

Raymond RAMOUSSE, Dominique ALLAINÉ & Michel LE BERRE

Editeurs scientifiques / Scientific editors

ADAPTIVE STRATEGIES AND DIVERSITY IN MARMOTS



STRATEGIES ADAPTATIVES ET DIVERSITE CHEZ LES MAIMOTTES

International Marmot Network

Montreux, Lyon

2003

NESTING ACTIVITIES OF YELLOW-BELLIED MARMOTS

ACTIVITÉS DE NIDIFICATION CHEZ LA MARMOTTE À VENTRE JAUNE

ГНЕЗДОВАЯ АКТИВНОСТЬ У ЖЕЛТОБРЮХОГО СУРКА

Kenneth B. ARMITAGE

Department of Ecology and Evolutionary Biology, The University of Kansas, Lawrence, KS 66045-7534, USA
e-mail: marmots@ukans.edu

Les activités de nidification incluent le creusement, l'entretien et la fourniture en herbes sèches des terriers. Ceux-ci sont vitaux car les marmottes y passent 88 % de leur vie, y hibernent et s'y reproduisent. Le fouissage se produit tout au long de l'été ou de la journée, pendant moins de 0,5 % du temps hors terrier. L'essentiel de cette activité est constitué du nettoyage du terrier. De rares nouveaux terriers sont creusés, surtout par des femelles reproductrices dans une nouvelle aire. Le ramassage et le transport d'herbe représentent <0,6 % de l'activité (<1 minute par jour). La récolte de litière est réalisée surtout pendant la gestation et la lactation des femelles. Le transport cesse lorsqu'une femelle perd sa portée. Les femelles d'un an qui charrient de la litière sont celles qui deviennent résidentes.

Mots clés : *Marmota flaviventris*, terrier, fouissage, ramassage de litière, femelles reproductrices, antenais.

Гнездовая активность сурков включает рытье, доставка сена в норы и уход за гнездовой подстилкой. Эта активность является жизненной необходимостью, так как сурки проводят около 88% своей жизни в норах, зимуют и размножаются. Рытье происходит на протяжении всего летнего или дневного периода занимая как минимум 0,5% времени проведенного на поверхности. Основную часть этой активности представляет чистка норы. Редкие новые норы вырыты преимущественно самками-производителями в новых территориальных зонах. Сбор и доставка травы представляет <0,6% активности (<1 минуты в день). Сбор гнездовой подстилки происходит в основном в период беременности и лактации самок. Доставка прекращается при потере самкой своего помета. Годовалые самки реализующие доставку травы позднее становятся постоянными обитателями колоний.

Ключевые слова: *Marmota flaviventris*, нора, рытье, сбор подстилки, самки производители, годовалые.

Nesting activities include burrow digging, maintenance, and provisioning the burrow with dried grass for nest construction. Burrows are critically important because marmots spend 88% of their lives in a burrow where hibernation and reproduction occur. Digging may occur at any time during the summer or day and accounts for less than 0.5% of the time spent above ground. Most digging is cleaning out a burrow; new burrows are rarely dug and are dug primarily by reproductive females in a newly-used foraging area. Gathering-grass and carrying it to a burrow accounts for less than 0.6% of above ground activity and averages less than one minute per day. Most grass-gathering occurs during gestation and lactation by reproductive females. Females that lose litters cease grass-gathering. Yearling females that carry grass are those that become residents.

Key words: *Marmota flaviventris*, yellow-bellied marmot, burrow, digging, gathering grass, reproductive females.

INTRODUCTION

Many species of animals center their activities around a nest or shelter (Scott 1958:208). For ground-dwelling squirrels, the burrow is a focal point of activity, reproduction, survival, and hibernation (King 1984). Yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) spend about 72% of the active season in their burrows (Armitage *et al.* 1996); if the time spent in the burrow during hibernation is included, yellow-bellied marmots spend about 88% of their lives in their burrows. Burrow systems may be extensive with multiple openings, sleeping and latrine chambers, and long tunnels; sleeping chambers contain nests of dried vegetation (Svendsen 1976, Bibikow 1996). The size and number of burrow systems suggest that marmots expend considerable effort in excavating and maintaining burrows. This paper examines the effort, measured as the allocation of time, that yellow-bellied marmots expend in the digging and maintenance of burrows and the transport of nest materials to burrows.

MATERIALS AND METHODS

During observations at marmot colonies, instances of carrying grass to a burrow or digging at a burrow were recorded by noting the date, the identity of the marmot, the time of day, and the location within the colony where the behavior

occurred (Armitage 1996). Extensive time budget studies were conducted at 3 sites (Picnic, River, Marmot Meadow) in 1991 (Armitage *et al.* 1996) and at the above sites plus three additional sites were conducted in 1992 and 1993. A total of 12 colony-years of time budget data were collected.

Digging was defined as "scratching the substrate with the fore feet or excavating dirt from a burrow" and gathering-grass as "pulling at grass, usually dried, with the mouth and pushing the grass toward the back of the jaw with the fore feet, the grass is not eaten but is carried into a burrow" (Armitage *et al.* 1996). The G statistic or Chi-square analyzed differences in the distribution of behaviors among seasons or age-sex groups.

RESULTS

The behavioral observations at the four major study sites are based on 175 reproductive females (i.e., weaned litters), 181 non-reproductive adult females, of which 67 were two-year-olds, 201 female yearlings, 179 male yearlings, 123 adult males, 385 young males and 386 young females. Observation hours were distributed throughout the active season as follows: gestation, 676 h; lactation 1906 h; post-lactation 2314 h; and prehibernation (after 1 Aug) 874 h. Time budget information was obtained from 439 2-min focal samples in 1991, 714 samples in 1992, and 684 samples in 1993.

1. Digging

Most burrows in our study area were not utilized during the summer, on average, about 20% of burrows available for use were used as home burrows (Svendsen 1974). Possibly because unutilized burrows were always present, digging was always a minor component of the time budget. No digging was observed in four of the 12 colony-years. The time allocated to digging varied from <0.1% to <0.5% of the time. The mean absolute time varied from about 59 seconds/day to a maximum of 4.5 minutes/day. Time of day, season of the year, and age-sex group was not significantly related to time spent digging. Most digging events were observed either at mid day or in the evening and occurred most often during the period of lactation or during the first three weeks of the post-lactation period. When young were included in the time budget, they dug one-third as much as the adults. A bout of digging was short; the average bout length of reproductive females was 3.89 seconds.

Digging was rare and consisted mainly of cleaning an existing burrow. Of 15 recorded major digging events, ten occurred in or at the edge of a foraging area and six of these were new burrows in the foraging area. Of the 10 events, eight were by reproductive females, one by a non-reproductive female, and one by the resident adult male. No new home burrow or hibernaculum was dug at these study sites during the 40 years of observations. When marmots changed home burrows, they opened up pre-existing burrows. Three instances of digging occurred when a marmot fleeing from another marmot entered a burrow and the chaser dug vigorously at the burrow the chaser entered.

2. Gathering grass

Gathering grass was always a minor component of the time budget and ranged from 0.5 to 1.13 minutes /day and from 0.01 to 0.6% above-ground activity among age-sex groups (Armitage *et al.* 1996). Reproductive females allocated significantly ($p = 0.02$) more time to gathering grass than did other age-sex groups.

During scan observations 433 bouts of gathering grass by 256 individuals one-year-old or older were recorded. The frequency of bouts was 0.075 per hour. Among adult females, gathering grass was observed at the rate of 0.0021 bouts per hour per female. For all age-sex groups combined, the number of bouts per hour varied significantly among the four seasons (Table 1, $\chi^2 = 137.9$, $p < 0.0001$). Most grass gathering occurred during gestation and lactation; i.e., before young were weaned. Time budget studies produced the same results.

The proportion of yearling females gathering grass did not differ significantly from that of yearling males (Table 2, $G = 1.5$, $p > 0.1$). Therefore, the sexes of yearlings were combined in subsequent analyses. The proportion of individuals gathering grass differed significantly among some

age-sex groups (Table 2; yearlings vs adult females, $G = 96.4$, $p < 0.001$; adult females vs adult males, $G = 29.6$, $p < 0.001$). Only seven of 771 young were observed to gather grass and all occurred during the pre-hibernation period.

Of the 35 female yearlings observed gathering grass, 31 became resident in their colony of birth. Of the remaining four non-residents, two were immigrants attempting residency, one lived peripherally to the main area of occupation and eventually dispersed and one was harassed by the resident adult females and dispersed. About 31% of the resident female yearlings gathered grass, significantly greater ($G = 28.4$, $p < 0.001$) than the 4% of non-residents.

A significantly smaller proportion (19.0%) of male yearlings than of female yearlings (50.5%) were residents (remained in their natal colony throughout the summer), ($G = 41.1$, $p < 0.001$). Twenty-three male yearlings gathered grass; 11 were residents, seven changed burrow occupancy, which moved them a greater distance from the adult, territorial male before eventually dispersing, one was a transient, and four dispersed without changing burrows. A greater proportion of the 34 residents than of the 145 non-residents ($G = 11.6$, $p < 0.001$) gathered grass.

Among adult females, a greater proportion of reproductive females than of non-reproductive females (Table 2, $G = 19.5$, $p < 0.001$) carried grass. Various situations were associated with gathering grass by the non-reproductive cohort; 16 were females that lost litters, five changed their home burrows, two were immigrants establishing residency, and 22 were two-year-olds that were preparing home burrow sites as part of the process of becoming adult residents. If females that lost litters are included with the reproductive females, G increases to 38.7 and 84.6% of the bouts of gathering grass by adult three-year-olds or older is explained by reproductive status. Thus only 22 females gathered grass for which no special situation was apparent. Possibly some of these females also lost litters. Therefore, a subset of the data from those years in which we had good records of nipple development as an indicator of reproductive status was examined to determine more closely the relationship between gathering grass by adult females and reproduction.

Nipple development indicated that 13 females attempted to reproduce, but lost their litters. When these females are added to the reproductive females, 79.6% of reproductive females gathered grass, significantly greater than the 21.0% of the non-reproductive females ($G = 21.8$, $p < 0.001$). Nine of 31 non-reproductive two-year-old females gathered grass, a significantly smaller proportion than that of reproductive females ($G = 12.3$, $p < 0.001$). Of the 7 remaining non-reproductive three-year-old or older females, three changed home burrows and one was an immigrant. If a female is older than age two, is not changing her home burrow, and is not an immigrant, there is

94% chance that if she gathers grass, she is reproductive. Two of the non-reproductive females gathered grass during the pre-hibernation period. Thus, if these two special cases are eliminated, there is a 98% probability that a female that gathers grass during the reproductive season is reproductive.

Some females had multiple bouts of gathering grass either on the same day or on two or more days in the same year. Among the 24 marmots with two or more bouts on the same day, four were resident yearlings, three were two-year-olds, and 17 were reproductive. No non-reproductive female aged three or older was observed to have more than one bout per day and only one gathered grass on two or more days. Thirty of the 40 females that gathered grass on two or more days were reproductive and three were two-year-olds. One was an immigrant, one was a resident yearling, three had no record of nipple condition, and one was of questionable status, but probably lost a litter. Thus, a marmot that gathers grass multiple times on one day or multiple times during the year has a 70.8% or 75% probability of being a reproductive female, respectively. If special cases; e.g., resident yearlings, immigrants, marmots with incomplete records, are eliminated, then the probability that a female gathering grass is reproductive increases to 100% and 96.7%, respectively.

DISCUSSION

Although nesting activities are critical to marmot survival, yellow-bellied marmots allocate little time to these activities. Similarly, gathering grass is a minor activity of *M. marmota* (Perrin *et al.* 1992, Sala *et al.* 1992, Ventura Luini 1992, Bonesi *et al.* 1996). Nesting is predominantly an activity of reproductive females. Even a much smaller proportion of resident yearling females (31%) gathered grass than that of reproductive females (63.7%, $G = 28.6$, $p < 0.001$). Probably the nesting activity of reproductive females is a component of maternal care. This interpretation is supported by the high frequency of gathering grass during the time leading up to weaning (Table 1; Armitage 1965). Presumably fresh nesting material is needed to replace material soiled by the eliminative activities of the young.

Gathering grass by *M. marmota* was most frequent in April and September and probably related to maintaining the hibernation nest (Bonesi *et al.* 1996). Similarly, about 54% of bouts of gathering grass by *M. flaviventris* in Wyoming was performed by adults at the time of hibernation and 34 of 36 cases of gathering grass by all members of a colony of *M. marmota* occurred in September (Ventura Luini 1992). Surprisingly, gathering grass did not occur at a higher rate during the pre-hibernation period of this study. The most likely explanation is that observations ceased most years before the peak of preparation of hibernation occurred.

The few new burrows dug during this study were associated with movement into new foraging areas. In Wyoming, three new burrows were dug in foraging meadows in four years (Armitage 1962). Bibikow (1996) suggested that burrows may be used more permanently by marmots living in mountains in rocky areas. Thus, it is interesting to compare burrowing activities of yellow-bellied marmots that live in rocky talus (Svendsen 1974) with woodchucks (*M. monax*) that live in meadows, fields, or meadow-forest edge habitats (Armitage 2000).

Like yellow-bellied marmots, woodchucks clean out their burrows (Grizzell 1955). Juveniles or yearlings are primarily associated with the establishment of new burrow systems (de Vos & Gillespie 1960, Henderson & Gilbert 1978). Henderson & Gilbert reported that woodchucks reactivated 63 old systems, abandoned 16, and built 80 new systems in one active season. All new systems were built in recently cultivated areas. In conclusion, woodchucks dig new burrows much more frequently than do yellow-bellied marmots; this difference is digging activity supports Bibikow's suggestion.

There may be 3 major reasons why woodchucks dig more new burrows than yellow-bellied marmots. First, newly habitat may become available to woodchucks because of human land-use activities; e.g., agriculture, roadsides, suburban yards, orchards. These activities are unlikely to be common in mountain areas where yellow-bellied marmots live. Second, dispersing young woodchucks may dig new burrows to avoid agonistic behavior from adults. Young yellow-bellied marmots remain part of the social group and hibernate in the available burrows whereas the asocial woodchuck does not tolerate the young and they disperse to find or dig their own burrows. Third, burrows in rocky areas may be more stable (Svendsen 1976) and those in meadows may be more susceptible to caving and erosion (Anthony 1962).

Because yellow-bellied marmots form matrilineal lines that may persist for many generations, burrows are inherited by daughters from their mothers. Thus, the need to dig new home burrows probably is rare and most digging activity is the maintenance of existing burrows. Although burrows and their nests are critical for survival and reproduction, they require only minor expenditures of time and energy for their maintenance, e.g., heart rate while carrying grass does not differ from that while walking (219 vs. 216 beats/m). Therefore, the amount of time and energy allocated to an activity is not necessarily an indication of its importance but rather indicates the effort required to prepare and maintain the resource.

ACKNOWLEDGMENTS

This research, conducted at the Rocky Mountain Biological Laboratory, Colorado, was supported by grants from the National Science Foundation. Many thanks to those who assisted in trapping and marking marmots. Sharon Lee Green typed the manuscript.

Table 1. Seasonal distribution of the number of bouts of gathering grass. Seasonal distribution was adjusted to coincide with the reproductive cycles: G = gestation; L = lactation; PL = post-lactation; PH = pre-hibernation (after 1 August). *Distribution saisonnière des séquences de ramassage de la litière. Cette distribution coïncide avec le cycle reproductif : G = gestation, L = lactation, PL = post-lactation, PH = pré-hibernation (après le 1^{er} août).*

	G	L	PL	PH	Total
Yearling females. Femelles antenaises	8	17	14	5	44
Yearling males. Mâles antenais	4	16	13	1	34
Reproductive females. Femelles reproductrices	46	132	34	3	215
Non-reproductive females. Femelles non reproductrices	30	55	12	5	102
Adults males. Mâles adultes	9	23	2	4	38
Total	97	243	75	18	433
Mean number per hour. Moyenne horaire	0.143	0.128	0.032	0.021	0.075
Mean/animal/100 h. Moyenne/animal/100 h	0.022	0.008	0.006	0.004	0.013
Mean percent of time. Pourcentage moyen de temps	0.268	0.188	0.078	0.056	0.152

INTRODUCTION

De nombreux animaux centrent leurs activités autour d'un nid ou d'un abri (Scott 1958 : 208). Pour les écureuils terrestres, le terrier est un point focal de l'activité : reproduction, survie et hibernation (King 1984). *Marmota flaviventris*, les marmottes à ventre jaune, passent environ 72 % de la saison active dans leurs terriers (Armitage et al. 1996) et environ 88 % de leur vie si l'on inclut l'hibernation. Les systèmes de terriers peuvent être importants avec de nombreuses ouvertures, des latrines, de longs tunnels et des chambres de sommeil. Ces dernières contiennent les nids formés de plantes sèches (Svendsen 1976, Bibikow 1996). La taille et le nombre de terriers suggèrent que les marmottes déploient d'importants efforts à les creuser et à les maintenir. Cet article mesure ces efforts, temps alloué au fouissage, maintien des terriers et transport des matériaux de nidification vers les terriers.

MATERIEL ET METHODES

Lors d'observations comportementales de colonies de marmottes, les cas de transport d'herbe au terrier et de creusement ont été enregistrés en notant la date, l'identité de la marmotte, le moment et le lieu dans la colonie où le comportement s'est exprimé (Armitage 1996). Des bilans temporels détaillés ont été réalisés sur trois sites (Picnic, River, Marmot Meadow) en 1991 (Armitage et al. 1996) ainsi qu'en 1992 et 1993 sur ces sites et sur trois sites supplémentaires. Au total, les bilans temporels de 12 colonies-ans ont été collectés.

Le creusement a été défini comme le grattage avec les pattes antérieures du sol d'un terrier et son déblaiement et le ramassage d'herbes, comme l'arrachage avec la bouche d'herbes, généralement sèches, qui sont alors poussées à l'arrière de la mâchoire avec les membres antérieurs sans être consommées, puis qui sont transportées à l'intérieur d'un terrier (Armitage et al. 1996). Les différences de la distribution des comportements entre saisons ou entre classes d'âge ou de sexe sont analysées avec le test G ou le test du Khi carré.

RESULTATS

Les observations dans les quatre principaux sites ont porté sur 175 femelles reproductrices (ayant des portées sevrées), 181 femelles non-reproductrices, dont 67 âgées

de deux-ans, 201 femelles d'un-an, 179 mâles d'un-an, 123 mâles adultes, 385 marmottons mâles et 386 marmottons femelles. Les périodes d'observation ont été distribuées tout au long de la saison d'activité : 676 h durant la gestation, 1906 h durant la lactation, 2314 h après la lactation, et 874 h avant l'hibernation (après le 1^{er} août). Les bilans temporels ont été établis à partir d'échantillons focaux de 2 minutes : 439 en 1991, 714 en 1992 et 684 en 1993.

1. Creusement

Peu de terriers sont utilisés pendant l'été, environ 20 % des terriers disponibles (Svendsen 1974). La permanence de ces terriers explique, probablement, que le creusement ne soit qu'une composante mineure du bilan temporel. Aucun creusement n'a été observé dans 4 des colonies-ans sur les 12 surveillées. La durée du creusement varie de <0,1 % à <0,5 % du temps total. La durée moyenne absolue s'étale de 59 secondes/jour à un maximum de 4,5 minutes/jour. Cette durée ne varie pas significativement en fonction du moment de la journée, ni de la saison, ni des classes d'âge ou de sexe. La plupart des séquences de fouissage s'observent en mi-journée ou en soirée et le plus souvent au cours de la lactation ou des trois semaines suivantes. Les marmottons y consacrent un tiers de plus de leur temps que les adultes. Une telle séquence est courte, et dure en moyenne 3,89 secondes pour les femelles reproductrices.

Le creusement est rare et consiste surtout à nettoyer un terrier existant. Sur 15 cas de fouissage, 10 se sont produits dans ou en limite d'une aire d'alimentation et 6 d'entre eux ont produit un nouveau terrier dans l'aire d'alimentation. Parmi ces 10 cas, huit ont été réalisés par des femelles reproductrices et un par le mâle adulte résident. Aucun nouveau terrier d'habitation n'a été creusé sur ces sites pendant les 40 années d'observations. Quand les marmottes changent de terrier d'habitation, elles ouvrent des terriers préexistants. Dans 3 cas, le terrier, où une marmotte en fuite s'est réfugiée, a été vigoureusement creusé par son poursuivant.

2. Ramassage d'herbes

Le ramassage a toujours été un élément mineur du bilan temporel : de 0,5 à 1,13 mn/jour et de 0,01 à 0,6 % de l'activité de surface suivant les classes d'âge et de

sexe (Armitage et al. 1996). Les femelles reproductrices lui consacrent significativement ($p = 0,02$) plus de temps que les autres classes.

Lors des observations, 433 séquences de récolte d'herbe réalisées par 256 individus d'un an ou plus ont été enregistrées. La fréquence de ces séquences est de 0,075 par heure. Chez les femelles adultes, elle est de 0,0021 séquence par heure par femelle. Pour l'ensemble des classes d'âge et de sexe, le nombre de séquences par heure diffère significativement entre les quatre saisons (Table 1, $\chi^2 = 137,9$; $p < 0,0001$). La plupart de ces ramassages sont réalisés au cours de la gestation et de la lactation, avant le sevrage des jeunes. Les études de bilan temporel produisent les mêmes résultats.

Les proportions de femelles et de mâles d'un an récolteurs d'herbe ne diffèrent pas (Table 2, $G = 1,5$; $p > 0,1$) et ces individus sont, donc, regroupés dans les analyses suivantes. Les proportions de ramasseurs diffèrent significativement entre certaines classes d'âge et de sexe (Table 2; antenais / femelles adultes, $G = 96,4$; $p < 0,001$; femelles adultes / mâles adultes, $G = 29,6$; $p < 0,001$). Seuls 7 des 771 marmottons ont cueilli de l'herbe et tous au cours de la période de pré-hibernation.

Sur les 35 femelles récolteuses d'herbe, 31 sont devenues résidentes (restent dans leur colonie natale tout l'été). Sur les 4 non-résidentes, 2 étaient des immigrantes, une vivait en périphérie de la colonie avant de se disperser et une dispersante était harcelée par les femelles résidentes. Environ 31 % des femelles résidentes d'un an ramassent de l'herbe, significativement plus que les 4 % de non-résidentes ($G = 28,4$; $p < 0,001$).

Significativement moins de mâles (19,0 %) que de femelles d'un-an (50,5 %) sont résidents ($G = 41,1$; $p < 0,001$). Vingt-trois mâles d'un-an ont ramassé de l'herbe; 11 étaient résidents; sept ont changé de terrier, à grande distance de l'adulte; un mâle était territorial, avant d'entrer en dispersion; un était de passage et quatre en dispersion sans changer de terrier. Une proportion plus importante des 34 résidents que des 145 non-résidents ramasse de l'herbe ($G = 11,6$; $p < 0,001$).

Un plus grand nombre de femelles reproductrices que de non-reproductrices ramassent de l'herbe (Table 2, $G = 19,5$; $p < 0,001$). Différentes situations sont associées aux femelles ramasseuses non-reproductrices; 16 femelles avaient perdu leur portée, cinq avaient changé de terrier d'habitation, deux étaient des immigrantes qui s'établissaient et 22 étaient des femelles de deux-ans qui préparaient un terrier d'habitation avant de devenir résidentes. G augmente jusqu'à 38,7 après inclusion des femelles ayant perdu leur portée dans le groupe des femelles reproductrices et 84,6 % des séquences de ramassage des femelles de trois-ans ou plus est expliqué par le statut reproductif. Ainsi, seuls 22 cas de ramassage par des femelles ne peuvent s'expliquer par une situation connue. Elles avaient, probablement, perdu leur portée. Aussi, pour préciser la relation entre ramassage et reproduction, nous avons examiné un sous-ensemble de données pour lequel nous disposons d'informations concernant le développement des mamelons, indice du statut reproducteur.

Cet indice indique que 13 femelles s'étaient reproduites, et avaient perdu leur portée. Leur agrégation au

groupe des femelles reproductrices montrait que ces dernières réalisent significativement plus de ramassages (79,6 %) que les non-reproductrices (21,0 %; $G = 21,8$; $p < 0,001$). Neuf des 31 femelles non-reproductrices se livraient au ramassage, significativement moins que les femelles reproductrices ($G = 12,3$; $p < 0,001$). Parmi les 7 femelles non reproductrices de trois-ans ou plus restantes, 3 avaient changé de terrier et une était immigrante. Une femelle de deux-ans ou plus qui n'a pas changé de terrier ni immigré, a une probabilité d'être reproductrice de 94 % si elle procède au ramassage. Cette probabilité augmente à 98 % si l'on exclut deux de ces femelles ayant ramassé de l'herbe au cours de la pré-hibernation.

Vingt-quatre femelles ont réalisé plusieurs séquences de ramassage, le même jour ou sur deux jours de la même année; quatre étaient des un-an résidentes, trois des deux-ans et 17 étaient reproductrices. Aucune des femelles non-reproductrices de trois-ans ou plus n'a procédé au ramassage d'herbe plus d'une fois par jour et une seule l'a réalisé deux jours de suite ou plus. Trente des 40 femelles ayant ramassé de l'herbe deux jours ou plus étaient reproductrices et trois d'entre elles avaient deux ans. Une femelle était immigrante, une était une résidente d'un an, l'état des mamelles de trois autres n'a pas été enregistré et celui d'une dernière est incertain, mais elle avait probablement perdu sa portée. Ainsi, les marmottes à plusieurs séquences de ramassage dans l'année ont, respectivement, une probabilité de 70,8 % ou 75 % d'être reproductrices. L'élimination des cas particuliers: femelles d'un an résidentes, immigrantes et dont les données sont incomplètes, augmente la probabilité, respectivement, à 100 % et 96,7 %.

DISCUSSION

Bien que les activités de nidification soient décisives pour la survie des marmottes à ventre jaune, elles n'y consacrent que peu de temps. De la même façon, chez *M. marmota*, le ramassage d'herbe est une activité mineure (Perrin et al. 1992, Sala et al. 1992, Ventura Luini 1992, Bonesi et al. 1996). Ces activités sont surtout réalisées par les femelles reproductrices. Leur proportion (63,7 %) est plus importante que celle des femelles résidentes d'un-an ramassant de l'herbe (31 %; $G = 28,6$; $p < 0,001$). Il est probable que les activités de nidification des femelles reproductrices font partie des soins maternels. Cette interprétation est confirmée par la fréquence élevée du ramassage au cours de la période précédant le sevrage (Table 1; Armitage 1965). Probablement, des matériaux frais sont nécessaires pour remplacer la litière souillée par les jeunes.

Chez *M. marmota*, le ramassage d'herbe est plus fréquent en avril et en septembre et probablement, est en relation avec l'entretien du nid d'hibernation (Bonesi et al. 1996). De la même façon, chez *M. flaviventris*, au Wyoming, 54 % des séquences de ramassage sont réalisées par des adultes au moment de l'hibernation (Armitage 1962) et 34 des 36 cas de ramassage observés dans une colonie de *M. marmota* se sont produits en septembre (Ventura Luini 1992). Le faible taux de ramassage pré-hibernation de notre étude s'explique le plus vraisemblablement par l'arrêt des observations avant le pic de préparation de l'hibernation.

Les quelques nouveaux terriers creusés durant cette étude étaient associés à des déplacements dans de nouvelles aires d'affouragement. Trois d'entre-eux, au Wyoming, ont été creusés dans des prairies en quatre ans (Armitage 1962). Bibikov (1996) a suggéré que les terriers des zones rocheuses des montagnes sont utilisés de façon plus permanente. Aussi, est-il intéressant de comparer les activités fouisseuses de marmottes à ventre jaune occupant des talus rocheux (Svendsen 1974) avec celles de marmottes communes (*M. monax*) vivant dans les prairies, les champs ou les lisières forêt-prairies (Armitage 2000).

Comme les marmottes à ventre jaune, les marmottes communes vidangent leurs terriers (Grizzell 1955). Les jeunes et les adultes sont surtout associés à l'établissement de nouveaux systèmes de terriers (de Vos et Gillespie 1960, Henderson & Gilbert 1978). Henderson et Gilbert ont noté que les marmottes communes réutilisaient 63 systèmes anciens, en abandonnaient 16 et en construisaient 80 nouveaux au cours d'une saison d'activité. Ces derniers étaient construits dans des zones de culture récentes. En conclusion, les marmottes communes creusent plus souvent que les marmottes à ventre jaune de nouveaux terriers, corroborant l'hypothèse de Bibikov.

Trois raisons principales peuvent expliquer pourquoi les marmottes communes creusent plus de nouveaux terriers que celles à ventre jaune. D'abord, de nouveaux habitats peuvent devenir disponibles à la suite de l'utilisation des sols par l'homme (agriculture, bas-côtés des routes, friches suburbaines, vergers), mais rarement dans les montagnes où vivent les marmottes à ventre jaune. Ensuite, les jeunes marmottes communes disper-

santes peuvent creuser de nouveaux terriers pour éviter les confrontations avec les adultes. Les jeunes marmottes à ventre jaune restent au sein de leur groupe social et hibernent dans les terriers disponibles alors que les marmottes communes, asociales, ne tolèrent pas les jeunes qui doivent se disperser pour trouver où creuser leurs propres terriers. Enfin, les terriers des zones rocheuses pourraient être plus permanents (Svendsen 1976) que ceux des prairies, plus sensibles à l'effondrement et à l'érosion (Anthony 1962).

Chez les marmottes à ventre jaune, les matrilinees pouvant persister plusieurs générations, les terriers se transmettent de mères en filles. Aussi, le besoin de creuser de nouveaux terriers est faible et le fouissage est, le plus souvent, consacré à l'entretien des terriers existants. Bien que terriers et nids soient essentiels à la survie et à la reproduction, leur maintien ne requiert que peu de temps et d'énergie, ainsi, la fréquence des battements cardiaques lors du transport d'herbe ne diffère pas de celle de la marche (219 contre 216 battements/mn). Donc, la durée et l'énergie affectées à une activité ne donnent pas nécessairement une idée de son importance, mais plutôt de l'effort requis pour préparer et maintenir la ressource.

REMERCIEMENTS

Cette recherche, conduite au Rocky Mountain Biological Laboratory, Colorado, a bénéficié d'une bourse du National Science Foundation. Merci à tous ceux qui m'ont assisté pour capturer et marquer les marmottes. Sharon Lee Green a dactylographié le manuscrit.

RÉFÉRENCES REFERENCES

- ANTHONY M. 1962.. Activity and behavior of the woodchuck in southern Illinois. *Occasional Papers Adams Ctr. Ecol. Studies*, 6: 1-25.
- ARMITAGE K.B. 1962.. Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Animal Behavior*, 10: 319-331.
- ARMITAGE K.B. 1965. Vernal behaviour of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Animal Behavior*, 13: 59-68.
- ARMITAGE K.B. 1996. Resource sharing and kinship in yellow-bellied marmots. *Biodiversité chez les Marmottes/Biodiversity in Marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L., eds., 129-134.
- ARMITAGE K.B. 2000. The evolution, ecology, and systematics of marmots. *Oecologia Montana*, 9: 1-18.
- ARMITAGE K.B., SALSBERY C.M., BARTHELMESS E.L., GRAY R.C. & KOVACH A. 1996. Population time budget for the yellow-bellied marmot. *Ethology, Ecology, Evolution*, 8: 67-95.
- BIBIKOW D.I. 1996. *Die Marmeltiere der Welt*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- BONESI L., LEPINI L. & GREGORI G. 1996. Temporal analysis of activities in alpine marmot (*Marmota marmota* L.). *Biodiversité chez les Marmottes/Biodiversity in Marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L., eds., 157-168.
- DE VOS A. & GILLESPIE D.I. 1960. A study of woodchucks on an Ontario farm. *Canadian Field-Naturalist*, 74: 130-145.
- GRIZZELL R.A. 1955. A study of the southern woodchuck, *Marmota monax monax*. *American Midland Naturalist*, 53: 257-293.
- HENDERSON J.A. & GILBERT F.F. 1978. Distribution and density of woodchuck burrow systems in relation to land-use. *Canadian Field-Naturalist*, 92: 128-136.
- KING J.A. 1984. Historical ventilations on a prairie dog town. In *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*, Murie J.O. & Michener G.R., eds., 447-456.
- PERRIN C., LE GUELTE L. & LE BERRE M. 1992. Temporal and spatial distribution of activities during summer in the alpine marmot. *1st Int. Symp. on Alpine Marmot and gen. Marmota*, Bassano et al., eds., 101-108.
- SALA L., SOLA C., SPAMPANATO A. & TONGIORGI P. 1992. The marmot population of the Tuscan-Emilian Apennine ridge. *1st Int. Symp. on Alpine Marmot and gen. Marmota*, Bassano B., Durio P., Gallo Orsi U. & Macchi E., eds., 143-149.
- SCOTT J.P. 1958. *Animal Behavior*. Univ. Chicago Press, Chicago. 281 pp.
- SVENDSEN G.E. 1974. Behavioral and environmental factors in the spatial distribution and population dynamics of a yellow-bellied marmot population. *Ecology*, 55: 760-771.
- SVENDSEN G.E. 1976. Structure and location of burrows of yellow-bellied marmots. *Southwest Naturalist*, 20: 487-494.
- VENTURA LUINI P. 1992. Survey on the alpine marmot (*Marmota marmota* L.) in the natural park of Paneveggio-Pale di San Martino (Eastern Alps). *1st Int. Symp. on Alpine Marmot and gen. Marmota*, Bassano et al., eds., 151-155.

ADAPTIVE STRATEGIES AND DIVERSITY IN MARMOTS STRATEGIES ADAPTATIVES ET DIVERSITE CHEZ LES MARMOTTES

As a follow-up of Val d'Aoste, Aussois and Cheboksary meetings, the present book updates our knowledge about the fourteen marmot species living in 27 Eurasiatic countries and 43 North American States. These animals are both economical and cultural resources. This book, a compilation of the research of one hundred scientists working in fifteen countries, deals with biological adaptations as well as with threats acting on some of these species such as Vancouver Island Marmots. Past and present interactions of these mammals with people are an important part of this book, including health issues, management and several cultural aspects. All the texts being bilingual English-French with Russian abstracts, this book will be usefull to a very large public concerned by biodiversity conservation and promotion of sustainable development.

Dans la continuation des réunions de Val d'Aoste, Aussois et Cheboksary, ce volume actualise les connaissances sur les quatorze espèces de marmottes qui vivent dans 27 pays du continent eurasiatique et dans 43 Etats du continent nord-américain. Ces animaux constituent une ressource autant économique que culturelle. Issu de la compilation des travaux d'une centaine de chercheurs oeuvrant dans une quinzaine de pays, cet ouvrage traite aussi bien des adaptations biologiques que des menaces qui pèsent sur certaines de ces espèces, en particulier sur la marmotte de Vancouver. Les interactions passées et actuelles de ces mammifères avec l'homme constituent une part importante de l'ouvrage que ce soit en matière de santé, de gestion ou d'aspects culturels extrêmement variés. Présenté en textes bilingues français-anglais, avec résumés russes, il s'adresse à un public concerné par le maintien de la biodiversité et la promotion du développement durable.

With the financial support of / Avec le concours de

MONTREUX-BERNER OBERLAND-BAHN (MOB)



MARMOTTES PARADIS

CONSERVATION ET DÉVELOPPEMENT DURABLE



RÉSEAU MARMOTTES INTERNATIONAL
INTERNATIONAL MARMOT NETWORK

INTERNATIONAL MARMOT NETWORK
Montreux, Lyon, 2003

ISBN : 2-9509900-5-3