

FACTEURS EXTERNES ET RYTHME CIRCADIEN
CHEZ LAMARMOTTE À TÊTE NOIRE (*MARMOTA CAMTSCHATICA BUNGEI*)
EN MILIEU ARCTIQUE.

SEMENOV Youri & RAMOUSSE Raymond

Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR 5558
 Équipe de Socioécologie & Conservation
 UCBLyon 1, Bat 403, 43 Bd du 11/11/1918 Villeurbanne 69622 Cedex

Résumé : En milieu arctique dans les conditions du jour polaire (lumière permanente), l'activité des marmottes à tête noire, hors de leurs terriers, suit un rythme circadien. Elles sont actives pendant les heures où le soleil est à son apogée. Durant les saisons tempérées (fin juin, juillet, début août), la hauteur du soleil est le principal facteur qui contrôle la distribution circadienne de leur activité, mais en conditions plus extrêmes (fin mai, début juin) l'influence de la température devient prépondérante.

Mots clés : *Marmota camtschatica*, marmotte à tête noire, milieu arctique, jour polaire, activité circadienne, hauteur du soleil, température.

Abstract : External factors and circadian rhythm in black-capped marmots (*Marmota camtschatica bungei*) in Arctic.

In Arctic environment with polar day conditions (permanent daylight), external activity of black-capped marmots occurred when the sun is high in the sky. Elevation of the sun is the key factor controlling circadian activity patterns during mild seasons (end of June, July, beginning of August), but in more extreme conditions (end of May, June) the influence of temperature became preponderant.

Key-words : *Marmota camtschatica*, black-capped marmots, Arctic environment, polar day, circadian activity, elevation of the sun, temperature.

INTRODUCTION

Contrairement à la plupart des espèces du genre *Marmota*, les populations de marmotte à tête noire de Yakoutie vivent au nord du Cercle Polaire Arctique. La marmotte à tête noire de Yakoutie (*Marmota camtschatica bungei*), du fait de la spécificité de son biotope et de la diminution de ses effectifs (Solomonov *et al.* 1996), qui ne dépassent pas 30.000 individus dans le nord-est de la Yakoutie (Lukovtsev & Yakovlev 1996), est l'une des espèces les plus vulnérables et les plus menacées du genre *Marmota* (Bibikov 1989). L'écologie de la marmotte à tête noire n'est pas suffisamment connue, malgré les études de Kapitonov (1978). L'utilisation de milieux ouverts à hivers froids détermine des caractéristiques biologiques similaires chez la plupart des marmottes (Zimina 1978) : construction de terriers, accumulation de graisse, hibernation. L'activité annuelle terrestre des marmottes est liée à la période lumineuse du jour (Bibikov 1989) : en général, elles sortent des terriers après le lever du soleil et y rentrent juste avant le coucher du soleil (Schvetsov 1978, Perrin 1993).

Les conditions environnementales de la marmotte à tête noire sont caractérisées par la présence de pergélisol, par une température ambiante moyenne faible et par un cycle de d'éclairement particulier. La période d'activité des marmottes à tête noire s'étend sur environ 4 mois (de mi-mai à mi-septembre) et coïncide, en grande partie, avec la période du jour polaire (du 12 mai au 2 août pour une latitude de 72°). Durant cette période, le soleil est toujours au-dessus de l'horizon (photophase continue). Le cycle journalier est peu marqué : une faible amplitude journalière de luminosité et de température ambiante et l'absence de lever - coucher du soleil. Dans ces conditions de jour continu, on peut se demander si la marmotte à tête noire présente un rythme d'activité circadien et si oui, quels en

sont les synchroniseurs ? L'existence de rythmes circadiens a été mise en évidence chez d'autres espèces de rongeurs arctiques (Swade & Pittendrigh 1967). Cependant, chez les marmottes à tête noire, seules quelques descriptions suggèrent l'existence d'un cycle journalier d'activité (Kapitonov 1978).

Le but de notre recherche dans la zone arctique est de décrire et d'analyser la distribution journalière de l'activité des marmottes à tête noire en fonction des principaux facteurs écologiques : la hauteur du soleil, la température ambiante, afin de préciser les caractéristiques adaptatives de ces animaux arctiques.

MÉTHODES

Le site d'étude

Ce travail a été réalisé sur le territoire de la réserve naturelle Ust'-Lensky (Extrême Nord de la Yakoutie, Russie), du 12 mai, avant l'émergence des marmottes, jusqu'au 1er septembre 1998. Nous avons observé deux groupes de marmottes à tête noire :

- le groupe 1 (N 71° 56,777' ; E 127° 19,422' ; altitude 296 m ; exposition Sud) est composé de 4 adultes et de 5 marmottons ;
- le groupe 2 (N 71° 57,364' E 127° 17,343' altitude 306 m, exposition Sud - Ouest) est composé de 2 adultes et de 6 marmottons.

Observation

À l'aide de jumelles (8x40) et d'une lunette Kowa (x22 - x66), nous avons réalisé quatre cent deux heures d'observation directe, par périodes quotidiennes, de la première sortie jusqu'à la dernière rentrée des marmottes. Les observations ont été menées tous les jours, à l'exception des jours de pluie, pendant lesquels l'activité des marmottes était fortement perturbée. Nous avons enregistré le nombre d'animaux visibles, leur type de comportement et leur emplacement pour chaque quart d'heure (Altmann 1974). Les observations ont débuté onze jours avant l'émergence d'hibernation des marmottes. Ainsi, la période d'observation inclut le début d'activité des marmottes au printemps (fin mai - début juin), la période d'activité estivale (juillet - début août) et la période de déclin de l'activité en automne (deuxième partie d'août).

Climat

Simultanément aux observations générales, nous avons mesuré la température ambiante à 10 cm au-dessus du sol, à l'aide d'un thermomètre électronique (Türk & Arnold 1988). Pour déterminer la hauteur du soleil, nous avons utilisé le logiciel *Hour World 2,15f*. Ce logiciel permet de calculer les paramètres astronomiques du soleil pour tous les points de la Terre choisis (latitude, longitude) et pour tous les moments (année, mois, heure, minute). Pour comparer aux patrons d'activité des marmottes, la hauteur du soleil retenue correspond au jour, situé au milieu de chaque période

d'observation (pour la première partie du mois - 7ème jour, pour la deuxième partie du mois - 21ème jour, pour un mois complet - 15ème jour).

Analyse statistique

Le traitement des données n'a pris en compte que les animaux adultes. Afin de pouvoir estimer le rythme d'activité journalier de deux groupes d'effectifs différents, nous avons calculé le pourcentage d'animaux visibles par rapport à l'effectif total du groupe de la manière suivante :

$$X = \left(\frac{\text{nombre total d'animaux vus à chaque 15 min}}{\text{effectif du groupe} \times \text{nombre de jours d'observation}} \right) \times 100$$

(Perrin 1991 ; Gibault 1994).

Pour effectuer les analyses statistiques, nous avons utilisé les tests non-paramétriques de Mann - Whitney et de Kendall (Sprent 1992).

Lors de l'analyse de la distribution de l'activité en juillet et au début d'août, les quarts d'heure d'observation, pour lesquels la température ambiante était supérieure ou égale à 15°C ont été considérés comme des périodes chaudes. Ceux, dont la température ambiante était inférieure à 15°C - ont été considérés comme des périodes froides.

RÉSULTATS

Climat

Malgré une importante hauteur journalière du soleil, fin mai est la période d'observations la plus froide - la température moyenne journalière pour le groupe 1 est 0,3°C, pour le groupe 2 est - 1,3°C (Tab. 1). Durant la deuxième partie de juin, le soleil atteint son niveau maximum et ensuite commence à baisser, à partir de 23 juin. Par contre, la température ambiante continue d'augmenter et se maintient à des valeurs élevées, jusqu'à la mi-août (effet d'inertie d'échauffement de la Terre).

Table 1. Conditions climatiques pendant les observations de deux groupes des marmottes (23 mai - 1 septembre) entre 04:00 et 00:00 heures locales

Périodes d'observations	Température moyenne journalière (°C)						Hauteur moyenne journalière du soleil (°)		
	Groupe 1			Groupe 2					
	moy.	max.	min.	moy.	max.	min.	moy.	max.	min.
23-31 mai	0,3	1,8	-1,9	-1,3	0	-3,3	20,5	39,9	2,1
1-15 juin	1,6	3,6	0,4	3,3	5,9	-0,3	22,1	41,6	3,8
15-30 juin	4,9	7,6	1,4	8,8	13,4	3,4	22,8	42,3	4,6
1-31 juillet	12,8	18,3	6,1	12,9	16,0	9,5	21,0	40,5	2,8

1-15 août	10,5	16,3	3,6	12,0	17,1	5,1	16,1	35,4	-2,25
15-31 août	5,3	8,2	2,3	5,8	8,3	2,0	12,0	31,1	-6,5

Durée d'activité journalière

La première émergence des marmottes à tête noire a été notée le 23 mai. En mai, la durée d'activité journalière des marmottes hors des terriers est de courte durée - environ 4 heures par jour (Fig. 1). Au cours de cette période, l'enneigement est encore très abondant et la température ambiante est basse, bien que la hauteur du soleil soit déjà assez importante : c'est le début du jour polaire. En juin, la durée d'activité journalière des marmottes à tête noire augmente en phase avec la température ambiante, et avec la hauteur du soleil. Cette dernière atteint son maximum le 22 juin. En juillet, la durée d'activité journalière des marmottes croît avec la température ambiante et atteint son maximum, malgré le déclin de la hauteur du soleil. En août, les trois paramètres : durée d'activité journalière, température ambiante et hauteur du soleil déclinent de pair.

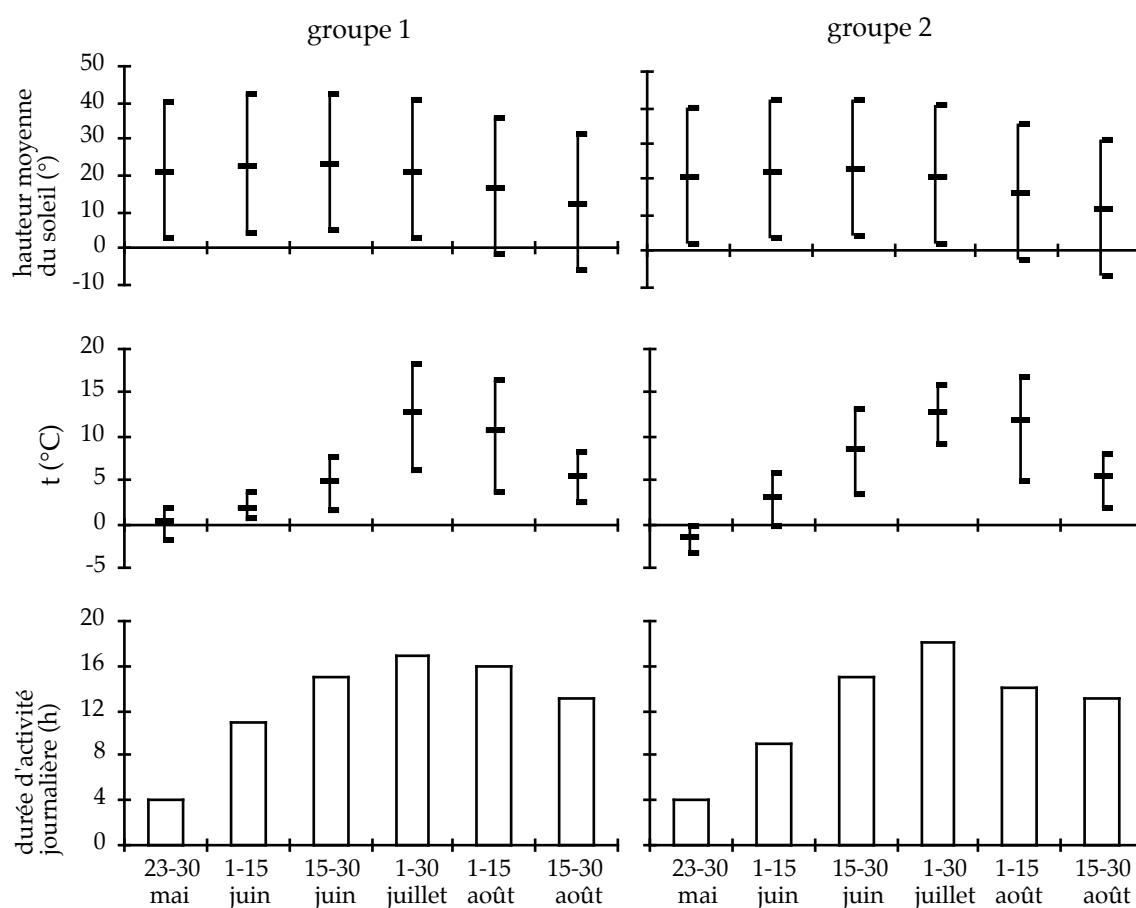


Figure 1. Durée journalière d'activité des marmottes pendant toutes les périodes d'observations.

Bas : durée journalière d'activité des marmottes. *Milieu* : température moyenne ambiante saisonnière.

Haut : hauteur moyenne du soleil.

Lorsque la température ambiante est inférieure ou voisine de 0°C, les marmottes restent peu de temps hors de leurs terriers. Pour des températures ambiantes comprises entre - 5°C et + 5°C la durée d'activité des marmottes augmente brusquement (Fig. 2). Ensuite, entre 5°C et 15°C, l'augmentation de la durée d'activité se ralentit. Au cours de journées « chaudes », quand la température moyenne est supérieure 15°C, la durée d'activité ne progresse presque plus, après avoir atteint son maximum au niveau de 18 heures. Donc la durée d'activité journalière des marmottes à tête noire est plus courte durant les jours « froids », que durant les jours « chauds ». La dynamique de l'augmentation de la durée d'activité en fonction de la température n'est pas monotone et semble avoir une limite.

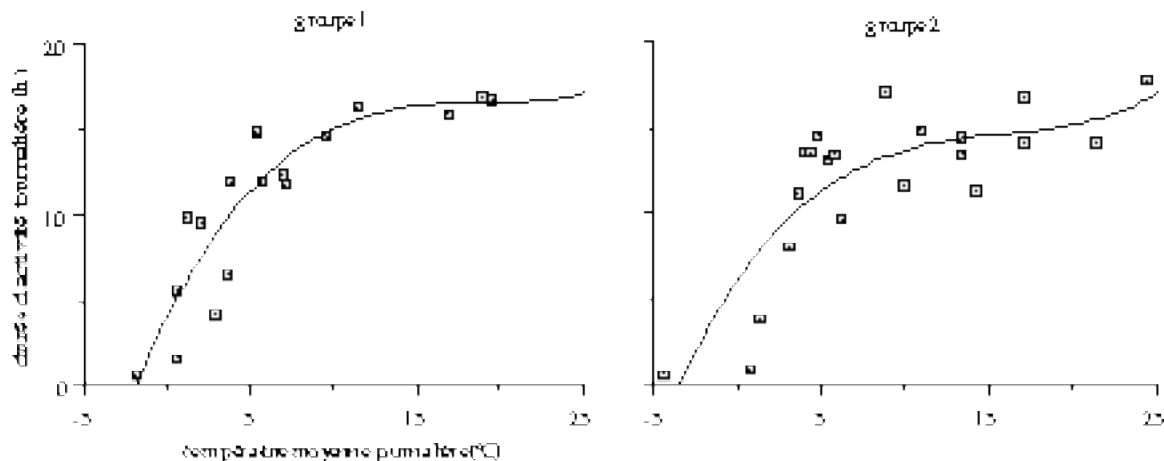


Figure 2. Corrélation positive entre la durée journalière d'activité des marmottes à tête noire et la température ambiante journalière.

Chaque point est un jour d'observation. Courbe d'ajustement polynomiale : *groupe 1* : $y = 3,09 \cdot \text{LN}(x) + 6,3$; $R^2 = 0,73$; *groupe 2* : $y = 2,93 \cdot \text{LN}(x) + 7,13$; $R^2 = 0,55$. Test de Kendall, corrélation de rangs : *groupe 1*, $n=18$; $t=0,75$; $p<0,05^*$; *groupe 2*, $n=21$; $t=0,52$; $p<0,05^*$.

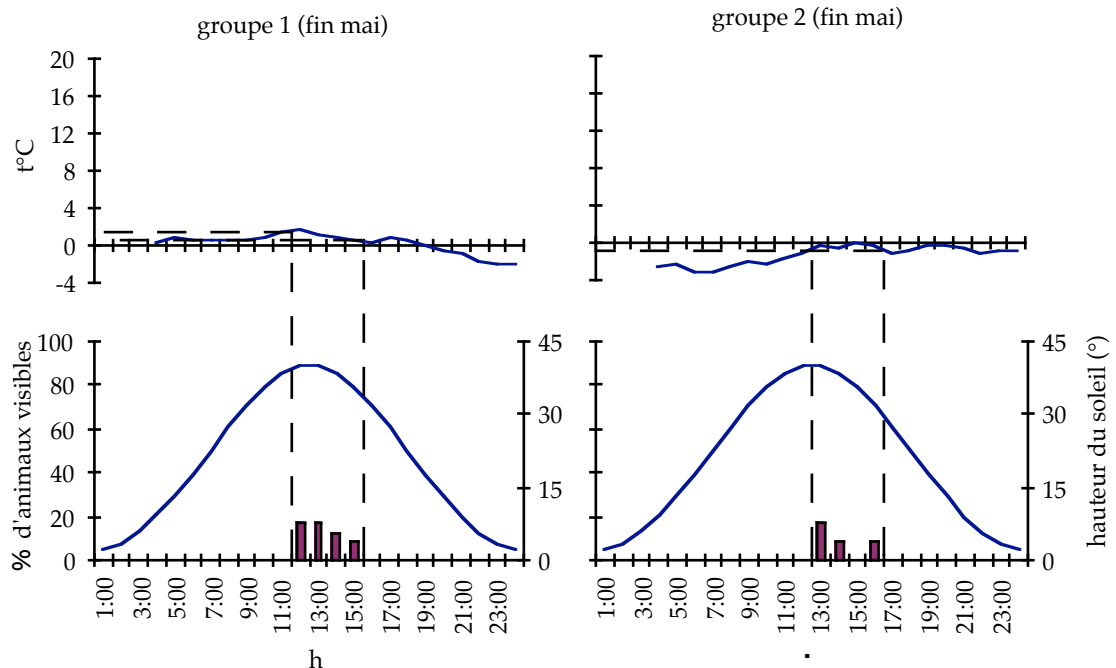


Figure 3. Rythme journalier d'activité des marmottes à tête noire fin mai (23 - 31).

Bas : pourcentage d'animaux visibles (histogramme), hauteur du soleil au cours de la journée (courbe). *Haut* : température moyenne ambiante au cours de la journée.

Rythme journalier d'activité

Il faut remarquer, que dans l'ensemble, la distribution de l'activité des marmottes à tête noire correspond à la période « diurne » classique. En mai les marmottes apparaissent en milieu de la journée (Fig. 3). Au cours de la première partie de juin, les marmottes sortent de leurs terriers vers 8 - 10 h et restent à l'extérieur jusqu'à 18 h. En juillet, les animaux ne sont absents que pendant la période « nocturne » (de 23 h à 4 h). Au cours du mois d'août, les marmottes sont absentes plus longtemps pendant la nuit, surtout pendant la deuxième partie du mois (de 20 h à 6 h).

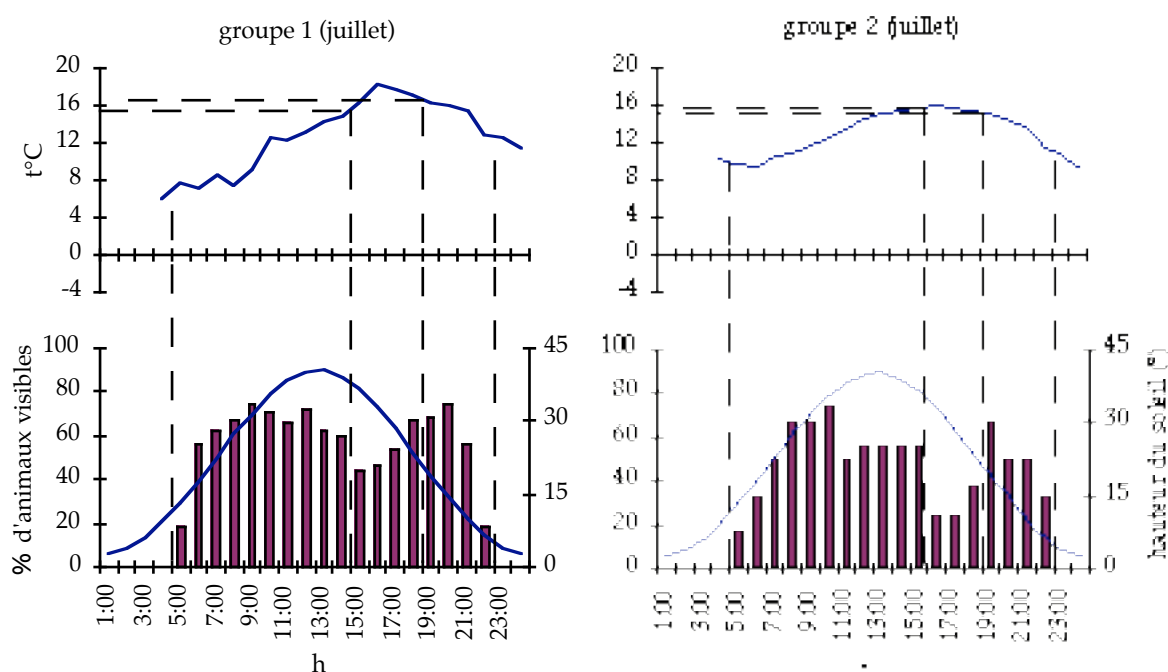


Figure 4. Rythme journalier d'activité des marmottes à tête noire en juillet (1 - 30).

Bas : pourcentage d'animaux visibles (histogramme), hauteur du soleil au cours de la journée (courbe). *Haut* : température moyenne ambiante au cours de la journée

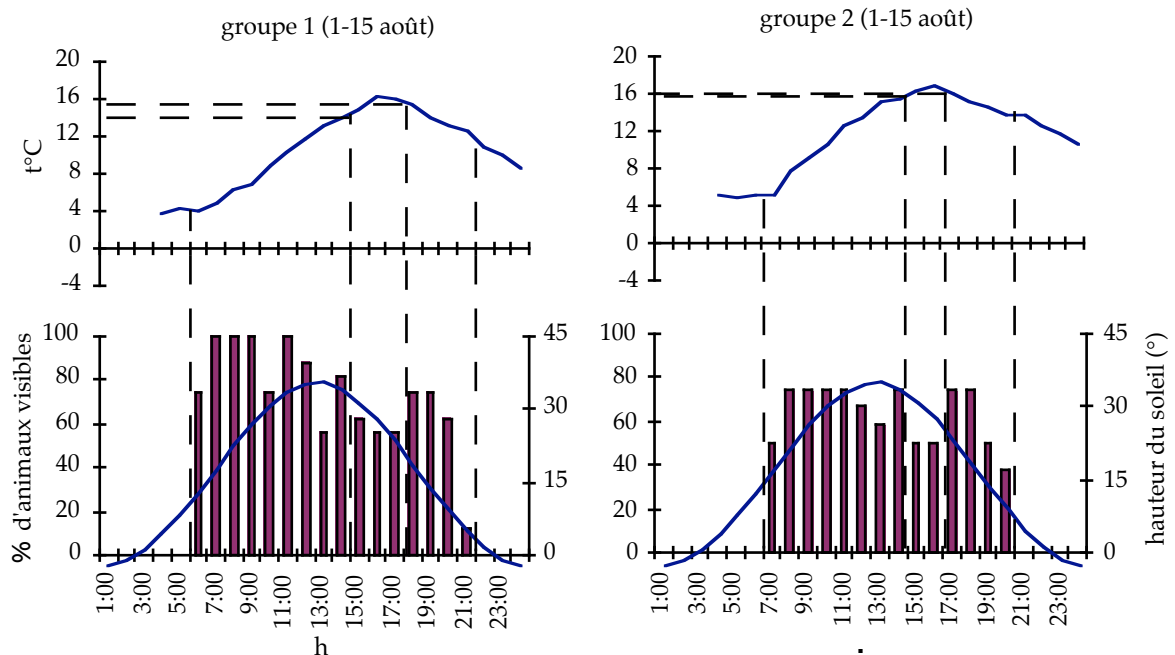


Figure 5. Rythme journalier d'activité des marmottes à tête noire début d'août (1 - 15).
 Bas : pourcentage d'animaux visibles (histogramme), hauteur du soleil au cours de la journée (courbe).
 Haut : température moyenne ambiante au cours de la journée

Il est important de souligner, qu'en juillet et au début d'août, on observe une chute de l'activité des marmottes quand la température ambiante dépasse le niveau de 15°C (Fig. 4, 5).

Dans chaque groupe observé, les animaux visibles en juillet et la première partie d'août sont moins pendant les quarts d'heure « chauds » que pendant les quarts d'heure « froids » (test de Mann - Whitney : *Groupe 1* - n quarts d'heure froids =160 ; n quarts d'heure chauds =150 ; $p < 0,005^{***}$. *Groupe 2* - n quarts d'heure froids =165 ; n quarts d'heure chauds =154 ; $p < 0,005^{***}$).

En comparant les trajectoires journalières du soleil pour chaque période observée (Fig. 6), nous remarquons, que malgré une différence d'horaires, les moments de première sortie des marmottes semblent correspondre à la même hauteur du soleil (à l'exception de la fin de mai et du début de juin). En revanche, les derniers retours au terrier des marmottes à la fin de journée sont moins marqués par cet effet. Cependant, une chose est claire, les marmottes n'ont jamais été observées en dehors de leurs abris, quand le soleil descend au voisinage de 4° au-dessus de l'horizon.

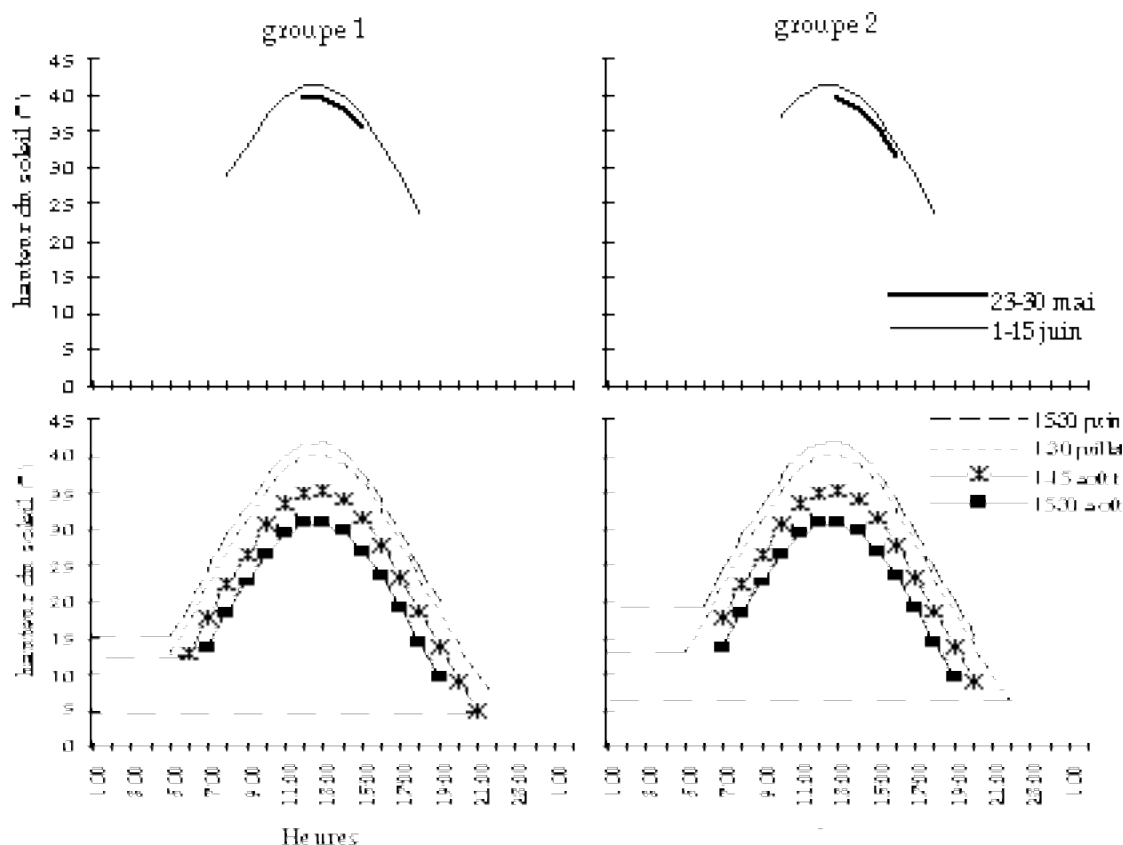


Figure 6. Trajectoire journalière du soleil pendant les horaires d'activité extérieure des marmottes.

Bas : de mi -juin à fin août. *Haut* : de fin mai à mi -juin.

DISCUSSION

La périodicité circadienne de l'activité des animaux est contrôlée par des facteurs exogènes et endogènes, qui sont plus ou moins importants dans la vie des organismes. Le rythme endogène circadien (horloge biologique) s'observe chez la plupart des animaux en conditions artificielles constante (Aschoff 1960, 1965, De Coursey 1960). Le rythme endogène circadien des animaux ne correspond pas nécessairement à la période nyctémérale de 24 heures et généralement varie de 22 à 28 heures suivant les espèces (Sanders 1977). Cependant, dans le milieu naturel les composantes exogènes ajustent le rythme circadien d'activité des animaux à la périodicité journalière de 24 heures. Ces synchroniseurs sont principalement des facteurs écologiques de l'environnement : les lever - coucher du soleil, l'éclairement, la température de couleur, et jouent un rôle principal dans la régulation du rythme circadien des animaux homéothermes (Mech *et al.* 1966, Goss 1969, Kavanau & Rischer 1971, De Coursey 1972, 1973, Kramm 1973). Dans la zone arctique, malgré la faible amplitude de ces facteurs marquant la périodicité journalière, un rythme circadien a été mis en évidence chez les Sciuridés *Ammospermophilus leucurus* et *Peromyscus leucopus* (Swade & Pittendrigh 1967). Ces auteurs ont souligné l'importance de l'éclairement dans la synchronisation du rythme d'activité journalière. Des mesures de température corporelle et de fréquence cardiaque en conditions constantes artificielles

chez quelques espèces arctiques (porc-épic nord-américain, renard polaire, lièvre de l'Amérique du Nord, spermophile arctique, caribous, phoque marbré) montrent que le spermophile arctique a le rythme le plus marqué. Ce rythme correspond à celui observé en conditions naturelles d'alternance jour - nuit (Folk G. E. & M. A. Folk, 1964). Donc, parmi les autres espèces, ce spermophile présente une période circadienne très proche de 24 heures.

Selon les résultats de nos observations, la hauteur du soleil semble jouer un rôle considérable dans la distribution circadienne de l'activité des marmottes à tête noire. Les marmottes commencent à sortir à partir du moment où le soleil atteint un certain niveau au-dessus de l'horizon. Cette hauteur reste la même au cours toute la période d'activité annuelle. Cependant, lorsque la température ambiante est basse (fin mai, début juin), l'activité des marmottes est considérablement réduite. Un effet similaire a été montré chez deux espèces de Sciuridés - *Glaucomus sabrinus* et *Tamiasciurus hudsonicus* (Ferron 1983). Durant les saisons tempérées, la lumière est le principal facteur qui contrôle leur distribution circadienne d'activité, mais en hiver l'influence de la température devient prépondérante.

Pendant le jour, les marmottes à tête noire sont actives et, suivant leurs rythmes biologiques, elles rentrent dans leurs terriers vers le soir, quand le soleil commence à descendre. Mais en été, pendant les journées bien ensoleillées, l'activité des marmottes diminue pendant la période la plus chaude de la journée - entre 16 et 18 h. Ceci s'explique par le stress thermique, qui est une caractéristique des marmottes en général (Türk & Arnold 1988). Une baisse d'activité générale entraîne une réduction de l'alimentation chez les marmottes à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) comme chez les marmottes alpines (*Marmota marmota* ; Travis & Armitage 1973, Türk & Arnold 1988). Par conséquent, durant les journées « chaudes », en compensation du temps « perdu » pendant les heures les plus chaudes de la journée, les marmottes restent dehors plus longtemps le soir, pour assouvir leurs besoins alimentaires. Kapitonov (1978) avait signalé que les retours au terrier étaient souvent plus tardifs durant les journées particulièrement chaudes. Cependant, il existe un seuil de hauteur du soleil, au-dessous duquel les animaux ne sont jamais visibles en dehors de leurs abris.

Ainsi, nous pouvons conclure qu'en milieu arctique, l'activité extérieure des marmottes à tête noire coïncide avec les heures de la journée où le soleil est le plus haut dans le ciel, correspondant à la période diurne dans les zones tempérées. La hauteur du soleil joue un rôle principal dans l'entraînement du rythme circadien de l'activité de ces animaux. Durant les périodes de conditions extrêmes, le rôle de la température dans la distribution d'activité des marmottes devient plus marqué.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTMAN J. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- ASCHOFF J. 1960. Exogenous and endogenous components incircadian rhythms. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 25, 11-28.
- ASCHOFF J. 1966. Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology*, 47: 657-662
- BIBIKOV D.I. 1989. *Marmots*. Moscow, 259 p.

- DE COURSEY P.J. 1960. Phase control activity in a rodent. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 25 : 49-55.
- DE COURSEY P.J. 1972. LD ratios and the entrainment of circadian activity in a nocturnal and diurnal rodents. *J. Comp. Physiol.*, 78: 221-235.
- DE COURSEY P.J. 1973. Free-running rhythms and patterns of circadian entrainment in three species of diurnal rodents. *J. Interdiscipl. Cycle Res.*, 4(1): 67-77.
- FERRON J. 1983. Comparative activity patterns of two sympatric sciurid species. *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Sys.)*, 110: 207-212.
- FOLK G.E., FOLK M.A. 1964. Continuous physiological measurements from unrestrained Arctic ground squirrels. *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, A IV(71): 157-174
- GIBAUT C. 1994. Plasticité du comportement en régime alimentaire de la marmotte alpine (*Marmota marmota*) sous différentes pressions anthropiques. Rapport de D. E. A. : Université Paul Sabatier-Toulouse 3.
- GOSS R.J. 1969. Photoperiodic control of antler cycles in deer. I. Phase shift and frequency changes. *J. Exper. Zool.*, 170(3): 311-324.
- KAPITONOV V.I. 1978. The Kamchatka marmot. *Marmots: their distribution and ecology*, ed. R.P. Zimina, Nauka, Moscow, 178-209.
- KAVANAU J. L. & RISCHER C. E. 1972. Optimum illumination for ground squirrel activity. *Oecologia*, 8: 391-399.
- KRAMM K.R. 1973. Photoperiod and entrainment of circadian activity in the antelope ground squirrel *BioScience*. 23(9): 516-522.
- LUKOVTSSEV YU.S. & YAKOVLEV F.G. 1996. Effectifs de la marmotte à tête noire (*Marmota camtschatica* Pall.) en Yakoutie. / Number of the black-capped marmot (*Marmota camtschatica* Pall.) in Yakutia. In *Biodiversité /Biodiversity*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. eds., International Marmot Network, 241-242.
- MECH L.D., HEEZEN K.L. & SINIFF D.B. 1966. Onset and cessation of activity in cottontail rabbits and snowshoe hares in relation to sunset and sunrise. *Anim. Behav.*, 14: 410-413.
- PERRIN C. 1993. Organisation socio-spatiale et distribution des marmottes alpine (*Marmota marmota*). Thèse de Doctorat : Université Paris 7.
- SAUNDERS D.S. 1977. An introduction to biological rhythms. Glasgow & London.
- SHVETSOV Iu.G. 1978. Tarbagan. In *Marmots: their distribution and ecology*, ed. R.P. Zimina, Nauka, Moscow, 178-209.
- SOLOMONOV N.G., LUKOVTSSEV YU.S., VASILIEV V.N. & SEMONOV YU. 1996. La marmotte à tête noire (*Marmota camtschatica* Pall.) en Yakoutie. / The black-capped marmot (*Marmota camtschatica* Pall.) in Yakutia. In *Biodiversité /Biodiversity*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. eds., International Marmot Network, 251-256.
- SPRENT P. 1992. Pratique des statistiques non-paramétriques. ed. INRA, Paris.
- SWADE R.H. & PITTENDRIGH C.S. 1967. Circadian locomotor rhythms of rodents in the arctic. *Am. Nat.*, 101: 431-466.
- TRAVIS S.E. & ARMITAGE K.B., 1972. Some quantitative aspects of the behaviour of marmots. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, Vol. 75, No. 4: 308-321.
- ZIMINA R.P. 1978. *Marmots: their distribution and ecology*. Nauka, Moscow.