vital étant un reflet de l'énergie disponible pour un animal, la productivité et la densité de biomasse de nourriture influencent fortement la taille de l'aire qu'un animal couvrira (Lindstedt *et al.*, 1986). La mesure seule de la couverture végétale, voire de la biomasse, n'est pas suffisante pour estimer la disponibilité énergétique du domaine pour une espèce donnée; il faut tenir compte du régime alimentaire afin d'estimer la qualité du milieu en fonction de la densité d'éléments consommés par l'espèce. Une étude préliminaire du régime alimentaire de la marmotte alpine révèle que celui-ci est peu diversifié pour un rongeur vivant dans un milieu végétal riche (Massemin, 1992). Cependant, ce travail étant limité à un groupe d'une population, il faudrait étendre l'analyse afin de savoir si la marmotte adopte des stratégies alimentaires différentes suivant le milieu, en particulier en fonction des associations végétales présentes. Dans l'habitat de *Marmota marmota*, les caractères de la station sont extrêmement variés et la végétation offre souvent de grands contrastes sur de courtes distances (Favarger, 1989). Les variations locales de végétation et de topographie pourraient expliquer les différences de taille de domaine vital sur un même site. Il semble que

la taille du domaine vital d'un groupe soit relativement stable au cours du temps (Zelenka, 1965; Naef-Danzer, 1985; Mann & Janeau, 1988). Il subit de légères variations en fonction des changements de composition des groupes (obs. pers.), mais ces fluctuations sont limitées par l'existence de contraintes géographiques et sociales. Des barrières naturelles, telles que torrent, rus..., fixent définitivement des limites, et la densité de groupes voisins, ainsi que les variations dans leur composition, vont permettre ou non des modulations de taille de domaine vital. Finalement, l'amplitude de ces fluctuations, fonction des contraintes du milieu, limite probablement l'augmentation de la taille du groupe. Les groupes A et C, occupant des zones relativement semblables, sont tous deux limités par le torrent; mais le groupe C exploite une zone située au-dessus de la route, ce que ne fait pratiquement pas le groupe A, en relation probablement avec la présence de groupes plus importants dans cette zone et plus proches pour le groupe A que pour le groupe C (obs. pers.). Notons au passage que la route peut éventuellement devenir une barrière temporelle par la fréquentation touristique importante en juillet et août en milieu de journée. Pour le groupe B, le torrent ne constitue pas une barrière; la présence d'une passerelle permet en effet aux animaux de le traverser aisément. A l'inverse, la forte densité de groupes l'entourant (7 groupes, cf. figure 19) limite probablement son extension.

Les individus de 1 an ont des domaines vitaux plus petits que ceux des adultes et des 2 ans, lesquels ne diffèrent pas, ce qui va dans le sens de ce qui est généralement observé (cf. Sanderson, 1966).

Chez les Sciuridés terrestres, dans la plupart des cas les domaines vitaux des mâles ne sont pas plus de 1,3 fois plus grands que ceux des femelles (Heaney, 1984). Il semble que les variations intersexuelles de taille de domaine vital chez les adultes soient liées au système d'appariement. Par exemple, chez *Marmota monax*, les domaines vitaux plus grands des mâles en début de saison peuvent être dus à la recherche de femelles (Barash, 1989; Ferron & Ouellet, 1989). Chez *Marmota flaviventris*, la différence de taille de domaine vital entre mâles (0,92 ha) et femelles (0,67 ha) (Johns & Armitage, 1979) est probablement liée au système d'appariement polygyne (harem avec dominance du mâle). Dans le cas d'espèces hautement sociales, il n'y a globalement pas de différence intersexuelle (ex.: *Cynomys ludovicianus* King, 1955; *Marmota caligata* Holmes, 1979; *Cynomys gunnisoni* Rayor, 1988; *Marmota marmota*, notre étude). Cependant de légères différences peuvent tout de même s'observer, en fonction de la période et de l'état physiologique de la femelle. Chez *M. monax*, dans certaines populations, la femelle peut au moment de la dispersion des jeunes augmenter son domaine vital pour fourrager là où la végétation est abondante (Meier, 1992), mais aussi pour forcer les jeunes à briser le lien maternel (Ferron & Ouellet, 1989). Dans notre étude, on constate que les femelles adultes des trois groupes ont des domaines vitaux et de fourragement très différents. La femelle du groupe A a, en juin, le domaine de fourragement le plus petit (0,20

ha) et la femelle du groupe C le plus grand (2,05 ha). La différence est d'autant plus frappante qu'elles sont toutes les deux allaitantes et leurs petits sont encore confinés au terrier. De plus, on constate que l'augmentation de la taille du domaine de fourragement de juin à juillet (quand les jeunes sont sortis) est extrêmement importante pour la femelle du groupe A (≈ 720%), alors que pour la femelle du groupe C (21%) l'augmentation est du même ordre que pour la femelle du groupe B, non-reproductrice (13%). L'augmentation générale observée est probablement due à l'augmentation de la disponibilité des ressources et de leur exploitation concomitante, mais pour les femelles cette augmentation est probablement liée aussi à la sortie des jeunes. Parallèlement à la différence d'utilisation de l'espace entre les deux femelles reproductrices, on observe une différence de structure de groupe, notamment l'absence dans un cas (groupe A) et la présence dans l'autre (groupe C) de subordonnés. Dans le groupe A, la femelle semble donc contrainte de réduire ses déplacements, probablement pour protéger les jeunes de prédateurs potentiels, mais aussi de l'infanticide, observé chez la marmotte alpine (annexe 6). Dans le groupe C, le domaine déjà important de la femelle avant la sortie des jeunes laisse à penser qu'elle ne subit pas cette contrainte, et donc que d'autres individus ont peut-être la charge de la surveillance du terrier maternel. En effet, on constate que le mâle adulte et les deux individus de 2 ans ont les domaines de fourragement les plus petits, et que l'augmentation de ces domaines après la sortie des jeunes est considérablement plus élevée que pour les autres individus (108 à 298% *vs* 7 à 30%). Ceci suggère que dans ce groupe ces trois individus restreignent leurs déplacements, et qu'ils pourraient donc jouer un rôle dans la surveillance et la protection des jeunes. Ils permettent ainsi à la mère de passer plus de temps à fourrager, sans attendre que les jeunes soient sortis, ce qui représente un gain de temps, et lui permet d'accumuler plus rapidement des réserves. La femelle reproductrice, prise entre la nécessité de manger afin de satisfaire ses besoins énergétiques élevés et la nécessité de protéger le nid, semble donc bénéficier de la présence de subordonnés qui interviendraient dans la défense du nid, relayant la femelle pour lui permettre de constituer plus rapidement ses réserves.

6.2. UTILISATION DIFFERENTIELLE DE L'ESPACE

6.2.1. Particularités des zones

La marmotte alpine montre une utilisation différentielle de son domaine vital. Le système principal de terriers est la zone la plus utilisée; la marmotte lui est étroitement inféodée. Le système principal peut être assimilé au "cœur du domaine" ("core area"), où les animaux passent l'essentiel de leur temps et où se déroulent une grande partie des activités. L'importance fonctionnelle de cette zone est évidente en hiver à cause de la présence de l'hibernaculum; notre étude souligne son importance également pendant la période active. Les individus du groupe s'y retrouvent la nuit pour dormir et lors de la pause de mi-journée en été. L'essentiel des interactions sociales intragroupe est réalisé dans cette zone, peut-être à cause

du contexte rassurant; en effet, la vigilance réduite pendant les interactions, surtout le jeu, est contre-balancée par la proximité de nombreux terriers profonds qui permettent aux animaux de s'échapper rapidement en cas de danger. De plus, le regroupement des individus sur cette petite zone, notamment entre les périodes de fourragement, augmente la probabilité d'interactions. Le deuxième type d'activité essentiellement réalisé dans cette zone correspond aux postures. Dans ce cas aussi, cela peut être dû au contexte sécurisant qui permet éventuellement d'abaisser le niveau de vigilance lors de postures associées au repos. Cependant, bien souvent la marmotte assise ou allongée, continue de surveiller les alentours. C'est alors la situation du système principal qui entre sans doute en ligne de compte. En effet, le système principal est toujours situé en position surélevée. Dans les groupes A et C, où la topographie est sensiblement la même, le système principal se trouve en haut du talus bordant la pelouse; ce talus abrupt, de plusieurs mètres de haut, surplombe la glière, et du haut du talus les marmottes peuvent contrôler toute la zone en contre-bas. De plus, la pelouse en bordure de route est légèrement en pente, descendant vers le talus, et est donc facilement scrutée depuis le sytème principal. Dans le groupe B, le système principal se trouve dans une petite butte morainique qui surplombe également les environs. L'importance de la surveillance visuelle chez les petits et moyens mammifères vivant en milieu ouvert est généralement reconnue (cf. Formozov, 1966); l'utilisation de promontoires, en conjonction avec des comportements de surveillance, semble être importante dans l'augmentation du champ de vision de l'animal (Tyser, 1980). L'exploration visuelle du milieu à partir du système principal permet donc une surveillance plus efficace pour détecter les prédateurs, mais aussi les intrus. En effet, à plusieurs reprises dans le groupe B, et au moins une fois dans le groupe C, le mâle adulte, assis ou allongé au niveau du système principal, s'est déplacé vers une zone du domaine vital où un individu étranger pénétrait (obs. pers.). Le mâle résidant se déplaçait alors assez rapidement en direction de l'intrus en effectuant des battements rapides de la queue, l'intrus étant alors menacé, voire chassé. L'utilisation de gros rochers sur le système principal, en augmentant encore le champ visuel, accroît un peu plus l'efficacité de la surveillance (Tyser, 1980). Ceci est vérifié dans le groupe B, où les rochers les plus souvent utilisés sont ceux situés en haut de la butte. Les rochers permettent également aux marmottes de thermoréguler (cf. chapitre 4, § 5.2.). Enfin, la plus grande utilisation des rochers par le mâle adulte laisse à penser que non seulement celui-ci peut mieux y surveiller son territoire, mais que par sa seule présence, d'autant plus évidente sur un rocher en hauteur, il assure également une protection passive. Les trois cas d'intrusion jusqu'au système principal observés sur le site d'étude (cf. annexe 6) ont eu lieu alors que le mâle résidant était absent de cette zone, ce qui tend à confirmer cette hypothèse. La présence de rochers sur le domaine vital, en particulier le système principal, semble donc présenter certains intérêts. Mann & Janeau (1988) soulignent qu'à une faible représentation de l'élément rocheux correspond une faible densité de marmottes. Une des raisons pourrait être que l'impact de prédation est réduit

dans une zone où l'encombrement rocheux favorise la crypticité des marmottes. L'éventuel impact de l'élément rocheux sur la taille du domaine vital (Zelenka, 1965; Mann & Janeau, 1988) reste difficile à interpréter. En effet, la présence de rochers et éboulis, associée à de petits domaines vitaux, et l'absence de rochers à de grands domaines paraît paradoxale, car la densité végétale est relativement moins importante dans le premier cas.

Le rôle du sytème annexe est beaucoup plus difficile à interpréter. Il est beaucoup moins utilisé que le système principal, et ne semble pas fondamental puisqu'il n'existe pas dans tous les groupes. Un deuxième hibernaculum pourrait s'y trouver (cf. Arnold, 1990b).

Etant donné sa masse corporelle et ses besoins énergétiques, son régime alimentaire sélectif, et le risque de "surpatûrage", la marmotte ne peut pas confiner son fourragement à de petites zones près des terriers (cf. Holmes, 1984). Les zones dites périphériques sont donc utilisées pour le fourragement. Nous avons vu que dans chacun des groupes il existe une utilisation préférentielle de certaines zones périphériques. L'utilisation différente des zones est certainement liée à la distribution des ressources alimentaires comme montré chez *Marmota flaviventris* (Carey, 1985b) et *M. caligata* (Holmes, 1984). Les préférences alimentaires révèlent souvent les besoins nutritionnels spécifiques d'une espèce dans un environnement particulier (Carey, 1985a). A ce propos, Arnold (1992a) suggère que le taux de plantes ayant une teneur élevée en acides gras polyinsaturés pourrait influencer la probabilité de survie hivernale, étant donné le rôle de ces acides gras lors de l'hibernation (cf. Geiser & Kenagy, 1987). Il se pourrait donc qu'il existe une préférence alimentaire pour ce type de plantes. Néanmoins, de nombreuses études ont montré que d'autres facteurs peuvent influencer l'endroit où l'animal choisira de se nourrir (ex.: Barash, 1980; Belosky, 1981; Duncan, 1983). L'évitement de prédateurs par exemple, peut exercer une forte pression sur les patrons de fourragement (Stein & Magnuson, 1976; Sih, 1982; Cerri & Fraser, 1983), ce qui a été montré chez *M. flaviventris* (Carery, 1985b) et *M. caligata* (Holmes, 1984).

6.2.2. Variation saisonnière

Notre étude montre que l'utilisation de l'espace varie au cours de la saison. A la sortie d'hibernation, les marmottes passent peu de temps dehors, et restent près des terriers principaux. Puis, une fois les réserves graisseuses épuisées, les marmottes vont élargir leur champ, avec l'augmentation de la disponibilité des ressources parallèlement à la fonte des neiges (Wieser, 1983). Selon les conditions environnementales (hiver précédent long, exposition du site), le déneigement plus ou moins tardif peut forcer les animaux à effectuer de grands déplacements sur la neige pour aller jusqu'aux zones déneigées, ce qui représente un risque important (coûts énergétiques, prédation...). Puis, le domaine vital devient maximal en juillet, pour diminuer légèrement après. A l'approche de l'hibernation, les animaux tendent à rester davantage au niveau du système principal et à moins utiliser les zones périphériques,

comme observé chez *Marmota olympus*, *M. caligata* (Barash, 1989) et *M. monax* (Ferron & Ouellet, 1989; Meier, 1992). Cette rétraction sur le système principal se fait parallèlement à une moindre utilisation des zones périphériques, en relation avec une baisse du fourragement. Un tel regroupement des individus sur cette petite zone du domaine vital accroît la probabilité d'interactions et pourrait expliquer également l'augmentation des interactions observée en fin de saison (cf. chapitre 5).

Des variations dans l'utilisation des différentes zones de fourragement ont également été observées au cours de la saison. A l'instar d'autres espèces de marmottes, telles que *Marmota vancouverensis*, M. *olympus*, *M. caligata* (Barash, 1989) et *M. flaviventris* (Frase & Armitage, 1989), le régime alimentaire de *M. marmota* change au cours de la saison (Massemin, 1992). Ainsi, la consommation de Poacées diminue, alors que celle de Dicotylédones augmente; les marmottes consomment plus de fleurs en juillet, puis augmentent la consommation des parties végétatives et des graines en août (Massemin, 1992). Les changements alimentaires peuvent être liés aux variations d'abondance des différentes parties végétales dues à la phénologie des plantes, mais aussi à la qualité des éléments consommés et aux changements temporels de la demande de nutriments (Carey, 1985a). Les graines sont riches en protéines (Mattson, 1980) et représentent une source énergétique relativement concentrée (Brown *et al.*, 1979). Les Dicotylédones contiennent plus de minéraux que les Poacées (Carey, 1985a; Jones & Wilson, 1987) et les Dicotylédones, particulièrement en fin de saison, ont une teneur protéique plus élevée que les Poacées (Carey, 1985a). Les protéines sont probablement les nutriments les plus critiques et souvent limitants pour les herbivores (Bell, 1971; White, 1978; Milton, 1979). Le contenu protéique affecte le choix alimentaire de nombreux mammifères (par exemple les lapins et les lièvres, Miller, 1968; les singes hurleurs, Milton, 1979). D'autres nutriments sont également importants tels que les minéraux comme le phosphore, le calcium et le sodium (Carey, 1985a). Le sodium est considéré comme un nutriment limitant pour de nombreux mammifères herbivores, particulièrement lors de saisons et dans des environnements à déficience sodique (Aumann & Emlen, 1965; Weeks & Kirkpatrick, 1978). Plusieurs espèces de marmottes montrent des comportements d'ingestion liés à une déficience en Na au printemps (Couturier, 1964; Weeks & Kirkpatrick, 1978; Frase & Armitage, 1989; notre étude, lors des captures, cf. chapitre 3), en relation probablement avec une déplétion pendant l'hibernation et une demande accrue par certains individus comme les femelles allaitantes (Robbins, 1983). Enfin la proportion d'acides gras polyinsaturés présents dans le régime alimentaire, puis dans les dépôts graisseux, influencent la durée des épisodes de torpeur. Ainsi, les animaux ayant une quantité d'acides gras polyinsaturés élevée sont capables de rester plus longtemps en torpeur et leur température corporelle peut chuter à des niveaux plus bas (Geiser & Kenagy, 1987). Il semble donc que la variation saisonnière de l'utilisation des différentes zones soit due aux variations du régime alimentaire liées aux changements des besoins nutritionnels, ainsi qu'aux fluctuations de la qualité nutritive des

plantes. D'autres facteurs ont aussi une certaine influence. Ainsi, la moindre utilisation par le groupe B de la zone de prairie marécageuse, ainsi que de la pelouse à *Nardus stricta* en juin, est-elle due à la présence de neige sur une bonne partie. De même, la glière dans le groupe C n'est pas utilisée en juin parce qu'elle est inaccessible pour les marmottes; celles-ci ne peuvent pas traverser le torrent car le débit et la hauteur sont encore élevés à cette époque. La plus grande utilisation en septembre de la prairie marécageuse est peut-être liée à l'humidité de cette zone et à une teneur hydrique plus importante des plantes à un moment de la saison où une grande partie de la végétation est sèche. Durant les périodes de déficit hydrique, *Marmota flaviventris* tend à fourrager dans des zones plus humides (Frase & Armitage, 1989). Enfin, le facteur "fréquentation touristique" joue probablement un rôle, réduisant dans certains cas (groupes A et B) l'utilisation de zones en bordure de route en juillet et août, lorsque la fréquentation de la réserve est maximale; à cette époque, ces zones sont typiquement utilisées plus tard en fin de journée lorsque la présence humaine est pratiquement nulle.

6.2.3. Variations interindividuelles

Les différences individuelles observées sont probablement le reflet de différences de classes d'âge et de sexe. Une sensibilité différentielle aux variations de l'évitement des prédateurs et à l'ingéré alimentaire pourrait être responsable des différences de patrons de fourragement.

6.2.3.1. Effet de la prédation

Plusieurs études suggèrent que les ajustements comportementaux les plus importants en réponse à un risque de prédation ont lieu chez les individus les plus vulnérables, en l'occurence les juvéniles (voir par ex. Stein & Magnuson, 1976; Sih, 1982). Chez les marmottes aussi, ce sont bien sûr les juvéniles qui sont les plus sujets à la prédation (Holmes, 1979; Carey, 1985 b; Arnold, 1990 a). Dans le groupe C, le patron d'utilisation de l'espace par les jeunes pourrait en partie s'expliquer par l'évitement du risque. En effet, ils n'exploitent pas la zone la plus éloignée du système principal (la zone de pelouse à *Carex sempervirens* au-dessus de la route), ni la zone de glière. Dans cette dernière, il y a peu de terriers refuges exploitables (terriers très peu profonds et souvent en partie éboulés, à cause de la nature du sol très caillouteux), et la fuite en est difficile et longue car elle impose de traverser le torrent à un endroit particulier (présence d'un gros rocher au milieu du torrent facilitant la traversée).

6.2.3.2. Exigences énergétiques en fonction de l'âge et du sexe

Il existe aussi peut-être une différence d'exploitation des zones en fonction des besoins énergétiques des différentes classes d'âge. Carey (1985b) a montré que chez *Marmota flaviventris*, la ration de nutriments est un déterminant important des patrons de fourragement des juvéniles. Carey (1985b) observe en effet pour cette classe d'âge seulement, une corrélation positive entre l'utilisation de zones et la biomasse de *Trifolium monoense* de celles-ci. Cette Fabacée, riche en protéine et pauvres en fibres, constitue un aliment riche

nutritionnellement et facilement digestible (Carey, 1985b). L'effet de l'âge sur la préférence alimentaire est à considérer, parce que le degré auquel un régime alimentaire répond aux besoins nutritionnels d'une espèce peut ne pas être le même pour tous les membres de la population (Clark, 1980). Ainsi, les besoins des jeunes en phase de croissance, et des femelles gestantes, puis allaitantes, sont généralement plus stricts que pour les autres classes d'âge, particulièrement en ce qui concerne les protéines et les minéraux (Robbins, 1983). Comme pour les juvéniles, la ration de nutriments chez les femelles reproductrices peut influer fortement sur le fourragement, à cause des demandes énergétiques élevées (cf. Armitage & Salsbury, 1992), de besoins protéiques et minéraux importants, ainsi que du moindre temps utilisable pour stocker des graisses (Carey, 1985b). Dans notre étude, l'exploitation plus importante de la zone située au-dessus de la route par la femelle adulte du groupe C pourrait s'expliquer, notamment, par la présence d'une grande zone de *Onobrychis montana* dans laquelle elle fourrageait souvent (obs. pers.). *Onobrychis montana* appartient à la famille des Fabacées, qui se caractérise par une teneur élevée en protéines (Graham, 1940). Cette particularité est donc peut-être à l'origine d'une préférence alimentaire qui expliquerait l'utilisation accrue d'une zone riche en cette plante. Une analyse préliminaire du régime alimentaire de la marmotte alpine, effectuée dans le groupe C, révèle d'ailleurs que la marmotte consomme 8 espèces de Dicotylédones dont deux espèces de Fabacées (une espèce sur les huit étant non-identifiée) (Massemin, 1992). D'autres espèces de marmottes consomment également des Fabacées : *Marmota caligata* (Hansen, 1975), *M. flaviventris* (Carey, 1985a), *M. olympus* (Barash, 1989) et *M. vancouverensis* (Milko, 1984), ce qui laisse à penser que cette famille de plantes présente un intérêt particulier pour les marmottes en général.

6.2.3.3. Compétition alimentaire

Le patron d'utilisation de l'espace de la femelle reproductrice du groupe C, qui, comme nous l'avons vu tend à plus utiliser une zone éloignée du système principal, et à moins utiliser la pelouse qui entoure ce système, pourrait aussi s'interpréter comme une minimisation de la compétition alimentaire avec ses jeunes. Barash (1980) observe chez *Marmota caligata* une différence d'utilisation de l'espace entre les femelles reproductrices et les femelles non-reproductrices, les premières réduisant le fourragement près du terrier natal. Barash interprète cette réduction de la compétition alimentaire avec les jeunes comme une forme d'investissement parental. En effet, les femelles reproductrices en se déplaçant plus loin du terrier principal dépensent plus de temps et d'énergie, et sont aussi plus sensibles à la prédation. Dans notre étude, un autre coût, lié à l'utilisation de cette zone en bordure de route, existe, dû à la perte de temps, et aussi au risque, liés à la fréquentation humaine. Le flux touristique, important dans la réserve naturelle de la Grande Sassière aux mois de juillet et août, entraîne un passage important sur la route qui peut induire un dérangement non-négligeable dans certains cas. Ainsi, la femelle adulte du groupe C a-t-elle été observée, un

jour (le 27/07/91), étant "coincée" dans un terrier de secours en bordure de route, pendant une heure et demie, et sans doute plus; à plusieurs reprises, elle est sortie à moitié du terrier, mais rentrait aussitôt à l'approche de touristes (obs. pers.).

Chez *Marmota caligata*, il existe un certain degré de compétition alimentaire, tel qu'un adulte en fourrageant dans la proximité immédiate d'un juvénile, réduit la quantité et/ou la qualité de fourrage disponible pour ce jeune. Ceci semble d'autant plus probable que lors des premières semaines après l'émergence, les jeunes restreignent leur activité à un rayon de quelques mètres autour du terrier natal, augmentant graduellement leur domaine vital (Barash, 1980). Notre étude a montré que les juvéniles de *Marmota marmota* font de même. Le même type de compétition semble probable comme le montre la plus faible utilisation de la zone de pelouse à *Carex sempervirens* autour du système principal en juillet, les jeunes augmentant alors progressivement leur domaine vital à cette zone. A l'inverse, chez *Marmota flaviventris,* Frase & Armitage (1984) considèrent que la compétition alimentaire n'est pas responsable des patrons de fourragement observés. En effet, la mère et ses jeunes ont des aires de fourragement similaires, l'utilisation par la mère de zones près du terrier ne décroît pas après l'émergence de sa portée et l'utilisation exclusive de certaines zones est restreinte. De plus, la densité de population n'est probablement pas limitée par l'abondance de nourriture, les marmottes à ventre jaune consommant de 0,9 à 3,1% de la production primaire hors-sol dans l'année (Kilgore & Armitage, 1978). Cependant, afin d'estimer l'impact de la disponibilité alimentaire, il serait plus approprié de mesurer non pas le pourcentage de la production primaire globale consommé, mais plutôt le pourcentage de la production primaire susceptible d'être utilisée par la marmotte (plantes entrant dans son régime alimentaire) consommé. De plus, l'utilisation exclusive n'est pas le seul indicateur de compétition. Celle-ci, qui concerne surtout les jeunes au début de leur vie hors-sol, ne se traduit pas obligatoirement par une utilisation exclusive d'une zone par les autres individus, mais plutôt par une réduction momentanée de l'exploitation d'une zone. Enfin, le degré de compétition alimentaire dépend sans doute de la nature du régime alimentaire; elle peut être effectivement réduite chez *Marmota flaviventris*, considérée comme une espèce généraliste (Frase & Armitage, 1989).

D'autres différences individuelles d'utilisation de l'espace comme celles observées dans le groupe B, restent difficiles à interpréter. Cependant, la moindre fréquentation du système principal par les mâles de 2 ans futurs dispersants est probablement liée à leur statut, et reflète déjà leur exclusion du groupe, provoquée par le mâle adulte.

6.3. LE TERRIER : RESSOURCE LIMITANTE ?

Toutes les espèces de marmottes utilisent les deux types de terriers décrits dans cette étude, à savoir le terrier principal et le terrier secondaire (Barash, 1989). Les rares données de densité d'entrées de terriers limitent les comparaisons interspécifiques; il apparaît néanmoins que l'intervalle de densités mesuré dans notre étude (30 à 50 entrées de terriers/ha) est identique à celui mesuré dans une population de *Marmota caligata* (32 à 49 entrées de

terriers/ha : Barash, 1989). Il existe cependant apparemment une grande variation d'une population à l'autre en fonction de différents facteurs (ancienneté d'occupation du site, densité de marmottes...), comme en témoignent les valeurs très différentes mesurées chez *Marmota flaviventris* (91,8 entrées de terriers/ha : Svendsen, 1974; 11,3 e.d.t./ha : Johns & Armitage, 1979), ainsi que chez *M. caligata* (7,3 à 12 e.d.t./ha : Holmes, 1984; 32 à 49 e.d.t./ha : Barash, 1989).

Le terrier est un paramètre fondamental de l'habitat de la marmotte; elle y passe en effet environ 80% de sa vie (Svendsen, 1974; Barash, 1989). Dans les terriers principaux se déroulent des évènements majeurs tels que l'hibernation, l'accouplement, la parturition, l'ontogenèse des jeunes jusqu'à 40 jours. Les terriers secondaires jouent également un rôle important par leur fonction protectrice vis-à-vis des prédateurs. Comme toutes les autres espèces de marmottes (revue *in* Barash, 1989), la marmotte alpine est la cible de prédateurs terrestres et aviens (cf. chapitre 1, § 6.3.). En général, la vulnérabilité des marmottes est probablement plus grande quand elles fourragent loin de leur terriers (Holmes, 1984). Chez *Marmota caligata* l'utilisation de différentes zones est fonction de l'abondance de la nourriture, mais aussi du risque de prédation déterminé notamment par la densité de terriers refuges (Holmes, 1984).

La mortalité hivernale élevée, particulièrement chez les juvéniles (Barash, 1973; Armitage *et al.*, 1976; Kapitonov, 1978; Johns & Armitage, 1979; Arnold, 1990b) souligne l'importance de la qualité de l'hibernaculum (Arnold *et al.*, 1991). La température de terriers de marmotte alpine diminue exponentiellement durant l'hibernation de 12 à environ 0°C. La température y est inférieure à 5°C pendant les 2/3 du temps, or la consommation en oxygène augmente rapidement quand la température ambiante est inférieure à 5°C (Arnold *et al.*, 1991, cf. chapitre 1, § 5.1.3.2.), ce qui souligne les conditions hivernales particulièrement difficiles auxquelles doivent faire face les marmottes. L'épaisseur du sol est un facteur certainement prépondérant dans la construction de l'hibernaculum. Les espèces de marmottes montagnardes semblent creuser moins de nouveaux terriers par an que l'espèce de plaine *Marmota monax*. Le sol est généralement beaucoup moins profond dans les zones subalpines et alpines que dans l'habitat de *M. monax*, où celle-ci creuse d'ailleurs plus profondément que ne peuvent le faire les espèces montagnardes (Barash, 1989). Un hibernaculum situé plus profondément, donc plus isolé thermiquement, ainsi que des conditions hivernales plus douces, permettent à *M. monax* d'hiberner seule (Grizzell, 1955; Snyder, 1962), contrairement aux espèces plus sociales qui hibernent en groupe (revue *in* Arnold, 1990b). Pour ces dernières, la nature et l'épaisseur du sol, probablement parmi d'autres facteurs, exercent sans doute une forte pression quant à la présence possible d'un hibernaculum, mais aussi quant à sa qualité. Les variations locales sont certainement importantes, ou tout du moins, même pour de faibles amplitudes exercent une forte influence. En effet, chez *Marmota marmota*, bien que le profil de variation de la température soit identique dans différents hibernaculums, la température peut

varier de quelques degrés d'un terrier à l'autre. Ces différences, bien que faibles, peuvent néanmoins avoir des effets considérables en-dessous de 5°C (Arnold *et al.*, 1991). On peut donc penser que les variations locales du sol, phénomène fréquent en milieu alpin (Favarger, 1989), pourraient limiter l'élaboration d'hibernaculums, ce qui expliquerait la transmission entre générations des terriers (Barash, 1989). L'hibernaculum pourrait donc être une ressource limitante pour les marmottes, comme proposé par Andersen *et al.* (1976). Mais, ainsi que le souligne Barash (1989), cette hypothèse nécessite d'être creusée. Il reste à voir dans quelle mesure ils peuvent être produits à la demande. Il se révèle nécessaire de déterminer précisément les caractéristiques physiques de l'hibernaculum et de mesurer sa qualité, d'établir ou d'identifier les conditions environnementales prévalant à l'élaboration de celui-ci. Ainsi seulement la densité d'hibernaculum pourra-t-elle être estimée comme une ressource indépendante d'autres aspects de la biologie de l'espèce.

Enfin, ajoutons que des variables autres que l'hibernaculum lui-même peuvent influer sur les conditions d'hibernation, telles que la durée de la couverture neigeuse, à laquelle la température moyenne du terrier est inversement corrélée (Arnold, 1990b), et l'hibernation sociale; en effet, plus d'animaux hibernent ensemble, plus la température du terrier reste dans une gamme optimale de température ambiante pour les marmottes torpides (Arnold *et al.*, 1991).

6.4. TERRITOIRE

Rappelons que domaine vital et territoire sont deux concepts différents. Alors que le domaine vital est l'aire généralement entourant un site principal, que l'animal normalement traverse à la recherche de nourriture (Burt, 1943), le territoire est une zone défendue (Noble, 1939) ou plus précisément la partie du domaine vital défendue, qui peut correspondre au domaine vital lui-même ou à une zone plus restreinte comme le nid (Burt, 1943). Dans cette portion réservée, le ou les résidants s'opposent par certains comportements ou signaux à l'intrusion d'autres individus (Richard, 1970). Cependant les actes de défense ne sont pas toujours évidents. Ainsi, un territoire peut être additionnellement caractérisé comme une aire fixée qui est utilisée exclusivement par le possesseur (Browns & Orians, 1970).

6.4.1. Territorialité chez les Sciuridés

Michener (1983) a identifié chez les Sciuridés terrestres cinq niveaux d'organisation socio-spatiale (cf. Introduction). Selon le niveau de socialité atteint, une espèce sera territoriale ou non selon le sexe, à l'échelle individuelle ou du groupe.

Chez les espèces dites **"asociales" (niveau 1)**, les deux sexes ne partagent pas leur territoire (ex.: *Marmota monax, Spermophilus franklinii, Spermophilus lateralis*). Chez les espèces pratiquant des **regroupements unifamiliaux de femelles apparentées (niveau 2)**, les mâles ne défendent pas de territoire après la reproduction, ni de ressources

utilisables par la ou les femelles et la progéniture. Chaque femelle défend un terrier (*Spermophilus armatus, S. beldingi, S. elegans, S. richardsoni* (mais voir Davis & Murie, 1985), *S. tereticaudus, Cynomys leucurus*). Chez les espèces où l'on observe des **regroupements de femelles apparentées avec territorialité des mâles (niveau 3)**, les mâles adultes défendent un territoire au-delà de la période d'appariement. Leurs domaines vitaux respectifs chevauchent en partie ceux de quelques femelles adultes (consistant en un ou plusieurs regroupements de femelles apparentées) et de leurs portées. Les femelles défendent une zone autour du terrier natal aussi bien contre le mâle que contre les autres femelles et les intrus [*Spermophilus columbianus, S. parryii, S. richardsonii* (Davis & Murie, 1985)]. Dans le cas de constitution de **harems polygynes dominés par un mâle (niveau 4)**, le mâle du harem défend durant toute la saison d'activité un territoire où vivent plusieurs femelles et leurs portées, le mâle dominant tous les autres membres du harem (ex.: *Marmota flaviventris*). Enfin, chez les espèces où l'on observe des **harems polygynes égalitaires (niveau 5)**, un mâle et plusieurs femelles constituent un groupe cohésif qui établit et défend un domaine vital commun, le mâle ne dominant pas les femelles [ex.: *Cynomys gunnisoni* (Rayor, 1988), *C. ludovicianus, Marmota olympus, M. caligata*].

Il faut souligner que cette classification forme un continuum avec des intergradations entre chaque niveau (ex.: *Spermophilus townsendii* et *S. tridecemlineatus* entre niveaux 1 et 2, *S. beecheyii* entre niveaux 2 et 3), que les espèces placées dans une même catégorie ont des systèmes similaires mais pas identiques, et que, parce que l'organisation sociale peut varier avec l'habitat, différentes populations d'une même espèce peuvent être assignées à différents niveaux (ex.: *Marmota monax, Spermophilus columbianus*) (Michener, 1983).

6.4.2. La marmotte alpine : espèce territoriale ?

D'après Mann & Janeau (1988), la marmotte alpine est généralement considérée comme une espèce territoriale (Bopp, 1956; Müller-Using, 1956; Münch, 1958; Zelenka, 1965; Barash, 1976; Naef-Danzer, 1985; Arnold, 1990a). Cette territorialité s'exprimerait par un comportement de marquage, des comportements agonistiques de la part des adultes à l'encontre des adultes d'un autre groupe familial, et même par des cris (Münch, 1958). Il semble néanmoins qu'une quantification soit nécessaire et que certaines précisions soient à apporter.

Les résultats de notre étude satisfont au moins à deux des trois critères utilisés par Browns & Orians (1970) pour caractériser la territorialité en général : peu de chevauchement des domaines vitaux des groupes voisins et la nature agonistique des rencontres sociales. Le troisième critère concerne le marquage et sera abordé plus loin.

L'ensemble des auteurs parle essentiellement de territorialité des adultes et surtout du mâle (Zelenka, 1965; Barash, 1976; Arnold, 1990a). Celui-ci joue bien sûr un rôle fondamental, mais il est dommage que l'intervention des autres individus du groupe dans la

défense du territoire ait été passée sous silence jusqu'à présent. En effet, chez les espèces hautement sociales (niveau 5), dont fait partie *Marmota marmota* (Barash, 1976; Arnold, 1990a; notre étude), le territoire de l'unité sociale, quelle qu'elle soit (groupe familial, colonie, harem) est utilisé mais aussi défendu coopérativement par l'ensemble des membres (Michener, 1983; Rayor, 1988). La trop faible fréquence des interactions entre groupes (cf. chapitre 5, § 2.2.2.) ne permet pas d'analyse statistique de différents facteurs (âge, sexe). Bien souvent ces interactions impliquent des adultes des deux sexes, mais aussi des individus de 2 ans, voire de 1 an (cf. annexe 6). A l'inverse d'autres auteurs, aucune visite intergroupe amicale de femelle adulte et de 1 an, ni de mélange avec les résidants (Barash, 1976) n'ont été observés sur notre site d'étude, pas plus que de mélange de portées voisines (Arnold, 1990b). Cette classe d'âge est la seule à ne pas intervenir dans la défense du territoire, probablement à cause de la petite taille des individus et d'une composante ontogenétique du comportement agonistique (cf. chapitre 5, § 3.2.). Néanmoins, certains jeunes s'aventurant un peu trop loin des limites du territoire peuvent subir l'agression d'individus voisins plus âgés (obs. pers.).

Si les individus "subordonnés" interviennent dans la défense du territoire, la présence du mâle adulte résidant n'en est pas moins indispensable. En effet, les trois cas d'intrusion d'un mâle au niveau du système principal observés en 1991 ont eu lieu alors que le mâle résidant était absent (annexe 6). Ceci souligne l'importance de la seule présence du mâle, qui indique aux étrangers que le site est occupé, comme pour *Marmota flaviventris* (Armitage, 1974b). Certaines postures à des sites particuliers, comme le système principal, et certains comportements, comme le battement de queue (cf. Armitage, 1974b), mettant en évidence le mâle, pourraient donc être considérés comme des signaux territoriaux, soulignant au passage l'importance de la communication visuelle.

Il semble donc que chez la marmotte alpine comme chez la marmotte à ventre jaune (Armitage, 1974b), la présence constante de mâles territoriaux adjacents les habitue les uns aux autres et que par le maintien de signaux, les animaux évitent d'éventuels conflits coûteux (type lutte). Cependant dès que ces signaux cessent (absence du mâle), le territoire est envahi par un nouveau mâle (ex. groupe B et groupe A, chapitre 5, annexe 6).

Le troisième critère de Browns & Orians (1970) concernant la territorialité est l'utilisation du comportement de marquage.

L'utilisation de glandes orales dans le comportement de marquage a été décrit chez de nombreuses espèces de Sciuridés, dont certaines marmottes comme *Marmota baibacina* (Bibikov & Berendaev, 1978), *M. broweri* (Rausch & Rausch, 1971), *M. flaviventris* (Armitage, 1974b, 1976), *M. monax* (Larochelle, 1978; Hébert & Prescott, 1983), *M. olympus* (Barash, 1973) et *M. marmota* (Koenig, 1957; Münch, 1958).

Le comportement de marquage a probablement plus d'une fonction chez une espèce donnée et différentes fonctions chez différentes espèces; les plus fréquemment proposées sont (Johnson, 1973) :

- substitut d'agression pour avertir les conspécifiques de l'occupation d'un site
- attractant ou stimulant sexuel
- système de repérage de l'habitat pour l'animal lui-même afin de s'orienter ou maintenir un degré de familiarité avec le milieu
- indicateur d'identité individuelle, incluant des informations sur l'état sexuel, l'âge, la dominance, etc...
- signal d'alarme pour les conspécifiques
- indicateur de taille de population

Au sein du genre *Marmota*, l'interprétation de la ou des fonctions varie selon les espèces et les auteurs. Ainsi, chez *M. flaviventris*, l'absence de territorialité chez la femelle et le comportement de marquage réalisé par les deux sexes suggèrent que la territorialité n'est pas la fonction fondamentale, mais que ce comportement est plutôt l'expression du statut de dominance (Armitage, 1976). L'étude *in natura* du comportement de marquage chez *M. monax* laisse à penser que le dépôt d'odeur permet de signaler l'occupation d'un terrier (Ouellet & Ferron, 1988). Reste à savoir si l'information est dirigée vers les conspécifiques (comme signal de territorialité ou de dominance) ou vers l'occupant lui-même (pour se rassurer) (Ouellet & Ferron, 1988). A partir d'une étude en captivité, Hébert & Barrette (1989) suggèrent que l'odeur déposée informerait l'éventuel récepteur de son statut social par rapport au marqueur. Chez *M. marmota*, Koenig (1957) relie le marquage à la reproduction, et Münch (1958), comme Rausch & Rausch (1971) pour *M. broweri*, pense que ce comportement a une fonction territoriale. Une étude récente a montré que le comportement de marquage chez la marmotte alpine est réalisé par les adultes, les 2 ans, et les 1 an (les jeunes n'ayant pas été étudiés), et que le taux augmente avec l'âge, étant maximal chez les adultes (Porteret, 1992). Contrairement à ce qu'observe Koenig (1957), les mâles ne marquent pas plus que les femelles (Porteret, 1992). Porteret (1992) signale que le taux de marquage diminue lorsqu'on s'éloigne de la période de reproduction. Le marquage pourrait donc, en effet, jouer un rôle dans la reproduction; cependant, la très courte période de reproduction (cf. chapitre 1) et la persistance du comportement de marquage au-delà de cette période suggèrent que d'autres fonctions existent (Gosling, 1982). Porteret (1992) interprète le comportement de marquage comme territorial, ce qui paraît probable, bien que plus de données soient nécessaires. Le marquage au niveau du système principal par l'ensemble des membres du groupe laisse à penser que ce comportement pourrait aussi avoir une fonction de familiarisation et de sécurisation ou encore une fonction sociale intervenant dans la cohésion du groupe (Müller-Schwarze, 1983).

Le dépôt d'urine et de fèces portant des sécrétions de glandes accessoires sexuelles ou de glandes anales, peut aussi constituer un comportement de marquage (Johnson, 1973). Pratiquement toutes les espèces de spermophiles, chiens de prairie et marmottes possèdent des glandes anales (Halpin, 1984). Chez certains Sciuridés, les glandes anales sont utilisées durant des rencontres agressives : par exemple chez *Marmota flaviventris* (Armitage, 1976), *M. monax* (Haslett, 1973), *Cynomys ludovicianus* (King, 1955), *Spermophilus columbianus* (Kivett, 1978); elles sont également bien visibles lorsque les animaux sont manipulés et/ou effrayés. Un certain nombre de Sciuridés montrent un comportement de frottement ventral ou anal, mais on ne sait pas si un marquage avec les glandes anales est impliqué (Murie *in* Halpin, 1984).

Etonnamment, personne ne semble avoir envisagé de marquage par les fèces. Un certain nombre d'espèces territoriales, à système social développé, sont pourtant connues pour marquer leur territoire avec leurs fèces : par exemple, les hyènes (Kruuk, 1972; Mills *et al.*, 1980), le blaireau européen, *Meles meles* (Kruuk, 1978), le lapin, *Oryctolagus cuniculus* (Mykytowycz *et al.*, 1976). La cartographie des latrines sur notre site d'étude laisse à penser que celles-ci ne sont pas distribuées au hasard (figure 33). On observe en effet une concentration plus ou moins importante sur le système principal, ainsi que sur les zones de recouvrement des domaines vitaux. La concentration est d'autant plus grande qu'un plus grand nombre de groupes se recouvrent, par exemple les groupes B, Fac et J dans la pelouse à *Nardus stricta* (figure 33).

A l'inverse, lorsque le territoire est plus ou moins isolé par une barrière naturelle, on observe peu de latrines (ex. le groupe A, le long du torrent). On constate que 77 à 89% des latrines se trouvent dans la zone périphérique, essentiellement dans les zones de recouvrement; chez le blaireau, 70% des latrines se situent dans un intervalle de 50 m sur les frontières (Kruuk, 1978). Gorman (1990) identifie deux stratégies de marquage territorial chez deux espèces de hyènes : marquage aux frontières chez la hyène tâchetée *Crocuta crocuta*, et marquage "hinterland", plus intense au centre, chez *Hyaena brunnea*. Il interprète ces différences comme des réponses adaptatives aux conditions locales. Dans des zones riches, des groupes de grande taille occupent des petits territoires où le marquage aux frontières est aisé (grand nombre d'individus pour le réaliser sur un petit périmètre), alors que dans des zones plus pauvres, les groupes sont plus petits et occupent des territoires plus grands où il devient plus coûteux de marquer les frontières; la stratégie la mieux adaptée est alors de marquer intensément le centre. Il semble que si la marmotte effectue bel et bien un marquage territorial par les fèces, la première stratégie soit adoptée. Nous avons vu cependant qu'il peut y avoir une forte densité de latrines au niveau du système principal (ex. groupe B), sur lequel on trouve plutôt de grosses latrines. On peut se demander s'il s'agit d'un marquage dans une zone plus défendue, d'un comportement social (les latrines sont utilisées par tous les membres du groupe) ou d'une simple commodité, le système principal étant l'endroit le plus fréquenté

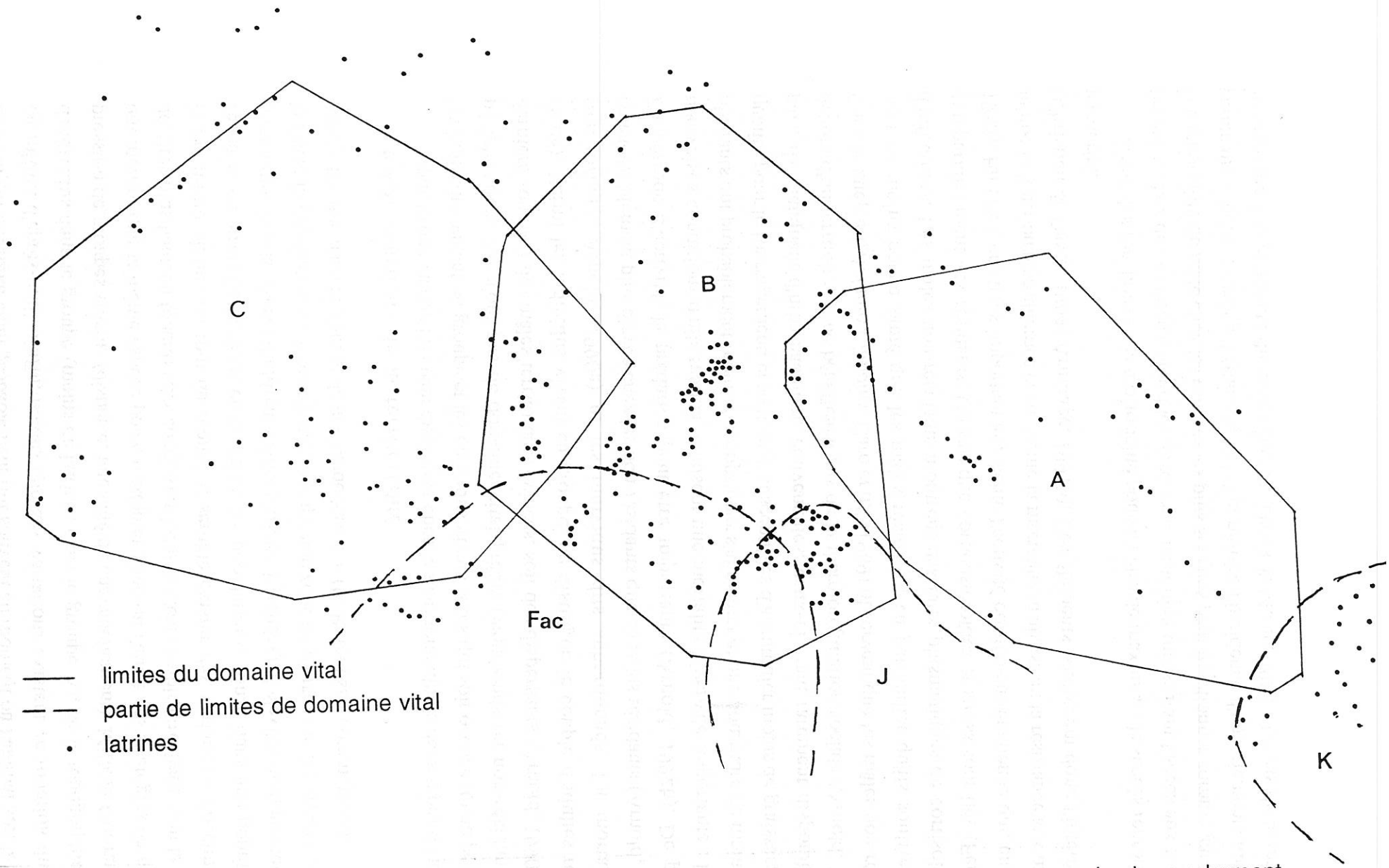


Figure 33: Répartition des latrines sur les domaines vitaux des groupes A, B et C, et sur les zones de chevauchement avec 3 groupes adjacents (Fac, J, K).

et le transit intestinal étant probablement fini souvent au moment où l'animal sort le matin ou en milieu d'après-midi. Enfin, notons que des variations existent en fonction du nombre d'individus dans le groupe (moins de latrines dans le groupe A), de la topographie et de la pression de groupes voisins (distance, intensité de chevauchement). Mills & Gorman (1987) ont montré que la même espèce pouvait adopter l'une ou l'autre des stratégies de marquage décrites plus haut, en fonction des conditions locales. Cela semble être également le cas pour la marmotte alpine, ou tout du moins, il semble exister des variations d'occupation de l'espace, en terme de latrines, en fonction des populations. Ainsi, dans une population de marmottes dans la réserve du Mont-Vallier (Ariège, Pyrénées), il n'existe pratiquement pas de latrines; la population est assez récente, occupe une zone de pierriers et les groupes semblent plus petits que dans la réserve de la Grande Sassière (R. Ramousse, comm. pers.).

6.4.3. Fonctions de la territorialité

Nous avons vu que l'on peut distinguer chez la marmotte alpine deux types d'individus : les individus vivant en groupe et les individus vivant seuls qui soit occupent une petite zone périphérique, soit n'ont pas de domaine vital précis (vagabonds ou non-résidants). Ces derniers sont soit des mâles territoriaux évincés, soit des dispersants (Arnold, 1990a; notre étude). Parmi les individus vivant en groupe, on distingue le couple d'adultes résidants (territoriaux, Arnold, 1990a) et les individus dits subordonnés. La mortalité est considérablement plus élevée chez les non-résidants que chez les résidants (Arnold, 1990a). En période d'activité, la prédation peut être importante (Arnold, 1992b). De plus, de mauvaises conditions d'hibernation induisent une mortalité hivernale importante : les non-résidants ont probablement moins de temps pour s'alimenter et une nourriture de moins bonne qualité pour le fourragement, et sont donc susceptibles d'accumuler moins de graisses; d'autre part, ils manquent d'hibernaculums convenables, ceux-ci étant rarement disponibles, en dehors d'un territoire, et ne bénéficient pas de la thermorégulation sociale (Arnold, 1992b). Chez le guépard, *Acinonyx jubatus*, Caro *et al.* (1989) observent que les mâles non-résidants sont en moins bonne santé que les mâles résidants, en particulier qu'ils souffrent plus d'infections. Les mâles non-résidants montrent des taux plasmatiques de cortisol élevés comparativement aux résidants. On sait que corticostéroïdes et stress sont liés (Ferguson, 1985). En effet, un stress important augmente l'activité cortico-surrénalienne qui, en retour, inhibe la fonction reproductrice et augmente la mortalité en abaissant la résistance aux maladies (Christian & Davis, 1964; Armitage, 1991b). Ces éléments soulignent donc l'intérêt d'être territorial.

L'une des fonctions de la territorialité pourrait être de maximiser le succès reproducteur. En effet, chez de nombreux Sciuridés terrestres, aussi bien qu'assurant l'accès aux femelles, la territorialité du mâle chez les espèces les plus sociales peut fonctionner comme garde de la partenaire ("mate guarding") (Barash, 1981) et réduire l'incidence d'appariements multiples, assurant ainsi la parternité du mâle résidant (Davis & Murie, 1985). Le cas de la marmotte

alpine est de ce point de vue intéressant, mais finalement encore assez obscur. D'un côté certains auteurs parlent de territorialité liée à la reproduction (Zelenka, 1965; Barash, 1976; Arnold, 1990a) avec exclusion d'individus étrangers. D'un autre côté, d'autres auteurs rapportent que des mâles autres que le mâle territorial peuvent s'accoupler avec la femelle résidente, mais qu'aucune agression ouverte ou compétition pour l'accès à la femelle réceptive n'a été observée (Müller-Using, 1957; Hembeck, 1958; Arnold, 1990a). Il semblerait que ces appariements polyandres soit le fait de mâles appartenant au même groupe, le mâle territorial laissant éventuellement les subordonnés se reproduire (Arnold, 1990a). Il pourrait donc bien y avoir territorialité pour défendre l'accès à la femelle par des individus étrangers au groupe (Arnold, 1990a).

Barash (1989) pense que la marmotte alpine pratique le "gallivanting", stratégie reproductrice consistant à vagabonder afin de chercher des opportunités reproductives additionnelles, comme le fait *Marmota caligata* (Barash, 1981). Barash se base en fait sur des observations d'incursions de mâles voisins, effectuées à partir du 1er juin (Barash, 1976), donc bien après la période de reproduction. On ne peut donc logiquement pas parler de "gallivanting".

Zelenka (1965) et Barash (1976) restreignent la territorialité chez la marmotte alpine à la reproduction. Notre étude montre cependant que ce comportement persiste au-delà de cette période, et que les cas d'intrusion de mâle et d'évincement de mâles territoriaux peuvent avoir lieu après la période de reproduction (annexe 6). Les non-résidants saisissent toute opportunité d'accéder à un territoire, même après la période de reproduction, l'accès à une femelle, en cas de réussite, étant de toute manière assurée l'année d'après. Il convient donc pour les mâles résidants de prévenir ces intrusions.

L'infanticide est probablement assez répandu chez les Sciuridés (Sherman, 1981, mais voir Michener, 1982), et est généralement réalisé par les femelles (ex.: Balfour, 1983; Hoogland, 1985), qui développent d'ailleurs un comportement territorial pour protéger leurs jeunes. Nous avons observé indirectement sur notre site d'étude deux cas d'infanticide effectués par des mâles. Il est probable qu'une fonction de la territorialité chez la marmotte alpine soit de protéger les jeunes contre l'infanticide (annexe 6). L'infanticide chez cette espèce pourrait avoir évolué comme une stratégie reproductrice des mâles remplaçant un mâle résidant dans un groupe. En éliminant les jeunes, le nouveau mâle résidant, selon l'hypothèse du conflit intergénération (Pierrotti, 1991), éviterait les coûts associés à l'adoption. Il augmente probablement aussi son succès reproducteur de vie, en assurant sa prochaine reproduction. En effet, bien que la femelle de marmotte alpine n'ait qu'un œstrus par an, l'élimination des jeunes, même après le sevrage augmente la probabilité de survie et de reproduction de la femelle, en éliminant les coûts liés à la thermorégulation pendant l'hibernation, particulièrement dans un groupe où il n'y a pas de subordonnés.

La persistance d'un comportement territorial après la période de reproduction et même lorsqu'il n'y a pas de portée (ex. groupe B en 1991) met en lumière d'autres fonctions de la territorialité chez la marmotte alpine. Les deux ressources majeures des marmottes sont la nourriture et les terriers (Armitage, 1991a). La territorialité pourrait intervenir dans la défense de ces ressources, si celles-ci sont restreintes. En effet, lorsque les ressources sont abondantes, leur défense devient superflue, impliquant une dépense énergétique inutile (Betts, 1973).

La faible disponibilité alimentaire en début de saison explique bien la territorialité. L'accessibilité croissante aux ressources réduit probablement la compétition, d'où une diminution saisonnière des interactions entre groupes. Néanmoins, si le comportement territorial est moins intense, sa persistance prouve qu'il y a effectivement toujours une compétition. Il est probable que le pourcentage de la production primaire nette consommé (cf. Kilgore & Armitage, 1978) n'est probablement pas le bon indicateur de compétition alimentaire. Effectivement, si l'on envisage le pourcentage de consommation par rapport aux seules plantes entrant dans le régime alimentaire, il pourrait y avoir compétition. Il faudrait même envisager le taux de plantes à forte teneur en nutriments intéressants, comme les protéines, sels minéraux et les acides gras polyinsaturés, ces derniers pouvant influencer la probabilité de survie hivernale (Arnold, 1992a). Ces plantes, en fonction de leur abondance, pourraient alors effectivement être une ressource de valeur à défendre.

L'hibernaculum peut être considéré comme une ressource limitante dont la qualité joue un rôle important dans la survie hivernale. L'occurence d'interactions intergroupes sur les zones de chevauchement des domaines vitaux laisse à penser que celles-ci interviennent dans la défense de ressources alimentaires, mais préviennent également l'incursion vers le système principal. Cette zone est implicitement protégée par son occupation même, identifiable par les individus étrangers par la présence de marmottes, la concentration de fèces, le marquage odorant..., ainsi que la présence et la visibilité primordiale du mâle adulte. Festa-Bianchet & Boag (1982) soulignent que chez *Spermophilus columbianus* si l'hibernaculum joue un rôle majeur dans la territorialité, on devrait s'attendre à ce que ce comportement, sous-entendu comportement agressif, soit plus évident à l'approche de l'hibernation. Cependant, la territorialité ne s'exprime pas forcément par de l'agression, et chez la marmotte alpine, il semble que la défense de l'hibernaculum se fasse par des signaux plus subtils, en tout cas probablement moins évidents pour l'observateur que des interactions agressives. La défense du système principal est sans doute permanente tout au long de la saison. Pendant les quatre premiers mois, s'ajoutent d'autres causes de la territorialité, qui devient plus intense. La diminution de comportements liés (marquage, interactions agonistiques) se fait parallèlement à une réduction des causes de la territorialité (reproduction, sevrage, augmentation de la disponibilité des ressources), mais on peut penser qu'une défense du territoire réduit à l'hibernaculum persiste jusqu'à l'hibernation.

7. CONCLUSIONS

La taille des domaines vitaux des trois groupes étudiés est comprise entre 2,65 et 4,13 ha, et varie légèrement au cours de la saison. Les différences de taille entre les trois groupes sont probablement dues à des variations locales topographiques et de végétation, en particulier de plantes consommables par la marmotte, la disponibilité alimentaire influençant la taille du domaine vital.

Les adultes et les individus de 2 ans ont des domaines vitaux de taille équivalente, supérieure à celle des individus de 1 an. Les différences de taille de domaines vitaux et de variations observées entre femelles adultes semblent liées à leur état physiologique (reproducteur ou non), et à la présence ou non de subordonnés dans le groupe, lorsque des jeunes sont nés.

Le domaine vital est constitué de deux zones : le système principal où sont situés les terriers principaux et la zone périphérique qui constitue le reste du domaine vital, où l'on ne trouve que des terriers secondaires. Dans certains groupes, on peut trouver une troisième zone, le système annexe. L'utilisation de ces zones diffère.

Le système principal est la zone la plus utilisée. Les membres du groupe s'y retrouvent la nuit pour dormir et lors de la pause de mi-journée en été. Une grande partie des interactions sociales au sein du groupe se déroulent dans cette zone. Le deuxième type de comportement réalisé correspond aux postures, auxquelles peut être associé un comportement de surveillance, d'autant plus efficace au niveau de cette zone, que celle-ci est généralement surélevée. La zone périphérique est surtout utilisée pour le fourragement.

L'utilisation de ces deux grands types de zone varie au cours de la saison, en relation avec une variation du budget activité-temps.

Les marmottes n'exploitent pas de la même manière les différentes parties de la zone périphérique, distinguées sur la base des groupements végétaux présents, probablement à cause de préférences alimentaires.

La variation saisonnière de l'utilisation des différentes zones de fourragement est liée à un changement dans le régime alimentaire, probablement en rapport avec une variation d'abondance des différentes parties végétales, mais aussi à la qualité des éléments consommés et aux changements temporels de la demande en nutriments.

Les différences d'utilisation des zones de fourragement observées entre individus peuvent être dues à trois facteurs au moins : une sensibilité différentielle entre classes d'âge au risque de prédation, des besoins énergétiques différents entre classes d'âge et de sexe, et une minimisation de la compétition alimentaire vis-à-vis des jeunes.

Le faible taux de recouvrement des domaines vitaux de groupes voisins (8 à 12%), ainsi que la nature agonistique des interactions entre membres de groupes différents, qui ont lieu sur les zones de recouvrement, ainsi que la densité élevée de latrines au niveau de ces mêmes zones, permet de caractériser cette espèce comme territoriale.

La territorialité semble avoir plusieurs fonctions chez la marmotte alpine : défense de l'hibernaculum, défense de l'accès à la femelle par des individus étrangers au groupe, défense des ressources alimentaires, et protection contre l'infanticide. Si la présence du mâle dominant semble indispensable à la défense du territoire, les individus subordonnés interviennent également, d'où une défense coopérative par les membres du groupe.

CHAPITRE 7

DISCUSSION GENERALE

Le but de notre étude était de déterminer clairement le niveau de socialité de la marmotte alpine, comparativement aux autres espèces de Sciuridés terrestres, en abordant l'analyse de son organisation sociale et spatiale.

Notre étude confirme que :

- l'unité sociale est le groupe familial constitué d'un couple d'adultes et d'individus dits subordonnés, issus de portées successives. Il existe aussi des individus solitaires, soit en phase de dispersion, soit ex-territoriaux.
- la dispersion a lieu à partir de l'âge de 2 ans, mais peut être retardée.
- une seule femelle se reproduit par groupe.

Notre étude a mis en évidence que les interactions sociales au sein du groupe sont essentiellement des interactions de reconnaissance et des interactions de type cohésif, alors que les interactions entre groupes d'une part sont rares, et d'autre part sont essentiellement de type agonistique. Les membres d'un groupe utilisent et défendent coopérativement un territoire.

Ces différents points (unité sociale de type groupe familial, dispersion retardée, type d'interactions, défense commune du territoire...) confirment que cette espèce est hautement sociale, et peut donc être placée au niveau 5 de la classification de Michener (1983) (cf. Introduction). La marmotte alpine se distingue néanmoins des autres espèces placées à ce niveau, telles que *Marmota olympus*, *Cynomys ludovicianus* et *Cynomys gunnisoni*, par le système d'appariement qui est de type harem polygyne chez ces espèces, alors qu'il semble plutôt monogame chez *Marmota marmota*.

Au cours de notre étude, nous avons pu observer des différences entre groupes et entre individus sur le plan du comportement social. L'individualité comportementale semble être commune chez les marmottes, particulièrement chez les espèces les plus sociales (Barash, 1989). Nous discutons dans le paragraphe 1 de l'origine de cette **variabilité**, de ses effets sur le système d'appariement et sur le fonctionnement de la population, qui, comme l'a montré Armitage (1975, 1984, 1986c) chez *Marmota flaviventris*, peuvent être substantiels, et des hypothèses proposées quant à sa signification adaptative.

Le système d'appariement est un paramètre important du système social. Nous discutons dans le paragraphe 2, du **système d'appariement** possible de la marmotte alpine, dans l'état actuel des connaissance, à savoir la monogamie. Les différentes hypothèses explicatives sont passées en revue, tout en gardant à l'esprit qu'il est nécessaire d'élargir le champ d'investigation à d'autres populations que celles étudiées à l'heure actuelle, afin de voir s'il existe une certaine plasticité du système d'appariement chez cette espèce.

Lors de notre étude, nous avons eu l'occasion d'observer la dispersion de deux individus, qui se trouvait liée au comportement agressif du mâle adulte du groupe. Ceci pose le problème des facteurs proximaux de la **dispersion**, que nous abordons dans le paragraphe 3, en relation avec les nombreux travaux effectués chez les Sciuridés, mais aussi chez d'autres espèces.

Nous terminons cette discussion générale sur le thème de la **socialité et l'élevage coopératif** chez la marmotte alpine, en abordant l'analyse des conséquences sur la valeur sélective du retard de la dispersion, point fondamental qui reste encore obscur pour toutes les espèces de marmottes hautement sociales.

1. VARIABILITE DE GROUPE ET INDIVIDUELLE

Notre étude a mis en évidence des différences entre groupes à la fois dans l'organisation spatiale et sociale. Il apparaît donc que, comme le montre Armitage (1977) pour *Marmota flaviventris*, chaque groupe de marmottes alpines peut et doit être traité essentiellement comme un système séparé.

Les différences d'organisation spatiale (taille de domaine vital, utilisation de l'espace) sont liées vraisemblablement aux variations locales du milieu (topographie, végétation) et à la pression variable des groupes voisins en fonction de la densité de ceux-ci. Les différences de comportement social sont liés aux différences de composition, aux évènements sociaux et aux différences individuelles. Ainsi, chez *Marmota flaviventris* il n'y a pas de relation consistante entre densité de population et taux de comportement social (Armitage & Downhower, 1974; Armitage, 1975). En revanche, des taux élevés de comportement social peuvent être observés à cause de l'activité d'un animal particulier (Armitage, 1977), ce qui souligne l'importance de la variabilité individuelle.

Nous avons observé chez *Marmota marmota* des différences dans les taux de comportements sociaux entre classes d'âge et de sexe, mais aussi entre individus d'une même classe, comme l'avait déjà mentionné Barash (1976). Ces différences sont probablement liées à la structure d'âge et de sexe du groupe, mais aussi à des différences de phénotypes comportementaux individuels, comme chez *Marmota flaviventris* (Armitage, 1991a). En effet, chez cette espèce une grande partie de la variabilité dans les comportements sociaux est liée aux phénotypes comportementaux individuels (Svendsen & Armitage, 1973). Plusieurs analyses factorielles du comportement, déterminé par la technique de "stimulation par l'image renvoyée par un miroir" ("mirror-image stimulation" Gallup, 1968), indiquent que les marmottes peuvent être classées comme sociales ou asociales, les animaux asociaux soit étant agressifs, soit tendant à éviter leur image (Svendsen & Armitage, 1973; Armitage, 1984). Les mêmes types de différences individuelles semblent exister également chez *Marmota caligata* (Barash, 1989).

La variabilité comportementale augmente avec l'âge, les phénotypes étant apparemment stables chez les adultes (Svendsen & Armitage, 1973; Svendsen, 1974; Barash, 1989), mais pouvant changer durant l'ontogenèse (Armitage, 1986a; Barash, 1989). Cela peut résulter de la simple maturation de différents génotypes (Krebs, 1978a, 1978b; Barash, 1989) ou des effets cumulés de l'expérience individuelle (Bekoff, 1977; Barash, 1989), ou de la combinaison des deux (Barash, 1989). Les phénotypes comportementaux individuels pourraient être déterminés par des expériences sociales variées durant l'ontogenèse (Bekoff, 1977). Plusieurs éléments indiquent effectivement une composante ontogenétique dans les phénotypes comportementaux de plusieurs espèces de marmottes, telles *Marmota flaviventris* (Armitage, 1986a), *Marmota caligata* (Barash, 1989) et *Marmota marmota* (notre étude). Les différences de composition de groupe peuvent affecter non seulement le système social du groupe, mais aussi le développement des jeunes dans le groupe, et influencer leur comportement à l'état adulte (Lott, 1991). Une autre source possible de variation est l'influence prénatale de différentes hormones. Par exemple, des rats nés de mères stressées durant la gestation sont plus anxieux à l'état adulte, ce qui peut altérer leur système social, les rendant plus enclins à se joindre à des conspécifiques dans des situations provoquant l'anxiété (Lott, 1991). Une partie de la variabilité comportementale pourrait résulter des influences intrautérines durant le développement (vom Saal, 1981). En effet, chez les mammifères multipares, pendant le développement prénatal, l'exposition aux androgènes secrétés par les voisins varie en fonction de la position intrautérine, entraînant des différences morphologiques, physiologiques et comportementales (vom Saal, 1981). Chez la souris, les femelles qui se trouvent entre deux mâles dans l'utérus sont partiellement masculinisées et déféminisées; à l'état adulte, elles sont plus agressives, elles attirent moins les mâles, et ont plus tendance à marquer avec l'urine leur environnement (vom Saal & Bronson, 1980). Finalement, l'agression accrue chez ces individus affectera une partie de leurs interactions sociales.

Les différences entre les interactions peuvent être suffisamment importantes pour produire différents sytèmes sociaux pour un ensemble particulier de circonstances (Lott, 1991).

La variabilité comportementale peut avoir des conséquences sur le système d'appariement (Lott, 1991). Chez *Marmota flaviventris* par exemple, l'agressivité de la première femelle avec laquelle un mâle s'accouple détermine largement s'il sera monogame ou polygyne (Armitage, 1977, 1988), les phénotypes agressifs des femelles pouvant être partiellement déterminés par la masculinisation des fœtus.

La variabilité comportementale a également des effets sur le fonctionnement de la population. Alors que la densité numérique est typiquement prise comme l'indice pertinent de la densité de population, la densité comportementale, fonction du nombre d'animaux de chaque type comportemental présent dans la population, pourrait être une mesure plus

appropriée (Armitage, 1975). Chez *Marmota flaviventris*, la densité comportementale contrôle le recrutement (Armitage, 1975, 1984). En particulier, les femelles les plus sociales ont plus de femelles de 1 an, recrutent plus de femelles et ont plus de filles de 2 ans résidantes, que les femelles moins sociales (Armitage, 1986c).

Quel peut être l'intérêt adaptatif d'une telle variabilité comportementale ? La valeur sélective peut être liée à l'hétérozygotie (Soulé, 1980) ou aux processus développementaux, qui par leur nature produisent des individus de valeurs sélectives différentes. La plasticité phénotypique pourrait être une stratégie évolutivement stable (Armitage, 1986c). Cette stratégie est particulièrement appropriée quand des caractéristiques de l'environnement ne sont pas prévisibles à partir de l'information disponible pour un individu (Slater, 1981). Chaque phénotype comportemental peut alors être le mieux adapté dans certaines conditions (Armitage, 1991a). Ainsi, une femelle qui produit des jeunes de phénotypes variés peut augmenter sa valeur sélective et être finalement mieux adaptée qu'une femelle qui produit un seul phénotype comportemental (Armitage, 1984, 1986c, 1991a).

2. SYSTEME D'APPARIEMENT

Les systèmes d'appariement sont adaptés au patron d'espacement des animaux, déterminé par la distribution spatio-temporelle des ressources (Emlen & Oring, 1977). Un deuxième point à considérer est l'anisogamie résultant en une asymétrie dans les intérêts des mâles et des femelles (Williams, 1966). En général, le succès reproducteur de la femelle est contraint par le temps et l'énergie qu'elle consacre aux gamètes et à la production de jeunes, plus que par le nombre de partenaires. A l'inverse, le succès reproducteur du mâle est généralement limité par le nombre de femelles qu'il acquiert (Williams, 1966; Orians, 1969; Trivers, 1972). Le mâle essaiera donc d'être polygyne, mais si les ressources alimentaires sont dispersées et de faible qualité, et que la territorialité est économiquement possible, un mâle monopolisera une femelle, débouchant ainsi sur la monogamie (Barlow, 1988). Néanmoins, si la monogamie est souvent déterminée par les ressources, elle a évolué chez différentes espèces de manières variées en fonction des pressions de sélection différentes (Barlow, 1984; Kinzey, 1986).

Selon Barlow (1988), le manque d'attention porté à la monogamie est dû en partie au fait que celle-ci a été définie comme un système basé sur le soin biparental des jeunes (par ex. Wilson, 1975). En fait, il existe plusieurs espèces monogames qui ne s'occupent pas des jeunes (Wickler & Seibt, 1981, 1983; Barlow, 1984, 1986). Barlow (1988) propose deux définitions, reflètant les deux caractéristiques de base de la monogamie, l'association continue entre un mâle et une femelle et les conséquences génétiques de leur comportement reproducteur :

- monogamie exclusive : un couple est dit monogame si le mâle et la femelle restreignent la plupart de leurs accouplement au même partenaire.
- monogamie biparentale : un couple est monogame si le mâle et la femelle restent partenaires après la fertilisation jusqu'à ce que les jeunes ne réclament plus leurs soins.

Barlow (1988) souligne que ces définitions ne sont pas absolues. La monogamie fait partie d'un continuum qui s'étend de la polygynie à la polyandrie, voire à la promiscuité (Wickler & Seibt, 1981).

L'ensemble des données de la littérature, ainsi que nos propres observations, suggèrent que le système d'appariement de la marmotte alpine est la monogamie, tout du moins dans les populations étudiées jusqu'à présent. En effet, comme le soulignent Emlen & Oring (1977), une labilité considérable est attendue dans les systèmes d'appariement entre différentes populations pour une espèce donnée, dans des environnements ou des situations de densité différents. Raßmann *et al.* (sous presse) parle de polyandrie, car certains mâles subordonnés peuvent se reproduire avec la femelle dominante. Il s'agit d'une éventualité que nous envisageons plus comme un compromis lié à l'élevage coopératif (cf. § 4) que comme un système d'appariement précis. Beaucoup de groupes ne contiennent qu'un mâle susceptible de se reproduire; de plus, l'analyse de paternité chez cette espèce n'en est encore qu'à ces débuts, et il reste à déterminer très précisément la fréquence exacte de reproduction réussie par des mâles subordonnés. De plus, de récentes études ont montré que la monogamie chez les oiseaux n'implique pas la stricte fidélité; les femelles peuvent participer à des copulations extra-couple conduisant à des fertilisations et à des portées à paternité multiple (Westneat *et al.*, 1990; Birkhead & Møller, 1992). De même chez de nombreuses espèces de mammifères, monogames ou non, les femelles copulent régulièrement avec plus d'un mâle durant chaque période d'œstrus, plus souvent chez des espèces sociales que solitaires. La fréquence de copulations multi-mâle n'est pas liée au système d'appariement, les espèces monogames en ayant aussi souvent que les espèces polygynes (Møller & Birkhead, 1989).

Wittenberger (1979) propose cinq hypothèses pour expliquer l'évolution de la monogamie :

1) le soin parental du mâle est indispensable au succès reproducteur de la femelle, et ne peut ne pas être divisé entre plusieurs portées.

2) chez les espèces territoriales, l'association avec un mâle non-apparié est préférable à l'association avec un mâle déjà apparié. Cette hypothèse est dérivée du modèle du seuil de polygynie (Verner, 1964; Orians, 1969), et ne peut donc s'appliquer que quand la qualité des territoires est homogène.

3) chez les espèces non-territoriales, la majorité des mâles accroissent leur succès reproducteur en défendant l'accès exclusif à une seule femelle.

4) lorsque le seuil de polygynie est dépassé, c'est-à-dire lorsque les territoires diffèrent suffisamment quant à leur qualité, l'agression par les femelles appariées empêche les mâles d'acquérir des partenaires supplémentaires.

5) le succès reproducteur du mâle est supérieur avec une femelle plutôt qu'avec deux.

Si de nombreuses espèces d'oiseaux sont monogames (Lack, 1968), relativement peu d'espèces de mammifères le sont : de 3% (Kleiman, 1977) à 5% (Dunbar, 1984).

Les Sciuridés montrent une variété de systèmes d'appariement, mais la polygynie est de loin le système le plus répandu (Dobson, 1984). Ces systèmes vont de la polygynie sans défense par le mâle, comme par exemple chez *Spermophilus beldingi* (Sherman & Morton, 1984), à la polygynie avec défense par le mâle comme chez *Marmota flaviventris* (Armitage, 1974) et *Cynomys ludovicianus* (King, 1955; Hoogland, 1981).

Bien que la plupart des espèces de marmottes étudiées forment des harems polygynes, la polygynie n'est pas obligatoire. Environ plus d'un tiers des associations reproductrices chez *Marmota flaviventris* sont monogames (Armitage, 1986b), un groupe de reproduction sur 12 est monogame chez *Marmota monax* (Svendsen *in* Armitage, 1986), 19% des groupes sont monogames chez *Marmota olympus* (Barash, 1973) et certaines populations de *Marmota caligata* sont entièrement monogames (Holmes, 1984).

Chez *Marmota flaviventris*, la monogamie est observée au niveau des sites satellites, dans des habitats en parcelles ("habitat patches"). Armitage (1988) en déduit que la disponibilité des ressources en est la cause. Néanmoins, une étude par radiotélémétrie a montré que certains mâles peuvent se déplacer entre deux, ou plus, sites satellites et défendre un harem dispersé (Van Vuren *in* Armitage, 1988). Dans une population de *Marmota caligata* en Alaska, Holmes (1984) explique la monogamie par l'hypothèse de distribution des ressources. La première ressource, la densité de végétation, cruciale pour le succès reproducteur de la femelle, est faible comparée à d'autres sites où plusieurs femelles partagent un même hibernaculum (biomasse végétale de 117 g/m^2 *vs* 325 g/m^2). Ceci empêche probablement le partage d'un terrier par deux femelles parce que la nourriture associée n'est pas suffisante pour supporter plus d'une femelle et ses jeunes. En ce qui concerne la deuxième ressource critique, l'hibernaculum, Holmes (1984) considère que la distance entre hibernaculums de proches voisins serait trop importante pour permettre à un mâle d'en contrôler plus d'un. D'autre part, Holmes observe que les mâles n'aident pas directement leurs jeunes, suggérant ainsi que la monogamie n'est pas basée sur le besoin d'un soin biparental.

Afin de déterminer si l'abondance et la distribution des hibernaculums et de la végétation pourrait affecter le système d'appariement chez d'autres espèces de marmottes, Holmes (1984) examine la relation de ces deux ressources avec les ratios de reproduction mâle:femelle au sein du genre. Il trouve une relation inverse entre cette ratio et la distance moyenne d'hibernaculums voisins, et une relation positive entre la ratio de reproduction et la biomasse

végétale. Toutefois, comme le souligne Holmes, pour que cette dernière relation soit valable, il faudrait montrer qu'il existe une corrélation positive entre la biomasse végétale totale et la biomasse des plantes consommées.

Des hivers froids et longs sont typiques de l'habitat des marmottes et sont une source majeure de mortalité (Bibikov, 1968; Arnold, 1990b; Armitage, 1991a). En se regroupant et en se serrant les uns contre les autres, les animaux peuvent économiser de l'énergie et faire ainsi face à de faibles températures pendant longtemps (Bibikov, 1968; Barash, 1973; Michener, 1983; Madison, 1984; Arnold, 1992b). Chez la marmotte alpine, les membres d'un même groupe hibernent tous ensemble dans un seul terrier (Arnold, 1990b). La thermorégulation sociale chez cette espèce a été montrée en laboratoire (Arnold, 1988). Les jeunes sont particulièrement susceptibles à la mortalité hivernale (Arnold, 1990b). Arnold (1992b) a suivi la température corporelle de marmottes alpines pendant l'hibernation dans leur habitat naturel. Il observe que pour une température de l'hibernaculum supérieure à 5°C, les épisodes de torpeur sont parfaitement synchronisés pour tous les animaux dans un groupe, mais que lorsque la température de l'hibernaculum descend en-dessous de 5°C, cela cause le réveil prématuré de certains animaux. La température corporelle de ceux restant en torpeur profonde augmente alors d'une manière inhabituelle et irrégulière. Ceci indique un réchauffement passif dû au contact corporel avec des animaux non-hibernants, car cela a lieu quand au moins un individu dans le groupe est normothermique. Arnold (1992b) a observé que dans un grand groupe constitué d'un couple d'adultes et de leurs enfants, c'est le mâle territorial qui montrait les réveils les plus fréquents. Néanmoins, au moins un de ses fils adultes se joignait toujours à lui dans les réveils. A l'inverse dans un deuxième groupe avec des jeunes mais où les animaux adultes n'étaient ni pères, ni frères ou sœurs des jeunes, c'est la mère qui montrait des réveils additionnels, et elle était rarement accompagnée par les autres membres du groupe. La femelle adulte seule était apparemment incapable d'augmenter suffisamment la température du nid. Un de ses deux jeunes n'a pas survécu à l'hibernation et la mère a perdu presque 50% de sa masse corporelle, ce qui l'a empêchée de se reproduire l'année d'après. Enfin, dans un troisième groupe, ni les parents, ni les frères et sœurs n'étaient présents; aucun réveil additionnel par les membres du groupe les plus âgés n'a eu lieu et les deux jeunes sont morts pendant l'hibernation.

Wittenberger et Tilson (1980) considèrent que probablement chez aucun mammifère la monogamie ne peut s'expliquer par la nécessité de l'assistance parentale du mâle pour l'élevage des jeunes. Selon Holmes (1984), chez *Marmota caligata* la femelle fournirait tout le soin parental direct et il n'apparaît pas que les deux parents soient essentiels. Cependant, Holmes ne considère que les soins pendant la période d'activité et n'envisage pas le problème de l'hibernation. Les résultats des travaux d'Arnold montrent cependant que l'hibernation est un moment critique et un facteur écophysiologique dont il faut tenir compte. Nous avons vu que la présence d'apparentés, dont le père, dans le groupe d'hibernation est cruciale à la

survie des jeunes. La contribution du père au réchauffement des jeunes peut être considérée comme un soin parental direct du mâle chez la marmotte alpine.

L'hypothèse de la distribution des ressources peut être à l'origine du système d'appariement observé mais aucun argument n'est disponible. Si le seuil de polygynie n'est pas atteint, la monogamie apparaît si la variation de qualité du territoire n'est pas suffisante pour compenser la perte de l'assistance paternelle et/ou l'augmentation de la compétition alimentaire. Aucune donnée n'est disponible ni pour la population de la Sassière, ni pour celle étudiée par Arnold, pour déterminer si la monogamie est liée à l'insuffisance des ressources alimentaires pour supporter plus d'une femelle et ses jeunes. D'autre part, l'hypothèse de la distance entre hibernaculums évoquée par Holmes (1984) semble peu probable. Rappelons que cet auteur suggère que la trop grande distance entre les hibernaculums empêcherait le mâle d'en contrôler plus d'un. La distance moyenne mesurée pour *Marmota marmota* est de 187 m et se situe dans la gamme des valeurs les plus hautes mesurées au sein du genre (145 à 259 m) associées à une ratio reproductive comprise entre 1,7:1 et 1,0:1. Néanmoins, on peut penser que ce n'est pas la grande distance entre hibernaculums qui empêche le mâle d'en contrôler plusieurs, mais la présence du mâle apparemment nécessaire pendant l'hibernation.

Si le seuil de polygynie est dépassé, la monogamie peut apparaître si l'agression des femelles appariées empêche les mâles d'acquérir des partenaires additionnelles (Wittenberger & Tilson, 1980). Chez les espèces sociales, cette hypothèse s'applique quand l'agression par la femelle dominante peut prévenir la reproduction de femelles subordonnées sexuellement matures. Or, chez *Marmota marmota* les femelles subordonnées ne peuvent pas se reproduire. On ne sait pas toutefois si cela est dû à l'agression par la femelle dominante. La suppression sociale de la reproduction des subordonnées a lieu quand les femelles reproductrices ont besoin d'aide pour élever les jeunes pour qu'ils aient une chance de survivre (Wasser & Barash, 1983). Les animaux dans des groupes de grande taille réduisent leur perte de masse corporelle pendant l'hibernation lorsqu'il n'y a pas de jeunes (Arnold, 1990b). La tendance est inversée quand des jeunes sont présents, ceux-ci causant un coût inévitable aux autres membres du groupe. Les dépenses énergétiques pour la thermorégulation sociale des jeunes sont probablement telles qu'elles limitent le nombre de jeunes, la survie hivernale n'étant assurée que pour une portée.

La discussion quant au système d'appariement reste ouverte. D'une part, il reste à quantifier plus précisément et systématiquement le pourcentage de jeunes engendrés par le mâle dominant. D'autre part, la variation intraspécifique du système d'appariement doit être considérée (Lott, 1984, 1991). Cette variation existe chez les espèces de marmottes nord-américaines; qu'en est-il de la marmotte alpine, ainsi que des autres espèces eurasiennes ?

3. DISPERSION

La dispersion du site natal (cf. définition chapitre 5, § 1.4.) a lieu chez la plupart des mammifères et des oiseaux (Baker, 1978; Greenwood, 1980; Dobson, 1982), et a des effets importants sur la taille, la composition, la structure génétique, la longévité, la distribution spatiale et l'organisation sociale de la population (voir revue *in* Holekamp, 1986).

Alors que chez les oiseaux la dispersion est biaisée en faveur des femelles, chez les mammifères on observe une prédominance des mâles à quitter le site natal (Lidicker, 1975; Clutton-Brock & Harvey, 1976; Packer, 1979; Greenwood, 1980). Les deux hypothèses les plus largement acceptées pour expliquer le biais sexuel de la dispersion sont celle de Greenwood (1980) et celle de Dobson (1982) (Johnson & Gaines, 1990). Greenwood (1980) relie les différences sexuelles de dispersion au système d'appariement. Chez les espèces monogames, la philopatrie des mâles serait due au fait que ceux-ci doivent acquérir et défendre des ressources suffisantes pour attirer des femelles, et que la familiarité avec leur site natal pourrait fournir un avantage dans l'acquisition de ces ressources. Dans les systèmes polygynes, les femelles investissent plus dans les jeunes que les mâles, l'acquisition d'un territoire est alors critique à leur succès reproducteur. Les femelles devraient gagner plus en étant philopatriques et en ayant accès à leur aire natale, alors que les mâles maximisent leur rendement reproducteur en ayant accès à plusieurs femelles. Dobson (1982), quant à lui, propose que la compétition intrasexuelle pour les partenaires est responsable du biais sexuel de la dispersion. Chez les espèces polygynes et de nombreuses espèces promiscuitaires, la compétition étant plus intense pour les mâles, ce sont eux qui vont avoir tendance à quitter le site natal, alors que chez les espèces monogames, la compétition étant à peu près équivalente pour les deux sexes, les deux devraient partir en proportion équivalente.

Chez certaines espèces de mammifères monogames, les jeunes des deux sexes quittent le site natal, comme par exemple le dik-dik, *Madoqua kirki* (Hendrichs, 1975) et le gibbon, *Hylobates lar* (Itani, 1972). Certaines espèces de mammifères présentent une dispersion biaisée en faveur des femelles : le pika, *Ochotona princeps* (Smith, 1974; Whithworth, 1979), le chimpanzé, *Pan troglodytes* (Pusey, 1980), le lycaon, *Lycaon pictus* (Frame & Frame, 1976), le gorille, *Gorilla gorilla* (Hartcourt *et al.*, 1976), la chauve-souris à ligne blanche, *Saccopteryx bilineata* (Tannenbaum, 1975), la mangouste pygmée, *Helogale parvula* (Rood, 1983).

Chez les Sciuridés terrestres dits asociaux, comme par exemple *Spermophilus franklinii*, *S. lateralis*, *S. townsendii* et *Marmota monax*, les deux sexes quittent le site natal. Chez les espèces plus sociales, les femelles sont plutôt philopatriques, alors que les mâles ont tendance à partir (Armitage, 1981; Dobson, 1982; Michener, 1983; Holekamp, 1984a; Barash, 1989). A l'inverse, chez la marmotte alpine, Arnold (1990a) trouve que dans la

population qu'il étudie, les deux sexes quittent le site natal, mais les femelles le font plus tôt que les mâles.

Bien que de nombreuses études aient déterminé quels individus partent, ainsi que le moment et l'étendue de la dispersion (Holekamp, 1984a), peu d'études ont élucidé la ou les cause(s) aussi bien proximale(s) qu'ultime(s) (Wigget & Boag, 1992). Holekamp (1984a, 1986) passe en revue les différentes hypothèses proposées comme causes proximales de la dispersion :

Le **manque de nourriture** peut induire la dispersion chez certains mammifères. C'est ce qui est observé pour les mâles chez certains carnivores (voir revue *in* Holekamp, 1986) et pour les deux sexes chez le lièvre américain *Lepus americanus* (Boutin *et al.*, 1985). Par contre, chez plusieurs espèces de spermophiles, les données disponibles indiquent que la dispersion des mâles n'est pas causée par le manque de nourriture (Holekamp, 1984). Cependant, Dobson (1979) suggère que l'abondance relative de nourriture dans l'habitat périphérique de la zone natale peut attirer les femelles chez *Spermophilus beecheyi* et stimuler leur dispersion. Le manque de nourriture ne semble causer la dispersion des mâles ni chez *Marmota caligata* et *M. olympus* (Barash, 1989), ni chez *Marmota flaviventris*, les individus de cette espèce consommant 2 à 3% de la production végétale (Kilgore & Armitage, 1978). Cependant, comme déjà souligné, cette estimation n'est peut-être pas un bon indicateur de la disponibilité alimentaire (cf. chapitre.6, § 6.2.3.3.), Webb (1981) souligne d'ailleurs que si tous les jeunes restaient, la colonie aurait tôt fait de surexploiter la nourriture disponible. Chez la marmotte alpine, il existe peut être bien une compétition, en particulier pour des plantes riches en protéines, sels minéraux et acides gras.

Carl (1971) et Festa-Bianchet & King (1984) suggèrent que la **disponibilité limitée des hibernaculums** favorise la dispersion chez *Spermophilus columbianus* et *S. parryii* respectivement. A l'inverse, cette relation n'existe pas chez *Marmota flaviventris* (Armitage & Dowhower, 1974), *Cynomys ludovicianus* (Hoogland, 1982) et *Spermophilus beldingi* (Holekamp, 1984).

L'agression entre individus est une cause de dispersion communément citée (Lidicker, 1962; Christian, 1970; Carl, 1971; Krebs *et al.*, 1973). De nombreux auteurs l'ont évidemment suggéré pour les Sciuridés (voir revue *in* Holekamp, 1984a). Cependant, de nombreuses observations ont révélé que les niveaux généraux d'agression ne sont apparemment pas liés à la dispersion des mâles chez des espèces telles que *Marmota monax* (Bronson, 1963, 1964), *M. flaviventris* (Downhower & Armitage, 1981), *Spermophilus richardsonii* (Yeaton, 1972) ou *S. tereticaudus* (Dunford, 1977); il en est de même pour les blessures, indicatrices d'agression chez *S. armatus* (Slade & Balph, 1974) et *S. beldingi* (Holekamp, 1983).

Plus précisément, l'hypothèse que l'agression par la mère de ses fils entraîne leur dispersion a été rejetée chez *Spermophilus beldingi* (Holekamp, 1984b), *S. richardsonii*

(Michener, 1972) et *S. tereticaudus* (Dunford, 1977). Il en est de même en ce qui concerne l'agression des adultes sur les jeunes mâles pour *Marmota flaviventris* (Armitage, 1973, 1974b; Armitage & Downhower, 1974; Downhower & Armitage, 1981; Brody & Armitage, 1985), *Spermophilus beecheyi* (Dobson, 1979), *S. beldingi* (Holekamp, 1983), *Cynomys ludovicianus* (Halpin *in* Holekamp, 1986), *Spermophilus columbianus* (Festa-Bianchet & King, 1984). A l'inverse, Rayor (1985) conclut que la dispersion natale des mâles chez *Cynomys gunnisoni* résulte de conflits directs avec d'autres mâles. Bien que les jeunes mâles ne quittent le site natal habituellement pas en réponse directe à l'agression de conspécifiques, les interactions agonistiques peuvent néanmoins causer la dispersion natale des femelles (Pfeifer, 1980, 1982; Downhower & Armitage, 1981; Holekamp, 1983). En particulier, la dispersion des jeunes femelles semble être liée à des niveaux élevés d'agression dirigée contre elles par leur mère et sœurs, peut-être en compétition pour des ressources sur le site natal. D'autre part, bien que des niveaux élevés d'agression ne soient pas nécessaires pour la dispersion des jeunes mâles, l'agression par les adultes peut néanmoins accélérer ou faciliter leur dispersion chez des espèces comme *Marmota flaviventris* (Armitage, 1973, 1974b; Downhower & Armitage, 1981), *Spermophilus elegans* (Pfeifer, 1982), *Cynomys gunnisoni* (Rayor, 1985) et *Marmota caligata*, chez laquelle ce sont plutôt les tendances agonistiques de la mère qui jouent un rôle dans la dispersion (Barash, 1989). Chez la marmotte alpine, l'agression semble également intervenir dans la dispersion (Naef-Danzer, Hottinger, *in* Arnold, 1990a; notre étude), bien que plus de données soient nécessaires.

Bekoff (1977) propose que l'**évitement des juvéniles par les conspécifiques** peut conduire à une diminution des interactions sociales, affaiblissant ainsi les liens sociaux. Il suggère ainsi que les individus qui partent sont faiblement liés à leur groupe social, alors que les individus s'engageant dans des interactions cohésives les uns avec les autres seront probablement plus philopatriques, comme observé par exemple chez le chacal *Canis latrans*. En ce qui concerne les Sciuridés, plusieurs auteurs ont proposé cette hypothèse pour expliquer la dispersion natale (voir revue *in* Holekamp, 1986). Ceci a bien été montré chez *Marmota flaviventris* (Armitage, 1962, 1973, 1974b; Armitage & Downhower, 1974; Downhower & Armitage, 1981), chez laquelle il a été observé que la dispersion est retardée lorsque les taux d'interactions amicales sont élevés entre les mâles de 1 an et les adultes. Chez *Marmota olympus*, il semble également que l'évitement intervienne dans la dispersion, les futurs dispersants s'isolant graduellement de leur colonie, occupant des terriers de plus en plus éloignés du terrier natal (Barash, 1989). Armitage & Johns (1982) et Steiner (1972) suggèrent que l'interaction de l'évitement et de l'agression pourrait stimuler la dispersion chez *Marmota flaviventris* et *Spermophilus columbianus*, respectivement. En ce qui concerne *Marmota marmota*, nous avons observé chez les deux individus dispersants du groupe B, en conjonction à un taux important d'interactions agonistiques, un faible niveau d'interactions cohésives, et l'inverse dans le groupe où les individus de 2 ans n'ont pas quitté le site natal.

La **taille et la composition de la portée** ont apparemment peu d'influence sur la dispersion des mâles chez *Spermophilus beldingi* (Holekamp, 1983) et *S. elegans* (Pfeifer, 1980), alors que chez *S. tereticaudus*, les mâles issus de portée de grande taille ont une probabilité plus grande de quitter le site natal que ceux issus de petites portées (Dunford, 1977). La disparition de la mère peut favoriser la rétention des individus en âge de se disperser chez certaines espèces comme *Spermophilus richardsonii* (Michener & Michener, 1973) et *S. elegans* (Pfeifer *in* Holekamp, 1984a), alors qu'elle n'a aucune influence chez *S. beldingi* (Sherman, 1976).

Chez plusieurs espèces de Sciuridés, la dispersion des mâles ne semble pas causée par une **densité de population élevée** ou quelque caractéristique de la famille immédiate de l'animal dispersant (Holekamp, 1984a). Cependant, pour les femelles une faible densité de population dans l'habitat environnant semble stimuler leur départ de zones plus peuplées (Dobson, 1979, 1981). Chez *Marmota olympus*, la dispersion semble dépendante de la densité, fonction de la mortalité hivernale des jeunes (Barash, 1989). Chez *Marmota caligata* également, la dispersion est liée à la densité; en particulier, les individus de 2 ans résidant dans des colonies produisant des portées ont une probabilité plus grande de quitter le groupe natal (Barash, 1989). A l'inverse, chez *Marmota marmota* la dispersion est moins probable lorsque des immatures sont présents dans le groupe (Arnold, 1990a).

L'hypothèse du **"switch" ontogénétique** propose l'existence d'un mécanisme lié au sexe causant la dispersion et l'occurence de comportements associés chez les mâles, quand ils atteignent une masse corporelle minimale ou ont stocké un taux minimal d'énergie (graisses) (Holekamp, 1986). Ainsi, les mâles sont génétiquement programmés pour quitter le site natal, mais le moment de la dispersion dépend de l'acquisition d'une masse corporelle critique ou de dépôts graisseux. Holekamp (1983, 1984b, 1986) trouve que chez *Spermophilus beldingi* tous les mâles quittent le site natal lorsque leur masse corporelle se situe entre 125 et 175 g. La plupart des mâles atteignent cette masse entre leur 7ème et 12ème semaine, lorsque la majorité des dispersions a lieu, mais certains individus n'atteignent pas cette masse avant leur 50-55ème semaine, moment où ils partent. Selon Holekamp (1986), l'hypothèse du "switch" ontogenétique prédit un polymorphisme de la masse corporelle ou de la composition du corps chez les espèces d'écureuils terrestres qui montrent un polymorphisme dans la tendance de dispersion. Cependant, cette prédiction n'est pas vérifiée pour de nombreuses espèces telles que *Spermophilus columbianus* (Hackett, 1987; Wigget & Boag, 1992), *S. armatus* (Slade & Balph, 1974), *S. tereticaudus* (Dunford, 1977), *S. elegans* (Peifer, 1980, 1982). Si la masse corporelle ou la composition pouvait effectivement déterminer le moment de dispersion, on devrait s'attendre à ce que, parmi les individus qui quittent le site natal, l'évolution favorise des tailles corporelles, ou réserves graisseuses, élevées, car l'émigration et l'immigration sont probablement énergétiquement couteuses (Baker, 1978; Holekamp, 1986). Or, chez *Marmota marmota*, il n'y a pas de différence de masse corporelle entre les dispersants et les non-

dispersants, mais les pertes de masse corporelle hivernales sont plus élevées chez les premiers (Arnold, 1990a), ce qui contredit les hypothèses de Barash (1974a) et Armitage (1981). Chez les espèces de Sciuridés terrestres pour lesquelles la dispersion est polymorphique, l'hypothèse du "switch ontogenétique" ne peut prédire ni quels individus quittent le site natal, ni quand. Pour ces espèces, il semble plus probable que le stimulus proximal de la dispersion soit lié à des interactions comportementales entre les individus en âge de partir et les membres de leur groupe, ainsi que les conspécifiques voisins (Hackett, 1987; Wiggett, 1988).

Une autre hypothèse est que la dispersion est **génétiquement déterminée** (Howard, 1960). Cela ne semble pas être le cas chez *Marmota flaviventris* (Armitage, 1991a), et de toute évidence la mesure de l'héritabilité de la dispersion dans les populations naturelles en est encore à ses prémisses (Johnson & Gaines, 1990).

Le comportement amical et/ou agressif peut être l'une des causes de la dispersion mais pas la seule (Armitage, 1991a), l'interaction de plusieurs variables étant probablement nécessaire (Holekamp, 1984a). Les recherches ultérieures sur les causes proximales de la dispersion devront prendre en compte à la fois la parenté, les phénotypes comportementaux individuels, le comportement social, la densité de population, les patrons d'utilisation de l'espace (Armitage, 1991a), mais aussi la sévérité de l'hiver et la disponibilité des ressources (Holekamp, 1984a).

4. SOCIALITE ET ELEVAGE COOPERATIF CHEZ *MARMOTA MARMOTA*

L'élevage coopératif ("cooperative breeding") fait référence à un système social dans lequel certains individus, les aides ("helpers") participent à l'élevage des jeunes produits par d'autres conspécifiques (Brown, 1978, 1987; Emlen & Vehrencamp, 1983; Emlen *in* Walters *et al.* 1992). Chez la plupart des espèces pratiquant l'élevage coopératif, les aides sont des non-reproducteurs qui restent sur leur site natal pendant une ou plusieurs années, et assistent l'un ou les deux parents. Un tel comportement d'aide a été rapporté chez plus de 150 espèces d'oiseaux et environ 25 espèces de mammifères, comme par exemple le lion, *Panthera leo* (Schaller, 1972; Bertram, 1975), la mangouste zébrée, *Mungos mungo* (Neal, 1970), la mangouste pygmée, *Helogale parvula* (Rood, 1978, 1983), le loup, *Canis lupus* (Mech, 1970), le lycaon, *Lycaon pictus* (van Lawick, 1970, 1973), le chacal à dos noir, *Canis mesomelas* (Moehlman, 1979), le renard, *Vulpes vulpes* (MacDonald, 1979), le rat-taupe, *Heterocephalus glaber* (Jarvis, 1981).

Les investigations concernant la signification adaptative de l'élevage coopératif et du comportement d'aide ont souligné deux aspects distincts mais liés :

- les **facteurs environnementaux** qui contribuent à la rétention des juvéniles et l'agrégation de plus de deux adultes en unités sociales.
- les **coûts et bénéfices relatifs à la valeur sélective individuelle** des membres du groupe, qui expliquent comment et pourquoi les membres d'un groupe coopérent.

Contraintes écologiques : les deux modèles (Stacey & Ligon, 1991).

Bien que peu documenté, on considère généralement que la survie et la reproduction des dispersants est beaucoup plus faible que celle des recrutés (Waser & Jones, 1983). Néanmoins, il semble que la survie lors de l'épisode de dispersion varie largement en fonction des espèces et des conditions rencontrées par les individus dispersants (Johnson & Gaines, 1990).

L'explication la plus largement répandue de la philopatrie natale des aides est que celle-ci a lieu quand un certain facteur limitant de l'environnement fait que la dispersion a une probabilité faible de conduire à une reproduction indépendante réussie. Un tel facteur peut être un environnement largement fluctuant, un manque de partenaires ou un manque d'habitat de reproduction ("breeding habitat") convenable et inoccupé (Emlen, 1982a). Cette dernière hypothèse, communément appelée **hypothèse de saturation de l'habitat** (Brown, 1974, 1978; Stacey, 1979; Koenig & Pitelka, 1981), est considérée par de nombreux auteurs pour expliquer l'évolution du comportement d'aide (cf. revue *in* Emlen, 1982, et *in* Stacey & Ligon, 1991).

Cependant, un certain nombre d'éléments indiquent que les opportunités reproductrices chez de nombreuses espèces non-coopératives (chez lesquelles les immatures quittent toujours le site natal) sont aussi limitées que chez des espèces coopératives. Les contraintes écologiques seules ne peuvent expliquer les différences dans les deux patrons de dispersion (Stacey & Ligon, 1991). Stacey & Ligon (1991) propose une hypothèse alternative, l'**hypothèse des bénéfices de la philopatrie**, selon laquelle les aides restent sur le site natal seulement quand il existe un bénéfice net en terme de valeur sélective de le faire. Ceci a une probabilité plus grande d'avoir lieu quand les territoires d'une localité varient beaucoup en qualité, ou quand la coopération de groupe conduit à une variance élevée de la valeur sélective entre des individus appartenant à des groupes de tailles différentes. Stacey & Ligon (1991) ont testé leur modèle en comparant la variance du succès reproducteur entre territoires chez des espèces aviennes coopératives et non-coopératives. Leurs résultats suggèrent effectivement que les patrons locaux de variation dans la qualité des territoires jouent un rôle important dans l'évolution des différents systèmes sociaux.

Chez *Marmota marmota*, les non-résidants sont obligés de vivre dans des habitats qui ne conviennent pas, par manque de refuges ou parce qu'ils ne permettent pas une surveillance efficace des prédateurs (Arnold, 1992b). Seulement 4% des non-résidants incapables de

s'établir comme territoriaux l'année de leur dispersion ont été recapturés les années suivantes, suggérant une mortalité considérablement plus élevée parmi ceux-ci que parmi les résidants (Arnold, 1990a). Une étude par radiotélémétrie donne quelques indications dans ce sens. En effet, le suivi radiotélémétique de 12 marmottes en phase de dispersion, a révélé que six avaient été tuées par des prédateurs avant l'automne (Arnold, 1992b). Il reste à déterminer le taux de mortalité chez les dispersants sur un plus grand échantillon. A l'inverse la mortalité annuelle due à la prédation chez les adultes résidants est inférieure à 2% (Arnold, 1990b). Un autre facteur contribuant au faible taux de recapture des non-résidants est la mortalité hivernale. Il peut être difficile de creuser des terriers convenables pour l'hibernation en un été, et ceux-ci sont donc rarement disponibles en dehors d'un territoire (Arnold, 1992b). Un animal vagabondant peut entrer dans un territoire après que les habitants ont commencé à hiberner et, éventuellement, trouvé un hibernaculum inoccupé. Cependant, il ne bénéficierait pas de la thermorégulation sociale qui réduit la dépense énergétique et la mortalité hivernale (Arnold, 1988, 1990b). Enfin, les non-résidants ont probablement moins de temps pour s'alimenter et ont accès à une nourriture de moins bonne qualité pour le fourragement, accumulant de ce fait vraisemblablement moins de graisses avant le début de l'hibernation que les animaux résidants.

Coûts et bénéfices liés à la socialité

Si les modèles écologiques permettent d'expliquer pourquoi chez des espèces coopératives, les groupes sociaux s'étendent en unités familiales formées par la rétention de jeunes sur leur site natal, ces modèles sont cependant insuffisants pour expliquer pourquoi (ou quand) de tels auxiliaires non-reproducteurs contribueront activement aux efforts reproducteurs des autres individus, à savoir quand ils développeront un comportement d'aide (Emlen, 1982b).

Pour comprendre cela, il est nécessaire d'examiner les coûts et bénéfices qui reviennent aux reproducteurs, habituellement les parents, et aux auxiliaires, résultant de la rétention de ces derniers dans le groupe (Emlen, 1982b).

Quand les conditions écologiques favorisent la rétention des jeunes, mais que celle-ci diminue la valeur sélective des reproducteurs (compétition pour des ressources rares sur le territoire du groupe, interférence dans la parade sexuelle des reproducteurs par des auxiliaires sexuellement actifs), l'aide d'un auxiliaire peut évoluer comme un moyen de réduire le coût croissant subit par le reproducteur, et ainsi minimiser la probabilité que l'auxiliaire sera expulsé du groupe (Emlen, 1982b). Lorsque le nombre de jeunes produits en présence d'un auxiliaire (N_{PA}) est supérieur au nombre de jeunes produits en l'absence d'un auxiliaire (N_{AA}), tous les participants augmentent leur valeur sélective nette en restant ensemble. D'une part, les reproducteurs augmentent leur valeur sélective directe en augmentant la probabilité de survie de leurs jeunes; d'autre part, les auxiliaires augmentent leur probabilité de survie et leur

probabilité de reproduction réussie l'année d'après, ainsi que leur valeur sélective indirecte, en adoptant un comportement de type parental qui accroît la survie des apparentés.

Un comportement d'aide possible est le cri d'alarme. Les écureuils terrestres poussent fréquemment des cris d'alarme pour prévenir les apparentés (cf. revue *in* Hoogland, 1983). Plus d'animaux participent à la surveillance, mieux ils seront protégés contre la prédation et plus la niveau de vigilance peut être réduit (Parker & Hammerstein, 1985; McNamara & Houston, 1992). Chez les marmottes, les jeunes, en particulier, pourraient bénéficier de cette vigilance accrue dans de grands groupes, étant donné qu'ils sont plus sujets à la prédation (Ismagilov, 1956; Shubin, 1963; Maschkin, 1982; Arnold, 1990b). Il est donc possible qu'existent des gains au niveau de la valeur sélective directe des parents et de la valeur sélective indirecte des subordonnés. Cependant, la survie estivale chez la marmotte alpine n'est pas meilleure dans les groupes comprenant des adultes subordonnés par rapport à des groupes n'en contenant pas (Arnold, 1990b). Néanmoins, il est possible que les gains ne soient pas immédiats. La surveillance individuelle réduite, grâce au plus grand nombre d'individus surveillant, permet sans doute de passer plus de temps à s'alimenter, augmentant ainsi le stockage de graisses, ce qui réduit les risques de mortalité hivernale. La parenté supposée des subordonnés et des nouveau-nés n'influence pas significativement le taux de mortalité estivale des jeunes (Arnold, 1990b). Cela est probablement dû au fait que les cris d'alarme chez cette espèce sont audibles sur une telle distance que tous les individus aux alentours en bénéficient, même si les cris sont émis seulement en faveur des parents proches (Lenti Boero, 1992). Néanmoins, comme souligné dans notre étude, il semblerait que la présence d'auxiliaires participant à la défense du territoire préviennent l'infanticide (cf. chapitre 6, § 6.4.3., et annexe 6).

Un autre avantage de former de grands groupes peut résulter de la thermorégulation sociale, par laquelle les animaux peuvent économiser de l'énergie et faire ainsi face à de faibles températures pendant longtemps (Bibikov, 1968, Barash, 1973; Michener, 1983; Madison, 1984; Arnold, 1988).

Chez la marmotte alpine, les groupes de grande taille avec des subordonnés plus âgés connaissent un taux de mortalité hivernal réduit, car, à cause des bénéfices énergétiques liés à la thermorégulation sociale, les individus perdent moins de masse corporelle que dans de plus petits groupes (Arnold, 1990b). Cependant, lorsque des jeunes sont présents, la perte de masse corporelle augmente. La plus grande susceptibilité des jeunes individus pendant l'hibernation, comme en témoigne la mortalité hivernale élevée de cette cohorte, nécessite qu'ils soient réchauffés par les autres membres du groupe. La présence de jeunes dans le groupe d'hibernation augmente la perte de masse corporelle des parents et des frères et sœurs plus âgés, mais diminue celle d'individus subordonnés à parenté plus éloignée (par exemple les descendants d'un mâle territorial remplacé). Les individus subordonnés directement apparentés aux jeunes, qui interviennent dans le réchauffement de ceux-ci pendant

l'hibernation peuvent donc être considérés comme des aides avec un comportement de type parental (Brown, 1978).

Un nombre croissant d'études montrent que les valeurs de N_{PA} excèdent souvent, et parfois même largement, les valeurs de N_{AA} (voir revue *in* Emlen, 1982b). L'assistance d'un auxiliaire devient un avantage valable pour le couple reproducteur. L'aide continuera à être mutuellement avantageuse aux deux parties tant que le potentiel de reproduction indépendante de l'auxiliaire est limité. Mais, lorsque la probabilité pour l'aide de produire des jeunes en se reproduisant indépendamment augmente, l'auxiliaire atteint un point où sa valeur sélective nette est maximisée en quittant le groupe natal, ce qui conduit à un conflit d'intérêt aide-reproducteur (Emlen, 1982b).

Alors que l'intensité du conflit augmente, ou que l'expérience et la dominance du reproducteur et de l'auxiliaire deviennent équivalentes (par exemple quand l'auxiliaire reste dans le groupe natal pendant plusieurs années), l'interférence de stratégies deviendra plus coûteuse en termes de temps, d'énergie et de risques de "revanche". Sous de telles conditions, les reproducteurs qui cèdent une partie de leur valeur sélective aux auxiliaires peuvent être sélectionnés (cf. Alexander, 1974). Ceci peut se faire de trois manières :

• le mâle reproducteur peut tolérer des interactions sexuelles entre la femelle reproductrice et un auxiliaire. Plusieurs cas de copulation de mâles auxiliaires avec la femelle reproductrice ont été observés chez différentes espèces d'oiseaux, et également chez différentes espèces de mammifères comme la mangouste (Neal, 1970; Rood, 1980), le lion (Bertram, 1975), le loup (Mech, 1970), le lycaon (van Lawick, 1973). Dans la mesure où un tel comportement polyandre peut conduire à des portées multiples, un mâle auxiliaire peut augmenter sa valeur sélective en restant dans le groupe. Ainsi, chez la marmotte alpine, les mâles territoriaux peuvent laisser leurs fils se reproduire, prévenant ainsi leur dispersion et assurant leur "provision de chaleur" pour l'hibernation (Arnold, 1990b; Raßmann *et al.*, sous presse). La reproduction des subordonnés étant limitée aux fils du mâle territorial (Arnold, 1992b), les pertes de valeur sélective directe de celui-ci sont atténuées par les gains de valeur sélective indirecte. Une telle tendance apparaîtra seulement lorsque la valeur sélective gagnée par le reproducteur via l'assistance de l'aide égale la valeur sélective perdue pour assurer la rétention de cet aide dans le groupe (Emlen, 1982b). On s'attend donc à ce que le mâle dominant minimise les risques de compétition spermatique, afin d'assurer la paternité d'une proportion relativement élevée de jeunes dans la portée. Parmi les différentes variables suggérées comme critiques (Ginsberg & Huck, 1989), deux catégories peuvent être retenues : l'effet de l'ordre d'accouplement et le moment de l'ovulation, et les tactiques comportementales. Plusieurs études ont montré en effet qu'il y a un moment optimal d'accouplement par rapport à l'ovulation (Ginsberg & Huck, 1989). Chez certaines espèces, les mâles dominants peuvent monopoliser les accouplements au moment du pic de fertilité de la femelle. Il en est peut-être de même chez la marmotte alpine.

• une deuxième stratégie de résolution du conflit implique que la femelle dominante tolère la reproduction d'une autre femelle dans son groupe. Ce type de résolution de conflit résulte du compromis entre la perte de valeur sélective due à la maternité partagée contre le gain de retenir les subordonnés comme membres du groupe d'élevage des jeunes. Chez les oiseaux, cette stratégie prend la forme d'une ponte commune par plusieurs femelles dans le même nid. Un tel comportement est cependant rare, probablement parce que les limites physiques de l'incubation restreignent la taille de la couvée commune. La reproduction de femelles subordonnées et l'élevage en commun des jeunes existent aussi chez des mammifères pratiquant l'élevage coopératif, tels que les mangoustes (Neal, 1970; Rood, 1978, 1983), les lions (Schaller, 1972; Bertram, 1975) et occasionnellement les renards (Mac Donald, 1979) et les lycaons (van Lawick, 1970, 1973). Cependant, il apparaît que la reproduction des femelles subordonnées est supprimée chez la marmotte alpine, probablement à cause des coûts liés à la thermorégulation sociale des jeunes, réduisant le nombre de portées. Ainsi, la reproduction potentielle des mâles subordonnés, contrairement aux femelles subordonnées, entraîne une différence de gain de valeur sélective et permet d'expliquer la dispersion plus précoce des femelles, en tout cas dans la population suivie par Arnold (1990a).

• la réciprocité constitue une troisième forme de perte de valeur sélective. Un individu qui aide un reproducteur lors d'une saison peut gagner l'aide de cet individu l'année d'après. Une autre forme de réciprocité possible est que le donneur originel obtienne l'aide des jeunes du récepteur originel (Emlen, 1982b; Wiley & Rabenold, 1984).

La composante indirecte de la valeur sélective globale inclut à la fois une composante présente et une composante future (Brown, 1980, 1983, 1985, 1987). Dans le cas du comportement d'aide, la composante présente correspond à l'effet de l'aide sur la reproduction du reproducteur, pondéré par les coefficients appropriés de parenté génétique, durant l'effort courant d'élevage. La composante future de la valeur sélective indirecte correspond aux effets de l'aide sur la reproduction du reproducteur qui seront réalisés lors de saisons de reproduction futures, mais sont attribuables à l'aide fournie durant l'effort d'élevage courant. L'augmentation de la survie du reproducteur apparaît être le contributeur majeur à la valeur sélective indirecte future chez différentes espèces d'oiseaux pratiquant l'élevage coopératif (Koenig & Mumme, 1987). Chez la marmotte alpine, les subordonnés qui réchauffent leurs plus jeunes frères et sœurs augmentent leur valeur sélective indirecte non seulement via l'augmentation de la survie des jeunes, mais aussi en augmentant la survie des parents. En effet, les couples hibernant avec des jeunes de l'année sans individus plus âgés, sont parfois incapables de supporter les coûts énergétiques du soin parental durant l'hiver. Environ 15% de ces groupes meurent entièrement, et pratiquement toute la mortalité hivernale parmi les couples résidants a lieu de cette manière (Arnold, 1990b).

Les aides peuvent aussi augmenter la survie future et/ou la fécondité de reproducteurs apparentés en augmentant la survie des jeunes, lesquels pourront à leur tour devenir des aides

les années suivantes. Il est possible aussi que les aides puissent augmenter la survie future et/ou la fécondité des reproducteurs d'une autre manière. Ainsi, l'aide fournie aux reproducteurs peut diminuer les coûts de reproduction suffisamment pour augmenter leur fécondité l'année suivante (Mumme *et al.*, 1989). Cela semble être le cas chez la marmotte alpine, pour laquelle la présence de subordonnés peut permettre d'augmenter la fertilité de la femelle reproductrice, en réduisant sa perte de masse corporelle pendant l'hibernation (Arnold, 1986). La présence de subordonnés pendant la période d'activité pourrait aussi permettre à la femelle de fourrager plus longtemps et, éventuellement, plus loin lorsque les jeunes sont encore confinés au terrier, en admettant que les subordonnés interviennent effectivement dans la surveillance du terrier de mise-bas.

Enfin, Brown (1983, 1985, 1987) suggère qu'un aide peut aussi augmenter la composante future de sa valeur sélective indirecte d'une troisième manière : l'expérience gagnée en tant qu'aide pourrait le rendre plus efficace les années suivantes.

L'importance relative de la sélection de parentèle et individuelle chez la marmotte alpine reste à déterminer. Armitage (1987, 1989) considère que la sélection de parentèle (valeur sélective indirecte) est moins importante que la valeur sélective directe dans l'évolution des groupes et comportements sociaux de mammifères. Les résultats des travaux d'Arnold (1900b) suggèrent cependant que l'importance de la sélection de parentèle dans l'évolution de la dispersion retardée et, donc, de la socialité, a été sous-estimée jusqu'à présent par manque de connaissance à propos des effets de l'hibernation sociale sur la valeur sélective.

* * *

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

ABBOTT, D.H. (1987). Behaviourally mediated suppression of reproduction in female primates. *J. Zool. (Lond.)*, **213** : 455-470.

ALEXANDER, R.D. (1974). The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **5** : 325-383.

ALOIA, R.C. (1981). L'hibernation. *La Recherche*, **128** : 1376-1383.

ALTMANN, J. (1974). Observational study of behavior : sampling method. Behaviour, **49** : 227-265.

AMBID, L. (1971). Modifications métaboliques en relation avec l'hibernation et les réveils périodiques du lérot (*Eliomys quercinus* L.). Thèse de doctorat *es* Sciences Naturelles, Université de Toulouse, France.

AMBID, L. (1980). Hibernation induite par la simple suppression des protides alimentaires chez le lérot (*Eliomys quercinus*). *Bull. Soc. Ecophysiol.*, **5** : 171-177.

AMBID, L., BERGES, R. & CAZANEUVE, C. (1986). Seasonal body weight rhythm and circannual endocrino-metabolic cycles in the hibernating ground squirrel (*Citellus tridecemlineatus*). *In* : *Endocrine regulations as adaptive mechanisms to the environment.* (Assenmacher, I. & Boissin, J., eds.) C.N.R.S., pp. 371-378.

AMBID, L., CASTAN, I., ATGIE, C. & NIBBELINK, M. (1990). Prise alimentaire et niveau de l'activité adrénergique périphérique chez un rongeur hibernant "le lérot". *Vie et Milieu*, **40** : 160-167.

ANDERSEN, D.C., ARMITAGE, K.B. & HOFFMANN, R.S. (1976). Socioecology of marmots: female reproductive strategies. *Ecology*, **57** : 552-560.

ARMITAGE, K.B. (1962). Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.*, **10** : 319-331.

ARMITAGE, K.B. (1965). Vernal behaviour of the yellow-bellied marmot. *Anim. Behav.*, **13** : 59-68.

ARMITAGE, K.B. (1973). Population changes and social behaviour following colonization by the yellow-bellied marmot. *J. Mammal.*, **54** : 842-854.

ARMITAGE, K.B. (1974a). Demography of yellow-bellied marmot populations. *Ecology*, **55** : 1233-1245.

ARMITAGE, K.B. (1974b). Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot. *J. Zool. (Lond.)*, **192** : 233-265.

ARMITAGE, K.B. (1975). Social behavior and population dynamics of marmots. *Oikos*, **26** : 341-354.

ARMITAGE, K.B. (1976). Scent marking by yellow-bellied marmots. *J. Mammal.*, **57** : 583-584.

ARMITAGE, K.B. (1977). Social variety in the yellow-bellied marmot : a population-behavioral system. *Anim. Behav.*, **25** : 585-601.

ARMITAGE, K.B. (1981). Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. *Oecologia*, **48** : 36-49.

ARMITAGE, K.B. (1982). Social dynamics of juvenile marmots : role of kinship and individual variability. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **11** : 33-36.

ARMITAGE, K.B. (1984). Recruitment in yellow-bellied marmot populations : kinship, philopatry and individual variability. *In* : *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels.* (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 377-403.

ARMITAGE, K.B. (1986a) Individual differences in the behavior of juveniles yellow-bellied marmots. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 419-424.

ARMITAGE, K.B. (1986b). Marmot polygyny revisited : Determinants of male and female reproductive strategies. *In: Ecological Aspects of Social Evolution.* (Rubenstein, D.S. & Wrangham, R.W., eds.) Princeton University Press, New Jersey, pp. 303-331.

ARMITAGE, K.B. (1986c) Individuality, social behavior and reproductive success in yellow-bellied marmots. *Ecology*, **67** : 1186-1193.

ARMITAGE, K.B. (1987). Social dynamics of marmots : reproductive success, kinship and individual fitness. *Trends Ecol. Evol.*, **2** : 279-283.

ARMITAGE, K.B. (1988). Ressources and social organization of ground-dwelling squirrels. *In : The Ecology of Social Behavior.* (Slobodchikoff, C.N., ed.) Academic Press, New York, pp. 131-155.

ARMITAGE, K.B. (1989). The function of kin discrimination. *Ethol. Ecol. Evol.*, **1** : 111-121.

ARMITAGE, K.B. (1991a). Social and population dynamics of yellow-bellied marmots : results from long-term research. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **22** : 379-407.

ARMITAGE, K.B. (1991b). Factors affecting corticosteroid concentrations in yellow-bellied marmots. *Comp. Biochem. Physiol.*, **98 A** : 47-54.

ARMITAGE, K.B. & DOWNHOWER, J.F. (1974). Demography of yellow-bellied marmot populations. *Ecology*, **55** : 1233-1245.

ARMITAGE, K.B. & JOHNS, D.W. (1982). Kinship, reproductive strategies and social dynamics of yellow-bellied marmots. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **11** : 55-63.

ARMITAGE, K.B. & SALSBURY, C. (1992) Factors affecting oxygen consumption in wild-caught yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Comp. Biochem. Physiol.* , **103 A** : 729-737.

ARMITAGE, K.B., DOWNHOWER, J.F. & SVENDSEN, G.E. (1976). Seasonal changes in weights of marmots. *Am. Midl. Nat.*, **96** : 36-51.

ARMITAGE, K.B., MELCHER, J.C. & WARD, J.M.Jr. (1990). Oxygen consumption and body temperature in yellow-bellied marmot populations from montane-mesic and lowland-xeric environments. *J. Comp. Physiol. B*, **160** : 491-502.

ARNOLD, W. (1985). Sociobiology of alpine marmots. *In : Proc. of the 19th International Ethological Conference*, Université P. Sabatier, Toulouse, p. 261.

ARNOLD, W. (1988). Social thermoregulation during hibernation in Alpine marmots (*Marmota marmota*). *J. Comp. Physiol. B*, **158** : 151-156.

ARNOLD, W. (1990a). The evolution of marmot sociality : I. Why disperse late ? *Behav. Ecol. Sociobiolol.*, **27** : 229-237.

ARNOLD, W. (1990b). The evolution of marmot sociality : II. Costs and benefits of joint hibernation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27** : 239-246.

ARNOLD, W. (1992a). Adaptation to the cold : the physiology of marmot hibernation. *In : Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and gen. Marmota.* (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E., eds.) Torino, Italy, pp. 31-39.

ARNOLD, W. (1992b). Social evolution and obligatory group hibernation in marmots. *In : Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and gen. Marmota.* (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E., eds.) Torino, Italy, pp. 47-54.

ARNOLD, W. & LICHTENSTEIN, A.V. (1993). Ectoparasite loads decrease the fitness of alpine marmots (*Marmota marmota*) but are not a cost of sociality. *Behav. Ecol.*, **4** : 36-39.

ARNOLD, W., HELDMAIER, G., ORTMANN, S., POHL, H., RUF, T. & STEINLECHNER, S. (1991). Ambient temperatures in hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots (*Marmota marmota*). *J. Therm. Biol.*, **16** : 223-226.

ASCHOFF, J. (1966). Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology*, **47** : 657-662.

AUMANN, G.D. & EMLEN, J.T. (1965). Relation of population density to sodium availability and sodium selection by microtine rodents. *Nature*, **208** : 198-199.

B

BAILEY, E.D. (1965a). Seasonal changes in metabolic activity of non-hibernating woodchucks. *Can. J. Zool.*, **43** : 905-909.

BAILEY, E.D. (1965b). The influence of social interaction and season on weight change in woodchucks. *J. Mammal.*, **46** : 438-445.

BAKER, R.J. & NELDER, J.A. (1978). The GLIM system. Release 3, Generalized Linear Interactive Modelling. Numerical Algorithm Group, Oxford.

BAKER, R.R. (1978). *The Evolutionary Ecology of Animal Migration.* Hodder & Stoughton, London.

BAKKEN, G.S. (1976). A heat transfer analysis of animals : unifying concepts and the application of metabolism chamber data to field ecology. *J. Theor. Biol.*, **60** : 337-384.

BAKKEN, G.S. (1980). The use of standard operative temperature in the study of the thermal energetics of birds. *Physiol. Zool.*, **53** : 108-119.

BAKKEN, G.S. (1981). How many equivalent black-body temperatures are there? *J. Therm. Biol.*, **6** : 59-60.

BALDWIN, B.H., TENNANT, B.C., REIMERS, T.J., COWAN, R.G. & CONCANNON, P.W. (1985). Circannual changes in serum testosterone concentrations of adult and yearling woodchucks (*Marmota monax*). *Biol. Reprod.*, **32** : 804-812.

BALFOUR, D. (1983). Infanticide in the Columbian ground squirrel *Spermophilus columbianus*. *Anim. Behav.*, **31** : 949-950.

BARASH, D.P. (1973a). The social biology of the Olympic marmot. *Anim. Behav. Monogr.*, **6** : 171-245.

BARASH, D.P. (1973b). Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.*, **21** : 579-584.

BARASH, D.P. (1974a) The evolution of marmot societies : a general theory. *Science*, **185** : 415-420.

BARASH, D.P. (1974b). The social behaviour of the hoary marmot (*Marmota caligata*). *Anim. Behav.*, **22** : 256-261.

BARASH, D.P. (1976). Social behavior and individual differences in free-living alpine marmots (*Marmota marmota*). *Anim. Behav.*, **24** : 27-35.

BARASH, D.P. (1980). The influence of reproductive status on foraging by hoary marmots (*Marmota caligata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **7** : 201-205.

BARASH, D.P. (1981). Mate guarding and gallivanting by male hoary marmots (*Marmota caligata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9** : 187-193.

BARASH, D.P. (1989). *Marmots : Social Behavior and Ecology.* Stanford University Press, Stanford, California.

BARLOW, G.W. (1984). Patterns of monogamy among teleost fishes. *Archiv. FischWissenschaft*, **35** : 75-123.

BARLOW, G.W. (1986). A comparison of monogamy among freshwater and coral-reef fishes. *Proc. of the 2nd Indo-Pacifid Fish Conference.*

BARLOW, G.W. (1988). Monogamy in relation to resources. *In*: : *The Ecology of Social Behavior*. (Slobodchikoff, C.N., ed.) Academic Press, New York, pp. 55-79.

BASSANO, B., DURIO, P., FACELLO, C., MACCHI, E., PIAZZA, R. & TRINCHERO, C. (1992). Preliminary analysis of the temporal and spectral acoustic parameters of *Marmota marmota* sound emissions. *In : Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and on gen. Marmota*. (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E., eds.) Torino, Italy, pp. 69-83.

BEKOFF, M. (1972). The development of social interactions, play and metacommunication in mammals : an ethological perspective. *Q. Rev. Biol.*, **47** : 412-434.

BEKOFF, M. (1977). Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. *Am. Nat.*, **111** : 715-732.

BEKOFF, M., & BYERS, J.A. (1981). A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play : a methodological hornet's nest. *In : Behavioral development. The Bielefeld Interdisciplinary Project.* (Immelmann, K., Barlow, G.W., Petrinovich, L. & Main, M., eds.) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 97-126.

BELL, R.H.V. (1971). A grazing ecosystem in the Serengeti. *Sci. Am.*, **225** : 86-93.

BELOVSKY, G.E. (1981). Optimal activity times and habitat choice of moose. *Oecologia*, **52** : 236-245.

BERENDYAEV, S.A. & KULKOVA, N.A. (1965). On intraspecies relations of grey marmots. *Zool. Zh.*, **44** : 110-116.

BERTRAM, B.C.R. (1975). Social factors influencing reproduction in wild lions. *J. Zool. (Lond.)*, **177** : 463-482.

BERTRAM, B.C.R. (1983). Kin selection and altruism. *In : Recent Advances in the Study of Mammalian Behavior.* (Eisenberg, J.F. & Kleiman, D.G., eds.) Am. Soc. Mammal. Spec. Publ. No 7, pp. 721-737.

BETTS, B.J. (1973). The adaptiveness of the social organization of a population of Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). Ph. D. thesis, University of Montana, Missoula.

BETTS, B.J. (1976). Behaviour in a population of Columbian ground squirrels, *Spermophilus columbianus. Anim. Behav.*, **24** : 652-680.

BIBIKOV, D.I. (1968). *Die Murmeltiere.* Die neue Brehm Bücherei, Ziemsen, Stuttgart.

BIBIKOV, D.I. (1992). Marmots are zoonosis provoking carriers. *In : Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and on gen. Marmota.* (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E., eds.) Torino, Italy, pp. 25-29.

BIBIKOV, D.I. & BERENDYAEV, S.A. (1978). The Altaï marmot. *In : Marmots: Their Distribution and Ecology.* (Zimina, R.P., ed.) Nauka, Moscow.

BIRKHEAD, T.R. & MØLLER, A.P. (1992). *Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences.* Academic Press, London.

BOPP, P. (1952). Der Schrei des Murmeltiers als akustische Territoriumsmarkierung. *Säugetierkd. Mitt.*, **3** : 3-5.

BOPP, P. (1956). Zur Topographie eines Kolonialterritoriums bei Murmeltieren. *Rev. Suisse Zool.*, **63** : 255-261.

BOUTIN, S., GILBERT, B.S., KREBS, C.J., SINCLAIR, A.R.E & SMITH, J.N.M. (1985). The role of dispersal in the population dynamics of snowshoe hares. *Can. J. Zool.*, **63** : 106-115.

BRAUDE, S. & LACEY, E. (1992). La vie sociale des rats-taupes. *La Recherche*, **247** : 1126-1133.

BRODY, A.K. & ARMITAGE, K.B. (1985). The effects of adult removal on dispersal of yearling yellow-bellied marmots. *Can. J. Zool.*, **63** : 2560-2564.

BRODY, A.K. & MELCHER, J. (1985). Infanticide in yellow-bellied marmots. *Anim. behav.*, **33** : 673-674.

BRONSON, F.H. (1962). Daily and seasonal activity patterns of woodchucks. *J. Mammal.*, **43** : 425-427.

BRONSON, F.H. (1963). Some correlates of interaction rates in natural populations of woodchucks. *Ecology*, **44** : 637-644.

BRONSON, F.H. (1964). Agonistic behaviour in woodchucks. *Anim. Behav.*, **12** : 470-478.

BROWN, J.H., REICHMAN, O.J. & DAVIDSON, D.W. (1979). Granivory in desert ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **10** : 201-227.

BROWN, J.L. (1974). Alternate routes to sociality in jays - with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *Am. Zool.*, **14** : 63-80.

BROWN, J.L. (1975). *The Evolution of Behavior.* Norton, New York.

BROWN, J.L. (1978). Avian communal breeding systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **9** : 123-155.

BROWN, J.L. (1980). Fitness in complex avian social systems. *In : Evolution of Social Behavior: Hypotheses and Empirical Tests.* (Markl, H., ed.) Weinheim, Verlag Chemie, pp. 115-128.

BROWN, J.L. (1983). Cooperation - a biologist's dilemma. *Adv. Study Behav.*, **13** : 1-37.

BROWN, J.L. (1985). The evolution of helping behavior - an ontogenetic and comparative perspective. *In : The comparative Development of Adaptive Skills: Evolutionary Implications.* (Gollin, E., ed.) Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey, pp. 137-171.

BROWN, J.L. (1987). *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton University Press, Princeton.

BROWN, J.L. & ORIANS, G.H. (1970). Spacing behavior in mobile animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **1** : 239-262.

BURT, W.H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.*, **24** : 346-352.

C

CANGUILHEM, B. (1985a). L'adaptation des mammifères au froid. *Bull. Soc. Ecophysiol.*, **10** : 21-25.

CANGUILHEM, B. (1985b). Rythmes circannuels chez les mammifères hibernants sauvages. *Can. J. Zool.*, **63** : 453-463.

CARDWELL, J.R. & LILEY, N.R. (1991). Androgen control of social status in males of a wild population of stoplight parrotfish, *Sparisoma viride* (Scaridae). *Horm. Behav.*, **25** : 19-28.

CAREY, H.V. (1983). Foraging and nutritional ecology of yellow-bellied marmots in the White Mountains of California. Ph. D. thesis, University of California, Davis.

CAREY, H.V. (1985a). Nutritional ecology of yellow-bellied marmots in the White Mountains of California. *Holarctic Ecology*, **8** : 259-264.

CAREY, H.V. (1985b) The use of foraging areas by yellow-bellied marmots. *Oikos*, **44** : 273-279.

CARL, E.A. (1971). Population control in Arctic ground squirrels. *Ecology*, **52** : 395-413.

CARO, T.M. (1990). Le jeu chez les animaux. *La Recherche*, **222** : 740-747.

CARO, T.M., FITZGIBBON, C.D. & HOLT, M.E. (1989). Physiological costs of behavioural strategies for male cheetahs. *Anim. Behav.*, **38** : 309-317.

CERRI, R.D. & FRASER, D.F. (1983). Predation and risk in foraging minnows: balancing conflicting demands. *Am. Nat.*, **121** : 552-561.

CHALINE, J. (1972). *Les rongeurs du pléistocène moyen et supérieur de France (systématique - biostratigraphie - paléoclimatologie)*. Cahiers de paléontologie, C.N.R.S., Paris.

CHALINE, J. & MEIN, P. (1979). *Les Rongeurs et l'Evolution*. Doin, Paris.

CHRISTIAN, J.J. (1970). Social subordination, population density and mammalian evolution. *Science (N.Y.)*, **168** : 84-90.

CHRISTIAN, J.J. & DAVIS, D.E. (1964). Endocrines, behavior, and population. *Science*, **146** : 1550-1560.

CLARK, D.A. (1980). Age- and sex-dependent foraging strategies of a small mammalian omnivore. *J. Anim. Ecol.*, **49** : 549-563.

CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P.H. (1976). Evolutionary rules and primate societies. *In : Growing Points in Ethology*. (Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A., eds.) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 195-327.

COCHET, N. (1991). Température et rythme d'activité chez la marmotte alpine (*Marmota marmota*) durant l'hibernation. Rapport de D.E.A., Université Claude Bernard Lyon 1.

COCHET, N., LE GUELTE, L. & LE BERRE, M. (1992). Rhythm and behaviour in a group of hibernating Alpine marmots. *In : Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and gen. Marmota*. (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E , eds.) Torino, Italy, pp. 55-61.

CONCANNON, P.W., PARKS, J.E., ROBERTS, P.J. & TENNANT, B.C. (1992). Persistent free-running circannual reproductive cycles during prolonged exposure to a constant 12L:12D photoperiod in laboratory woodchucks (*Marmota monax*). *Lab. Anim. Sci.*, **42** : 382-391.

CORBET, G.B. (1978). *The Mammals of the Palearctic Region : A Taxonomic Review*. British Museum of Natural History & Cornell University Press, London & Ithaca (U.S.A.).

COUTURIER, M.A.J. (1963). Contribution à l'étude du sommeil hibernal chez la Marmotte des AIpes, *Marmota m. marmota* L. 1758. *Mammalia*, **27** : 455-482.

COUTURIER, M.A.J. (1964). *Le gibier des montagnes françaises*. Arthaud, Grenoble.

CROOK, J.H. (1965). The adaptive significance of avian social organizations. *Symposia of the Zoological Society of London*, **18** : 237-258.

CROOK, J.H. (1970). The socio-ecology of primates. *In: Social behaviour in Birds and Mammals*. (Crook, J.H., ed.) Academic Press, London, pp. 103-166.

CROOK, J.H. (1972). Sexual selection, dimorphism, and social organization in the primates. *In : Sexual Selection and the Descent of Man*. (Campbell, B.G., ed.) Aldine, Chicago, pp. 231-281.

CROOK, J.H. & GARTLAN, J.S. (1966). Evolution of primate societies. *Nature*, **210** : 1200-1203.

CROOK, J.H, ELLIS, J.E. & GOSS-CUSTARD, J.D. (1976). Mammalian social systems: structure and function. *Anim. Behav.*, **24** : 261-274.

D

DAVIS, D.E. (1967a). The annual rhythm of fat deposition in woodchucks (*Marmota monax*). *Physiol. Zool.*, **40** : 391-402.

DAVIS, D.E. (1967b). The role of environmental factors in hibernation of woodchucks (*Marmota monax*). *Ecology*, **40** : 683-689.

DAVIS, D.E. (1976). Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels. *Q. Rev. Biol.*, **51** 477-514.

DAVIS, D.E. (1981). Mechanism for decline in a woodchuck population. *J. Wildl. Manag.*, **45** : 658-668.

DAVIS, L.S. (1984). Behavioral interactions of Richardson's ground squirrels : asymetries based on kinship. *In : The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 424-443.

DAVIS, L.S. & MURIE, J.O. (1985). Male territoriality and the mating system of Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *J. Mammal.*, **66** : 268-279.

DEVOS, A. & GILLESPIE, D.I. (1960). A study of woodchucks on an Ontario farm. *Can. Field Nat.*, **74** : 140-145.

DOBSON, F.S. (1979). An experimental study of dispersal in the California ground squirrel. *Ecology*, **60** : 1103-1109.

DOBSON, F.S. (1981). An experimental examination of an artificial dispersal sink. *J. Mammal.*, **62** : 74-81.

DOBSON, F.S. (1982). Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Anim. Behav.*, **30** : 1183-1192.

DOBSON, F.S. (1984). Environmental influences on sciurid mating systems. *In : The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 229-249.

DOWNHOWER, J.F. & ARMITAGE, K.B. (1981). Dispersal of yearling yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.*, **29** : 1064-1069.

DUBOIS, R. (1896). Physiologie comparée de la marmotte. Etude sur le mécanisme de la thermogénèse et du sommeil chez les mammifères. *Annales de l'Université de Lyon*, **25**.

DUNBAR, R. (1984). The ecology of monogamy. *New Scientist*, **103** : 12-15.

DUNCAN, P. (1983). Determinants of the use of habitat by horses in a mediterranean wetland. *J. Anim. Ecol.*, **52** : 93-109.

DUNFORD, C. (1977). Behavioral limitation of round-tailed ground squirrel density. *Ecology*, **58** : 1254-1268.

E

EISENBERG, J.F. (1967). A comparative study in rodent ethology with an emphasis on evolution of social behavior. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **122** : 1-51.

ELLERMAN, J.R. & MORRISON-SCOTT, T.C.S. (1951). *Checklist of Palearctic and Indian Mammals, 1759 to 1946*. British Museum of Natural History, London.

EMLEN, S.T. (1982a). The evolution of helping : I. An ecological constraints model. *Am. Nat.*, **119** : 29-39

EMLEN, S.T. (1982b). The evolution of helping : II. The role of behavioral conflict. *Am. Nat.*, **119** : 40-53

EMLEN, S.T. & ORING, L.W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197** : 215-223.

EMLEN, S.T. & VEHRENCAMP, S.L. (1983). Cooperative breeding strategies among birds. *In : Perspectives in Ornithology*. (Brush, A.H. & Clark, G.A.Jr., eds.) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 93-120.

EWER, R.F. (1968). *Ethology of Mammals*. Plenum, New York.

F

FAGEN, R.M. (1977). Selection for optimal age dependent schedules of play behavior. *Am. Nat.*, **111** : 395-414.

FAGEN, R.M. (1981). *Animal Play Behavior*. Oxford University Press, New York.

FALL, M.W. (1971). Seasonal variation in the food consumption of woodchucks (*Marmota monax*). *J. Mammal.*, **52** : 370-375.

FAVARGER, C. (1989). La végétation. *In : Le Guide du Naturaliste dans les Alpes*. (Schaer, J.P.,Veyret, P., Favarger, C., du Chatenet, G., Hainard, R. & Paccaud, O.) Delachaux et Niestlé, Lausanne, pp. 204-257.

FAYARD, A., SAINT GIRONS, M.-C. & MAURIN, H. (eds.) (1984). *Atlas des Mammifères Sauvages de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris.

FERGUSON, J.H. (1985). *Mammalian Physiology*. Charles E. Merrill, Columbus, Ohio.

FERRON, J. (1979a). Le comportement agonistique de l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Biol. Behav.*, **4** : 269-285.

FERRON, J. (1979b). Ontogenèse du comportement de l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Can. J. Zool.*, **58** : 1090-1099.

FERRON, J. (1980). Le comportement cohésif de l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Biol. Behav.*, **5** : 119-138.

FERRON, J. (1981). Comparative ontogeny of behaviour in four species of squirrels (Sciuridae). *Z. Tierpsychol.*, **55** : 193-216.

FERRON, J. (1983). Comparative activity patterns of two sympatric sciurid species. *Naturaliste can.*, **110** : 207-212.

FERRON, J. (1985). Social behaviour of the golden-mantled ground squirrel (*Spermophilus lateralis*). *Can. J. Zool.*, **63** : 2529-2533.

FERRON, J. (1991). Quels sont les déterminants de l'organisation socio-spatiale chez les Sciuridés? *In : Actes du 2ème Colloque International "Le Rongeur et l'Espace"*. (Le Berre, M. & Le Guelte, L., eds.) Chabaud, Paris, pp. 207-218.

FERRON, J. (1993). Variations interspécifiques et intraspécifiques de la superficie des domaines vitaux chez les Sciuridés : influence des contraintes écologiques. *In : Actes du 2ème Colloque International "Le Rongeur et l'Espace"*. (Le Berre, M. & Le Guelte, L., eds.) Chabaud, Paris (sous presse).

FERRON, J. & OUELLET, J.P. (1989). Temporal and intersexual variations in the use of space with regard to social organization in the woodchuck (*Marmota monax*). *Can. J. Zool.*, **67** : 1642-1649.

FESTA-BIANCHET, M. & BOAG, D.A. (1982). Territoriality in adult female Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.*, **60** : 1060-1066.

FESTA-BIANCHET, M. & KING, W.J. (1984). Behavior and dispersal of yearling Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.*, **62** : 161-167.

FORMOZOV, A.N. (1966). Adaptive modifications of behavior in mammals of the Eurasian steppes. *J. Mammal.*, **47** : 208-233.

FORTER, D. (1975). Zur Ökologie und Verbreitungsgeschichte des Alpenmurmeltieres im Berner Oberland. Dissertation, Universität Bern.

FRAME, L.H & FRAME, G.W. (1976). Female african wild dogs emigrate. *Nature (Lond.)*, **263** : 227-229.

FRASE, B.A. & ARMITAGE, K.B. (1984). Foraging patterns of yellow-bellied marmots : role of kinship and individual variability. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **16** : 1-10.

FRASE, B.A. & ARMITAGE, K.B. (1989). Yellow-bellied marmots are generalist herbivores. *Ethol. Ecol. Evol.*, **1** : 353-366.

FRASE, B.A. & HOFFMANN, R.S. (1980). Marmota flaviventris. *Mammalian species*, **135** : 1-8.

FRENCH, A.R. (1982). Intraspecific differences in the pattern of hibernation in the ground-squirrel *Spermophilus beldingi*. *J. Comp. Physiol.*, **148** : 83-91.

G

GALLO, M.G., BASSANO B. & MILAN, F. (1992). Dermatophytes in Alpine marmot's (*Marmota marmota*) burrows soil from western Alps. *In* : *Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and gen. Marmota.* (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E., eds.) Torino, Italy, pp. 199-202.

GALLUP, G.G.Jr. (1968). Mirror-image stimulation. *Psychol. Bull.*, **70** : 782-793.

GAUTIER, J.-Y. (1982). *Socioécologie: l'animal social et son univers*. Bios, Toulouse.

GEISER, F. & KENAGY, G.J. (1987). Polyunsaturated lipid diet lenghtens torpor and reduces body temperature in a hibernator. *Am. J. Physiol.*, **252** : R897-R901.

GENSAC, P. & ROTHE, B. (1974). Carte de la vagétation de la Réserve de la Grande Sassière. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, V : 77-103.

GINSBERG, J.R. & HUCK, U.W. (1989). Sperm competition in mammals. *Trends Ecol. Evol.*, **4** : 74-79.

GORMAN, M.L. (1990). Scent-marking strategies in mammals. *Rev. Suisse Zool.*, **97** : 3-29.

GOSLING, L.M. (1982). A reassessment of the function of scent marking in territories. *Z. Tierpsychol.*, **60** : 89-118.

GRAHAM, E.H. (1940) Legumes : their erosion-control and wildlife values. U.S.D.A. Soil Conservation Service, Washington.

GREENWOOD, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.*, **28** : 1140-1162.

GRIMOD, I., BASSANO, B. & TARELLO, V. (1991). *La marmotta (Marmota marmota) in valle d'Aosta. Ecologia e distribuzione*. Regione autonoma della valle d'Aosta, Museo regionale di scienze naturali di Saint-Pierre. Aosta, Italia.

GRIZZELL, R.A.Jr (1951). Life history, ecology and management of the southern woodchuck. Unpubl. Ph. D dissert., University of Michigan.

GRIZZELL, R.A.Jr (1955). A study of the southern woodchuck, *Marmota monax monax*. *Am. Midl. Nat.*, **53** : 257-293.

GROMOV, I.M., BIBIKOV, D.I., KALABUCHKOV, W.I. & MEJER, M.N. (1965). Les écureuils terrestres (Marmotinés). *In* : *Mammifères*, vol.III, n°2 (Faune de l'U.R.S.S.-Nouvelle série, n°92).

H

HACKETT, D.F. (1987). Dispersal of yearling Columbian ground squirrels. Ph.D. dissertation, University of Alberta, Edmonton.

HAFNER, D.J. (1984). Evolutionary relationships of the Nearctic Sciuridae. *In : The biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 1-24.

HAINARD, R. (1989). Les mammifères. *In : Le Guide du Naturaliste dans les Alpes*. (Schaer, J.P.,Veyret, P., Favarger, C., du Chatenet, G., Hainard, R. & Paccaud, O.) Delachaux et Niestlé, Lausanne, pp. 305-344.

HALPIN, Z.T. (1980). Individual odors and individual recognition : review and commentary. *Biol. Behav.*, **5** : 233-248.

HALPIN, Z.T. (1984). The role of olfactory communication in the social systems of ground-dwelling sciurids. *In : The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 201-225.

HAMILTON, W.D. (1964). The evolution of social behavior. *J. Theor. Biol.*, **7** : 1-52.

HANSEN, R.M. (1975). Foods of the hoary marmot on Kenai Peninsula, Alaska. *Am. Midl. Nat.*, **94** : 348-353.

HARE, J.F. (1992). Colony member discrimination by juvenile Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Ethology*, **92** : 301-315.

HARTCOURT, A.H. (1987). Dominance and fertility among female primates. *J. Zool. (Lond.)*, **213** : 471-487.

HARTCOURT, A.H., STEWART, K.J. & FOSSEY, D. (1976). Male emigration and female transfer in wild mountain gorilla. *Nature (Lond.)*, **263** : 226-227.

HARTENBERGER, J.L. (1977). A propos de l'origine des Rongeurs. *Geobios*, mémoire spécial, **1** : 183-193.

HASLETT, G.W. (1973). The significance of anal scent marking in the eastern woodchuck. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* (abstr.), **54** : 43-44.

HAYES, S.R. (1976). Daily activity and body temperature of the southern woodchuck, *Marmota monax monax*, in northwestern Arkansas. *J. Mammal.*, **57** : 291-299.

HEANEY, L.R. (1984). Climatic influences on life-history tactics and behavior of North-American tree squirrels. *In : The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 43-78.

HEBERT, P. & BARRETTE, C. (1989). Experimental demonstration that scent marking can predict dominance in the woodchuck, *Marmota monax*. *Can. J. Zool.*, **67** : 575-578.

HEBERT, P. & PRESCOTT, J. (1983). Etude du marquage olfactif chez la marmotte commune (*Marmota monax*) en captivité. *Can. J. Zool.*, **61** : 1720-1725.

HEMBECK, H. (1958). Zum Paarungsverhalten der Murmeltiere. *Z. Jagdwiss.*, **4** : 40-41.

HENDRICHS, H. (1975). Changes in a population of dikdik, *Maloqua* (*Rhynchotragus*) *kirki* (Günther 1880). *Z. Tierpsychol.*, **38** : 55-69.

HEREDIA, R. & HERRERO, J. (1992). Bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) and Alpine marmot (*Marmota marmota*) interactions in southern Pyrenees (Spain). *In : Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and gen. Marmota*. (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E., eds.) Torino, Italy, pp. 227-229.

HERRERO, J., HIDALGO, R. & GARCIA-GONZALES, R. (1988). Colonization process of the alpine marmot (*Marmota marmota*) in Spanish Western Pyrenees. *Pirineos*, **130** : 87-94.

HOFER, S & INGOLD, P. (1984). Die Pfiffe des Alpenmurmeltiers - Form und Auftreten im Zusamenhang mit der Feinvermeidung. *Rev. Suisse Zool.*, **91** : 861-865.

HOGSTADT, O. (1987). It is expensive to be dominant. *Auk*, **104** : 333-336.

HOLEKAMP, K.E. (1983). Proximal mechanisms of natal dispersal in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). Dissertation. University of California, Berkeley.

HOLEKAMP, K.E. (1984a). Dispersal in ground-dwelling sciurids. *In : The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 297-320.

HOLEKAMP, K.E. (1984b). Natal dispersal in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **16** : 21-30.

HOLEKAMP, K.E. (1986). Proximal causes of natal dispersal in belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Ecol. Monog.*, **56** : 365-391.

HOLMES, W.G. (1979). Social behavior and foraging strategies of hoary marmots (*Marmota caligata*) in Alaska. Unplubl. Ph. D dissertation, University of Washington, Seattle.

HOLMES, W.G. (1984). The ecological basis of monogamy in Alaskan hoary marmots. *In : The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 250-274.

HOLMES, W.G. & SHERMAN, P.W. (1982). The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Am. Zool.*, **22** : 491-517.

HONACKI, J.H., KINMAN, K.E. & KOEPPL, J.W. (1982). *Mammal Species of the World : a Taxonomic and Geographic Reference*. Allen Press, Inc., & Ass. Syst. Coll., Lawrence, Kansas.

HOOGLAND, J.L. (1981). Nepotism and cooperative breeding in the black-tailed prairie dog (Sciuridae: *Cynomys ludovicianus*). *In : Natural Selection and Social Behavior*. (Alexander, R. D. & Tinkle, D. W., eds.) Chiron Press, New York, pp. 283-310.

HOOGLAND, J.L. (1982). Prairie dogs avoid extreme inbreeding. *Science*, **215** : 1639-1641.

HOOGLAND, J.L. (1983). Nepotism and alarm calling in the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*). *Anim. Behav.*, **31** : 472-479.

HOOGLAND, J.L. (1985). Infanticide in prairie dogs: lactating females kill offspring of close kin. *Science*, **230** : 1037-1040.

HOWARD, W.E. (1960). Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *Am. Midl. Nat.*, **63** : 152-161.

HUBER, W. (1978). *La marmotte des Alpes*. O.N.C., Paris.

I

ISMAGILOV, M.I. (1956). Material on the ecology of the Tien-Shan marmot (*Marmota bobac centralis* Thom.). *Zool. Zh.*, **35** : 908-915.

ITANI, J. (1972). A preliminary essay on the relationship between social organisation and incest avoidance in non-human primates. *In : Primate Socialization*. (Poirier, F.E., ed.), Random House, New York, pp. 165-171.

J

JAMBU, M. (1989). *Exploration informatique et statistique des données*. Dunod, Paris.

JAMIESON, S.H. & ARMITAGE, K.B. (1987). Sex differences in the play behavior of yearling yellow-bellied marmots. *Ethology*, **74** : 237-253.

JARMAN, P.J. (1974). The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, **58** : 215-267.

JARVIS, J.U.M. (1981). Eusociality in a mammal: Cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science*, **212** : 571-573.

JEAN, O. (1981). La marmotte (*Marmota marmota* L. 1758) dans les Pyrénées : implantation - développement - répartition. Thèse E.N.V., Toulouse.

JOHNS, D.W. & ARMITAGE, K.B. (1979). Behavioral ecology of alpine yellow-bellied marmots. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **5** : 133-157.

JOHNSON, M.L. & GAINES, M.S. (1990). Evolution of dispersal theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **21** : 449-480.

JOHNSON, R.P. (1973). Scent marking in mammals. *Anim. Behav.*, **21** : 521-535.

JONES, D.I.H. & WILSON, A.D. (1987). Nutritive quality of forage. *In : The Nutrition of Herbivores*. (Hacker, J.B. & Termouth, J.H., eds.) Academic Press, New York, pp. 65-89.

K

KAPITONOV ,V.I. (1978). Data on winter diggings of *Marmota camtschatica* in North-western Verkhoyanye (Yakutia). *Bull. Moscow Soc. Nat., Biol. Ser.*, **83** : 43-51.

KENAGY, G.J. (1987). Energy allocation for reproduction in the golden-mantled ground squirrel. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **57** : 259-273.

KETTERSON, E.D. & NOLAN, V.Jr. (1992). Hormones and life histories : an integrative approach. *Am. Nat.*, **140** : S33-S62.

KILGORE, D.L. & ARMITAGE, K.B. (1978). Energetics of yellow-bellied marmot populations. *Ecology*, **59** : 78-88.

KING, J.A. (1955). Social behavior, social organization and population dynamics in a black-tailed prairie dog town in the Black Hills of South Dakota. *Contrib. Lab. Vertebr. Biol. Univ. Mich.*, **67** : 1-123.

KINZEY, W.G. (1986). A primate model for human mating systems. *In : Evolution of Human Behavior*. (Kinzey, W.G., ed.), State University of New York Press, Ithaca.

KIVETT, V.K. (1978). Integumentary glands of columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*): Sciuridae. *Can. J. Zool.*, **56** : 374-381.

KIVETT, V.K., MURIE, J.O. & STEINER, A.L. (1976). A comparative study of scent-gland location and related behavior in some northwestern nearctic ground squirrel species (Sciuridae) : an evolutionary approach. *Can. J. Zool.*, **54** : 1294-1306.

KLEIMAN, D.G. (1977). Monogamy in mammals. *Q. Rev. Biol.*, **52** : 39-69.

KOENIG, L. (1957). Beobachtungen über Reviermarkierung sowie Droh-, Kampf- und Abwehrverhalten des Murmeltieres (*Marmota marmota* L.). *Z. Tierpsychol.*, **14** : 510-521.

KOENIG, W.D. & MUMME, R.L. (1987). *Population Ecology of the Cooperatively Breeding Acorn Woodpecker*. Princeton University Press, Princeton.

KOENIG, W.D. & PITELKA, F.A. (1981). Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds. *In : Natural Selection and Social Behavior Recent Research and New Theory*. (Alexander, R.D. & Tinkle, D.W., eds.) Chiron Press, New York, pp. 261-280.

KRATOCHVIL, J. (1961). *Marmota marmota latirostris* Ssp Nova. *Zoologicke Listy*, **10** : 289-304.

KRATOCHVIL, J. (1964). Das männliche Genitalesystem der europaïschen Bergsmurmeltieres *Marmota m. latisrostris* Krat. 1961. *Z. Saügetierkd.*, **29** : 290-304.

KREBS, C.J. (1978a). A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.*, **56** : 2463-2480.

KREBS, C.J. (1978b). Aggression, dispersal, and cyclic changes in populations of small rodents. *In : Aggression, Dominance, and Individual Spacing*. (Krames, L., Pliner, P., & Alloway, T., eds.) Plenum, New York, pp. 59-60.

KREBS, C.J., GAINES, M.S., KELLER, B.L., MYERS, J.H. & TAMARIN, R.H. (1973). Population cycles in small rodents. *Science (N.Y.)*, **179** : 35-41.

KRUUK, H. (1972). *The Spotted Hyaena: A Study of Predation and Social Behaviour*. The University of Chicago Press, Chicago.

KRUUK, H. (1978). Spatial organisation and territorial behaviour of the european badger *Meles meles*. *J. Zool.*, **184** : 1-19.

L

LACK, D. (1968). *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.

LAROCHELLE, R. (1978). Etude descriptive éthologique du cycle d'activité de la locomotion et de l'exploration chez la marmotte commune (*Marmota monax*). Mémoire de maîtrise, Université de Montréal.

LATTMANN, P. (1973). Beiträge zur Ökologie und zum Verhalten des Alpenmurmeltieres (*Marmota m. marmota* L.) *Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark*, **11** : 273-347.

LEHNER, P.N. (1979). *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM Press, New York.

LE MAGNEN, J. (1981). Metabolic basis for the dual periodicity of feeding in rats. *Behav. Brain Sci.*, **4** : 561-607.

LENTI BOERO, D. (1988a). La comunicazione d'allarme nella marmotta alpina (*Marmota marmota* L.). *In : Atti del VII Congresso della Divisione di Ricerca di Base in Psicologia*. Abbiategrasso, Milano, pp. 154-157.

LENTI BOERO, D. (1988b). Distribuzione degli insediamenti e stima della densita di marmotta alpine (*Marmota marmota* L.) : metodi di indagine per zone campione. *In : Atti del I Convegno dei Biologi della Selvaggina*. Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina, vol. 14, Savignano sul Panaco, Modena, pp. 253-264.

LENTI BOERO, D. (1992). Alarm calling in Alpine marmot (*Marmota marmota* L.) : evidence for semantic communication. *Ethol. Ecol. Evol.*, **4** : 125-138.

LENTI BOERO, D. & BOERO, E. (1989). Dati preliminari sulla dispersione e predazione nella marmotta alpina (*Marmota marmota* L.) : uno studio a lungo termine. *In : Atti del VIII Congresso della Divisione Ricerca di Base in Psicologia*. Padova, pp 57-59.

LI, C.K. (1977). Paleocene Eurymyloids (Anagalida, *Mammalia*) of Qianshan, Anhui. *Vertebr. palasiat.*, **14** : 116-118.

LIDICKER, W.Z.Jr. (1962). Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *Am. Nat.*, **96** : 29-33.

LIDICKER, W.Z.Jr. (1975). The role of dispersal in the demography of small mammals. *In : Small Mammals: Productivity and Dynamics of Populations*. (Petrusewicz, K, Golley, E.B. & Ryszkowski, L., eds.) Cambridge University Press, London, pp. 103-128.

LIN, N. & MICHENER, C.D. (1972). Evolution of sociality in insects. *Q. Rev. Biol.*, **47** : 131-159.

LINDSTEDT, S.L., MILLER , B.J. & BUSKIRK, S. (1986). Home range, time, and body size in mammals. *Ecology*, **67** : 413-418.

LOTT, D.F. (1984). Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour*, **28** : 266-325.

LOTT, D.F. (1991). Intraspecific Variation in the Social Systems of Wild Vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge.

LYMAN, C.P. & DAWE, A.R. (eds.) (1960). Mammalian hibernation. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **124** : 1-549.

LYMAN, C.P., WILLIS , J.S., MALAN, A. & WANG, L.C.H. (1982). *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds*. Academic Press, New York.

M

MACDONALD, D.W. (1979). Helpers in fox society. *Nature*, **282** : 69-71.

MADISON, D.M. (1984). Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. *In : Winter Ecology of Small Mammals*. (Merritt, J.F., ed.) Carn. Mus. Nat. Hist. Spec. Publ., No. 10, pp. 267-274.

MAGNANI, Y., CRUVEILLE, M.-H., CHAYRON, L. & COLLARD, P. (1990). Entre Léman et Méditerranée: tétras, bartavelle, lièvre variable et marmotte. *Bull. mens. O.N.C.*, **150** : 7-15.

MALAN, A. (1988). pH and hypometabolism in mammalian hibernation. *Can. J. Zool.*, **66** : 95-98.

MALAN, A, ARENS, H. & WAECHTER, A. (1973). Pulmonary respiration and acid-base state in hibernating marmots and hamsters. *Respir. Physiol.*, **17** : 45-61.

MANN, C.S. & JANEAU, G. (1988). Occupation de l'espace, structure sociale et dynamique d'une population de marmottes des Alpes (*Marmota marmota* L.). *Gibier Faune Sauvage*, **5** : 427-445.

MARIE, M.P. (1930). Contribution à l'étude et à la recherche des Arthropodes commensaux de la marmotte des Alpes. *Ann. Sci. Nat., Zoologie*, 10ème série, T. XIII : 185-233.

MARIE, M.P. (1937). La marmotte et ses commensaux. *Bull. Soc. Accl. Fr.*, 50-63.

MARTIN, P. & BATESON, P. (1986). *Measuring Behavior*. Cambridge University Press, Cambridge.

MASCHKIN, V.I. (1982). New materials on ecology of *Marmota menzbieri* (Rodentia, Sciuridae). *Zool. Zh.*, **61** : 278-288.

MASSEMIN, S. (1992). L'alimentation de la marmotte alpine (*Marmota marmota*) : échantillonnage botanique, étude coprologique et approche du comportement de vigilance. Rapport de D.E.A., Université Claude Bernard Lyon 1.

MATTSON, W.J.Jr. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **11** : 119-161.

MCEVEDY, C. (1988). La peste bubonique. *Pour la Science*, **126** : 72-77.

MCLEAN, I.G. (1982). The association of female kin in the arctic ground squirrel *Spermophilus parryii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **10** : 91-99.

MCLEAN, I.G. (1983). Paternal behaviour and killing of young in Artic ground squirrels. *Anim. Behav.*, **31** : 32-44.

MCNAB, B.K. (1963). Bioenergetics and the determination of home-range size. *Am. Nat.*, **97** : 133-140.

MCNAMARA, J. & HOUSTON, A.I. (1992). Evolutionary stable levels of vigilance as a function of group size. *Anim. Behav.*, **43** : 641-658.

MECH, D. (1970). *The Wolf: The Ecology and Behavior of an Endangered Species*. Natural History Press, Garden City, New York.

MEIER, P.T. (1982). Social organization and movement behavior of woodchucks (*Marmota monax*) in woodland and field habitats in southeast Ohio. M. Sc. thesis, Ohio University, Athens.

MEIER, P.T. (1985). Behavioral ecology, social organization and mating system of woodchucks (*Marmota monax*) in southeast Ohio. Ph. D. Thesis, Ohio University, Athens.

MEIER, P.T. (1992). Social organization of woodchucks (*Marmota monax*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **31** : 393-400.

MEIER, P.T, WALRO, J.M. & SVENDSEN, G. (1982). The oral angle scent gland of woodchucks (*Marmota monax*) : histology and associated behaviors. *Conference on sociality in ground squirrels*. Banff, Alberta (abstr.).

MELCHER, J.C., ARMITAGE, K.B. & PORTER, W.P. (1989). Energy allocation by yellow-bellied marmots. *Physiol. Zool.*, **62** : 429-448.

MELCHER, J.C., ARMITAGE, K.B. & PORTER, W.P. (1990). Thermal influences on the activity and energetics of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Phys. Zool.*, **63** : 803-820.

MICHENER, G.R. (1972). Social relationships between adult and young Richardson's ground squirrels *Spermophilus richardsonii richardsonii*. Dissertation, University of Saskatchewan, Regina.

MICHENER, G.R. (1973). Field observations on the social relationships between adult female and juvenile Richardson's ground squirrels. *Can. J. Zool.*, **55** : 693-703.

MICHENER, G.R. (1982). Infanticide in ground squirrels. *Anim. Behav.*, **30** : 936-938.

MICHENER, G.R. (1983). Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling squirrels. *In* : *Recent Advances in the Study of Mammalian Behavior*. (Eisenberg, J.F. & Kleiman,.D.G., eds.) Am. Soc. Mammal. Spec. Publ. No 7, pp. 528-572.

MICHENER, G.R. (1984). Age, sex and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids implications for sociality. *In* : *The Biology of Ground-Dwelling*

Squirrels. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 81-107.

MICHENER, G.R. & LOCKLEAR, L. (1990). Differential costs of reproductive effort for male and female Richardson's ground squirrels. *Ecology*, **71**: 855-868.

MICHENER, G.R & MICHENER, D.R. (1973). Spatial distribution of yearlings in a Richardson's ground squirrel population. *Ecology*, **54** : 1138-1142.

MILKO, R.J. (1984). Vegetation and foraging ecology of the Vancouver Island marmot (*Marmota vancouverensis*). Unpubl. M.S. thesis, University of Victoria, British Columbia.

MILLER, G.R. (1968). Evidence for selective feeding on fertilized plots by red grouse, hares, and rabbits. *J. Wildl. Manag.*, **32** : 849-853.

MILLS, M.G.L. & GORMAN, M.L. (1987). The scent-marking behaviour of the spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the southern Kalahari. *J. Zool. (Lond.)*, **212** : 483-497.

MILLS, M.G.L., GORMAN, M.L. & MILLS, M.E.J. (1980). The scent-marking behaviour of the brown hyaena *Hyaena brunna*. *S. Afr. J. Zool.*, **15** : 240-248.

MILLS, S.H. & SOUTH, F.E. (1972). Central regulation of temperature in hibernation and normothermia. *Cryobiology*, **9** : 393-403.

MILTON, K. (1979). Factors influencing leaf choice by howler monkeys : a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.*, **114** : 362-378.

MOEHLMAN, P.D. (1979). Jackal helpers and pup survival. *Nature*, **277** : 382-383.

MOHR, C.O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midl. Nat.*, **37** : 223-249.

MØLLER, A.P. & BIRKHEAD, T.R. (1992). Copulation behaviour in mammals: evidence that sperm competition is widespread. *Biol. J. Linnean Soc.*, **38** : 119-131.

MORRISON, P. & GALSTER, W. (1975). Patterns of hibernation in the arctic ground squirrel. *Can. J. Zool.*, **53** : 1345-1355.

MROSOVSKY, N. (1976). Lipid programmes and life strategies in hibernators. *Am. Zool.*, **16** : 685-697.

MROSOVSKY, N. & MELNYK, R.B. (1982). Towards new animals models in obesity research. *Int. J. Obesity* , **6** : 121-126.

MÜLLER-SCHWARZE, D. (1983). Scent glands in mammals and their functions. *In : Advances in the Study of Mammalian Behavior*. (Eisenberg, J.F. & Kleiman, D.G., eds.) Am. Soc. Mammal. Spec. Publ. No 7, pp. 150-197.

MÜLLER-USING, D. (1954). Beiträge zur Ökologie der *Marmota m. marmota* (L.). *Z. Säugetierkd.*, **19** : 166-177.

MÜLLER-USING, D. (1955). Vom "Pfeifen" des Murmeltieres. *Z. Jagdwiss.*, **1** : 32-33.

MÜLLER-USING, D. (1956). Zum Verhalten des Murmeltieres (*Marmota marmota* L.). *Z. Tierpsychol.*, **13** : 135-142.

MÜLLER-USING, D. (1957). Die Paarungsbiologie des Murmeltieres. *Z. Jagdwiss.*, **3** : 24-28.

MUMME, R.L., KOENIG, W.D. & RATNIEKS, F.L. (1989). Helping behaviour, reproductive value and the future component of indirect fitness. *Anim. Behav.*, **38** : 331-343.

MÜNCH, H. (1958). Zur Ökologie und Psychologie von *Marmota m. marmota*. *Z. Säugetierkd.*, **23** : 129-138.

MURIE, J.O. & MICHENER, G.R. (eds.) (1984). *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. University of Nebraska Press, Lincoln.

MYKYTOWYCZ, R., HESTERMAN, E.R., GAMBALE, S. & DUDZINSKI, M.L. (1976). A comparison of the effectiveness of the odors of rabbits *Oryctolagus cuniculus* in enhancing territorial confidence. *J. Chem. Ecol.*, **2** : 13-24.

N

NAEF-DANZER, B. (1984). Fang, Markierung und Geschlechtbestimmung von Alpenmurmeltieren (*Marmota m. marmota*). *Z. Jagdwiss.*, **30** : 209-218.

NAEF-DANZER, B. (1985). Alpenmurmeltier. Sozialverhalten und räumliche Verteilung. *Wildbiologie, suppl. Wildtiere.*

NEAL, E. (1970). The banded mongoose, *Mungo mungos. East Afr. Wildl. J.*, **8** : 63-71.

NELDER, J.A. & WEDDERBURN, R.W.M. (1972). Generalized Linear Models. *J. Roy. Statist. Soc.*, **135** : 370-384.

NOBLE, G.K. (1939). The role of dominance in the life of birds. *Auk*, **56** : 263-273.

NOIROT, C. (1989). Social structure in termite societies. *Ethol. Ecol. Evol.*, **1** : 1-17.

NOWICKI, S. & ARMITAGE, K.B. (1979). Behavior of juvenile yellow-bellied marmots : play and social integration. *Z. Tierpsychol.*, **51** : 85-105.

NUCKLE, J.R. & BERGERON, J.-M. (1983). Choix d'une méthode d'estimation de densité de population de la marmotte commune (*Marmota monax*). *Can. J. Zool.*, **61** : 2476-2481.

O

OOSTING, H.J. (1956). *The Study of Plant Communities*. Freeman, San Francisco.

ORIANS, G.H.(1969). On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.*, **103** : 589-603.

OUELLET, J.-P. & FERRON, J. (1986). L'utilisation de l'espace par la marmotte commune (*Marmota monax*). *Naturaliste can.*, **113** : 263-273.

OUELLET, J.-P. & FERRON, J. (1988). Scent-marking behavior by woodchucks (*Marmota monax*). *J. Mamm.*, **69** : 365-368.

OWINGS, D.H. & HENNESSY, D.F. (1984). The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. *In* : *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp.169-200.

P

PACKER, C. (1979). Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Anim. Behav.*, **27** : 1-36.

PARC NATIONAL DES PYRENEES (1989). *La marmotte*. Coll."les carnets de terrain", P.N.P., Tarbes.

PARKER, G.A. & HAMMERSTEIN, P. (1985). Game theory and animal behaviour. *In : Essays in Honour of Johns Maynard Smith.* (Greenwood, P.J., Harvey, P.H. & Slatkin, M., eds.) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-94.

PATTIE, D.L. (1967). Observations on an alpine population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Northwest Science*, **41** : 96-102.

PERRONE, A., MACCHI, E. & DURIO, P. (1992). Goshawk (*Accipiter gentilis*) predation on marmot (*Marmota marmota*). *In* : *Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and gen. Marmota.* (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E., eds.) Torino, Italy, pp. 239-240.

PFEIFER, S.L.R. (1980). Demographic and behavioral influences on juvenile Wyoming ground squirrel dispersal. Dissertation, University of Colorado, Boulder.

PFEIFER, S.L.R. (1982). Disappearance and dispersal of *Spermophilus elegans* juveniles in relation to behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **10** : 237-243.

PHILLIPS, J.A. (1984). Environmental influences on reproduction in the golden-mantled ground squirrel. *In* : *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. (Murie, J.O. & Michener, G.R., eds.) University of Nebraska Press, Lincoln, pp. 108-124.

PIEROTTI, R. (1991). Infanticide *versus* adoption: an intergenerational conflict. *Am. Nat.*, **138** : 1140-1158.

PIVORUN, E.B. (1976). A biotelemetry study of the thermoregulatory patterns of *Tamias striatus* and *Eutamias minimus* during hibernation. *Comp. Biochem. Physiol.*, **53 A** : 265-271.

POOLE, T.B. (1985). *Social Behaviour in Mammals*. Blackie, Glasgow.

PORTERET, C. (1992). Rôle de la communication chimique intraspécifique dans l'organisation socio-spatiale de la marmotte alpine (*Marmota marmota*). Rapport de D.E.A., Université Claude Bernard Lyon 1.

PSENNER, H. (1957). Neues vom Murmeltier. *Säugetierkd. Mitt.*, **5** : 4-10.

PSENNER, H. (1960). Das Verhalten der Murmeltiere (*Marmota m. marmota*) insbesondere von Mutter und Jungen im Bau. *Säugetierkd. Mitt.*, **8** : 144-148.

PUSEY, A.E. (1980). Inbreeding avoidance in chimpanzees. *Anim. Behav.*, **28** : 543-552.

R

RAMENOFSKY, M. (1984). Agonistic behavior and endogenous plasma hormones in male japanese quail. *Anim. Behav.*, **32** : 698-708.

RAMOUSSE, R., MARTINOT, J.P. & LE BERRE, M.(1992). Twenty years of reintroduction policy of Alpine marmots in the National Park of la Vanoise. *In* : *Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and gen. Marmota.* (Bassano, B, Durio, P., Gallo Orsi, U. & Macchi, E., eds.) Torino, Italy, pp. 171-177.

RAßMANN, K., TAUTZ, D. & ARNOLD, W. (in press). Low genetic variability in a wild alpine marmot population (*Marmota marmota, Sciuridae*) revealed by DNA-fingerprinting - repeated bottle necks or inbreeding ? *Molecular Ecology.*

RATTI, P. (1970). Beitrage zur Kenntnis des Alpenmurmeltiere (*Marmota marmota* L.). *Schweiz. Arch. Tierheilkd.*, **112** : 283-295.

RAUSCH, R.L. & RAUSCH, V.R. (1971). The somatic chromosomes of some North American marmots (*Sciuridae*), with remarks on the relationships of *Marmota broweri* Hall & Gilmore. *Mammalia*, **35** : 85-101.

RAYOR, L.S. (1985). Effects of habitat quality on growth, age of first reproduction, and dispersal in Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*). *Can. J. Zool.*, **63** : 2835-2840.

RAYOR, L.S. (1988). Social organization and space-use in Gunnison's prairie dog. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **22** : 69-78.

RICHARD, G. (ed.) (1970). *Territoire et domaine vital.* Entretiens de Chizé, série Ecologie et Ethologie, n°1. Masson et Cie, Paris.

ROBBINS, C.T. (1983). *Wildlife Feeding and Nutrition.* Academic Press, New York.

ROOD, J.P. (1978). Dwarf mongoose helpers at the den. *Z. Tierpsychol.*, **48** : 277-287.

ROOD, J.P. (1980). Mating relationships and breeding suppression in the dwarf mongoose. *Anim. Behav.*, **28** : 143-150.

ROOD, J.P. (1983). The social system of the dwarf mongoose. *In* : *Recent Advances in the Study of Mammalian Behavior.* (Eisenberg, J.F. & Kleiman, D.G., eds.) Am. Soc. Mammal. Spec. Publ. No 7, pp. 454-488.

ROSE, R.M., BERSTEIN, I. & GORDON, T. (1975). Consequences of social conflict on plasma testosterone levels in Rhesus monkeys. *Psychom. Med.*, **37** : 50-61.

RØSKAFT, E.T., JÄRVI, T., BAKKEN, M., BECH, C. & REINERTSEN, R.E. (1986). The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Anim. Behav.*, **34** : 838-842.

S

SABATIER, B. (1989). Les parasites de la marmotte alpine. Thèse E.N.V., Lyon.

SABOUREAU, M. (1992). Endocrinologie : cycles physiologiques chez la marmotte alpine. *In* : *Journées d'étude sur la marmotte alpine*, Décembre 1992, Lyon, France, pp. 83-89.

SACHSER, N. (1990). Social organization, social status, behavioural strategies and endocrine responses in male guinea pigs. *Horm. Brain Behav.*, **9** : 176-187.

SANDERSON, G.C. (1966). The study of mammal movements. *J. Wildl. Manag.*, **30** : 215-235.

SAPOLSKY, R. & RAY, J. (1989). Styles of dominance and their endocrine correlates among wild olive baboons. *Am. J. Primat.*, **18** : 1-13.

SAUCY, F. (1988). Dynamique de la population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* (Shaw), Mammalia, Rodentia). Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, Suisse.

SCHALLER, G.B. (1972). *The Serengeti Lion.* University of Chicago Press, Chicago.

SCHMIDT-NIELSEN, K. (1979). *Animal Physiology, Adaptation and Environment.* Cambridge University Press, Cambridge.

SCOTT, J.P. (1956). The analysis of social organization in animals. *Ecology*, **37** : 213-221.

SHEPPARD, D.H. & YOSHIDA, S.M. (1971). Social behavior in captive Richardson's ground squirrels. *J. Mammal.*, **52** : 793-799.

SHERMAN, P.W. (1976). Natural selection among some group-living organisms. Dissertation, University of Michigan, Ann Arbor.

SHERMAN, P.W. (1980). The meaning of nepotism. *Am. Nat.*, **116** : 604-606.

SHERMAN, P.W. (1981). Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. *In : Natural Selection and Social Behavior.* (Alexander, R.D. & Tinkle, D.W., eds.) Chiron Press, New York, pp. 311-331.

SHERMAN, P.W. (1982). Infanticide in ground squirrels. *Anim. Behav.*, **30** : 938-939.

SHERMAN, P.W. & MORTON, M.L. (1984). Demography of Belding's ground squirrels. *Ecology*, **65** : 1617-1628.

SHUBIN, I.G. (1963). On the time of hibernation of steppe marmot and *Citellus pygmaeus* in central Kazakhstan. *Zool. Zh.*, **42** : 274-281.

SIEGEL, S. (1956). *Non Parametrics Statistics for the Behavioral Sciences.* McGraw-Hill, New York.

SIH, A. (1982). Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni. Ecology*, **63** : 786-796.

SLADE, N.A. & BALPH, D.F. (1974). Population ecology of Uinta ground squirrels. *Ecology*, **55** : 989-1003.

SLATER, P.J.B. (1981). Individual differences in animal behavior. *In : Perspectives in Ethology.* (Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H., eds.) Plenum, New York, vol. 4, pp. 35-49.

SLOBODCHIKOFF, C.N. (1984). Resources and the evolution of social behavior. *In : A new Ecology: Novel Apporaches to Interactive Systems.* (Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. & Gaud, W.S., eds.) Wiley, New York, pp. 227-251.

SLOBODCHIKOFF, C.N. & SCHULZ, W.C. (1988). Cooperation, aggression, and the evolution of social behavior. *In : The Ecology of Social Behavior.* (Slobodchikoff, C.N., ed.) Academic Press, New York, pp. 13-32.

SLOBODCHIKOFF, C.N. & SHIELDS, W.M. (1988). Ecological trade-offs and social behaviour. *In : The Ecology of Social Behavior.* (Slobodchikoff, C.N., ed.) Academic Press, New York, pp. 3-10.

SMIRIN, Y.M., FORMOZOV, N.A., BIBIKOV, D.I. & MYAGMARZHAV, D. (1985). Characteristics of two marmot species (Mammalia, Rodentia, Sciuridae) in the zone of their contact in the Mongolian Altaï. *Zool. Zh.*, **64** : 1873-1885.

SMITH, A.T. (1974). The distribution and dispersion of pikas: consequences of insular population structure. *Ecology*, **55** : 1112-1119.

SMITH, M.C. (1972). Seasonal variation in home ranges of woodchucks. M. Sc. Thesis, University of Guelph, Ontario.

SMITH, P.K. (1982). Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. *Behav. Brain Sci.*, **5** : 139-155.

SNYDER R.L. (1962). Reproductive performance of a population of woodchucks after a change in sex-ratio. *Ecology*, **43** : 506-515.

SNYDER, R.L., DAVIS, D.S. & CHRISTIAN, J.J. (1961). Seasonals changes in the weights of woodchucks. *J. Mammal.*, **42** : 297-312.

SOULE, M.E. (1980). Thresholds for survival maintaining fitness and evolutionary potential. *In : Conservation Biology: an Evolutionary-Ecological Perspective*. (Soulé, M.E. & Wilcox, B.A., eds.) Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 151-169.

STACEY, P.B. (1979). Habitat saturation and communal breeding in the acorn woodpecker. *Anim. Behav.*, **27** : 1153-1166.

STACEY, P.B. & LIGON, J.D. (1991). The benefits-of-philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: variation in territory quality and group size effects. *Am. Nat.*, **137** : 831-846.

STEIN, R.A. & MAGNUSON, J.J. (1976). Behavioral response of crayfish to a fish predator. *Ecology*, **57** : 751-761.

STEINER, A.L. (1970). Etude descriptive de quelques activités et comportements de base de *Spermophilus columbianus columbianus* . I. Locomotion, soins de corps, alimentation, fouissage, curiosité et alarme, reproduction. *Rev. Comp. Anim.*, **4** : 3-21.

STEINER, A.L. (1972). Mortality resulting from intraspecific fighting in some ground squirrel populations. *J. Mammal.*, **53** : 601-603.

STEINER, A.L. (1975). "Greeting" behavior in some Sciuridae, from an ontogenetic, evolutionary and socio-behavioral perspective. *Naturaliste can.*, **102** : 737-751.

STODDART, D.M. (1970). Individual range, dispersion and dispersal in a population of Water voles (*Arvicola terrestris* (L.)). *J. Anim. Ecol.*, **39** : 403-425.

SUNTZOV, V.V. (1981). The territorial structure of the population and intraspecies relations of mongolian bobaks (*Marmota sibirica*) in Tuva. *Zool. Zh.*, **60** : 1394-1405.

SVENDSEN, G.E. (1974). Behavioral and environnemental factors in the spatial distribution and population dynamics of a yellow-bellied marmot population. *Ecology*, **55** : 760-771.

SVENDSEN, G.E. & ARMITAGE, K.B. (1973). Mirror-image stimulation applied to field behavioral studies. *Ecology*, **54** : 623-627.

SWIHART, R.K., SLADE, N.A. & BERGSTROM, B.J.(1988). Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology*, **69** : 393-399.

T

TANNENBAUM, B.R. (1975). Reproductive strategies in the white-lined bat. Unpublished Ph.D. thesis, University of Cornell.

TERBORGH, J. & JANSON, C.H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **17** : 111-135.

THÄTI, H. (1978). Seasonal differences in O_2 consumption and respiratory quotient in an hibernator (*Erinaceus europaeus* L.). *Ann. Zool. Fenn.*, **15** : 69-75.

TORKE, K.G. & TWENTE, J.W. (1977). Behavior of *Spermophilus lateralis* between periods of hibernation. *J. Mammal.*, **58** : 385-390.

TRAVIS, S.E. & ARMITAGE, K.B. (1972). Some quantitative aspects of the behavior of marmots. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, **75** : 308-321.

TRIVERS, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. *In : Sexual Selection and the Descent of Man*. (Campbell, B., ed.) Aldine Press, Chicago, pp. 136-179.

TRIVERS, R. (1985). *Social Evolution*. Menlo Park, CA:Benjamin/Cummings Publishing Co.

TROTEREAU, A. (1976). Premières observations botaniques après l'arrêt du pacage des transhumants dans le vallon de la Sassière. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, **VII** : 101-105.

TÜRK, A. & ARNOLD, W. (1988). Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Oecologia*, **76** : 544-548.

TYSER, R.W. (1980). Use of substrate for surveillance behaviors in a community of talus slope mammals. *Am. Midl. Nat.*, **104** : 32-38.

V

VAN LAWICK, H. (1970). Wild dogs. *In : Innocent Killers*. (van Lawick, H. & Goodall-van Lawick, J., eds.) Collins, London, pp. 47-101.

VAN LAWICK, H. (1973). *Solo*. Collins, London.

VERNER, J. (1964). Evolution of polygamy in the long-billed marsh wren. *Evolution*, **18** : 252-261.

VOM SAAL, F.S. (1981). Variation in phenotype due to random intrauterine positioning of male and female fetuses in rodents. *J. Reprod. Fert.*, **62** : 633-650.

VOM SAAL, F.S. & BRONSON, F.H. (1980). Sexual characteristics of adult female mice are correlated with their blood testosterone levels during prenatal development. *Science*, **208** : 597-599.

W

WALRO, J.M., MEIER, P.T. & SVENDSEN, G.E. (1983). Anatomy and histology of the scent glands associated with the oral angle in woodchucks. *J. Mammal.*, **64** : 701-703.

WARD, J.M. & ARMITAGE, K.B. (1981). Circannual rhythms of food consumption, body mass and metabolism in yellow-bellied marmots. *Comp. Biochem. Physiol.*, **69** : 621-626.

WASER, P.M. & JONES, W.T. (1983). Natal philopatry among solitary mammals. *Q. Rev. Biol.*, **58** : 355-390.

WASSER, S.K. & BARASH, D.P. (1983). Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. *Q. Rev. Biol.*, **58** : 513-538.

WEBB, D.R. (1981). Macro-habitat patch structure, environmental harshness and *Marmota flaviventris*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **8** : 175-182.

WEBB, D.R. (1984). Age specific energetics of yellow-bellied marmots. *Ecology*, **65** : 725-731.

WEEKS, H.P.JR & KIRKPATRICK, C.M. (1978). Salt preferences and sodium drive phenology in fox squirrels and woodchucks. *J. Mammal.*, **59** : 531-542.

WESTNEAT , D.F., SHERMAN, P.W. & MORTON, M.L. (1990). The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *In : Current Ornithology*. (Power, D.M., ed.) vol. 7, Plenum Press, New York, pp. 331-369.

WHITE, T.C.R. (1978). The importance of a relative shortage of food in animal ecology.*Oecologia*, **33** : 71-86.

WHITWORTH, M.R. (1979). Population ecology of the pika (*Ochotona princeps*) in relation to density and climate. Sc. M. Thesis, The Johns Hopkins University, Baltimore.

WICKLER, W. & SEIBT, U (1981). Monogamy in crustacea and man. *Z. Tierpsychol.*, **57** : 215-234.

WICKLER, W. & SEIBT, U (1983). Monogamy: an ambiguous concept. *In: Mate Choice* (Bateson, P., ed.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 33-50.

WIESER, R. (1983). *Les marmottes*. Payot, Lausanne.

WIGGETT, D.R. (1988). Natal dispersal in Columbian ground squirrels. M.Sc. thesis, Department of Zoology, University of Alberta, Edmonton.

WIGGETT, D.R. & BOAG, D.A. (1992). Natal dispersal in Columbian ground squirrels : is body mass the proximate stimulus. *Can. J. Zool.*, **70** : 649-653.

WILEY, R.H. & RABENOLD, K.N. (1984). The evolution of cooperative breeding by delayed reciprocity and queuing for favorable social positions. *Evolution*, **38** : 609-621.

WILLIAMS, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.

WILSON, E.O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge.

WINGFIELD, J.C. (1984). Environmental and endocrine control of reproduction in the song sparrow. *Gen. Comp. Endocr.*, **56** : 417-424.

WITTENBERGER, J.F. (1979). The evolution of mating systems in birds and mammals. *In : Handbook of Behavioral Neurobiology: Social Behavior and Communication.* (Marler, P. & Vandenbergh, J., eds.) Plenum Press, New York, pp. 271-349.

WITTENBERGER, J.F. & HUNT, J.L.Jr. (1985). The adaptive significance of coloniality in birds. *In : Avian Biology.* (King, J.R. & Parkes, K.C., eds.) Academic Press, New York, pp. 1-75.

WITTENBERGER, J.F. & TILSON, R.L.(1980). The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **11** : 197-232.

Y

YEATON, R.I. (1972). Social behavior and social organization in Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*) in Saskatchewan. *J. Mammal.*, **53** : 139-147.

Z

ZELENKA, G. (1965). Observations sur l'écologie de la marmotte des Alpes. *Terre et Vie*, **112** : 238-256.

ZIMINA, R.P. & GERASIMOV, I.P. (1973). The periglacial expansion of marmots (*Marmota*) in middle Europe during late pleistocene. *J. Mammal.*, **54** : 327-340.

ANNEXES

ANNEXE 1

	zones						
	1a	1b	2	3	4	5	6
BRYOPHYTES							
Polytrichum	+		+				
Bryophytes			+				
PTERIDOPHYTES							
Botrychium lunaria			+	+			
Equisetum variegatum	+		+				
Selaginella selaginoides	+						
MONOCOTYLEDONES							
Cypéracées							
Carex bicolor	+		+			+	
Carex davalliana			+				
Carex frigida			+				
Carex sempervirens						+	
Elyna myosuroides				+			
Eriophorum angustifolium			+				
Trichophorum cespitosum			+				
Joncacées							
Juncus alpinus	+						
Juncus triglumis	+		+				+
Luzula lutea	+		+			+	
Orchidacées							
Chameaorchis alpina			+				
Nigritella nigra				+		+	
Poacées							
Agrostis rupestris				+		+	
Anthoxanthum alpinum						+	
Avena parlatora						+	
Avena sp	+	+					
Avena versicolor		+					
Briza media				+		+	
Deschampsia cespitosa	+		+				
Festuca halleri				+			
Festuca violacea						+	
Nardus stricta						+	+
Phleum alpinum				+		+	
Phleum pratense						+	
Poa alpina	+			+		+	
Poa sp	+		+			+	
Poa violacea	+					+	+
Sesleria varia			+	+		+	
Trisetum distichophyllum	+						
DICOTYLEDONES							
Apiacées							
Bupleurum ranunculoides			+	+	+	+	
Athamanta cretensis	+						
Astéracées							
Achillea millefolium	+		+	+		+	
Achillea nana	+						
Achillea sp	+	+					
Antennaria dioica	+	+	+	+	+	+	
Arnica montana	+						+
Artemisia borealis	+	+	+	+		+	
Artemisia genipi						+	
Artemisia glacialis	+				+		
Aster alpinus			+	+	+	+	+
Carlina acaulis	+				+	+	
Carduus acanthoides	+					+	
Cirsium acaulon	+		+	+			
Doronicum austriacum	+						
Doronicum grandiflorum	+			+		+	
Erigeron uniflorus	+	+	+	+		+	
Hieracium pilosella	+		+	+	+	+	
Leontopodium alpinum			+	+	+	+	
Leucanthemum vulgare	+						
Saussurea alpina			+				
Senecio doronicum	+		+			+	+
Taraxacum alpinum				+		+	
Taraxacum sp	+	+	+		+	+	
Tussilago farfara	+	+	+		+		

	zones						
	1a	1b	2	3	4	5	6
Boraginacées							
Myosotis sp			+			+	
Myosotis versicolor	+						
Brassicacées							
Erysimum helveticum	+					+	
Sisymbrium austriacum						+	
Sisymbrium sp	+	+					
Sisymbrium tanacetifolium				+			
Campanulacées							
Campanula alpestris	+				+		
Campanula cenisia	+						
Campanula cochlearifolia	+			+			
Campanula scheuchzeri	+				+	+	
Campanula sp			+	+		+	
Caryophyllacées							
Cerastium strictum	+	+	+	+	+	+	
Gypsophila repens	+				+		
Minuartia recurva	+				+	+	
Minuartia sedoides	+						
Silena inflata	+	+	+	+	+	+	
Silena longiscapa	+				+		
Chénopodiacées							
Chenopodium sp	+	+					
Cistacées							
Helianthemum alpestris	+			+	+	+	
Helianthemum grandiflorum	+		+	+	+	+	
Helianthemum sp	+			+		+	+
Crassulacées							
Sedum atratum	+		+		+		
Sempervivum arachnoideum	+	+	+	+	+	+	+
Sempervivum montanum					+	+	
Euphorbiacées							
Euphorbia cyparissias	+	+			+	+	
Fabacées							
Anthyllis alpestris	+		+	+	+	+	+
Astragalus australis					+		
Astragalus leontinus	+				+	+	
Astragalus sempervirens	+				+	+	
Lotus alpinus	+	+	+	+	+	+	+
Onobrychis viciifolia	+	+		+	+	+	
Onobrychis montana						+	
Oxytropis campestris	+				+	+	
Oxytropis gaudinii	+				+	+	
Trifolium badium	+	+	+	+	+	+	
Trifolium montanum						+	
Trifolium pratense		+					
Trifolium repens		+			+	+	
Trifolium sp	+				+	+	
Trifolium thalii	+			+		+	
Gentianacées							
Gentiana acaulis	+					+	
Gentiana bavarica			+				
Gentiana campestris	+	+	+	+	+	+	
Gentiana nivalis		+		+		+	
Gentiana verna	+			+		+	
Gentianella tenella	+						
Globulariacées							
Globularia cordifolia	+						
Hypéricacées							
Hypericum richeri	+						
Lamiacées							
Acinos alpinus	+	+			+	+	
Scutellaria alpina	+				+	+	
Stachys monieri	+		+			+	
Thymus serpyllum	+	+	+	+	+	+	
Lentibulariacées							
Pinguicula alpina			+				

Liste des espèces végétales présentes sur la zone d'étude.

les zones numérotées de 1a à 6 correspondent à des groupements végétaux (cf. figure 11).

	zones						
	1a	1b	2	3	4	5	6
Liliacées							
Gagea fistulosa	+	+				+	
Linacées							
Linum cartharticum	+						
Onagracées							
Epilobium alsinifolium		+					
Epilobium anagallidifolium	+		+				
Epilobium angustifolium	+	+		+	+	+	
Epilobium fleischeri	+		+				
Parnassiacées							
Parnassia palustris	+		+				
Plantaginacées							
Plantago alpina	+	+		+		+	
Plantago atrata						+	
Plantago serpentina	+			+		+	
Polygalacées							
Polygala alpestris						+	
Polygonacées							
Polygonum viviparum	+		+	+	+	+	+
Rumex alpinus		+					
Primulacées							
Androsace obtusifolia	+					+	
Primula farinosa	+		+				+
Soldanella alpina			+				
Renonculacées							
Pulsatilla vernalis						+	
Ranunculus plantagineus	+	+				+	
Rosacées							
Alchemilla conjuncta		+					
Alchemilla glaberina	+	+				+	
Alchemilla hoppeana	+	+				+	
Alchemilla sp	+		+	+		+	+
Alchemilla vulgaris						+	
Dryas octopetala	+		+				
Geum montanum	+	+	+			+	
Potentilla crantzii						+	
Potentilla grandiflora	+		+			+	+
Potentilla sp	+	+	+				
Rubiacées							
Galium anisophyllum						+	
Galium helveticum	+	+	+	+	+	+	
Galium verum						+	
Salicacées							
Salix serpyllifolia	+			+		+	
Salix sp	+			+			
Saxifragacées							
Saxifraga aizoides	+		+				
Saxifraga oppositifolia	+						
Saxifraga paniculata	+						
Scrophulariacées							
Bartsia alpina			+				
Euphrasia hirtella	+				+		
Euphrasia minima				+		+	
Linaria alpina	+					+	
Pedicularis gyroflexa	+	+	+			+	
Pedicularis kerneri	+						
Pedicularis verticillata						+	
Veronica allionii			+	+		+	
Veronica alpina		+					
Veronica aphylla	+						
Veronica fruticans			+	+		+	
Veronica serpyllifolia		+				+	
Valérianacées							
Valeriana tripteris	+		+				

Liste des espèces végétales présentes sur la zone d'étude (suite).

ANNEXE 2

Tableau 1 : Liste descriptive des marmottes capturées dans la Réserve Naturelle de la Grande Sassière en 1990 et recapturées en 1991.

1990 - PREMIERE CAPTURE						1991 - RECAPTURE				
Date de capture	n° marquage	âge	sexe	Mc (g)	groupe	Date de capture	n° marquage	âge	Mc (g)	groupe
11/06/90	Z 6326	1 an	F	2600	B	29/05/91	Z 6353	2 ans	3000	B
11/06/90	Z 6327	1 an	M	1900	B	01/07/91	Z 6327	2 ans	3400	B
11/06/90	Z 6328	adulte	M	4350	B	29/05/91	Z 6328	adulte	3600	B
11/06/90	Z 6376	1 an	M	2300	B	29/05/91	Z 6355	2 ans	3100	B
11/06/90	Z 6329	1 an	M	2200	B	01/06/91	Z 6329	2 ans	3150	B
14/06/90	Z 6331	adulte	M	4000	B	03/07/91	Z 6392	adulte	4300	H
15/06/90	Z 6351	adulte	M	4100	A	17/07/91	Z 6351	adulte	4100	A
15/06/90	Z 6377	2 ans	M	3300	A	non	recapturé			
16/06/90	Z 6378	2 ans	M	3300	A	non	recapturé			
16/06/90	Z 6301	2 ans	F	3500	A	non	recapturé			
16/06/90	Z 6380	adulte	M	4400	A	04/06/91	Z 6380	adulte	4400	A
17/06/90	Z 6381	1 an	M	2400	A	non	recapturé			
17/06/90	Z 6382	1 an	M	1920	A	non	recapturé			
20/06/90	Z 6383	adulte	F*	4200	C	29/05/91	Z 6395	adulte (F*)	3400	C
20/06/90	Z 6384	1 an	F	2500	C	29/05/91	Z 6399	2 ans	2650	C
21/06/90	Z 6385	1 an	M	2100	C	28/05/91	Z 6385	2 ans	2750	C
21/06/90	Z 6386	adulte	M	4900	C	non	recapturé			
24/06/90	Z 6400	adulte ?	F	3800	C	non	recapturé			
18/07/90	Z 6302	jeune	M	1140	D	02/07/91	Z 6338	1 an	3600	D
20/07/90	Z 6305	1 an	M	3100	B	01/06/91	Z 6305	2 ans	3200	B
21/07/90	Z 6306	jeune	F	750	C	29/05/91	Z 6306	1 an	1500	C
25/07/90	Z 6308	adulte	F*	4300	B	non	recapturé			
26/07/90	Z 6309	jeune	M	1000	B	31/05/91	Z6309	1 an	1550	B
28/07/90	Z 6310	jeune	M	1050	B	29/05/91	Z 6310	1 an	1700	B
28/07/90	Z 6311	jeune	F	835	B	31/05/91	Z 6361	1 an	1700	B
08/08/90	Z 6324	1 an	M	3700	G	15/06/91	Z 6324	2 ans	3850	G
08/08/90	Z 6312	jeune	M	1950	D	non	recapturé			

Mc : masse corporelle - F : femelle - F* : femelle allaitante - M : mâle

Tableau 2 : Liste descriptive des marmottes capturées dans la Réserve Naturelle de la Grande Sassière pour la première fois en 1991.

1991 - PREMIERE CAPTURE					
Date de capture	n° marquage	classe d'âge	sexe	Mc (g)	groupe
28/05/91	Z 6318	1 an	M	1600	C
28/05/91	Z 6332	1 an	M	1700	C
29/05/91	Z 6358	adulte	M	3850	C
01/06/91	Z 6347	adulte	M	3550	C
05/06/91	Z 6363	adulte	F*	3500	A
09/06/91	Z 6365	1 an	M	1600	E
09/06/91	Z 6336	2 ans	F	3100	E
09/06/91	Z 6388	1 an	M	1550	E
10/06/91	Z 6390	2 ans	F	3300	E
10/06/91	Z 6394	adulte	F	3750	Fac
12/06/91	Z 6366	adulte	M	3500	Fac
30/06/91	Z 6369	jeune	M	700	D
30/06/91	Z 6371	adulte	F*	3900	D
02/07/91	Z 6340	adulte	M	3900	B
03/07/91	Z 6342	jeune	?	350	H
03/07/91	Z 6346	adulte	F*	3800	H
04/07/91	Z 6343	jeune	?	350	H
05/07/91	S 8002	adulte	M	4400	E
06/07/91	S 8004	1 an	F	2500	E
07/07/91	S 8005	jeune	?	600	C
08/07/91	S 8008	jeune	?	650	C
09/07/91	S 8011	jeune	?	600	C
11/07/91	S 8013	2 ans	F	3650	I
16/07/91	S 8015	jeune	?	650	A

Mc : masse corporelle - F : femelle - F* : femelle allaitante - M : mâle
Le mâle adulte Z 6358 a été capturé sur le domaine vital du groupe C, mais n'appartenait pas au groupe.

ANNEXE 3

Ethology 93, 21—30 (1993)

ISSN 0179-1613

Laboratoire de Socioécologie et d'Ecoéthologie, U.C.B.L.1 Villeurbanne

Socio-spatial Organization and Activity Distribution of the Alpine Marmot *Marmota marmota*: Preliminary Results

CATHERINE PERRIN, DOMINIQUE ALLAINE & MICHEL LE BERRE

PERRIN, C., ALLAINE, D. & LE BERRE, M. 1993: Socio-spatial organization and activity distribution of the Alpine Marmot *Marmota marmota*, preliminary results. Ethology 93, 21—30.

Abstract

The behavioural ecology of the Alpine marmot *Marmota marmota* (Linné, 1758) was studied Jun.—Sep. 1990 in the Vanoise National Park (French Alps). We describe the socio-spatial structure of a high-altitude population, to give additional information on the formerly unclear marmot social organization.

The social unit was the family group, with a common home range between 0.9 and 2.8 ha; a slight overlapping occurred (9 to 12.5 %). Each home range had a central area of main burrows, where the hibernaculum was located, and peripheral areas.

Space utilization and distribution of activities during the season were analysed. Some activities took place exclusively in the centre area while peripheral parts were used for foraging. This latter increased in Aug. and decreased in Sep., marmots tending to remain more and more at the centre area as the hibernation period approached.

Corresponding author: C. PERRIN, Laboratoire de Socioécologie et d'Ecoéthologie, U.C.B.L.1, 43 bvd. du 11 Novembre 1918, F-69622 Villeurbanne.

Introduction

The last 20 years have seen numerous studies on social organization in North-American ground-dwelling squirrels (Rodentia, Sciuridae) (see for review BARASH 1974b; HOOGLAND 1981; ARMITAGE 1981, 1988; MICHENER 1983; MURIE & MICHENER 1984). This group is an interesting model for studying behavioural ecology because of different systems of social and spatial organization, from defense of individual territories to constitution of egalitarian harems (MICHENER 1983). The delay of sexual maturity, either because of a short growing season or low quality food, would be the main factor determining the level of sociality (ARMITAGE 1981). This results from life in open habitats, adult-subadult seasonal coincidence (MICHENER 1983, 1984) and population density (DOBSON 1984; FERRON & OUELLET 1989).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0179-1613/93/9301-0021$02.50/0

Among ground-dwelling squirrels, the genus *Marmota* is well presented (14 species) and widespread over the whole holarctic region [6 species in North-America, 8 in Eurasia (HONACKI et al. 1982)]. The social organization of four North-American species has been extensively studied and well described: *Marmota monax* is solitary and aggressive (GRIZZELL 1955; BRONSON 1963, 1964; DAVIS 1981; OUELLET & FERRON 1986; FERRON & OUELLET 1989), *M. flaviventris* exhibits polygynous harems (ARMITAGE 1962, 1974, 1975, see 1991 for a review), *M. olympus* and *M. caligata* have distinct social groups, with members sharing a common home range (BARASH 1973, 1974a; HOLMES 1984). Nevertheless, the social organization of the Alpine marmot remains unclear (ZELENKA 1965; ARNOLD 1990a; but see BARASH 1976). Here we aim to give new information on the social and spatial organization of this species at high altitude.

Methods

Study Area

The study was conducted in the Nature Reserve of "La Grande Sassière" in the Vanoise National Park (French Alps). Altitude ranges from 1,850 to 3,757 m. The climate is typical of high mountains, with marked winter precipitation (snow). The study site, covered by subalpine and alpine vegetation, is located in the lower part of the Reserve at 2,350 m close to the Sassière mountain stream.

Observations

Marmots were captured with live traps, weighed, aged and sexed by ano-genital distances (ZELENKA 1965). Early in Jul. we were able to distinguish four age classes from body mass and body + tail length measurements (ZELENKA 1965): adult (≥ 3-yr-old), 2-yr-old, yearling and infants.

Animals were marked by attaching a numbered tag to one ear. To allow rapid identification, a piece of colored plastic was put on the other ear.

In 1990, 325 h of observation were conducted from Jun. to the end of Sep. Four neighbouring groups (A, B, C and D) were observed directly using scan sampling (ALTMANN 1974). Only one group was observed on a particular day. In observation periods, the location of each group member was noted at 10-min intervals, mapped approximately, and activities recorded as follows:

Foraging (F): marmots foraged lying down and crawling through vegetation, but sometimes sat and used forepaws to manipulate food such as *Poaceae* and thistle *Carlina acaulis*.

Postures (P): sitting, lying down, half out of a burrow, adopted during rest, visual exploration.

Locomotion (L): all movements not associated with food intake.

Social interactions (SI): recognitive (greetings, KING 1955), cohesive (allogrooming, play-fighting, BARASH 1989) and agonistic (threat, chase, fight, BARASH 1989) behaviours.

Selfgrooming (SG)

Alert (A): characterized by two kinds of upright posture, squatting on haunches or standing on hindlegs. Alarm calls are often emitted.

Marking (M): active marking behaviour is performed by muzzle rubbing on stones, rocks, or burrow mounds or directly on the ground, previously scratched.

Defecation (D)

Other (O): all other behavioural patterns observed, such as gathering and carrying nest materials, digging burrow . . .

Home range for the whole group was calculated according to the convex polygon method (MOHR 1947) and using the technique described by ARMITAGE (1975).

Statistical analyses were performed using χ^2 tests. Relative contributions (rc) higher than the average contribution to the total χ^2 were interpreted.

Results

Group Composition

Groups B, C and D each contained a pair of adults, subadults and/or juveniles from one or several years (Table 1). Group A contained two unidentified animals: a female captured in 1991 and an adult male subordinate that left the group in 1991 (unpubl. data).

Except in group C, the three non-adult age classes were not all present at the same time in a group.

Group composition changed during the season because of mortality, new births and dispersal.

Reproduction occurred in three of the four groups studied in 1990, one litter in each breeding group (Table 1). Infants emerged between 24 Jun. and 14 Jul. (Table 2). This variability among groups could have been due to differences in the date of emergence from hibernation.

Disappearances were also noted. Subadults and adults vanishing from groups A, B and C (Table 1) were assumed dispersed. Infants also disappeared during the summer (Table 2) but dispersal cannot account for such cases (ARNOLD 1990a), which were more likely due to diseases, predation (by the golden eagle, *Aquila chrysaetos*, or red fox, *Vulpes vulpes*) or to infanticide (SHERMAN 1981; MICHENER 1982; BALFOUR 1983; MCLEAN 1983; BRODY & MELCHER 1984; HOOGLAND 1985).

Home Range

The home range size of groups A, B and C varied from 2.4 to 2.8 ha (Table 3). Group D's smaller home range may have been slightly underestimated because of a rocky barrier. Home ranges overlapped 9 to 12.5 % and overlaps were similar for each group (Table 3).

A home range comprised a main burrow system (MBS) and peripheral areas. The MBS exhibited a high density of burrow entrances, outside latrines, and contained both the hibernaculum and birth burrow. Burrows in peripheral areas, used in emergencies, were much shallower than main burrows. Conspicuous trails occurred between the most frequently used burrows and the most used areas.

Facies of home ranges (Fig. 1) have been described from topography and types of vegetation (GENSAC & ROTHE 1974).

Groups A and C occupied subalpine meadows (M) edged by taluses (T) with a gentle slope and few rocks. The MBS were located in the talus. Members of groups A and C also used a riparian area (RA).

The group B MBS and an auxiliary burrow system (ABS) were located in two mounds overhanging the river. The density of rocks was relatively important and rocks on top of mounds were often used for watching and/or rest. This group of marmots occupied a peat bog (PB) and a subalpine meadow (M).

Group D occupied a steeply sloping subalpine meadow (M) with an area of rockslides overhung by a rocky barrier.

Table 1: Composition of the 4 family groups of Alpine marmot (number of individuals by age and sex classes) in 1990

Age and sex classes	Group A		Group B				Group C				Group D			
	15 Jun.	16 Aug.	11 Jun.	8—14 Jul.	14 Jul.	Aug.	20 Jun.	27 Jun.	6 Jul.	Aug.	early Jun.	24 Jun.	Jul.	Aug.
Adult m	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Adult f	—	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Unident.	2	2	—	—	—	—	2	2	1	1	—	—	—	—
2-yr m	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2-yr f	1	—	—	—	—	—	1	1	1	1	—	—	—	—
Yearling m	2	1	4	4	4	4	1	1	1	1	—	—	—	—
Yearling f	—	—	1	1	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—
Infants	—	—	—	—	3	3	—	5	4	3	—	4	2	2
Total	9	5	8	7	10	10	7	12	10	9	2	6	4	4

m = male, f = female, unident. = unidentified individuals. Group compositions did not change in Sep. for the four groups.

Table 2: Reproductive parameters in three family groups of Alpine marmot

Group	fecondation	Dates of birth	emergence	Litter size (no. infants)	Disappeared
B	3/4 May	5 Jun.	14 Jul.	3	0
C	16/17 Apr.	19 May	27 Jun.	5	2
D	13/14 Apr.	16 May	24 Jun.	4	2

Table 3: Home range size and density of marmots on the study site

Group	Home range size ha	Overlapping ha (% of home range) A	B	C	Total no. of marmots	Density (no./ha)
A	2.4	—	0.3 (12.5)	0	9 (5)	3.8 (2.1)
B	2.6	0.3 (11.5)	—	0.26 (10)	8 (10)	3.1 (3.9)
C	2.8	0	0.26 (9)	—	7 (9)	2.5 (3.2)
D	0.9	0	0	0	2 (4)	2.2 (4.4)
Total area	8.7				26 (28)	3 (3.2)

no.: number and density of marmots at the beginning of the observation period early Jun., in brackets from Aug. onwards

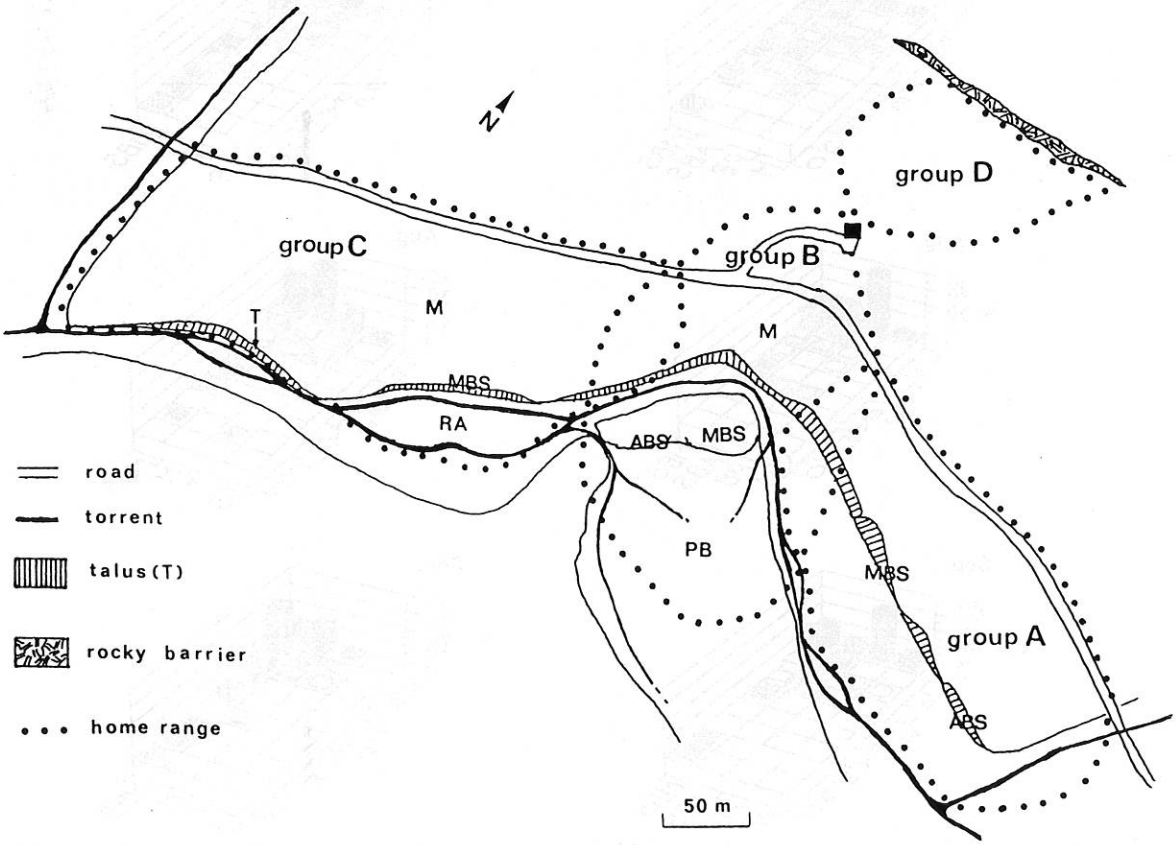


Fig. 1: Study area: home ranges of 4 family groups (A—D) of Alpine marmots and parts of the home ranges of groups B and C. MBS: main burrow system, ABS: auxiliary burrow system, peripheral areas = M: subalpine meadow, T: talus, RA: riparian area, PB: peat bog

Utilization of Space and Distribution of Activities

Analysis of space utilization and distribution of activities were performed only on groups B and C.

Both groups used parts of the home range differentially (group B: $\chi^2 = 153.55$, df = 6, $p < 0.001$; group C: $\chi^2 = 46.73$, df = 6, $p < 0.001$) (Fig. 2). In these two cases, the MBS was more used than any other part, particularly in Sep. (group B: rc = 16.54; group C: rc = 8.26). Although the MBS area is small, more than ⅓ of all activities took place there. This highlights the functional importance of the MBS. In group B, use of the ABS decreased as the season progressed (rc = 38.78). In group C, use of meadows and talus increased in Aug. (meadows: rc = 5.16; talus: rc = 7.7) and then decreased in Sep. (meadows: rc = 6.8; talus: rc = 4.6).

Most frequent activities were foraging, then postures, locomotion and social interactions. The distribution of activities varied with the season (group B: $\chi^2 = 99$, df = 16, $p < 0.001$; group C: $\chi^2 = 156.9$, df = 10, $p < 0.001$) (Fig. 2). In both cases foraging increased in Aug. (group B: rc = 12.6; group C: rc = 37.1) whereas social interactions decreased (group B: rc to $\chi^2 = 8.7$; group C: rc =

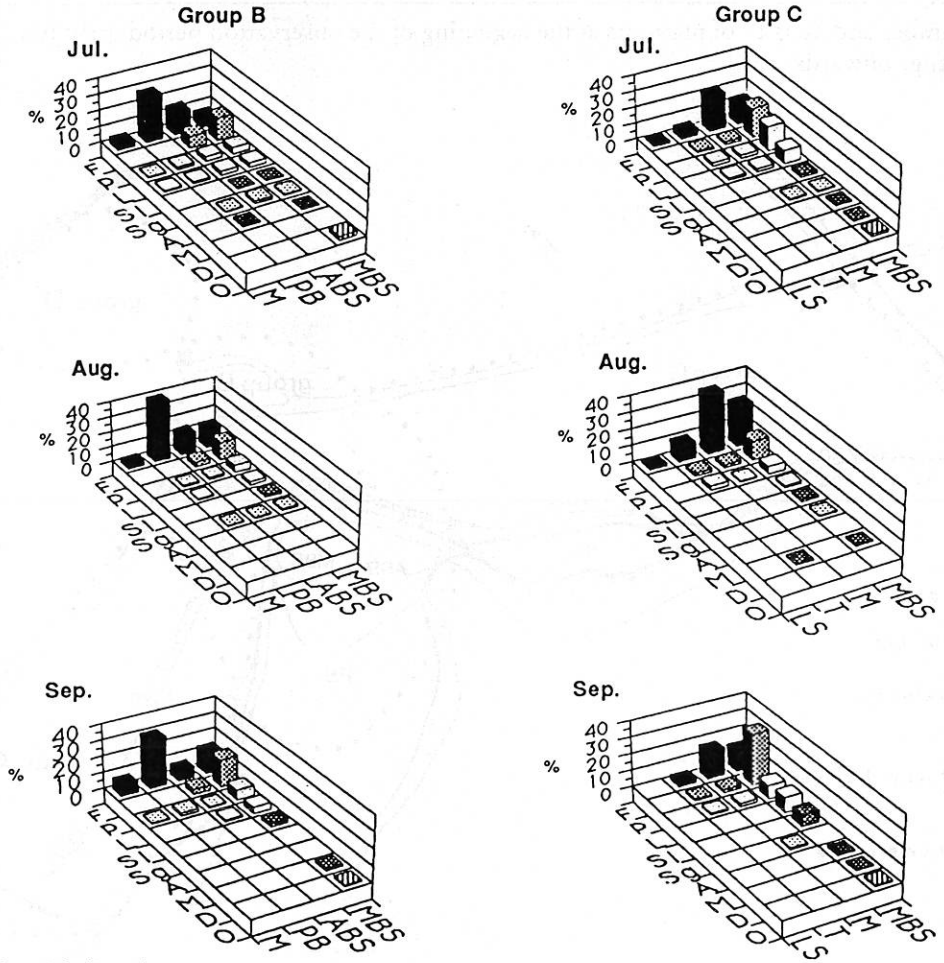


Fig. 2: Spatial distribution of activities of Alpine marmots from Jul. to Sep. (in % of observations). Activities: F: foraging, P: postures, L: locomotion, SI: social interactions, Sg: selfgrooming, A: alert, M: marking, D: defecation, O: other. Parts of home range: see Fig. 1

12.3). In group B, foraging was infrequent in Jul. (rc = 6.3) whereas social interactions were frequent (rc = 5). Alert decreased in Sep. (rc = 5.8). In group C, social interactions increased in Sep. (rc = 22.8).

For both groups spatial distribution of activities changed during the season (Fig. 2). Some parts were less used in Aug. Some activities observed in a given part of the home range in Jul. were no longer observed in the same place in Aug. Social interactions, locomotion and postures were mainly confined to the MBS in both groups, whereas foraging was performed everywhere, although mainly in peripheral areas.

Discussion

Group Composition

The social unit of *Marmota marmota* is a family group in which individuals share a common home range and hibernate together (BARASH 1976; ARNOLD 1990b). The typical social unit is a dominant pair of adults and their offspring (ARNOLD 1990a).

Considering that monogamy is a mating system and not a social system (see WICKLER & SEIBT 1983), breeding by only one adult pair in a family group characterizes monogamy (KLEIMAN 1977). Our results supported the hypothesis that the mating system of *Marmota marmota* is monogamy (ARNOLD 1990a; but see BARASH 1976).

One correlate of monogamy is the parental manipulation of progeny (ALEXANDER 1974) whereby the older offspring care for subsequent litters of their parents while their own reproduction is inhibited. This was observed in Alpine marmots. Only territorial females reproduced; subordinate females failed to conceive or resorbed their litters (ARNOLD 1990a). Our results confirmed that the presence of more than two adults in a group is not rare. ARNOLD (1990a) found that about ⅓ of the 3- and 4-yr-old individuals spend one more year in the natal home range.

ARNOLD (1990a) showed that often females did not reproduce the next year, after giving birth. In our groups we estimated that females could reproduce two years consecutively, but not three. Additional data are required.

Our results confirm the high level of sociality of *Marmota marmota*. Its social system is close to that of North-American species such as *M. olympus* and *M. caligata*, which have short growth seasons (BARASH 1974b, 1976).

Home Range

ZELENKA (1965) and MANN & JANEAU (1988) described two different kinds of spatial organization in Alpine marmots:

1) isolated family group. Home range size from 2 to 5.75 ha.

2) colony, composed of several family groups, with a slight home range overlap. Size of home range for a family in the colony is from 0.9 to 2 ha.

The home-range sizes of groups A, B and C belong to the first category. Conversely, home-range overlap between groups in our study belongs to the second category.

The term "colony" should be clarified. ARMITAGE (1962) used it first for *Marmota flaviventris* to describe a social group with an adult male and a harem. In ZELENKA (1965) and MANN & JANEAU (1988) it denoted several family groups, and BARASH (1976) used it for one family group, but adopted "colony town" for *M. olympus* and *M. caligata* (1989), similar to the meaning of "colony" used by ZELENKA (1965) and MANN & JANEAU (1988) for the Alpine marmot. Marmot populations studied by ARMITAGE (1986) were clumped on habitat patches. Therefore the term "colony" involves limits such as natural barriers that reduce exchanges. In our study we preferred to use only the term family group and to avoid the term "colony". Indeed, in the Reserve of "La Grande Sassière", groups are not patchily distributed but form a continuum over more than 5 km without any natural barriers. Therefore it was not possible to identify colonies. For the same reason, isolated family groups were not observed. In our study, one colony could then correspond to the population.

Distribution of Activities

The activity budget of the Alpine marmot was characterized by foraging, postures, locomotion and social interactions.

Foraging increased in Aug. whereas other activities such as postures and social interactions decreased, but foraging decreased in Sep. while other activities increased. This fluctuation in foraging was expected. It was strongly correlated with weight gain and hibernation. As summer proceeded, both *Marmota caligata* and *M. olympus* became lethargic but continued to gain weight, despite reduced foraging (BARASH 1989). The rate of weight gain and food consumption by *M. monax* changed seasonally even when fed ad lib. (BAILEY 1965, DAVIS 1967). Similarly, captive *M. flaviventris* showed roughly annual cycles in food consumption, body mass and metabolic rate (WARD & ARMITAGE 1981). It seems that under natural conditions, hibernation is induced by food deprivation and facilitated by the presence of large amounts of fat (LYMAN & DAWE 1960). Moreover, the seasonal decrease in metabolism rate may well facilitate weight gain and create a physiological predisposition for hibernation. This also allows fat deposition without increased food intake (BARASH 1989).

Utilization of Space

The MBS was the most frequently used area. Activities such as postures frequently occurred there. Such activity is related to the different functions of postures and to the configuration of the MBS. For instance, when marmots rested, reducing vigilance, the proximity of numerous deep burrows permitted rapid escape in an emergency. Postures could also be associated with visual exploration because the MBS was always a high point permitting a more efficient surveillance of the area to detect predators and intruders. Finally, the rocks (e.g. in group B) in this area served behavioural thermoregulation (TÜRK & ARNOLD 1988). Social interactions were observed more often on the MBS. This could result from frequent use of this area anyway, but scarcity of interactions between social groups could also be involved.

Peripheral areas were mainly used for foraging. At the end of the season most marmots tended to stay in the MBS, and occupied peripheral areas least. This was related to changes of activity (decrease of general activity and foraging, increase of MBS-related activities). Thus the distribution of activities and utilization of space by Alpine marmots changed notably during the season. The timing of hibernation could be the determinant factor.

Acknowledgements

This work is part of the research program "Dynamics of space occupation by Alpine Marmots" supported by a grant from the French Ministry of Environment (EGPN 90-294). We thank the Vanoise National Park for allowing us to work in the Reserve. We thank Pr L. LE GUELTE, Pr R. GRANTHAM and S. J. SALEK for their critical readings of this manuscript.

Literature Cited

ALEXANDER, R. D. 1974: The evolution of social behavior. Ann. Rev. Ecol. Syst. **5**, 325—383.

ALTMANN, J. 1974: Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour **49**, 227—265.

ARMITAGE, K. B. 1962: Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). Anim. Behav. **10**, 319—331.

— — 1974: Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot. J. Zool. Lond. **192**, 233—265.

— — 1975: Social behavior and population dynamics of marmots. Oikos **26**, 341—354.

— — 1981: Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. Oecologia **48**, 36—49.

— — 1986: Marmot polygyny revisited: determinants of male and female reproductive strategies. In: Ecological Aspects of Social Evolution. (RUBENSTEIN, D. I. & WRANGHAM, R. W., eds.) Princeton Univ. Press, Princeton, pp. 303—331.

— — 1988: Resources and social organization of ground-dwelling squirrels. In: The Ecology of Social Behavior. (SLOBODCHIKOFF, C. N., ed.) Acad. Press, New York, pp. 131—155.

— — 1991: Social and population dynamics of yellow-bellied marmots: results from long-term research. Ann. Rev. Ecol. Syst. **22**, 379—407.

ARNOLD W. 1990a: The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? Behav. Ecol. Sociobiol. **27**, 229—237.

— — 1990b: The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. Behav. Ecol. Sociobiol. **27**, 239—246.

BAILEY, E. D. 1965: Seasonal changes in metabolic activity of non-hibernating woodchucks. Can. J. Zool. **43**, 905—909.

BALFOUR, D. 1983: Infanticide in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. Anim. Behav. **31**, 949—950.

BARASH, D. P. 1973: The social biology of the Olympic marmot. Anim. Behav. Monogr. **6**, 171—249.

— — 1974a: The social behaviour of the hoary marmot (*Marmota caligata*). Anim. Behav. **22**, 256—261.

— — 1974b: The evolution of marmot societies: a general theory. Science **185**, 415—420.

— — 1976: Social behaviour and individual differences in free-living Alpine marmots (*Marmota marmota*). Anim. Behav. **24**, 27—35.

— — 1989: Marmots: Social Behavior and Ecology. Stanford Univ. Press, Stanford.

BRODY, A. K. & MELCHER, J. 1984: Infanticide in yellow-bellied marmots. Anim. Behav. **33**, 673—674.

BRONSON, F. H. 1963: Some correlates of interaction rate in natural populations of woodchucks. Ecology **44**, 637—644.

— — 1964: Agonistic behaviour in woodchucks. Anim. Behav. **12**, 470—478.

DAVIS, D. E. 1967: The annual rhythm of fat deposition in woodchucks (*Marmota monax*). Physiol. Zool. **40**, 391—402.

— — 1981: Mechanism for decline in a woodchuck population. J. Wildl. Manage. **45**, 658—668.

DOBSON, F. S. 1984: Environmental influences on sciurid mating systems. In: The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. (MURIE, J. O. & MICHENER, G. R., eds.) Univ. of Nebraska Press, Lincoln, pp. 227—249.

FERRON, J. & OUELLET, J. P. 1989: Temporal and intersexual variations in the use of space with regard to social organization in the woodchuck (*Marmota monax*). Can. J. Zool. **67**, 1642—1649.

GENSAC, P. & ROTHE, B. 1974: Carte de la végétation de la Réserve de la Grande Sassière. Trav. Sci. Parc nation. Vanoise **5**, 77—103.

GRIZZELL, R. A. 1955: A study of the southern woodchuck, *Marmota monax*. Am. Midl. Nat. **53**, 257—293.

HOLMES, W. G. 1984: The ecological basis of monogamy in Alaskan hoary marmots. In: The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. (MURIE, J. O. & MICHENER, G. R., eds.) Univ. of Nebraska Press, Lincoln, pp. 250—274.

HONACKI, J. H., KINMAN, K. E. & KOEPPL, J. W. 1982: Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference. Allen Press Inc. Ass. Syst. Coll., Lawrence, pp. 354—356.

HOOGLAND, J. L. 1981: The evolution of coloniality in white-tailed and black-tailed prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys leucurus* and *Cynomys ludovicianus*). Ecology **62**, 252—272.

— — 1985: Infanticide in prairie dogs: lactating females kill offspring of close kin. Science **230**, 1037—1040.

KING, J. A. 1955: Social behavior, social organization, and population dynamics in a black-tailed prairie dog town in the Black Hills of South Dakota. Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Michigan **67**, 1—123.

KLEIMAN, D. G. 1977: Monogamy in mammals. Qu. Rev. Biol. **52**, 39—69.

LYMAN, C. P. & DAWE, A. R. 1960: Mammalian hibernation. Bull. Mus. Comp. Zool. **124**, 1—549.

MANN, C. S. & JANEAU, G. 1988: Occupation de l'espace, structure sociale et dynamique d'une population de marmottes des Alpes (*Marmota marmota* L.). Gibier Faune Sauvage **5**, 427—445.

MCLEAN, I. G. 1983: Paternal behaviour and killing of young in Arctic ground squirrels. Anim. Behav. **31**, 32—44.

MICHENER, G. R. 1982: Infanticide in ground squirrels. Anim. Behav. **30**, 936—938.

— — 1983: Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling squirrels. In: Recent Advances in the Study of Mammalian Behavior. Spec. Publ. no. 7. (EISENBERG, J. F. & KLEIMAN, D. G., eds.) Am. Soc. Mammal., Shippenburg, pp. 528—572.

— — 1984: Age, sex and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids, implications of sociality. In: The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. (MURIE, J. O. & MICHENER, G. R., eds.) Univ. of Nebraska Press, Lincoln, pp. 81—107.

MURIE, J. O. & MICHENER, G. R. 1984: The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Univ. of Nebraska Press, Lincoln.

MOHR, C. O. 1947: Table of equivalent populations of North American small mammals. Am. Midl. Nat. **37**, 223—249.

OUELLET, J. P. & FERRON, J. 1986: L'utilisation de l'espace par la marmotte commune (*Marmota monax*). Naturaliste Can. **113**, 263—273.

SHERMAN, P. W. 1981: Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. In: Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory. (ALEXANDER, R. D. & TINKLE, D. W., eds.) Chiron Press, New York, pp. 311—331.

TÜRK, A. & ARNOLD, W. 1988: Thermoregulation as a limit to habitat use in Alpine marmots (*Marmota marmota*). Oecologia **76**, 544—548.

WARD, J. M. & ARMITAGE, K. B. 1981: Circannual rhythms of food consumption, body mass and metabolism in yellow-bellied marmots. Comp. Biochem. Physiol. **69**, 621—626.

WICKLER, W. & SEIBT, U. 1983: Monogamy: an ambiguous concept. In: Mate Choice.(BATESON, P., ed.) Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 33—50.

ZELENKA, G. 1965: Observations sur l'écologie de la marmotte des Alpes. Terre et Vie **112**, 238—256.

Received: June 5, 1992

Accepted: September 21, 1992 (W. Wickler)

ANNEXE 4

TEMPORAL AND SPATIAL DISTRIBUTION OF ACTIVITIES DURING SUMMER IN THE ALPINE MARMOT

DISTRIBUZIONE TEMPORALE E SPAZIALE DELLE ATTIVITÀ DELLA MARMOTTA ALPINA DURANTE L'ESTATE

Perrin C., Le Guelte L., Le Berre M.

Laboratoire de Socioecologie et d'Ecoethologie, Université Claude Bernard Lion 1, 69007 Lyon, France.

Abstract - Three contiguous social groups of Alpine marmots (*Marmota marmota*, L., 1758) were followed from the beginning of June to the end of September by direct observation (scan sampling) in the Nature Reserve of "la Grande Sassière" (Vanoise National Park, French Alps). Temporal and spatial distribution of activities were established by taking into account behavioural patterns analysed by means of multifactorial analyses. Results show a general pattern for both spatial and temporal activity distribution, under the inlluence of a seasonal evolution. Differences between groups exist, probably related to social factors (group structure), spatial factors (home-range structure and size) and certainly other factors.

INTRODUCTION

Temporal activity distribution has been described for different species of sciurids: Bronson (1962), Armitage (1965), Travis and Armitage (1972), Barash (1973), Ferron (1976), Meier (1985). The aim of this work was to determine the temporal and spatial distributions of activities of *Marmota marmota* during the day and to follow these distributions from the beginning of June to the end of September. The main goal of this study was to enhance a possible seasonal influence on these two kinds of distributions.

STUDY SITE

This study was realized in the Nature Reserve of "la Grande Sassiere", in the Vanoise National Park, in French Alps, close to the Italian border. The altitude ranges from 1850 to 3757 m, so that vegetation belongs to subalpine and alpine levels. The study area was located in the lower part of the valley, close to the river, at 2350 m elevation. The climate is that of a high mountain, so it is very contrasty with strong winter precipitations (snow).

METHODOLOGY

1. Trapping and marking

By trapping and marking animals, composition of groups was determined and individuals identified. Age and sex classes were established, considering 4 age classes (adult, 2-year old individual, yearling and offspring).

Introduzione

La distribuzione temporale dell'attività è stata descritta per diverse specie di Sciuridi: Bronson (1962), Armitage (1965), Travis e Armitage (1965), Barash (1973), Ferron (1976), Meier (1985). Scopo di questo lavoro è quello di determinare la distribuzione temporale e spaziale delle attività di Marmota marmota *durante il giorno e di osservarne l'evoluzione dall'inizio di giugno alla fine di settembre.*

Il principale fine è quello di mettere in evidenza la possibile influenza delle stagioni sull'attività della Marmotta.

Area di studio

Lo studio è stato realizzato nella Riserva naturale "La Grande Sassiere" nel Parco Nazionale della Vanoise (Alpi Francesi), vicino al confine italiano. L'altitudine dell'area di studio è compresa fra i 1850 e i 3757 mt.: la vegetazione è dunque quella tipica dei rilievi alpini e subalpini. L'area di studio è localizzata nella parte più bassa della valle vicino al fiume, a 2350 m d'altezza. Il clima è quello tipico di alta montagna, con forti precipitazioni invernali (neve).

Metodologia

1- Cattura e marcatura

La composizione dei gruppi e l'identificazione dei singoli soggetti, differenziati per sesso e per classi di età (adulti, soggetti di 2 anni, di 1 anno e neonati), è stata realizzata tramite catture e marcature.

Animals were then marked with numbered ear-tag on one ear for permanent identification, and a piece of colored plastic to the other ear. The last tag and fur dye permitted field recognition.

2. Observation

From the beginning of June to the end of September observation of 3 neighbouring groups was performed by use of 8 x 40 binoculars and of a 11 to 30 power telescope. Observations were made by periods of 7 hours (between 07:00-14:00 or 14:00-21:00, GMT + 2). One group was observed each day. By scan sampling (intervals of one hour), position of each animal was marked on a map and activity was noted. This allowed us to determine home-ranges, to follow evolution of group composition and activity as well as space utilization by animals during the season.

3. Analysis methods

This analysis was performed along 3 months: June, August, September. Data taken in comparable meteorologic conditions (sunny days) were only considered. Data for half-days (7 hours, in morning and afternoon) are brought together in one day (14 hours). Multifactorial analyses (factorial analyses of correspondences, FAC) were run on these data. It was possible then to emphasize the most relevant behaviours explaining activity distribution during the period of observation, and in the different parts of the home-range.

RESULTS

1. Group composition

Composition differed from one group to another. Composition of groups B was closer to that of group C than to that of group A. There was only a pair of adults in group A in June, whereas there were a pair of adults, 2-year old individuals and yearlings in groups B and C. Total number of individuals in groups B and C was higher than in group A (respectively 9, X and 2 in June).

An evolution was observed during the season, for the 3 groups, related to the apparition of offspring (4 in group C, so that the total number of individuals became 12 from August on) or to dispersion. Dispersion concemed in this case 2-year old individuals (2 in group B, so that the total number of individuals became 7 from August on).

2. Categories of activities

A total of five categories of behavioural pattems was taken into account in this study:

- **foraging**
- **postures:** sit down, laid down, half out of a burrow, postures that are adopted during rest, visual exploration, themmoregulation,

Gli animali sono stati marcati con marchi auricolari numerati su un orecchio per il riconoscimento individuale permanente e con un pezzo di plastica colorata sull'altro. Quest'ultimo ed una colorazione artificiale del pelo hanno permesso il riconoscimento in campo.

2 - Osservazione

Dall'inizio di giugno alla fine di settembre sono stati osservati 3 gruppi limitrofi, con l'uso di binocoli 8x40 e cannocchiale 11x-30x. Le osservazioni sono state realizzate per periodi di 7 ore (7.00-14.00 oppure 14.00-21.00 GMT+2). Un gruppo è stato controllato ogni giorno. Per mezzo dello scan sampling (intervallo di 1 ora) è stata rilevata la posizione di ogni animale su una cartina e annotata l'attività. Questo ci ha permesso di determinare gli home-range, di seguire l'evoluzione della composizione del gruppo, l'attività e l'utilizzazione dello spazio da parte degli animali durante la stagione.

3- Metodi di analisi

L'analisi è stata effettuata per tre mesi: giugno, agosto e settembre. Sono stati presi in considerazione solo i dati relativi a situazioni metereologiche comparabili (giornate assolate). Quelli relativi alle mezze giornate di osservazione (7 ore, al mattino e al pomeriggio) sono stati accorpati in un unico giorno (14 ore). Le analisi multifattoriali (analisi fattoriali di corrispondenze, FAC) sono state condotte su questi dati. É stato quindi possibile mettere in evidenza i comportamenti più significativi, spiegando la distribuzione dell'attività durante il periodo di osservazione e in differenti punti dell'home-range.

Risultati

1- Composizione del gruppo

Si sono evidenziate composizioni differenti da un gruppo all'altro. La composizione del gruppo B è più vicina a quella del gruppo C, che non a quella del gruppo A. Quest'ultimo è infatti costituito da una sola coppia di adulti (mese di giugno), mentre i gruppi B e C sono formati da 2 adulti, da individui del secondo anno e da quelli di 1 anno. Il totale degli individui dei gruppi B e C è più elevato di quello del gruppo A (rispettivamente 9; 8 e 2 in giugno). Si è osservata un'evoluzione stagionale nei tre gruppi, conseguente alla comparsa dei neonati (4 nel gruppo C, per un totale di 12 individui ad agosto) o per fenomeni di dispersione. La dispersione ha interessato in questo caso gli individui di 2 anni (2 nel gruppo B, per un totale di 7 soggetti in agosto).

2- Categorie delle attività

Sono state considerate 5 categorie di modelli comportamentali:

- *Alimentazione*
- *Posture: seduta, sdraiata, parzialmente fuori tana, posture che vengono adottate durante il*

- locomotion: every displacement without food intake,
- social interactions: recognition (greetings), amicable (play-fight, allogrooming), agonistic (threat, chase/flight, fight),
- others: all other behaviours observed less frequently (selfgrooming, up-alert, scraping, marking, defecation, gathering and carrying nest materials, digging burrow....)
An additional category was considered: **non-visible** animals, that means animals in their burrow.

3. Evolution of temporal distribution of activities during the day.

3.1. Group A

For this group F.A.C. brings out 2 activities: foraging and postures, and the category of nonvisible (F1 = 37,6% - F2 = 29,8% - F3 = 18,6%). Social interactions were not observed. In fact, they were not absent but this group was composed of a few individuals, and considering their age and the size of the home-range, social interactions were not frequent, so that the probability of observing an interaction by scan sampling each hour was low.

Foraging: it was realized in June at the end of the morning (11:00), in the afternoon (16:00 to 18:00), and at the end of the day (20:00). It was realized to some extent during the morning (10:00) and at the end of the day (20:00) in August. It is concentrated in the middle of the day (10:00 to 12:00, 14:00 to 17:00) in September.

Postures: they appeared early in the morning (07:00) and at the end of the day (19:00) in June. They were dispersed in the morning in August: some time later than in June (08:00 and 09:00), and a few in the middle of the day (13:00). A shift was observed in the morning (09:00 - 0011:00) in September and a concentration during the middle of the day.

Non-visible: animals were not visible early in the morning (07:00), in the middle of the day (13:00-14:00) and late in the evening (21:00) in June. F. A. C. brings out this category early in the morning in August (07:00), during the middle of the day and late in the evening (21:00).

This category was present in September at the beginning of the morning, some time later than in June (07:00 and 08:00), to some extent during the middle of the day (13:00 and 15:00), and at the end of the day, much earlier than in August (18:00 to 21:00).

Groups B and C were analysed together, because their social structure was closer one to other than compared to group A. F.A.C. brings out 2 activities for groups B and C: foraging

riposo, esplorazione visiva, termoregolazione;
*- **Locomozione:** ogni spostamento senza assunzione di cibo;*
*- **Interazioni sociali:** riconoscimento (saluto), rapporti amichevoli (giocare alla lotta, grooming), agonistici (minaccia, inseguimento-fuga, combattimento);*
*- **Altri:** tutti gli altri comportamenti osservati meno frequentemente (pulizia personale, sentinella, strofinamento, marcatura, defecazione, raccolta e trasporto materiale per il giaciglio, scavo delle tane).*
Un'ulteriore categoria comprende gli animali "non visibili", ovvero quelli nascosti in tana.

3- Evoluzione della distribuzione temporale delle attività durante il giorno.

3.1 - Gruppo A

Per questo gruppo le FAC hanno evidenziato due attività principali: il foraggiamento e le posture, oltre alla categoria non visibili (F1 = 37,6%; F2 = 29,8%; F3 = 18,6%). Non sono state osservate interazioni sociali. Non perchè queste fossero assenti, ma perchè poco frequenti, a seguito del ridotto numero di soggetti presenti, della loro età e delle dimensioni dell'home-range. Questo ha fatto si che la probabilità di osservare un'interazione con una osservazione all'ora fosse molto bassa.

- Foraggiamento: nel mese di giugno si osserva soprattutto alla fine della mattina (11:00), nel pomeriggio (dalle 16:00 alle 18:00) ed alla sera (20:00). In agosto presenta una certa intensità soprattutto al mattino (10:00) ed alla sera (20:00). In settembre è invece concentrato nelle ore centrali del giorno (dalle 10:00 alle 12:00 e dalle 14:00 alle 17:00).

- Posture: in giugno vengono osservate al mattino presto (7:00) ed alla sera (19:00).
In agosto succedono in diversi momenti del mattino: spesso più tardi che in giugno (8:00 e 9:00), con una modesta frequenza a mezzo giorno (13:00). A settembre si rileva uno spostamento delle attività verso la tarda mattinata (9-10-11:00), con una concentrazione di eventi a mezzo giorno.

- Non visibili: nel mese di giugno gli animali rimanevano in tana nella prima mattina (7:00), a metà giornata (13:00-14:00) e tardi alla sera (21:00). In agosto questa attività appare più frequente al mattino (7:00), durante la metà giornata e tardi alla sera (21:00). In settembre le marmotte si attardano in tana soprattutto al mattino, a volte più a lungo che in giugno (7:00 e 8:00), e in parte a metà giornata (13:00 e 15:00) ed alla sera, più presto che in agosto (dalle 18:00 alle 21:00).

I gruppi B e C sono stati analizzati insieme perchè la loro struttura sociale era più vicina rispet-

and social interactions, and category of non-visible (F1 = 39,8% - F2 = 25,2% - F3 = 17,2%).

3.2. Group B (Fig. 1).

Foraging: it appeared at the end of the morning (11:00) and at the end of the day (18:00-19:00) in June. It was realized earlier in the morning (09:00), to some extent at midday, and at the end of the day (19:00-20:00) later in August than in June. The tendency in September was to forage more during the middle of the day (10:00-13:00-14:00) and in the afternoon earlier than in June and August (17:00-18:00-19:00).

Social interations: they appeared only in June mainly during the middle of the day (13:00 and 15:00).

Non-visible: animals were not visible early in the morning (07:00) and late in the evening (20:00-21:00) in June. F. A. C. brings out this category also in the morning (07:00) but mainly in the middle of the day (13:00-14:00-15:00-16:00) in August.

3.3. Group C

Foraging: it was realized in June mostly at the end of the day (19:00 and 20:00), later than in group B. F.A.C. brings out foraging early in the morning only (09:00) in August. Foraging has a tendency to be concentrated in the middle of the day (11:00-12:00-14:00-17:00-18:00) in September, as for group B.

Social interactions: They appeared only in June, at the end of the morning (11:00) and in

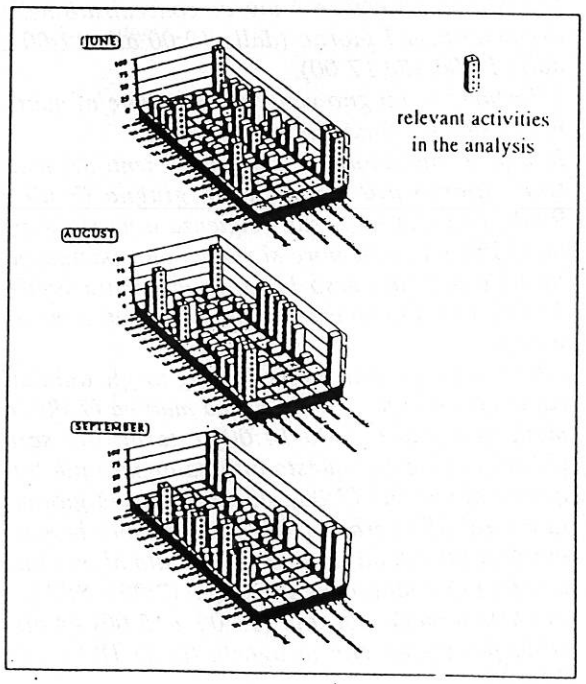


Fig. 1: Activity distribution during daytime - group B (expressed in percent of animals)

to a quella del gruppo A. L'analisi multifattoriale ha messo in evidenza per questi due gruppi due attività principali: il foraggiamento e le interazioni sociali, oltre alla categoria non visibili (F1 = 39,8%; F2 = 25,2%; F3 = 17,2%).

3.2 - Gruppo B (Fig.1).

- Foraggiamento: nel mese di giugno si verifica soprattutto in tarda mattinata (11:00) ed alla sera (18:00-19:00). In agosto più presto al mattino (09:00), con qualche prolungamento verso il mezzogiorno, ed in tarda serata, fino ad ora più tarda rispetto a giugno (19:00-20:00). In settembre la tendenza è quella di concentrare l'attività soprattutto nelle ore centrali del giorno (10:00-13:00-14:00) ed a metà del pomeriggio, con un anticipo rispetto ai mesi di giugno ed agosto (17:00-18:00-20:00).

- Interazioni sociali: si verificano praticamente solo nel mese di giugno, in particolare nelle ore centrali del giorno (13:00 e 15:00).

- Non visibili: nel mese di giugno gli animali rimangono in tana nella prima mattina (7:00) e in tarda serata (20:00- 21:00).

L'analisi multifattoriale, per il mese di agosto, evidenzia una permanenza in tana soprattutto nelle ore centrali del giorno (dalle 13:00 alle 16:00) ed in parte anche al mattino (07:00).

3.3 - Gruppo C

- Foraggiamento: in giugno si osserva soprattutto alla sera (19:00 e 20:00), con picchi di attività più tardivi rispetto al Gruppo B. L'analisi multifattoriale, per il mese di agosto, evidenzia attività limitate alle prime ore del giorno (09:00); mentre in settembre, come osservato per il Gruppo B, il foraggiamento tende ad essere limitato alle ore centrali del giorno (11:00-12:00-14:00-17:00-18:00).

- Interazioni sociali: come osservato per il Gruppo B, si verificano solo nel mese di giugno e prevalentemente alla fine del mattino (11:00) e nel pomeriggio (17:00).

- Non visibili: in giugno, come per il Gruppo B, le marmotte rimangono in tana al mattino presto (7:00-8:00) e tardi alla sera; mentre in agosto, sempre in analogia con quanto osservato per il Gruppo B, la permanenza in tana prevale nella metà della giornata (13:00-14:00-15:00) e presto al mattino.

4 - Evoluzione della distribuzione spaziale delle attività

L'home range di ciascun gruppo è stato suddiviso in differenti parti in base alle caratteristiche topografiche e di vegetazione. Distinguiamo un sistema principale di tane (Mbs) e, per alcuni gruppi, un sistema secondario (Abs), oltre ad aree periferiche. L'Mbs è il centro dell'home range, caratterizzato da una notevole densità di aperture di tana e di latrine. L'entrata della tana

afternoon (17:00), as for group B.
Non-visible: Animals were not visible early in the morning (07:00 and 08:00) and late in the evening, in June, as for group B, whereas in August, F.A.C. brings out this category in the middle of the day (13:00-14:00-15:00) and early in the morning, as for group B.

4. Evolution of spatial distribution of activities

Home range of each group has been divided in parts defined by characteristics of topography and vegetation. There is the main burrow system (Mbs) and for some groups an additional burrow system (Abs), and peripheric areas. Mbs is the center of the home-range, characterized by a strong density of burrow entrances and latrines. Burrow entrance is large, and dirt porches are voluminous. In the Mbs, animals find shelter at night.
A hibernaculum and a natal burrow are located in this area. Peripheric areas are characterized by a lower density of burrows, that are refuge burrows. Some peripheric areas are overlapping home-ranges of other groups. Facies of home-ranges of the 3 studied groups were different:
- groups A and C occupied subalpine meadows, with gentle slope, with few rocks and edged with talus. The Mbs was located in those talus. Those groups also used an area close to the river.
- for group B, Mbs and Abs were in 2 mounds, overhanging the river; density of rocks was relatively important there, and those on the top of the mounds were often used tor watching and/or for supposed thermoregulation. Animals also used an area of peat bog and an area of subalpine meadows.

4.1. Group A

F.A.C. brings out 2 relevant activities: foraging and postures (F1 = 58,2% - F2 = 32,5%).
Foraging: it was realized in June only in the subalpine meadow. Foraging was also performed in the zone close to the river in August and September. Foraging on talus was well evident in September only.
Postures: they were performed mainly on the Mbs.

4.2. Group B (Fig. 2).

F.A.C. brings out 3 relevant activities: foraging, postures and social interactions (F1 = 78,5% - F2 = 16,4%).
Foraging: it took place mainly in the peat bog and in the meadow in June. Intermediate area and a zone shared with another group were added in August and in September.
Postures: this category appeared mainly on the Mbs for the three months.

è larga e gli accumuli di terra voluminosi. Nel Mbs gli animali trovano riparo per la notte, una tana invernale ed una per il parto. Le aree periferiche sono caratterizzate da una bassa densità di tane, tutte di rifugio temporaneo. In alcuni settori delle aree periferiche gli home-range di gruppi diversi si sovrappongono. La conformazione del territorio degli home range dei 3 gruppi studiati è differente:
- I Gruppi A e C abitano praterie subalpine, caratterizzate da lievi pendenze, poche pietre e da fianchi con scarpate. L'Mbs è localizzato in questa scarpata. Questi gruppi utilizzano anche un'area vicino al torrente.
- Nel Gruppo B, Mbs ed Abs sono situati su due terrapieni a strapiombo sul torrente, in cui la densità di massi è relativamente importante, e quelli posti più in alto sono spesso utilizzati per l'osservazione e/o, si presume, per la termoregolazione. Gli animali usano anche una torbiera ed un'area di prateria subalpina.

4.1. Gruppo A

L'analisi multifattoriale ha evidenziato 2 attività principali: foraggiamento e posture (F1=58,2%; F2 = 32,5%).
- Foraggiamento: in giugno viene effettuato solo su praterie subalpine. In agosto e settembre anche nelle zone vicino al fiume. Il foraggiamento sulla scarpata è evidente solo in settembre.
- Posture: sono esibite soprattutto all'interno dell'Mbs.

4.2. Gruppo B (Fig. 2).

La Fac rivela 3 attività principali: foraggiamento, posture e interazioni sociali (F1=78,5%; F2=16,4%).
- Foraggiamento: in giugno avviene soprattutto in torbiera e nella prateria.In agosto e settembre si è notato l'uso di un'area intermedia e di una zona condivisa con altri gruppi.
- Posture: vengono esibite, nei tre mesi di osservazione, soprattutto all'interno dell'Mbs.

4.3. Gruppo C

La Fac ha rilevato 2 attività principali: il foraggiamento e le posture (F1=83,2%).
- Foraggiamento: si verifica soprattutto in prateria nel mese di giugno; mentre in agosto e settembre vengono usate anche aree più periferiche.
- Posture: sono evidenti soprattutto all'interno del Mbs, per i 3 mesi di osservazione, come accade per il Gruppo B.

Discussione

1. Distribuzione temporale delle attività

In conclusione si è evidenziata una evoluzione stagionale nella ripartizione circadiana delle attività. Si é notato una variazione del grado di attività da giugno ad agosto: in agosto si osserva un periodo della giornata, che corrispondeva alle ore centrali, durante il quale gli animali non

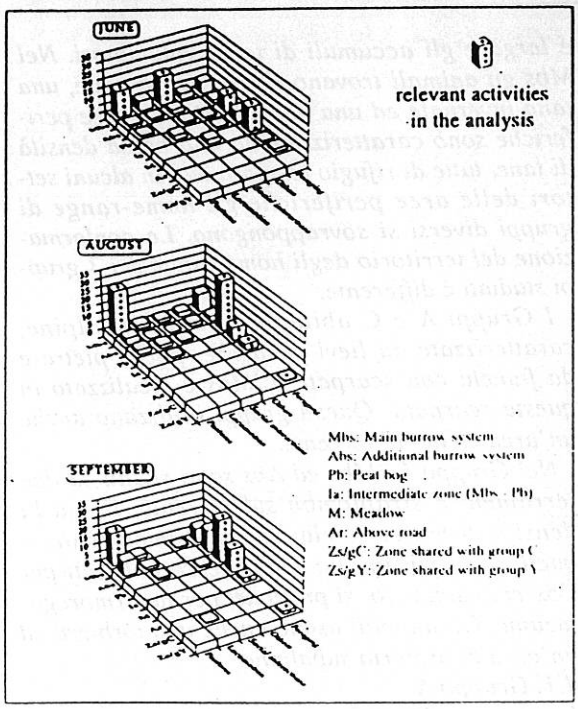


Fig. 2: **Activity distribution in the space - group B (expressed in percent of animals)**

4.3. Group C

F.A.C. brings out 2 relevant activities: foraging and postures (F1 = 83,2%).

Foraging: it appeared mainly in the meadow in June. It also appeared in the meadow and in the other peripheric zones in August and September.

Postures: they were evident mainly on the Mbs, for the 3 months, as for group B.

DISCUSSION

1. Temporal distribution of activities

In conclusion, there was a seasonal evolution of repartition of activities during the day. A change is noted from June to August in general activity: in August a period corresponding to the middle of the day appeared during which animals were no longer visible. This period did not exist neither in June nor in September. This lull midday activity in the middle of the season has been described for all other studied species of sciurids, including other marmots (Armitage, 1965; Barash, 1973; Bronson, 1962; review in Ferron, 1976; Meier, 1985; Travis and Armitage, 1972). During warm weather (here August for *Marmota marmota*), absence of midday activity might well reflect avoidance of midday sun and consequent thermal stress. This trend was shown by Turk and Arnold (1988), when external temperature is above 25°C. Concerning foraging, a time shift was noted. Rather realized at the end of the day in June and August, foraging *sono visibili per lungo tempo. Questo periodo non si rileva né in giugno né in settembre. Questa sospensione di attività é stata descritta per tutte le altre specie di Sciuridi studiate, incluse le altre specie di Marmotta (Armitage, 1965; Barash, 1973; Bronson, 1962; rewiew in Ferron, 1976; Meier, 1985; Travis e Armitage, 1972). Durante il periodo più caldo (il mese d'agosto per* Marmota marmota*) la sospensione dell'attività nelle ore centrali del giorno potrebbe avere il significato di evitare il sole di mezzogiorno e quindi lo stress termico. Un tale comportamento è stato dimostrato da Turk e Arnold (1988), allorchè la temperatura esterna supera i 25°.*

Per quanto riguarda il foraggiamento é stato evidenziato uno spostamento di periodo: mentre in giugno e agosto viene effettuato prevalentemente a sera, esso si focalizza nelle ore centrali del giorno a settembre. In questa stagione i rischi di un eccessivo surriscaldamento scompaiono, dal momento che anche il foraggiamento dipendente dallo stress termico, così come ha dimostrato Webb, in Marmota flaviventris *(1980).*

Le interazioni sociali potrebbero dipendere dalla struttura del gruppo (nel gruppo A non c'erano interazioni sociali); ma potrebbero anche essere influenzate da fattori stagionali, dal momento che sono state osservate con maggior frequenza in giugno. Per quanto riguarda la loro distribuzione temporale, a tale livello di analisi, si può solo dire che essa variava da gruppo a gruppo. Questo fattore «individualità», considerando il gruppo come unità, sembra esserci ad ogni livello. In verità, si sono evidenziate differenze all'interno di ciascun gruppo, sia per quanto attiene a particolari comportamenti (foraggiamento, interazioni sociali), sia per l'attività generale.

Uno schema generale della distribuzione temporale delle attività poteva essere ricavato, ma esso sarebbe stato eccessivamente influenzato da variazioni proprie di ogni gruppo, relative a fattori sociali (struttura del gruppo), fattori spaziali (struttura e dimensioni dell'home-range) e, probabilmente, da altri fattori di diversa natura.

2. Distribuzione spaziale delle attività

Le attività della Marmotta alpina non sono egualmente distribuite nello spazio. L'analisi multifattoriale mette in evidenza l'opposizione foraggiamento/posture.

Il foraggiamento si realizza nei settori più periferici degli home-ranges,soprattutto su praterie subalpine. Il diverso uso delle aree è influenzato dall'evoluzione stagionale: per ogni gruppo considerato la dimensione delle aree utilizzate aumenta nel corso delle stagioni. Questa diversificazione é certamente correlata alle dinamiche vegetazionali e all'andamento del primo pascolo

was concentrated in the middle of the day in September. Risks of overheating in the middle of the day disappear at this period, foraging being also dependent on thermic stress as Webb has shown on *Marmota flaviventris* (1980). Social interactions might depend on group structure (in group A, there was no social interactions). They might also be under the influence of a seasonal factor, as social interactions were more frequent in June. Concerning their temporal distribution, at this level of analysis, it can only be said that it varied from one group to another. This factor "individuality", considering the group as a unit, seems to step in each level. Intergroup differences were indeed noted either for general activity or for particular behaviours (foraging, social interactions). A general scheme of temporal distribution of activities could then be brought out, but it was dependent on modulations proper to each group and related to social factors (group structure), spatial factors (home-range structure and size) and probably to other factors of different nature.

2. Spatial distribution of activities

Activities of Alpine marmots were not equally distributed in space. F.A.C. makes evident the opposition foraging/postures. Foraging was realized in peripheric areas of home-ranges, mainly in subalpine meadows. Diversity of used areas came under the influence of a seasonal evolution, as whatever group is considered, the quantity of used areas increases along the season. This diversification is certainly related to vegetation dynamics and to intensive grazing of the first disponible area at the beginning of the season. Holmes (1984) found a negative correlation between intensity of patch use and frequency of selected plants available after 6 weeks of hoary marmot grazing. Frase and Armitage (1984) found in one colony of *M. flaviventris* a spatial shift of foraging throughout summer in response to seasonnally changing abundance of patchily distributed preferred plants. Postures were always mainly performed on the Main burrow system. A general scheme of spatial distribution of activities can then also be brought out, that is dependent on modulations related to home-range structure, to food selectivity and therefore to vegetation characteristics of areas, and probably to other factors.

CONCLUSIONS

It is possible to bring out schemes of temporal and spatial distribution of activities in the Alpine marmot. An evolution is observed all along the activity period:

- presence of a period, in August only, during

di tipo intensivo nella prima area disponibile all'inizio della stagione. Holmes (1984), ha evidenziato una correlazione negativa tra l'intensità dell'uso del terreno e la frequenza di piante selezionate disponibili dopo 6 settimane di pascolo della Marmotta. Frase e Armitage (1984), in una colonia di M. flaviventris, evidenziarono una variazione dei siti di foraggiamento nel corso dell'estate, in risposta alla modificazione stagionale dei livelli di abbondanza di specie foraggiere preferite.

Le posture sono state osservate principalmente all'interno dei sistemi di tane principali. Può essere tracciato uno schema generale della distribuzione spaziale delle attività esso dipende dalle modificazioni della struttura dell'home-range, dall'attività di selezione del cibo e quindi dalle caratteristiche vegetazionali dell'area, e probabilmente da altri fattori ancora.

Conclusioni

É possibile tracciare uno schema relativo alla distribuzione temporale e spaziale delle attività della Marmotta Alpina.

É stata osservata un evoluzione di eventi lungo tutto il periodo di attività:

- la presenza di una fase, nel solo mese di agosto, in cui la marmotta si nasconde in tana nelle ore centrali del giorno;

- l'attività di foraggiamento viene effettuata in periodi diversi nelle diverse stagioni: in settembre, rispetto a giugno ed agosto, vengono privilegiate le ore centrali del giorno;

- La diversificazione dei siti di foraggiamento nei mesi di agosto e settembre.

Tutto questo dimostra l'influenza dell'elemento stagionale, legato all'evoluzione dei diversi fattori ambientali e, forse anche, alla pressione del turismo. Questi schemi non possono dunque essere rigidi. Esistono inoltre differenze all'interno dei singoli gruppi legate all'influenza di fattori sociali, spaziali e, probabilmente, di fattori di altra natura (ad esempio, genetici, fisiologici, e così via).

Ringraziamenti

Questo lavoro fa parte di un piano di ricerca denominato "Dinamica dell'occupazione dello spazio della Marmotta alpina", finanziato dal Ministero dell'Ambiente Francese (EGPN 90-294). Vogliamo ringraziare N. Cochet e la Direzione e le Guardie del Parco Nazionale della Vanoise per il loro prezioso aiuto durante il lavoro sul campo, specialmente B. David, J.P. Ferbayre, J. P. Martinot.

which animals returned in their burrow.
This period took place in the middle of the day.
• foraging was more realized during the middle of the day in September compared to June and August.
• diversification of foraging areas in August and September.
All of this shows the influence of a seasonal factor, related to evolution of environmental factors, and maybe also to hiker pressure. At last, those schemes are not rigid. Intergroup differences exist, related to the influence of social factors, spatial factors, and probably to factors of other nature (genetic, physiologic and so on).

ACKNOWLEDGEMENT
This work is part of the research program "Dynamics of space occupation by Alpine Malmot" supported by the French Ministry of Environment (EGPN 90-294). We would like to thank Nathalie Cochet and the Direction and foresters of the Vanoise National Park for their adequate help during field-work, especially B. David, J. P. Ferbayre, J. P. Martinot.

REFERENCES

ARMITAGE, K.B. (1965). Vernal behavior of the yellow-bellied marmot. *Anim. Behav.*, 13: 59-68.
BARASH, D.P., (1973). Habitat utilization in three species of moutain mammals. *Jour. Mamm.*, 54: 247-250.
BRONSON, F.H. (1962). Daily and seasonal activity patterns in woodchucks. *Jour. Mamm.*, 43: 425-426.
FERRON, J. (1976). Cycle annuel d'activite de l'ecureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), adultes et jeunes en semi-liberte au Quebec. *Natur. Can.*, 103 (1): 1-10.
FRASE, B.A., ARMITAGE, K.B. (1984). Foraging patterns of yellow-bellied marmots: role of kinship and individual variability. *Behav. ecol., Sociobiol.*, 16 (1): 1-10.
HOLMES, W.G. (1984). Predation risk and foraging behavior of the hoary marmot in Alasks. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 15: 293-301.
MEIER, P.T. (1985). Behavioral ecology, social organization and mating system of woodchucks (*Marmota monax*) in southeast Ohio. Unpubl. Ph.D. dissertation, Ohio university, Athens.
TRAVIS, S., ARMITAGE, K.B. (1972). Some quantitative aspects of the behavior of marmots. *Trans. Kan. Acad. Sci.*, 75: 308-321.
TURK, A., ARNOLD, W. (1988). Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Oecologia*, 76: 544-548.
WEBB, D.R. (1980). Environmental harshness, heat stress and *Marmota flaviventris*. *Oecologia*, 44 (3): 390-395.

ANNEXE 5

RESULTATS DE L'A.F.C."Activités-heures"
180 LIGNES 6 COLONNES

VALEUR PROPRE ET % DE VARIANCE DES FACTEURS

Facteur 1	Valeur propre : 0.289	52.21 % de variance	cumul : 52.21
Facteur 2	Valeur propre : 0.116	20.88 % de variance	cumul : 73.09
Facteur 3	Valeur propre : 0.063	11.38 % de variance	cumul : 84.47
Facteur 4	Valeur propre : 0.045	8.03 % de variance	cumul : 92.50
Facteur 5	Valeur propre : 0.042	7.50 % de variance	cumul : 100

COLONNES (VARIABLES)

Contribution absolue (Ca) et Contribution relative (Cr) (valeurs en 10000ème):

	Ca			Cr		
	F1	F2	F3	F1	F2	F3
1 : Fourragement	5383	1137	703	8972	758	255
2 : Postures	109	824	3816	589	1786	4507
3 : Locomotion	78	831	1741	434	1847	2108
4 : Inter. sociales	16	6336	3239	48	7727	2153
5 : Autres	163	455	293	9241	034	363
6 : Non-visibles	4251	417	208	9513	373	101

Coordonnées :

	F1	F2	F3
1 : Fourragement	-0.757	0.220	0.128
2 : Postures	-0.158	-0.274	-0.436
3 : Locomotion	-0.240	-0.495	-0.529
4 : Inter. sociales	-0.135	-1.709	0.902
5 : Autres	-0.408	-0.432	-0.256
6 : Non-visibles	0.492	0.097	0.051

LIGNES (tranches horaires de la journée)

Contribution absolue (Ca) et Contribution relative (Cr) (valeurs en 10000ème) :

	Ca F1	Ca F2	Ca F3	Cr F1	Cr F2	Cr F3
JUIN						
Groupe A						
1 : 07	0	37	189	8	1229	3448
2 : 08	20	62	5	2715	344	745
3 : 09	2	5	56	660	767	4261
4 : 10	4	10	33	571	635	1153
5 : 11	14	15	17	5736	2599	1566
6 : 12	1	9	68	471	1131	4683
7 : 13	7	1	3	1944	130	827
8 : 14	17	4	4	8651	849	424
9 : 15	0	37	189	8	1229	3448
10 : 16	27	1	2	5119	55	79
11 : 17	1	11	12	1477	5295	3074
12 : 18	1	11	12	1477	5295	3074
13 : 19	25	4	0	8154	514	18
14 : 20	14	0	34	3818	34	1988
15 : 21	8	2	2	8651	849	424
Groupe B						
16 : 07	17	26	0	5564	3477	1
17 : 08	38	7	5	7050	542	191
18 : 09	11	588	56	411	8855	457
19 : 10	32	4	14	6865	356	634
20 : 11	64	69	45	3713	1603	569
21 : 12	9	113	41	1203	6298	1255
22 : 13	5	460	425	158	6237	3138
23 : 14	4	384	62	186	7859	694
24 : 15	15	309	164	798	6481	1876
25 : 16	37	48	48	5266	2709	1500
26 : 17	37	30	37	4853	1567	1061
27 : 18	119	83	93	6842	1906	1167
28 : 19	1	12	1	1331	4337	220
29 : 20	75	18	17	8651	849	424
30 : 21	38	9	8	8651	849	424
Groupe C						
31 : 07	92	7	2	9598	280	44
32 : 08	4	362	38	197	7478	424
33 : 09	127	22	23	4820	340	188
34 : 10	12	632	311	356	7275	1955
35 : 11	1	196	28	99	5535	430
36 : 12	0	2	52	39	110	1835
37 : 13	0	1238	368	5	8090	1312
38 : 14	9	0	53	2783	4	3628
39 : 15	0	45	1	103	4388	38
40 : 16	21	277	49	1330	6880	663
41 : 17	40	170	38	2981	5104	623
42 : 18	17	144	36	1624	5535	752
43 : 19	100	104	96	6086	2535	1271
44 : 20	78	17	0	7070	618	5
45 : 21	56	9	2	9271	627	87

LIGNES (tranches horaires)

Ca et Cr (suite):

	Ca F1	Ca F2	Ca F3	Cr F1	Cr F2	Cr F3
JUILLET						
Groupe A						
46 : 07	21	4	74	4439	307	3341
47 : 08	7	1	61	3247	228	5875
48 : 09	1	656	585	28	6516	3170
49 : 10	21	99	2	2103	4053	35
50 : 11	2	5	104	528	578	6440
51 : 12	46	4	1	9269	357	25
52 : 13	56	9	2	9271	627	87
53 : 14	43	0	11	6884	15	371
54 : 15	35	6	1	7666	498	38
55 : 16	16	4	66	1484	171	1379
56 : 17	1	4	113	193	424	6835
57 : 18	63	27	3	7667	1306	77
58 : 19	29	45	33	5298	3225	1289
59 : 20	11	5	1	1620	335	29
60 : 21	38	9	8	8651	849	424
Groupe B						
61 : 07	4	1	191	696	66	6492
62 : 08	49	92	3	5353	4048	78
63 : 09	83	57	147	5576	1521	2151
64 : 10	26	95	271	2048	2971	4631
65 : 11	25	55	13	3589	3169	408
66 : 12	14	28	30	2954	2356	1407
67 : 13	100	10	3	9056	371	64
68 : 14	149	18	1	9144	438	17
69 : 15	101	0	26	8303	2	456
70 : 16	7	2	143	1456	184	6347
71 : 17	0	24	67	72	2259	3501
72 : 18	20	21	9	6571	2758	625
73 : 19	312	111	58	7668	1088	312
74 : 20	255	168	152	7047	1855	912
75 : 21	53	5	0	5635	203	0
Groupe C						
76 : 07	127	73	60	6839	1572	707
77 : 08	3	33	21	677	2931	1016
78 : 09	32	0	41	6358	11	1780
79 : 10	14	2	196	1350	64	4208
80 : 11	30	0	125	5099	9	4629
81 : 12	84	67	18	7175	2299	344
82 : 13	137	16	209	6687	319	2217
83 : 14	246	16	8	9646	257	70
84 : 15	70	24	3	8222	1141	73
85 : 16	19	2	22	7228	340	1897
86 : 17	0	3	1	38	339	51
87 : 18	171	1	58	9079	18	673
88 : 19	189	159	122	6255	2096	877
89 : 20	26	76	10	4021	4720	335
90 : 21	64	48	36	6735	2038	831

LIGNES (tranches horaires)

Ca et Cr (suite):

	Ca F1	Ca F2	Ca F3	Cr F1	Cr F2	Cr F3
AOUT						
Groupe A						
91 : 07	30	2	4	8698	186	249
92 : 08	21	45	419	1359	1159	5825
93 : 09	9	4	88	2057	336	4356
94 : 10	26	0	28	6796	36	1602
95 : 11	2	0	16	682	12	1141
96 : 12	20	0	14	5771	11	866
97 : 13	14	1	0	5359	213	29
98 : 14	11	10	2	6927	2479	321
99 : 15	40	6	0	9365	540	24
100 : 16	17	48	172	2244	2609	5078
101 : 17	12	5	47	2257	356	1888
102 : 18	36	24	26	5954	1572	927
103 : 19	62	4	58	4856	118	983
104 : 20	5	7	1	3066	1665	159
105 : 21	25	6	6	8651	849	424
Groupe B						
106 : 07	10	113	220	711	3159	3365
107 : 08	61	7	204	4631	228	3383
108 : 09	257	105	46	8023	1309	315
109 : 10	67	2	25	8783	127	715
110 : 11	9	10	24	2522	1157	1495
111 : 12	64	33	10	7991	1657	264
112 : 13	134	17	0	9380	488	5
113 : 14	108	27	6	8961	88	107
114 : 15	42	4	16	8672	320	721
115 : 16	48	64	101	5019	2675	2301
116 : 17	0	8	15	239	3179	3410
117 : 18	41	2	24	5705	103	719
118 : 19	255	170	168	7030	1867	1011
119 : 20	32	76	45	4217	4005	1278
120 : 21	88	21	20	8651	849	424
Groupe C						
121 : 07	208	18	3	9536	326	33
122 : 08	95	16	48	7517	517	823
123 : 09	298	207	146	7082	1973	756
124 : 10	95	7	20	9184	288	416
125 : 11	13	4	60	4000	420	3887
126 : 12	83	23	1	8847	973	30
127 : 13	171	7	20	9146	151	233
128 : 14	177	5	50	9228	114	572
129 : 15	99	4	53	7979	116	932
130 : 16	11	8	0	5008	1373	40
131 : 17	6	41	35	1104	2987	1405
132 : 18	37	17	41	5590	1047	1371
133 : 19	61	133	68	4496	3945	1089
134 : 20	1	26	95	346	2830	5727
135 : 21	150	37	34	8651	849	424

LIGNES (tranches horaires)

Ca et Cr (suite):

	Ca F1	Ca F2	Ca F3	Cr F1	Cr F2	Cr F3
SEPTEMBRE						
Groupe A						
136 : 07	50	12	11	8651	849	424
137 : 08	30	2	4	8698	186	249
138 : 09	22	2	55	6066	204	3305
139 : 10	34	0	56	4309	1	1567
140 : 11	42	12	127	3502	388	2329
141 : 12	2	1	77	349	76	3413
142 : 13	0	0	37	105	3	3006
143 : 14	3	2	1	5450	1382	248
144 : 15	0	4	0	309	4214	29
145 : 16	28	30	36	629	263	171
146 : 17	2	0	16	1361	35	2314
147 : 18	25	6	6	8651	849	424
148 : 19	25	6	6	8651	849	424
149 : 20	25	6	6	8651	849	424
150 : 21	13	3	3	8651	849	424
Groupe B						
151 : 07	154	29	12	9161	685	151
152 : 08	35	14	2	8084	1352	76
153 : 09	76	35	65	4914	907	919
154 : 10	202	21	23	8069	331	204
155 : 11	206	7	27	9389	128	266
156 : 12	121	2	63	7772	44	886
157 : 13	85	1	80	6388	41	1303
158 : 14	4	5	13	4469	2015	2772
159 : 15	17	2	45	4611	242	2653
160 : 16	20	16	3	5008	1655	160
161 : 17	127	36	2	8821	1013	34
162 : 18	5	4	18	937	305	818
163 : 19	39	35	17	6572	2353	619
164 : 20	175	43	39	8651	849	424
165 : 21	88	21	20	8651	849	424
Groupe C						
166 : 07	300	74	67	8651	849	424
167 : 08	156	1	74	8517	33	880
168 : 09	3	79	2	362	3305	54
169 : 10	101	60	1	6979	1640	22
170 : 11	5	54	119	622	2673	3225
171 : 12	69	4	73	7431	165	1726
172 : 13	9	8	4	1766	644	167
173 : 14	59	0	85	7543	15	2356
174 : 15	27	3	14	8597	314	955
175 : 16	28	25	1	7238	2511	46
176 : 17	113	131	111	5779	2677	1239
177 : 18	115	133	127	5858	2708	1415
178 : 19	8	0	29	4218	1	3501
179 : 20	200	49	45	8651	849	424
180 : 21	100	25	22	8651	849	424

LIGNES (tranches horaires)

Coordonnées :

	F1	F2	F3
JUIN			
Groupe A			
1 : 07	-0.067	-0.857	-1.436
2 : 08	-1.004	-0.357	-0.526
3 : 09	-0.308	-0.332	-0.782
4 : 10	-0.424	-0.447	-0.603
5 : 11	-0.827	0.557	0.432
6 : 12	0.273	-0.422	-0.859
7 : 13	0.574	-0.149	-0.374
8 : 14	0.914	0.286	0.202
9 : 15	-0.067	-0.857	-1.436
10 : 16	-1.167	0.121	-0.145
11 : 17	-0.246	0.466	0.355
12 : 18	-0.246	0.466	0.355
13 : 19	-1.128	0.283	-0.052
14 : 20	-0.850	-0.080	-0.613
15 : 21	0.914	0.286	0.202
Groupe B			
16 : 07	0.306	-0.242	0.004
17 : 08	-0.459	-0.127	0.075
18 : 09	-0.247	-1.144	0.260
19 : 10	-0.425	-0.097	0.129
20 : 11	-0.596	-0.392	-0.233
21 : 12	0.219	-0.502	0.224
22 : 13	0.161	-1.013	0.718
23 : 14	0.201	-1.308	0.389
24 : 15	0.411	-1.173	0.631
25 : 16	0.642	-0.461	0.343
26 : 17	-0.644	-0.366	0.301
27 : 18	-1.149	0.607	0.475
28 : 19	0.127	0.229	0.052
29 : 20	0.914	0.286	0.202
30 : 21	0.914	0.286	0.202
Groupe C			
31 : 07	0.759	0.129	-0.051
32 : 08	0.155	-0.953	-0.227
33 : 09	-0.891	-0.237	0.176
34 : 10	-0.278	-1.258	0.652
35 : 11	-0.094	-0.701	0.195
36 : 12	0.039	-0.066	-0.268
37 : 13	-0.045	-1.761	0.709
38 : 14	0.236	0.009	-0.269
39 : 15	0.051	-0.335	0.031
40 : 16	-0.366	-0.833	0.259
41 : 17	-0.499	-0.653	0.228
42 : 18	-0.325	-0.601	0.221
43 : 19	-0.792	0.511	0.362
44 : 20	-0.699	0.207	0.018
45 : 21	0.839	0.218	0.081

LIGNES (tranches horaires)

Coordonnées :

	F1	F2	F3
JUILLET			
Groupe A			
46 : 07	0.518	-0.136	-0.449
47 : 08	-0.302	-0.080	-0.407
48 : 09	-0.118	-1.813	1.265
49 : 10	-0.508	-0.705	0.066
50 : 11	0.152	-0.159	-0.532
51 : 12	0.763	0.150	-0.040
52 : 13	0.839	0.218	0.081
53 : 14	0.696	0.032	-0.162
54 : 15	0.625	0.159	0.044
55 : 16	0.416	-0.141	-0.401
56 : 17	-0.088	-0.130	-0.524
57 : 18	-0.834	0.344	0.084
58 : 19	-0.571	0.446	0.282
59 : 20	-0.344	0.156	-0.046
60 : 21	0.914	0.286	0.202
Groupe B			
61 : 07	0.120	-0.037	-0.367
62 : 08	-0.397	-0.345	-0.048
63 : 09	-0.519	-0.271	-0.322
64 : 10	-0.290	-0.350	-0.437
65 : 11	-0.284	-0.267	0.096
66 : 12	0.211	-0.189	-0.146
67 : 13	0.569	0.115	-0.048
68 : 14	0.663	0.145	-0.028
69 : 15	0.547	0.008	0.128
70 : 16	0.145	-0.052	-0.303
71 : 17	-0.030	-0.167	-0.208
72 : 18	-0.242	0.157	-0.075
73 : 19	-0.960	0.361	0.194
74 : 20	-0.868	0.445	0.312
75 : 21	0.559	0.106	-0.001
Groupe C			
76 : 07	0.516	-0.247	-0.166
77 : 08	-0.080	-0.167	-0.098
78 : 09	-0.259	-0.011	0.137
79 : 10	-0.169	-0.037	-0.299
80 : 11	0.250	0.011	-0.238
81 : 12	0.419	0.237	0.092
82 : 13	0.536	0.117	0.308
83 : 14	0.717	0.117	-0.061
84 : 15	0.384	0.143	-0.036
85 : 16	0.197	-0.043	-0.101
86 : 17	0.018	0.052	-0.020
87 : 18	-0.597	0.026	0.163
88 : 19	-0.629	0.364	0.235
89 : 20	-0.233	0.252	0.067
90 : 21	0.516	0.284	0.181

LIGNES (tranches horaires)

Coordonnées (suite):

	F1	F2	F3
AOUT			
Groupe A			
91 : 07	0.713	0.104	-0.121
92 : 08	-0.597	-0.551	-1.236
93 : 09	-0.388	-0.157	-0.564
94 : 10	-0.661	0.048	-0.321
95 : 11	-0.187	0.025	-0.242
96 : 12	0.574	-0.025	-0.222
97 : 13	0.481	0.096	-0.035
98 : 14	0.427	0.255	0.092
99 : 15	0.814	0.195	0.041
100 : 16	0.527	-0.568	0.792
101 : 17	-0.453	-0.180	-0.414
102 : 18	-0.773	0.397	0.305
103 : 19	-1.020	-0.159	-0.459
104 : 20	-0.293	0.216	0.067
105 : 21	0.914	0.286	0.202
Groupe B			
106 : 07	0.220	-0.464	-0.479
107 : 08	-0.539	-0.120	-0.461
108 : 09	-1.109	0.448	0.220
109 : 10	-0.567	-0.068	-0.162
110 : 11	-0.206	0.139	-0.159
111 : 12	0.552	0.251	0.100
112 : 13	0.799	0.182	0.018
113 : 14	0.718	0.225	0.078
114 : 15	0.449	0.086	-0.129
115 : 16	0.479	-0.350	0.324
116 : 17	0.033	0.120	-0.124
117 : 18	-0.445	0.060	-0.158
118 : 19	-1.104	0.569	0.419
119 : 20	-0.391	0.382	0.216
120 : 21	0.914	0.286	0.202
Groupe C			
121 : 07	0.761	0.141	-0.045
122 : 08	-0.513	0.135	-0.170
123 : 09	-0.911	0.481	0.297
124 : 10	-0.514	0.091	0.109
125 : 11	0.193	0.063	-0.190
126 : 12	0.480	0.159	-0.028
127 : 13	0.689	0.088	-0.110
128 : 14	0.701	0.078	0.175
129 : 15	0.525	0.063	-0.180
130 : 16	0.177	0.093	-0.016
131 : 17	0.130	-0.213	0.146
132 : 18	-0.320	0.138	0.158
133 : 19	-0.411	0.385	0.203
134 : 20	-0.059	0.169	0.240
135 : 21	0.914	0.286	0.202

LIGNES (tranches horaires)

Coordonnées (suite):

	F1	F2	F3
SEPTEMBRE			
Groupe A			
136 : 07	0.914	0.286	0.202
137 : 08	0.713	0.104	-0.121
138 : 09	-0.607	-0.111	-0.448
139 : 10	-0.749	0.011	-0.452
140 : 11	-0.835	-0.278	-0.681
141 : 12	-0.169	-0.079	-0.528
142 : 13	-0.068	0.012	-0.367
143 : 14	0.326	0.164	-0.070
144 : 15	-0.061	0.224	-0.019
145 : 16	-0.974	-0.630	-0.509
146 : 17	-0.262	0.042	-0.341
147 : 18	0.914	0.286	0.202
148 : 19	0.914	0.286	0.202
149 : 20	0.914	0.286	0.202
150 : 21	0.914	0.286	0.202
Groupe B			
151 : 07	0.857	0.234	0.110
152 : 08	0.407	0.166	-0.040
153 : 09	-0.603	-0.259	-0.261
154 : 10	-0.982	0.199	-0.156
155 : 11	-0.992	0.116	-0.167
156 : 12	-0.760	0.057	-0.257
157 : 13	-0.638	0.051	-0.288
158 : 14	0.146	-0.098	0.115
159 : 15	-0.286	0.065	-0.216
160 : 16	-0.306	0.176	-0.055
161 : 17	-0.778	0.264	0.048
162 : 18	-0.147	0.084	-0.138
163 : 19	0.430	0.257	0.132
164 : 20	0.914	0.286	0.202
165 : 21	0.914	0.286	0.202
Groupe C			
166 : 07	0.914	0.286	0.202
167 : 08	0.658	0.041	-0.212
168 : 09	-0.098	-0.296	-0.038
169 : 10	-0.532	-0.258	-0.030
170 : 11	-0.118	-0.244	-0.268
171 : 12	-0.437	0.065	-0.211
172 : 13	-0.157	-0.095	-0.048
173 : 14	0.497	-0.022	-0.278
174 : 15	0.338	-0.065	0.113
175 : 16	-0.344	0.202	-0.027
176 : 17	-0.687	0.468	0.318
177 : 18	-0.693	0.471	0.341
178 : 19	0.180	-0.002	0.164
179 : 20	0.914	0.286	0.202
180 : 21	0.914	0.286	0.202

ANNEXE 6

Mammalia (article soumis)

Male intrusion and possible infanticide in alpine marmots

by C. Perrin, D. Allainé and M. Le Berre

Laboratoire de Socioécologie et Ecoéthologie
Université Claude Bernard (Lyon 1)
69622 Villeurbanne, France

Summary. - Here we report observations of male intrusion into neighbouring home ranges in the Alpine marmot Marmota marmota. These events were associated with the disappearance of young that we interpreted as infanticidal events. We discuss the possible causes of infanticide in Alpine marmots in the light of the recent theory on infanticide. Our preliminary observations seem to support the non-pathological hypotheses and especially the intergenerational conflict hypothesis (Pierotti, 1991).

Résumé. - Dans cet article nous rapportons des observations d'intrusions de mâles sur des domaines vitaux de groupes voisins chez la marmotte alpine Marmota marmota. Ces évènements sont associés à la disparition de jeunes, ce que nous interprétons comme de l'infanticide. Nous discutons des causes possibles de l'infanticide chez cette espèce au vu des théories récentes sur ce sujet. Nos observations préliminaires semblent supporter les hypothèses non-pathologiques, et particulièrement l'hypothèse du conflit inter-génération (Pierotti, 1991).

INTRODUCTION

The adaptive significance of infanticide still remains controversial (Hausfater and Hrdy 1984, Labov et al. 1985). Suggestions explaining why infanticide evolved include cannibalism, sexual selection, parental manipulation, competition for limited resources, social pathology and intergenerational conflict (Sherman 1981, Pierotti 1991). In the light of this debate, we report observations of male intrusions into neighbouring home ranges, associated with infanticidal events, in wild alpine marmots Marmota marmota. This is the first report of infanticide in this species.

Alpine marmots live in family groups that typically consist of an adult resident pair and juveniles of successive litters (Arnold 1990a, Perrin et al. 1993). All members of the family group have access to every part or burrow of their common home range. Home range consists of a main burrow system (MBS) where the hibernaculum and the nesting burrow are located and of a peripheral area mainly used for foraging (Perrin et al. 1993). In our study site (Natural Reserve of La Grande Sassière, French Alps, elevation: 2400 m.), home ranges weakly overlap (9 to 13%) and most intergroup interactions occur in this overlapping area (Perrin et al. 1993). Mating occurs during the first 2 weeks after emerging from hibernation, but females are receptive for a maximum of one day (Müller-Using 1957, Psenner 1957, Hembeck 1958).

METHOD AND OBSERVATIONS

Marmots were marked with numbered ear-tags and fur dye. Marked animals in five groups (A, B, C, F and H) were observed for a total of 500 hours from June to the end of September 1991. Observations were conducted in periods of 7 hours (from 07:00 to 14:00 and 14:00 to 21:00 GMT + 2, alternatively); one family group was observed each day.

1) The first case involves interactions between two neighbouring groups B and C. On 3 July 1991, the adult male of group C entered the main burrow area of group B at 13:20. The resident male of group B was not in sight. Many interactions were observed between the intruder and five residents (the adult female, one 2-year-old male, the 2-yr-old female and the two yearlings). The resident adult female never behaved agressively toward the intruder whereas social interactions engaging the other residents were agonistic (threat, fights with the 2-yr-old male, and chase). The intruder moved on the whole MBS, entered many burrows and actively marked burrow entrances. Around 14:50, the resident adult male went out from a main burrow and chased the intruder, which returned to its group.

2) This case concerned two other neighbouring groups : group F (one resident pair and one 2-yr-old male) and group H (one resident pair, and three offspring emerged on 1 July 1991). On 3 July 1991, the 2-yr-old male entered the group H home range, while adults of this group were foraging at the limit of their home range. It approached the MBS slowly and marked frequently. Then, it entered the main burrow, where the three offspring were.The resident male suddenly came back to its burrow and chased the intruder. After this event only two offspring were seen again.

3) The third observation concerned group A, composed of one adult pair and four offspring. On 17 July 1991, the resident adult male hurt itself in a trap, having deeply gashed its cheek. This was sutured. In late afternoon, a satellite adult male, often seen foraging about

65 m away from the MBS of group A, entered the main burrow of group A. In the early morning on the following day, the resident adult male had disappeared from the area, and the body of one offspring was found at the entrance of the main burrow. The infant was apparently killed by a single bite on the neck area as previously described for yellow-bellied marmots Marmota flaviventris (Brody and Melcher 1985). From examining the bite, we do not believe that the killing could be attributed to a red fox Vulpes vulpes (the main terrestrial predator in the study area). Moreover, it would be unlikely that a fox would abandon its prey. No agonistic interaction was observed with the resident adult female. On 20 July 1991, all offspring had disappeared. We assumed that the peripheral male noticed the disappearance of the resident male during trapping, took advantage of its inability to evict it, and then killed its offspring. Such an unexplained disappearance has been previously interpreted as an infanticide event (Linsdale 1946, Sherman 1982). The evicted male never tried to win back its territory.

DISCUSSION

Infanticide is a difficult event to observe. Our observations are preliminary and more data are required to directly test for evolutionary causes of infanticide. However, we would like to discuss three points.

First, although Barash (1976) mentioned that the frequency of intergroup visiting by adult males declined as the reproductive season progressed, these visiting events still remained common (observed in four out of the five observed groups) even after the emergence of newly weaned young. Adult male intergroup visiting cannot then be interpreted as search for opportunities for extra-copulation but more probably as attempts to gain or to extend home range. Visual communication may be important for a male decision to enter a neighbouring home range because all cases of intrusion occurred when the resident male was out of sight.

Second, entering a nesting burrow by a strange male was associated with infanticide in the two cases where young were present. Infanticide may be widespread in Sciurids (Sherman 1981, but see Michener 1982) but it seems mainly carried out by females (see e.g. Balfour 1983, Hoogland 1985). Although the resident female could kill offspring of their subordinate females (Arnold 1990a), we never saw female Alpine marmots entering the nesting burrow of a neighbour group and males seem to be the primary contributor to infanticide as previously reported for some other ground squirrel species (e.g. McLean 1983 for Arctic ground squirrel Spermophilus parryii). Thus, contrary to the more common pattern (Pierotti 1991), females do not seem to be the infanticidal sex in Alpine marmots. Among the different hypotheses, parental manipulation can be discarded, in our particular case, as an explanation of infanticide in Alpine marmots because males did not kill their own offspring. Cannibalism has never been

reported for Alpine marmots and hibernacula could be a more limiting resource than food in marmot populations (Andersen et al. 1976). The social pathology hypothesis supposes that animals behave in a pathological way. This is difficult to assess with our data but in one case, infanticide occurred just after the infanticidal adult male had become the new resident and in the other case, by a male at the age of dispersal. Therefore, we suggest that infanticide in Alpine marmots has evolved as a part of reproductive strategy of males replacing a resident male in a group as previously mentioned (Hausfater et al. 1982, Hausfater 1984 for primates, McLean 1983 for Arctic ground squirrel, Packer and Pusey 1983 for lions Panthera leo). Because intergroup interactions mainly occurred within the home ranges overlapping area, we hypothesize that a strange adult male that is successful in reaching the main burrow system would behave as if it had become the new territory owner. According to the intergenerational conflict hypothesis (Pierotti 1991), males then could benefit from engaging in infanticide by avoiding the costs associated with the adoption of unrelated offspring. Males could also increase their lifetime reproductive success in two ways. First, as Hrdy (1977) mentioned, infanticidal males may secure mating opportunities sooner than would be possible if the female offspring continued to nurse and then delayed its return to oestrus. Female Alpine marmots have only one oestrus per year and this hypothesis may apply only if the reproduction in a given year affects the probability of reproduction the next year. This is in agreement with our previous observations that a female is unable to reproduce over several successive years (Perrin et al.1993). A male could also benefit by preventing further maternal investment in unrelated pups (even after weaning) by preserving the future reproductive potential of its new partner. By killing young, the male could reduce female costs related to social thermoregulation during hibernation, which are particularly imporant when young are present, and could limit reproduction the next year (Arnold 1990b). However, contrary to the intergenerational conflict hypothesis, infanticide behaviour is not carried out by females and seems not initiated by soliciting young. As previously noted (Barash 1976, but see Arnold 1990b), we never observed young entering the home range of neighbours. The primary function of territorial defence is probably to secure access to vital resources, but we suggest that its persistence during the season may also avoid infanticide by strange males and may improve survival of related young (McLean 1983). At this stage of the study, our observations tend to support the non-pathological hypothesis and particularly the intergenerational conflict hypothesis.

Third, although the female is expected to behave aggressively toward males that have reached its nesting burrow, we would emphasize that this was not observed. Females can benefit by obtaining a male strong enough to evict its previous one but we questioned if this advantage may balance the loss of a litter. Indeed, with an annual survival rate close to 0.8 (Armitage and Downhower 1974), average females are expected to reproduce four to five times in their lifetime and each litter represents an important contribution to their lifetime

reproductive success. The maternal investment lost is important in cases of infanticide on weaned young. If the gain of a strong male does not balance the loss of a litter, infanticide definitely decreases the inclusive fitness of the two parents and counter selection to reduce its effects is expected to evolve (see Packer and Pusey 1983). Because subordinates participated in the territorial defence (see first observation), we then predict that infanticide is more likely to occur in groups where subordinates are absent. This is in agreement with our observations but more data are required to test this prediction. Consequently, the two parents may encourage subordinate retention because they benefit from it by reducing the risk of a strange male takeover.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Vanoise National Park to allow us to work in the Reserve. We thank Pr. L. Le Guelte for his critical readings of this manuscript,.and Peter Cotgreave for reviewing the language and for his constructive suggestions. This research was supported by a grant from the French Ministry of Environment (EGPN 90-294).

BIBLIOGRAPHY

ANDERSEN, D.C., K.B. ARMITAGE and R.S. HOFFMANN, 1976. - Socioecology of marmots : female reproductive strategies. *Ecology*, 57 : 552-560.

ARMITAGE, K.B. and J.F. DOWNHOWER, 1974. - Demography of yellow-bellied marmot populations. *Ecology*, 55 : 1233-1245.

ARNOLD, W., 1990a. - The evolution of marmot sociality : I. Why disperse late ? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27 : 229-237.

ARNOLD, W., 1990b. - The evolution of marmot sociality : II. Costs and benefits of joint hibernation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27 : 239-246.

BALFOUR, D., 1983. - Infanticide in the Columbian ground squirrel, Spermophilus columbianus. *Anim. Behav.*, 31 : 949-950.

BARASH, D.P., 1976. - Social behaviour and individual differences in free-living alpine marmots (Marmota marmota). *Anim. Behav* , 24 : 27-35.

BRODY, A.K. and J. MELCHER, 1985. - Infanticide in yellow-bellied marmots. *Anim. Behav*, 33 : 673-674.

HAUSFATER, G., 1984. - Infanticide in langurs : strategies, counterstrategies, and parameter values. Pp 257-281 in : *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives.* Eds. G. Hausfater & S.B. Hrdy, Aldine Publishing Co, New York.

HAUSFATER, G., S. AREF and S.J. CAIRNS, 1982. - Infanticide as an alternative male reproductive strategy in langurs : a mathematical model. *J. Theor. Biol.*, 94 : 391-412.

HAUSFATER, G. and S.B. HRDY (Eds.) 1984. - *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. Aldine Publishing Co, New York.

HEMBECK, H., 1958. - Zum Paarungsverhalten der Murmeltiere. *Z. Jagdwiss.*, 4, 1 : 40-41.

HOOGLAND, J.L., 1985. - Infanticide in prairie dogs : lactating females kill offspring of close kin. *Science*, 230 : 1037-1040.

HRDY, S.B., 1977. - *The langurs of abu : female and male strategies of reproduction.* Harvard Univ. Press., Cambridge.

LABOV, J.B., U.W HUCK, R.W. ELWOOD and R.J. BROOKS, 1985. - Current problems in the study of infanticidal behavior of rodents. *Q. Rev. Biol.*, 60 : 1-20.

LINSDALE, J. M., 1946. - *The California ground squirrel: a record of observations made on the Hastings Natural history Reservation.* University of California Press, Berkeley.

MCLEAN, I.G., 1983. - Paternal behaviour and killing of young in arctic ground squirrels. *Anim. Behav.*, 31 : 32-44.

MICHENER, G.R., 1982. - Infanticide in ground squirrels. *Anim. Behav* , 30 : 936-938.

MÜLLER-USING, D., 1957. - Die Paarungsbiologie des Murmeltieres. *Z. Jagdwiss.*, 3 : 24-28.

PACKER, C. and A.E. PUSEY, 1983. - Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *Am. Nat.*, 121 : 716-728.

PERRIN, C., D. ALLAINE and M. LE BERRE, 1993. - Socio-spatial organization and activity distribution of the Alpine marmot Marmota marmota, preliminary results. *Ethology*, 93 : 21-30

PIEROTTI, R., 1991. - Infanticide versus adoption : an intergenerational conflict. *Am. Nat.*, 138 : 1140-1158.

PSENNER, H., 1957. - Neues vom Murmeltier. *Säugetierkd. Mitt.*, 5, 1 : 4-10.

SHERMAN, P.W., 1981. - Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. Pp. 311-331 in : *Natural selection and social behavior.* Eds. R.D. Alexander & D.W. Tinkle, Chiron Press, New York.

SHERMAN, P.W., 1982. - Infanticide in ground squirrels. *Anim. Behav.*, 30 : 938-939.

ANNEXE 7

Canadian Journal of Zoology (article sous presse)

SOCIAL BEHAVIOR OF ALPINE MARMOTS (MARMOTA MARMOTA) : SEASONAL, GROUP AND INDIVIDUAL VARIABILITY.

Catherine PERRIN, Jacques COULON and Michel LE BERRE
Laboratoire de Socioécologie et d'Ecoéthologie,
Université Claude Bernard LYON I
43 boulevard du 11 Novembre 1918, F 69100 VILLEURBANNE
FRANCE

SUMMARY

Catherine PERRIN, Jacques COULON and Michel LE BERRE. 1993. Social behavior of alpine marmot (Marmota marmota) : seasonal, group and individual variability.

Composition and social interactions of three family groups of Marmota marmota were observed during a study in the Vanoise National Park (French Alps) from mid-June to late September. Interactions between members of the same group were mainly cohesive, which confirms the social nature of this species. Social interactions between marmots from different family groups were rare and agonistic. The rate of social interactions decreased as the season progressed, probably in relation to a shift in energy allocation to preparation for hibernation. Some cohesive interactions increased just before immergence when marmots restricted their activity to the main burrow system.

Rates of social interactions differed between groups and between individuals. Fewer agonistic acts, more play-fighting and its persistence in late season among the immatures suggest the influence of an ontogenetic component. The most agonistic of the studied groups included an adult male that had recently immigrated. He focused most of his agonistic acts on three 2-year-old males, of which two dispersed during the season.

Social events characteristic of each group, individual variability and level of familiarity between group members can influence the quality of social interactions and the dispersal of immatures. Social relationships between familiar individuals are amicable and can facilitate the retention of immatures in their natal group as well as their recruitment by emigrant adults.

RESUME

Catherine PERRIN, Jacques COULON and Michel LE BERRE. 1993. Social behavior of alpine marmot (Marmota marmota) : seasonal, group and individual variability.

La composition et les interactions sociales de trois groupes familiaux de Marmota marmota , enregistrées au cours d'une étude dans le Parc National de la Vanoise de mi-juin à fin septembre, sont décrites et analysées. Les interactions intragroupe sont majoritairement cohésives ce qui confirme la tendance hautement sociale de cette espèce. Les interactions entre groupes sont peu fréquentes et de nature agonistique. Les taux d'interactions diminuent au cours de la saison en relation possible avec un changement dans l'allocation d'énergie en vue de l'hibernation. Certaines relations cohésives augmentent peu avant l'entrée en hibernation simultanément à un regroupement des animaux sur les terriers principaux.

Des différences dans la proportion relative des divers types de comportements existent entre les groupes et les individus qui les composent. La moindre fréquence des actes agonistiques, l'abondance du jeu et son maintien en fin de saison chez les immatures suggèrent l'intervention d'une composante ontogénétique. Les actes agonistiques sont nettement plus nombreux dans l'un des groupes dont le mâle adulte est un immigrant récent. Celui-ci dirige la majeure partie des agressions envers trois mâles de deux ans dont deux se sont dispersés en cours d'étude.

Les évènements sociaux propres à chaque groupe, la variabilité individuelle et le degré de familiarité entre individus peuvent ainsi influencer la qualité des interactions sociales et la dispersion. Les relations entre animaux familiers sont amicales et peuvent faciliter la rétention des immatures dans leur groupe natal ainsi que leur recrutement par les adultes qui émigrent.

Introduction

The social organization of North-American marmotine rodents forms a continuum ranging from species in which individuals are asocial (e.g. Franklin's ground squirrel, woodchuck) to species in which individuals live in integrated, cohesive groups (e.g. Olympic marmot) (Michener 1983). Age at sexual maturity, related to a short growing season or to low food quality combined with large body size, is suggested as the main factor determining the level of sociality (Armitage 1981). Michener (1984) emphasized that extensive temporal overlap of adults and subadults in the active season may be a mechanism permitting the development of social tolerance and space sharing when both are adaptive.

Whereas North-American species of marmots are well-studied, the biology of Eurasian species is less known. Despite its abundance and the relative ease of collecting observational data in field conditions, the social biology of Marmota marmota has until recently (Barash, 1976; Arnold 1988, 1990 a, 1990 b) rarely been studied. In a previous analysis, Barash (1976) concluded that M. marmota exhibits characteristics of social tolerance and colonial organization reminiscent of the North-American marmots Marmota olympus , M. flaviventris and M. caligata.

Alpine marmots live in family groups composed of individuals sharing a common home range (Barash 1976; Arnold 1990 b; Perrin et al. 1993). They reside at elevations between 600 and 3200 m (Forter 1975) and hibernate during nearly half of the year (Couturier 1964; Zelenka 1965). The aim of this study was to describe and analyze social interactions of Marmota marmota during the active season to gain further information on social organization and to assess whether this species should be characterized as highly social.

Methods

This study was conducted in the Nature Reserve of "La Grande Sassière" (45°29'N, 6°59'E) in the Vanoise National Park (French Alps). The study site was located in the lower part of the Reserve at an elevation of 2350 m close to the stream of Sassière. Marmots were captured using live traps from 28 May to 15 June 1991. They were weighed, and sexed by ano-genital distance (Zelenka 1965). Four age classes were distinguished from body mass and body + tail length measurements (Zelenka 1965) : adult (≥ 3-year-old), 2-year-old, yearling and juvenile (animals in their year of birth). A numbered ear tag was attached to each ear. Additionally a

piece of colored plastic was attached to one ear and fur was dyed for rapid individual identification in the field.

From 18 June to 28 September 1991, we conducted 470 hours of observations of which 415 were devoted to recording social interactions. Marmota marmota hibernates from late September/early October to late March/early April (Couturier 1964; Zelenka 1965). Mating occurs during the first two weeks after emergence from hibernation (Müller-Using 1957; Psenner 1957; Hembeck 1958). Alpine marmots can be sexually mature after their second hibernation, but usually do not reproduce before being 3-years-old (Couturier 1964; Zelenka 1965; Arnold 1990 a). Because the study site is not easily accessible during the mating season, our study does not include social behavior related to reproduction.

Composition of the group and social interactions were studied for three neighbouring family groups (A, B and C). Composition of groups was known from the end of May. Individual marmots were considered as members of the same family group on the following criteria : they shared a common home range and used the same main burrow system where the hibernaculum, sleeping burrow, and birth burrow were located (Barash 1976; Arnold 1990 b; Perrin et al. 1993). Home range of group B slightly overlapped those of groups A and C, but home ranges of groups A and C did not overlap with each other (Perrin et al. 1993).

Marmots were observed with 8x40 binoculars and a 11-30x telescope from 80 to 200 m distance, depending on the topography. Observations were conducted by periods of 7 hours (from 07:00 to 14:00 or from 14:00 to 21:00, GMT + 2). One family group was observed each day. Group A was observed for a total of 85 h, group B for 180 h and group C for 150 h. All social interactions were noted using "all occurences of some behavior" sampling (Altmann 1974). Occasionally, social interactions were recorded on video tapes. For each interaction, identity of the interactants (age, sex, family group membership), type of interaction, date and location were recorded.

Social behavior patterns (Table 1) were classified into four types: recognitive, cohesive, agonistic and withdrawal as used by Sheppard and Yoshida (1971), Ferron (1980) and Holekamp (1986). Behavioural patterns such as tooth chattering and anal gland evagination, which were sometimes observed on trapped animals, could not be detected from the distance observations were made. Vocal communication was not considered. However, calls and growls occurred during aggressive chases and fights.

Rates of social behavior (number/hour) were calculated for each individual and for each behavioral pattern.

Seasonal change in interactions was tested using a test against trend (Lehmann 1975).

The statistic is :

$$\varepsilon = [W - E(W)] / \sqrt{Var(W)}$$

with: $W = \sum_{i}^{n} i\, y_i$ where $i = 1$ to n represents the rank of successive days of observation and y_i the rate of interactions (number of acts/animal/hour) for each day of observation.

$$E(W) = (\Sigma\, y_i / n)\, [n\,(n+1) / 2]$$

$$Var(W) = Variance(W) = (\sigma^2\, y_i)\, [n\,(n+1)\,(n-1) / 12]$$

ε follows a standard normal law. It takes a positive value when the trend is to increase with time and a negative value when the trend is to decrease. This test was run on the three family groups separately because composition of groups was different, which might have influenced the seasonal change in interactions. For other statistical treatments, the observation time was divided into three periods according to the month and social changes. Period T1 corresponded to late June, period T2 to July and period T3 to August and September when group composition remained stable.

Analysis of social behavior was conducted at two levels. First, we tested equiprobability under Ho of the total amount of social behavior initiated or received by the different members of each group. Second, we analysed contingency tables and tested for independence between number of behaviors initiated or received by each individual and the different kinds of social pattern recorded. χ^2 tests were used for statistical analysis. We considered of major importance contributions to the χ^2 which were higher than the mean χ^2 value obtained by dividing total χ^2 by the number of terms summed in the calculation of χ^2. We did not analyze dyadic interactions between individuals or age-sex class members because: 1/ social composition and/or intervening social events differed between groups and several age-sex classes were represented by only one individual in some groups, so results could not be generalized across the three groups, and 2/ pooling individuals of one age-sex class (such as 2-year-old males in group B for example) was inappropriate given the strong heterogeneity for social interactions as well as differences in ultimate fate (dispersers vs non dispersers).

Results

GROUP COMPOSITION

Group composition differed among the three groups of alpine marmots (Table 2). Composition changed until July for all groups, then remained stable. Group A was composed in late May of two adult males and one adult female, but one male dispersed in early June. On July 1 four juveniles emerged. On 17 July, the remaining resident male was evicted by an adult male that had resided in group B until late May 1991. The intruder apparently killed all juveniles (Perrin et al. unpublished data). On July 22, a 2-year-old male from group B was integrated into group A. Group B was composed in late May of one pair of adults, five 2-year-olds (four males and one female) and three yearlings (two males and one female). The adult male had immigrated early in 1991 and performed to evict the resident male in late May. One yearling male died from predation injuries by a red fox *Vulpes vulpes*. During July, two 2-year-old males dispersed, one of whom joined group A. Juveniles were present in 1990, but not in 1991. Group C was composed of a pair of adults and an adult of unknown sex, two 2-year-olds (one female and one male) and three yearlings (two males and one female). The only change in group composition was the emergence of four juveniles on July 2.

DIFFERENCES IN THE BEHAVIOURAL PATTERNS

Contribution of the four types of behavioral patterns

The four types of social patterns were not randomly distributed in any of the groups (group A: $\chi^2 = 253.5$, group B: $\chi^2 = 1910.0$, group C: $\chi^2 = 1667.3$, df = 3, $P < 0.001$). More recognitive and cohesive but fewer agonistic and withdrawal behaviors were observed than expected under the null hypothesis of equal occurence (Table 3). Differences in contribution of some social patterns were observed between the three groups ($\chi^2 = 324.5$, df = 10, $P < 0.001$). Less play-fighting than expected was observed in groups A and B, and more play-fighting was observed in group C. More agonistic behaviors than expected were observed in group B and less in group C. More withdrawal was observed than expected in group B.

Intergroup encounters

Interactions between members of different groups were rare. Intergroup encounters accounted for 2% of the total encounters observed in group A, 5% in group B and 1% in group C. Encounters between non-group members were entirely agonistic in groups A and C, and mainly agonistic in group B (74% of total intergroup encounters), but recognitive behavior was also observed for this group.

The agonistic pattern most often observed between non-group members was threat (49 to 80% of intergroup encounters in each group). Recognitive behavior observed in group B occurred on July 3 when the adult male of group C entered the main burrow system of group B. Although half the social interactions observed between the intruder and the residents (n = 49) were agonistic, 31% were recognitive; 67% of these recognitive events were followed by aggression.

SEASONAL VARIATION

The rates of total interactions decreased significantly in groups B and C, but not group A, during the observation period (group A : $\varepsilon = -0.81$, $P = 0.42$; group B : $\varepsilon = -3.78$, $P < 0.001$; group C : $\varepsilon = -3.00$, $P < 0.003$).

The rate of recognitive behavior decreased significantly only in group B (A : $\varepsilon = -1.49$, $P = 0.13$; B : $\varepsilon = -3.14$, $P < 0.001$; C : $\varepsilon = -1.53$, $P = 0.12$). A slight increase was observed in group A during the first half of July (Fig. 1) coincident with emergence of juveniles, which sniffed each other more than they sniffed adults. A further increase occured during the second half of July, when juveniles disappeared, the resident male was evicted and a new male became a group member. The increase in recognitive behavior observed during the second half of September was primarily due to the 2-year-old male that became a group member in July. In group C, recognitive behavior declined from June to August, then increased during September (Fig. 1).

A significant seasonal decrease in cohesive patterns occurred in groups B and C ($\varepsilon = -3.73$, $P < 0.001$; $\varepsilon = -3.18$, $P < 0.001$ respectively). No significant trend occurred in group A ($\varepsilon = +0.55$, $P = 0.58$) due to the large increase in allogrooming during the second half of September (Fig. 1), performed mainly by the immigrant 2-year-old male. Play fighting decreased significantly throughout the season in group C; playfighting did increase in late September in group C (Fig. 1), but the rate for the whole group was lower than in late June, because play-fighting in late September involved mainly juveniles whereas playfighting in late June involved all the group members. Playfighting decreased significantly with time in group B. No test was run on group A because play fighting was very rare and observed only during early July when juveniles emerged. Allogrooming significantly decreased only in group B. In group C, allogrooming increased during the second half of September.

Agonistic behavior was frequent only in group B and decreased during the summer ($\varepsilon = -2.90$, $P < 0.004$). In groups A and C the trend seemed to be similar, but due to the small number of agonistic interactions no test was run.

The seasonal decrease of social interactions included all the individuals as shown by a Friedman variance analysis on the three periods for groups B and C (χ^2_r

= 10.33, df = 2, P = 0.006; χ^2_r = 13.56, df = 2, P = 0.011 respectively). Group A was not tested, because of the very small number of individuals and the frequent changes in its composition.

FREQUENCIES OF SOCIAL BEHAVIOUR

Social behaviors were not equiprobably distributed between members of different groups. Based on all behaviors, adults initiated fewer social acts than animals in the other age-classes. Individual rates of behavior of groups B and C were divided by the mean rate of each group, to adjust for differences of rates between groups, and a Kruskal-Wallis test was run for each observation period. The differences were significant (T1 : H = 10.03, P < 0.0066 ; T2 : H = 9.63, P < 0.008; T3 : H = 6.93, P < 0.03). Individual contribution to social behaviors was studied separately in groups B and C for the three periods. The main trends observed in group A on which no test was run will be commented.

Group B (Table 4).

- Individual frequencies of behavior.

Considering all behaviors, significant differences were observed among individuals in the initiation of interactions for all three time periods (T1 : χ^2 = 102.0, df = 8; T2 : 32.3, df = 7; T3 : 65.4, df = 6; P < 0.001). The adult female in T1 and T3, the adult male in T3, the 2-year-old male 1 in T1 and 2-year-old male 2 in T2 initiated fewer interactions than expected if all individuals were equally likely to initiate social acts. The 2-year-old males 2 and 3 in T1, 2-year-old male 4 and yearling male in T2 and T3 initiated more than expected. When only recognitive and cohesive behaviors were considered, χ^2 tests remained highly significant. The adult male for the three periods and the adult female in T1 and T3 initiated less than expected as did 2-year-old male 2 in T2, whereas 2-year-old males 3 in T1 and 4 in T2 and T3, 2-year-old female in T1 and yearling male in T2 and T3 initiated more than expected.

The same analyses were performed for recipients in social interactions. χ^2 values were highly significant (T1 : χ^2 = 357.7, df = 8 ; T2 : 80.9, df = 7 ; T3 : 65.0, df = 6 ; P < 0.001). During the three periods, the adult male received so many acts that any other contribution to χ^2 did not reach the significance criterion. The 2-year-old males 1 and 2 in T1, 2 in T2 and 3 in T3 received fewer non-agonistic acts than expected.

- Individual contribution to different kinds of social behaviors

Significant differences were observed for initiated acts (T1 : χ^2 = 1008.0, df = 40 ; T2 : χ^2 = 197.7, df = 35 ; T3 : χ^2 = 192.1, df = 24 ; P < 0.001). The adult male threatened

and chased much more, but played less than expected during all the periods. The 2-year-old males 1 and 2 in T1 played less whereas the yearling played more than expected in T1 and T2. The 2-year-old male 2 performed almost all of the withdrawal observed in the group.

If agonistic acts and withdrawal were not considered, χ^2 tests remained highly significant. Besides the above mentioned differences, the adult male performed more recognitive behavior than expected throughout the study, as did 2-year-old males 1 and 2 in T1. The 2-year-old male 4 did more allogrooming than expected throughout the study and the 2-year-old female allogroomed more in T2 and played more in T3.

Analysis of received behaviors (T1 : $\chi^2 = 270.4$, df = 24 ; T2 : $\chi^2 = 88.4$, df = 21 ; T3 : $\chi^2 = 57.0$, df = 18 ; $P < 0.001$) showed that the 2-year-old males were the almost exclusive recipients of agonistic acts initiated by the adult male : 2-year-old males 1 and 2 in T1, 2 in T2 and 4 in T3 were threatened and chased much more than expected. The 2-year-old male 1 received fewer sniffs in T1 and the 2-year-old male 2 received fewer allogrooms in T2. Agonistic acts being discarded, there were no significant differences except in period T3 ($\chi^2 = 12.25$, df = 6, $P < 0.02$) when the adult male was allogroomed more than expected.

Group C .

- Individual frequencies of behaviors.

In period T3 fur dye had disappeared because of moult and the 2-year-old female and the yearlings had lost their coloured ear tags. Due to increase of yearlings' body size, the 2-year-old female could hardly be distinguished from one of the yearlings which was ear-tagged on the same side. The two remaining yearlings were not identifiable from each other and were pooled for statistical comparisons.

Initiated acts were not equiprobably distributed among group members (T1 : $\chi^2 = 112.9$, df = 7; T2 : $\chi^2 = 33.2$, df = 8; T3 : 79.9, df = 5; $P < 0.001$). Adults tended to initiate fewer acts than expected in T1 and T2. The adult female and the unsexed adult in T1 and T2 and the male in T2 were the primary contributors to the significant χ^2. In T3 only the adult female intiated less than expected. In T1 yearling male 2 and in T2 yearling male 1 and yearling female initiated more acts. In T3, juveniles were the most important initiators.

For received acts χ^2 test was significant only in T2 ($\chi^2 = 20.8$, df = 8, $P < 0.01$). The unsexed adult received fewer and the 2-year-old male, yearling male 2 and yearling female more than expected.

- Individual contribution to different kinds of social behaviors.

Initiated acts were unequally distributed (T1 : $\chi^2 = 58.7$, df = 14; T2 : $\chi^2 = 125.1$, df = 16; T3 : $\chi^2 = 63.1$, df = 10; $P < 0.001$). The adult male and the unsexed adult in T1

and in T2 as well as the female adult in T2 played less but initiated more recognitive behavior than expected. The adult male and the unsexed one played also less in T3. The adult male allogroomed more in T1 and T2. Allogrooming was also performed more than expected by the yearling female in T1 and the 2-year-old female in T2. The yearling male 1 made less recognitive acts in T2. During the same period the 2-year-old female played less and the yearling male 1 more. In T3, juveniles play much more than expected and than animals of any other age-class.

In period T2, received behaviors were distributed unequally ($\chi^2 = 35.7$, df = 8, $P < 0.001$). The adult female and juveniles were allogroomed more and the 2-year old male and the yearling male 1 were allogroomed less than expected.

Group A .

In T1, the adult male performed all the allogrooming on the female. In T2, play developed between juveniles and was also performed at a low rate by adults. The adult female received more recognitive and allogrooming behavior than other individuals. In T3, most of the recognitive behavior and allogrooming were performed by the immigrant 2-year-old male predominantly toward the new adult male, with which it was living in group B before both emigrated.

Discussion

GROUP COMPOSITION

The composition of the three groups is known from June 1990 (Perrin et al. 1993). Except group A from mid-June to late July 1991, all the groups contained a pair of adults and some subadults from one to several years old. Subordinate adults can be present, as in group C or in group A until mid-June. Similar observations were made on several other groups (Allainé et al. unpublished data) and in other populations (Zelenka 1965; Barash 1976; Arnold 1990 a, 1990 b). Thus, alpine marmots usually live in one male-one female groups and retention of offspring at least to the age of two was observed. Our study confirms that the social system of M. marmota is similar to that of the North-American species M. olympus and M. caligata, and the Eurasian species M. bobac, M. baibacina, M. sibirica, M. menzbieri and M. caudata (in Arnold 1990 a). Dispersal does not occur before the age of two and is often delayed until later (Arnold 1990 a; Perrin et al. 1993). During this study, we observed several movements between groups involving adult males. Competition for the opportunity to become resident seems to be strong between

them. We did not observe such a pattern among females; more data are needed. The apparent absence of juveniles in group B could be due to the change of resident male (Arnold 1990 a) or to the fact that females reproduced only one or two years out of three (Perrin et al. 1993; unpublished data).

RELATIVE CONTRIBUTION OF THE DIFFERENT SOCIAL PATTERNS

Our study of social behavior of the alpine marmot confirms the sociability of this species as previously reported (Barash 1976). Social interactions among group members were predominantly recognitive (47 to 66% of total interactions) and cohesive (31 to 50%). Conversely, social interactions between members of neighbouring groups were infrequent and predominantly agonistic (mostly threat). These patterns are similar to social interactions observed in highly social species such as Marmota olympus (Barash 1973), M. caligata (Holmes 1984), M. flaviventris (Johns and Armitage 1979; Armitage and Johns 1982), Cynomys ludovicianus (King 1955; Hoogland 1981) and C. gunnisoni (Rayor 1988). In Marmota marmota, interactions between members of adjacent groups mainly took place on overlapping parts of home ranges and apparently functioned in territorial defense (Perrin et al. 1993). The agonistic nature of behavior among members of different groups suggests behavioral competition occurs primarily between unfamiliar individuals.

Recognitive behavior appears to involve investigation of scent-producing areas such as mouth or anogenital area (see table 1), suggesting that some individual identification could be achieved (Halpin 1980, 1984).

Play has been observed in different species of sciurids. In marmots it is more common in social species (Marmota olympus and M. caligata, Barash 1989; M. marmota, this study) than in asocial species (M. monax, Barash 1989) which is consistent with the idea that play enhances the formation, strength and maintenance of social bonds among conspecifics (reviewed in Bekoff and Byers 1981; Fagen 1981; Smith 1982; Poole 1985). Alternatively, the function of play seems best explained in Marmota flaviventris by the motor training hypothesis (Jamieson and Armitage 1987). Indeed, in our study mean play rates calculated for the whole observation period involved more often immatures (1.66/individual/h) than 2-year-olds (0.8) or adults (0.17). However, even though the motor training hypothesis and the social cohesion hypothesis are largely distinct, they are not mutually exclusive.

Although allogrooming seems uncommon in most species of sciurids, it is probably more frequent than is thought, because in some species it is almost entirely restricted to the nest (Ferron 1980). Yet, in the highly social Cynomys ludovicianus (King 1955) allogrooming is frequent outside the burrow. However, Barash did not consider allogrooming in his study of M. marmota (1976). Our observations show

that this behavior is a part of alpine marmot social behavior that must not be ignored. In group B, the immigrant adult male received a major proportion of allogrooming (43%); this pattern is consistent with the possibility that allogrooming may serve as a calming behavior and allow a subordinate animal to coexist with dominant(s) (Armitage 1973). Allogrooming could also serve as a stimulus to prolong social contacts or share odors (Betts 1976).

As expected in a social species, agonistic behavior among group members is the least frequent type of social interaction. However, the three groups of alpine marmot showed different frequencies of agonistic behavior. Such differences can be related to the level of familiarity between individuals and could influence dispersal as shown when groups B and C were compared.

SEASONAL VARIATION

Regardless of interaction rates during the mating season, total interaction rates in M. marmota tended to decrease along the summer. Social interactions becoming less frequent as the season progresses is a pattern apparently common to ground squirrels (Armitage 1962, 1973; Bronson 1964; Yeaton 1972; Barash 1973; Michener 1981). Paralleling the "social decline", Perrin et al. (1993) observed that in M. marmota foraging increased in August and subsequently decreased in September. This rhythm of foraging or food consumption is usual to marmots (Davis 1967; Johns and Armitage 1979; Ward and Armitage 1981; Barash 1989). In fall, reducing energy involved in metabolic maintenance without increasing foraging seems to allow increase of body mass and fat storage (Bailey 1965; Ward and Armitage 1981; Melcher et al. 1989; Armitage and Salsbury 1992). By decreasing social interactions, metabolic costs may be reduced. However, it seems unlikely that social interactions, except agonistic behavior and possibly play-fighting, are an important cost for marmots, due to their low rate throughout the season.

Barash (1976) observed the same general decline of social interactions in M. marmota as we did. However, he stopped observations in mid-August. We observed an increase of recognitive and cohesive behavior during the second half of September in groups A and C. Such an observation is not consistent with the decrease of energy expenditure hypothesis. Along with a reduction of foraging in September, marmots modified their utilization of space. They remained more and more often at the main burrow system which increases the probability of interaction. Moreover, by reducing time foraging, marmots can allocate time to other activities such as social interactions (Perrin et al. 1993). Although more data are required to explain this phenomenon, we suggest that in M. marmota for which social thermoregulation during hibernation is very important, especially when immatures are present (Arnold 1990 b), an increase

of cohesive interactions might be related to a need to reinforce group cohesion just before hibernation. However such an increase of cohesive behaviors in groups A and C, and its absence in group B, is enigmatic. It could be an effect of the high levels of aggressive behavior experienced in group B which could induce persistence of some tension in late season. Anyway, an ontogenetic component could also explain the late increase of play fighting in juveniles. Alternatively, change in ectoparasite load during the season could explain increased allogrooming, but recent data (Arnold and Lichtenstein 1993) showed ectoparasite load decreased from spring to fall in Marmota marmota and it would be necessary to explain why only some individuals were affected in only two of the three observed groups.

As for other behavioral patterns, agonism declined during summer. It is a general pattern among all marmot species for which reports are available (see Barash 1989). In group B agonistic behavior was high early in the season and may have played a role in dispersal of 2-year-old males 1 and 2. They were the exclusive recipients of threats and chases by the new resident adult male from mid-June to July. After their departure in July, agonism decreased but persisted against 2-year old male 4 at a lower level (see Table 4). Energetic cost of agonistic interactions as well as the necessity of reducing energetic expenditure before hibernation could explain the decreasing rates of agonism we observed. Decline of agonism could also be related to testosterone decline, paralleling the regression of testes, after July in Marmota marmota (Saboureau 1992) as in other species of marmots (Bronson 1964; Barash 1973).

INDIVIDUAL VARIABILITY AND SOCIAL DYNAMICS

Differences in rates of social behavior were observed between age and sex classes. Individual differences also exist, probably in relation to social status, age and sex structure of the group and also to individual behavioral phenotypes (Armitage 1991). Even though a study of the same individuals for several years is required, several points suggest, as in M. flaviventris (Armitage 1991), an ontogenetic component to the expression of behavioral variability in M. marmota. These points are: 1/ less frequent initiation of non agonistic behaviors by adults than by younger marmots, 2/ lack of agonistic behavior among juveniles but its expression by adults, 2-year-olds, and some yearlings, 3/ termination of play later in the season for yearlings and 2-year-olds than for adults, 4/ renewal of play and appearance of allogrooming by juveniles at the end of the season.

In general, dispersal of ground-dwelling sciurids is not correlated with rates of social behavior, but evidence suggests that social mechanisms are important (Holekamp 1984). Aggression could induce dispersal in females (Armitage 1981) and,

even in males, could hasten or facilitate it as shown in several species of terrestrial sciurids (Armitage 1973, 1974; Downhower and Armitage 1981; Pfeifer 1982; Rayor 1985; Barash 1989). Several factors can influence dispersal in alpine marmots such as age, sex, mass loss during hibernation and absence of juveniles in the group (Arnold 1990 b). Dispersal of subordinate alpine marmots elicited by aggression by territorial animals was previously noted by Naef-Danzer and Hottinger (in Arnold 1990 a). In our study, evidence suggests that dispersal of the 2-year-old males 1 and 2 in group B was related to aggression by the adult male (Table 5), in conjunction with a low level of cohesive interactions, as suggested by Armitage and Johns (1982) in M. flaviventris. Conversely, rare agonistic interactions and frequent cohesive interactions could delay dispersal and facilitate retention of mature individuals, as observed in group C. The presence of juveniles in this group may benefit their younger sibs during hibernation arousals, by helping warming them, thus increasing infant survival (Arnold 1990 b).

A lack of kinship between the adult male and 2-year-old individuals in group B may have influenced aggression-induced dispersal. Parentage of the adult male can be excluded, as he became resident in the group only in 1991. Alternatively, Arnold (1990 a) argued that the dispersal of subordinates unrelated to territorial animals appeared to be an epiphenomenon of the less frequent presence of juveniles, which in turn was due to virtually no reproduction in years when a territorial animal changed. It was possibly the case in group B since no juveniles emerged in 1991. Kin selection theory suggests that amicable behavior is high between relatives and Armitage (1991) stressed the importance of familiarity as a basis for kin recognition. We have no information about relatedness of the studied animals but we can ascertain familiarity between members of groups B (except the adult male) and C. We observed that social interactions between all age and sex classes were nearly exclusively amicable, except for those involving the adult male in group B. The new adult male and the 2-year-old male in group A were also familiar as they were previously in the same group. Thus, familiarity could explain recruitment of this 2-year-old male.

We think that individual variability in behavior may also be an important factor in determining dispersal vs recruitment in M. marmota as emphasized by Armitage (1975) in M. flaviventris and by Barash 1989 in M. olympus and M. caligata.

In conclusion, each group of alpine marmots must be treated as a separate system. Differences in relative contribution of social behaviors among groups and individuals were observed to be associated with differences in social events and social composition of the three groups.

Acknowledgements

This work is part of the research program "Dynamics of space occupation by Alpine Marmot" supported by grants from the French Ministry of Environment (EGPN 90-294), CNRS-Environment and the Man & Biosphere Programme (France). It is a part of a thesis submitted by the first author to the University of Jussieu (Paris 7). We thank the Vanoise National Park to allow us to work in the Reserve. We thank Prof. K. B. Armitage for kindly reviewing the language and for helpful comments, Prof. L. Le Guelte and P. Cotgreave for critical reading of this paper, D. Allainé and G. Yoccoz for statistical assistance.

ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling method. Behaviour 49 : 227-265.

ARMITAGE, K. B. 1962. Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (Marmota flaviventris). Anim. Behav. **10**: 319-331.

—— 1973. Population changes and social behaviour following colonization by the yellow-bellied marmot. J. Mammal. **54**: 842-854.

—— 1974. Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot. J. Zool. Lond. **192**: 233-265.

—— 1975. Social behaviour and population dynamics of marmots. Oikos, **26**: 341-354.

—— 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. Oecologia, **48**: 36-49.

—— 1991. Social and population dynamics of yellow-bellied marmots: results from long-term research. Annu. Rev. Ecol. Syst. **22**: 379-407.

ARMITAGE, K. B., and JOHNS, D. W. 1982. Kinship, reproductive strategies and social dynamics of yellow-bellied marmots. Behav. Ecol. Sociobiol. **11**: 55-63.

ARMITAGE, K. B., and SALSBURY, C. M. 1992. Factors affecting oxygen consumption in wild-caught yellow-bellied marmots (Marmota flaviventris). Comp. Biochem. Physiol. 103A: 729-737.

ARNOLD, W. 1988. Social thermoregulation during hibernation in Alpine marmots (Marmota marmota). J. Comp. Physiol. B **158**: 151-156.

—— 1990 a. The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 229-237.

—— 1990 b. The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 239-246.

ARNOLD, W., and LICHTENSTEIN, A. 1993. Ectoparasite loads decrease the fitness of alpine marmots (Marmota marmota) but are not a cost of sociality. Behavioral Ecology 4: 36-39.

BAILEY, E. D. 1965. Seasonal changes in metabolic activity of non-hibernating woodchucks. Can. J. Zool. 43: 905-909.

BARASH, D. P. 1973. The social biology of the Olympic marmot. Anim. Behav. Monogr. 6: 171-245.

—— 1976. Social behaviour and individual differences in free-living alpine marmots (Marmota marmota). Anim. Behav. 24: 27-35.

—— 1989. Marmots: Social Behavior and Ecology. Stanford University Press, Stanford.

BEKOFF, M., and BYERS, J. A. 1981. A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play : a methodological hornet's nest. In Behavioral development. The Bielefeld Interdisciplinary Project. Edited by K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinovich and M. Main, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 97-126.

BETTS, B. J. 1976. Behaviour in a population of Columbian ground squirrels, Spermophilus columbianus. Anim. Behav. 24: 652-680.

BRONSON, F. H. 1964. Agonistic behaviour in woodchucks. Anim. Behav. 12: 470-478.

COUTURIER, M. A. J. 1964. Le gibier des montagnes françaises. Arthaud, Grenoble, France.

DAVIS, D. E. 1967. The annual rhythm of fat deposition in woodchucks (*Marmota monax*). Physiol. Zool. 40: 391-402.

DOWNHOWER, J. F., and ARMITAGE, K. B. 1981. Dispersal of yearling yellow-bellied marmots (Marmota flaviventris). Anim. Behav. 29: 1064-1069.

FAGEN, R. 1981. Animal Play Behavior. Oxford University Press, New-York.

FERRON, J. 1980. Le comportement cohésif de l'écureuil roux (Tamiasciurus hudsonicus). Biol. Behav. 5: 119-138.

FORTER, D. 1975. Zur Ökologie und Verbreitungsgeschichte des Alpen-murmeltieres im Berner Oberland. Dissertation, Universität Bern, Switzerland.

HALPIN, Z. T. 1980. Individual odors and individual recognition: review and commentary. Biol. Behav. 5: 233-248.

—— 1984. The role of olfactory communication in social systems. In The biology of ground-dwelling squirrels. Edited by J. O. Murie and G. R. Michener, University of Nebraska Press, Lincoln. pp. 201-225.

HEMBECK, H. 1958. Zum Paarungsverhalten der Murmeltiere. Z. Jagdwiss. 4: 40-41.

HOLEKAMP, K. E. 1984. Dispersal in ground-dwelling sciurids. In The biology of ground-dwelling squirrels. Edited by J. O. Murie and G. R. Michener, University of Nebraska Press, Lincoln. pp. 197-320.

—— 1986. Proximal causes of natal dispersal in Belding's ground squirrels (Spermophilus beldingi). Ecol. Monogr. 56: 365-391.

HOLMES, W. G. 1984. The ecological basis of monogamy in Alaskan hoary marmots. In The biology of ground-dwelling squirrels. Edited by J. O. Murie and G. R. Michener, University of Nebraska Press, Lincoln. pp. 250-274.

HOOGLAND, J. L. 1981. Nepotism and cooperative breeding in the black-tailed prairie dog (Sciuridae: *Cynomys ludovicianus*). In Natural selection and social behavior. Edited by R. D. Alexander and D. W. Tinkle, Chiron Press, New York. pp. 283-310.

JAMIESON, S. H., and ARMITAGE, K. B. 1987. Sex differences in the play behavior of yearling yellow-bellied marmots. Ethology, 74: 237-253.

JOHNS, D. W., and ARMITAGE, K. B. 1979. Behavioral ecology of alpine yellow-bellied marmots. Behav. Ecol. Sociobiol. 5: 133-157.

KING, J. A. 1955. Social behavior, social organization and population dynamics in a black-tailed prairie dog town in the Black Hills of South Dakota. Contrib. Lab. Vertebr. Biol. Univ. Mich. 67: 1-123.

LEHMANN, E. L. 1975. Non parametrics: statistical methods based on ranks. McGraw Hill, New York.

MELCHER, J. C., ARMITAGE, K. B., and PORTER, W. P. 1989. Energy allocation by yellow-bellied marmots. Physiol. Zool. 62: 429-448.

MICHENER, G. R. 1981.Ontogeny of spatial relationships and social behaviour in juvenile Richardson's ground squirrels. Can. J. Zool. 59: 1666-1676.

—— 1983. Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling squirrels. In Recent advances in the study of mammalian behavior. Edited by J. F. Eisenberg and D. G. Kleiman. Am. Soc. Mammal. Spec. Publ. No 7. pp. 528-572.

—— 1984. Age, sex and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids implications for sociality. In The biology of ground-dwelling squirrels. Edited by J. O. Murie and G. R. Michener. University of Nebraska Press, Lincoln. pp. 81-107.

MÜLLER-USING, D. 1957. Die Paarungsbiologie des Murmeltieres. Z. Jagdwiss. 3: 24-28.

PERRIN, C., ALLAINE, D., and LE BERRE, M. 1993. Socio-spatial organization and activity distribution of the Alpine marmot Marmota marmota: preliminary results. Ethology 93: 21-30 .

PFEIFER, S. L. R. 1982. Disappearance and dispersal of Spermophilus elegans juveniles in relation to behavior. Behav. Ecol. Sociobiol. **10**: 237-243.

POOLE, T. B. 1985. Social Behaviour in Mammals. Blackie, Glasgow.

PSENNER, H. 1957. Neues vom Murmeltier, Marmota m. marmota (Linné, 1758). Säugetierk. Mittl. **5**: 4-10.

RAYOR, L. S. 1985. Effects of habitat quality on growth, age of first reproduction, and dispersal in Gunnison's prairie dog (Cynomys gunnisoni). Can. J. Zool. **63**: 2835-2840.

—— 1988. Social organization and space-use in Gunnison's prairie dog. Behav. Ecol. Sociobiol. **22**: 69-78.

SABOUREAU, M. 1992. Endocrinologie, cycles physiologiques chez la marmotte alpine. In : Journées d'étude sur la marmotte alpine, Décembre 1992, Lyon, France, 83-89.

SHEPPARD, D. H., and YOSHIDA, S. M. 1971. Social behavior in captive Richardson's ground squirrels. J. Mammal. **52**: 793-799.

SMITH, P. K. 1982. Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. Behav. Brain Sci. **5**: 139-155.

WARD, J. M., and ARMITAGE, K. B. 1981. Circannual rhythms of food consumption, body mass and metabolism in yellow-bellied marmots. Comp. Biochem. Physiol. **69**: 621-626.

YEATON, R. I. 1972. Social behaviour and social organization in Richardson's ground squirrel (Spermophilus richardsonii) in Saskatchewan. J. Mammal. **53**: 139-147.

ZELENKA, G. 1965. Observations sur l'écologie de la Marmotte des Alpes. Terre et Vie **112** : 238-256.

TABLE 1 : Social behaviour patterns in *Marmota marmota*.

Recognitive behaviour

1. Nose to nose
2. Nose to mouth
3. Nose to cheek
4. Nose to anogenital region
5. Nose to body or tail

Cohesive behaviour

Play-fighting

1. Boxing: two protagonists rear up on their hindlegs, grapple each other and push at one another with the forepaws; they may grasp each other with incisors. Often they adopt a peculiar posture in which both animals, grappling each other, throw their heads backward and point their faces toward the sky with their ventral neck surfaces facing each other.
2. Rough-and-tumble: can take place after boxing or after two individuals jump on each other or one jumps on the other. Both then roll on the ground and are in constant contact and often face the same direction in a ventro-ventral position while horizontally oriented.
3. Chasing: a relatively slow pursuit between two animals slower than in case of aggression. The chased animal sometimes stops and waits for the chaser.

Allogrooming: one animal grooms various parts of another animal's body; forepaw-trunk contact may co-occur.

Approach: one animal walks or occasionally runs directly toward a stationary or relatively stationary animal.

Others:
- one animal attempts to initiate a cohesive behaviour but recipient withdraws
- touching the other animal by putting one forepaw on the head or back, the head on the body, the head between the forefeet, by encasing the body of the other.

Agonistic behaviour

Threat

1. Arched-back posture with tail piloerection and flagging, eventually animals do a lateral parade.
2. Sparring at: both animals adopt an upright position facing one another without body contact.
3. Defensive threat: one animal lies down on the ground, staying for a few minutes in this position; sometimes after a chase, the chased animal adopts this position while the chaser is still close to him or her.

Aggression

1. Chase: one animal pursues another. Brief pauses can occur during a long chase. Agonistic chases extend over longer distances than play chases.
2. Fight: boxing in upright positions, wrestling on the ground, animals exchanging blows and bites. Movements are more vigorous than during play-fighting. May lead to death.

Withdrawal

1. One animal upon the initiation of an approach, a recognitive behaviour, play-fighting or allogrooming of another one, leaves more or less rapidly.
2. One animal approaches another but stops before contact or after a brief contact and withdraws (termed "avoidance" by Sheppard and Yoshida 1971).

TABLE 2: Change in composition of three family groups of Alpine marmot in the Reserve of "La Grande Sassière" in 1991

Age and sex classes		Group A							Group B				Group C	
		4 June	17 June	1 July	18 July	19 July	20 July	22 July	29 May	6 June	9 July	22 July	30 May	2 July
Adult	M	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	?												1	1
2-year-old	M							1	4	4	3	2	1	1
	F								1	1	1	1	1	1
Yearling	M								2	1	1	1	2	2
	F								1	1	1	1	1	1
Juveniles				4	2	1								4
Total		3	2	6	4	3	2	3	10	9	8	7	8	12

NOTE : M, male; F, female; ?, unknown sex (animal not trapped). Composition of the three groups remained stable from the last date presented until the end of the season.

TABLE 3 : Frequency (%) of the four types of social behaviours observed in three groups of M. marmota

	Group A (n = 207)	Group B (n = 1928)	Group C (n = 1876)
Recognitive	66	54	47
Cohesive			
Play-fighting	9	17	35
Allogrooming	19	12	13
Others	3	2	2
Agonistic	3	11	2
Withdrawal	0	4	1

NOTE : n, total number of social behaviours.

TABLE 4: Individual rates of social behaviours of Marmota marmota in group B during three periods (number/hour)

	Recognitive		Allogrooming		Play-fighting	Agonistic		With-drawal
	initiated	received	initiated	received		initiated	received	
T1								
Ad M	0.91	3.78	0.07	0.77	0.04	1.49	0.12	0.00
Ad F	0.75	0.90	0.16	0.09	0.48	0.22	0.13	0.02
2-y M1	1.20	0.42	0.17	0.08	0.42	0.04	0.90	0.15
2-y M2	2.19	0.66	0.05	0.11	0.55	0.02	0.61	1.13
2-y M3	1.30	0.95	0.13	0.18	2.08	0.22	0.31	0.00
2-y M4	1.00	0.91	0.48	0.16	0.95	0.21	0.31	0.02
2-y F	1.20	1.30	0.35	0.15	1.61	0.04	0.11	0.00
Yl M	0.95	0.71	0.15	0.11	1.23	0.17	0.10	0.00
Yl F	0.77	0.77	0.11	0.07	1.35	0.18	0.25	0.00
T2								
Ad M	0.37	1.43	0.04	0.70	0.00	0.48	0.18	0.00
Ad F	0.55	0.51	0.11	0.29	0.15	0.00	0.00	0.00
2-y M2	0.37	0.26	0.11	0.04	0.18	0.04	0.30	0.15
2-y M3	0.63	0.40	0.22	0.18	0.22	0.04	0.04	0.00
2-y M4	0.88	0.48	0.55	0.22	0.40	0.04	0.08	0.00
2-y F	0.44	0.55	0.48	0.11	0.29	0.07	0.07	0.00
Yl M	0.66	0.40	0.15	0.22	0.96	0.00	0.04	0.00
Yl F	0.37	0.29	0.07	0.04	0.51	0.04	0.00	0.00
T3								
Ad M	0.27	0.68	0.01	0.33	0.01	0.23	0.11	0.00
Ad F	0.32	0.34	0.08	0.03	0.03	0.00	0.00	0.00
2-y M3	0.36	0.31	0.11	0.04	0.14	0.02	0.02	0.00
2-y M4	0.69	0.51	0.28	0.10	0.20	0.07	0.18	0.00
2-y F	0.40	0.41	0.07	0.06	0.23	0.02	0.02	0.00
Yl M	0.56	0.41	0.17	0.09	0.29	0.00	0.01	0.00
Yl F	0.44	0.39	0.02	0.08	0.15	0.01	0.00	0.00

NOTE : M, male ; F, female; Ad, adult; 2-y, 2-year-old; Yl, yearling ; T1, late June ; T2, July ; T3, August and September.

TABLE 5 : Cohesive and agonistic interactions between the adult male and the four 2-year-old males of group B in 1991.

	Cohesive	Agonistic		
Ad M : 2-y M1 [a]	9	37	$\chi^2 = 17.0$	$p<0.001$
Ad M : 2-y M2 [b]	7	38	$\chi^2 = 21.4$	$p<0.001$
Ad M : 2-y M3	9	2	$\chi^2 = 4.5$	$p<0.05$
Ad M : 2-y M4	48	26	$\chi^2 = 6.5$	$p<0.02$

NOTE : Males 1 and 2 dispersed in 1991 whereas males 3 and 4 remained in the group.
[a] : interactions for T1.
[b] : interactions for T1 and T2.

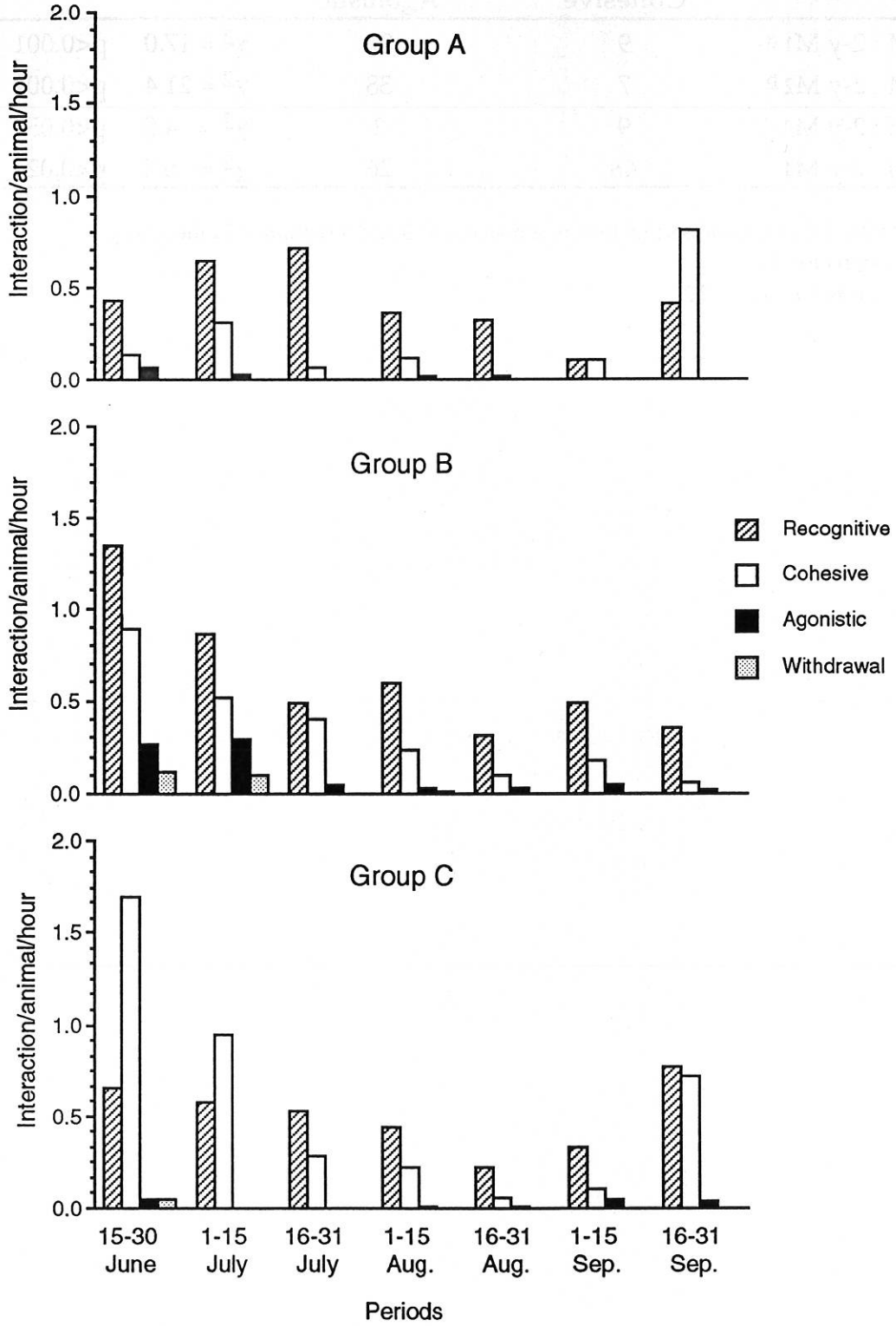


Figure 1. Seasonal variation in occurence of four types of social interactions in three groups of Marmota marmota.

ANNEXE 8

Tableau 1 : Effet de l'individu sur la taille du domaine vital dans le groupe B (comparaison des individus deux à deux, test de Mann-Whitney).

		adulte		2 ans			1 an	
		♂	♀	♂3	♂4	♀	♂	♀
adulte	♂	-	U =1,5 p=0,04 *	2 0,057	2 0,057	1 0,029 *	0 0,014 *	0 0,014 *
	♀		-	6 0,343	5 0,243	6 0,343	2 0,057	2 0,057
2 ans	♂3			-	6 0,343	7 0,443	2 0,057	2 0,057
	♂4				-	5,5 >0,243	0 0,014 *	0 0,014 *
	♀					-	2 0,057	2 0,057
1 an	♂						-	7 0,443
Médiane ± em a		1,76 0,25	1,06 0,24	1,10 0,24	1,24 0,14	1,13 0,19	0,69 0,18	0,66 0,13

Tableau 2 : Effet de l'individu sur la taille du domaine de fourragement dans le groupe B (comparaison des individus deux à deux, test de Mann-Whitney).

		adulte		2 ans			1 an	
		♂	♀	♂3	♂4	♀	♂	♀
adulte	♂	-	U = 2 p= 0,057	4,5 >0,171	5,5 >0,243	6 0,343	1 0,029 *	1 0,029 *
	♀		-	7 0,443	5 0,243	6 0,343	2 0,057	2 0,057
2 ans	♂3			-	5 0,243	7 0,443	2 0,057	2 0,057
	♂4				-	4 0,171	0 0,014 *	0 0,014 *
	♀					-	0 0,014 *	3 0,1
1 an	♂						-	7,5 >0,443
Médiane ± em a		1,58 0,22	1,06 0,24	1,02 0,26	1,2 0,15	1,06 0,16	0,64 0,09	0,66 0,16

ANNEXE 9

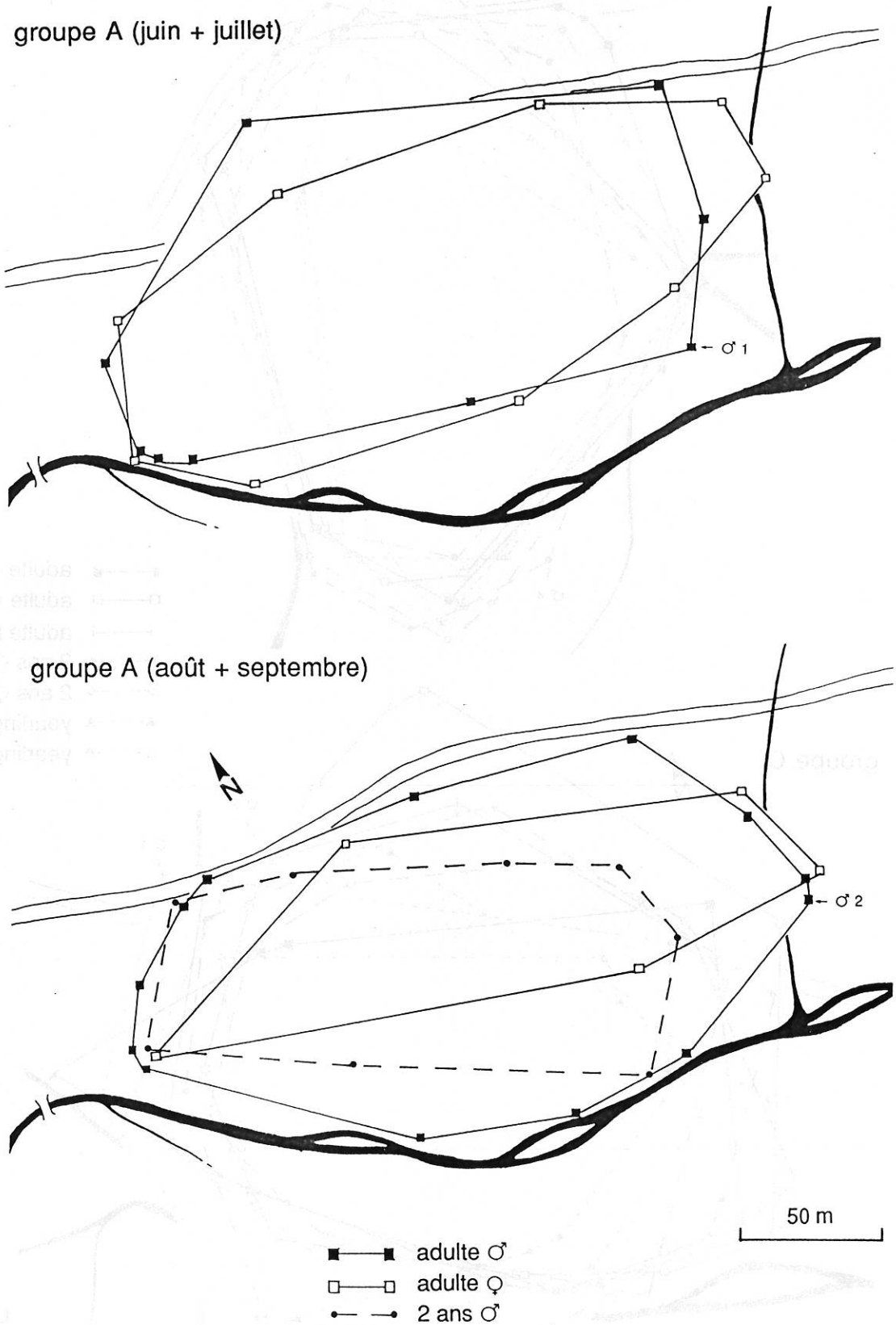


Figure 1 : Représentation des domaines vitaux individuels dans le groupe A pour la saison 1991.

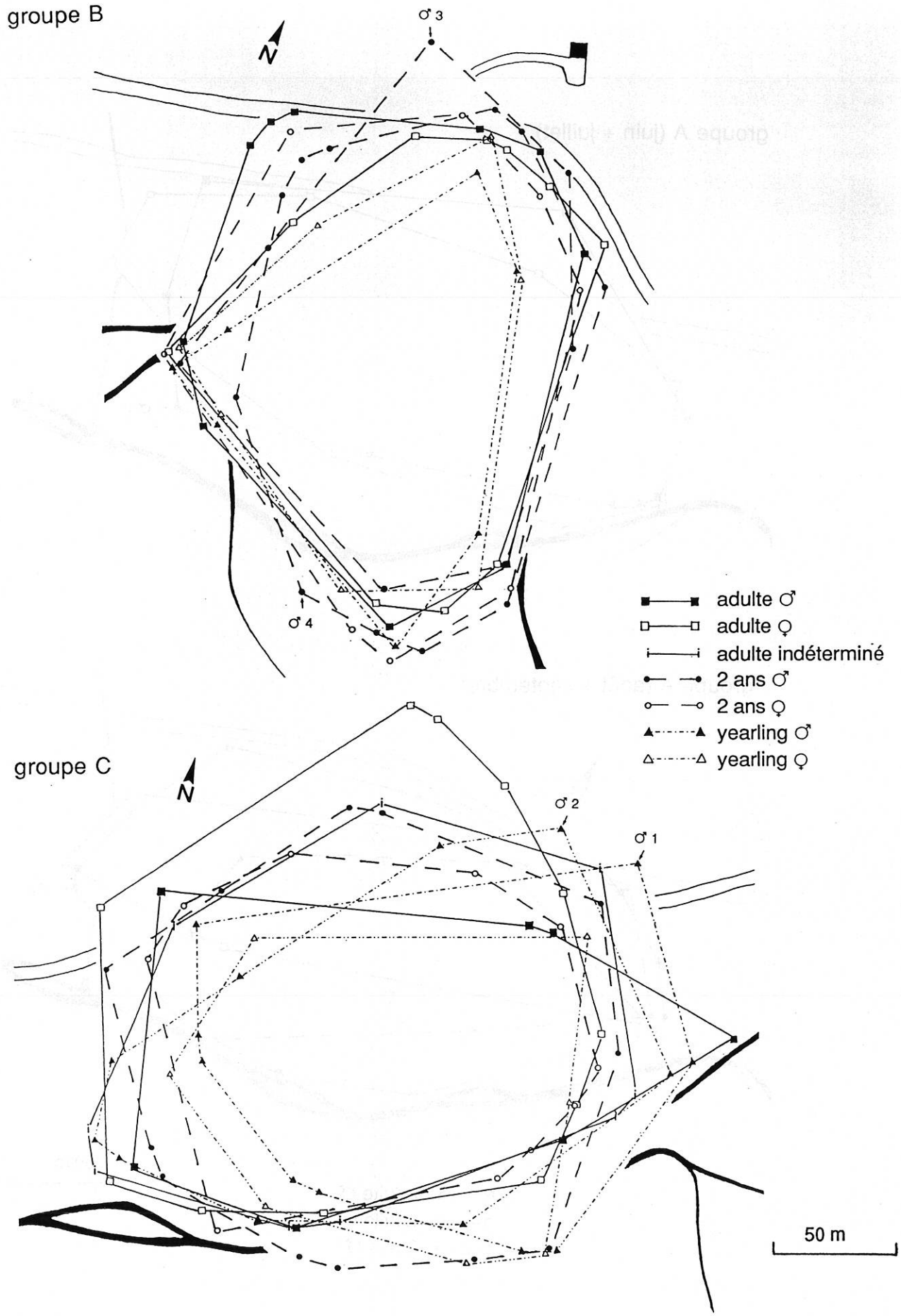


Figure 2 : Représentation des domaines vitaux individuels dans les groupes B et C pour la saison 1991.

ANNEXE 10

Tableau 1 : Taux de recouvrement des domaines vitaux entre individus dans les groupes A, B et C (en %).

(Lecture du tableau : % du domaine vital de X recouvert par celui de Y)

Groupe A

X \ Y		adulte ♂ 1	adulte ♂ 2	adulte ♀	2 ans ♂	
adulte	♂ 1	-	-	86	-	du 17/6 au 13/7
	♂ 2	-	-	48	58	du 20/7 au 20/9
	♀	93	99	-	66	
2 ans	♂	-	100	61	-	de août à septembre

Groupe B

X \ Y		adulte ♂	adulte ♀	2 ans ♂ 1	2 ans ♂ 2	2 ans ♂ 3	2 ans ♂ 4	2 ans ♀	1 an ♂	1 an ♀
adulte	♂	-	85	83	81	84	86	96	58	65
	♀	97	-	86	85	92	93	97	67	74
2 ans	♂ 1	91	92	-	84	77	84	80	46	57
	♂ 2	90	92	86	-	75	84	79	47	58
	♂ 3	93	89	99	95	-	90	92	61	70
	♂ 4	91	86	90	89	86	-	94	59	65
	♀	94	83	82	79	82	88	-	58	64
1 an	♂	98	99	98	100	93	94	100	-	95
	♀	100	100	99	100	98	95	100	87	-

Note : 2 ans ♂ 1 et ♂ 2 : données pour juin et juillet

Groupe C

X \ Y		adulte ♂	adulte ♀	adulte ind.	2 ans ♂	2 ans ♀	1 an ♂ 1	1 an ♂ 2	1 an ♀	jeunes
adulte	♂	-	91	93	92	82	78	88	68	79
	♀	64	-	79	79	66	55	67	50	52
	ind.	77	93	-	92	76	69	84	56	64
2 ans	♂	70	86	86	-	70	68	76	61	59
	♀	87	100	70	70	-	56	61	52	52
1 an	♂ 1	76	76	80	68	56	-	65	54	51
	♂ 2	79	87	92	90	72	77	-	66	73
	♀	84	64	61	73	61	65	66	-	73
jeunes		95	89	93	93	83	81	97	97	-

Tableau 2 : Taux de recouvrement d'utilisation de l'espace entre individus dans les groupes A, B et C (en %).

(Lecture du tableau : % d'observations de X dans des cases communes avec Y)

Groupe A

X \ Y		adulte ♂ 1	adulte ♂ 2	adulte ♀	2 ans ♂	
adulte	♂ 1	-	-	26	-	du 17/6 au 13/7
	♂ 2	-	-	57	46	du 20/7 au 20/9
	♀	21	42	-	33	
2 ans	♂	-	69	71	-	de août à septembre

Groupe B

X \ Y		adulte ♂	adulte ♀	2 ans ♂ 1	2 ans ♂ 2	2 ans ♂ 3	2 ans ♂ 4	2 ans ♀	1 an ♂	1 an ♀
adulte	♂	-	55	17	39	53	60	51	53	58
	♀	56	-	15	38	56	63	53	62	65
2 ans	♂ 1	23	27	-	19	35	31	17	25	29
	♂ 2	39	29		-	41	43	33	44	44
	♂ 3	56	56	26	35	-	59	57	56	62
	♂ 4	57	56	18	42	55	-	55	57	50
	♀	45	48	19	29	49	51	-	54	61
1 an	♂	51	58	26	38	53	53	55	-	71
	♀	52	61	14	23	58	52	62	68	-

Note : 2 ans ♂ 1 et ♂ 2 : données pour juin et juillet

Groupe C

X \ Y		adulte ♂	adulte ♀	adulte ind.	2 ans ♂	2 ans ♀	1 an ♂ 1	1 an ♂ 2	1 an ♀	jeunes
adulte	♂	-	45	47	44	49	51	48	52	64
	♀	43	-	44	44	45	43	39	47	48
	ind.	56	56	-	56	54	47	49	47	57
2 ans	♂	44	40	40	-	39	39	42	44	53
	♀	54	50	50	48	-	52	49	47	63
1 an	♂ 1	51	44	43	43	47	-	53	47	61
	♂ 2	55	45	45	50	50	59	-	51	62
	♀	61	48	46	59	51	53	55	-	71
jeunes		57	44	44	56	45	52	49	54	-

TABLE DES MATIERES

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES FIGURES

LISTE DES ANNEXES

RESUME

Cette étude écoéthologique de la marmotte alpine *Marmota marmota* (Linné, 1758) a été effectuée lors de deux saisons d'activité, dans la réserve naturelle de la Grande Sassière (Parc National de la Vanoise, Alpes françaises). Son but était de suivre la distribution temporelle des activités de la marmotte, et de décrire son organisation socio-spatiale dans une population de haute altitude (2350 m), afin d'apporter de nouvelles informations sur cette espèce encore mal connue, et de comparer son organisation à celle d'autres espèces de Sciuridés terrestres bien étudiées à ce propos.

L'unité sociale est le groupe familial, composé d'un couple d'adultes reproducteurs et de jeunes issus de portées successives. La dispersion a lieu à l'âge de 2 ans, mais peut être retardée. Une seule femelle par groupe se reproduit. Les interactions sociales au sein du groupe sont majoritairement cohésives, alors que les interactions entre groupes, peu fréquentes, sont surtout agonistiques. Des différences dans la proportion relative des divers types de comportements existent entre les groupes et les individus qui les composent. Plusieurs éléments suggèrent l'intervention d'une composante ontogénétique dans la variabilité comportementale individuelle. Dans un des groupes étudiés, la fréquence élevée d'actes agonistiques par le mâle adulte sur trois mâles de 2 ans laisse à penser que l'agression pourrait jouer un rôle en tant que facteur proximal de la dispersion chez cette espèce.

Le domaine vital du groupe (2,65 à 4,13 ha) est constitué d'un système principal, où se situe l'hibernaculum, et d'une zone périphérique essentiellement utilisée pour le fourragement. Celui-ci augmente en août, et diminue en septembre, les marmottes restant de plus en plus sur le système principal, quand la période d'hibernation approche.

Le faible taux de recouvrement des domaine vitaux de groupes voisins (8 à 12%), la nature agonistique des interactions entre membres de groupes différents, et la densité élevée de latrines au niveau des zones de recouvrement des domaines vitaux, permettent de caractériser cette espèce comme territoriale.

Ces différents points (unité sociale de type groupe familial, dispersion retardée, type d'interactions, défense commune du territoire...) confirment que la marmotte alpine est hautement sociale [niveau 5 de la classification de Michener (1983)]; elle se distingue néanmoins des autres espèces placées à ce niveau, par le système d'appariement qui est de type harem polygyne chez ces espèces, alors qu'il semble plutôt monogame chez *Marmota marmota.*

Mots clés : *Marmota marmota*, marmotte alpine, Alpes, écoéthologie, organisation sociale, utilisation de l'espace, distribution des activités.