

UNIVERSITÉ LYON 1 - CLAUDE BERNARD

UFR DE BIOLOGIE

N° d'ordre : 240 - 2000

Année 2000

THÈSE

présentée

devant L'UNIVERSITÉ LYON 1 – CLAUDE BERNARD

pour l'obtention du DIPLÔME DE DOCTORAT

(arrêtés du 30 mars 1992 et du 18 janvier 1994)

présentée et soutenue publiquement

le 15 novembre 2000

par

Iouri SEMENOV

**Etude comparative de co-rétroactions dans les systèmes
Marmottes – Environnement des Alpes et de la toundra arctique**

Co-directeurs de thèse : Raymond RAMOUSSE

Vladimir VASILIEV

Jury :

M. H. BARRÉ	Professeur à l'Université Lyon 1	Examineur
M. Y. LUKOVTSEV	Directeur du Département d'Ecologie de Yakoutie (RUSSIE)	Examineur
M. A. NIKOL'SKY	Professeur à l'Université de Moscou (RUSSIE)	Rapporteur
M. R. RAMOUSSE	Maître de conférences à l'Université Lyon 1	Co-directeur de thèse
M. P. TREHEN	Professeur à l'Université Rennes 1	Rapporteur
M. V. VASILIEV	Directeur de CIYDTN (RUSSIE)	Co-directeur de thèse

1. INTRODUCTION	1
1. <i>L'influence de quelques facteurs externes sur le rythme d'activité des marmottes alpines et des marmottes à tête noire (interaction milieu -> animal).....</i>	<i>6</i>
2. <i>L'impact des marmottes alpines et des marmottes à tête noire sur la communauté végétale, dans leur milieu respectif (interaction animal -> milieu).</i>	<i>7</i>
 2. LE SYSTÈME ANIMAL-MILIEU	13
2.1. LES MILIEUX NATURELS ALPIN ET ARCTIQUE.....	15
2.1.1. Situation géographique	15
2.1.1.1. Milieu alpin	15
2.1.1.2. Milieu arctique.....	15
2.1.2. Environnement physique	16
2.1.2.1. Climat	16
2.1.2.1.1. Milieu alpin	16
2.1.2.1.2. Milieu arctique.....	16
2.1.2.2. Températures	16
2.1.2.2.1. Milieu alpin	16
2.1.2.2.2. Milieu arctique.....	18
2.1.2.3. Rayonnement solaire.....	19
2.1.2.3.1. Milieu alpin	19
2.1.2.3.2. Milieu arctique.....	20
2.1.2.4. Précipitations	21
2.1.2.4.1. Milieu alpin	21
2.1.2.4.2. Milieu arctique.....	21
2.1.2.5. Luminosité.....	22
2.1.2.5.1. Milieu alpin	22
2.1.2.5.2. Milieu arctique.....	22
2.1.2.6. Phénologie de la végétation	24
2.1.2.6.1. Milieu alpin	24
2.1.2.6.2. Milieu arctique.....	25
2.1.2.7. Topographie.....	25
2.1.2.7.1. Milieu alpin	25
2.1.2.7.2. Milieu arctique.....	25
2.1.2.8. Sol.....	26
2.1.2.8.1. Milieu alpin	26
2.1.2.8.2. Milieu arctique.....	26
2.1.3. Biodiversité	27
2.1.3.1. Flore.....	27
2.1.3.1.1. Description générale.....	27
2.1.3.1.1.1. Milieu alpin.....	27
2.1.3.1.1.2. Milieu arctique	27
2.1.3.1.2. Richesse et composition spécifique.....	28
2.1.3.1.2.1. Milieu alpin.....	28
2.1.3.1.2.2. Milieu arctique	28
2.1.3.2. Faune	29
2.1.3.2.1. Composition et richesse spécifique.....	29
2.1.3.2.1.1. Milieu alpin.....	29
2.1.3.2.1.2. Milieu arctique	30
2.1.3.2.2. Prédateurs	31
2.1.3.2.2.1. <i>Marmota marmota</i>	31
2.1.3.2.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	31
2.1.4. Synthèse	31

2.2. LA MARMOTTE ALPINE ET LA MARMOTTE À TÊTE NOIRE	34
2.2.1. Généralités	34
2.2.2. Position systématique.....	36
2.2.2.1. <i>Marmota marmota</i>	37
2.2.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	37
2.2.3. Origine phylétique.....	38
2.2.4. Répartition.....	40
2.2.4.1. <i>Marmota marmota</i>	40
2.2.4.2. <i>Marmota camtschatica</i>	41
2.2.5. Morphologie - Anatomie	42
2.2.5.1. Biométrie.....	42
2.2.5.2. Phanères.....	42
2.2.5.2.1. <i>Marmota marmota</i>	43
2.2.5.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	43
2.2.5.3. Glandes tégumentaires odorantes	43
2.2.5.3.1. <i>Marmota marmota</i>	44
2.2.5.3.2. <i>Marmota camtschatica</i>	44
2.2.5.4. Organes sensoriels	44
2.2.6. Cycles biologiques.....	45
2.2.6.1. Généralités sur l'adaptation au froid	45
2.2.6.1.1. Maintien de l'homéothermie.....	45
2.2.6.1.2. Abandon de l'homéothermie	46
2.2.6.2. Hibernation des marmottes	46
2.2.6.2.1. <i>Marmota marmota</i>	47
2.2.6.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	48
2.2.7. Longévité – Socialité - Reproduction - Croissance	50
2.2.7.1. <i>Marmota marmota</i>	50
2.2.7.2. <i>Marmota camtschatica</i>	52
2.2.8. Régime alimentaire.....	52
2.2.8.1. <i>Marmota marmota</i>	52
2.2.8.2. <i>Marmota camtschatica</i>	53
2.2.9. Parasitisme	53
2.2.9.1. <i>Marmota marmota</i> (Callait, 1999).....	53
2.2.9.2. <i>Marmota camtschatica</i> (Kapitonov, 1960c).....	54
2.2.10. Synthèse	55
 3. LES INTERACTIONS MILIEU/INDIVIDU : ENTRAÎNEMENT DES RYTHMES D'ACTIVITÉ DE LA MARMOTTE ALPINE ET DE LA MARMOTTE À TÊTE NOIRE EN MILIEU NATUREL.....	57
3.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	61
3.1.1. Sites d'étude et groupes familiaux	61
3.1.1.1. <i>Marmota marmota</i>	61
3.1.1.2. <i>Marmota camtschatica</i>	61
3.1.2. Observations.....	62
3.1.3. Facteurs écologiques	62
3.1.4. Analyses statistiques	62
3.2. RÉSULTATS	63
3.2.1. Cadre climatique.....	63
3.2.2. Distribution de l'activité journalière.....	67
3.2.2.1. <i>Marmota marmota</i>	67
3.2.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	68

3.2.3. Rythme d'activité	71
3.2.3.1. Maximum et minimum d'activité journalière	71
3.2.3.1.1. <i>Marmota marmota</i>	71
3.2.3.1.2. <i>Marmota camtschatica</i>	71
3.2.3.2. Effet de la température	73
3.2.3.2.1. <i>Marmota marmota</i>	73
3.2.3.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	73
3.2.3.3. Effet de la hauteur du soleil	75
3.2.3.3.1. Prise d'activité journalière de surface	75
3.2.3.3.1.1. <i>Marmota marmota</i>	75
3.2.3.3.1.2. <i>Marmota camtschatica</i>	77
3.2.3.3.2. Fin d'activité journalière de surface	78
3.2.3.3.2.1. <i>Marmota marmota</i>	78
3.2.3.3.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	79
3.2.4. Synthèse des résultats	80
3.2.5. Discussion	83

4. LES INTERACTION INDIVIDU/MILIEU : IMPACT DES MARMOTTES SUR LA VÉGÉTATION DE LEURS DOMAINES VITAUX, EN MILIEU ALPIN ET EN MILIEU ARCTIQUE

4.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES	91
4.1.1. Sites d'étude	91
4.1.1.1. <i>Marmota camtschatica</i>	91
4.1.1.2. <i>Marmota marmota</i>	92
4.1.2. Echantillonnage botanique	92
4.1.2.1. <i>Marmota camtschatica</i>	92
4.1.2.2. <i>Marmota marmota</i>	93
4.1.3. Analyse statistique	94
4.2. RÉSULTATS	95
4.2.1. Composition floristique	95
4.2.1.1. <i>Marmota marmota</i>	95
4.2.1.2. <i>Marmota camtschatica</i>	98
4.2.2. Richesse, diversité et régularité	101
4.2.2.1. <i>Marmota marmota</i>	101
4.2.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	102
4.2.3. Etude comparative des compositions floristiques à l'intérieur de chaque domaine vital	103
4.2.3.1. Description des cortèges floristiques	103
4.2.3.1.1. <i>Marmota marmota</i>	103
4.2.3.1.2. <i>Marmota camtschatica</i>	108
4.2.3.2. Espèces les plus abondantes	113
4.2.3.2.1. <i>Marmota marmota</i>	113
4.2.3.2.2. <i>Marmota camtschatica</i>	116
4.2.4. Richesse, diversité et régularité	116
4.2.4.1. <i>Marmota marmota</i>	116
4.2.4.2. <i>Marmota camtschatica</i>	117
4.2.5. Comparaison inter-parcelles de la fréquence des espèces végétales	118
4.2.5.1. <i>Marmota marmota</i>	118
4.2.5.2. <i>Marmota camtschatica</i>	120
4.2.6. Surface occupée et hauteur moyenne des plantes	121
4.2.6.1. <i>Marmota marmota</i>	121
4.2.6.2. <i>Marmota camtschatica</i>	122
4.2.7. Synthèse des résultats	124

4.2.7.1. Végétation dans les Alpes et dans la toundra arctique	124
4.2.7.2. Mise en évidence d'une structuration de l'espace végétal par les marmottes : Comparaison inter-parcelles.....	124
4.2.7.2.1. Alpes	125
4.2.7.2.2. Toundra arctique	125
4.2.8. Discussion	128
4.2.8.1. Toundra arctique.....	129
4.2.8.2. Alpes.....	131
5. SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	133
5.1. L'ENTRAÎNEMENT DES RYTHMES NYCTHÉMÉRAUX	134
5.2. L'INFLUENCE DES MARMOTTES SUR LA VÉGÉTATION	137
5.3. CONCLUSIONS GÉNÉRALES	140
6. BIBLIOGRAPHIE.....	145
7. ANNEXES.....	163
7.1. Liste des espèces végétales et des parcelles étudiées dans le milieu alpin	165
7.2. Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la prairie alpine (Dv1) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.	168
7.3. Carte factorielle des parcelles de la prairie alpine (Dv1) dans le plan F1/F2.	169
7.4. Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la lande sèche (Dv2) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.	170
7.5. Carte factorielle des parcelles de la lande sèche (Dv2) dans le plan F1/F2.	171
7.6. Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la prairie pâturée (Dv3) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.	172
7.7. Carte factorielle des parcelles de la prairie pâturée (Dv3) dans le plan F1/F2.	173
7.8. Carte factorielle de toutes les espèces végétales de trois domaines vitaux des marmottes alpines (prairie alpine Dv1, lande sèche Dv2 et prairie pâturée Dv3) dans le plan F2/F3 après une analyse inter-parcelles.	174
7.9. Carte factorielle des parcelles de trois domaines vitaux des marmottes alpines (prairie alpine Dv1, lande sèche Dv2 et prairie pâturée Dv3) dans le plan F2/F3.	175
7.10. Liste des espèces végétales et des parcelles étudiées dans le milieu arctique.	176
7.11. Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la toundra arctique (Dv1) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.	178
7.12. Carte factorielle des parcelles de la toundra arctique (Dv1) dans le plan F1/F2.	179
7.13. Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la toundra arctique (Dv2) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.	180
7.14. Carte factorielle des parcelles de la toundra arctique (Dv2) dans le plan F1/F2.	181
7.15. Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la toundra arctique (Dv3) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.	182
7.16. Carte factorielle des parcelles de la toundra arctique (Dv3) dans le plan F1/F2.	183
7.17. Carte factorielle de toutes les espèces végétales des trois domaines vitaux de marmottes à tête noire (toundra arctique Dv1, Dv2 et Dv3) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.	184
7.18. Carte factorielle des parcelles de trois domaines vitaux des marmottes à tête noire (toundra arctique Dv1, Dv2 et Dv3) dans le plan F1/F2.	185

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Représentation schématique de la structure d'un système dans lequel deux sous-systèmes se trouvent en échange de rétroactions (d'après Gautier <i>et al.</i> , 1978).	4
Figure 2. Interaction dans le système Homme-Marmotte-Environnement (Ramousse <i>et al.</i> , 1999).	8
Figure 3. Températures (moyennes, moyennes minimales et moyennes maximales) enregistrées par la station météorologique de Lanslebourg-Mt Cenis (Savoie, Haute Maurienne, alt. 2000 m) pour 1991.	17
Figure 4. Températures (°C, moyennes, moyennes minimales et moyennes maximales) enregistrées par la station météorologique de Tiksi (arctique, alt. 25 m, Climat de l'URSS, 1967).	18
Figure 5. Moyennes quotidiennes de l'irradiation globale reçue sur une surface horizontale par ciel clair (valeurs exprimées en Joules/cm ² /jour).	20
Figure 6. Régime annuel des précipitations pour les milieux alpins (station Hohne Tauern et Zillertal, en zone intra-alpine ; in Ozenda, 1985) et arctique (station Tiksi ; Climat de l'URSS, 1968).	21
Figure 7. Valeurs maximales, moyennes et minimales de la hauteur du soleil pour le 15 ^{ème} jour de chaque mois, sur le site d'étude des Alpes (calculées à l'aide du logiciel Hour World 2,15f).	22
Figure 8. Valeurs maximales, moyennes et minimales de la hauteur du soleil pour le 15 ^{ème} jour de chaque mois, sur le site d'étude de la toundra arctique (calculées à l'aide du logiciel Hour World 2,15f).	23
Figure 9. Distribution géographique mondiale des différentes espèces de marmottes (adapté de Barash, 1989).	35
Figure 10. Phylogénie du genre <i>Marmota</i> d'après Steppan <i>et al.</i> , 1999.	39
Figure 11. Aire de distribution des marmottes alpines (<i>M. marmota</i>) en France (contours jaunes) et des marmottes à tête noire (<i>M. camtschatica bungei</i>) en Yakoutie (contours marrons).	41
Figure 12. Cycle biologique annuel de <i>M. marmota</i> (gauche) et de <i>M. c. bungei</i> (droite). Cercle central : mois de l'année ; couronne interne : périodes biologiques ; couronne médiane : températures moyennes mensuelles (°C) ; couronne externe : hauteur maximale du soleil pour le 15 ^{ème} jour du mois (°).	49
Figure 13. Etude des Interactions {Environnement -> Marmottes}. Représentation schématique du système Marmottes/Environnement limité aux rétroactions externes évidentes considérées dans l'étude.	62
Figure 14. Facteurs périodiques de l'environnement de la marmotte alpine dans les Alpes françaises (45°N 6°E).	67
Figure 15. Courbe journalière de la hauteur du soleil, le 21 juin, dans les Alpes (45°N 6°E).	67
Figure 16. Facteurs périodiques de l'environnement de la marmotte à tête noire dans la région arctique (Delta de la Lena 71°N 127°E).	68
Figure 17. Courbe journalière de la hauteur du soleil, le 21 juin, dans la région du Delta de la Léna (71°N 127°E).	68
Figure 18. L'activité nycthémerale des marmottes alpines (a) et des marmottes à tête noire (b).	70
Figure 19. Activité externe de la marmotte alpine dans les Alpes françaises (45°N 6°E).	72
Figure 20. Activité externe de la marmotte à tête noire dans la région arctique (71°N 127°E).	72
Figure 21. Distribution de l'activité journalière des marmottes alpines suivant les mois.	74
Figure 22. Distribution de l'activité journalière des marmottes à tête noire suivant les mois.	76
Figure 23. Moments de début et de fin d'activité des marmottes alpines en relation avec la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon.	78
Figure 24. Moments de début et de fin d'activité des marmottes à tête noire en relation avec la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon.	79
Figure 25. Corrélation négative entre la hauteur du soleil en fin de l'activité journalière des marmottes alpines et la température maximale au soleil enregistrée au cours de la journée.	81
Figure 26. Corrélation négative entre la hauteur du soleil en fin de l'activité journalière des marmottes à tête noire et la température maximale au soleil enregistrée au cours de la journée.	82
Figure 27. Etude des Interactions {Marmottes -> Environnement}. Représentation schématique du système Marmottes/Environnement limité aux rétroactions externes évidentes considérées dans l'étude.	106
Figure 28. Abondance moyenne par parcelle (en pourcentage) de 10 principales espèces dans trois domaines vitaux des marmottes alpines.	116
Figure 29. Abondance moyenne par parcelle (en pourcentage) de 10 principales espèces dans trois domaines vitaux des marmottes à tête noire.	117
Figure 30. Domaine vital 1 des marmottes alpines (pelouse alpine). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b).	120
Figure 31. Domaine vital 2 des marmottes alpines (lande sèche). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b).	121

Figure 32. Domaine vital 3 des marmottes alpines (aire de pâturage). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b).	122
Figure 33. Domaine vital 1 des marmottes à tête noire (toundra arctique). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b).	125
Figure 34. Domaine vital 2 des marmottes à tête noire (toundra arctique). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b).	126
Figure 35. Domaine vital 3 des marmottes à tête noire (toundra arctique). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b).	127
Figure 36. Abondance moyenne (en pourcentage de la surface occupée) de 10 principales espèces végétales en fonction de l'éloignement des parcelles du terrier principal des marmottes alpines	130
Figure 37. Abondance moyenne (en pourcentage de la surface occupée) de 10 principales espèces végétales en fonction des indices de présence des marmottes à tête noire dans la toundra arctique.	131
Figure 38. Surface occupée (a) et hauteur moyenne (b) de <i>Poa arctica</i> en fonction d'indice de présence des marmottes à tête noire.	139
Figure 39. Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F2/F3 (b).	142
Figure 40. Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b).	143
Figure 41. Variations de la hauteur du soleil le 21 juin au cours de la journée. Rouge : dans le milieu alpin (45°N 6°E) ; bleu : dans le milieu arctique (71°N 127°E).	168

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Températures annuelles moyennes dans les Alpes (Ozenda, 1985).	17
Tableau 2. Données d'une station d'Engadine (altitude 1800 m), observations effectuées à 13 h 30 (Schröter in Ozenda, 1985).	18
Tableau 3. Températures au cours de l'année (°C) à la station " Tiksi " (N 70° E 129° alt. 25 m ; Climat de l'URSS, 1967).	19
Tableau 4. Dates moyennes de début et de fin des périodes d'éclairement dans la région du Delta de la Léna (Climat de l'URSS, 1967).	23
Tableau 5. Les périodes phénologiques estimées pour les deux régions d'étude.	24
Tableau 6. Cadre environnemental de la marmotte alpine (Alpes) et de la marmotte à tête noire (Delta de la Léna).	33
Tableau 7. Paramètres biométriques de la marmotte alpine (Perrin, 1993) et de la marmotte à tête noire (Kapitonov, 1963).	42
Tableau 8. Quelques données physiques et physiologiques d'hibernation des marmottes.	50
Tableau 9. Parasites de la marmotte alpine (d'après Callait, 1999) et de la marmotte à tête noire (Kapitonov, 1960c). Les espèces de parasites les plus fréquemment rencontrées sont indiquées en gras.	55
Tableau 10. Température et hauteur du soleil observées pour chaque groupe de marmottes alpines (début mai - fin août).	66
Tableau 11. Température et hauteur du soleil observées pour chaque groupe de marmottes à tête noire (23 mai - fin août).	66
Tableau 12. Durée de l'activité journalière (heures et minutes) des marmottes hors des terriers.	71
Tableau 13. Durée de l'activité alimentaire journalière (heures et minutes) des marmottes.	73
Tableau 14. Effectif des marmottes alpines visibles et s'alimentant, en fonction de la température ambiante au soleil.	75
Tableau 15. Effectifs des marmottes à tête noire visibles et s'alimentant en fonction de la température ambiante au soleil.	77
Tableau 16. Comparaison des moments de début et de fin d'activité journalière par rapport de hauteur du soleil entre les deux groupes observés.	82
Tableau 17. Résultats de comparaison entre <i>M. marmota</i> et <i>M. camtschatica</i> des moments de début et de fin d'activité journalière en fonction de la hauteur du soleil.	84
Tableau 18. Composition spécifique de la végétation des trois domaines vitaux de marmottes alpines.	112
Tableau 19. Richesse spécifique par famille de chaque domaine vital et de l'ensemble des trois domaines vitaux de marmottes alpines.	113
Tableau 20. Composition spécifique de la végétation des trois domaines vitaux de marmottes à tête noire.	115
Tableau 21. Richesse spécifique par famille de chaque domaine vital et pour l'ensemble des domaines vitaux de marmottes à tête noire.	116
Tableau 22. Paramètres floristiques des trois domaines vitaux de marmottes alpines.	118
Tableau 23. Paramètres floristiques des trois domaines vitaux de marmottes à tête noire.	118
Tableau 24. Pourcentages des contributions absolues et relatives des parcelles de la catégorie P1.	123
Tableau 25. Pourcentages des contributions absolues et relatives des espèces végétales définissant l'axe F1 des domaines vitaux des marmottes alpines.	123 et 124
Tableau 26. Pourcentages des contributions absolues et relatives des parcelles de catégorie P1 (possédant les terriers principaux et les latrines) chez les marmottes à tête noire.	128
Tableau 27. Pourcentages des contributions absolues et relatives des espèces végétales définissant l'axe F1 dans les compositions floristiques des domaines vitaux de marmottes à tête noire.	129
Tableau 28. Comparaison des paramètres floristiques entre les trois types de parcelles pour chaque domaine vital de marmottes alpines.	133
Tableau 29. Comparaison des paramètres floristiques entre les trois types de parcelles de chaque domaine vital de marmottes à tête noire étudié.	134
Tableau 30. Espèces typiques des différentes catégories de parcelles dans chaque domaine vital de marmottes alpines.	135
Tableau 31. Espèces typiques des différentes catégories de parcelles dans chaque domaine vital de marmottes à tête noire.	137
Tableau 32. Comparaison de la surface occupée (%) et de la hauteur (cm) de <i>Poa alpina</i> et <i>Poa pratensis</i> pour les trois catégories de parcelles.	138

Tableau 33. Comparaison de la surface occupée (%) et de la hauteur (cm) de <i>Poa arctica</i> pour les trois catégories de parcelles.	139
Tableau 34. Effectif des familles et des espèces végétales dans les parcelles échantillonnées.	140
Tableau 35. Plantes liées (en fréquence et/ou en présence) à la présence des marmottes alpines (flore alpine) et des marmottes à tête noire (flore arctique).	144

Résumé

Etude comparative de co-rétroactions dans les systèmes Marmottes – Environnement des milieux alpin et arctique

Cette étude a été réalisée dans les Alpes françaises (45°N ; 6°E ; 2500 m) et dans la toundra arctique (72°N ; 127°E ; 300 m, Russie).

L'objectif de l'étude est d'apporter des informations nouvelles sur l'écologie de la marmotte alpine, *Marmota marmota* L. 1758 (milieu alpin) et de la marmotte à tête noire, *M. camtschatica bungei* Kastchenko, 1901 (milieu arctique) en précisant quelques relations du système {animal <-> milieu}. Nous considérerons plus particulièrement deux aspects majeurs :

1. L'influence de quelques facteurs externes abiotiques sur la régulation du rythme d'activité des marmottes.
2. L'impact des marmottes sur la communauté végétale, dans leur milieu respectif.

Dans les Alpes, le cycle journalier est bien marqué avec une phase éclairée (période diurne) et une phase obscure (période nocturne). Pendant l'été, dans la région arctique, le cycle journalier est peu marqué : une faible amplitude journalière de luminosité et de température ambiante, ainsi que l'absence de lever et de coucher du soleil. Les deux espèces présentent une organisation similaire de leur rythme d'activité journalière, par rapport aux principaux facteurs périodiques que sont la lumière et la température : la prise d'activité en surface est synchronisée avec la même hauteur du soleil. La prise et l'arrêt d'activité répondent à des valeurs seuils de la température ambiante, contribuant à résoudre, par le comportement, les situations d'inconfort thermique.

L'activité des marmottes alpines et des marmottes à tête noire dans leurs milieux respectifs provoquent des changements assez importants dans la structure des communautés végétales. Cependant, nos résultats montrent, que les changements locaux de végétation dépendent non seulement du mécanisme des perturbations locales, provoquées par l'activité des animaux, mais aussi de conditions environnementales et de la structure floristique de l'écosystème dans lequel l'événement se déroule.

Mots-clés : Alpes, toundra arctique, marmottes, rythme nycthéméral, hauteur du soleil, température, végétation, colonisatrice, rudérale, nitrophile, compétition, stress, perturbations, terriers.

Discipline : Biologie des Organismes et des Populations, Écologie.

Equipe de Socioécologie et Conservation, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive UMR CNRS 5558, Université Claude Bernard Lyon 1, 43 bd du 11 Novembre 1918 bat. 403, 69622 Villeurbanne Cedex, France, (phone, fax) (33) 4 72 43 12 48.

Abstract

Comparative study of some co-retroactions in marmot-Environment system under alpine and arctic conditions.

This study has been performed in the French Alps (45° N; 6° E; 2500 m) and in the Russian Arctic tundra (72° N; 127° E; 300 m).

The aim of this study was to bring new information on alpine marmot (*Marmota marmota* L. 1758) and black-capped marmot, *M. camtschatica bungei* Kastchenko, 1901. Two major aspects of the interactions were particularly considered:

1. Influence of some abiotic external factor on regulation of marmot rhythm regulation.
2. Impact of marmots on plant communities in their respective environments.

In the Alps, the daily cycle is conspicuous with a light phase (day) and a dark phase (night). During summer, in Arctic the daily cycle is less evident with a long polar day. However, both species exhibit a similar time organisation, synchronised by light and temperature, which appeared as the main zeitgeber. Onset of aboveground activity corresponded to the same sun elevation. Onset and end of activity corresponded to threshold values of ambient temperature, acting as a behavioural regulation of uncomfortable thermic periods.

Alpine and black-capped marmot activity in their own environments induced noticeable changes in plant community structure. However, our results bring evidence that local vegetation changes are related both to locally animal induced perturbation but also to particular environmental conditions and particular plant structure of the considered ecosystem.

Key words: Alps, Arctic tundra, marmots, daily rhythm, sun elevation, temperature, ruderal vegetation, competition, stress, perturbation, burrows.

1. Introduction

Le comportement et les conduites des animaux sont sous la dépendance de deux sources d'influence distinctes : les informations apportées par les gènes et celles provenant du milieu où l'animal se développe. L'intégration de ces informations, dans des stratégies de survie issues de la sélection naturelle, a amené à considérer les adaptations comme des réponses phylogénétiques spécialisées, en réponse aux exigences du milieu. L'histoire des espèces fait apparaître les influences du milieu sur l'animal. Elle traduit la pression de l'environnement dans l'évolution du comportement des espèces. Les impacts de l'animal sur le milieu comprennent "les effets en retour", sous la forme de mécanismes évolutifs et le rôle du comportement dans les écosystèmes (Gautier *et al.*, 1978). Dans ces conditions, le comportement peut être considéré comme une expression dynamique des relations permanentes entre l'animal et son environnement (Campan, 1980).

Gautier *et al.* (1978) proposent un modèle de relations entre l'animal et le milieu qui se présente comme un système homéostatique autorégulé, alimenté fondamentalement par la constante solaire, dans lequel l'intervention successive de rétroactions réciproques permet un déroulement continu, organisé et co-entretenu de transformations. L'animal, ainsi que le milieu où il vit, sont des entités : chacun possède ses propres régulations internes. L'égalité de leurs dynamiques biologiques et des liens co-rétroagissants qu'ils entretiennent permet de les réunir dans un même système doté d'une homéostasie de type particulier. Cette dynamique d'échanges de pressions réciproques caractérise la co-évolution des animaux et de leurs milieux de vie, qui représente une véritable fonction dans les systèmes Temps-Matière. La co-évolution est dotée de deux propriétés : l'*assimilation* d'un nouvel élément à l'organisation considérée et, si le nouvel élément ne détruit pas l'organisation, il peut la *modifier* (Piaget, 1967 in Gautier *et al.*, 1978).

On peut également suivre ces auteurs et considérer que les adéquations observées entre les contraintes d'un milieu naturel et la présence d'une espèce correspondent à des **adaptations** qui sont le "résultat d'un équilibre métastable auto-entretenu d'un système {organisme - environnement} qui résultent du jeu des co-rétroactions entre sous-systèmes du système. Cet état ne peut être défini que par les projections des comportements de l'organisme sur le milieu, les convergences du milieu sur l'organisme, et la dynamique réciproque des projections et convergences" (Gautier *et al.*, 1978 : 159).

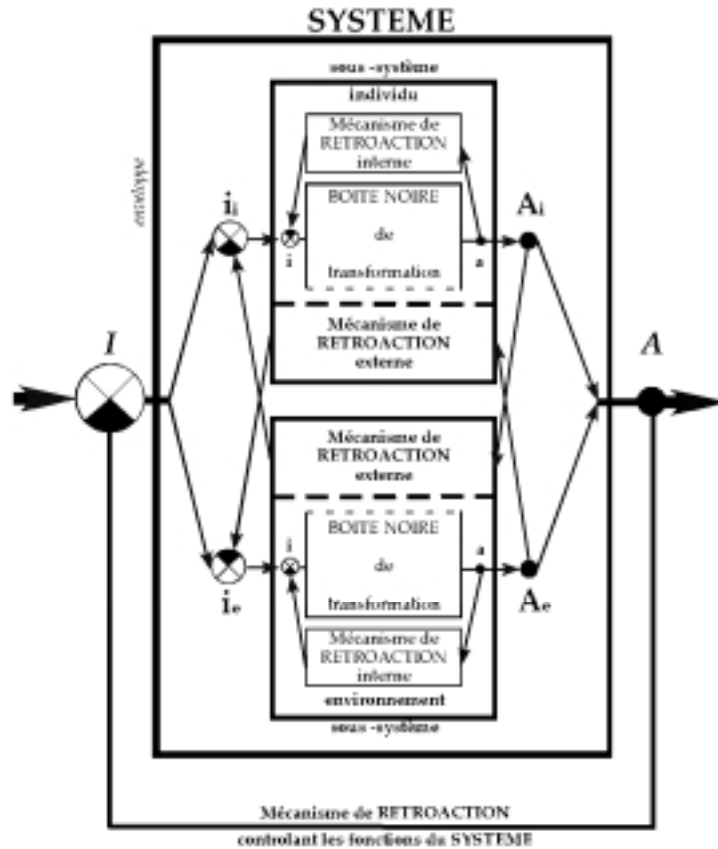


Figure 1. Représentation schématique de la structure d'un système dans lequel deux sous-systèmes se trouvent en échange de rétroactions (d'après Gautier *et al.*, 1978).

Les lettres **A** représentent les points des boucles où s'effectue l'appréciation, par les mécanismes de rétroaction, des variations du fonctionnement des boîtes noires de transformation. Les lettres **I** représentent les points où s'effectue l'introduction éventuelle, par les mécanismes de rétroaction, de la correction nécessaire (les indices **e** et **i** correspondent respectivement pour les points **A** et **I** aux sous-système environnement et individu). Les termes d'interne et d'externe qualifiant les mécanismes de rétroaction doivent être compris relativement à chacun des sous-systèmes. Les discontinuités des limites des boîtes noires et des mécanismes de rétroaction qui appartiennent à un même sous-système représentent les liens structuraux ou fonctionnels possibles entre les deux éléments considérés.

Le groupe des Sciuridés terrestres est un modèle intéressant pour étudier l'évolution des comportements en fonction de différents milieux. Ces animaux, largement répartis sur les continents de l'Hémisphère Nord, occupent différents types de biotopes. Ce sont des sujets de choix sur le plan de l'étude éthologique, car ces animaux sont diurnes, sédentaires et leur taille est suffisamment importante pour qu'ils puissent être facilement observés. Plusieurs études comparatives intra- et interspécifiques de Sciuridés ont été réalisées sur différents aspects de leurs traits de vie (Armitage, 1981, 1987, 1988 ; French, 1982 ; Ferron, 1983, 1985, 1991 ; Heaney, 1984 ; Dobson et Murie, 1987 ; Bibikov, 1989 ; Arnold, 1990*a, b*, 1992*a, b* ; Nikol'sky, 1997).

Parmi les Sciuridés terrestres, les marmottes fournissent une opportunité de mieux comprendre les interactions entre l'animal et son milieu par la variété des

adaptations trouvées au sein du genre. Ces animaux sont tous adaptés à des milieux terrestres à hiver long et froid. Parmi les 14 espèces vivant actuellement, nous avons choisi la marmotte alpine (*Marmota marmota* Linnaeus, 1758) et la marmotte à tête noire (*Marmota camtschatica* Pallas, 1811) afin de comparer l'effet de pressions environnementales variées sur les structures comportementales et leur réciproque.

La marmotte alpine est une espèce particulièrement bien étudiée du point de vue de l'organisation sociale (Perrin *et al.*, 1993a, b ; Goossens *et al.*, 1996, 1998), de la sélection de l'habitat (Allainé *et al.*, 1994 ; Giboulet, 2000), de la thermorégulation sociale (Arnold, 1988), de l'ontogenèse (Allainé *et al.*, 1998) et de la dispersion (Arnold, 1990a, b ; Magnolon, 1999 ; Giboulet, 2000). Cependant, les études *in natura* concernant son rythme d'activité en fonction de facteurs périodiques de l'environnement restent toutes assez anecdotiques (Couturier, 1964 ; Zelenka, 1965 ; Perrin, 1993).

La connaissance scientifique de la biologie de la marmotte à tête noire de Yakoutie (*M. camtschatica bungei* Kastchenko, 1901) reste jusqu'à présent assez limitée, particulièrement en ce qui concerne son activité journalière et sa vie sociale dans son milieu naturel. Ceci n'est pas surprenant, compte tenu de la rareté de cette sous-espèce, de l'éloignement et de la difficulté d'accès à son habitat, ainsi que de la relative difficulté à observer son comportement dans la nature. Contrairement à la plupart des espèces du genre *Marmota*, les populations de marmottes à tête noire de Yakoutie vivent au nord du Cercle Polaire Arctique. 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 et Yakovlev, 1996 ; Yakovlev et Shadrina, 1996), cette sous-espèce est l'une des plus vulnérables et des plus menacées du genre *Marmota* (Bibikov, 1989). Kapitonov (1960a, b, 1963, 1978a, b) fut le premier scientifique à étudier l'écologie de la marmotte à tête noire *in natura*. Ses données, bien qu'abondantes restent assez descriptives. Puis, Lukovtsev (1986), Lukovtsev *et al.*, (1990), Lukovtsev et Yakovlev, (1996), Vasiliev (1989), Yakovlev et Shadrina (1996) et Solomonov *et al.*, (1996) ont poursuivi les études sur cette espèce, en ce qui concerne essentiellement la démographie, la dynamique de population et l'hibernation de la marmotte à tête noire.

L'objectif de notre étude est d'apporter des informations nouvelles sur l'écologie et l'éthologie de la marmotte alpine et de la marmotte à tête noire en précisant les relations {animal <-> milieu}, afin de mieux connaître et comprendre les paramètres intervenant dans l'adaptation (*sensu* Gautier *et al.*, 1978) de ces

organismes aux particularités de leurs environnements. Pour cela, nous nous proposons de considérer cette relation comme les éléments d'un système constitué d'un sous-système individu (les marmottes) et d'un sous-système environnement (l'étage alpin ou la toundra arctique). Bien entendu, seuls certains aspects de cette approche pourront être envisagés dans le cadre limité de ce travail. Nous considérerons plus particulièrement, dans notre étude comparative de ces deux espèces de marmottes, deux aspects majeurs :

1. L'influence de quelques facteurs externes sur le rythme d'activité des marmottes alpines et des marmottes à tête noire (interaction milieu -> animal).

L'alternance des jours et des nuits, résultant de la rotation de notre planète, constitue le cadre évolutif de la plupart des organismes. En réponse à ces variations périodiques des facteurs de l'environnement, les êtres vivants ont développé des phases d'activité et de repos déterminées par leurs exigences physiologiques et écologiques. Les comportements se répètent généralement, de façon similaire, aux mêmes heures de la journée, faisant apparaître des rythmes d'activité nycthémérale.

Les rythmes d'activité nycthémérale reflètent une organisation temporelle des comportements, signe d'une adaptation aux variations périodiques de l'environnement. L'organisation temporelle de l'activité est un élément important de la structure des communautés animales et constitue une composante de la niche écologique des espèces. Daan (1981) a souligné le rôle des rythmes d'activité dans le fonctionnement et l'évolution des peuplements de différents systèmes biologiques.

Dans les Alpes, comme dans toutes les régions de basse latitude (en dessous du Cercle Polaire), tout au long de l'année, le cycle journalier est bien marqué avec une phase éclairée (période diurne, photophase) et une phase obscure (période nocturne, scotophase). L'activité annuelle terrestre des marmottes alpines est liée à la période lumineuse du jour : en général, elles sortent des terriers après le lever du soleil et y rentrent juste avant le coucher du soleil (Perrin, 1993). Dans les Alpes, la variation des facteurs climatiques avec l'altitude détermine une succession verticale de climats s'étageant des conditions méditerranéennes jusqu'à celles d'un climat alpin analogue au climat arctique. La température est le principal facteur écologique qui varie à la fois en fonction de l'altitude et en fonction de la latitude (Ozenda, 1985). La marmotte alpine, vivant entre 800 et 3200 m d'altitude (Allainé *et al.*, 1994), est confrontée à des conditions climatiques extrêmes : amplitudes de température

très importantes, basses températures hivernales, fort rayonnement solaire et brièveté de la période de végétation (étage alpin).

Les conditions environnementales de la marmotte à tête noire sont caractérisées par la présence de pergélisol, par une température ambiante moyenne très basse et par un cycle d'éclairement particulier. La période d'activité des marmottes à tête noire s'étend sur environ 4 mois 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 et de coucher du soleil. Dans le milieu arctique, l'existence de rythmes nycthéméraux a été mise en évidence chez d'autres espèces de rongeurs arctiques (Swade et Pittendrigh, 1967 ; Daan et Aschoff, 1975). Cependant, chez les marmottes à tête noire, seules quelques descriptions suggèrent l'existence d'un cycle journalier d'activité (Kapitonov, 1978b).

- *Dans ces conditions, la marmotte alpine et la marmotte à tête noire présentent-elles un même rythme d'activité nycthéméral et quels en sont les synchroniseurs principaux ?*

2. L'impact des marmottes alpines et des marmottes à tête noire sur la communauté végétale, dans leur milieu respectif (interaction animal -> milieu).

La compréhension de la diversité du monde vivant est un des problèmes majeurs de l'écologie. L'apparition et le maintien d'un grand nombre d'espèces au sein des communautés végétales est l'objet de plusieurs modèles explicatifs. Dans la plupart des modèles présentés, la compétition interspécifique est un facteur principal (Grime, 1977 ; Pacala et Crawley, 1992). L'issue de la compétition est largement influencée par des facteurs biotiques et abiotiques du milieu. De nombreuses études montrent que les animaux ont un impact sur les communautés végétales, au niveau de leur diversité et leur richesse spécifique (Hobbs *et al.*, 1988 ; Reichman et Smith, 1985 ; Platt et Weis, 1977 ; Tilman, 1983).

Selon la théorie de Grime (*Competition-Stress-Disturbance*, 1974, 1977), dans un environnement en conditions extrêmes, les interactions biotiques, comme la compétition, joueraient un rôle secondaire pour la végétation et les facteurs abiotiques (basses températures, ressources en nutriments limitées, sécheresse, etc.) seraient prépondérants (Grime, 1973). Toutefois, dans les milieux peu productifs, où l'activité des mammifères herbivores joue un rôle principal pour la structuration des

populations végétales (Oksanen *et al.*, 1981), la compétition pour les ressources entre les espèces végétales est très présente (Oksanen, 1988).

Nous utiliserons comme modèle systémique pour aborder la relation organisme/environnement, le système proposé par Ramousse *et al.* (1999) pour représenter les relations du système Homme / Marmottes / Environnement.

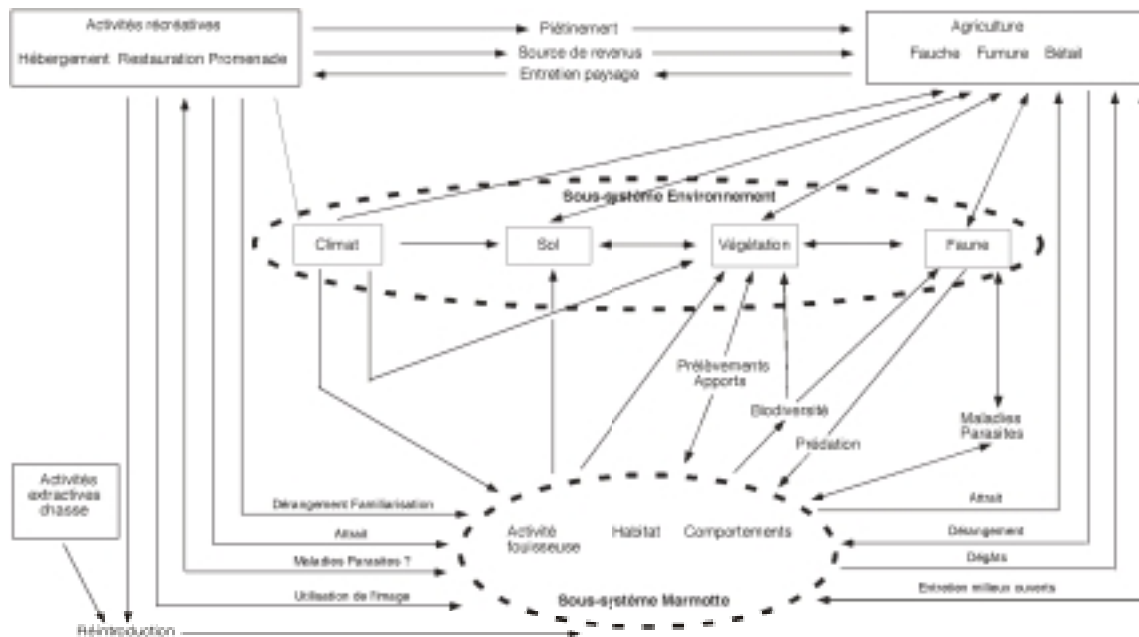


Figure 2. Interaction dans le système Homme-Marmotte-Environnement (Ramousse *et al.*, 1999).

Nos observations et nos expérimentations permettront d'affiner certains éléments de ce système et d'y apporter des informations quantifiées.

À la suite de l'introduction, nous présenterons une étude bibliographique (chapitre 2), qui fera le point de nos connaissances sur l'environnement naturel des deux espèces étudiées et présentera leurs caractéristiques biologiques, ceci étant indispensable pour la compréhension du fonctionnement d'un système biologique. Dans le chapitre 3, nous aborderons l'étude des interactions entre environnement et organisme par l'étude de l'activité journalière des deux espèces de marmottes, tout au long de la saison en fonction de deux facteurs externes : la hauteur du soleil et la température ambiante. Le chapitre 4 est consacré à l'étude de l'impact des marmottes alpines et des marmottes à tête noire sur leur environnement, et en particulier sur la communauté végétale, dans leurs milieux respectifs. Enfin, nous discuterons les interactions réciproques entre l'animal et son milieu, dans un cadre général plus théorique (Chapitre 5).

2. Le Système Animal-Milieu

2.1. Les milieux naturels alpin et arctique

Ce chapitre est consacré à une présentation générale du milieu naturel où vivent les marmottes alpines et les marmottes à tête noire, puis à une synthèse de l'ensemble des connaissances scientifiques sur ce sujet.

2.1.1. Situation géographique

2.1.1.1. Milieu alpin

La commune d'Aussois, dans laquelle cette étude a été réalisée, se situe dans l'arc alpin français, en Haute Maurienne, en bordure du Parc National de la Vanoise. Elle s'étage entre 1130 m (Esseillon) et 3639 m (les pointes de la Dent Parrachée).

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

Il est situé dans les Alpes centrales (45° N et 6° E), entre les hautes vallées de la Maurienne et de la Tarentaise (département de Savoie). La zone centrale, d'une superficie de 52 800 ha, jouxte, sur 14 km, le Parc National italien du Grand Paradis. L'ensemble constitue la plus grande réserve d'Europe occidentale avec 125 000 ha.

2.1.1.2. Milieu arctique

La réserve naturelle du Delta de la Léna a été créée en 1986. Elle est située dans la zone arctique (70° - 74° N et 122° - 128° E) de l'extrême Nord-Est de la Sibérie (République Sakha - Yakoutie, Russie). Cette aire comprend deux secteurs :

- " Deltovidny " (1 300 000 ha), couvrant la partie ouest du delta de la Léna ;
- " Sokol " (133 000 ha), couvrant la zone montagneuse sur la rive droite de la Léna.

Les plans d'eau, représentant 603 883 ha, constituent la majeure partie de la réserve, la zone de la toundra - 585 254 ha, la zone de marécages - 173 313 ha, la zone de dunes - 70 550 ha.

Les marmottes à tête noire sont exclusivement localisées dans le secteur « Sokol ».

2.1.2. Environnement physique

2.1.2.1. Climat

2.1.2.1.1. Milieu alpin

La zone d'étude se situe entièrement au-dessus de 2000 m, avec la pelouse alpine comme principal paysage. Elle appartient donc à l'étage alpin. Le climat est de haute montagne, qui représente la forme extrême de celui des plaines environnantes, c'est-à-dire de l'Europe centro-occidentale entre le 44° et 48° de latitude N (Emberger, 1954). Son caractère général est lié à l'altitude (augmentation de l'insolation, diminution des températures, accroissement des précipitations et de la couverture nivale) et au modèle topographique (influence de l'exposition).

La pression atmosphérique décroît avec l'altitude suivant une loi exponentielle (Ozenda, 1985). En elle-même, cette décroissance n'aurait pas d'effet notable sur les végétaux, en dehors de ses conséquences sur le rayonnement et la température (Ozenda, 1985).

2.1.2.1.2. Milieu arctique

La région du Delta de la Léna est soumise à un climat arctique, froid et humide. Elle se situe au nord du Cercle Polaire où les conditions météorologiques se forment sous l'influence de centres de pression atmosphérique : les maximums arctique et asiatique, ainsi que le minimum d'Islande. Pendant l'hiver, la région est dominée par le maximum asiatique. Le maximum arctique, permanent, domine le climat local pendant les saisons tempérées.

2.1.2.2. Températures

2.1.2.2.1. Milieu alpin

Dans les Alpes, la température de l'air, exprimée par sa moyenne annuelle, décroît régulièrement avec l'altitude, à raison de 0,55°C environ pour 100 m d'élévation (Tableau 1). La valeur de 0,55°C s'applique aux moyennes annuelles, mais, au cours de l'année, cette valeur varie beaucoup avec la saison : elle est plus élevée en été (0,70°C environ) qu'en hiver (0,40°C environ).

Tableau 1. Températures annuelles moyennes dans les Alpes (Ozenda, 1985)

<i>Station</i>	<i>Altitude</i>	<i>Température annuelle moyenne</i>
Martigny	477 m	9,1°
Champex	1500 m	4,8°
Lanslebourg-Mt Cenis	2000 m	1,9°
Grand Saint Bernard	2472 m	-1,4°

Les variations avec la latitude du lieu sont faibles et irrégulières. À l'échelle des Alpes, qui ne s'étendent que sur quelques degrés de latitude, on peut les négliger.

Les données thermiques saisonnières, pour la région d'étude, sont illustrées dans la figure 3.

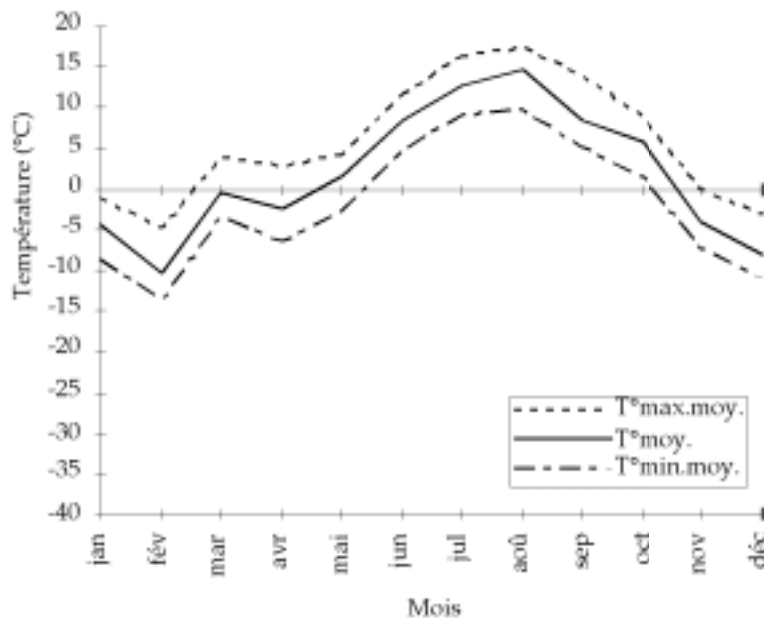


Figure 3. Températures (moyennes, moyennes minimales et moyennes maximales) enregistrées par la station météorologique de Lanslebourg-Mt Cenis (Savoie, Haute Maurienne, alt. 2000 m) pour 1991.

La température du sol peut être sensiblement différente de celle de l'air (Tableau 2). Celle-ci est la conséquence de la faible " masse thermique " qu'un air raréfié offre aux rayons du soleil. Pendant le jour, la radiation solaire intense détermine un échauffement notable du sol et des objets, alors que la température de l'air ne s'élève pas dans la même proportion. La nuit, l'air des hauteurs n'oppose qu'un faible obstacle à l'exhortion où le rayonnement nocturne et la température s'abaisse comme cette dernière le fait en plaine par nuit claire.

Tableau 2. Données d'une station d'Engadine (altitude 1800 m), observations effectuées à 13 h 30 (Schröter in Ozenda, 1985).

Température de l'air	1,79°C
Température du sol à 5 cm	5,12°C
Température du sol à 30 cm	4,53°C
Température du sol à 60 cm	4,52°C
Température du sol à 120 cm	4,92°C

2.1.2.2.2. Milieu arctique

Dans l'hémisphère nord, la température moyenne annuelle de l'air présente une variation pratiquement linéaire, en fonction de la latitude : elle décroît de 0,60°C environ par degré de latitude vers le Nord. Ainsi à Yakoutsck (N 62° E 129°, alt. 100 m), la température moyenne annuelle de l'air est -10,2°C, alors qu'à Tiksi (N 70° E 129° alt. 50 m), elle se situe entre -13,2°C et -14,3°C. Janvier est le mois le plus froid (-32,6 - 34,0°C), bien que le minimum absolu ait été enregistré en février (station météorologique " Tiksi " -54°C ; Tableau 3 ; Figure 4). La période de l'année où la température moyenne journalière est au-dessous de 0°C dure environ 257 jours, avec une période d'enneigement de 240-250 jours. La période la plus chaude coïncide avec la deuxième partie de juillet et la première partie d'août (7,3 - 7,5°C, Climat de l'URSS, 1967).

20
15

Figure 4. Températures (°C, moyennes, moyennes minimales et moyennes maximales) enregistrées par la station météorologique de Tiksi (arctique, alt. 25 m, Climat de l'URSS, 1967).

2.2. La marmotte alpine et la marmotte à tête noire

Ce chapitre est consacré à une présentation générale de la marmotte alpine et de la marmotte à tête noire, puis à une synthèse de l'ensemble des connaissances scientifiques.

2.2.1. Généralités

Classe : *Mammalia*

Ordre : *Rodentia*

Famille : *Sciuridae*

Tribu : *Marmotini*

Genre : *Marmota*

La famille des Sciuridés (Gray, 1821) est représentée par 261 espèces, appartenant à 51 genres. Leur répartition géographique est pratiquement mondiale. Les seules régions dont ils sont absents sont : la partie australe de l'Amérique du Sud, l'Australie, Madagascar et certaines régions hyper arides (Sahara par exemple).

Les Sciuridés regroupent à la fois des espèces arboricoles, terrestres, semi-fouisseuses, adaptées au vol plané. Cette famille se caractérise par la grande diversité des niches écologiques occupées : des milieux fermés (forêts) aux paysages ouverts (prairies, steppes, déserts, toundras).

La tribu des *Marmotini* regroupe des espèces qui vivent dans des milieux extrêmes et contraignants et qui représentent un éventail assez large d'organisations sociales. Ces espèces forment un modèle particulièrement intéressant pour étudier l'évolution de la socialité chez les vertébrés. Cette question de la socialité chez ces rongeurs a déjà été étudiée sous plusieurs approches, dont les plus connues sont celles d'Armitage (1981, 1988, 1996), d'Arnold (1990a, 1990b) et de Barash (1974). Récemment, une approche phylogénétique a été utilisée pour aborder la question de l'évolution de la socialité chez les *Marmotini* (Giboulet *et al.*, 1997). Les résultats ainsi obtenus montrent que les marmottes et les spermophiles forment deux groupes-frères récents. En se basant sur l'apparition des *Sciurus* vers -30 Ma, la divergence marmottes/spermophiles a été estimée à environ 6-8 Ma, vers la fin du Miocène. Marmottes et spermophiles formeraient donc plutôt une lignée étroitement

apparentée et issue de la forme fossile ancestrale *Miospermophilus*. D'autre part, il apparaît que la socialité chez les écureuils terrestres se comporte comme un caractère monophylétique, qui s'est mis en place graduellement au cours de la différenciation évolutive du groupe. A chaque étape évolutive, une complexification de l'organisation sociale apparaît dans les nouveaux taxons. La socialité se serait donc développée chez les écureuils terrestres, comme une réponse adaptative à la vie en milieu ouvert et de plus en plus froid. Elle aurait abouti au développement, chez les marmottes, de structures sociales complexes qui, de plus, semblent modulables, ce qui révélerait la grande adaptabilité de ces systèmes.

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 9).



Figure 9. Distribution géographique mondiale des différentes espèces de marmottes (adapté de Barash, 1989).

Les marmottes ont en commun un certain nombre de caractéristiques : une morphologie de mésomammifère, adaptée à un mode de vie semi-fouisseur, et la capacité d'hiberner. La durée de l'hibernation varie suivant les espèces, selon 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, proportionnel à la durée de l'hibernation.

Il existe des différences entre espèces tels les traits d'histoire de vie à l'âge adulte, l'âge de la maturité sexuelle et l'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 basse altitude et des écotones forestiers forment le biotope de *M. monax*, alors que les autres espèces se rencontrent principalement dans les zones plus ouvertes, incluant les steppes paléarctiques et les pelouses subalpines à alpines (Barash, 1989).

2.2.2. Position systématique

En ce qui concerne la systématique du genre, la taxonomie est encore confuse, particulièrement pour les espèces paléarctiques. On distingue 6 espèces nord-américaines :

- *Marmota broweri* (Hall & Gilmore, 1934)
- *Marmota caligata* (Eschsholtz, 1829)
- *Marmota flaviventris* (Audubon & Bachman, 1841)
- *Marmota monax* (Linnaeus, 1758)
- *Marmota olympus* (Merriam, 1898)
- *Marmota vancouverensis* (Swarth, 1911)

Ellerman et Morrison-Scott (1951) ne distinguaient que trois espèces paléarctiques : *M. bobak* (regroupant *Marmota bobak*, *M. himalayana* et *M. sibirica*), *M. caudata* et *M. marmota* (regroupant *M. marmota*, *M. camtschatica*, *M. baibacina* et *M. menzbieri*). Mais, par la suite, les recherches sur les caryotypes des marmottes (Gromov *et al.*, 1965 ; Rausch & Rausch, 1971 ; Vorontsov *et al.*, 1969) ont permis de distinguer huit espèces paléarctiques :

- *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).

Toutefois, les relations de parenté entre les espèces n'étaient pas clairement déterminées et plusieurs hypothèses dérivant de données morphologiques et caryotypiques sont controversées (Gromov *et al.*, 1965 ; Vorontsov *et al.*, 1969 ; Hafner, 1984 ; Bibikov, 1989).

2.2.2.1. *Marmota marmota*

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 Linnaeus, 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 *M. m. marmota* et une forme des Monts Tatra (Slovaquie) *M. m. latirostris*.

2.2.2.2. *Marmota camtschatica*

On distingue actuellement trois sous-espèces modernes de la marmotte à tête noire :

- *Marmota camtschatica camtschatica* Pallas, 1811
- *Marmota camtschatica bungei* Kastchenko, 1901
- *Marmota camtschatica doppelmayeri* Birula, 1922 ;

et une sous-espèce fossile (*M. c. vaskovskii* Gromov, 1965), qui a été décrite du Nord-Est du massif de l'Anadyr (Gromov *et al.*, 1965). Les aires d'habitation des trois sous-espèces modernes sont isolées, ce qui peut être à l'origine de leurs différences morphologiques (Kapitonov, 1978b).

La population de *M. c. camtschatica* est la moins menacée de l'espèce. Cette sous-espèce se distingue par sa grande taille.

M. c. doppelmayeri a la plus petite taille. Les données morphologiques, immunogénétiques (Zholnerovskaya *et al.*, 1990) et les signaux sonores (Nikol'sky *et al.*, 1991) montrent une divergence assez prononcée par rapport à *M. c. camtschatica*. Le nombre de *M. c. doppelmayeri* diminue, et l'une de ces populations du Sud de la Yakoutie est en voie de disparition. Elle est inscrite dans le Livre Rouge de la République Sakha - Yakoutie (Livre Rouge de la Yakoutie, 1987).

M. c. bungei, par ses caractéristiques morpho-génétiques, occupe une place intermédiaire dans la systématique de la marmotte à tête noire (Kapitonov, 1978b ; Boeskorov *et al.*, 1994). Cette sous-espèce est protégée, la population Kondakovskaya est inscrite dans le Livre Rouge de la République Sakha - Yakoutie (Livre Rouge de la Yakoutie, 1987).

2.2.3. Origine phylétique

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 leur ancêtre direct (Chaline et 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, est aussi le plus ancien rongeur. Il ne nous donne aucun renseignement sur les ancêtres des Rongeurs car il a déjà acquis tous les caractères propres à cet ordre (Chaline et Mein, 1979).

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

Les *Marmotini* apparaissent au Miocène avec *Miospermophilus* (Hafner, 1984). Dérivant de celui-ci, apparaît la lignée qui donne naissance aux sous-tribus des *Marmotina*, des *Spermophilina* et des *Ammospermophilina*. Le genre *Marmota*, étroitement lié aux genre *Spermophilus* et *Cynomys*, apparaît en Amérique du Nord au Pliocène (Hoffmann et Nadler, 1968 ; Kruckenhauser *et al.*, 1999 ; Stepan *et al.*, 1999). Au cours des périodes glaciaires, les continents d'Amérique et d'Eurasie étaient reliés

par un pont terrestre dans la région actuelle du détroit de Béring (Hopkins *et al.*, 1982 ; Hoffman, 1984). Les *Marmota*, en s'écartant de *Spermophilus*, donnent plusieurs lignées évolutives, dont la première conduit au sous-genre *Petromarmota* (Steppan *et al.*, 1999). *Petromarmota* est défini comme le plus récent ancêtre de *M. olympus*, *M. flaviventris* et *M. caligata* (Figure 10 ; Steppan *et al.*, 1999).

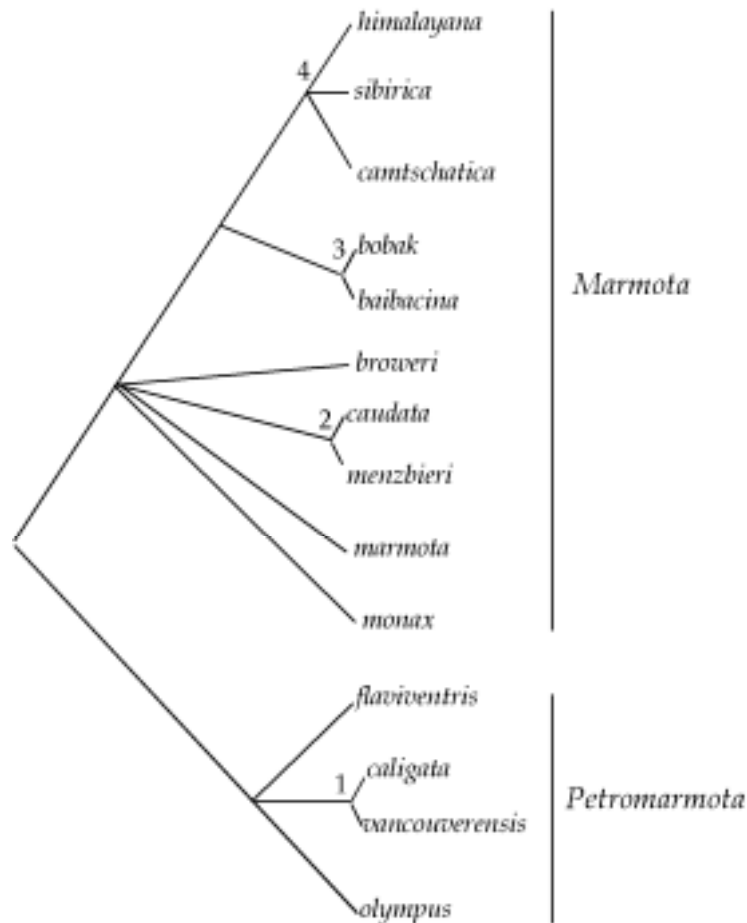


Figure 10. Phylogénie du genre *Marmota* d'après Steppan *et al.*, 1999.

1 - groupe *caligata* ; 2 - groupe *caudata* ; 3 - groupe *bobak* ; 4 - groupe *camtschatica*

Peu après leur séparation de *Petromarmota*, les descendants de la deuxième lignée, d'origine néarctique, auraient traversé le pont de Béring, *M. monax* restant en Amérique du Nord, et par la suite ils se sont répartis à travers toute la région paléarctique. L'un de ces groupes (*M. broweri*) serait revenu en Alaska, en retraversant le pont de Béring. Les auteurs soulignent que *M. broweri* n'est apparenté ni avec le sous-genre *Petromarmota*, ni avec l'espèce *M. camtschatica*, contrairement à l'hypothèse de plusieurs travaux (Hoffman et Nadler, 1968 ; Hoffman *et al.*, 1979 ; Bibikov, 1996).

Les différenciations dans la lignée paléarctique apparaissent comme assez rapides et récentes. Les membres de base du sous-genre *Marmota* seraient *M. marmota* et *M. monax*. Les espèces du groupe *caudata* (*M. caudata* et *M. menzbieri*) présentent la plus forte divergence morphologique par rapport à toutes les autres espèces du genre *Marmota*.

Les deux autres groupes, *bobak* (*M. bobak* et *M. baibacina*) et *camtschatica* (*M. camtschatica*, *M. himalayana* et *M. sibirica*) présentent différents patrons d'adaptation à leurs habitats. Le premier groupe occupe les steppes et les prairies à climat plutôt tempéré, alors que le deuxième s'est adapté à des zones où les conditions environnementales sont très dures (pergélisol de la Sibérie du Nord-Est, hautes altitudes dans l'Himalaya).

Ainsi, la récente différenciation des marmottes actuelles est confirmée par leurs similarités morphologiques ainsi que par l'homogénéité de leurs caryotypes (Zimina et Gerasimov, 1973 ; Kruckenhauser *et al.*, 1999 ; Steppan *et al.*, 1999). Les préférences écologiques des marmottes modernes indiquent qu'elles ont dû être bien adaptées aux conditions de la zone périglaciaire durant la dernière glaciation, ce qui explique leur large répartition, en Eurasie, à cette époque (Zimina et Gerasimov, 1973).

2.2.4. Répartition

2.2.4.1. *Marmota marmota*

La distribution actuelle de *Marmota marmota* concerne essentiellement l'arc alpin (Figure 11). Une sous-espèce, *M. marmota latirostris* occupe les Monts Tatra (Slovaquie) (Kratohvil, 1961).

A la suite d'introductions, on trouve la marmotte alpine également dans les Pyrénées, le Massif Central, mais aussi en Slovénie, dans les Carpates roumaines et les Appenins en Italie.

Dans les Alpes françaises, en 1989, elle était présente dans 493 des 1579 communes (9 départements) . Parmi les espèces alpines de gibier (tétrins, *Tetrao tetrix* ; lièvre variable ; marmotte), elle est la seule à montrer une expansion géographique notable depuis 1964 (Magnani *et al.*, 1990).

2.2.4.2. *Marmota camtschatica*

La zone de répartition de *M. c. camtschatica* comprend le presqu'île du Kamtchatka et la région de Koryak, en Sibérie extrême orientale.

L'aire de distribution de *M. c. doppelmayri* est située au Sud de la Sibérie : le massif Bargousin et la région Nord-Ouest du lac Baïkal.

M. c. bungei occupe le Nord-Est de la Sibérie, incluant les monts de Verkhoïansk et la région arctique de la Yakoutie, où les conditions de son environnement sont les plus rudes parmi les trois sous-espèces (Figure 11). Dans la suite de ce travail, nous parlerons de la sous-espèce *M. c. bungei*, en l'appelant simplement *M. camtschatica* ou la marmotte à tête noire.

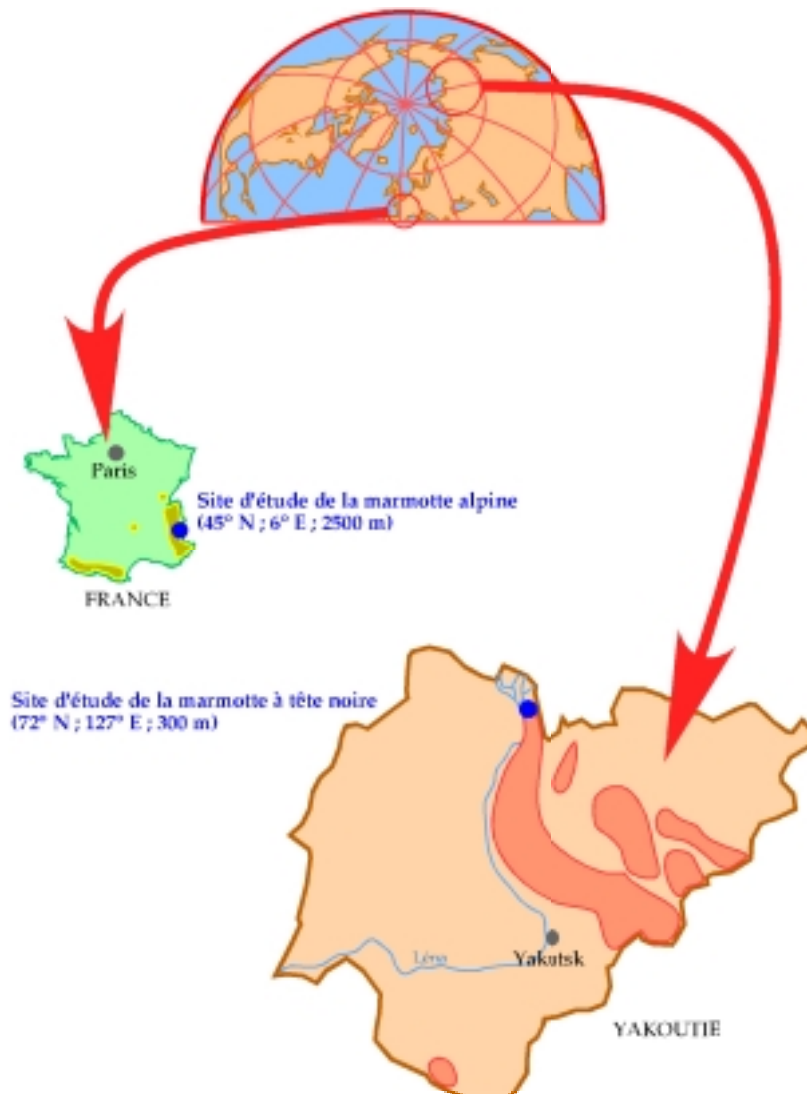


Figure 11. Aire de distribution des marmottes alpines (*M. marmota*) en France (contours jaunes) et des marmottes à tête noire (*M. camtschatica bungei*) en Yakoutie (contours marrons). Points bleus : localisation géographique de sites d'études.

2.2.5. 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 développé, membres courts, pattes robustes avec de fortes griffes, petites oreilles, nombreuses vibrisses.

2.2.5.1. Biométrie

Les paramètres biométriques (masse corporelle et longueur “ Tête + Corps ”) des deux espèces sont données dans le Tableau 7.

Tableau 7. Paramètres biométriques de la marmotte alpine (Perrin, 1993) et de la marmotte à tête noire (Kapitonov, 1963).

Espèce		<i>M. marmota</i> :		<i>M. camtschatica</i>	
Sexe		mâle	femelle	mâle	femelle
N		12	6	8	10
Masse corporelle (kg)		4,4±0,39 [3,9 - 4,9]	4,0±0,27 [3,8 - 4,8]	3,98*	3,98*
Longueur Tête+Corps (cm)		49,1±2,0 [47,0 - 52,7]	48,3±1,3 [46,0 - 49,0]	48,5±8,3 [47,0 - 50,5]	47,1±11,8 [43,5 - 50,0]
Longueur Queue (cm)		19,9±1,6 [16,5 - 23,0]	18,2±1,4 [16,0 - 19,5]	14,0±5,3 [13,0 - 15,5]	12,8±2,3 [11,5 - 13,5]

* l'échantillon n'a pas été distingué en fonction du sexe.

2.2.5.2. Phanères

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.

Les marmottes sont dotées 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 marmottes possèdent 22 dents, dont la formule est :

$$i1/1 + pm2/1 + m3/3 = 22 \text{ (Bibikov, 1989).}$$

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

Les marmottes possèdent cinq callosités à la main et sept au pied. La paume et la plante sont nues et noirâtres.

2.2.5.2.1. *Marmota marmota*

La coloration est extrêmement variable : en général, le dessous du tronc et du cou est gris, roux, fauve ; les flanc 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 est plutôt banal (Gourreau, 2000).

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.

2.2.5.2.2. *Marmota camtschatica*

La fourrure de la marmotte à tête noire est douce et riche, sa densité sur la partie dorsale est en moyenne de 3.115 poils/cm² (Kapitonov, 1978a). La coloration de la tête est noire, celle du dos varie du noir au gris. Le dessous du tronc et les joues sont jaunâtres, parfois de couleur de rouille. Les membres et la queue sont marron. D'après Vasiliev (1989), les mutants mélaniques sont rares, les albinos sont exceptionnels.

La mue commence début juin et dure jusqu'à la fin août - début septembre, donc pendant toute leur période d'activité annuelle (Kapitonov, 1960a). Dans l'ensemble, elle se déroule de la même façon que chez les autres espèces de marmottes (Kapitonov, 1960a).

2.2.5.3. Glandes tégumentaires odorantes

Les écureuils terrestres possèdent une variété de glandes de marquage olfactif, incluant des glandes orales, anales et dorsales (Halpin, 1984). Ce type de glandes a été mis en évidence 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 permet de signaler l'occupation d'un terrier et d'un domaine vital (Ouellet et Ferron, 1988).

Les glandes anales sont utilisées par les marmottes lors de rencontres agressives (*M. flaviventris*, Armitage, 1976 ; *M. monax*, Haslett, 1973). Chez *M. monax*, la sécrétion de ces glandes inhibe l'activité des animaux (Haslett, 1973). Elle pourrait servir de phéromone d'alarme chez cette espèce, et probablement chez d'autres marmottes.

2.2.5.3.1. *Marmota marmota*

La marmotte alpine présente plusieurs glandes faciales : les glandes commissurales et les glandes temporales (Koenig, 1957). L'étude du comportement de marquage, ainsi que l'analyse chimique des sécrétions de ces glandes ont montré que les glandes temporales des marmottes alpines jouent un rôle important dans la communication chimique. Elles sont utilisées essentiellement dans le marquage, dans la structure sociale de la population inter- ou intra-groupe (Bel, 1998).

La marmotte alpine possède trois glandes anales, bien visibles sur une marmotte capturée.

2.2.5.3.2. *Marmota camtschatica*

La marmotte à tête noire possède des glandes faciales, anales et aux pieds (Skurat et Potapova, 1991). Comme la marmotte alpine, elle semble utiliser les glandes jugales et anales dans le marquage du territoire (obs. pers.). En effet, la marmotte à tête noire a un comportement assez semblable à celui de la marmotte alpine : les gestes caractéristiques de frottement de partie temporale de la tête, suivie par une défécation dans des endroits précis du domaine vital (obs. pers.).

2.2.5.4. Organes sensoriels

La disposition latérale des yeux donne un champ visuel panoramique d'environ 300°. La rétine ne serait composée que de cônes (Rochon-Duvigneaud in Couturier, 1964). les vibrisses sont développées, elles permettent une connaissance tactile parfaite du terrier. L'odorat est certainement bien développé, comme chez tous les rongeurs (animaux macrosomatiques).

2.2.6. Cycles biologiques

La large répartition des marmottes dans la région holarctique et leurs préférences écologiques indiquent que l'adaptation au froid est une des caractéristiques principales de ces animaux. Ceci nécessite le rappel de quelques généralités concernant cet aspect.

2.2.6.1. 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 et ceux qui ne la maintiennent pas.

2.2.6.1.1. Maintien de l'homéothermie

Chez un homéotherme, la valeur de la température centrale résulte d'une part de l'intensité du métabolisme et de l'égalité entre production et pertes de chaleur, le bilan thermique est :

$$M = \pm R \pm K \pm C - E$$

où M - le métabolisme, R - les pertes ou gains par radiation, K - les pertes ou gains par conduction, C - les pertes ou gains par convection et E - les pertes par évaporation (Canguilhem, 1985). Dans le cas du froid, on peut simplifier l'équation :

$$M = C (T_b - T_a)$$

où C - est la conductance, T_b - la température centrale de l'animal, T_a - la température ambiante (Scholander *et al.*, 1950).

Pour s'adapter au froid et maintenir ainsi T_b constante, l'animal va jouer sur ces trois paramètres : soit séparément, soit le plus souvent simultanément (Canguilhem, 1985) :

- Amélioration du métabolisme : thermogénèse sans frisson, à partir du développement du tissu adipeux brun, riche en mitochondries et lipides. Dans les mitochondries, l'oxydation des triglycérides augmente la production de chaleur aux dépens de la synthèse d'ATP ;
- Economie d'énergie en utilisant la conductance ou le gradient de température ($T_b - T_a$).

Diminution du gradient peau - ambiance ($T_b - T_a$) par diminution de l'apport de chaleur à la peau (mammifères marins) grâce à un système d'échange de

chaleur à contre-courant (manchon veineux entourant les artères des membres).

Diminution de la conductance par augmentation de l'épaisseur de la fourrure ou par formation d'une couche de graisse superficielle (mammifères aquatiques).

- Augmentation de la taille : selon les règles de Bergman et d'Allen, la masse corporelle est plus grande et les extrémités proportionnellement plus petites chez un animal polaire que chez un animal tropical. D'après la loi des surfaces, la dépense énergétique est d'autant plus faible que la taille de l'animal est plus importante.
- Adaptations comportementales : migration, jeûne, recours à des abris.

2.2.6.1.2. Abandon de l'homéothermie

L'homéothermie peut être abandonnée de façon momentanée et réversible, en association avec un jeûne plus ou moins prolongé. On distingue deux types de cette adaptation : la torpeur et l'hibernation.

La torpeur se caractérise par une chute de la température mais à des niveaux moins bas et pour des durées plus courtes que dans l'hibernation (ours, blaireau).

Dans le cas de l'hibernation, il existe un changement du niveau de régulation de la température, qui correspond à une stabilisation de la température du corps à très bas niveau, elle se rapproche des valeurs de la température ambiante. On observe l'abaissement du métabolisme et l'inhibition de la thermogenèse, par le biais d'un nouvel équilibre acido-basique sanguin (diminution du pH sanguin, Malan, 1988). Durant la saison d'activité, l'engraissement permet de constituer une réserve alimentaire. Il peut aussi permettre une certaine diminution des pertes de chaleur par un changement de conductance. Tous les hibernants présentent des réveils périodiques, au cours desquels ils retrouvent une température corporelle élevée. Durant ces phases, la chaleur produite provient principalement du tissu adipeux brun, par thermogenèse sans frisson (Aloia, 1981).

2.2.6.2. Hibernation des marmottes

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

L'hibernation paraît résulter d'un rythme interne de gain de masse corporelle et de dépôt de graisse, qui varie selon les espèces et les individus. Ce rythme change en fonction des saisons même en conditions alimentaires constantes (*M. monax*, Davis, 1967 ; *M. flaviventris*, Ward et Armitage, 1981).

Le faible métabolisme des marmottes permet d'utiliser une portion élevée de l'énergie assimilée dans la production, plutôt que dans la maintenance (Kilgore et 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 été mis en évidence chez *M. flaviventris* par Ward et Armitage (1981).

2.2.6.2.1. *Marmota marmota*

Pendant la saison d'activité, dont la durée est d'environ 6 mois (Figure 12), la marmotte alpine augmente sa masse corporelle, par constitution du tissu adipeux brun, l'engraissement étant maximal juste avant l'hibernation (Körtner et Heldmaier, 1994). D'après Zelenka (1965), un mois avant l'entrée en hibernation la graisse peut représenter 12 % de la masse corporelle totale.

La marmotte accumule du foin dans l'hibernaculum pour confectionner un nid à la profondeur de 2-3 mètres. A côté de cet hibernaculum, il existe une chambre séparée – les latrines hivernales. Avant l'hibernation, l'issue du terrier est fermée par un bouchon, formé d'un amalgame de terre, de graviers et 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).

Lors de l'entrée en hibernation, la marmotte alpine enfouie dans le foin prend une posture caractéristique, en boule, qui limite les pertes de chaleur (Couturier, 1963).

Un rythme circadien en libre-cours a été mis en évidence pendant l'hibernation. La périodicité s'échelonne de 25 à 34 heures suivant les individus (Cochet *et al.*, 1992). D'après les observations de Couturier (1963), La marmotte alpine urine une fois par mois tout au long de l'hibernation, par contre elle défèque surtout lors des premiers réveils (Couturier 1963, Cochet *et al.*, 1992).

Arnold (1988) a montré que, chez les marmottes alpines, les entrées en hibernation et les réveils sont hautement synchronisés pour tous les membres d'un même groupe. Il a mis en évidence, chez cette espèce, une thermorégulation sociale :

par contact corporel, des individus euthermiques du même groupe permettent le réchauffement passif des marmottes torpides.

Des mesures de consommation d'oxygène au laboratoire montrent, que lors de l'hibernation, les marmottes alpines ont une dépense énergétique minimale pour des températures ambiantes supérieures à 5°C (Arnold *et al.*, 1991). La chute de la température du terrier en dessous de ce seuil critique est retardée en fonction de l'augmentation du nombre d'animaux hibernant ensemble (hibernation sociale, Tableau 8).

2.2.6.2.2. *Marmota camtschatica*

La saison d'activité de la marmotte à tête noire, en Yakoutie, dure environ 3-3,5 mois (Figure 12). Tout au long de cette période, les animaux accumulent de la graisse. L'intensité d'augmentation de la masse corporelle des marmottes à tête noire est minimale au début de la période d'activité (fin mai) et elle est maximale quelques semaines avant l'hibernation (Vasiliev, 1989). La graisse peut atteindre 31,2-33,4 % de la masse corporelle totale au moment de l'entrée en hibernation (Kapitonov, 1978a).

L'hibernaculum représente une chambre d'environ 80x60x60 cm, remplie de foin, dont la masse sèche peut être de 11-12 kg (Kapitonov, 1978a). Lors de l'hibernation, toutes les entrées vers l'hibernaculum (de 1 à 3 m de longueur) sont fermées de façon alternée par plusieurs bouchons (de 30 à 100 cm de longueur environ), formés de terre ou de foin (Kapitonov, 1978a). Les animaux sont enfouis dans le foin, en prenant une posture en boule, comme dans le cas de la marmotte alpine. Leur nombre moyen dans un hibernaculum peut varier de 6 à 36 individus (Kapitonov, 1978a). Vasiliev a mis en évidence (1989) que, lors de l'hibernation, les marmottes à tête noire se réveillent périodiquement, en augmentant ainsi la température de l'hibernaculum. Il a montré que les marmottes hibernant en groupe, bénéficient des avantages de la thermorégulation sociale : elles ont de plus grandes limites de tolérance de la température ambiante et perdent moins de masse corporelle à la fin de l'hibernation que les marmottes hibernant en solitaire (Tableau 8). Des mesures de consommation d'énergie pendant l'hibernation, ont montré qu'au total les marmottes adultes ont des dépenses énergétiques plus importantes que celle des juvéniles. Ce fait s'explique par la plus grande fréquence de réveil des adultes, qui assure le maintien de la température ambiante dans l'hibernaculum et qui permettrait de minimiser les dépenses énergétiques des plus jeunes.

On peut remarquer, dans le comportement de la marmotte à tête noire, quelques détails caractéristiques de cette espèce :

En été, *M. camtschatica* ramène de la terre, du gravier et du sable de la périphérie du dôme pour les mettre en tas, au-dessus de la chambre d'hibernation (Kapitonov, 1960a ; obs. pers.), ce qui augmente l'épaisseur de la couche de terre au-dessus de l'hibernaculum, dont la profondeur, en raison de la présence du pergélisol, ne dépasse jamais 1 m. Selon Kapitonov (1978a), à l'intérieur de la chambre d'hibernation, la marmotte à tête noire tapisse les murs et le plafond d'un mélange d'herbe et de terre.

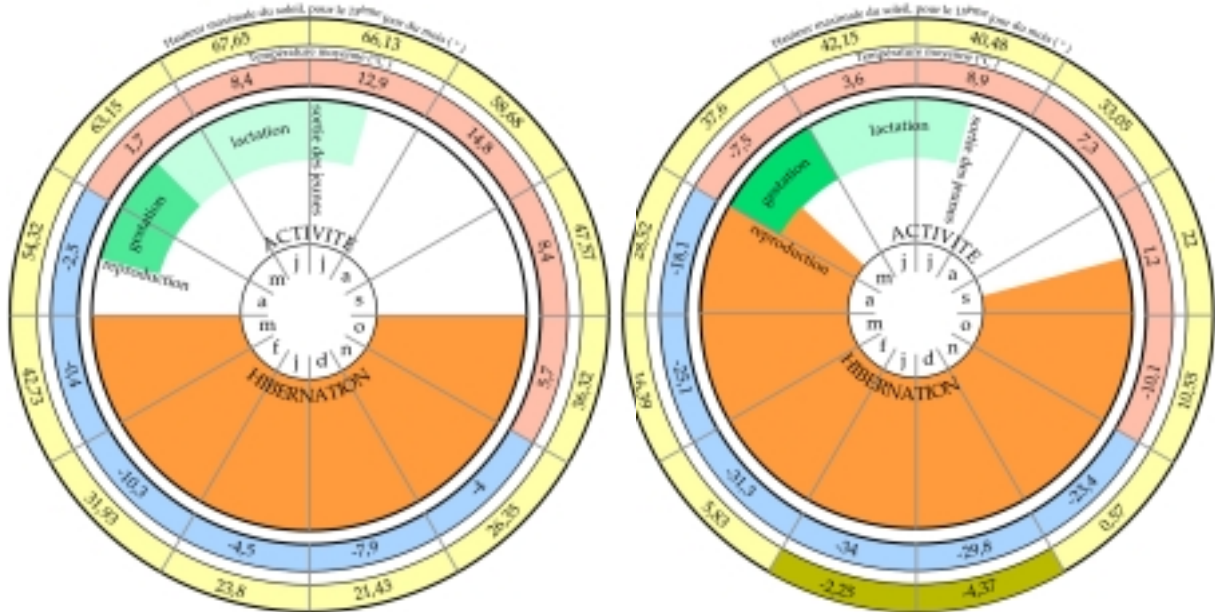


Figure 12. Cycle biologique annuel de *M. marmota* (gauche) et de *M. c. bungei* (droite). Cercle central : mois de l'année ; couronne interne : périodes biologiques ; couronne médiane : températures moyennes mensuelles (°C) ; couronne externe : hauteur maximale du soleil pour le 15^{ème} jour du mois (°).

Tableau 8. Quelques données physiques et physiologiques d'hibernation des marmottes.

Paramètres	<i>M. marmota</i>	<i>M. camtschatica</i>
Durée d'hibernation <i>in natura</i>	6 mois	8,5-9 mois
Nombre moyen d'individus dans l'hibernaculum	2-15 individus	6-36 individus
T _{ambiante} de l'hibernaculum <i>in natura</i> ;	un groupe familial	groupes familiaux
Profondeur de l'hibernaculum <i>in natura</i>	de 12 à 0°C ² ;	de 2 à 22°C
T _{ambiante} début de l'hibernation	2-3 m;	0,5-0,7 m
T _{rectale} période estivale	7-8°C ¹	3-4,2°C
T _{rectale} période d'hypothermie	38-40°C	38-39°C
Chute de consommation d'oxygène lors de l'hibernation	4,5°C ⁴	0,9-3,5°C
Température de fonte de la graisse	20 fois ⁴	28 fois
Température de solidification	28,5°C*	6,3°C**
Rythme cardiaque, état actif	-	-7°C**
Rythme cardiaque, état d'hypothermie	180-220 bat. / min ⁴	88-125 bat. / min
Rythme respiratoire, état actif	28 bat. / min (T _{rec} =6°C) ⁴	2-4 bat. / min
Rythme respiratoire, état d'hypothermie	60 ins. / min ⁴	43-57 ins. / min
Durée moyenne d'hypothermie	1 ins. / min (T _{rec} =6°C) ⁴	
Durée moyenne d'euthermie	344±43 h ¹ 116-184 h ³	
Nombre de réveils	24,8±10,5 h ¹ 45-50 h ³	
T _{rectale} de réveil	9-14 (octobre-mars) ¹	12 - 14 (105 jours d'hibernation)
T _{ambiante} de dépense minimal (seuil critique)	32-35°C ³	34-35°C
Pertes de masse corporelle lors de l'hibernation	5°C ²	-5°C (1 individu) -10°C (4 individus)
	30-50% ⁴	46,3-50,4% (1 individu) 24,3-34,1% (4 individus)

¹ Arnold, 1988 ; ² Arnold *et al.*, 1991 ; ³ Cochet, 1991 ; ⁴ Couturier, 1963 ; * données de Franko-Kamenetsky (1936) in Kapitonov, 1978a ; ** données de Kapitonov (1978a) ; les données pour *M. camtschatica* sont d'après Vasiliev (1989).

2.2.7. Longévité – Socialité - Reproduction - Croissance

2.2.7.1. *Marmota marmota*

Dans la nature, Couturier (1964) estime la longévité potentielle de la marmotte alpine à environ 14 ans.

La marmotte alpine est une espèce présentant un niveau de complexité sociale très élevé (Perrin, 1993 ; Blumstein et Armitage, 1997). Les individus s'organisent en groupes familiaux monogames territoriaux composés d'un couple d'adultes dominants reproducteurs, et de leur progéniture issue de la portée de l'année précédente et, parfois d'individus adultes subordonnés non apparentés (Perrin *et al.*, 1993b). Longtemps *M. marmota* a été considérée comme une espèce strictement monogame (Zelenka, 1965 ; Barash, 1976). Néanmoins, les résultats de plusieurs études ont montré que leur système de reproduction est plus complexe. Des cas de polygynie (Goossens *et al.*, 1996) ainsi que des cas de polyandrie (Arnold, 1990a ; Goossens *et al.*, 1998) ont été mis en évidence.

Les individus peuvent être sexuellement matures à l'âge de 2 ans, mais ne se reproduisent habituellement pas avant l'âge de 3 ans (Couturier, 1964 ; Zelenka, 1965). Chez les mâles et chez les femelles subordonnés, la reproduction peut être inhibée par la présence d'un mâle dominant (Arnold et Dittami, 1997) et d'une femelle dominante (Arnold, 1990a) respectivement.

La reproduction a lieu environ 15 jours après la sortie d'hibernation (Couturier, 1964 ; Weiser, 1983). L'accouplement se déroule souvent dans le terrier, mais parfois on peut l'observer à l'extérieur (King et Allainé, 1998).

La périodicité de la reproduction de la marmotte alpine dépendrait des facteurs biologiques (différence de masse corporelle pour la femelle entre deux années consécutives, Arnold, 1985) ainsi que des facteurs sociaux (changement du mâle dominant dans le groupe, Hackländer et Arnold, 1999). On peut, de ce fait, observer des cas de reproduction annuelle et des cas de reproduction biennale.

La gestation dure 33 à 34 jours (Psenner, 1957). La parturition a lieu dans le terrier de mise bas, qui peut être l'hibernaculum. *In natura*, la portée est de 2 à 6 jeunes (Arnold, 1990a), en moyenne 4,1 marmottons (Allainé, sous presse).

Les petits sont nidicoles. Ils naissent nus et aveugles. A 2 jours, les jeunes pèsent en moyenne 33,14 g (Graziani, 1999). Ils dépendent de la chaleur de leur mère pendant les 30 premiers jours (Weiser, 1983). Durant la 5ème semaine, les incisives supérieures percent la gencive et les glandes anales sont développées (Graziani, 1999). A ce moment, les marmottons sont entièrement formés et entrent dans une période de croissance pure en ce qui concerne le développement corporel. La première émergence des marmottons hors du terrier se produit vers le 40ème jour. Dès leur

sortie, les jeunes se nourrissent progressivement de plantes et continuent de téter au moins jusqu'à l'âge de 65 jours (Weiser, 1983).

La croissance pondérale des jeunes, entre le sevrage et la première hibernation, a été étudiée en fonction des trois facteurs : exposition du domaine vital, taille de la portée et année (Allainé *et al.*, 1998). Les résultats ont montré, que le taux de croissance des marmottons alpins varie d'une année à l'autre (cause probable : les variations climatiques), mais il est plus important dans les groupes avec une portée de petite taille, situés en exposition Sud.

2.2.7.2. *Marmota camtschatica*

En ce qui concerne la longévité de la marmotte à tête noire dans la nature, il n'y a pas de données précises dans la littérature.

La marmotte à tête noire est considérée comme une espèce monogame (Kapitonov, 1978b). L'unité sociale est un groupe familial, composé d'un couple d'adultes dominants et des subordonnés d'âge variable, issus de portées successives (Kapitonov, 1978b). D'après l'auteur, la maturité sexuelle est atteinte après la 3ème hibernation. On suppose que l'accouplement a lieu au cours de l'un des derniers réveils périodiques de l'hibernation, après lequel la femelle tomberait dans un léger engourdissement, sans forte baisse de la température corporelle. La gestation dure, apparemment, environ 35 jours. La taille des portées varie de 3 à 12 marmottons (6 en moyenne).

Fin mai-début juin, les marmottons naissent nus et aveugles. Leur poids est en moyenne de 33 g, la longueur du corps est de 10,7 cm. Ils restent dans le terrier environ un mois avant leur sortie. Lors de la première sortie, les marmottons pèsent environ 300 g et font 22 cm de longueur. Vers septembre, juste avant l'hibernation, leur taille augmente jusqu'à 1,2 kg et 34 cm.

2.2.8. Régime alimentaire

2.2.8.1. *Marmota marmota*

La marmotte alpine est essentiellement herbivore. Pendant toute la période estivale, elle privilégie les dicotylédones et préfère les fleurs, surtout en juin et juillet (Massemin, 1992 ; Gibault, 1994, Bassano *et al.* 1996). Il existe une préférence très nette pour les fleurs de légumineuses (*Anthyllis*, *Oxytropis*, *Trifolium*) (Gibault, 1994).

Occasionnellement, elle peut être carnivore en consommant des invertébrés (Perrin, 1993) et, d'après Couturier (1964), des œufs et des oisillons.

Les marmottes auraient un besoin accru en NaCl en été, qu'elles satisfont en utilisant les salines mises à la disposition des ongulés (Couturier, 1964) ou en léchant le sol trempé de l'urine de bétail (obs. pers.).

L'eau des aliments semble être un apport hydrique suffisant, mais il peut arriver parfois que la marmotte boive directement au torrent (Perrin, 1993).

2.2.8.2. *Marmota camtschatica*

La particularité d'alimentation de la marmotte à tête noire (Kapitonov, 1960a) se divise en trois périodes :

- printemps (du début d'activité jusqu'à mi juin)

Lors de cette période, la nourriture est composée d'aliment végétal (racines, rhizomes, graines et noix) et d'aliments carnés (invertébrés, voire petits rongeurs et oiseaux).

- été (de mi juin jusqu'à mi août)

Fleurs, jeunes feuilles et tiges des végétaux composent la nourriture estivale. Les marmottes privilégient beaucoup les fleurs et, selon Vasiliev (1989), surtout les fleurs de légumineuses.

- automne (de mi août jusqu'à mi septembre)

Pendant cette période, les graminées jouent un rôle essentiel dans l'alimentation des marmottes. Les racines et les rhizomes, ainsi que les graines des plantes sont de nouveau à leur menu.

En automne, les marmottes à tête noire consomment volontiers des champignons, qui poussent en grand nombre au cours de cette période (obs. pers.).

La consommation directe d'eau, dans la nature, par la marmotte à tête noire, n'a jamais été signalée dans la littérature. En revanche, la marmotte boit régulièrement en captivité (Vasiliev, 1989).

2.2.9. Parasitisme

2.2.9.1. *Marmota marmota* (Callait, 1999)

Les espèces le plus fréquentes sont : *Ctenotaenia marmotae*, *Citellina alpina*, *Ascaris laevis*, *Eimeria arctomysi* et *Eimeria marmotae*. Les communautés parasitaires de la marmotte alpine, examinées par Callait (1999), présentent une richesse spécifique de 4 à 5 espèces de parasites, dont 3 à 4 helminthes associées à des prévalences de 25 à 100% suivant les saison

Ainsi, vingt-quatre espèces peuvent affecter le tractus digestif de la marmotte alpine, mais la prévalence et l'intensité des infestations ne sont pas homogènes.

La communauté des parasites de la marmotte alpine est caractérisée par les caractéristiques suivantes :

- une richesse spécifique faible ;
- des charges parasitaires fortes ;
- une organisation spatiale structurée à l'échelle des individus-hôtes et du biotope parasitaire ;
- un impact pathologique visible nul ;
- des fortes variations annuelles de prévalence et d'abondance, liées au cycle de vie de l'hôte, en particulier à son hibernation : la charge parasitaire globale est maximale avant l'hibernation, elle est très réduite au réveil.

. Les données du tableau 9 sont une synthèse d'après Callait (1999).

2.2.9.2. *Marmota camtschatica* (Kapitonov, 1960c)

La faune des parasites de la marmotte à tête noire est assez pauvre (Tableau 9). Parmi les ectoparasites, les représentants principaux sont *Oropsylla silantiewi* et *Enderleinellus longulicephalus*. Les autres espèces sont moins caractéristiques de la marmotte à tête noire : l'hôte principal de *Ceratophyllus lunatus* est l'hermine (*Mustela erminea* L.), *C. advenaris* parasite plus souvent les campagnols *Clethrionomys*.

Parmi les mésoparasites, il n'y a que *Citellina triadiata*, qui a été décrit chez les marmottes à tête noire.

L'influence pathologique sur les *M. camtschatica* est apparemment minime, les individus fortement contaminés par les nématodes et les insectes étaient toujours en bonne santé (Kapitonov, 1960c).

La prévalence et l'abondance des parasites de la marmotte à tête noire varient beaucoup avec le cycle d'activité annuelle de leur hôte : elles sont nulles pendant l'hibernation et sont assez importantes en période d'activité estivale.

Tableau 9. Parasites de la marmotte alpine (d'après Callait, 1999) et de la marmotte à tête noire (Kapitonov, 1960c). Les espèces de parasites les plus fréquemment rencontrées sont indiquées en gras.

Types de Parasites	Parasites de <i>M. marmota</i>	Parasites de <i>M. camtschatica</i>
ECTOPARASITES		
Acarie :	<i>Cirtolaclaps mucronatus</i> <i>Ixodes ricinus</i> <i>Haemogamasus horridus</i> <i>Hirstionyssus blanchardi</i> <i>Laelaps agilis</i>	<i>Haemogamasus ambulans</i>
Insectes :	<i>Cyropus ovalis</i> <i>Oestromya sp.</i>	<i>Ceratophyllus lunatus</i> <i>C. advenaris</i> <i>Enderleinellus longulicephalus</i> <i>Oropsylla silantiewi</i>
MESOPARASITES		
Cestodes :	<i>Ctenotaenia marmotae</i> <i>Cysticercus longicollis</i> <i>Paranoplocephala transversaria</i> <i>Tetrathyridium sp.</i>	
Trématodes :	<i>Dicrocoelium lanceolatum</i>	
Nématodes :		
Oxyuridea :	<i>Citellina alpina</i> <i>Citellina marmotae</i> <i>Oxyuris marmotae</i>	<i>Citellina triadiata</i>
Ascaridea :	<i>Ascaris laevis</i>	
Strongyloidea :	<i>Ostertagia circumcincta</i> <i>Ostertagia trifurcata</i> <i>Trichostrongylus sp.</i>	
Trichocephaloidea :	<i>Capillaria hepatica</i> <i>Capillaria caudinflata</i> <i>Cooperia sp.</i> <i>Nematodirus spathiger</i> <i>Nematodirus sp.</i> <i>Trichuris sp.</i>	
Trichocephaloidea :	<i>Spiruridae</i>	
Protozoaires :		
Eimeriids :	<i>Eimeria arctomysi</i> <i>Eimeria marmotae</i> <i>Eimeria monacis</i>	
Sarcocystids :	<i>Sarcocystis sp.</i>	
Toxoplasmods :	<i>Toxoplasma gondii</i>	

2.2.10. Synthèse

Une synthèse de l'ensemble du chapitre précédant concernant de présentation de la marmotte alpine et de la marmotte à tête noire permet de donner les caractéristiques suivantes :

- Les deux espèces paléarctiques font partie du même sous-genre *M.* (*Marmota*).
- La morphologie de la marmotte alpine et celle de la marmotte à tête noire se révèlent assez similaires.
- La durée de la saison d'activité de la marmotte à tête noire (environ 3 mois et demi) est beaucoup plus courte que celle de la marmotte alpine (environ 6 mois).
- Les conditions d'hibernation des marmottes à tête noire sont plus extrêmes que celles des marmottes alpines : la présence de pergélisol détermine la faible profondeur de l'hibernaculum, la température ambiante est très basse, la durée de l'hibernation est plus prolongée. En liaison avec ces faits, les marmottes à tête noire expriment quelques particularités comportementales : augmentation de l'épaisseur de la couche de sol au-dessus de l'hibernaculum, recouvrement des murs et du plafond de la chambre d'hibernation, alternance de plusieurs bouchons dans l'entrée du terrier, maintenance d'une quantité importante de litière ; regroupement de plusieurs groupes familiaux pendant l'hibernation.
- Lors de l'hibernation, les deux espèces utilisent les principes de thermorégulation sociale. Néanmoins, le nombre moyen des marmottes à tête noire par terrier semble être plus important que le nombre moyen des marmottes alpines.
- Les données physiques et physiologiques de l'hibernation des marmottes alpines et des marmottes à tête noire (Tableau 8) suggèrent que, pendant l'hibernation, le taux de métabolisme des marmottes à tête noire est plus bas que celui des marmottes alpines.
- Les deux espèces sont monogames. Leur unité sociale est un groupe familial, composé d'un couple d'adultes dominants et des subordonnés d'âge variable issus de portées successives.
- Les marmottes alpines et les marmottes à tête noire sont des espèces essentiellement herbivores avec une préférence très nette pour les fleurs de légumineuses.
- La faune des parasites de la marmotte alpine est beaucoup plus riche que celle de la marmotte à tête noire. Néanmoins, l'impact pathologique visible sur les deux espèces semble être minime.

3. Les Interactions Milieu-Individu : Entraînement des rythmes d'activité de la marmotte alpine et de la marmotte à tête noire en milieu naturel

Les nombreux travaux réalisés dans le domaine de la physiologie et de la génétique en chronobiologie (Bünning, 1967 ; DeCoursey, 1973 ; Aschoff, 1981) ont clairement établi que les rythmes d'activité des organismes placés dans un environnement homogène (expérience de libre cours) sont un reflet d'une oscillation interne qui correspond à une véritable mesure physiologique du temps. Ce mécanisme, comparable à celui d'une horloge, d'où le nom « d'horloge biologique », montre une période proche mais rarement égale à 24 heures, ce qui a conduit à qualifier de circadiens les rythmes gouvernés par un tel système.

Dans la nature, les rythmes d'activité sont donc le résultat de l'interaction entre cette composante génétique, propre à chaque individu (l'oscillation endogène), et les facteurs de l'environnement. Ils expriment alors une période d'exactement 24 heures, résultat de la synchronisation de l'oscillation endogène aux variations cycliques des facteurs du milieu liés à la rotation de la terre : les rythmes circadiens sont entraînés par les facteurs périodiques de l'environnement (Aschoff, 1986).

Parmi ces facteurs, l'alternance jour-nuit est considérée comme le synchroniseur principal, en particulier dans les régions de latitude moyenne. D'autres facteurs périodiques, comme la température ou l'accès à la nourriture (Aschoff, 1981), voire la position azimutale (Krüll, 1976 ; Reierth et Stokkan, 1998a), peuvent intervenir pour moduler la distribution de l'activité nycthémérale des espèces animales.

Des études, réalisées sur le rythme d'activité de différentes espèces de marmottes (*M. baibacina*, Bibikov et Berendyaev, 1978 ; *M. monax*, Hayes 1976 ; *M. flaviventris*, Melcher *et al.* 1990 ; *M. menzbieri*, Mashkin et Baturin 1993 ; *M. marmota*, Perrin *et al.* 1993b), ont conclu que l'activité de surface de ces animaux est liée à la période lumineuse du jour : les heures de sortie et de rentrée des marmottes changent avec les heures de lever et de coucher du soleil.

Dans la zone arctique, malgré l'absence de lever et de coucher du soleil, un rythme nycthéméral a été mis en évidence chez différentes espèces de mammifères et d'oiseaux. Dans ces cas, la lumière était considérée comme le seul facteur clé contrôlant la distribution nycthémérale d'activité, en accord avec Pittendrigh et Minis (1964). Ultérieurement, des différences dans les réponses à la lumière, au début et à la fin de l'activité journalière, ont été décrites chez plusieurs espèces animales (Daan et Aschoff 1975 ; Reierth et Stokkan 1998a) et un modèle à deux oscillateurs circadiens, contrôlant le rythme d'activité des animaux, a été proposé (Pittendrigh 1974, 1981).

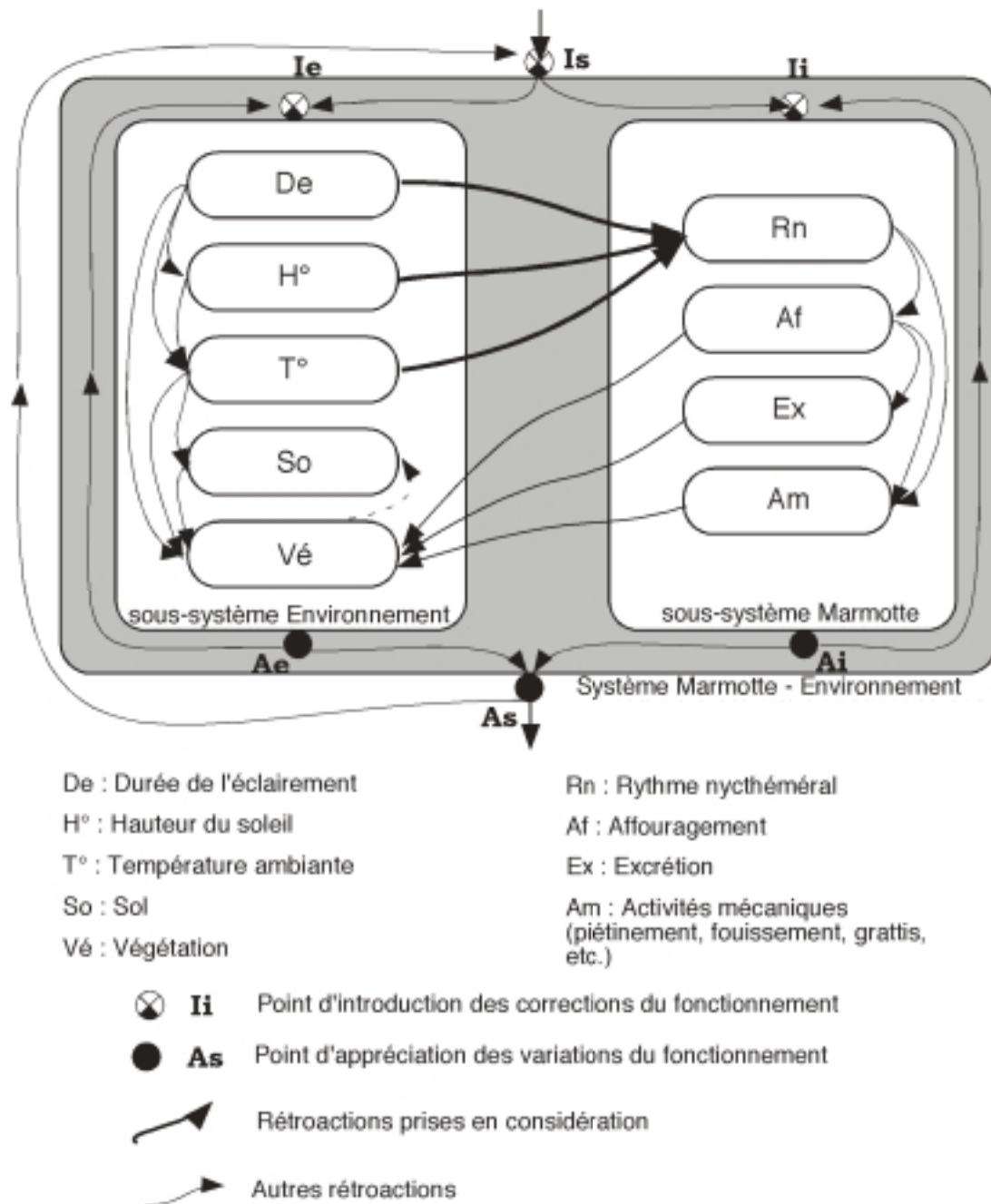


Figure 13. Etude des Interactions {Environnement -> Marmottes}. Représentation schématique du système Marmottes/Environnement limité aux rétroactions externes évidentes considérées dans l'étude.

Cette étude a pour objectif de présenter des données de terrain concernant les rythmes d'activité de la marmotte alpine et de la marmotte à tête noire, afin de préciser leurs caractéristiques adaptatives dans leurs milieux respectifs. En particulier, nous nous proposons de déterminer les changements saisonniers du patron d'activité en fonction des principaux facteurs : la hauteur du soleil et la température ambiante. Nous discutons également des mécanismes possibles

impliqués dans leurs adaptations, à la lumière de la théorie du double oscillateur de Pittendrigh.

Cette approche peut être considérée comme une prise en compte des co-rétroactions entre certains facteurs abiotiques du milieu extérieur et les éléments entraînant et régulant les rythmes d'activité quotidiens des marmottes. Dans le cadre du système Marmotte-Environnement, le système peut être représenté de façon

3.1. Matériel et méthodes

3.1.1. Sites d'étude et groupes familiaux

3.1.1.1. *Marmota marmota*

L'étude du rythme d'activité de la marmotte alpine en milieu naturel a été réalisée dans la zone périphérique du Parc National de la Vanoise, dans la commune d'Aussois (Alpes françaises, N45°15' E6°43'), en 1999.

Nous avons étudié les individus (à l'exclusion des marmottons) de deux groupes familiaux de marmottes qui vivent dans le même milieu de pelouses alpines et de rochers (altitude 2500 m, exposition Sud) :

- le groupe 1 était composé de 4 individus ;
- le groupe 2 était composé de 7 individus.

Les effectifs des groupes de marmottes ont été stables tout au long de la période d'observation.

3.1.1.2. *Marmota camtschatica*

L'étude du rythme d'activité de la marmotte à tête noire en milieu naturel a été réalisée sur le territoire de la réserve naturelle du Delta de la Léna (Extrême Nord de la Yakoutie, Russie), du 12 mai, avant l'émergence des marmottes, jusqu'au 1^{er} septembre 1998. Nous avons observé les individus (à l'exclusion des marmottons) de deux groupes de marmottes à tête noire :

- le groupe 1 (N 71° 56,777' E 127° 19,422' altitude 300 m, exposition Sud) était composé de 4 individus ;
- le groupe 2 (N 71° 57,364' E 127° 17,343' altitude 300 m, exposition Sud - Ouest) était composé de 2 individus.

3.1.2. Observations

A l'aide de jumelles (8x40) et d'une lunette Kowa (22 à 66x), nous avons réalisé 418 heures d'observation directe pour les marmottes alpines et 402 heures d'observation directe pour les marmottes à tête noire. Les sites d'étude sont des milieux ouverts, facilitant les observations directes. Chaque groupe a été suivi à partir d'un poste fixe dominant les domaines vitaux, afin de ne pas perdre de vue les individus observés. Les observations ont été effectuées tous les jours de la première sortie de la journée jusqu'à la dernière rentrée des marmottes, à l'exception des jours de pluie, pendant lesquels l'activité des marmottes était fortement perturbée. Nous avons enregistré le nombre d'animaux visibles et celui des animaux s'alimentant au cours de chaque quart d'heure (échantillonnage par balayage, Altmann 1974).

3.1.3. Facteurs écologiques

Simultanément à chaque observation, nous avons mesuré la température ambiante à l'ombre et au soleil, à 10 cm au-dessus du sol, à l'aide d'un thermomètre électronique. La hauteur du soleil (°), à chaque quart d'heure d'observation, a été calculée à l'aide du logiciel *Hour World 2,15f* (shareware v.2,15r2 © 1994-1998 by Leighton Paul Licensed Under U.S. Patent 4,669,891 John M. Rosevear).

L'habitat des marmottes observées offrant peu d'ombre (exposition sud), les animaux sont pratiquement toujours exposés aux radiations solaires directes. Pour cette raison, nous avons utilisé, dans les analyses statistiques, la température ambiante mesurée au soleil.

3.1.4. Analyses statistiques

La moyenne et l'écart type ont été calculés pour les paramètres suivants :

- prise d'activité en surface (heure locale) ;
- fin d'activité en surface (heure locale) ;
- durée d'activité journalière en surface (fin de l'activité – début précédent de l'activité, h : min) ;
- durée journalière d'activité alimentaire (fin de la dernière prise d'alimentation journalière – première prise d'alimentation précédente, h : min).

La mi-période d'activité en surface a été calculée de la manière suivante :

- 1/2 (fin d'activité – début précédent, heure locale).

La périodicité de l'activité journalière des marmottes :
activité de surface (fin d'activité externe J1 – début activité externe J1) + activité dans le terrier ((24 – fin d'activité externe J1) + début d'activité externe J2) a été comparée à des périodes de 24 heures à l'aide du test de Wilcoxon (Sprent 1992).

Les tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis et de comparaisons multiples (Sprent 1992) ont été utilisés pour comparer le nombre d'animaux visibles et le nombre d'animaux s'alimentant dans les différentes tranches de températures ambiantes. La corrélation entre la hauteur du soleil à la fin de l'activité journalière des marmottes et la température maximale au soleil durant la journée a été effectuée à l'aide du test de Kendall (Sprent 1992). L'estimation et la comparaison des angles moyens de hauteur du soleil, en début et en fin d'activité journalière externe, ont été validées par des statistiques circulaires (test de Mardia-Watson-Wheeler, Batschelet 1981). Pour tester les variations saisonnières de début et de fin d'activité journalière hors des terriers, les déviations des angles de hauteur du soleil par rapport à leurs moyennes respectives ont été comparées à l'aide du test non-paramétrique de Mann-Whitney (Batschelet 1981 ; Sprent 1992). Dans toutes les analyses statistiques, le seuil de signification retenu était $p \leq 0,05$.

Afin de pouvoir estimer le rythme d'activité journalier externe de groupes d'effectifs différents, nous avons calculé le pourcentage d'animaux visibles par rapport à l'effectif total du groupe de la manière suivante (Perrin, 1993 ; Gibault,

$$1994) : X = \left(\frac{\text{nombre total d'animaux vus à chaque 15 min}}{\text{effectif du groupe} \times \text{nombre de jours d'observation}} \right) \times 100$$

3.2. Résultats

3.2.1. Cadre climatique

Au mois de mai, l'enneigement est encore assez important aussi bien dans les Alpes que dans la toundra arctique. La hauteur maximale moyenne du soleil atteint 63,2° dans la zone d'observation des Alpes françaises (45° N ; 6° E), contre 39,9° pour la toundra arctique (71° N ; 127° E) (Tableaux 10 et 11). Dans ces deux régions, durant la deuxième partie de juin, le soleil culmine à 67,9° et à 42,3° respectivement (hauteur maximale moyenne). Dans la toundra, la température ambiante atteint son maximum en juillet (Tableau 11), alors que dans les Alpes elle continue d'augmenter jusqu'à la

mi-août et se maintient à des valeurs élevées jusqu'à la fin août (effet d'inertie d'échauffement de la Terre) (Tableau 10).

Tableau 10. Température et hauteur du soleil observées pour chaque groupe de marmottes alpines (début mai - fin août).

Périodes	<i>Température moyenne journalière à l'ombre (°C)</i>						<i>Hauteur moyenne journalière du soleil (°)</i>		
	Groupe 1			Groupe 2					
	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.
1-31 mai	-1,6	4,5	8,9	-0,4	3,8	6,9	-26,0	13,9	63,2
1-15 juin	0,8	6,7	12,7	3,2	8,5	12,3	-22,0	17,1	63,0
16-30 juin	0,3	7,1	12,7	3,2	9,4	13,8	-21,3	17,7	67,9
1-31 juillet	3,0	9,0	15,4	3,9	10,6	14,3	-23,2	16,1	66,1
1-15 août	5,9	11,6	17,0	6,8	10,7	13,7	-28,3	12,0	61,1
16-31 août	7,3	12,0	17,4	2,0	8,5	11,2	-32,5	8,4	56,7

Note : Les températures journalières ont été enregistrées entre 06:00 et 21:00 heures locales. La hauteur moyenne du soleil calculée (en degrés décimaux) correspond : au 7^{ème} jour pour la première partie du mois, au 21^{ème} jour pour la deuxième partie du mois, et au 15^{ème} jour pour un mois complet.

Tableau 11. Température et hauteur du soleil observées pour chaque groupe de marmottes à tête noire (23 mai - fin août).

Périodes	<i>Température moyenne journalière à l'ombre (°C)</i>						<i>Hauteur moyenne journalière du soleil (°)</i>		
	Groupe 1			Groupe 2					
	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.
23-31 mai	-1,9	0,3	1,8	-3,3	-1,3	0	2,1	20,5	39,9
1-15 juin	0,4	1,6	3,6	-1,0	3,4	6,1	3,8	22,1	41,6
16-30 juin	1,4	4,9	7,6	3,4	8,8	13,4	4,6	22,8	42,3
1-31 juillet	6,1	12,8	18,3	9,5	12,9	16,0	2,8	21,0	40,5
1-15 août	3,6	10,5	16,3	5,1	12,0	17,1	-2,25	16,1	35,4
16-31 août	2,3	5,3	8,2	2,0	5,8	8,3	-6,5	12,0	31,1

Note : Les températures journalières ont été enregistrées entre 04:00 et 00:00 heures locales. La hauteur moyenne du soleil calculée (en degrés décimaux) correspond : au 7^{ème} jour pour la première partie du mois, au 21^{ème} jour pour la deuxième partie du mois, et au 15^{ème} jour pour un mois complet.

Dans les Alpes, la périodicité de 24 heures des facteurs externes est bien marquée avec lever et coucher quotidien du soleil (Figure 14), et température maximale journalière située entre 13 et 14 heures. Ce faible écart entre les moments

de température maximale journalière et de passage du soleil au zénith (moment d'irradiation solaire maximale) pourrait s'expliquer par la forte amplitude de la courbe journalière du soleil (Figure 15). En milieu de journée, cette amplitude accentue le maximum d'irradiation directe (qui est très important dans les montagnes).

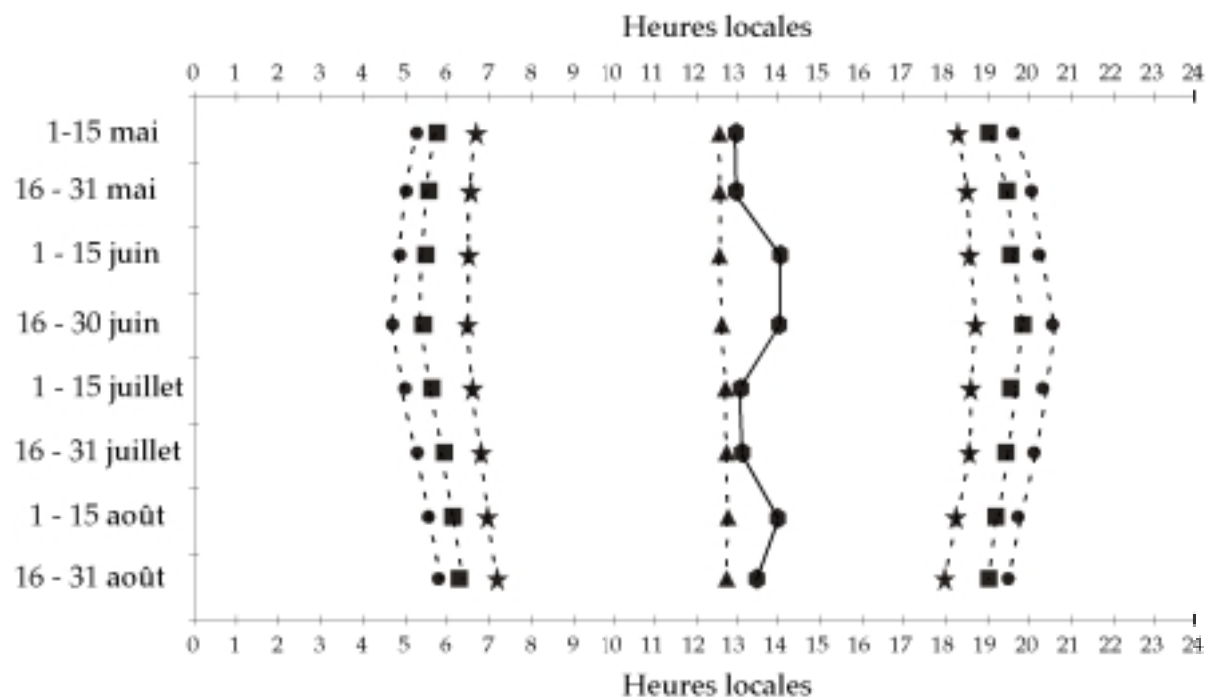


Figure 14. Facteurs périodiques de l'environnement de la marmotte alpine dans les Alpes françaises (45°N 6°E). Cercle - passage du soleil à 0° (passage à l'horizon) ; carré - passage du soleil à 5° au-dessus de l'horizon ; étoile - passage du soleil à 15° au-dessus de l'horizon ; triangle - passage du soleil au zénith ; hexagone - la température maximale journalière.



Figure 15. Courbe journalière de la hauteur du soleil, le 21 juin, dans les Alpes (45°N 6°E).

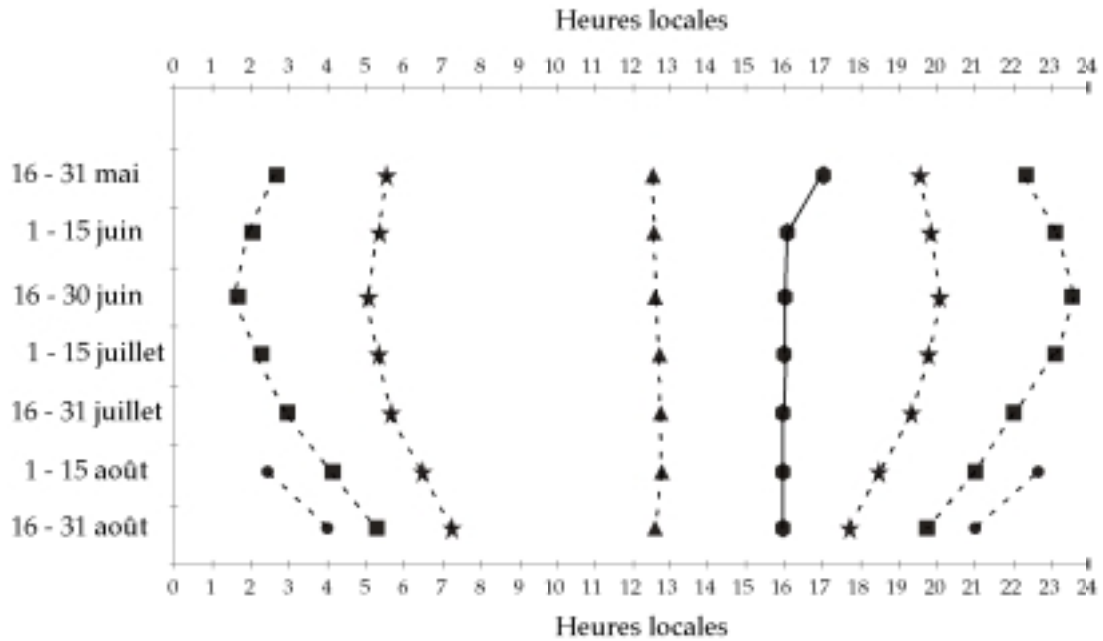


Figure 16. Facteurs périodiques de l'environnement de la marmotte à tête noire dans la région arctique (Delta de la Lena 71°N 127°E). Cercle - passage du soleil à 0° (passage à l'horizon) ; carré - passage du soleil à 5° au-dessus de l'horizon ; étoile - passage du soleil à 15° au-dessus de l'horizon ; triangle - passage du soleil au zénith ; hexagone - température maximale journalière.

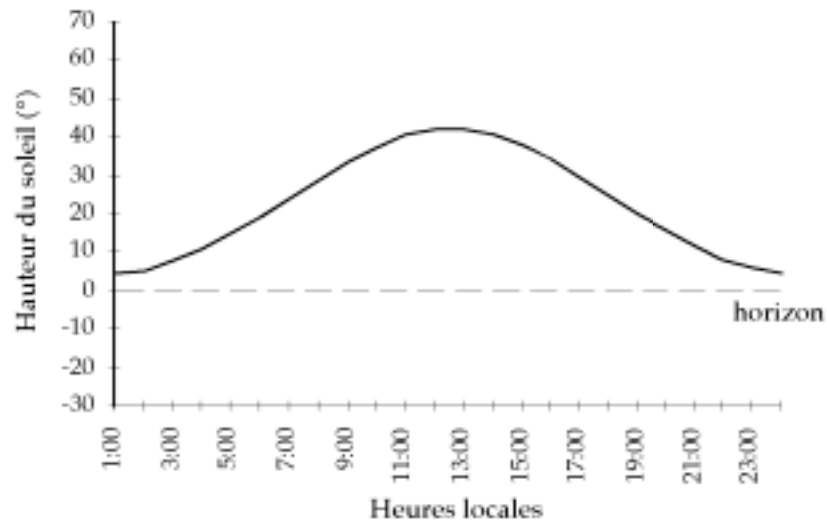


Figure 17. Courbe journalière de la hauteur du soleil, le 21 juin, dans la région du Delta de la Léna (71°N 127°E).

Dans la zone arctique (71° N), le jour polaire commence à partir du milieu de mai. Dans ces conditions de lumière permanente, les changements des facteurs externes (hauteur du soleil, température) qui peuvent jouer un rôle de synchroniseur du rythme d'activité des animaux, sont exprimées dans la figure 16. Ici, le moment de température maximale journalière (vers 16-17 heures) est fortement décalé par

rapport au passage du soleil au zénith. Cela est une conséquence de la faible amplitude de la courbe journalière du soleil. Il en résulte une irradiation solaire beaucoup moins importante que celle que l'on observe dans les Alpes (Figure 17).

3.2.2. Distribution de l'activité journalière

3.2.2.1. *Marmota marmota*

Les marmottes alpines sortent généralement d'hibernation fin mars - début avril. Dans les conditions naturelles d'alternance jour-nuit, la périodicité de l'activité journalière des marmottes alpines (activité de surface + activité dans le terrier), ne présente pas de différence significative avec 24 heures (écart type 0,25 ; Wilcoxon, $z = 0,94$ $p = 0,35$; Figure 18a). Il s'agit donc d'un rythme nycthéméral.

En mai, la durée de l'activité externe (présence en surface et activité alimentaire) est la plus courte (groupe 1 : 10h:52min $\pm$ 0:53 ; groupe 2 : 10:45 $\pm$ 1:05, Tableaux 12 et 13). Les marmottes émergent entre 8 et 9 heures du matin en mai et plus précocement à partir de juin. Par contre, le retour au terrier intervient sensiblement aux mêmes moments (19-20 heures), tout au long de la saison d'activité (Figure 19).

En juin, la durée de l'activité journalière des marmottes alpines augmente (groupe 1 : 13:10 $\pm$ 0:14 ; groupe 2 : 13:15 $\pm$ 0:43), en phase avec la température ambiante et la hauteur du soleil qui atteint son maximum le 22 juin.

En juillet et au cours de la première partie d'août, la présence journalière des marmottes en surface, ainsi que la durée de leur activité alimentaire, croît avec la température ambiante et atteint son maximum (groupe 1 : 13:35 $\pm$ 0:31 ; groupe 2 : 13:28 $\pm$ 0:18), malgré le déclin de la hauteur du soleil.

Durant la deuxième partie d'août, les deux paramètres : température ambiante et hauteur du soleil déclinent de pair, ainsi que la durée de présence des marmottes à l'extérieur de leur terrier (groupe 1 : 12:15 $\pm$ 0:21 ; groupe 2 : 12:20 $\pm$ 0:35).

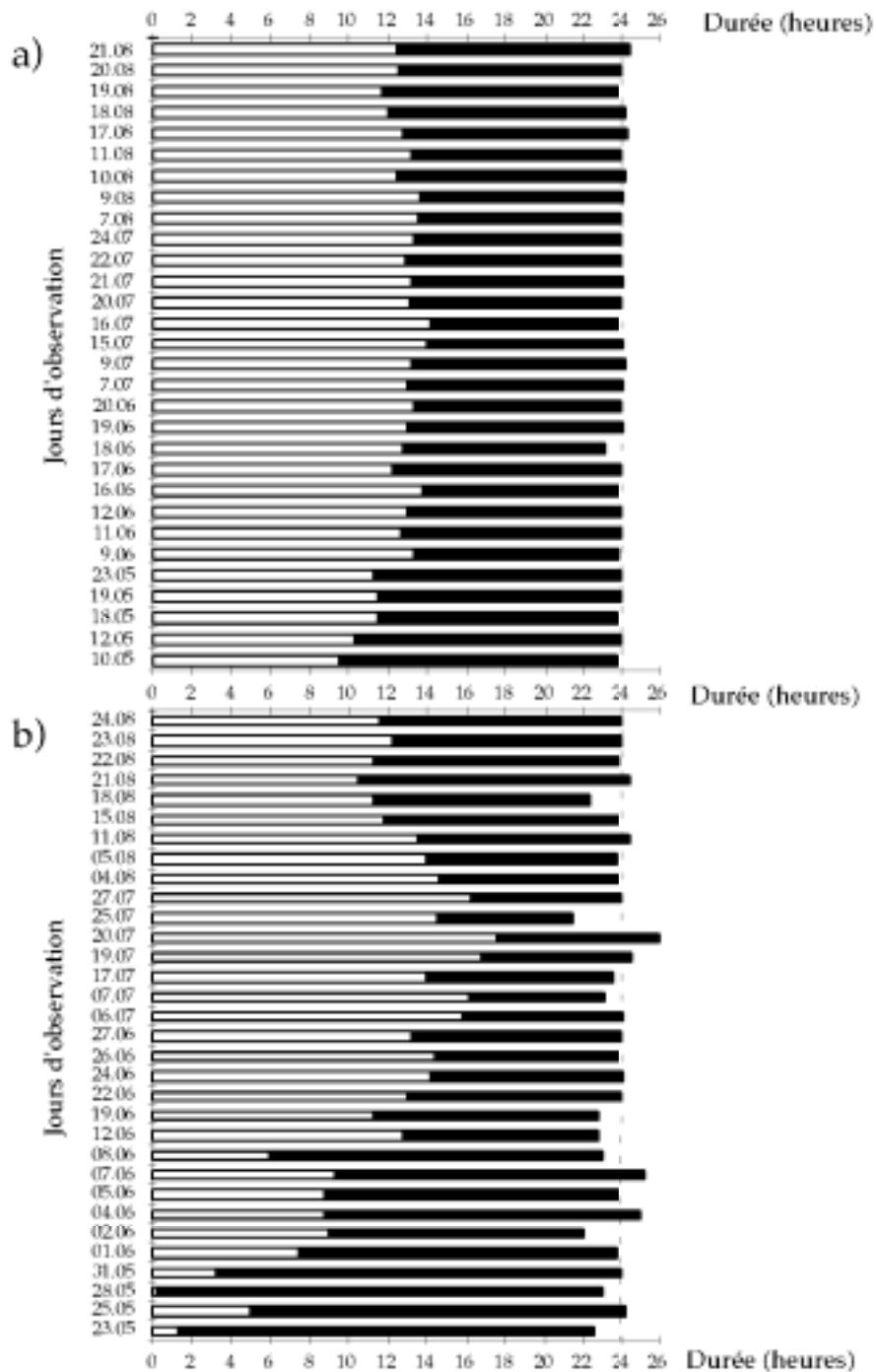


Figure 18. L'activité nycthémerale des marmottes alpines (a) et des marmottes à tête noire (b). Barres vides - présence des marmottes en surface (hors terriers), barres pleines - présence dans les terriers.

3.2.2.2. *Marmota camtschatica*

La première émergence des marmottes à tête noire (sortie d'hibernation) a été notée le 23 mai, alors que le jour polaire est établi depuis le 12 mai. Ces animaux entrent en hibernation début septembre. Ils passent donc environ 70 jours d'activités en condition de jour polaire et 3-4 semaines avec des nuits de courte durée.

Les marmottes à tête noire présentent une activité journalière (activité en surface + activité dans le terrier) dont la périodicité ne diffère pas significativement de 24 heures (écart type 0,94 ; Wilcoxon, $z = 1,47$, $p = 0,14$; Figure 18b). Donc, dans les conditions du jour polaire, le rythme d'activité des marmottes à tête noire est nycthéméral.

Au cours des différents mois, la distribution de la durée de l'activité de surface journalière des marmottes à tête noire est assez semblable à celle des marmottes alpines (Tableaux 12 et 13). En mai, les marmottes à tête noire émergent entre 12 et 13 heures. La durée de l'activité de surface est alors de 3h:08 min $\pm$ 2:39 pour le groupe 1 et de 1:45 $\pm$ 2:07 pour le groupe 2.

A partir de juin, les animaux sortent plus précocement (Figure 20). Au début du mois, la durée d'activité journalière des marmottes à tête noire oscille entre 8 et 10 heures. Durant la deuxième partie de juin, la durée de l'activité externe dépasse 13 heures (Tableau 12).

En juillet, la durée de l'activité journalière de ces animaux atteint son maximum (groupe 1 : 16:16 $\pm$ 0:31 ; groupe 2 : 15:33 $\pm$ 1:36) avec la température ambiante, malgré le déclin de la hauteur du soleil.

En août, la durée de présence des marmottes à tête noire à l'extérieur de leur terrier, ainsi que la durée de l'activité alimentaire, déclinent avec les deux paramètres : température ambiante et hauteur du soleil (Tableaux 12 et 13).

Tableau 12. Durée de l'activité journalière (heures et minutes) des marmottes hors des terriers.

Périodes	<i>M. marmota</i>		<i>M. camtschatica</i>	
	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 1	Groupe 2
Mai	10:52 $\pm$ 0:53	10:45 $\pm$ 1:05	3:08 $\pm$ 2:39	1:45 $\pm$ 2:07
1-15 juin	12:28 $\pm$ 0:18	13:10 $\pm$ 0:14	7:38 $\pm$ 2:19	9:45 $\pm$ 2:42
16-30 juin	13:10 $\pm$ 0:14	13:15 $\pm$ 0:43	13:16 $\pm$ 1:44	13:08 $\pm$ 0:11
1-31 juillet	13:35 $\pm$ 0:31	13:20 $\pm$ 0:35	16:16 $\pm$ 0:31	15:33 $\pm$ 1:36
1-15 août	13:00 $\pm$ 0:43	13:28 $\pm$ 0:18	14:05 $\pm$ 0:50	12:54 $\pm$ 1:34
16-31 août	12:15 $\pm$ 0:21	12:20 $\pm$ 0:35	11:23 $\pm$ 0:08	11:23 $\pm$ 1:14

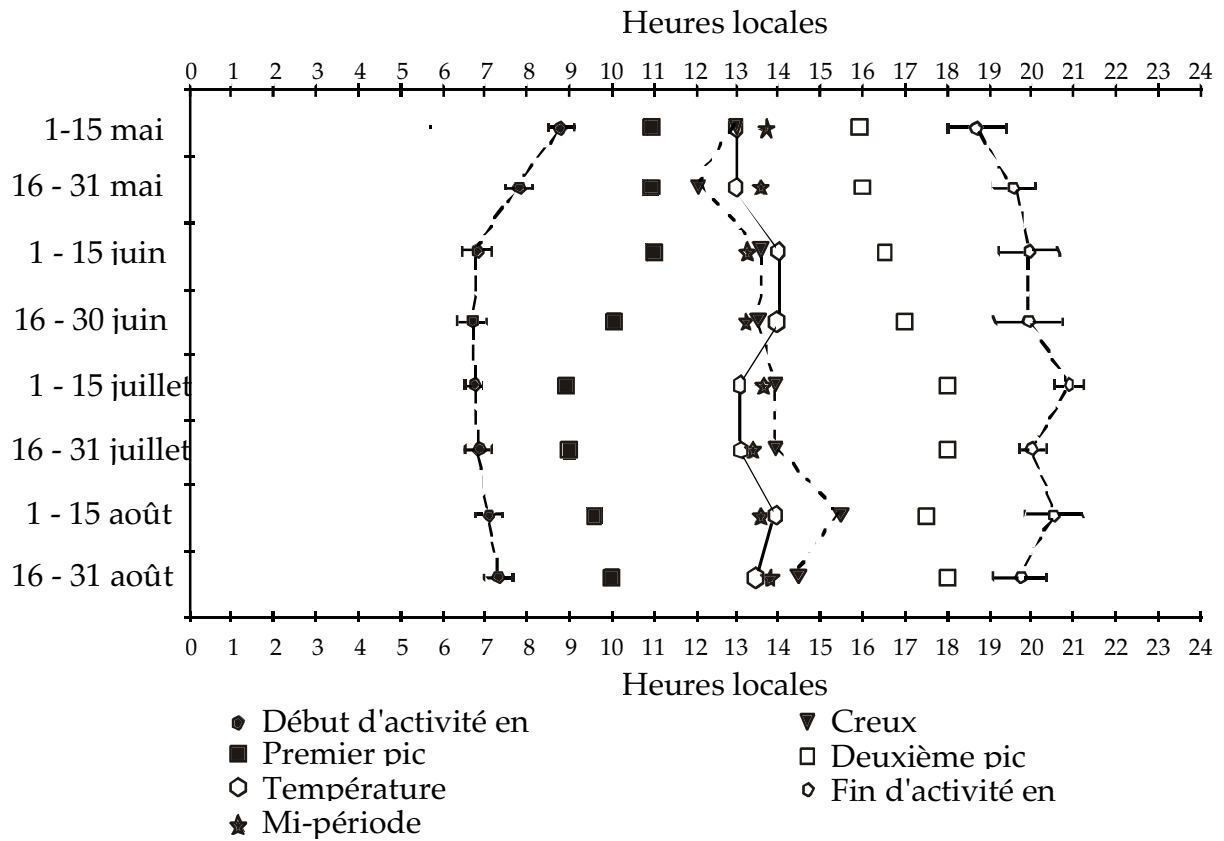


Figure 19. Activité externe de la marmotte alpine dans les Alpes françaises (45°N 6°E).

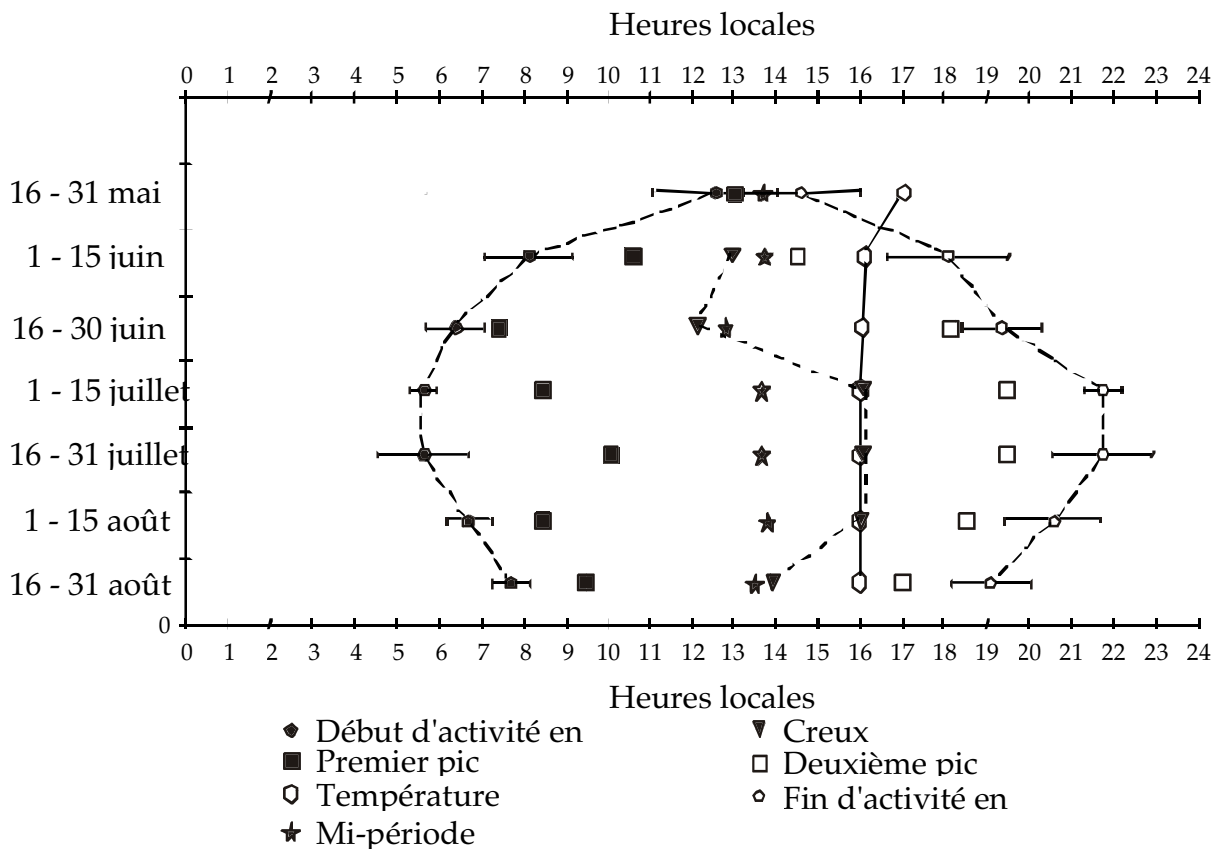


Figure 20. Activité externe de la marmotte à tête noire dans la région arctique (71°N 127°E).

Tableau 13. Durée de l'activité alimentaire journalière (heures et minutes) des marmottes.

Périodes	<i>M. marmota</i>		<i>M. camtschatica</i>	
	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 1	Groupe 2
Mai	9:45 ± 0:43	9:30 ± 1:18	2:15 ± 1:50	0:00 ± 0:00
1-15 juin	11:15 ± 0:21	10:53 ± 1:14	7:17 ± 2:04	9:00 ± 2:30
16-30 juin	11:22 ± 0:11	11:15 ± 0:43	12:45 ± 1:57	12:28 ± 0:04
1-31 juillet	12:17 ± 0:29	12:30 ± 0:30	15:30 ± 0:15	14:26 ± 1:24
1-15 août	12:15 ± 0:43	12:25 ± 0:07	12:53 ± 0:11	11:00 ± 3:32
16-31 août	11:08 ± 0:53	10:40 ± 0:44	10:35 ± 0:31	8:53 ± 0:32

3.2.3. Rythme d'activité

3.2.3.1. Maximum et minimum d'activité journalière

3.2.3.1.1. *Marmota marmota*

Le pourcentage d'animaux visibles et d'animaux s'alimentant, calculé par tranche horaire, traduit le niveau d'activité générale des animaux au cours de la journée (Figure 21). Le rythme d'activité journalière des marmottes alpines change au cours de la saison. Il est nettement de type bimodal durant les mois de juillet et d'août, avec un pic d'activité en milieu de matinée (de 9:00 à 11:00) et en fin de journée (de 17:00 à 19:00), et un creux en milieu de journée (de 13:00 à 15:00), au cours duquel les marmottes réintègrent leur terrier. Au mois de mai et de juin, le caractère bimodal de l'activité n'apparaît pas de façon très claire. Néanmoins, il est toujours possible de distinguer les deux pics d'activité et un léger creux, au milieu de la journée. La mi-période d'activité externe des marmottes alpines, calculée à partir de la différence horaire entre la fin et le début de l'activité quotidienne, se situe toujours environ une heure après que le soleil soit au zénith (55 ± 15 min, Figure 19).

3.2.3.1.2. *Marmota camtschatica*

A partir du début de juin, le patron du rythme d'activité externe des marmottes à tête noire est bimodal (Figure 22), avec un pic d'activité le matin (entre 7:00 et 11:00) et un pic d'activité au cours de l'après-midi (entre 17:00 et 20:00). Le point calculé de la mi-période d'activité de surface, est situé, constamment, une heure après le passage du soleil au zénith (67 ± 9 min, Figure 19). Pendant la période fraîche (juin), le minimum d'activité de surface des marmottes à tête noire devance légèrement la mi-période (Figure 20). Par contre, durant les moments les plus chauds

de la saison (juillet et première partie d'août), il se décale vers 16 heures, heure où la température journalière est maximale. Durant la deuxième partie d'août (le temps redevient frais), le moment du creux d'activité méridien, hors terrier, des marmottes à tête noire se situe de nouveau vers le milieu de la période journalière d'activité de surface.

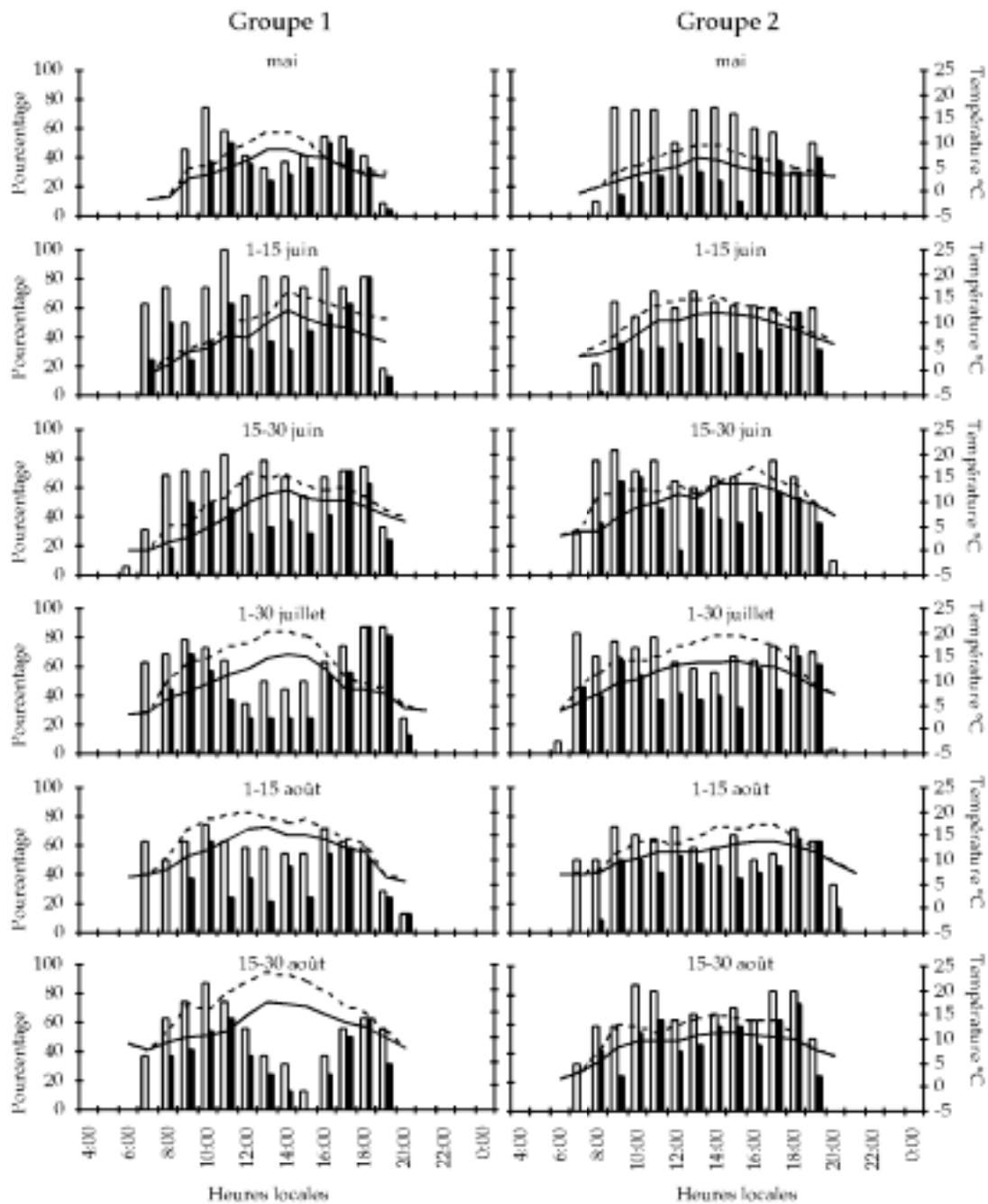


Figure 21. Distribution de l'activité journalière des marmottes alpines suivant les mois. Barres vides - pourcentage d'animaux visibles ; barres pleines - pourcentage d'animaux s'alimentant. Courbes continues - température ambiante à l'ombre ; courbes pointillées - température ambiante au soleil.

3.2.3.2. Effet de la température

3.2.3.2.1. *Marmota marmota*

Il est important de souligner, qu'en juillet et en août, on observe une forte diminution de l'activité des marmottes alpines, entre 12 et 16 heures, alors que la température ambiante journalière est à son maximum (Figure 21). Dans chaque groupe observé, la comparaison du nombre d'animaux, en fonction des températures ambiantes au soleil, nous montre qu'à partir de 15°C les effectifs des marmottes présentes en surface et des marmottes s'alimentant commencent à diminuer (Tableau 14). L'activité alimentaire est significativement plus faible durant les quarts d'heure où les températures sont extrêmes (autour de 0 et de 30°C).

Tableau 14. Effectif des marmottes alpines visibles et s'alimentant, en fonction de la température ambiante au soleil.

	Groupe 1			Groupe 2		
	Av		Aa	Av		Aa
Kruskal-Wallis :	$H_v=93,8^{***}$		$H_a=86,1^{**}$	$H_v=75,5^{***}$		$H_a=84,4^{***}$
T°C	N	Rang moy.	Rang moy.	N	Rang moy.	Rang moy.
0 à 5°C	15	280	255,37 ^c	5	220	139,5 ^{b, c}
5 à 10°C	60	353,4	318,03	66	286,7	339,08
10 à 15°C	166	331,7	340,76	258	327,7	325,14
15 à 20°C	182	295,9 ^{b, c}	299,98 ^c	164	263,5 ^c	248,08 ^{b, c}
20 à 25°C	109	196,7 ^{a, b, c, d}	197,66 ^{b, c, d}	63	172,1 ^{b, c, d}	171,94 ^{b, c, d}
25 à 30°C	34	138,4 ^{a, b, c, d, e}	142,38 ^{a, b, c, d}	7	19,1 ^{a, b, c, d, e}	40,64 ^{b, c, d, e}

N - nombre de périodes d'observation de 15 min. Av - animaux visibles, Aa - animaux s'alimentant. Test de Kruskal-Wallis : H_v - animaux visibles, H_a - animaux s'alimentant. Test de comparaison multiple, différences significatives ($p < 0,05$) avec la tranche de température : ^a 0 à 5°C, ^b 5 à 10°C, ^c 10 à 15°C, ^d 15 à 20°C, ^e 20 à 25°C.

3.2.3.2.2. *Marmota camtschatica*

Les résultats des tests de Kruskal-Wallis et de comparaisons multiples montrent que, dans les deux groupes des marmottes à tête noire, le nombre d'individus visibles et le nombre d'individus s'alimentant varient en fonction de la température ambiante (Tableau 15). Ceci est lié aux moments les plus chauds et aux moments les plus froids de l'activité :

- lorsque la température ambiante au soleil se situe entre – 5 et 0°C, le nombre des marmottes à tête noire en surface et le nombre des marmottes s'alimentant sont

significativement inférieurs à ceux que l'on observe lorsque la température est supérieure à 0°C ;

- lorsque la température ambiante au soleil dépasse 25°C, le nombre d'animaux à l'extérieur et le nombre d'animaux s'alimentant diminuent (particulièrement en juillet et début d'août, Figure 22).

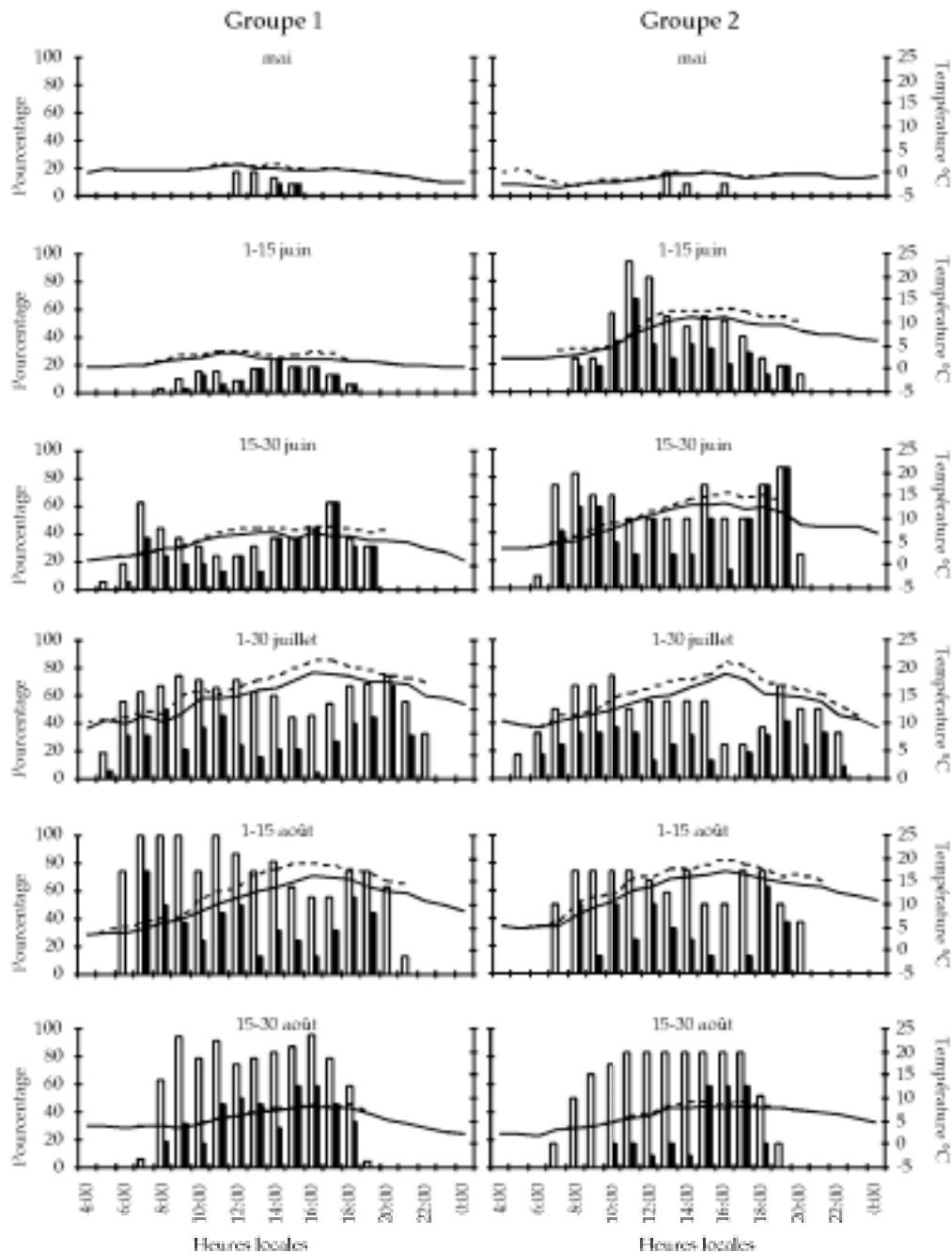


Figure 22 Distribution de l'activité journalière des marmottes à tête noire suivant les mois. Barres vides : pourcentage d'animaux visibles ; barres pleines : pourcentage d'animaux s'alimentant. Courbes continues : température ambiante à l'ombre ; courbes pointillées : température ambiante au soleil.

Tableau 15. Effectifs des marmottes à tête noire visibles et s'alimentant en fonction de la température ambiante au soleil.

	Groupe 1			Groupe 2		
	Av		Aa	Av		Aa
Kruskal-Wallis:	$H_v = 121,9^*$		$H_a = 83,5^*$	$H_v = 153,6^*$		$H_a = 66,4^*$
T°C	N	Rang moy.	Rang moy.	N	Rang moy.	Rang moy.
-5 à 0°C	45	52,4 ^a	110,99 ^a	55	74,5 ^a	178 ^a
0 à 5°C	94	301,3 ^d	292,23 ^{c,d}	159	342,1 ^c	344,64 ^c
5 à 10°C	224	340,2	350,53	166	399,9	395,07 ^{d,e}
10 à 15°C	101	368,6	348,25	85	380,2	336,61
15 à 20°C	47	328,4	330,62	76	363,6	327,57
20 à 25°C	87	323,8	299,05 ^{c,d}	72	365,7	346,25
25 à 30°C	23	235,5 ^{c,d,e,f}	235,63 ^{c,d,e}	61	267,4 ^{b,c,d,e,f}	309,34 ^c

N - nombre de périodes d'observation de 15 min. Av - animaux visibles, Aa - animaux s'alimentant. Test de Kruskal-Wallis : H_v - animaux visibles, H_a - animaux s'alimentant. Test de comparaison multiple, différences significatives ($p < 0,05$) avec la tranche de température : ^a toutes les tranches, ^b 0 à 5°C, ^c 5 à 10°C, ^d 10 à 15°C, ^e 15 à 20°C, ^f 20 à 25°C.

3.2.3.3. Effet de la hauteur du soleil

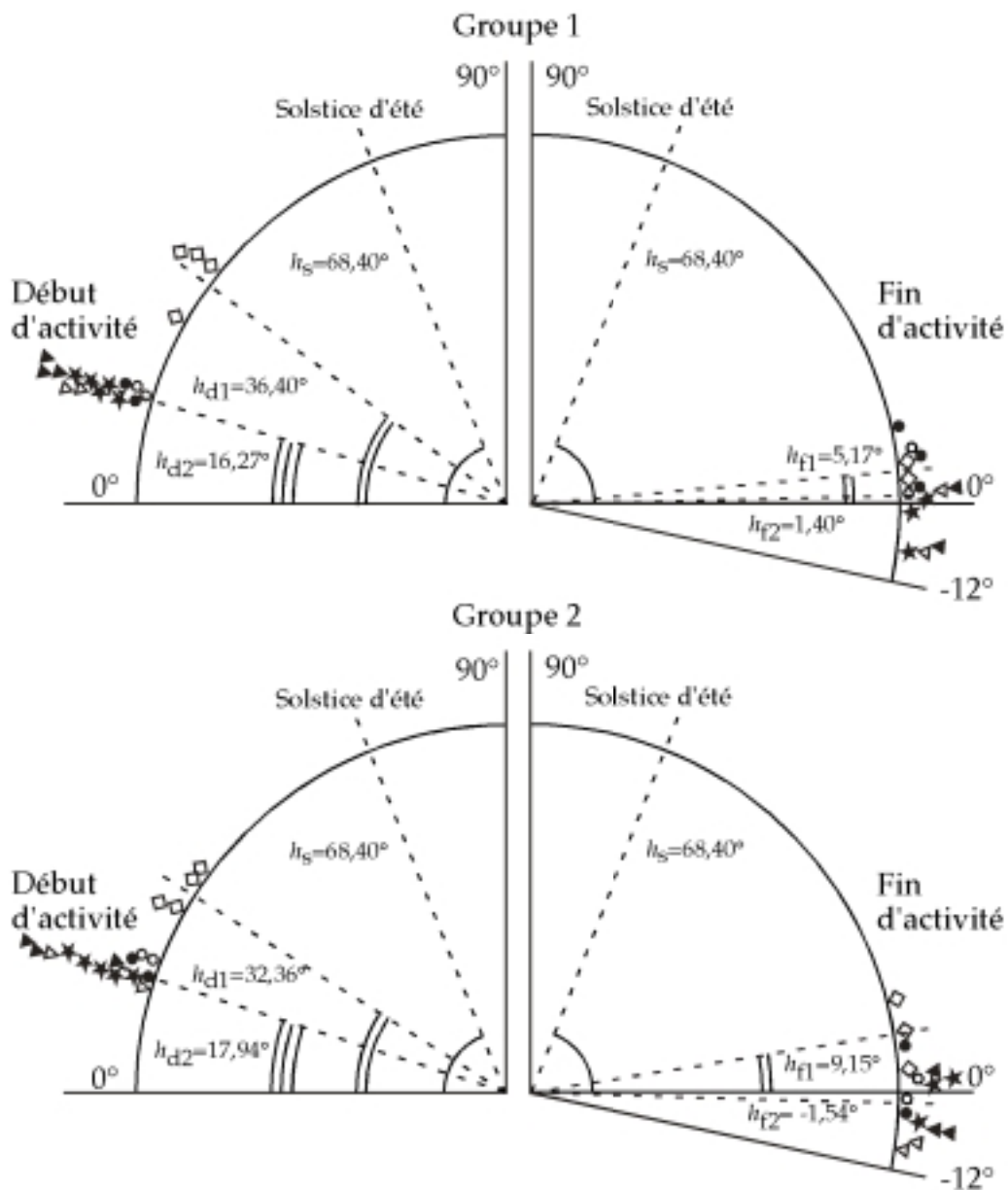
3.2.3.3.1. Prise d'activité journalière de surface

3.2.3.3.1.1. *Marmota marmota*

Le même effet s'observe dans les deux groupes de marmottes alpines étudiés. Le matin, les animaux n'ont jamais été observés en surface, lorsque la hauteur du soleil était inférieure à 14,92° au-dessus de l'horizon.

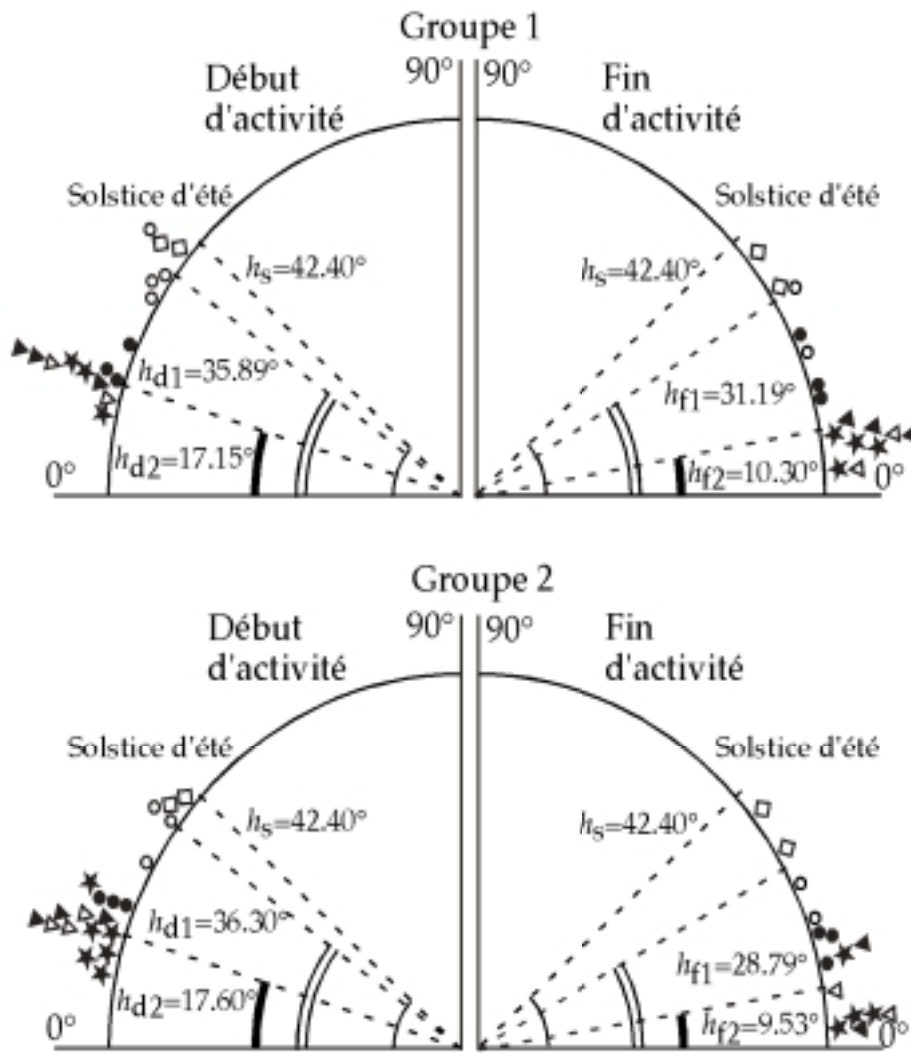
La comparaison des angles de hauteur du soleil montre que les moments du début de l'activité journalière, pour toutes les saisons confondues, s'organisent autour de deux niveaux déterminés de la hauteur du soleil (Figure 23). Au mois de mai, les sorties des marmottes en surface se concentrent entre 32° et 36°, alors que la température ambiante est encore très basse. Durant les autres mois (juin - août), les sorties matinales des marmottes alpines sont regroupées autour de 16° et 17°. Les résultats des tests de statistique circulaire montrent une différence significative entre les angles de hauteur du soleil au-dessus de l'horizon durant la période froide (mai) et durant la période tempérée (juin - août) {test de Mardia - Watson - Wheeler : groupe 1, $N = 18$, $\chi^2 = 8,32$, $p < 0,05$; groupe 2, $N = 18$, $\chi^2 = 8,32$, $p < 0,05$ }. La comparaison inter-groupe des mêmes paramètres ne montre pas de différence

significative {Mardia-Watson-Wheeler test : période froide (mai) $N = 8$, $B = 2$, $p > 0,05$; période tempérée (début juin - fin août) $N = 28$, $\chi^2 = 5,78$, $p > 0,05$ }.



Symboles : $\diamond$ - mai, $\circ$ - 1-15 juin, $\bullet$ - 15-30 juin, $\star$ - 1-30 juillet, ∇ - 1-15 août, $\blacktriangledown$ - 15-30 août.

Figure 23. Moments de début et de fin d'activité des marmottes alpines en relation avec la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon : h_s - solstice d'été ; h_{d1} - angle moyen du début de l'activité journalière des marmottes en période froide ; h_{d2} - angle moyen du début de l'activité journalière des marmottes en période tempérée ; h_{f1} - angle moyen de la fin de l'activité journalière des marmottes en période froide ; h_{f2} - angle moyen de la fin de l'activité journalière des marmottes en période tempérée. Chaque symbole représente un jour d'observation.



Symboles : $\diamond$ - mai, $\circ$ - 1-15 juin, $\bullet$ - 15-30 juin, $\star$ - 1-30 juillet, ∇ - 1-15 août, $\blacktriangledown$ - 15-30 août.

Figure 24. Moments de début et de fin d'activité des marmottes à tête noire en relation avec la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon : h_s - solstice d'été ; h_{d1} - angle moyen du début de l'activité journalière des marmottes en période froide ; h_{d2} - angle moyen du début de l'activité journalière des marmottes en période tempérée ; h_{f1} - angle moyen de la fin de l'activité journalière des marmottes en période froide ; h_{f2} - angle moyen de la fin de l'activité journalière des marmottes en période tempérée. Chaque symbole représente un jour d'observation.

Ainsi, au cours de la période tempérée, malgré la différence d'horaire, les moments de première sortie matinale des marmottes alpines sont étroitement synchronisés avec les mêmes valeurs de hauteur du soleil au-dessus de l'horizon.

3.2.3.3.1.2. *Marmota camtschatica*

Le matin, les marmottes à tête noire n'ont jamais été observées en surface lorsque la hauteur du soleil était inférieure à 11° au-dessus de l'horizon.

Les moments de début de l'activité journalière des marmottes à tête noire sont concentrés autour de deux valeurs de hauteur du soleil au-dessus de l'horizon (Figure 24). De mai jusqu'à mi-juin, la température ambiante est assez faible (période froide) et les marmottes ne sortent que lorsque la hauteur du soleil se situe entre 35 et 36°. Pendant la période tempérée (de fin juin jusqu'à mi-août), l'activité des marmottes à tête noire débute, lorsque le soleil atteint la hauteur de 17 à 18° au-dessus de l'horizon. Le résultat des statistiques circulaires montre, qu'il n'y a pas de différence significative pour les angles de hauteur du soleil entre les deux groupes de marmottes {Mardia-Watson-Wheeler test : période froide (mai - début juin), $N = 11$, $B = 0,25$, $p > 0,05$; période tempérée (mi-juin - fin août), $N = 26$, $\chi^2 = 2,21$, $p > 0,05$ }. En revanche, il y a une différence significative entre les angles de hauteur du soleil durant la période froide (mai - début juin) et durant la période tempérée (mi-juin - fin août) {Mardia-Watson-Wheeler test : groupe 1, $N = 17$, $B = 23,73$, $p < 0,01$; groupe 2, $N = 20$, $\chi^2 = 10,35$, $p < 0,01$ }.

Au cours de la période tempérée, les moments de prise d'activité par les marmottes à tête noire semble étroitement liés à une même valeur de hauteur du soleil au-dessus de l'horizon.

3.2.3.3.2. Fin d'activité journalière de surface

3.2.3.3.2.1. *Marmota marmota*

Le soir, les marmottes alpines n'ont jamais été observées en surface quand la hauteur du soleil était inférieure à $-8,28^\circ$ au-dessous de l'horizon. La fin d'activité journalière des marmottes ne correspond pas à une valeur précise de hauteur du soleil (Figure 23). Pendant la période tempérée, les variations des moments de fin d'activité journalière sont plus importantes que celles du début d'activité (Figure 23). La dispersion des angles de hauteur du soleil, en fin d'activité, est significativement supérieure chez les marmottes alpines à celle mesurée au début d'activité journalière (test de Mann - Whitney : groupe 1, $U = 36$, $p < 0,05$; groupe 2, $U = 16$, $p < 0,001$).

La régression logarithmique, entre les valeurs de température maximale journalière et les valeurs de hauteur du soleil à la fin de l'activité des marmottes alpines, montre que les animaux retournent dans leurs terriers d'autant plus tard que la température journalière a été plus élevée (Figure 25).

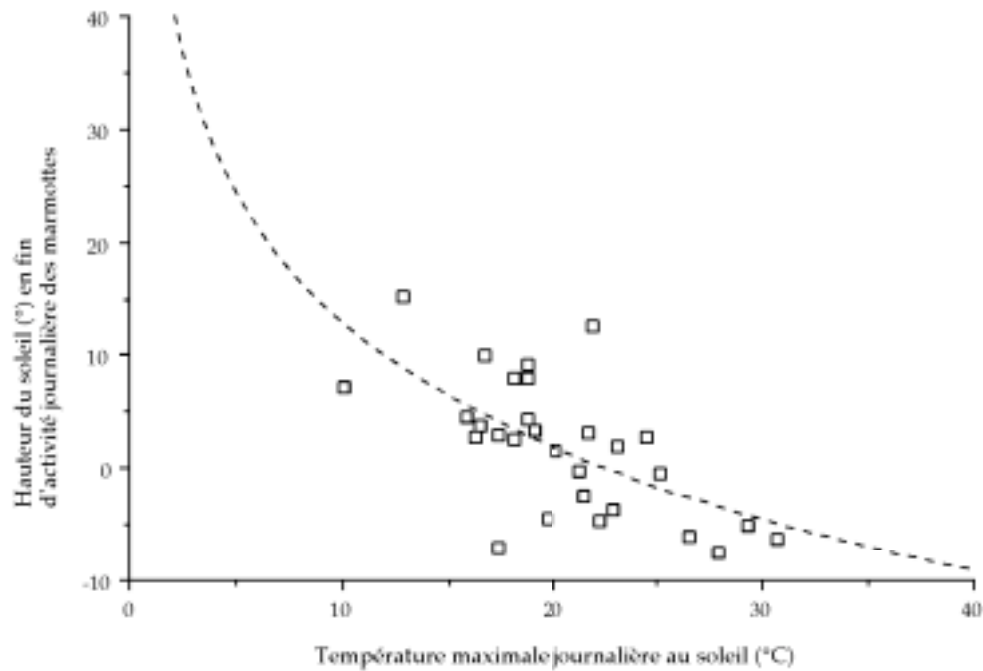


Figure 25. Corrélation négative entre la hauteur du soleil en fin de l'activité journalière des marmottes alpines et la température maximale au soleil enregistrée au cours de la journée. Carrés - jours d'observation. Courbe d'ajustement logarithmique : $y = 47,18 - 35,69 \cdot \log(x)$; $R = 0,63$; $p < 0,001$. Test de Kendall : $n = 29$; $\tau = -0,48$; $p < 0,001$.

3.2.3.3.2.2. *Marmota camtschatica*

En fin de journée, les marmottes à tête noire n'ont jamais été observées en surface lorsque la hauteur du soleil était inférieure à $2,9^\circ$ au-dessus de l'horizon. La fin d'activité journalière de ces animaux est synchronisée par la hauteur du soleil, avec moins de précision que le début de leur activité (Figure 24). La comparaison statistique montre, que la dispersion des angles de hauteur du soleil en fin d'activité, pour les marmottes à tête noire, est significativement supérieure à celle du début de l'activité journalière (test de Mann - Whitney : groupe 1, $U = 27$, $p < 0,05$; groupe 2, $U = 32$, $p < 0,01$).

La régression logarithmique montre que plus la température maximale journalière est élevée, plus les marmottes à tête noire tardent à rentrer dans leurs terriers (Figure 26).

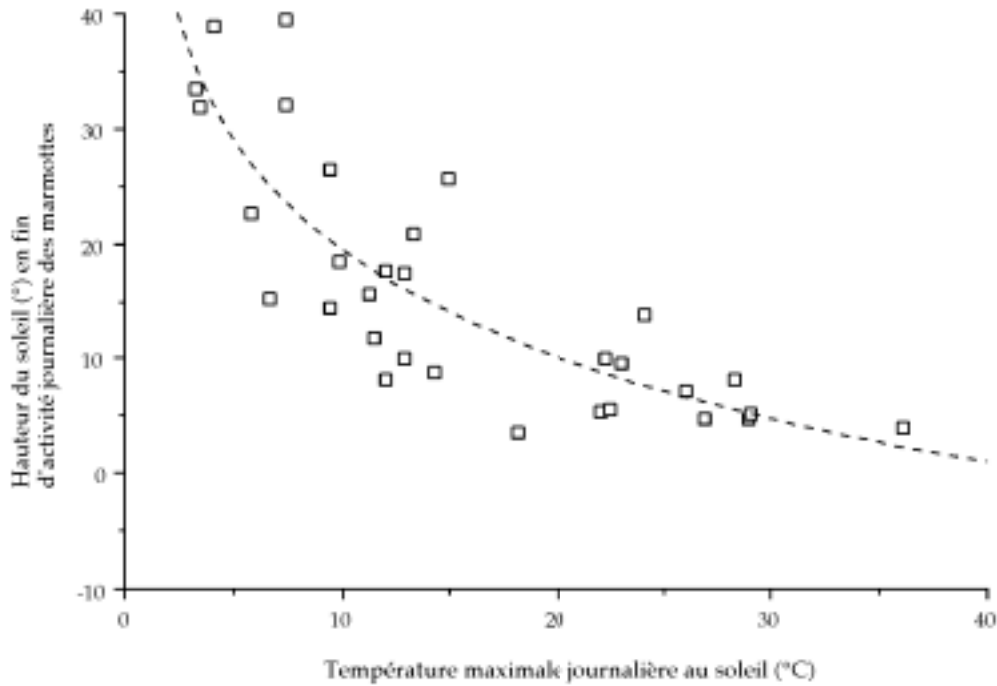


Figure 26. Corrélation négative entre la hauteur du soleil en fin de l'activité journalière des marmottes à tête noire et la température maximale au soleil enregistrée au cours de la journée. Carrés - jours d'observation. Courbe d'ajustement logarithmique : $y = 48,17 - 30,05 \cdot \log(x)$; $R = 0,83$; $p < 0,001$. Test de Kendall : $n = 31$; $\tau = -0,64$; $p < 0,001$.

3.2.4. Synthèse des résultats

L'activité hors terrier des deux groupes étudiés pour chaque espèce ne diffère pas significativement (Tableau 16).

Tableau 16. Comparaison des moments de début et de fin d'activité journalière par rapport de hauteur du soleil entre les deux groupes observés.

	<i>M. marmota</i>	<i>M. camtschatica</i>
	Groupe 1 et Groupe 2	Groupe 1 et Groupe 2
Comparaison des angles de la hauteur du soleil :		
en début d'activité	$\chi^2 = 5,78$; $p > 0,05$ ns	$\chi^2 = 2,21$; $p > 0,05$ ns
à la fin d'activité	$\chi^2 = 0,91$; $p > 0,05$ ns	$\chi^2 = 1,42$; $p > 0,05$ ns
Comparaison des dispersions d'angles de la hauteur du soleil :		
au début d'activité	$U = 116$; $p = 0,41$ ns	$U = 111$; $p = 0,14$ ns
à la fin d'activité	$U = 75$; $p = 0,86$ ns	$U = 87$; $p = 0,20$ ns

U - test de Mann-Whitney ; χ^2 - test de Mardia-Watson-Wheeler

Il est donc possible de mettre en commun les résultats pour chaque espèce. En fonction des résultats obtenus, il est possible de conclure sur les points suivants :

- La durée d'activité externe des marmottes alpines et des marmottes à tête noire changent suivant les saisons.
- Durant la période froide (mai pour les marmottes alpines, fin mai - mi-juin pour les marmottes à tête noire) les animaux sortent tardivement de leur terrier et passent moins de temps en surface, que pendant la période tempérée.
- Marmottes alpines et marmottes à tête noire présentent une activité journalière de surface, dont la périodicité ne diffère pas significativement de 24 heures. Il s'agit donc de rythme nycthéméral. La comparaison de la périodicité entre les deux espèces étudiées ne montre pas de différence significative (test Wilcoxon, $z = 1,89$; $p = 0,058$). En revanche, la marmotte alpine a une période d'activité dont les déviations par rapport à 24 heures sont significativement moins importantes que celles de la marmotte à tête noire (écart type : $0,25$ {*M. marmota*} < $0,94$ {*M. camtschatica*} ; test de Mann-Whitney, $U = 249$; $p = 0,003$; Figure 18a ; 18b). Donc, *M. camtschatica*, dont l'activité annuelle se déroule dans les conditions du jour polaire, présente un rythme d'activité nycthéméral comme *M. marmota*, mais avec des variations plus importantes au cours de la saison d'activité.
- Le rythme d'activité journalière des marmottes alpines et des marmottes à tête noire est de type bimodal avec deux pics d'activité (en milieu de matinée et en fin de journée) et un creux en milieu de journée. La mi-période d'activité externe pour chaque espèce correspond toujours à environ une heure après le passage du soleil au zénith.
- Pour les deux espèces étudiées, nos observations montrent un effet commun : durant les moments froids, les animaux sont moins actifs en surface ; durant la période tempérée, le moment des minima d'activité de surface coïncide avec le moment de température maximale journalière.
- Les effectifs d'animaux visibles et d'animaux s'alimentant varient en fonction de température ambiante : lorsque la température est au-dessous de 5°C , l'activité alimentaire de la marmotte alpine et l'ensemble des activités de surface de la marmotte à tête noire diminuent. Lorsque la température augmente, en dépassant 15°C dans les Alpes et 25°C dans la zone arctique, le nombre d'animaux présents à l'extérieur et leur activité alimentaire décroissent de pair.

- Pour chacune des deux espèces étudiées, les moments de première sortie matinale s'organisent autour de deux valeurs fixes de hauteur du soleil, en fonction des conditions de température (période froide et période tempérée, Tableau 17). Durant la période tempérée, les débuts d'activité journalière des marmottes alpines et des marmottes à tête noire sont étroitement synchronisés avec une même hauteur du soleil dont les variations sont les mêmes pour les deux espèces (Tableau 17).

Le moment de la fin d'activité en surface est moins précis pour les deux espèces. Les variations par rapport à la hauteur du soleil sont plus importantes que celles enregistrées au moment du début de l'activité journalière.

La fin de l'activité journalière des marmottes alpines et des marmottes à tête noire ne correspond pas aux mêmes valeurs de hauteur du soleil (Tableau 17). De ce fait, la synchronisation de la fin de l'activité en surface des marmottes au coucher du soleil semble moins stricte que la synchronisation du début de l'activité par le lever du soleil.

Tableau 17. Résultats de comparaison entre *M. marmota* et *M. camtschatica* des moments de début et de fin d'activité journalière en fonction de la hauteur du soleil.

	<i>M. marmota</i>	<i>M. camtschatica</i>	Comparaison
Début d'activité			
MHS (période froide)	36,40°	35,89°	
MHS (période tempérée)	16,27°	17,15°	MWW $\chi^2 = 4,01$ ns
MdVA (période tempérée)	0,97	1,43	MW U = 269 ns
Fin d'activité			
MHS (période froide)	5,17°	31,19°	
MHS (période tempérée)	1,40°	10,30°	MWW $\chi^2 = 20,67^{***}$
MdVA (période tempérée)	3,67	4,63	MW U = 250 ns

MHS : angle moyen de la hauteur du soleil (h) ; MdVA : médiane de variations de l'angle h ; MWW : test de Mardia-Watson-Wheeler ; MW : test de Mann-Whitney ; ns : non significatif ($p > 0,05$).

Pour ces deux espèces, il y a des valeurs précises de hauteur du soleil en dessous desquelles les animaux n'ont jamais été observés. La relation entre la température maximale journalière et la hauteur du soleil en fin d'activité journalière des marmottes montre que *M. marmota* et *M. camtschatica* rentrent dans leurs terriers d'autant plus tard que la température journalière a été plus élevée.

3.2.5. Discussion

Le rythme circadien (horloge biologique) facilite l'adaptation des êtres vivants à leur environnement. Ce rythme s'observe chez la plupart des animaux placés en conditions artificielles constantes (Aschoff, 1960, 1966 ; DeCoursey, 1960). Dans le milieu naturel, les composantes exogènes ajustent le rythme circadien d'activité des animaux à la périodicité journalière de 24 heures. L'alternance jour-nuit en est le synchroniseur principal (Aschoff, 1986). Cependant, un autre facteur écologique, comme la température ambiante, peut jouer un rôle de synchroniseur, surtout pour les animaux poïkilothermes (Boissin et Canguilhem 1998). L'activité circadienne des animaux homéothermes, malgré leur forte indépendance de la température ambiante, peut être influencée par le cycle de basses et de hautes températures, lorsque les écarts sont importants (Aschoff, 1981). Si un écart supérieur à 30°C est nécessaire pour entraîner le rythme d'activité du moineau (*Passer domesticus*), (Eskin, 1971), il suffit d'un différentiel de 16°C dans le cas du macaque à queue-de-cochon (*Macaca nemestrina*), (Aschoff, 1979). Ferron (1983) a montré un effet similaire chez deux espèces de Sciuridés (*Glaucomys sabrinus* et *Tamiasciurus hudsonicus*) : pendant les saisons tempérées, la lumière est le principal facteur qui contrôle leur distribution nycthémérale d'activité, mais en hiver l'influence de la température devient prépondérante. En altitude, dans les Alpes (*M. marmota*, Türk et Arnold, 1988), et dans la région arctique (*M. camtschatica*), les marmottes rencontrent des conditions climatiques extrêmes où des périodes de froid ou de chaleur entraînent des situations d'inconfort. Chez *M. flaviventris*, des mesures de la température opérante standard (T_{es} " standard operative temperature" qui permet d'estimer la charge thermique totale sur un animal en tenant compte des effets de la radiation et de la convection, Bakken, 1976, 1980, 1981) ont permis de montrer que l'activité des marmottes diminue à basse température, limitant ainsi les coûts élevés de thermorégulation (Melcher *et al.*, 1989). En effet, à 5°C la consommation d'oxygène est deux fois plus importante que dans la zone de neutralité thermique (Kilgore et Armitage, 1978 ; Armitage *et al.*, 1990). Les marmottes doivent donc répondre à des demandes thermorégulatrices élevées, lorsqu'elles sont actives en surface, durant les heures les plus froides.

Nos résultats montrent que la hauteur du soleil joue un rôle important dans l'organisation nycthémérale de l'activité des marmottes alpines et des marmottes à tête noire. L'activité journalière externe des marmottes débute plus tardivement en période froide (hauteur du soleil supérieure à 30°). Leur activité alimentaire est

également moins importante. Durant la période tempérée (juin - fin août), les marmottes commencent à sortir du terrier lorsque le soleil dépasse 16° au-dessus de l'horizon. Au cours de ces trois mois, le début de l'activité en surface est étroitement synchronisé avec la hauteur du soleil et reste pratiquement le même, contrairement à la fin de l'activité. Un effet similaire a été montré chez différentes espèces de mammifères et d'oiseaux en lumière naturelle et dans les conditions de la captivité. Le début de l'activité chez les deux espèces reste généralement stable tout au long du cycle annuel et présente moins de variations que la fin de l'activité journalière (Daan et Aschoff, 1975 ; Reiherth et Stokkan, 1998a). Mais, contrairement à ce qui a été observé par ces auteurs, le début de l'activité journalière des marmottes alpines et des marmottes à tête noire est plus éloigné du moment du crépuscule civil (soleil 6° au-dessous de l'horizon) que la fin de l'activité journalière. Le rythme d'activité de surface de la marmotte alpine et de la marmotte à tête noire est bimodal, rejoignant en cela les observations faites sur d'autres rongeurs diurnes comme *Arvicanthis niloticus* (Katona et Smale, 1997).

Le deuxième aspect d'inconfort thermique est celui lié à la chaleur. Dans un milieu ouvert, les marmottes sont souvent exposées à de fortes radiations solaires, dès qu'elles quittent leur terrier. Ces animaux ne disposent que de capacités physiologiques limitées pour évacuer le surplus de chaleur (Pattie, 1967) et doivent donc les compenser par une thermorégulation de type comportemental. Dans une population de marmottes alpines situées entre 1200 et 1400 m d'altitude, les animaux sont de moins en moins actifs lorsque la T_{es} dépasse 25°C (Türk et Arnold, 1988). Afin d'éviter une augmentation excessive de la température corporelle, les marmottes réduisent les épisodes d'affouragement. Pour éliminer de la chaleur, elles s'allongent sur les rochers ou réintègrent leurs terriers. La même chose a été observée chez *M. flaviventris* (Melcher *et al.*, 1990). Ceci corrobore nos observations de réduction de l'activité des marmottes lorsque la température ambiante, au soleil, commence à dépasser 15°C dans les Alpes et 25°C dans la zone arctique. L'irradiation solaire croissant avec l'altitude (Chassériaux, 1984), les animaux observés à 2500 m dans les Alpes doivent ressentir l'inconfort thermique à partir d'une température ambiante moins élevée, que ceux vivant vers 300 m dans la région arctique. Cette contrainte thermique, limitant la période d'activité en surface, réduit le temps disponible pour l'affouragement.

Par ailleurs, l'alimentation peut agir comme synchroniseur de l'activité circadienne chez les mammifères (Boulos et Terman, 1980 ; Stephan, 1981 ; Aschoff,

1986 ; Mistlberger, 1994), comme chez les oiseaux (Abe et Sugimoto, 1987 ; Hau et Gwinner, 1992). Ce synchroniseur est normalement moins puissant que la lumière (Aschoff, 1986 ; Hau et Gwinner, 1992). Cependant, son importance s'accroît lorsque l'accessibilité de la nourriture diminue (Mistlberger, 1994 ; Hau et Gwinner, 1996 ; Reierth et Stokkan, 1998b) ou après des périodes de privation alimentaire (Boulos et Terman, 1980 ; Stephan, 1981). Ceci pourrait expliquer l'alimentation prolongée des marmottes les jours où elles ont subi un inconfort thermique en milieu de journée, limitant l'accès à la nourriture. Cette période tardive d'alimentation permet, aux marmottes, de compenser la limitation de l'alimentation et de maintenir leur consommation journalière au niveau nécessaire pour l'accumulation de la graisse. Cet effet expliquerait la variabilité des moments de fin d'activité journalière en surface par rapport à la hauteur du soleil. Cela est d'ailleurs plus prononcé, en fin de saison, alors que l'accumulation de graisse devient capitale pour la survie hivernale.

Enfin, en conditions naturelles, les interactions sociales et l'entraînement mutuel entre les animaux de la même famille peuvent jouer un rôle de synchroniseur chez des oiseaux (Gwinner, 1966) et des mammifères (Bovet et Oertli, 1974). Ce type de synchronisation ne peut être exclu chez les marmottes chez lesquelles les relations sociales sont très développées (*M. marmota*, Perrin *et al.*, 1993b ; *M. camtschatica*, Kapitonov, 1978b).

Les résultats de nos observations, en conditions naturelles, suggèrent l'influence de plusieurs synchroniseurs pour l'activité nycthémérale de la marmotte alpine et de la marmotte à tête noire. Le cycle de lumière, exprimé par la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon, est le plus important. Cependant, les marmottes montrent des réponses différentes à l'éclairement, le matin et le soir. Ceci pourrait corroborer le modèle de rythme circadien à deux oscillateurs proposé par Pittendrigh (1974, 1981). L'oscillateur de début d'activité (l'oscillateur du matin pour les animaux diurnes et l'oscillateur du soir pour les animaux nocturnes) serait dominant par rapport à l'oscillateur de la fin d'activité.

Daan et Aschoff (1975) ont montré que chez les animaux, la « précision » du rythme d'activité journalière, par rapport à 24 heures, augmente avec le taux de changement d'intensité de la lumière. En été, le changement d'intensité de la lumière dans les Alpes, en particulier le matin et le soir, est beaucoup plus important que dans la zone arctique. Par conséquent, les variations de rythme nycthéméral de la marmotte alpine sont moins importantes que celles de la marmotte à tête noire dans leurs milieux respectifs.

4. Les Interaction Individu/Milieu : Impact des marmottes sur la végétation de leurs domaines vitaux, en milieu alpin et en milieu arctique

Les mammifères herbivores exercent un impact majeur sur les plantes. Les causes en sont multiples :

- l'activité alimentaire (plus ou moins sélective) réduit directement la population et la survie des espèces végétales préférées et bénéficie au développement des autres espèces moins consommées ;
- les perturbations provenant de la simple présence des animaux dans le milieu (piétinement, pistes, terriers, comportements sociaux, ...) ;
- les modifications locales des ressources en nutriments (excrétions, déplacement d'horizons aux caractéristiques pédologiques différentes, etc.).

Dans les environnements tempérés, l'activité des animaux peut modifier sensiblement les populations végétales (*Marmota bobac* et *M. baibacina*, Zimina et Zlotin, 1980 ; *M. monax*, Swihart, 1991 ; *M. olympus*, Del Moral, 1984 ; *M. sibirica*, Guricheva et Dmitriev, 1997 ; *Cynomys ludovicianus*, Archer *et al.*, 1987 ; *Geomys bursarius*, Inouye *et al.*, 1987 ; *Thomomys bottae*, Koide *et al.*, 1987 ; *Taxidea taxus*, Platt, 1975). Dans la zone arctique, McKendrick *et al.* (1980), Mallory et Heffernan (1987) ont montré que les terriers de *Spermophilus parryi* et les cadavres de *Rangifer tarandus* provoquent d'importantes perturbations dans la flore de la toundra.

Un effet a été souligné dans les descriptions des domaines vitaux des marmottes à tête noire : les endroits marqués par la présence de ces animaux sont souvent associés à une végétation particulièrement abondante et verte, qui se distingue bien de la flore générale de la toundra arctique (Kapitonov, 1960 ; 1978b). Des descriptions botaniques ont été réalisées dans des lieux occupés par des marmottes alpines (Alpes françaises, Farand, 1995b) et par des marmottes à tête noire (toundra arctique, Sofronov, 1997). Les résultats de ces études suggèrent une différence entre la végétation des secteurs occupés par ces espèces et le reste de l'environnement de leur milieu. Les marmottes, par leurs activités (terrassement, piétinement, grattages), pourraient avoir une influence considérable sur la flore locale.

Les basses températures et la brièveté de la période de croissance font que les plantes des milieux arctiques et alpins sont proches par de nombreux caractères – il y a de nombreux taxons arctico-alpins. Cependant, plusieurs facteurs du milieu diffèrent sensiblement entre les régions arctiques et les régions alpines. Dans la toundra arctique, la présence de pergélisol et les basses températures ambiantes

limitent le taux de décomposition organique et minérale de la terre (Laboutin *et al.*, 1985 ; McKendrick *et al.*, 1980 ; Mallory et Heffernan, 1987). Ce fait explique généralement la faible production et la richesse spécifique limitée de la végétation locale (Laboutin *et al.*, 1985). Dans les milieux alpins (étage alpin), le rayonnement solaire est plus riche en ultraviolets et la température est plus élevée. Mais surtout, ces environnements diffèrent par leur hétérogénéité. Alors que les milieux arctiques sont en général uniformes lorsqu'il n'y a pas de reliefs importants (Zheleznov, 1995), les milieux alpins sont beaucoup plus hétérogènes (variations climatiques, reliefs, etc.) et leur production de biomasse est plus élevée.

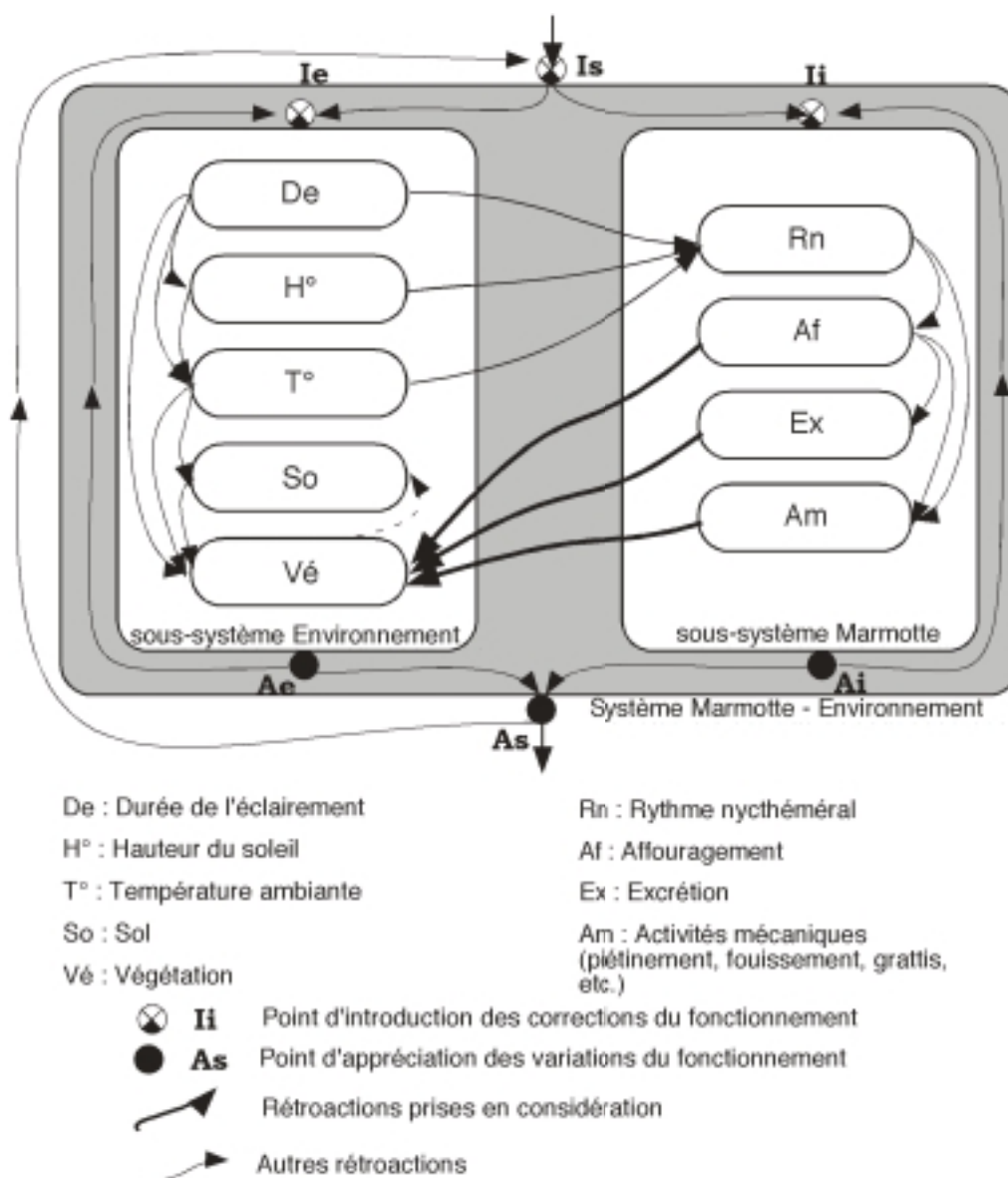


Figure 27. Etude des Interactions {Marmottes -> Environnement}. Représentation schématique du système Marmottes/Environnement limitée aux rétroactions externes évidentes considérées dans l'étude.

Cette étude a pour objectif de mettre en évidence l'impact de la marmotte alpine et de la marmotte à tête noire sur la composition floristique de leurs milieux respectifs. L'impact des deux espèces de marmottes sur la végétation a été étudié grâce à la description floristique de parcelles échantillonnées dans leurs domaines vitaux.

Notre approche peut être considérée comme une prise en compte des co-rétroactions entre le milieu extérieur (la flore locale) et les éléments d'activité quotidiens des marmottes (affouragement, excrétion, activités mécaniques). Dans le cadre du système Marmotte-Environnement, le système peut être représenté de façon simplifiée par la figure 27.

4.1. Matériel et méthodes

4.1.1. Sites d'étude

4.1.1.1. *Marmota camtschatica*

L'étude de l'impact des marmottes à tête noire sur la végétation a été réalisée sur le territoire de la réserve naturelle Ust'-Lensky (Extrême Nord de la Yakoutie, Russie), en juillet 1998.

Nous avons étudié la communauté végétale de trois domaines vitaux de marmottes à tête noire. Ces domaines vitaux (71°57'N, 127°17'E, 300 m), situés sur les pentes de collines rocailleuses, ont une topographie similaire. Leur végétation est caractérisée par la dominance d'arbrisseaux (*Dryas punctata* et *Cassiope tetragona*).

Dans le domaine vital de la marmotte à tête noire, nous distinguons un système de terriers principaux avec des latrines externes et un système de terriers secondaires avec des sentiers et des traces de grattage.

Le système de terriers principaux constitue la zone centrale du domaine vital, où se déroule l'essentiel de l'activité des marmottes. Le terrier principal possède des galeries, débouchant dans une ou plusieurs chambres, de 0,25 à 0,6 m de profondeur (Kapitonov, 1978a). Dans la chambre principale, se déroulent l'hibernation, l'accouplement, la mise bas et l'élevage des jeunes.

Les latrines des marmottes se trouvent à la surface du sol. Elles se présentent comme des creux de 15 à 40 cm de diamètre, profonds de 30 cm. Leur concentration

et leur taille (> 10 fèces) sont plus importantes dans la zone du système de terriers principaux.

Les terriers secondaires, se trouvant dans la zone périphérique, ne possèdent en général qu'une ouverture sous un rocher ou en pelouse. Ils sont utilisés essentiellement lors d'un dérangement brusque, pendant l'affouragement.

Dans la toundra, les sentiers de la marmotte à tête noire sont bien marqués (largeur et profondeur, respectivement de 15 et 18 cm ; Kapitonov, 1978b). Ils relient les sorties de terriers avec les lieux d'affouragement.

Pendant l'alimentation, la marmotte à tête noire gratte souvent la couche supérieure de la toundra. Ce comportement s'accompagne de marquages du territoire et, au printemps - automne, de la consommation de racines. En général, les traces de grattage sont isolées l'une de l'autre. Leur profondeur est de 5-7 à 10 cm et leur diamètre est environ de 10 cm (Kapitonov, 1978b).

4.1.1.2. *Marmota marmota*

L'étude de l'impact des marmottes alpines sur la végétation a été réalisée dans la zone périphérique du Parc National de la Vanoise, dans la commune d'Aussois (Alpes françaises, N45°15' E6°43') en juin - juillet 1999.

En raison d'une forte hétérogénéité du milieu alpin, nous avons décidé d'étudier les structures floristiques de trois domaines vitaux, situées dans des faciès alpins différents :

- prairie alpine (domaine vital 1, Dv1), altitude 2265 m, exposition Sud ;
- lande sèche (domaine vital 2, Dv2), altitude 2300 m, exposition Sud ;
- prairie pâturée (domaine vital 3, Dv3), altitude 2300 m, exposition Sud.

4.1.2. Echantillonnage botanique

4.1.2.1. *Marmota camtschatica*

Dans chaque domaine vital, nous avons tracé deux transects de 100 m, qui se croisent perpendiculairement en leur milieu, au niveau d'un orifice de sortie du terrier principal. Sur chacun des transects, tous les 5 m, deux parcelles symétriques (de part et d'autre du transect) ont été échantillonnées (soit 80 parcelles par domaine vital). Chaque parcelle d'échantillonnage (1 m²) a fait l'objet d'un relevé botanique.

La détermination des plantes vasculaires et des cryptogames a été effectuée avec les ouvrages : *Opredelitel' vysshikh sosudistykh rastenij Yakoutii – Guide des plantes vasculaires de la Yakoutie*, 1979 (en russe) ; *Vodorosli, lishainiki i mokhoobraznie – Algues, lichens et bryophytes* (Garibova et al., 1978 en russe). Les taxons ont été déterminés jusqu'à l'espèce.

Nous avons estimé visuellement le pourcentage de surface occupée par chaque espèce végétale (Swihart, 1991) et nous avons mesuré la hauteur moyenne (cm) de chaque espèce de plante vasculaire. Cinq indices de l'activité des marmottes à tête noire, se trouvant dans chaque parcelle, ont été relevés (sorties du terrier principal, latrines, sorties des terriers secondaires, sentiers, grattages). Au total, nous avons échantillonné 240 parcelles.

Avant d'effectuer des analyses statistiques nous avons regroupé les données des parcelles en trois catégories :

- parcelles avec des traces importantes d'activité des animaux (P1) : les orifices des terriers principaux et les latrines ;
- parcelles avec des traces légères d'activité des animaux (P2) : les terriers secondaires, les sentiers et les grattages ;
- parcelles sans indices d'activité des animaux (P3).

4.1.2.2. *Marmota marmota*

Dans la zone d'étude, la flore alpine est beaucoup plus dense et plus riche en espèces que dans le milieu arctique. Pour éviter certaines difficultés de l'échantillonnage botanique sur le terrain, nous avons étudié des parcelles de plus petite taille (0,5 x 0,5 m) que dans la toundra. La distinction claire de certaines traces d'activité des marmottes alpines, comme les sentiers et les grattages, n'est pas toujours évidente. Pour cette raison, nous avons effectué nos prélèvements de données de la manière suivante :

Dans chaque domaine vital de marmottes alpines, nous avons échantillonné soixante parcelles suivant les quatre principales directions autour du terrier principal. Douze parcelles, trois de chaque côté, ont été placées à 1 mètre de la sortie du terrier (fortement affectées par l'activité des animaux, P1). Vingt-quatre parcelles, six de chaque côté, ont été placées à 5 mètres de la sortie du terrier (légèrement affectées par l'activité des animaux, P2). Vingt-quatre parcelles, six de chaque côté,

ont été placées à 15 mètres de la sortie du terrier (sans impact visible d'activité des animaux, P3).

Au total, nous avons analysé 180 parcelles (60 parcelles sur chaque domaine vital). Chaque parcelle (0,25 m²) d'échantillonnage a fait l'objet d'un relevé botanique.

La détermination des taxons a été effectuée avec quatre ouvrages : *Flore de la Suisse* (Aeschimann et Burdet, 1989) ; *Guide complet des fleurs de montagne* (Grey-Wilson et Blamey, 1990) ; *Atlas de poche de la flore Suisse* (Thommen et Becherer, 1983) ; *Fleurs de la Vanoise* (Delmas, 1993). Les taxons ont été déterminés jusqu'à l'espèce.

Le protocole d'échantillonnage a été le même que dans le milieu arctique.

4.1.3. Analyse statistique

Toutes les comparaisons statistiques de la végétation ont été faites entre les trois catégories de parcelles pour chaque domaine vital des marmottes à tête noire et des marmottes alpines. Pour comparer le pourcentage de couvert et la hauteur moyenne des plantes, les données des trois domaines vitaux ont été regroupées suivant leurs catégories (P1, P2, P3).

Les pourcentages de couvert de toutes les espèces végétales ont été transformés en classes : 0%, 0 - <5%, 5 - <15%, 15 - <25%, 25 - <50%, 50 - <100%. Ils ont constitué les matrices d'abondance floristique (parcelles x espèces) pour chaque domaine vital (Dv). Les matrices d'abondance floristiques ont été analysées à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) du logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

L'absence ou la présence des espèces dans les trois catégories de parcelles (P1, P2, P3) ont été testées à l'aide de test de Fisher (*Fisher exact probability test* ; Siegel, 1956).

Les tests non paramétriques de Kruskal-Wallis et de comparaisons multiples (Sprent, 1992) ont été utilisés pour comparer le nombre d'espèces végétales, le pourcentage de la surface occupée et la hauteur moyenne des plantes entre les trois catégories de parcelles.

4.2. Résultats

Trois domaines vitaux de marmottes alpines ont été choisis dans les différents faciès alpins : prairie alpine, domaine vital 1 (Dv 1) ; lande sèche, domaine vital 2 (Dv 2) ; prairie pâturée, domaine vital 3 (Dv 3).

Trois domaines vitaux de marmottes à tête noire ont été étudiés dans des zones bien drainées de la toundra de montagne, où alternent couverts végétaux et éboulis de pierres.

Ce chapitre analyse les paramètres floristiques généraux pour chaque domaine vital des marmottes étudiées.

4.2.1. Composition floristique

4.2.1.1. *Marmota marmota*

Sur l'ensemble des trois domaines vitaux, 103 espèces végétales ont été répertoriées (monocotylédones : 18 espèces appartenant à 3 familles ; dicotylédones 85 espèces réparties en 29 familles ; Tableau 18). Seules 13 espèces sont communes aux trois domaines vitaux (3 espèces de monocotylédones sur 18 observées ; 10 espèces de dicotylédones sur 85). Trois familles de monocotylédones sont représentées par au moins une espèce dans chaque domaine vital. Par contre, la diversité spécifique et familiale des dicotylédones diminue de la prairie alpine (Dv 1 : 69 espèces, 25 familles), à la lande sèche (Dv 2 : 55 espèces, 22 familles), et à la prairie pâturée (Dv 3 : 36 espèces, 12 familles). Dans les trois domaines vitaux, quatre familles dominent par leur richesse spécifique : *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae* et *Poaceae* (Tableau 19).

Parmi les 10 espèces les plus abondantes dans chaque domaine vital, il n'y a pas d'espèce particulière se différenciant par une dominance importante (Figure 28). Néanmoins, on peut noter que, dans tous les cas, les deux espèces les plus abondantes font partie de la famille des *Poaceae* et des *Cyperaceae* et que l'abondance des monocotylédones augmente régulièrement du Dv1 (19 %), à Dv2 (24 %) et à Dv3 (43 %). Par contre, les domaines vitaux (Dv1, Dv2 et Dv3) sont respectivement caractérisés par l'abondance des espèces d'*Asteraceae* (9 %), d'*Ericaceae* (10 %) et de *Rosaceae* (11 %).

Tableau 18. Composition spécifique de la végétation des trois domaines vitaux de marmottes alpines.

MONOCOTYLEDONES

Espèces	Dv 1	Dv 2	Dv 3	Espèces	Dv 1	Dv 2	Dv 3
<u>Cyperaceae</u>				<i>Luzula sieberi</i>	1	0	0
<i>Carex atrata</i>	0	0	1	<u>Poaceae</u>			
<i>Carex fuliginosa</i>	0	0	1	<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	1	0
<i>Carex hostiana</i>	1	0	0	<i>Festuca halleri</i>	1	1	1
<i>Carex rupestris</i>	1	0	0	<i>Nardus stricta</i>	1	1	0
<i>Carex sempervirens</i>	0	0	1	<i>Phleum alpinum</i>	0	1	1
<i>Carex umbrosa</i>	1	1	1	<i>Poa alpina</i>	1	1	1
<u>Juncaceae</u>				<i>Poa pratensis</i>	1	1	1
<i>Juncus jacquinii</i>	0	0	1	<i>Sesleria sphaerocephala</i>	1	0	0
<i>Juncus trifidus</i>	0	1	0	<i>Trisetum flavescens</i>	1	1	0
<i>Luzula lutea</i>	0	1	0				

DICOTYLEDONES

Espèces	Dv 1	Dv 2	Dv 3	Espèces	Dv 1	Dv 2	Dv 3
<u>Apiaceae</u>				<u>Caryophyllaceae</u>			
<i>Bupleurum stellatum</i>	1	0	0	<i>Cerastium arvense</i>	1	1	1
<i>Meum athamanticum</i>	0	0	1	<i>Minuartia verna</i>	0	1	0
<i>Peucedanum ostruthium</i>	0	0	1	<u>Cistaceae</u>			
<u>Asteraceae</u>				<i>Helianthemum nummularium</i>	1	1	0
<i>Antennaria dioica</i>	1	1	0	<u>Crassulaceae</u>			
<i>Aster alpinus</i>	1	0	0	<i>Sempervivum arachnoideum</i>	1	1	0
<i>Carduus nutans</i>	1	0	0	<u>Cupressaceae</u>			
<i>Carlina acaulis</i>	0	1	0	<i>Juniperus communis</i>	0	1	0
<i>Centaurea nervosa</i>	0	1	0	<u>Dipsacaceae</u>			
<i>Centaurea uniflora</i>	1	0	0	<i>Scabiosa cinerea</i>	1	0	0
<i>Cirsium spinosissimum</i>	0	0	1	<u>Ericaceae</u>			
<i>Crepis aurea</i>	1	0	0	<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	0	1	0
<i>Erigeron acer</i>	0	0	1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	0	1	0
<i>Erigeron alpinus</i>	1	1	1	<i>Vaccinium uliginosum</i>	0	1	0
<i>Hieracium alpinum</i>	1	1	0	<i>Vaccinium vitis idaea</i>	1	0	0
<i>Hieracium lactucella</i>	1	0	0	<u>Fabaceae</u>			
<i>Hieracium lanatum</i>	0	1	0	<i>Anthyllis vulneraria</i>	1	0	0
<i>Hieracium pilosella</i>	0	0	1	<i>Lotus alpinus</i>	1	1	0
<i>Hieracium staticifolium</i>	0	1	0	<i>Trifolium alpinum</i>	1	1	1
<i>Leontodon hispidus</i>	1	0	0	<i>Trifolium badium</i>	0	1	1
<i>Leontodon pyrenaicus</i>	0	1	0	<i>Trifolium montanum</i>	1	0	0
<i>Taraxacum alpinum</i>	1	1	0	<i>Trifolium pratense</i>	1	1	1
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	1	0	0	<i>Trifolium repens</i>	1	1	1
<i>Taraxacum dissectum</i>	1	1	0	<u>Gentianaceae</u>			
<i>Taraxacum levigatum</i>	0	0	1	<i>Gentiana acaulis</i>	1	1	0
<u>Boraginaceae</u>				<i>Gentiana nivalis</i>	1	0	0
<i>Myosotis alpestris</i>	1	1	1	<i>Geranium sylvaticum</i>	1	0	0
<u>Brassicaceae</u>				<u>Lamiaceae</u>			
<i>Biscutella laevigata</i>	0	0	1	<i>Ajuga pyramidalis</i>	1	0	0
<u>Campanulaceae</u>				<i>Thymus serpyllum</i>	1	1	0
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	0	0	<u>Lentibulariaceae</u>			
<i>Campanula scheuchzeri</i>	1	0	0	<i>Pinguicula vulgaris</i>	0	1	0
<i>Phyteuma orbiculare</i>	1	1	1				

DICOTYLEDONES

Espèces	Dv 1	Dv 2	Dv 3	Espèces	Dv 1	Dv 2	Dv 3
<u>Ophioglossaceae</u>				<i>Alchemilla glaucenscens</i>	1	0	0
<i>Botrychium lunaria</i>	1	1	1	<i>Alchemilla saxatilis</i>	1	0	0
<u>Orchidaceae</u>				<i>Alchemilla xantochlora</i>	0	0	1
<i>Coeloglossum viride</i>	1	0	0	<i>Dryas octopetala</i>	1	0	0
<i>Nigritella nigra</i>	1	0	0	<i>Potentilla aurea</i>	1	1	1
<u>Polygalaceae</u>				<i>Potentilla erecta</i>	0	0	1
<i>Polygala alpestris</i>	1	0	0	<i>Potentilla grandiflora</i>	1	1	0
<u>Polygonaceae</u>				<i>Potentilla thuringiaca</i>	1	0	0
<i>Polygonum viviparum</i>	1	0	1	<i>Sieversia montana</i>	1	1	1
<i>Rumex acetosella</i>	0	0	1	<u>Rubiaceae</u>			
<i>Rumex nivalis</i>	0	0	1	<i>Galium pusillum</i>	1	1	0
<u>Primulaceae</u>				<u>Santalaceae</u>			
<i>Androsace obtusifolia</i>	0	1	0	<i>Thesium alpinum</i>	1	0	0
<i>Soldanella alpina</i>	1	1	1	<u>Saxifragaceae</u>			
<u>Ranunculaceae</u>				<i>Saxifraga exarata</i>	0	1	0
<i>Pulsantilla vernalis</i>	1	1	1	<u>Scrophulariaceae</u>			
<i>Ranunculus kuepferi</i>	1	1	1	<i>Bartsia alpina</i>	1	0	0
<i>Ranunculus montanus</i>	1	1	1	<i>Pedicularis verticillata</i>	1	0	0
<u>Rhamnaceae</u>				<i>Veronica bellidioides</i>	0	1	0
<i>Rhamnus pumilus</i>	1	1	0	<u>Violaceae</u>			
<u>Rosaceae</u>				<i>Viola calcarata</i>	0	1	0
<i>Alchemilla alpina</i>	1	1	0	<i>Viola valderia</i>	1	0	0

Dv - domaine vital

Tableau 19. Richesse spécifique par famille de chaque domaine vital et de l'ensemble des trois domaines vitaux de marmottes alpines.

Famille	Dv 1	Dv 2	Dv 3	3 Dv	Famille	Dv 1	Dv 2	Dv 3	3 Dv
---------	------	------	------	------	---------	------	------	------	------

MONOCOTYLEDONES

<i>Cyperaceae</i>	3	1	4	6	<i>Poaceae</i>	7	7	4	8
<i>Juncaceae</i>	1	2	1	4	Total des espèces	11	10	9	18

DICOTYLEDONES

<i>Apiaceae</i>	1	0	2	3	<i>Orchidaceae</i>	2	0	0	2
<i>Asteraceae</i>	12	10	5	20	<i>Plantaginaceae</i>	2	2	0	2
<i>Boraginaceae</i>	1	1	1	1	<i>Polygalaceae</i>	1	0	0	1
<i>Brassicaceae</i>	0	0	1	1	<i>Polygonaceae</i>	1	0	3	3
<i>Campanulaceae</i>	3	1	1	3	<i>Primulaceae</i>	1	2	1	2
<i>Caryophyllaceae</i>	1	2	1	2	<i>Ranunculaceae</i>	3	3	3	3
<i>Cistaceae</i>	1	1	0	1	<i>Rhamnaceae</i>	1	1	0	1
<i>Crassulaceae</i>	1	1	0	1	<i>Rosaceae</i>	8	4	4	10
<i>Cupressaceae</i>	0	1	0	1	<i>Rubiaceae</i>	1	1	0	1
<i>Dipsacaceae</i>	1	0	0	1	<i>Santalaceae</i>	1	0	0	1
<i>Ericaceae</i>	1	3	0	4	<i>Saxifragaceae</i>	0	1	0	1
<i>Fabaceae</i>	6	5	4	7	<i>Scrophulariaceae</i>	2	1	0	3
<i>Gentianaceae</i>	3	1	0	3	<i>Violaceae</i>	1	1	0	2
<i>Lamiaceae</i>	2	1	0	2	Total des espèces	58	45	27	85
<i>Lentibulariaceae</i>	0	1	0	1					
<i>Ophioglossaceae</i>	1	1	1	1	Total général	69	55	36	103

Dv - domaine vital

4.2.1.2. *Marmota camtschatica*

Sur les trois domaines vitaux étudiés, nous avons déterminé 65 espèces végétales (51 espèces de plantes vasculaires : 7 espèces et 4 familles de monocotylédones et 44 espèces et 16 familles de dicotylédones ; 4 espèces de bryophytes et 10 espèces de lichens (Tableau 20). Parmi ces espèces, 45 sont présentes sur les trois domaines vitaux. En particulier, les bryophytes et les lichens y sont représentés par les mêmes espèces. En revanche, il n'y a que 26 espèces de plantes vasculaires communes aux trois secteurs étudiés, dont 3 espèces (*Potentilla gelida*, *Rhodiola rosea* et *Saussurea schanginiana*) sont rares et menacées dans cette région arctique (Laboutin *et al.*, 1985 ; Tableau 20). La diversité spécifique et familiale des plantes vasculaires est comparable dans les trois domaines vitaux (Dv 1 : 43 espèces, 17 familles ; Dv 2 : 38 espèces, 18 familles ; Dv 3 : 42 espèces, 19 familles). En plus des bryophytes et des lichens, six autres familles dominent par leur richesse spécifique : *Saxifragaceae*, *Asteraceae*, *Ericaceae*, *Rosaceae*, *Polygonaceae* et *Poaceae*. Certaines familles ne sont représentées, dans nos relevés, que par une seule espèce. C'est le cas des *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Crassulaceae*, *Empetraceae*, *Papaveraceae*, *Portulacaceae* et *Ranunculaceae*. (Tableau 21).

Parmi les 10 espèces les plus abondantes dans chaque domaine vital de marmottes à tête noire, deux espèces sont largement dominantes : *Dryas punctata* (*Rosaceae*), toujours accompagné par *Cassiope tetragona* (*Ericaceae*). Viennent ensuite les bryophytes et les lichens (Figure 29).

Tableau 20. Composition spécifique de la végétation des trois domaines vitaux de marmottes à tête noire.

Espèces	Dv 1	Dv 2	Dv 3		Espèces	Dv 1	Dv 2	Dv 3
MONOCOTYLEDONES								
<u>Cyperaceae</u>					<u>Poaceae</u>			
<i>Carex rigidioides</i>	1	1	1		<i>Alopecurus alpinus</i>	0	1	1
<u>Juncaceae</u>					<i>Arctagrostis latifolia</i>	0	1	0
<i>Luzula nivalis</i>	1	1	1		<i>Hierochloa alpina</i>	1	1	1
<u>Liliaceae</u>					<i>Poa arctica</i>	1	1	1
<i>Tofieldia coccinea</i>	0	0	1					
DICOTYLEDONES								
<u>Asteraceae</u>					<u>Polygonaceae</u>			
<i>Artemisia tilessii</i>	1	1	1		<i>Oxyria digyna</i>	0	1	0
<i>Saussurea alpina</i>	1	0	0		<i>Polygonum bistorta</i>	1	1	1
<i>Saussurea schanginiana</i>	1	1	1		<i>Polygonum laxmannii</i>	1	1	0
<i>Senecio resedifolius</i>	1	0	1		<i>Polygonum viviparum</i>	1	1	1
<i>Taraxacum chamissonis</i>	1	1	0		<u>Portulacaceae</u>			
<u>Boraginaceae</u>					<i>Claytonia arctica</i>	1	1	1
<i>Eritrichium villosum</i>	1	1	1		<u>Ranunculaceae</u>			
<i>Myosotis suaveolens</i>	1	1	1		<i>Delphinium chamissonis</i>	1	1	1
<u>Caryophyllaceae</u>					<u>Rosaceae</u>			
<i>Minuartia arctica</i>	1	1	1		<i>Dryas punctata</i>	1	1	1
<i>Silene stenophylla</i>	1	0	1		<i>Novosieversia glacialis</i>	1	1	1
<i>Stellaria palustris</i>	0	1	1		<i>Potentilla gelida</i>	1	1	1
<u>Crassulaceae</u>					<i>Potentilla kuznetzowii</i>	1	1	1
<i>Rhodiola rosea</i>	1	1	1		<u>Salicaceae</u>			
<u>Cruciferae</u>					<i>Salix arctica</i>	1	1	1
<i>Draba prozorowskii</i>	1	0	0		<i>Salix glauca</i>	1	1	1
<i>Draba subcapitata</i>	1	1	1		<i>Salix polaris</i>	1	0	1
<u>Empetraceae</u>					<i>Salix tschuktschorum</i>	0	0	1
<i>Empetrum nigrum</i>	0	0	1		<u>Saxifragaceae</u>			
<u>Ericaceae</u>					<i>Saxifraga flagellaris</i>	1	0	0
<i>Cassiope tetragona</i>	1	1	1		<i>Saxifraga exilis</i>	1	0	1
<i>Ledum decumbens</i>	1	1	1		<i>Saxifraga hieracifolia</i>	1	1	1
<i>Rhododendron adamsii</i>	1	1	1		<i>Saxifraga hirculus</i>	1	1	1
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1	0	1		<i>Saxifraga nivalis</i>	1	0	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	1	1		<i>Saxifraga spinulosa</i>	1	1	1
<u>Fabaceae</u>					<u>Scrophulariaceae</u>			
<i>Hedysarum arcticum</i>	1	1	1		<i>Pedicularis lapponica</i>	1	1	1
<i>Oxytropis arctica</i>	1	1	1		<i>Pedicularis rubens</i>	1	0	1
<u>Papaveraceae</u>								
<i>Papaver polare</i>	0	1	0					
BRYOPHYTES								
<i>Aulacomnium turgidum</i>	1	1	1		<i>Hylocomium splendens</i>	1	1	1
<i>Dicranum acutifolium</i>	1	1	1		<i>Pohlia cruda</i>	1	1	1
LICHENS								
<i>Alectoria ochroleuca</i>	1	1	1		<i>Cetraria laevigata</i>	1	1	1
<i>Cetraria chrysantha</i>	1	1	1		<i>Dactylina arctica</i>	1	1	1
<i>Cetraria juniperina</i>	1	1	1		<i>Peltigera aphthosa</i>	1	1	1
<i>Cladonia chlorophaea</i>	1	1	1		<i>Stereocaulon alpinum</i>	1	1	1
<i>Cladonia sylvatica</i>	1	1	1		<i>Thamnolia vermicularis</i>	1	1	1

Dv - domaine vital

Tableau 21. Richesse spécifique par famille de chaque domaine vital et pour l'ensemble des domaines vitaux de marmottes à tête noire.

Famille	Dv 1	Dv 2	Dv 3	3 Dv	Famille	Dv 1	Dv 2	Dv 3	3 Dv
MONOCOTYLEDONES									
<i>Cyperaceae</i>	1	1	1	1	<i>Liliaceae</i>	0	0	1	1
<i>Juncaceae</i>	1	1	1	1	<i>Poaceae</i>	2	4	3	4
					Total espèces	4	6	6	7
DICOTYLEDONES									
<i>Asteraceae</i>	5	3	3	5	<i>Polygonaceae</i>	3	4	2	4
<i>Boraginaceae</i>	2	2	2	2	<i>Portulacaceae</i>	1	1	1	1
<i>Caryophyllaceae</i>	2	2	3	3	<i>Ranunculaceae</i>	1	1	1	1
<i>Crassulaceae</i>	1	1	1	1	<i>Rosaceae</i>	4	4	4	4
<i>Cruciferae</i>	2	1	1	2	<i>Salicaceae</i>	3	2	4	4
<i>Empetraceae</i>	0	0	1	1	<i>Saxifragaceae</i>	6	3	4	6
<i>Ericaceae</i>	5	4	5	5	<i>Scrophulariaceae</i>	2	1	2	2
<i>Fabaceae</i>	2	2	2	2	Total espèces	39	32	36	44
<i>Papaveraceae</i>	0	1	0	1	Total	43	38	42	51

Dv - domaine vital

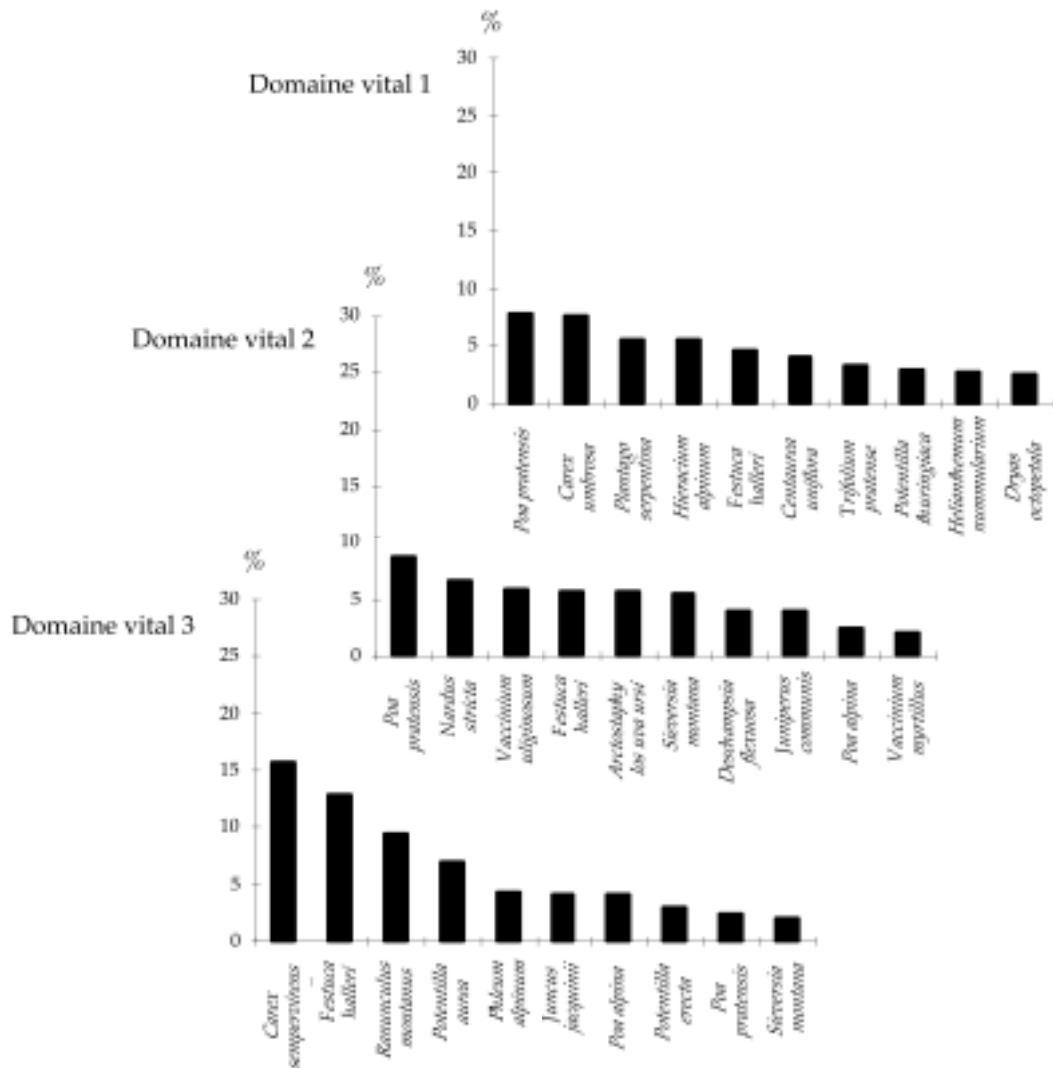


Figure 28. Abondance moyenne par parcelle (en pourcentage) de 10 principales espèces dans trois domaines vitaux des marmottes alpines.

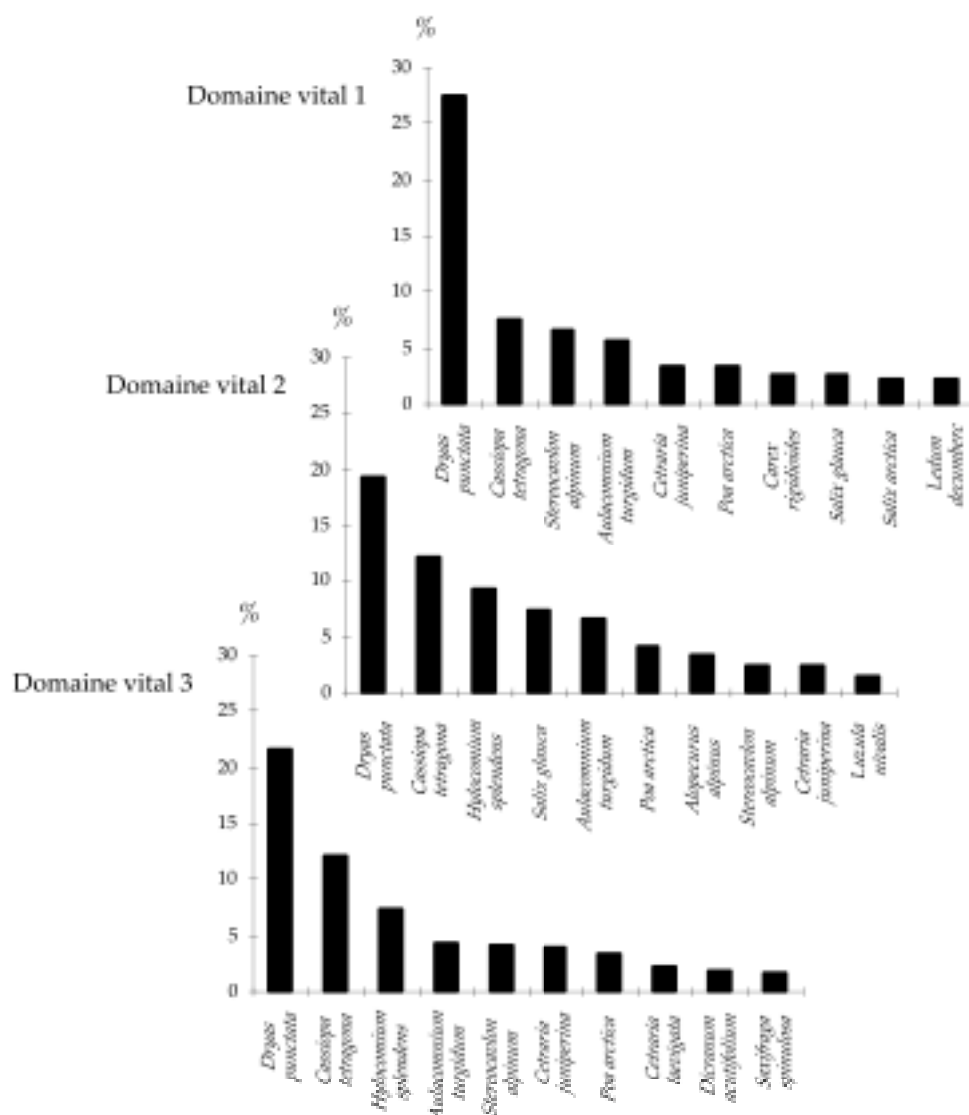


Figure 29. Abondance moyenne par parcelle (en pourcentage) de 10 principales espèces dans trois domaines vitaux des marmottes à tête noire.

4.2.2. Richesse, diversité et régularité

4.2.2.1. *Marmota marmota*

Les résultats de la comparaison des paramètres floristiques montrent (Tableau 22) :

- les parcelles situées dans la prairie alpine (Dv1) présentent les plus fortes valeurs de richesse, de diversité et de régularité (équitabilité) ;
- les parcelles situées dans la prairie pâturée (Dv3) sont dans l'ensemble très pauvres en espèces, mais les valeurs médianes de la richesse et de la diversité par

parcelle ne présentent pas de différence significative avec celles des parcelles de la lande sèche (Dv 2) ;

- les parcelles situées dans la lande sèche (Dv2), avec une valeur intermédiaire pour la richesse totale, présentent le plus faible indice de régularité.

Tableau 22. Paramètres floristiques des trois domaines vitaux de marmottes alpines.

<i>Paramètres floristiques</i>	<i>Dv1</i>	<i>Dv2</i>	<i>Dv3</i>	<i>H</i>
Richesse spécifique				
Totale	69	55	38	
médiane ¹	15 ^{a, b}	8,5	8	73,02***
Indice de Shannon & Weaver (médiane)				
Diversité (H')	0,94 ^{a, b}	0,67	0,68	58,47***
Régularité (J')	0,79 ^{a, b}	0,71 ^{b, c}	0,75 ^{a, c}	22,10 ***

Dv -domaine vital ; ¹ - médiane des 60 parcelles décrites dans chaque domaine vital ; H - test de Kruskal-Wallis (*Kruskal-Wallis one-way analysis of variance*) ; test de comparaisons multiples : ^a - différence significative avec le domaine vital 2 ; ^b - différence significative avec le domaine vital 3 ; ^c - différence significative avec le domaine vital 1 (p<0,05).

4.2.2.2. *Marmota camtschatica*

L'analyse des paramètres de richesse, de diversité et de régularité floristique présentée dans le Tableau 23 permet de distinguer le domaine vital Dv 2 dont les valeurs de richesse et de diversité sont inférieures à celles des autres domaines vitaux. Les domaines vitaux Dv 1 et Dv 3, dont les valeurs de richesse et de diversité sont plus importantes, sont assez similaires par leurs paramètres floristiques. Les taux de régularité dans les trois domaines vitaux étudiés sont quasiment identiques.

Tableau 23. Paramètres floristiques des trois domaines vitaux de marmottes à tête noire.

<i>Paramètres floristiques</i>	<i>Dv1</i>	<i>Dv2</i>	<i>Dv3</i>	<i>H</i>
Richesse spécifique				
Totale	57	52	56	
Médiane ¹	18	14,5 ^{a, b}	18	13,97***
Indice de Shannon & Weaver (médiane)				
Diversité (H')	0,84	0,73 ^{a, b}	0,80	9,86***
Régularité (J')	0,66	0,63	0,64	3,68 ns

Dv -domaine vital ; ¹ - médiane des 80 parcelles décrites dans chaque domaine vital ; H - test de Kruskal-Wallis (*Kruskal-Wallis one-way analysis of variance*) ; test de comparaisons multiples : ^a - différence significative avec le domaine vital 1 ; ^b - différence significative avec le domaine vital 3 (p<0,05).

4.2.3. Etude comparative des compositions floristiques à l'intérieur de chaque domaine vital

Pour étudier la composition floristique au sein des domaines vitaux de marmottes, nous avons considéré trois catégories de parcelles, en fonction de leur emplacement par rapport au terrier principal.

Dans les Alpes, nous avons considéré les parcelles en fonction de leur distance au terrier principal :

- les parcelles de la catégorie P1 sont situées à moins d'un mètre autour du terrier ;
- les parcelles de la catégorie P2 sont situées à plus de 5 m du terrier ;
- les parcelles de la catégorie P3 sont situées à plus de 15 m du terrier.

Dans la toundra arctique, nous avons distingué, dans chaque domaine vital de marmottes à tête noire, trois catégories de parcelles sur la base suivante :

- les parcelles P1 contiennent les terriers principaux et les latrines des marmottes à tête noire ;
- les parcelles P2 contiennent les terriers secondaires, les sentiers et les grattages des marmottes à tête noire ;
- les parcelles P3 ne présentent aucun indice de présence de marmottes.

Dans ce chapitre, nous présentons les compositions spécifiques ainsi que les comparaisons des paramètres floristiques entre les trois catégories de parcelles définies ci-dessus.

4.2.3.1. Description des cortèges floristiques

4.2.3.1.1. *Marmota marmota*

Une AFC a été effectuée sur les tableaux d'abondance relative de chacune des espèces de plantes récoltées dans les trois catégories de parcelles définies ci-dessus. Les tableaux de chaque domaine vital de marmottes alpines présentent 60 lignes (12 parcelles P1, 24 parcelles P2 et 24 parcelles P3) ; celui de la prairie alpine (Dv1) compte 69 colonnes (espèces), celui de la lande sèche (Dv2) 55 colonnes et celui de l'aire de pâturage (Dv3) 36 colonnes.

Le graphe des valeurs propres de la pelouse alpine (Dv1) met en évidence 3 facteurs significatifs (Figure 30a) dont les deux premiers représentent 21 % de

l'inertie totale du nuage. Le graphe des valeurs propres de la lande sèche (Dv 2) fait ressortir 4 facteurs significatifs dont les deux premiers représentent 26 % de l'inertie. Celui de l'aire de pâturage (Dv 3) met en évidence 5 facteurs significatifs dont les deux premiers représentent 25 % de l'inertie. L'interprétation est donc possible dans les trois cas.

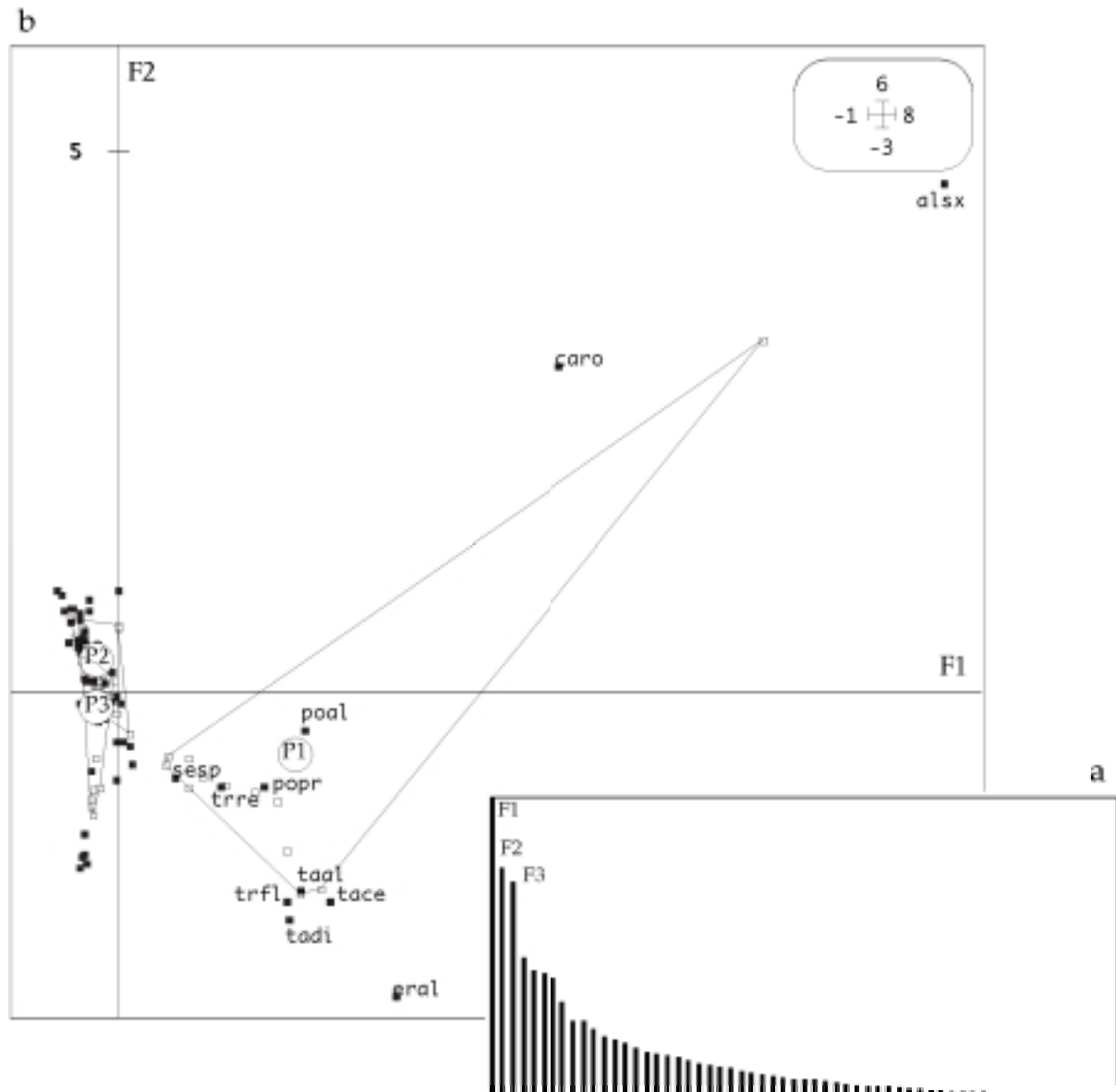


Figure 30. Domaine vital 1 des marmottes alpines (pelouse alpine). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b). P1 - parcelles près du terrier principal des marmottes alpines ; P2 - parcelles éloignées de 5 m du terrier principal ; P3 - parcelles éloignées de 15 m du terrier principal. Les espèces contribuant le plus à la définition des axes sont représentées par leur code.

Pour la prairie alpine, le facteur F1 (Figure 30b) est défini par un groupe d'espèces (*Alchemilla saxatilis*, *Campanula rotundifolia*, *Erigeron alpinum*, *Poa alpina*, *Poa pratensis* etc., Tableau 22) caractéristiques des parcelles P1, dont les pourcentages de contributions absolues et relatives sont donnés dans le Tableau 24. Cet axe factoriel oppose donc les parcelles de catégories P2 + P3 (situées au delà de 5 m du terrier principal), dont les coordonnées sont regroupées au centre de gravité du plan factoriel, aux parcelles de catégorie P1 (situées à moins de 5 m du terrier principal).

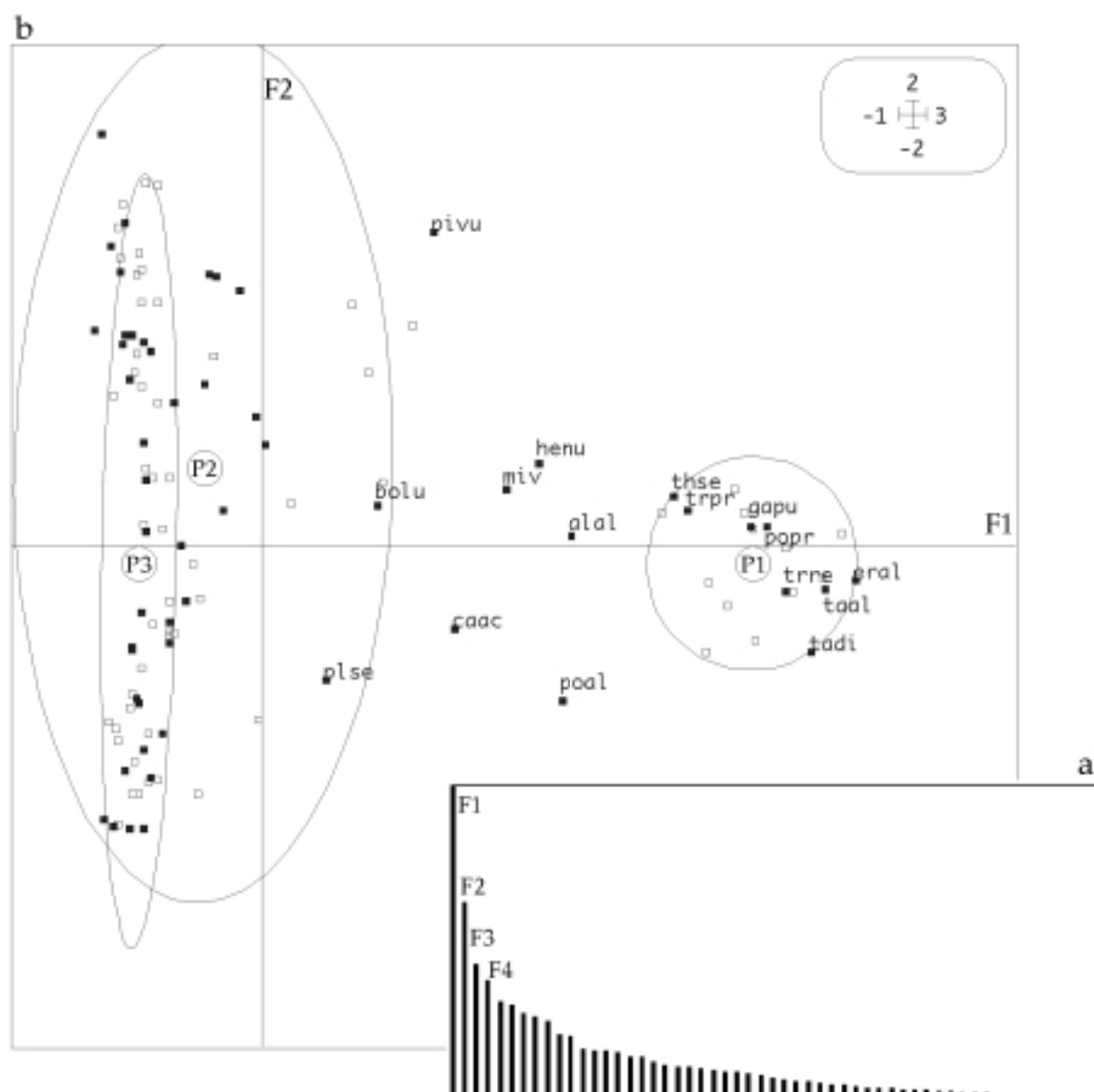


Figure 31. Domaine vital 2 des marmottes alpines (lande sèche). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b). P1 - parcelles près du terrier principal des marmottes alpines ; P2 - parcelles éloignées de 5 m du terrier principal ; P3 - parcelles éloignées de 15 m du terrier principal. Les espèces contribuant le plus à la définition des axes sont représentées par leur code.

Le même état de fait s'observe dans les graphes des deux autres domaines vitaux étudiés, situés dans la lande sèche (Dv 2, Figure 31) et les prairies pâturées (Dv 3, Figure 32. Les espèces caractéristiques des parcelles P1 se distinguent nettement, sur l'axe F1, du reste de la flore. Les pourcentages de leurs contributions sont données dans les Tableaux 25 et 26.

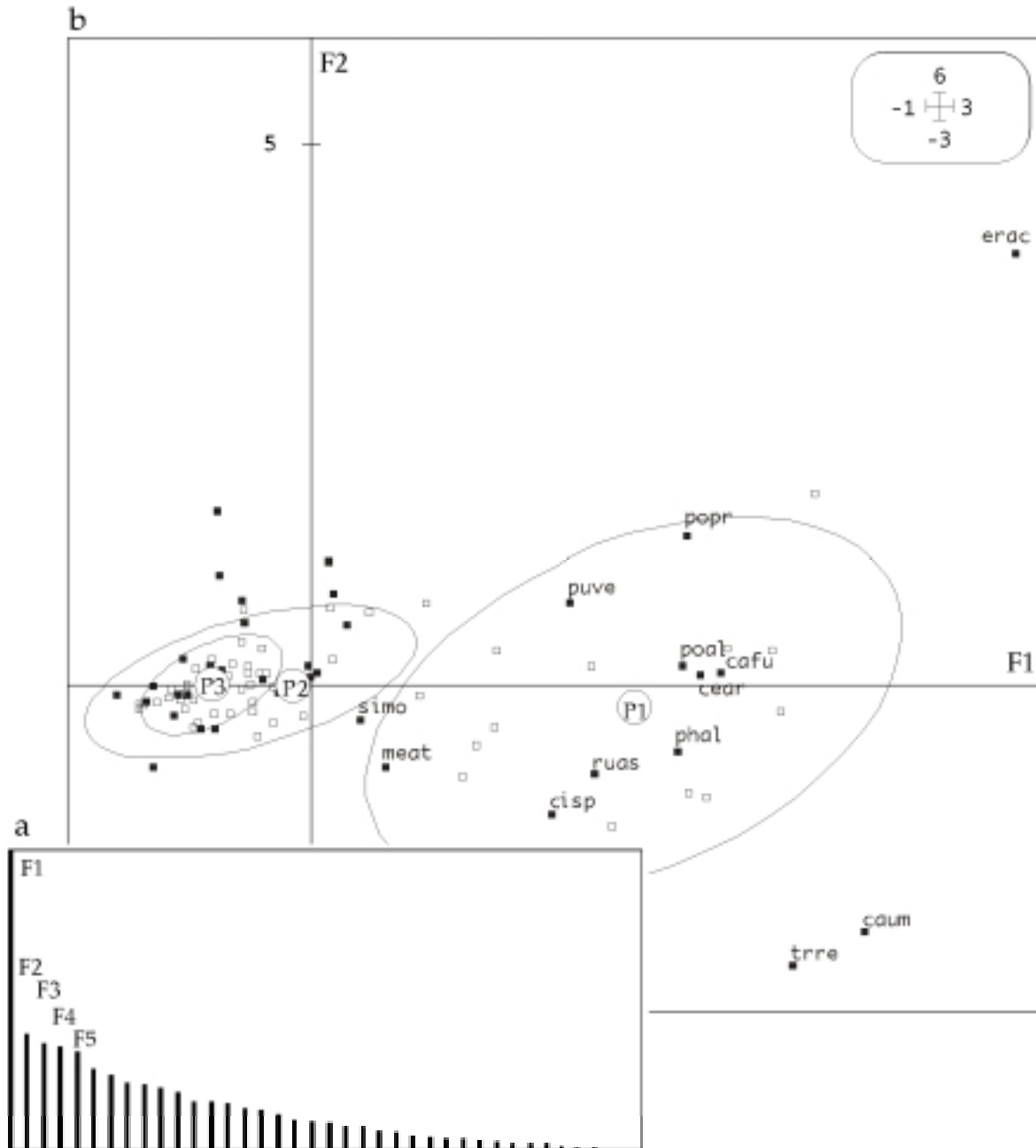


Figure 32. Domaine vital 3 des marmottes alpines (aire de pâturage). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b). P1 - parcelles près du terrier principal des marmottes alpines ; P2 - parcelles éloignées de 5 m du terrier principal ; P3 - parcelles éloignées de 15 m du terrier principal. Les espèces contribuant le plus à la définition des axes sont représentées par leur code.

La nette partition des catégories de parcelles dans le plan factoriel F1/F2 s'explique par l'abondance d'un certain nombre d'espèces caractéristiques dans les parcelles situées à proximité immédiate des terriers principaux de marmottes alpines (catégorie P1). En revanche, le grand nombre d'espèces qui font plutôt partie de la base floristique commune explique l'absence de séparation entre les catégories de parcelles P2 et P3.

Parmi les espèces typiques des parcelles P1, on note trois plantes communes aux trois domaines vitaux de marmottes alpines (*Poa alpina*, *Poa pratensis*, *Trifolium repens*).

Tableau 24. Pourcentages des contributions absolues et relatives des parcelles de la catégorie P1.

N°	<i>Dv1 (pelouse alpine)</i>		<i>Dv2 (lande sèche)</i>		<i>Dv3 (prairies pâturées)</i>	
	Ca	Cr	Ca	Cr	Ca	Cr
A1 1	1,6	14,2	6,6	42,1	9,9	40,9
A1 2	3,0	27,7	7,7	37,5	4,3	20,9
A1 3	2,6	28,7	5,9	31,5	2,5	15,3
B1 1	1,0	15,1	8,9	49,4	12,0	35,5
B1 2	0,5	4,7	5,4	58,6	9,3	70,8
B1 3	0,6	5,8	7,8	40,9	8,8	49,8
C1 1	1,2	5,5	5,9	59,5	0,9	7,9
C1 2	4,1	11,8	5,5	30,8	1,8	13,5
C1 3	61,4	69,4	5,0	47,6	2,0	8,8
D1 1	3,0	7,0	7,0	62,5	10,9	63,1
D1 2	4,3	24,4	5,6	34,2	4,3	40,3
D1 3	7,0	17,4	6,9	39,4	7,3	44,3

Dv : domaine vital ; N° : numéros des parcelles ; Ca : contribution absolue ; Cr : contribution relative.

Tableau 25. Pourcentages des contributions absolues et relatives des espèces végétales définissant l'axe F1 des domaines vitaux des marmottes alpines.

code	espèces	<i>Dv1 (pelouse alpine)</i>		<i>Dv2 (lande sèche)</i>		<i>Dv3 (prairie pâturée)</i>	
		Ca	Cr	Ca	Cr	Ca	Cr
Alal	<i>Alchemilla alpina</i>	-	-	0,7	8,1	-	-
Alsx	<i>Alchemilla saxatilis</i>	41,6	62,0	-	-	-	-
Bolu	<i>Botrychium lunaria</i>	-	-	0,1	1,2	-	-
Caac	<i>Carlina acaulis</i>	-	-	0,2	1,9	-	-
Cafu	<i>Carex fuliginosa</i>	-	-	-	-	2,0	16,3
Caro	<i>Campanula rotundifolia</i>	10,4	50,9	-	-	-	-

Tableau 25 (suite). Pourcentages des contributions absolues et relatives des espèces végétales définissant l'axe F1 des domaines vitaux des marmottes alpines.

code	espèces	Dv1 (pelouse alpine)		Dv2 (lande sèche)		Dv3 (prairie pâturée)	
		Ca	Cr	Ca	Cr	Ca	Cr
Caum	<i>Carex umbrosa</i>	-	-	-	-	1,2	10,1
Cear	<i>Cerastium arvense</i>	-	-	-	-	7,2	63,0
Cisp	<i>Cirsium spinosissimum</i>	-	-	-	-	0,7	3,0
Erac	<i>Erigeron acer</i>	-	-	-	-	2,0	12,2
Eral	<i>Erigeron alpinum</i>	1	7,1	1,8	16,9	-	-
Gapu	<i>Gallium puszilum</i>	-	-	5,9	32,8	-	-
Henu	<i>Helianthemum nummularium</i>	-	-	2,1	11,7	-	-
Meat	<i>Meum athamanticum</i>	-	-	-	-	0,04	0,4
Mive	<i>Minuartia verna</i>	-	-	0,3	3,3	-	-
Phal	<i>Phleum alpinum</i>	-	-	-	-	20,7	68,1
Pivu	<i>Pinguicula vulgaris</i>	-	-	0,1	0,6	-	-
Plse	<i>Plantago serpentina</i>	-	-	0,2	3,2		
Poal	<i>Poa alpina</i>	9,7	51,2	4,9	21,0	20,0	67,2
Popr	<i>Poa pratensis</i>	17,5	54,2	34,1	85,3	13,3	42,1
Puve	<i>Pulsatilla vernalis</i>	-	-	-	-	0,3	2,6
Ruas	<i>Rumex acetosella</i>	-	-	-	-	5,7	27,7
Sesp	<i>Sesleria sphaerocephala</i>	0,1	0,1	-	-	-	-
Simo	<i>Sieversia monatanana</i>	-	-	-	-	0,3	1,9
Taal	<i>Taraxacum alpinum</i>	2,6	16,0	10,2	66,5	-	-
Tace	<i>Taraxacum ceratophorum</i>	2,9	8,4	-	-	-	-
Tadi	<i>Taraxacum dissectum</i>	1,1	3,0	1,5	13,9	-	-
Thse	<i>Thymus serpyllum</i>	-	-	3,4	30,0	-	-
Trfl	<i>Trisetum flavescens</i>	1,8	6,5	-	-	-	-
Trpr	<i>Trifolium pratense</i>	-	-	4,9	33,0	-	-
Trre	<i>Trifolium repens</i>	1,3	10,7	8,8	41,9	3,7	16,5

Dv – domaine vital ; Ca – contribution absolue ; Cr – contribution relative.

4.2.3.1.2. *Marmota camtschatica*

Une AFC a été effectuée sur les tableaux d'abondance relative de chacune des espèces de plantes récoltées dans les trois catégories de parcelles définies plus haut, sur trois domaines vitaux de marmottes à tête noire. Ces tableaux comprennent 80 lignes (correspondant aux parcelles) et 57 colonnes (correspondant aux espèces végétales) pour le domaine vital Dv1, 80 lignes et 56 colonnes pour le domaine vital Dv2 et 80 lignes et 52 colonnes pour le domaine vital Dv3.

Le graphe des valeurs propres met en évidence : pour Dv1, 3 axes dont les deux premiers représentent plus de 28 % de l'inertie ; pour Dv2, 4 axes dont les deux premiers expliquent près de 32 % de l'inertie ; et pour Dv3, 4 axes dont les deux premiers expliquent 26 % de l'inertie (Figures 33a ; 34a ; 35a). Dans tous les cas, l'interprétation est donc possible.

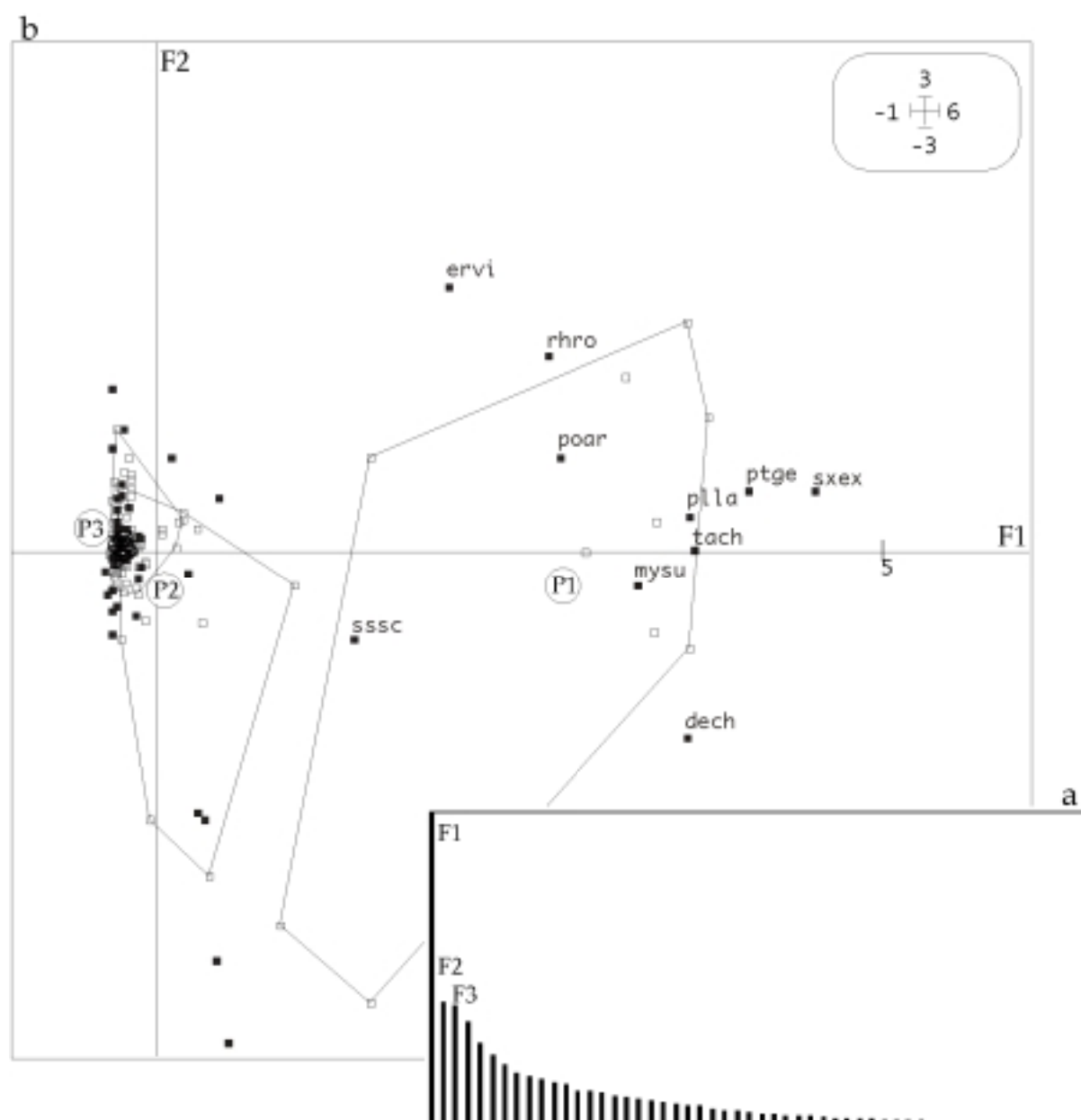


Figure 33. Domaine vital 1 des marmottes à tête noire (toundra arctique). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b). P1 - parcelles avec les terriers principaux et les latrines des marmottes à tête noire ; P2 - parcelles avec les terriers secondaires et les sentiers des marmottes ; P3 - parcelles sans indice de présence des marmottes. Les espèces contribuant le plus à la définition des axes sont représentées par leur code.

Sur les plans factoriels F1/F2, un effet commun s'observe pour chaque domaine vital étudié : l'axe F1 est défini par l'opposition des parcelles de la catégorie P1 à celle des parcelles P2 et P3 qui sont rassemblées vers l'origine du plan factoriel (Figures 33b ; 34b ; 35b). Ceci est confirmé par leurs contributions absolues et relatives sur F1 (Tableau 26).

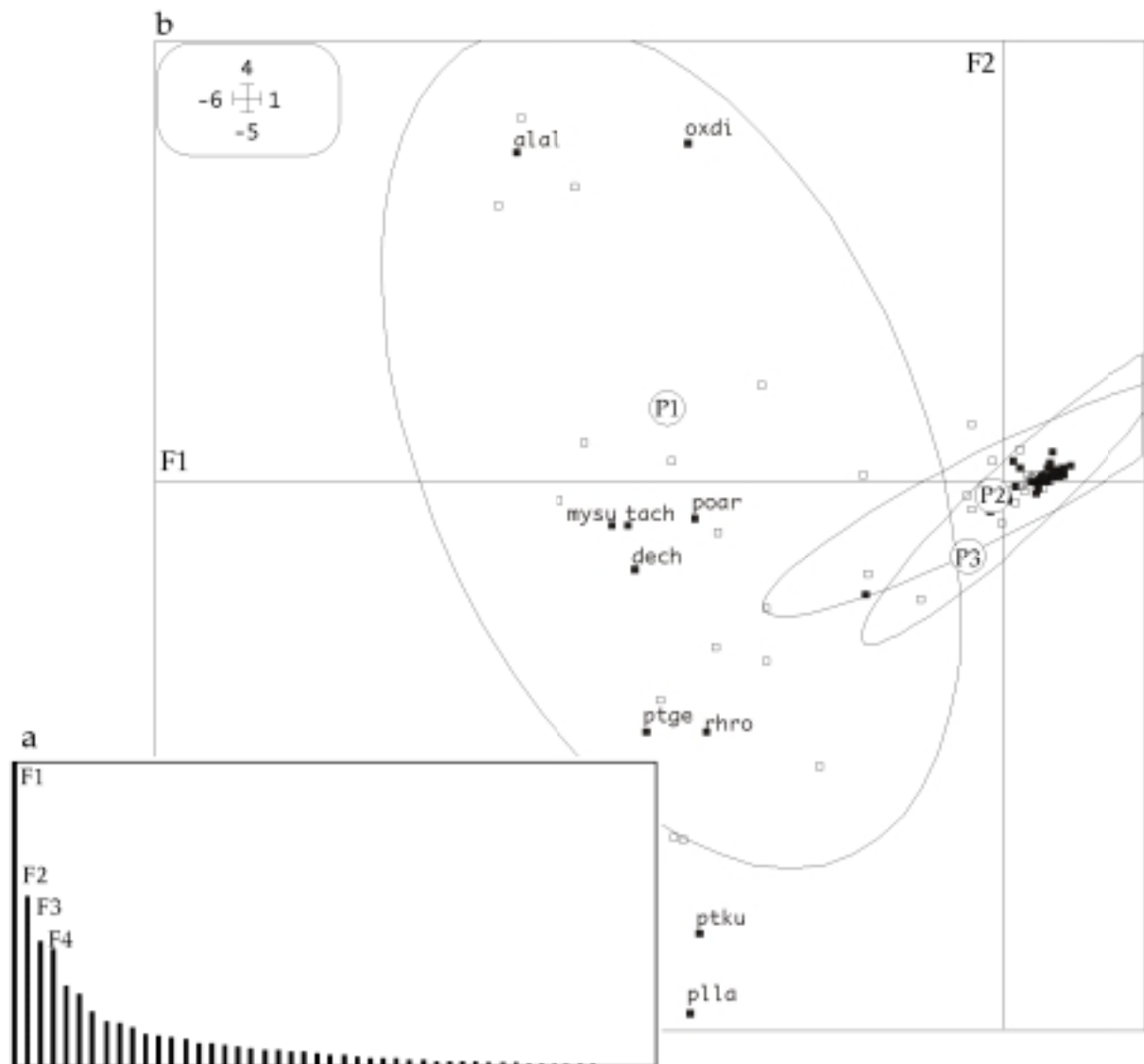


Figure 34. Domaine vital 2 des marmottes à tête noire (toundra arctique). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b). P1 - parcelles avec les terriers principaux et les latrines des marmottes à tête noire ; P2 - parcelles avec les terriers secondaires et les sentiers des marmottes ; P3 - parcelles sans indice de présence des marmottes. Les espèces contribuant le plus à la définition des axes sont représentées par leur code.

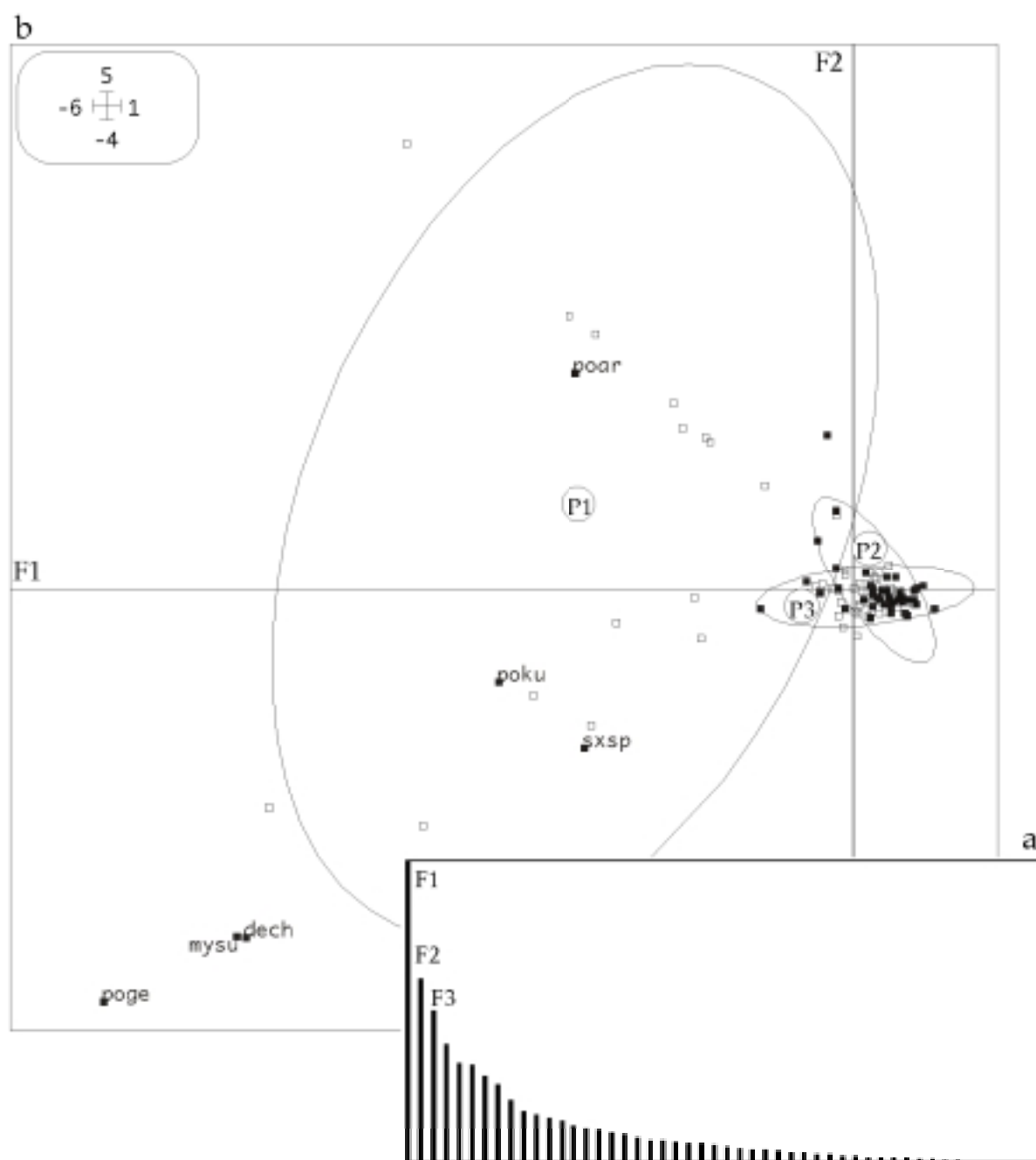


Figure 35. Domaine vital 3 des marmottes à tête noire (toundra arctique). Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b). P1 - parcelles avec les terriers principaux et les latrines des marmottes à tête noire ; P2 - parcelles avec les terriers secondaires et les sentiers des marmottes ; P3 - parcelles sans indice de présence des marmottes. Les espèces contribuant le plus à la définition des axes sont représentées par leur code.

Cet état de fait traduit la composition spécifique végétale particulière à chacune des différentes catégories de parcelles : les espèces végétales définissant

l'axe F1 pour la composition floristique (Figures 33b ; 34b ; 35b), se trouvent à proximité du nuage de points des parcelles de catégorie P1. Cela suggère une abondance particulière ou la présence exclusive de ces plantes dans les parcelles contenant les terriers principaux et les latrines des marmottes à tête noire (P1). Il faut noter que, parmi les 14 espèces caractéristiques (Tableau 27), 4 sont communes aux trois domaines vitaux (*Delphinium chamissonis*, *Myosotis suaveolens*, *Poa arctica*, *Potentilla gelida*) et 4 autres sont communes à deux des domaines vitaux étudiés (*Polygonum laxmannii*, *Potentilla kuznetzowii*, *Rhodiola rosea*, *Taraxacum chamissonis*).

Au contraire, pour les parcelles des catégories P2 et P3, les coordonnées des points observations sont regroupées et se chevauchent avec la majeure partie des points des espèces, au niveau du centre de gravité des plans factoriels F1F2 (Figures 33b ; 34b ; 35b). Leur faible dispersion traduit une forte homogénéité floristique dans ces parcelles.

Sachant, que les résultats de l'AFC ne sont que descriptifs, nous considérons qu'il est nécessaire de réaliser des tests statistiques complémentaires.

Tableau 26. Pourcentages des contributions absolues et relatives des parcelles de catégorie P1 (possédant les terriers principaux et les latrines) chez les marmottes à tête noire.

Dv1			Dv2			Dv3		
N	Ca	Cr	N	Ca	Cr	N	Ca	Cr
11	14	51,5	10	4,8	48,1	9	5,5	43,8
11A	7,8	51,6	10A	0,9	18,3	9A	19,9	47,9
12	2,5	12,8	11	5,1	43,1	10	3,4	49,6
12A	1	6,6	11A	11,2	53,2	10A	1,8	24
20	12,4	36,6	12	5,2	58,1	11	1,6	25,8
20A	2,2	31	12A	12,5	31,7	11A	0,9	14,2
28	9,1	56,7	29A	0,09	1,8	30	2,6	32,6
28A	13,8	57	30	3,7	51,3	30A	2,8	23,4
40	15,1	46,7	30A	8	39,6	31	4,2	35,7
40A	11,9	47,9	31	10,5	74,6	31A	5,8	31,3
			31A	6,8	36,8	32	17,7	52,7
			35	3,7	11,8	32A	12,9	48,7

Dv – domaine vital ; N – numéros des parcelles ; Ca – contribution absolue ; Cr – contribution relative.

Tableau 27. Pourcentages des contributions absolues et relatives des espèces végétales définissant l'axe F1 dans les compositions floristiques des domaines vitaux de marmottes à tête noire.

Code	espèces	Dv1		Dv2		Dv3	
		Ca	Cr	Ca	Cr	Ca	Cr
Alal	<i>Alopecurus alpinus</i>	-	-	29	52,5	-	-
Dech	<i>Delfinium chamissonis</i>	8,9	36,6	2,6	18,7	5,4	31,1
Ervi	<i>Eritrichium villosum</i>	0,8	7,7	-	-	-	-
Mysu	<i>Myosotis suaveolens</i>	6,2	46,6	6,7	46,9	5,4	31,1
Oxdi	<i>Oxyria digyna</i>	-	-	2,9	10,8	-	-
Plla	<i>Polygonum laxmannii</i>	17,9	85,5	0,9	3,7	-	-
Poar	<i>Poa arctica</i>	27,6	72,3	25,8	64,5	30,4	46,3
Poku	<i>Potentilla kuznetzowii</i>	-	-	1,8	6	4,6	13,2
Ptge	<i>Potentilla gelida</i>	9,5	57,7	4,3	24,9	16,3	38,4
Rhro	<i>Rhodiola rosea</i>	4,8	41,6	7,3	28,5	-	-
Sssc	<i>Saussurea schanginiana</i>	6,8	32,7	-	-	-	-
Sxex	<i>Saxifraga exilis</i>	1,9	12,5	-	-	-	-
Sxsp	<i>Saxifraga spinulosa</i>	-	-	-	-	19,6	59,4
Tach	<i>Taraxacum chamissonis</i>	3,9	26,1	4,1	33,9	-	-

Dv – domaine vital ; Ca – contribution absolue ; Cr – contribution relative.

4.2.3.2. Espèces les plus abondantes

4.2.3.2.1. *Marmota marmota*

Les **formations précédemment décrites** sont caractérisées par un ensemble d'espèces dont l'abondance est relativement homogène.

Les espèces typiques des parcelles de catégorie P1 sont deux graminées *Poa pratensis* et *P. alpina* (Figure 36). Elles sont communes aux trois domaines vitaux de marmottes alpines étudiés.

La végétation à proximité du terrier principal (parcelles P1), dans la prairie alpine (Dv1) et dans la lande sèche (Dv2), est marquée par une dominance absolue de *Poa pratensis*, qui n'appartient pas à la base floristique des parcelles P2 et P3. Dans ces deux domaines vitaux (Dv1 et Dv2), les parcelles éloignées à plus de 5 m du terrier principal (P2 et P3) présentent des espèces typiques dont l'abondance est plus équilibrée.

La figure 36 (prairie alpine, Dv1) met en évidence la similarité floristique entre les parcelles P2 et P3, où les familles des *Cyperaceae*, des *Poaceae* et des *Asteraceae* sont bien représentées.

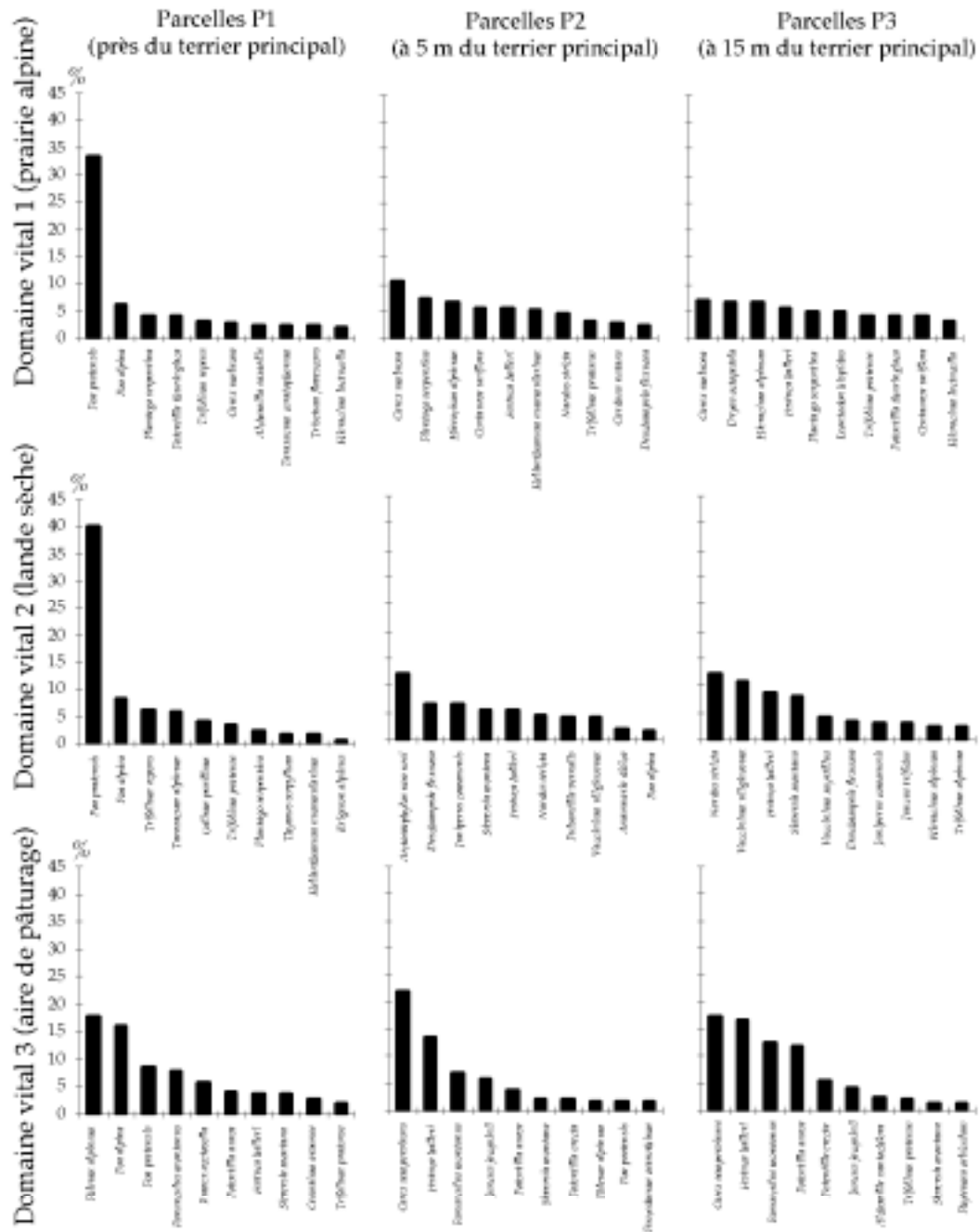


Figure 36. Abondance moyenne (en pourcentage de la surface occupée) de 10 principales espèces végétales en fonction de l'éloignement des parcelles du terrier principal des marmottes alpines.

Dans la lande sèche (Dv2), les espèces d'arbrisseaux (*Arctostaphylos uva ursi*, *Juniperus communis*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium myrtillus*) font partie des espèces typiques de la végétation des parcelles éloignées du terrier principal (P2 et P3).

Dans la prairie pâturée (Dv3), *Phleum alpinum*, *Poa alpina* et *P. pratensis* sont les espèces les plus abondantes dans les parcelles contenant le terrier principal des

marmottes (P1). Ces plantes ne font pas partie de la base floristique des parcelles P2 et P3, mais leur dominance est moins flagrante, que celle de *P. pratensis* dans les domaines vitaux Dv1 et Dv2. Ainsi, on note une forte ressemblance floristique entre les parcelles P2 et P3, où les 6 premières espèces dominantes sont identiques et gardent pratiquement le même ordre d'abondance relative.

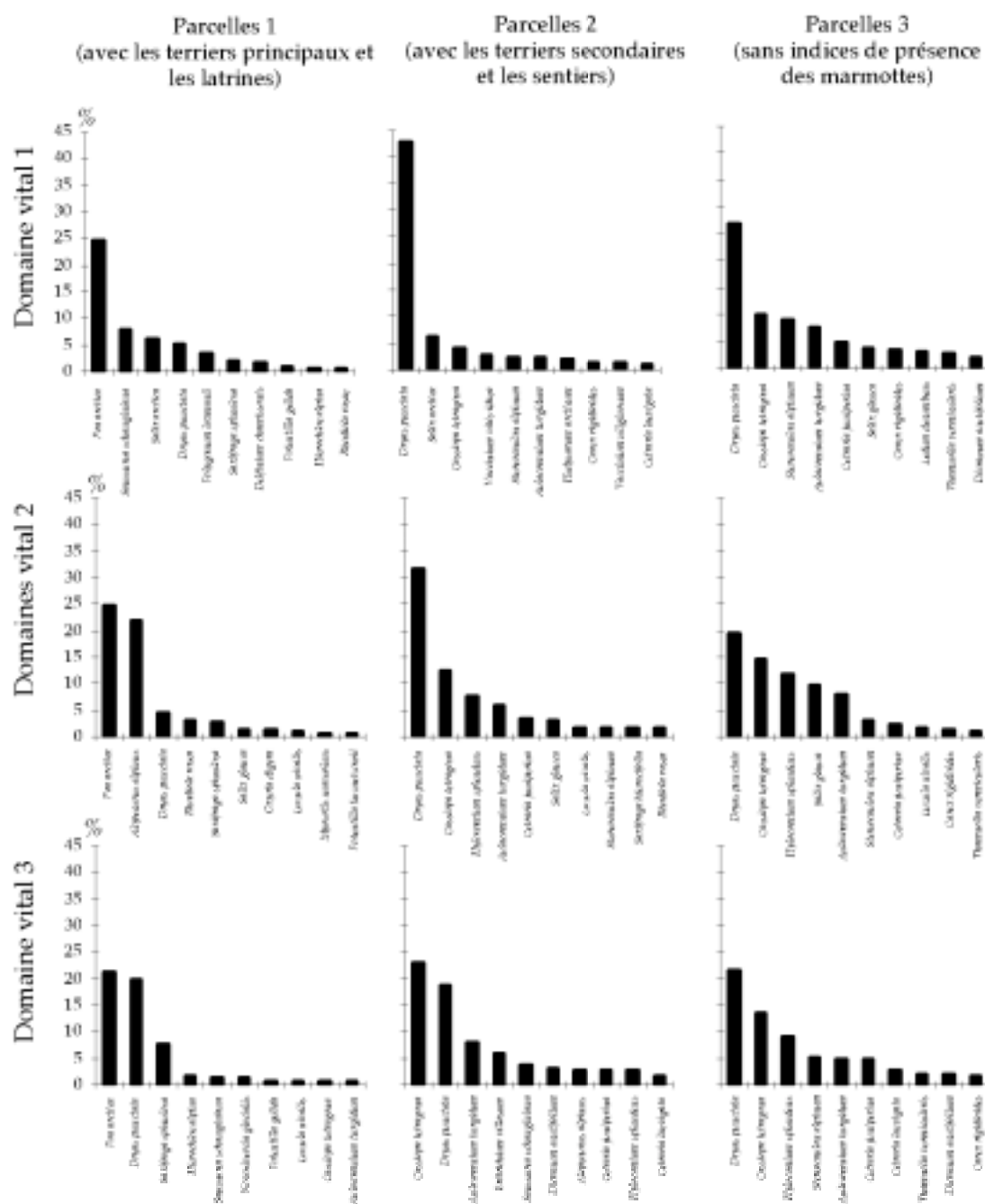


Figure 37. Abondance moyenne (en pourcentage de la surface occupée) de 10 principales espèces végétales en fonction des indices de présence des marmottes à tête noire dans la toundra arctique.

4.2.3.2.2. *Marmota camtschatica*

Les résultats de l'analyse botanique montrent que, dans les trois domaines vitaux des marmottes à tête noire étudiés, les parcelles avec des sentiers et des terriers secondaires de marmottes à tête noire (P2) ainsi que les parcelles sans indice de présence de marmottes (P3) présentent les mêmes espèces végétales qui constituent leur base floristique. Celle-ci comprend deux espèces d'arbrisseaux *Dryas punctata* et *Cassiope tetragona* et quelques espèces de cryptogames : mousse - *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* ; lichen - *Stereocaulon alpinum* (Figure 37). Parmi les espèces communes aux trois domaines vitaux, *Dryas punctata* est plus abondante dans les parcelles P2 et P3 (excepté les parcelles P2 de Dv3).

En revanche, les parcelles de catégorie P1 (dans le centre des domaines vitaux des marmottes) présentent une flore qui se distingue exclusivement par la dominance de la graminée *Poa arctica*. Ici, les mousses et les lichens ne font pas partie des 10 premières espèces les plus abondantes.

4.2.4. Richesse, diversité et régularité

4.2.4.1. *Marmota marmota*

Les résultats de l'analyse inter-parcelles réalisée pour la prairie alpine (Dv1) et pour la lande sèche (Dv2) mettent donc en évidence la différence floristique des parcelles P1 (Tableau 28). La richesse spécifique près de terriers principaux de marmottes alpines est significativement plus faible (P1) que dans les parcelles P2 et P3.

Dans la prairie alpine, l'indice de diversité floristique est plus important dans les parcelles P2 et P3 que dans les parcelles P1.

Dans la lande sèche, les parcelles P1 et P2 se distinguent par de plus faibles indices de diversité et de régularité spécifique, que celle des parcelles P3.

Les paramètres floristiques des différentes catégories de parcelles de la prairie pâturée (Dv3) ne présentent pas de différences significatives.

Tableau 28. Comparaison des paramètres floristiques entre les trois types de parcelles pour chaque domaine vital de marmottes alpines.

	<i>Dv1</i>				<i>Dv2</i>				<i>Dv3</i>			
	P1	P2	P3	H	P1	P2	P3	H	P1	P2	P3	H
N	12	24	24		12	24	24		12	24	24	
MRV	9 ^{ab}	17	16	27,67***	6 ^{ab}	9	10	13,73**	8	8,5	8	0,62ns
MH'	0,66 _{a,b}	1,0 ^b	0,94	20,88***	0,53 ^b	0,63 ^b	0,76	13,4**	0,70	0,68	0,68	1,25ns
MJ'	0,77	0,81	0,78	3,3ns	0,69 ^b	0,69 ^b	0,76	8,84*	0,76	0,72	0,76	3,86ns

N - nombre de parcelles ; Dv - domaine vital ; P1 - parcelles avec terriers principaux et latrines ; P2 - parcelles avec terriers secondaires, sentiers et grattages ; P3 - parcelles sans indice de présence des marmottes ; MRV - médiane de la richesse spécifique des plantes vasculaires ; MH' - médiane de l'indice de diversité de Shannon-Weaver ; MJ' - médiane de l'indice d'équitabilité de Shannon-Weaver ; H - test de Kruskal-Wallis ; test de comparaisons multiples : ^a - différence significative avec P2 ; ^b - différence significative avec P3 ; ns: pas de différence significative.

4.2.4.2. *Marmota camtschatica*

Les résultats des comparaisons statistiques sont donnés dans le tableau 29. La comparaison de la richesse spécifique (tests de Kruskal – Wallis et de comparaisons multiples) montre que dans les parcelles P1 (avec les terriers principaux et les latrines des marmottes à tête noire), le nombre d'espèces de plantes vasculaires, de mousses et de lichens sont significativement inférieurs à ceux que l'on trouve dans les parcelles P2 et P3. Par contre, il n'y a pas de différence entre les parcelles P2 (avec terriers secondaires et sentiers de marmottes à tête noire) et P3 (sans indice de présence des marmottes).

Dans chaque domaine vital de marmottes, l'indice de diversité floristique (*Shannon & Weaver diversity index*) des parcelles présentant des terriers principaux et des latrines de *M. camtschatica* est significativement inférieur à celui des parcelles de la zone périphérique (parcelles de catégorie P2 et P3) (Tableau 29).

Des résultats similaires sont obtenus dans la comparaison de régularité floristiques (*Shannon & Weaver equitability index*) entre les trois types de parcelles, excepté le domaine vital 2 où la faiblesse de la richesse et de la diversité spécifique générale semblent masquer les différences entre les parcelles (Tableau 29).

Tableau 29. Comparaison des paramètres floristiques entre les trois types de parcelles de chaque domaine vital de marmottes à tête noire étudié.

	Dv1				Dv2				Dv3			
	P1	P2	P3	H	P1	P2	P3	H	P1	P2	P3	H
N	10	16	54		12	14	54		12	4	64	
MRV	6,5 ^{ab}	9	10	12,20**	5 ^{ab}	8,5	9	16,30***	5 ^{ab}	8,5	10	17,46***
MRB	0 ^{ab}	2	3	28,81***	0 ^{ab}	3	2	26,03***	0 ^{ab}	4	3	27,75***
MRL	0 ^{ab}	5	6	35,73***	0 ^{ab}	6	4	22,61***	0 ^{ab}	6	6	29,58***
MH'	0,35 ^{ab}	0,52 ^b	0,9	37,30***	0,35 ^{ab}	0,7	0,77	19,21***	0,39 ^{ab}	0,81	0,84	22,93***
MJ'	0,44 ^b	0,45 ^b	0,7	32,26***	0,49	0,59	0,65	4,57ns	0,59 ^b	0,64	0,66	6,87*

N - nombre de parcelles ; Dv - domaine vital ; P1 - parcelles avec terriers principaux et latrines des marmottes ; P2 - parcelles avec terriers secondaires, sentiers et grattages des marmottes ; P3 - parcelles sans indice de présence de marmottes ; MRV - médiane de la richesse spécifique des plantes vasculaires ; MRB - médiane de la richesse spécifique des bryophytes ; MRL - médiane de la richesse spécifique des lichens ; MH' - médiane de l'indice de diversité de Shannon-Weaver ; MJ' - médiane de l'indice de régularité de Shannon-Weaver ; KW - test de Kruskal-Wallis ; test de comparaisons multiples : ^a - différence significative avec P2 ; ^b - différence significative avec P3 ($P < 0.05$) ; ns: pas de différence significative.

4.2.5. Comparaison inter-parcelles de la fréquence des espèces végétales

4.2.5.1. *Marmota marmota*

Le test de Fisher (*Fisher probability test*) nous permet de distinguer, à partir des espèces récoltées, les plantes dont la fréquence élevée traduit une préférence pour une catégorie particulière de parcelles. Pour cela, nous utiliserons les espèces retenues dans les résultats de l'analyse factorielle des correspondances.

Les résultats des comparaisons statistiques font ressortir 13 espèces dont la fréquence est plus élevée dans les parcelles de catégorie P1 (Tableau 30). Parmi ces plantes, on trouve 3 espèces communes aux trois domaines vitaux étudiés (*Poa alpina*, *Poa pratensis*, *Trifolium repens*) et une espèce commune aux deux domaines vitaux Dv1 et Dv2 (*Taraxacum alpinum*).

Les espèces végétales qui ont été retenues par l'AFC, mais dont la fréquence ne semble pas traduire une préférence pour des parcelles particulières (comme *Alchemilla alpina*, *Botrychium lunaria*, *Campanula rotundifolia*), sont rares dans nos échantillons. Apparemment, c'est la faible abondance de ces plantes par rapport à la base floristique qui les a fait ressortir parmi l'ensemble des points de l'AFC.

Tableau 30. Espèces typiques des différentes catégories de parcelles dans chaque domaine vital de marmottes alpines.

	<i>Dv1</i>				<i>Dv2</i>				<i>Dv3</i>			
	P1	P2	P3	F-t	P1	P2	P3	F-t	P1	P2	P3	F-t
N	10	16	54		12	14	54		12	4	64	
<i>Alchemilla alpina</i>					2	0	1	ns				
<i>Alchemilla saxatilis</i>	1	0	0	ns								
<i>Botrychium lunaria</i>					1	1	1	ns				
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	2	0	ns								
<i>Carex fuliginosa</i>									3	0	0	a, b
<i>Carex umbrosa</i>									1	0	0	ns
<i>Carlina acaulis</i>					1	0	1	ns				
<i>Cerastium arvense</i>									9	3	0	a, b
<i>Cirsium spinosissimum</i>									2	0	0	ns
<i>Erigeron acer</i>									1	0	0	ns
<i>Erigeron alpinus</i>	1	0	0	ns	2	0	0	ns				
<i>Gallium pusillum</i>					5	1	0	a, b				
<i>Helianthemum nummularium</i>					4	3	0	b				
<i>Meum athamanticum</i>									1	0	1	ns
<i>Minuartia verna</i>					1	1	0	ns				
<i>Myosotis alpestris</i>					1	4	2	ns				
<i>Phleum alpinum</i>									11	5	1	a, b
<i>Pinguicula vulgaris</i>					0	1	0	ns				
<i>Plantago serpentina</i>					5	7	8	ns				
<i>Poa alpina</i>	8	3	4	a, b	6	4	2	a, b	10	5	6	a, b
<i>Poa pratensis</i>	12	6	9	a, b	12	4	0	a, b	7	3	1	a, b
<i>Pulsatilla vernalis</i>									1	0	0	ns
<i>Rumex acetosella</i>									7	4	2	a, b
<i>Saxifraga exarata</i>					1	3	2	ns				
<i>Sesleria sphaerocephala</i>	2	0	0	ns								
<i>Sieversia montana</i>									7	10	6	ns
<i>Taraxacum alpinum</i>	5	0	0	a, b	10	0	0	a, b				
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	3	0	0	a, b								
<i>Taraxacum dissectum</i>	1	1	0	ns	2	0	0	ns				
<i>Thymus serpyllum</i>					5	2	0	a, b				
<i>Trifolium pratense</i>					5	2	1	a, b				
<i>Trifolium repens</i>	7	1	1	a, b	7	0	0	a, b	3	0	0	a, b
<i>Trisetum flavescens</i>	2	0	0	ns								

N - nombre de parcelles ; Dv - domaine vital ; P1 - parcelles avec terriers principaux et latrines des marmottes alpines ; P2 - parcelles avec terriers secondaires, sentiers et grattages de marmottes ; P3 - parcelles sans indice de présence des marmottes ; F-t - test de Fisher (*Fisher exact probability test*) : a - différence significative entre P1 et P2 ; b - différence significative entre P1 et P3 ; c - différence significative entre P2 et P3 ($p < 0,05$) ; ns - pas de différence significative.

4.2.5.2. *Marmota camtschatica*

Parmi les 14 espèces sélectionnées à l'aide des résultats de l'AFC, les résultats des tests de Fisher distinguent 8 espèces dont la fréquence dans les parcelles de catégorie P1 est significativement supérieure à celle observée dans les parcelles P3 et, dans la majorité des cas, dans les parcelles P2 (Tableau 31). Parmi les espèces associées à la présence de marmottes à tête noire, quatre sont communes aux trois domaines vitaux (*Delphinium chamissonis*, *Myosotis suaveolens*, *Poa arctica*, *Potentilla gelida*), deux sont communes à deux domaines (*Rhodiola rosea*, *Taraxacum chamissonis*) et deux autres ne se trouvent que dans l'un des trois domaines vitaux étudiés (*Alopecurus alpinus*, *Polygonum laxmannii*). Par conséquent, ces espèces végétales se trouvent plus souvent ou uniquement à proximité des terriers principaux et des latrines de marmottes à tête noire. Elles sont absentes (sauf *Poa arctica*) des parcelles sans indice de présence de marmotte (P3). Ces résultats corroborent la description effectuée à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances : la végétation voisine des terriers principaux et des latrines de marmottes à tête noire est sensiblement similaire dans les trois domaines vitaux étudiés. Elle se distingue, par sa composition spécifique, de la végétation des parcelles caractérisées par un léger impact (P2) ou sans impact visible des marmottes (P3). Nous remarquons également, que les parcelles avec des terriers secondaires, des sentiers et des grattages de marmottes (P2) et les parcelles sans indice de présence de ces animaux (P3) ne se distinguent pas par leur composition floristique.

Les espèces végétales dont la fréquence ne diffère pas significativement entre les trois catégories de parcelles (*Eritrichium villosum*, *Oxyria digyna*, *Potentilla kuznetzowii*, *Saussurea schanginiana*, *Saxifraga exilis*, *Saxifraga spinulosa*) avaient des contributions relativement faibles dans l'AFC (Tableau 27) (excepté *Saxifraga spinulosa*). Donc les résultats obtenus confirment, encore une fois, les groupes floristiques obtenus avec l'AFC.

Tableau 31. Espèces typiques des différentes catégories de parcelles dans chaque domaine vital de marmottes à tête noire.

	<i>Dv1</i>				<i>Dv2</i>				<i>Dv3</i>			
	P1	P2	P3	F-t	P1	P2	P3	F-t	P1	P2	P3	F-t
N	10	16	54		12	14	54		12	4	64	
<i>Alopecurus alpinus</i>					9	0	1	a, b	0	1	0	ns
<i>Delphinium chamissonis</i>	4	1	0	b	3	1	1	b	2	1	0	b
<i>Eritrichium villosum</i>	1	0	1	ns								
<i>Myosotis suaveolens</i>	5	1	0	a, b	6	1	1	a, b	2	0	0	b
<i>Oxyria digyna</i>					1	1	1	ns				
<i>Poa arctica</i>	10	6	5	a, b, c	11	7	12	a, b, c	11	1	17	a, b
<i>Polygonum laxmannii</i>	9	2	0	a, b, c	0	0	2	ns				
<i>Potentilla gelida</i>	6	0	0	a, b	3	2	2	b	3	0	0	b
<i>Potentilla kuznetzowii</i>					1	0	2	ns	1	0	2	ns
<i>Rhodiola rosea</i>	4	2	1	b	5	2	5	b	0	0	3	ns
<i>Saussurea schanginiana</i>	6	6	19	ns					3	5	7	ns
<i>Saxifraga exilis</i>	1	0	0	ns								
<i>Saxifraga spinulosa</i>									4	1	20	ns
<i>Taraxacum chamissonis</i>	2	1	0	b	3	2	1	b				

N - nombre de parcelles ; Dv - domaine vital ; P1 - parcelles avec terriers principaux et latrines de marmottes à tête noire ; P2 - parcelles avec terriers secondaires, sentiers et grattages de marmottes ; P3 - parcelles sans indice de présence des marmottes ; F-t - test de Fisher (*Fisher exact probability test*) : a - différence significative entre P1 et P2 ; b - différence significative entre P1 et P3 ; c - différence significative entre P2 et P3 ($p < 0,05$) ; ns - pas de différence significative.

4.2.6. Surface occupée et hauteur moyenne des plantes

4.2.6.1. *Marmota marmota*

Les espèces caractéristiques, précédemment mises en évidence par l'AFC, vont être soumises à un test de Kruskal-Wallis. Nous avons, jusqu'à présent, raisonné à partir de l'ensemble des parcelles recensées sur les trois domaines vitaux de marmottes alpines. La comparaison entre les catégories de parcelles a pour but de rechercher des différences concernant la surface occupée et la hauteur moyenne des plantes. Pour la réalisation de cette analyse, nous ne prenons en compte que les parcelles contenant les espèces considérées.

Les parcelles précédemment décrites sont caractérisées par un ensemble d'espèces dont l'abondance varie fortement. Certaines sont notamment caractérisées par une faible présence ou une absence totale dans les catégories de parcelles P2 ou

P3. Deux espèces seulement, *Poa alpina* et *Poa pratensis*, présentes dans les trois catégories de parcelles, nous permettent de réaliser une comparaison de leur abondance (surface occupée) et de leur hauteur moyenne entre les trois catégories de parcelles. Pour augmenter l'échantillon, les données de ces espèces des trois domaines vitaux de marmottes alpines ont été regroupées, en tenant compte des différentes catégories de parcelles. Les résultats, présentés dans le tableau 32, nous montrent, que la surface occupée par les graminées *Poa alpina* et *Poa pratensis* est significativement supérieure à proximité du terrier principal des marmottes alpines (parcelles P1).

En revanche, la hauteur moyenne des deux espèces ne semble pas varier suivant les différentes catégories de parcelles.

Tableau 32. Comparaison de la surface occupée (%) et de la hauteur (cm) de *Poa alpina* et *Poa pratensis* pour les trois catégories de parcelles.

	<i>Dv1, Dv2, Dv3</i>			
	P1	P2	P3	H
N	24	12	12	
MSO (<i>Poa alpina</i>)	10 ^{a, b}	5 ^b	2,5	20,08***
MDM (<i>Poa alpina</i>)	15	16,5	14,5	1,08 ns
N	31	13	10	
MSO (<i>Poa pratensis</i>)	30 ^{a, b}	10	5	31,77***
MDM (<i>Poa pratensis</i>)	17	20	15	3,22 ns

Dv - domaine vital ; P1 - parcelles avec terriers principaux et latrines de marmottes ; P2 - parcelles avec terriers secondaires, grattages et sentiers de marmottes ; P3 - parcelles sans indices de présence des marmottes ; H - test de Kruskal-Wallis ; N - nombre de parcelles ; MSO - médiane de la surface occupée ; MDM - médiane de la hauteur moyenne ; test de comparaisons multiples : ^a- différence significative avec P2 ; ^b - différence significative avec P3 ($p < 0,05$).

4.2.6.2. *Marmota camtschatica*

Poa arctica étant la seule espèce présente dans les trois catégories de parcelles (Tableau 31), nous avons comparé son abondance (surface occupée) et sa hauteur entre les trois catégories de parcelles.

Pour augmenter l'échantillon, les données sur *Poa arctica* des trois domaines vitaux ont été regroupées, en fonction des catégories de parcelles.

La surface occupée et la hauteur moyenne dans les parcelles de catégorie P1 sont significativement supérieures à celles que l'on trouve dans les parcelles de

catégorie P2 et P3 (Tableau 33 ; tests de Kruskal-Wallis et de comparaisons multiples). En revanche, ces deux paramètres ne présentent pas de différence significative entre les parcelles P2 (avec terriers secondaires et sentiers de marmottes) et P3 (sans indice de présence de marmottes).

Tableau 33. Comparaison de la surface occupée (%) et de la hauteur (cm) de *Poa arctica* pour les trois catégories de parcelles.

	<i>Dv1, Dv2, Dv3</i>			
	P1	P2	P3	H
N	33	14	34	
Médiane de la surface occupée	20 ^{a, b}	0,5	0,5	49,14***
Médiane de la hauteur moyenne	17 ^{a, b}	15	14	15,03***

Dv - domaine vital ; P1 - parcelles avec terriers principaux et latrines de marmottes ; P2 - parcelles avec terriers secondaires, grattages et sentiers de marmottes ; P3 - parcelles sans indices de présence de marmottes ; H - test de Kruskal-Wallis ; test de comparaisons multiples : ^a - différence significative avec P2 ; ^b - différence significative avec P3 ($p < 0,05$).

L'abondance et la hauteur moyenne de *Poa arctica* sont donc plus importantes uniquement à proximité des terriers principaux et des latrines de marmottes à tête noire (Figure 38).

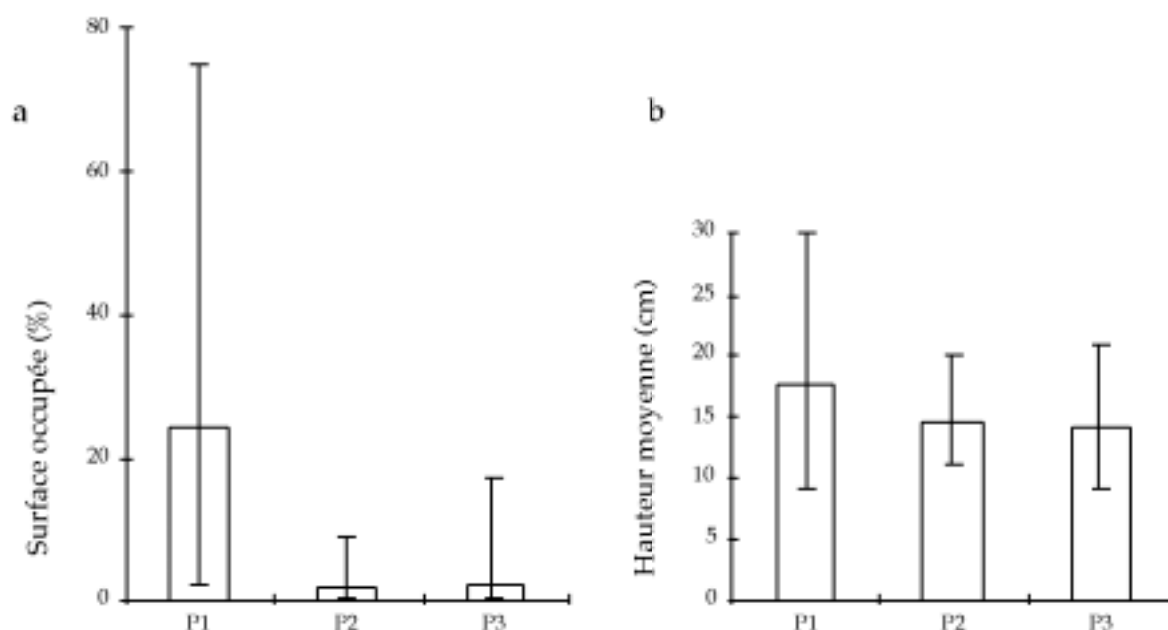


Figure 38. Surface occupée (a) et hauteur moyenne (b) de *Poa arctica* en fonction d'indice de présence des marmottes à tête noire : P1 – auprès des terriers principaux et latrines ; P2 – auprès des terriers secondaires et sentiers ; P3 – sans indices de présence des marmottes.

4.2.7. Synthèse des résultats

4.2.7.1. Végétation dans les Alpes et dans la toundra arctique

L'étude des paramètres floristiques a permis de distinguer la flore des Alpes de la flore de la toundra de montagne. La composition et la richesse spécifique des domaines vitaux de marmottes alpines diffèrent de celles des domaines vitaux de marmottes à tête noire. Dans l'ensemble, la végétation alpine s'avère être plus riche et plus variée que la flore arctique (Tableau 34). Les trois types de paysages alpins présentent des différences. La prairie alpine présente la végétation ayant les plus fortes valeurs de richesse, de diversité et de régularité contrairement à la prairie pâturée.

Tableau 34. Effectif des familles et des espèces végétales dans les parcelles échantillonnées.

	<i>Milieu alpin</i>	<i>Milieu arctique</i>
Taille des parcelles échantillonnées	0,5 m ²	1 m ²
Nombre total de parcelles	120	240
Nombre de familles de plantes vasculaires	32	20
Nombre d'espèces de plantes vasculaires	103	65
Nombre d'espèces de bryophytes	0	4
Nombre d'espèces de lichens	0	10

4.2.7.2. Mise en évidence d'une structuration de l'espace végétal par les marmottes : Comparaison inter-parcelles

L'ensemble des résultats précédents a pu être résumé de manière plus synthétique en réalisant une AFC sur l'abondance de l'ensemble des espèces végétales récoltées dans chacun des milieux alpin et arctique. Le tableau de données réunit les parcelles (en ligne) et les espèces végétales (en colonne).

Dans les milieux alpin et arctique, les parcelles contenant des terriers principaux de marmottes (P1) se distinguent des autres catégories de parcelles grâce à la présence exclusive et / ou l'abondance particulière d'espèces typiques de la présence de marmottes (Figure 39 et 40).

Les résultats concernant les paramètres floristiques permettent de définir les caractéristiques suivantes pour chaque catégorie de parcelles :

4.2.7.2.1. Alpes

- Dans les trois domaines vitaux étudiés, la végétation des parcelles situées à proximité des terriers principaux de marmottes alpines (catégorie P1) est dominée par des espèces de poacées (*Poa alpina*, *Poa pratensis*, *Phleum alpinum*). La composition spécifique de la zone centrale des domaines vitaux (P1) se caractérise par un nombre d'espèces n'appartenant pas à la base floristique des parcelles des autres catégories (P2 et P3). La fréquence de certaines espèces (*Poa alpina*, *P. pratensis*, *Taraxacum alpinum*, *Trifolium repens*) auprès des terriers principaux de marmottes alpines est plus forte que dans les parcelles plus éloignées. Dans la prairie alpine et dans la lande sèche, contrairement à la prairie pâturée, la richesse et la diversité spécifique de la végétation des parcelles P1 sont significativement plus faibles que dans les autres parcelles.
- Les parcelles éloignées de plus de 5 m des terriers principaux de marmottes alpines (P2) présentent une composition spécifique caractérisée par des espèces appartenant au cortège floristique caractéristique du milieu étudié. Dans la prairie alpine, la végétation des parcelles P2 présente un indice de richesse et une diversité spécifique plus forts que dans les parcelles P1. Dans la lande sèche, les parcelles P2 présentent une plus grande richesse spécifique que dans les parcelles P1. Par contre, les indices de diversité et de régularité sont plutôt similaires à ceux de P1. Ils sont inférieurs à ceux de P3.
- Les parcelles (P3) éloignées de plus de 15 m des terriers principaux de marmottes alpines présentent des caractéristiques proches de celles des parcelles P2. Leur richesse et leur diversité floristiques se définissent par des valeurs plus élevées. La base de la composition spécifique est commune avec celle des parcelles P2.

4.2.7.2.2. Toundra arctique

- Les parcelles (P1), qui contiennent des terriers principaux et des latrines de marmottes à tête noire, présentent une végétation dominée par la graminée *Poa arctica*. La hauteur moyenne et la surface occupée par cette espèce sont plus importantes que celles constatées dans les parcelles P2 et P3. La composition spécifique des parcelles P1 est dominée par des espèces de plantes vasculaires dont la fréquence est faible dans les autres parcelles. La richesse et la diversité spécifique des parcelles P1 sont moins importantes que celles mesurées dans les parcelles P2 et P3.

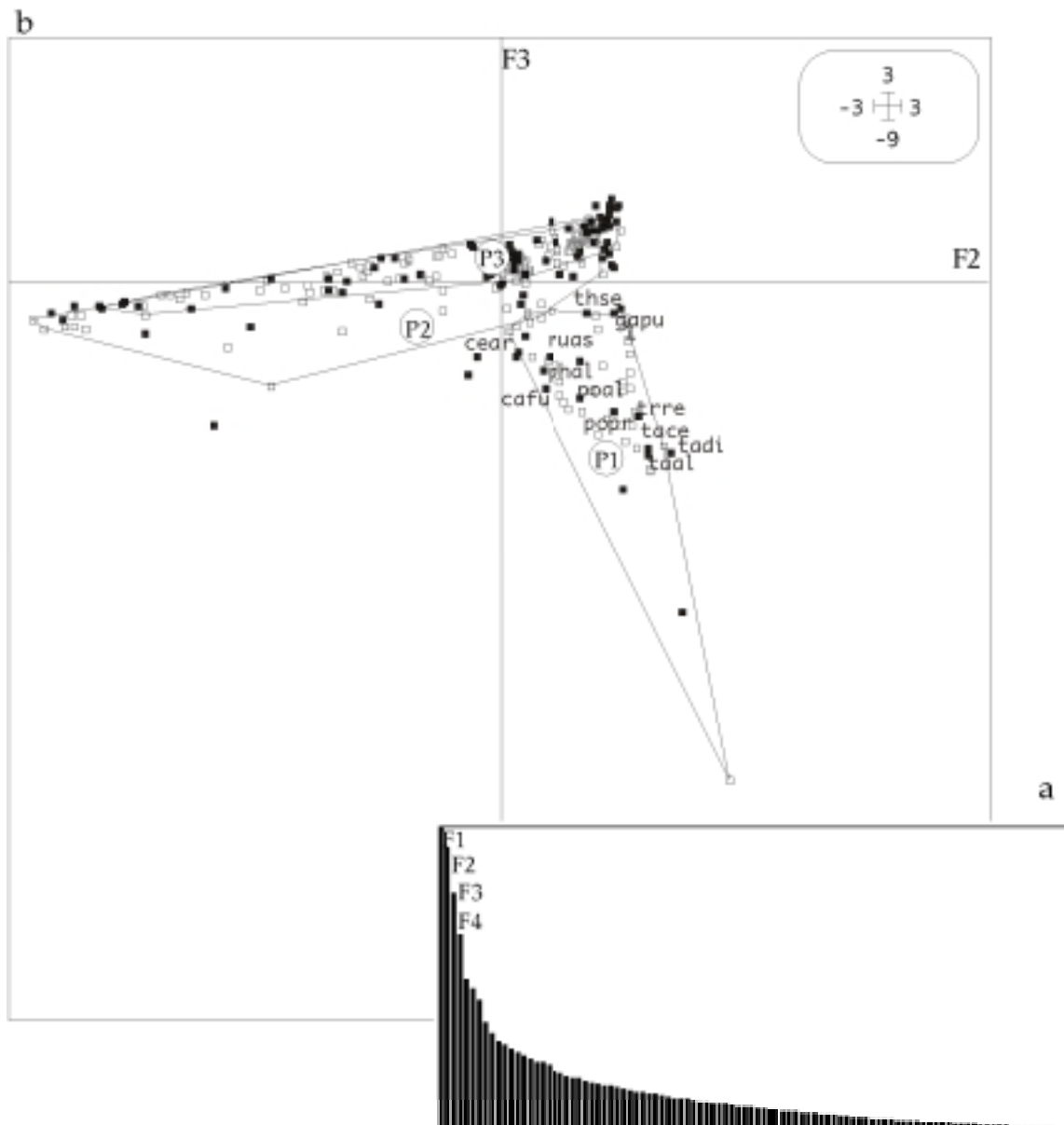


Figure 39. Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F2/F3 (b). P1 - parcelles près du terrier principal des marmottes alpines ; P2 - parcelles éloignées de 5 m du terrier principal ; P3 - parcelles éloignées de 15 m du terrier principal. Les espèces caractéristiques de la présence des marmottes alpines sont représentées par leur code.

Les parcelles (P2), qui contiennent des terriers secondaires, des sentiers et des grattages de marmottes à tête noire, présentent des caractéristiques communes avec les parcelles sans indice de présence des marmottes (P3). Leur base floristique est constituée par des arbrisseaux (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*) et des cryptogames (*Aulacomnium turgidum*, *Hylocomnium splendens*, *Stereocaulon alpinum*). L'espèce dominante est *Dryas punctata*. La végétation est riche et diversifiée.

- Les parcelles sans indice de présence de marmotte (P3) peuvent être présentées comme une zone possédant toutes les caractéristiques floristiques de la toundra de montagne arctique. Les espèces constituant la base de la végétation sont des arbrisseaux, des bryophytes et des lichens. Richesse et diversité spécifique présentent de fortes valeurs.

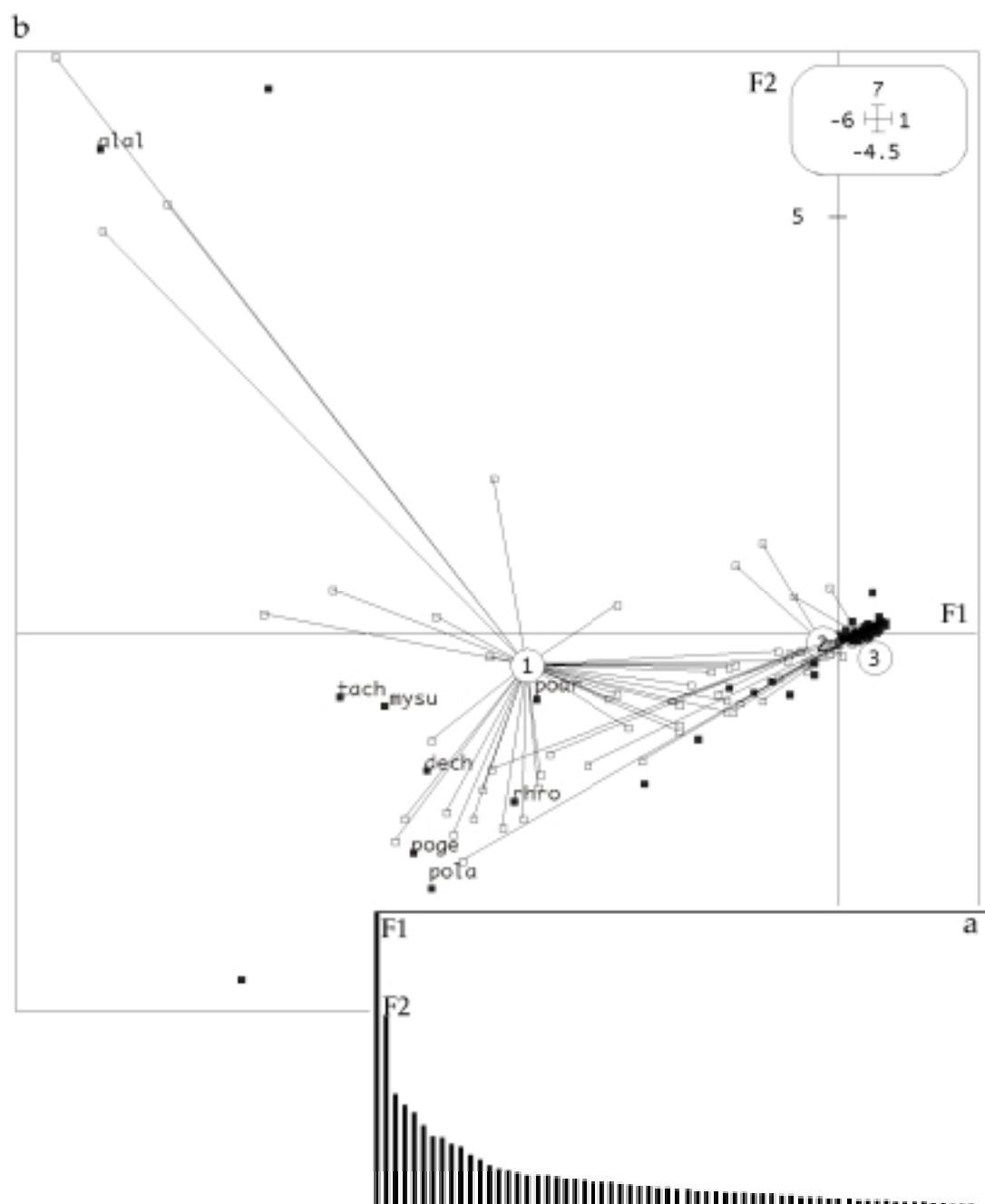


Figure 40. Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces végétales (carrés noirs) et des parcelles (carrés blancs) dans le plan F1/F2 (b). P1 - parcelles avec les terriers principaux et les latrines des marmottes à tête noire ; P2 - parcelles avec les terriers secondaires et les sentiers des marmottes ; P3 - parcelles sans indice de présence des marmottes. Les espèces caractéristiques de la présence des marmottes à tête noire sont représentées par leur code.

Cette étude permet de présenter les principales espèces végétales liées à la présence de marmottes (Tableau 35).

Tableau 35. Plantes liées (en fréquence et/ou en présence) à la présence des marmottes alpines (flore alpine) et des marmottes à tête noire (flore arctique).

	<i>Flore alpine</i>	<i>Flore arctique</i>
Espèces dominant la végétation près des terriers principaux de marmottes	<i>Poa pratensis</i> **	<i>Poa arctica</i> ***
Espèces occupant plus de surface auprès des terriers principaux de marmottes	<i>Poa alpina</i> *** <i>Poa pratensis</i> ***	<i>Poa arctica</i> ***
Espèces dont la hauteur moyenne est plus grande auprès des terriers principaux de marmottes	-	<i>Poa arctica</i> ***
Espèces plus fréquentes auprès des terriers principaux de marmottes	<i>Carex fuliginosa</i> * <i>Cerastium arvense</i> * <i>Gallium pusillum</i> * <i>Helianthemum nummularium</i> * <i>Phleum alpinum</i> * <i>Poa alpina</i> *** <i>Poa pratensis</i> *** <i>Rumex acetosella</i> * <i>Taraxacum alpinum</i> ** <i>Taraxacum ceratophorum</i> * <i>Thymus serpyllum</i> * <i>Trifolium pratense</i> * <i>Trifolium repens</i> ***	<i>Alopecurus alpinus</i> * <i>Delphinium chamissonis</i> *** <i>Myosotis suaveolens</i> *** <i>Poa arctica</i> *** <i>Polygonum laxmannii</i> * <i>Potentilla gelida</i> *** <i>Rhodiola rosea</i> ** <i>Taraxacum chamissonis</i> **

* - observé dans un domaine vital de marmottes ; ** - observé dans deux domaines vitaux de marmottes ; *** - observé dans trois domaines vitaux de marmottes.

4.2.8. Discussion

Dans les populations biologiques, les concepts de coexistence des espèces sont basés sur le partage et l'utilisation des ressources communes, où les espèces floristiques s'adaptent aux différentes formes de compétition, de stress ou de perturbation (Grime, 1974). Le stress est généralement imposés par l'environnement

physique (déficit de lumière, d'eau ou en nutriments du sol, températures extrêmes, toxines...). Les perturbations sont plutôt d'origine animale ou anthropique. Le pâturage, le creusement et le piétinement du milieu par les animaux ont un impact direct sur la végétation, favorisant le développement d'espèces plus résistantes et plus compétitives, qui ont tendance à dominer les espèces stressées (Platt, 1975 ; Archer et Detling, 1984).

Les résultats de notre étude montrent que la végétation autour des terriers principaux des marmottes alpines et des marmottes à tête noire se différencie de la flore générale du milieu naturel considéré. La majeure partie de l'activité des marmottes (creusement de terrier, piétinement) se déroule dans la zone des terriers principaux (*M. camtschatica*, Kapitonov, 1978b ; *M. marmota*, Perrin, 1993). Ces perturbations entraînent des dommages directs sur la végétation locale et modifient les conditions édaphiques : altération des ressources du sol (dépôt de fèces, d'urine etc.), déplacement d'horizons pédologiques entraînant des changements de taux d'aération, d'humidité, de décomposition et de minéralisation du sol (Zimina et Zlotin, 1980 ; Koide *et al.*, 1987). Ainsi, les perturbations locales augmentent la diversité de l'environnement par l'ouverture de nouveaux espaces et par l'altération des niches pour différentes espèces (Platt, 1975).

4.2.8.1. Toundra arctique

Dans la toundra, du fait des changements provoqués par l'activité des marmottes à tête noire, l'espèce colonisatrice rudérale *Poa arctica* occupe les espaces libérés et devient dominante. Les autres espèces de plantes vasculaires (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*), les bryophytes et les lichens, de plus petite taille et au développement plus lent que *Poa arctica*, sont facilement privées de la lumière et supplantées par cette dernière. Par conséquent, la richesse spécifique et la diversité floristique déclinent autour de terriers principaux et de latrines des marmottes à tête noire.

L'excrétion, la mue, les cadavres des marmottes, mortes pendant l'hibernation, représentent des sources importantes de matières organiques et minérales. Les remblais et les chambres d'hibernation dans les terriers principaux des marmottes ont un impact considérable sur le microclimat du sol (Zimina et Zlotin, 1980 ; Bibikov, 1989). La fertilisation du sol entraîne une augmentation de la biomasse végétale, un temps de végétation prolongé, une coloration plus vive de la végétation (Shubin *et al.*, 1978 ; Swihart, 1991 ; Landré, 1998). Ces changements sont observés

chez *Poa arctica* à proximité de terriers principaux des marmottes à tête noire. Un développement similaire de cette espèce a été observé souvent auprès des camps d'éleveurs de rennes où le sol de la toundra est fortement fertilisé (Flore arctique de l'URSS, 1964). Les études de fertilisation expérimentale dans la toundra arctique ont signalé une augmentation importante de l'abondance des poacées et une réduction des cryptogames (McKendrick *et al.*, 1980 ; Jonasson, 1992 ; Parsons *et al.*, 1995). Les marmottes à tête noire peuvent " tirer avantage " de cet effet : l'abondance des poacées autour des terriers principaux peut faciliter la réalisation de la litière, dont la masse atteint de 9 à 12 kg (Kapitonov, 1978a). Le rallongement du cycle végétal peut garantir une nourriture verte en automne, quand le reste de la flore de la toundra est flétri.

De nouvelles espèces de plantes vasculaires (*Alopecurus alpinus*, *Delphinium chamissonis*, *Myosotis suaveolens*, *Polygonum laxmanii*, *Potentilla gelida*, *Rhodiola rosea*, *Taraxacum chamissonis*) apparaissent auprès des terriers principaux et latrines des marmottes à tête noire. Par exemple, *Potentilla gelida* est une espèce qui exploite facilement les sites perturbés avec des conditions édaphiques instables (Flore arctique de l'URSS, 1964). *Rhodiola rosea*, espèce succulente, présente un taux de croissance important au début de la saison de végétation, lorsque la disponibilité en eau est encore limitée (Flore arctique de l'URSS, 1984). *Delphinium chamissonis* et *Myosotis suaveolens* sont considérés comme des indicateurs d'azote : elles sont fréquentes à proximité des nids des gros oiseaux ou près des terriers de rongeurs (Flore arctique de l'URSS, 1971, 1980 ; Laboutin *et al.*, 1985). Un impact comparable de *Spermophilus parryi* a été observé sur la végétation de la toundra de l'Amérique du Nord : fertilisation du sol de la toundra et creusement de terriers (McKendrick *et al.*, 1980 ; Mallory et Heffernan, 1987). Dans les zones de terriers où se concentre l'activité de ces animaux, l'abondance des lichens et de quelques arbustes diminue, alors que celle des poacées et de quelques dicotylédones augmente. La zone périphérique du domaine vital des marmottes, avec ses terriers secondaires et ses sentiers, est utilisée surtout pour l'affouragement. La présence des animaux y est moins intense et les perturbations locales semblent être plus modérées.

Ainsi, le changement de la végétation autour des terriers principaux et des latrines de marmottes à tête noire est le résultat de l'activité de ces animaux. Les perturbations du milieu local entraînent la disparition des mousses, des lichens et la réduction du nombre d'espèces de plantes vasculaires dominantes dans les zones intactes ou peu perturbées (*Dryas punctata*, *Cassiopa tetragona*). En revanche, on note

l'apparition et l'abondance d'autres espèces de plantes vasculaires (*Alopecurus alpinus*, *Delphinium chamissonis*, *Myosotis suaveolens*, *Poa arctica*, *Polygonum laxmanii*, *Potentilla gelida*, *Rhodiola rosea*, *Taraxacum schamissonis*), parmi lesquelles deux espèces (*Potentilla gelida*, *Rhodiola rosea*) sont rares et protégées dans cette région (Laboutin *et al.*, 1985).

De ce fait, il est évident que les marmottes à tête noire influencent directement l'aspect et la structure du paysage de la toundra arctique en provoquant le développement d'îlots de verdure. Nous pouvons conclure qu'en milieu arctique les marmottes à tête noire ont un effet considérable sur la flore locale, qui s'exprime non seulement dans la morphologie de la végétation (Kapitonov, 1978*b*), mais aussi dans sa composition spécifique. La diversité générale de la communauté augmente même si la diversité "intra-îlot" diminue. Nos résultats montrent que l'activité des marmottes à tête noire favorise la conservation et l'enrichissement spécifique de la flore arctique de la réserve naturelle du Delta de Léna.

4.2.8.2. Alpes

Le milieu alpin est beaucoup plus hétérogène que le milieu arctique. Ce fait est inhérent à la nature climatique et physique du milieu : climat plus tempéré avec de fortes amplitudes de variation ; relief très accentué ; processus géomorphologiques entraînant des perturbations physiques importantes et fréquentes (avalanches, éboulis, etc.). De plus, la pression anthropique est plus importante dans ces régions que dans les régions arctiques. Dans les Alpes françaises, l'évolution du pastoralisme est un agent de "surpâturage" important. Les troupeaux actuels sont plus grands et peu gardés. Cette hétérogénéité du milieu n'est pas sans conséquence sur la diversité floristique globale des Alpes.

Donc, les réponses de la végétation locale à l'impact de l'activité des marmottes alpines peuvent être variées selon les microhabitats étudiés. Ainsi, dans la pelouse alpine et dans la lande sèche, la végétation proche des terriers principaux de marmottes alpines présente de faibles valeurs de richesse et de diversité spécifique. En revanche, dans la prairie pâturée, nous n'observons pas de différence pour ces caractéristiques. Dans les sites surpâturés, on assiste à d'importantes diminutions de la diversité spécifique de la flore locale (Steen, 1980 ; Salomez, dans Farand, 1995*a*). Les communautés qui en résultent sont des formes de résistance à la consommation. Mais, l'impact des marmottes alpines sur la diversité et la richesse spécifique de la végétation locale est probablement masqué par l'impact global de pâturage du bétail.

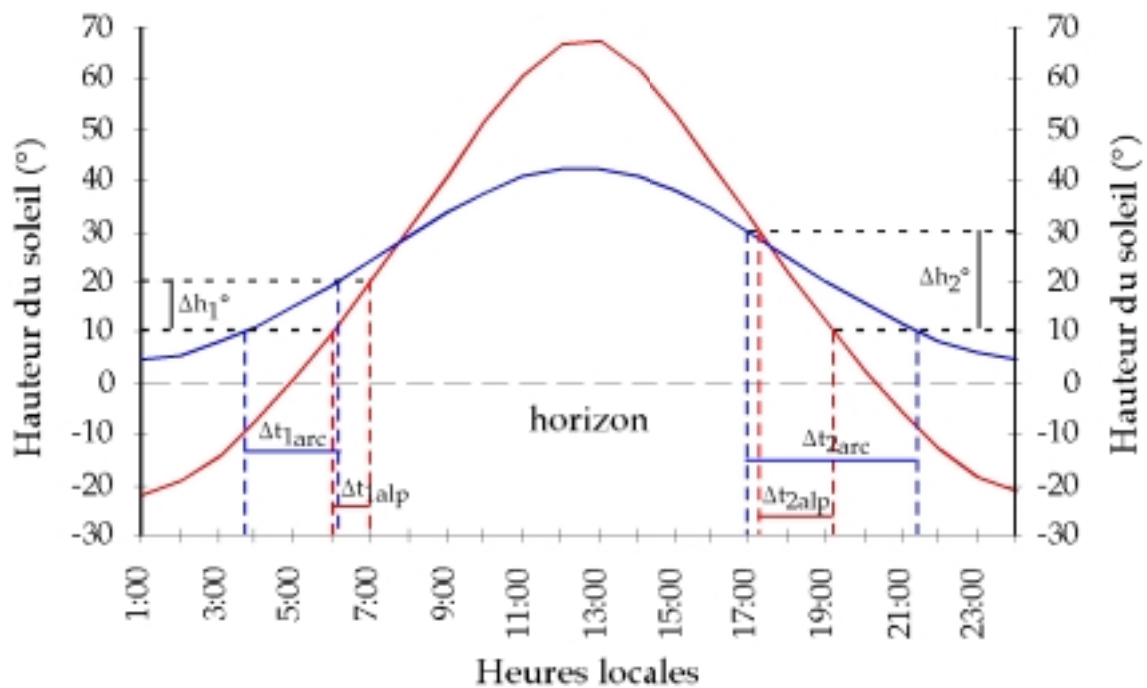
Cependant, malgré la différence des paysages, des effets communs s'observent dans les trois domaines vitaux étudiés : la végétation à proximité des terriers principaux de marmottes alpines est dominée par des espèces de poacées (*Poa alpina*, *P. pratensis*, *Phleum alpinum*) ; sa composition spécifique se différencie de la base floristique du milieu ; l'apparition de certaines espèces auprès des terriers principaux de marmottes alpines est plus fréquente. *Poa alpina* et *P. pratensis* sont des espèces colonisatrices rudérales, qui résistent fortement au piétinement (Delmas, 1993 ; Aeschimann et Burdet, 1989). *Phleum alpinum* est une espèce caractéristique des reposoirs à bestiaux avec un sol riche en azote (Travaux scientifiques de la Parc National de la Vanoise, 1974). Parmi les espèces, dont la présence est liée à l'activité des marmottes, *Cerastium arvense*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens* sont des plantes rampantes, qui supportent très bien le piétinement. Cette dernière espèce est de plus en plus utilisée pour le réengazonnement de pistes de ski et des travaux (Delmas, 1993).

De nombreuses études ont montré que les animaux influencent la diversité floristique par les perturbations qu'ils créent (Hobbs *et al.*, 1988 ; Reichman et Smith, 1985 ; Platt et Weis, 1977 ; Tilman, 1983). Ainsi, nous pouvons considérer que les perturbations locales (remblais, comportement fouisseur, piétinement) provoquées par les marmottes alpines exercent un effet considérable sur la diversité, la composition et la richesse spécifique de la végétation locale.

5. Synthèse et conclusions générales

5.1. L'entraînement des rythmes nycthéméraux

Les résultats de notre étude montrent que la variabilité de l'activité journalière des marmottes à tête noire, dans les conditions du jour polaire, est plus importante que chez les marmottes alpines. Le même effet a déjà été observé entre plusieurs espèces de mammifères vivant dans la région arctique et les zones tempérées (Daan et Aschoff, 1975). En effet, en raison de la faible amplitude de la courbe journalière du soleil dans les régions arctiques, le taux de changement d'intensité de la lumière y est plus faible que dans les régions de basse latitude. Ainsi, les mêmes variations de moment de prise ou de fin d'activité journalière par rapport à une hauteur donnée du soleil ne reflètent pas les mêmes variations d'intensité lumineuse au cours du temps : elles sont plus importantes dans les régions polaires que dans les régions de basse latitude (Figure 41).



Pour Δh_1° , $\Delta t_{1arc} > \Delta t_{1alp}$; pour Δh_2° , $\Delta t_{2arc} > \Delta t_{2alp}$

Figure 41. Variations de la hauteur du soleil le 21 juin au cours de la journée. Rouge : dans le milieu alpin (45°N 6°E) ; bleu : dans le milieu arctique (71°N 127°E).

Ce phénomène permet également d'expliquer, en partie, la différence observée dans la durée d'activité journalière de surface, chez les deux espèces de marmottes étudiées. En effet, de mi-juin à fin juillet, les marmottes à tête noire restent hors de leurs terriers plus longtemps que les marmottes alpines. La durée de la prise de nourriture s'en trouve alors augmentée.

Finalement, les différences comportementales entre les deux espèces de marmottes, mises en évidence pendant la période d'été, portent aussi bien sur la durée d'activité journalière globale que sur l'organisation temporelle des prises alimentaires. Dans la région arctique, la photophase continue permettrait d'allonger la durée d'activité journalière des marmottes à tête noire, facteur supplémentaire pour assurer qualitativement et quantitativement l'accumulation de graisse par les animaux durant la courte saison d'activité.

Nos résultats indiquent que, dans les conditions naturelles, l'organisation du rythme d'activité journalière hors terrier est assez semblable chez les marmottes alpines et les marmottes à tête noire, malgré la différence de leurs milieux. Leur rythme d'activité journalière est de type bimodal avec un pic en milieu de matinée et un autre en fin de journée. Le moment de mi-période d'activité hors terrier, pour chaque espèce, se situe toujours une heure après le passage du soleil au zénith. Le cycle de lumière, exprimé par la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon, est le facteur le plus important dans le contrôle du rythme nycthéméral. Les moments de prise d'activité journalière hors terrier, pour ces deux espèces des marmottes, sont étroitement synchronisés avec les mêmes valeurs de hauteur du soleil. Les variations de ces moments sont moins importantes que celles observées lors de la fin de l'activité en surface.

Ces résultats vont à l'encontre des suggestions théoriques du modèle de rythme d'activité circadienne (*level-and-threshold model*) de Wever (1965). En effet, dans le cadre de ce modèle, la durée de l'activité journalière serait déterminée par la période lorsque le moment d'oscillation biologique se trouve au-dessus d'un certain seuil. Et dans les conditions naturelles, la force du synchroniseur (*Zeitgeber*) serait l'unique responsable de l'entraînement de l'oscillation biologique de l'organisme. Celle-ci serait déterminée par le rapport entre la lumière et l'obscurité (*LD-ratio*) et la durée des crépuscules. La force du synchroniseur serait maximale pour un rapport lumière/obscurité LO de 1:1 accompagné de longs crépuscules. Ainsi, dans les conditions du jour polaire (lumière continue : LL), le synchroniseur serait trop faible pour entraîner l'oscillation biologique (Wever, 1965). Selon l'auteur, chez les animaux

diurnes, la phase d'oscillation biologique, exprimée par la mi-période d'activité journalière, serait avancée par une augmentation de la période du synchroniseur ou de sa valeur moyenne ou du rapport LO ou de la durée des crépuscules.

Des observations en conditions naturelles et artificielles ont montré que l'activité locomotrice des animaux obéit à un système d'oscillation circadien à deux pics (celui du début étant plus prononcé que celui de la fin de l'activité journalière), suggérant l'existence d'un rythme circadien à deux oscillateurs (Aschoff, 1966). Les expériences de libre-cours ont permis de mettre en évidence que le rythme d'activité circadienne peut, chez plusieurs espèces de mammifères (Pittendrigh, 1960, 1967 ; Hoffman, 1971 ; Pittendrigh et Daan, 1976) et d'oiseaux (Gwinner, 1974), se décomposer en deux éléments (« *splitting* »).

Ultérieurement, différentes réponses à l'éclairement ont été observées chez les animaux : celles du début d'activité étant plus prononcées et plus stables que celles de la fin d'activité (Daan et Aschoff, 1975 ; Elliott et Pittendrigh dans Pittendrigh, 1981 ; Reierth et Stokkan, 1998a).

Compte tenu des résultats précédents, Pittendrigh (1974, 1981) a proposé un modèle à deux oscillateurs du rythme d'activité circadienne. Le premier oscillateur réagit principalement à la lumière en début d'activité (c'est l'oscillateur du matin pour les animaux diurnes et l'oscillateur du soir pour les animaux nocturnes). Le deuxième oscillateur répond principalement au signal lumineux de fin d'activité. L'oscillateur de début d'activité serait dominant par rapport à l'oscillateur de fin d'activité.

Les résultats de notre étude semblent plutôt corroborer la théorie des deux oscillateurs de Pittendrigh. Néanmoins, il est nécessaire de rester prudent, car souvent les modèles généralistes n'expliquent pas forcément les spécificités individuelles des êtres vivants (Campan, 1980). D'autant plus que, dans les conditions naturelles, notre connaissance de l'activité des marmottes dans leurs terriers reste assez limitée.

5.2. L'influence des marmottes sur la végétation

Les espèces végétales peuvent réagir à des changements de conditions environnementales comme la disponibilité en nutriments, le régime de température, de lumière ou d'eau par l'augmentation ou par la diminution de leur productivité (Chapin et Shaver, 1985 ; Hartley *et al.*, 1999). Souvent, ces changements environnementaux affectent la production annuelle de certaines espèces végétales dans la toundra arctique et dans les montagnes des Alpes (Chapin et Shaver, 1985 ; Ozenda, 1985).

De ce fait, la végétation dans les milieux arctiques et alpins est essentiellement contrôlée par les facteurs abiotiques. Néanmoins, toutes les prédictions concernant les modifications floristiques nécessitent la prise en compte d'un certain nombre de facteurs biotiques, comme les interactions entre espèces végétales (Jonasson, 1992).

Grime (1974) a suggéré que l'évolution la végétation était associée à trois stratégies principales :

- La stratégie de compétition est généralement associée aux zones non perturbées. Les espèces manifestant cette stratégie sont caractérisées par leur fort taux de croissance et leur grande capacité d'utilisation de la lumière, de l'eau, des nutriments et de l'espace.
- La stratégie de tolérance au stress est associée aux environnements à faible production. Souvent, les espèces végétales présentant cette stratégie sont de petite taille, avec un faible taux de développement et elles présentent des adaptations particulières pour survivre dans des conditions de stress permanent.
- La stratégie rudérale est caractéristique des milieux sévèrement perturbés. Les espèces répondant à cette stratégie présentent des capacités de croissance rapide et de résistances aux perturbations.

Ces trois stratégies constituant des exemples extrêmes, on trouve plus souvent, dans la nature, des combinaisons de ces stratégies. Toutefois, la productivité potentielle d'un habitat représente le facteur principal qui détermine l'importance relative de ces trois stratégies (Grime, 1977). En effet, dans des conditions de stress environnemental faible, on observe une productivité floristique importante et les espèces hautement compétitives (croissance rapide) sont favorisées. Dans des conditions de fort stress environnemental, les espèces compétitives déclinent en faveur des espèces à développement moins rapide, mais adaptées au stress et au maintien du développement. Ainsi, en conditions sévères de milieu, la pression

abiotique (basse température, manque d'eau et de nutriments) diminue les interactions biotiques de la végétation (Grime, 1973, 1977). Les espèces végétales sont principalement adaptées à conserver les ressources existantes, plutôt qu'à rivaliser pour l'acquisition de nouvelles ressources vitales. Cette théorie est en accord avec les observations d'Odum (1963), qui a mis en évidence que richesse et équitabilité spécifiques sont maximum lorsque les conditions de dérangement ou de stress sont modérées.

Les écosystèmes arctiques sont connus comme des milieux limités par la pauvreté du sol en nutriments (souvent en azote) (Jonasson, 1992 ; Hartley *et al.*, 1999). Les basses températures et la présence de pergélisol ralentissent considérablement le cycle de l'azote dans le sol (Grime, 1977 ; Laboutin *et al.*, 1985 ; Hartley *et al.*, 1999). On sait que la productivité végétale augmente après fertilisation du sol de la toundra (Haag, 1974 ; Shaver et Chapin, 1980 ; Jonasson, 1992). Les formes prédominantes de la végétation arctique sont représentées par des arbrisseaux, de petites plantes vivaces, des bryophytes et des lichens (Billing et Mooney, 1968). Ces végétaux sont caractérisés par des besoins modestes en nutriments et par leur petite taille. Pendant l'hiver, lorsque le sol est gelé et que l'eau n'est plus disponible pour leurs racines, leurs parties aériennes sont bien protégées contre la dessiccation par la couche de neige (Grime, 1977).

Les résultats de notre étude montrent que le milieu des marmottes alpines (étage alpin) est plus productif que le milieu des marmottes à tête noire (région arctique). La flore alpine étudiée s'avère plus riche en espèces, principalement celles de la famille des Astéracées, des Poacées, des Cypéracées et des Rosacées. La structure de la communauté végétale alpine se caractérise par une abondance un peu plus forte d'espèces de la famille des Poacées et des Cypéracées, ce qui explique une équitabilité (J') plus importante pour la végétation alpine que pour la végétation arctique.

La flore arctique étudiée est principalement constituée par des arbrisseaux (*Dryas punctata* et *Cassiope tetragona*), des bryophytes et des lichens. Une seule espèce (*Dryas punctata*) domine largement toutes les autres. Ce fait peut s'expliquer par le degré élevé de stress environnemental (Grime, 1973). En effet, les basses températures et la rareté des nutriments ne favorisent qu'un nombre assez limité d'espèces, capables de tolérer des conditions spécifiques qui limitent la productivité végétale.

Il est important de remarquer que l'écologie des formes végétales dominantes diffère, entre milieu alpin et milieu arctique. Ainsi, les plantes alpines de la famille des Poacées et des Cypéracées sont souvent caractérisées par un taux de croissance assez important, ainsi que par une tendance à envahir l'espace aérien et souterrain (Grime, 1974 ; Delmas, 1993). Par contre, l'arbrisseau *Dryas punctata*, espèce dominante du milieu arctique, avec ses formes rampantes, se distingue par sa capacité à se développer dans les milieux froids et peu productifs (Flore arctique de l'URSS, 1984). Or, Grime (1977) distingue des dominants " compétitifs " et des dominants " tolérant au stress ". Les premiers dépendent des gains en ressources vitales de l'environnement, les seconds sont liés à l'aptitude à maintenir, sur le long terme, une croissance lente dans des conditions peu favorables.

La prédisposition à mobiliser l'azote a peu d'importance pour les espèces adaptées à survivre dans des conditions de fertilité faible (Mahmud et Grime, 1976). D'autres études ont confirmé cette conclusion et l'ont étendue aux autres ressources vitales (Hackett, 1965 ; Clarkson, 1967 ; Higgs et James, 1969 ; Jonasson, 1992). Ultérieurement, des études comparatives (Myerscough et Whitehead, 1967 ; Hutchinson, 1967 ; Parsons, 1968 ; Loach, 1970) ont montré que pour toutes les espèces végétales, une croissance rapide et une grande taille des parties végétales constituent un désavantage lors d'un fort stress environnemental. Grime (1977) conclut donc que la stratégie de compétition directe (utilisation maximale des ressources vitales) est plus associée à un environnement fertile et relativement peu perturbé.

Les résultats de notre étude montrent que les activités des marmottes alpines et des marmottes à tête noire provoquent des changements dans la végétation locale. Néanmoins, l'impact des marmottes sur l'étage alpin est différent de celui des marmottes en milieu arctique :

- Dans la toundra, sur le sol fertilisé par les marmottes à tête noire, la biomasse de la poacée *Poa arctica* augmente. En revanche, dans les Alpes, la biomasse de la végétation, au voisinage des terriers principaux de marmottes alpines, ne se distingue pas significativement de celle de la végétation des zones peu ou pas affectées par la présence des marmottes. Ce fait peut être expliqué par la différence de composition du sol en nutriments, entre le milieu alpin et le milieu arctique. Dans les conditions environnementales plus tempérées de l'étage alpin, le sol paraît plus riche et, par conséquent, plus favorable à une production

végétale élevée. Dans ces conditions, l'impact des marmottes alpines passe inaperçu, en ce qui concerne la biomasse de la végétation locale.

- Dans les Alpes, les principales espèces liées à la présence de marmottes sont des plantes rudérales (*Poa pratensis*, *P. alpina*, *Taraxacum alpinum*, *Trifolium repens*, à l'exception de *Phleum alpinum*). Souvent présentes le long des chemins et sentiers, ces espèces montrent une capacité particulière à résister au piétinement. Dans la toundra arctique, l'écologie des principales espèces liées à l'activité des marmottes à tête noire est plus variée : *Poa arctica* et *Potentilla gelida* sont des espèces plutôt rudérales, *Delphinium chamissonis* et *Myosotis suaveolens* sont nitrophiles, *Rhodiola rosea* est une succulente. Ceci traduit un degré différent de compétition entre les milieux alpin et arctique. Dans les conditions arctiques, la végétation locale est peu concurrentielle, permettant l'installation, auprès des terriers de marmottes, non seulement d'espèces rudérales (qui résistent aux perturbations physiques), mais aussi d'autres plantes potentiellement non compétitives. Ces dernières, en s'installant à la périphérie des remblais de terriers, évitent le piétinement et trouvent leur niche écologique (un sol fertilisé pour les nitrophiles, un substrat sec pour les succulentes). Dans les conditions plus tempérées du milieu alpin, la végétation présente plus de prédisposition à utiliser les ressources vitales. Si, sur les remblais des terriers de marmottes alpines, nous trouvons principalement des espèces tolérant les fortes perturbations (piétinement), sur leur périphérie, la végétation environnementale laisse peu de chance aux nouvelles espèces, potentiellement peu compétitives, de trouver leur place.

Dans un environnement en conditions extrêmes, l'importance de compétition pour la végétation est limitée par les facteurs abiotiques (basses températures, ressources en nutriments limitées, sécheresse, Grime, 1973). Pourtant, Oksanen *et al.* (1981), argumentent le contraire : dans les milieux peu productifs, la compétition pour les ressources entre les espèces végétales joue un rôle principal, où l'activité des mammifères herbivores pour la structuration des populations végétales est très présente (Oksanen, 1988). Notre étude ne nous permet pas de privilégier le point de vue de Grime (1973) plutôt que celui d'Oksanen *et al.* (1981). Cependant nos résultats vont dans le sens des suggestions théoriques de Grime, en particulier : l'effet de la compétition directe entre espèces floristiques diminue avec l'augmentation du stress environnemental.

5.3. Conclusions générales

L'animal s'installe dans son milieu en fonction d'un passé spécifique d'actions sélectives naturelles liées à la diversité du biotope, à la diversité de la végétation, aux possibilités de nutrition, de reproduction, etc. qui ont peu à peu modelé sa morphologie, sa physiologie, son comportement (Gautier *et al.*, 1978).

Toutes les études récentes s'accordent à dire que les deux grandes lignées de la tribu des *Marmotini* que sont le genre *Spermophilus* et le genre *Marmota*, sont issus d'un ancêtre commun *Miospermophilus* (Thomas et Martins 1993 ; Giboulet *et al.*, 1997 ; Kruckenhauser *et al.*, 1999 ; Steppan *et al.*, 1999). Vers la fin du Miocène, celui-ci a subi une radiation, donnant naissance à de nombreuses formes d'écureuils terrestres. L'une d'elles se spécialise dans l'exploitation des milieux ouverts, froids et périglaciaires, et conduit à l'apparition des premières formes de marmottes. Au Pliocène, les marmottes ancestrales habitaient dans les steppes de basses altitudes et latitudes de l'Amérique du Nord, dans des conditions environnementales similaires à celles de *Marmota monax* actuellement (Kruckenhauser *et al.*, 1999). Lors des glaciations de la fin du Pliocène, les marmottes du sous genre *Marmota* (*Marmota*) (Steppan *et al.*, 1999) migrent par le détroit de Béring, alors émergent, et colonisent le continent asiatique (Kruckenhauser *et al.*, 1999 ; Steppan *et al.*, 1999). La traversée du détroit entre l'Alaska et l'Asie n'a été possible qu'aux animaux ayant une socialité développée, capables de résister aux rudes conditions environnementales (Kruckenhauser *et al.*, 1999). Selon Zimina et Gerasimov (1973), les marmottes, bien adaptées aux conditions écologiques des zones périglaciaires, auraient colonisé le continent paléarctique durant le Pléistocène en suivant le front des calottes glaciaires. Lors des périodes de réchauffement interglaciaire, la marmotte alpine va trouver refuge dans les hautes vallées de montagnes (Preleuthner *et al.*, 1996). C'est aussi le cas, en Asie centrale, pour *M. caudata* et *M. menzbieri*, qui se sont réfugiées dans les montagnes de l'Altaï (Bibikov, 1996 ; Zholnerovskaya, 1996). Dérivée de cette forme ancestrale, une espèce, plutôt généraliste des milieux arides steppiques, donnera naissance aux deux derniers groupes de marmottes eurasiatiques : l'un spécialisé aux zones steppiques xériques (*M. baibacina* et *M. bobak*), et l'autre spécialisé aux zones de toundra-steppe et pergélisol (*M. camtschatica*, *M. sibirica* et *M. himalayana*) (Bibikov, 1996 ; Steppan *et al.*, 1999).

Les marmottes alpines et les marmottes à tête noire sont considérées comme des espèces monogames. La monogamie, niveau le plus élevé de la socialité (Michener, 1983), semble avoir évolué principalement en réponse à des conditions

environnementales particulièrement sévères (Kruckenhauser *et al.*, 1999). Elle permet d'optimiser la valeur sélective des parents en prolongeant l'investissement parental (dispersion retardée), assurant ainsi de meilleures chances de survie à leurs jeunes lors de la dispersion (Armitage, 1981, 1988).

Les recherches de Barash (1973a) sur le genre *Marmota* ont mis en évidence que le niveau de socialité des différentes espèces de marmottes dépend de la dureté de l'environnement. Plus la saison active est brève, plus le niveau de socialité se complexifie. Une étude intraspécifique chez *M. flaviventris* a montré que les variations de la socialité chez cette espèce sont sous l'influence de l'environnement (Barash, 1973b). Ainsi, les populations de moyenne altitude comprennent des animaux plutôt solitaires et agressifs entre eux alors que les animaux des populations de haute altitude sont plus tolérants et plus sociaux. Selon Armitage (1981, 1999), la socialité peut être considérée comme une stratégie d'histoire de vie augmentant la valeur sélective des membres du groupe. Parmi les bénéfices de la vie en groupe, on peut citer l'augmentation de la survie (partage des ressources du territoire, détection des prédateurs, thermorégulation sociale), la possibilité de se reproduire dans son groupe et la possibilité de coopérer avec ses parents pour l'élevage des jeunes apparentés.

Les études sur l'hibernation de la marmotte alpine (Arnold, 1988) et de la marmotte à tête noire (Vasiliev, 1989) ont mis en évidence les avantages de la thermorégulation sociale. D'après Kapitonov (1978a), le nombre moyen de marmottes à tête noire dans un hibernaculum peut varier de 6 à 36 individus. Ce fait amène à penser que, chez ces animaux, plusieurs groupes familiaux peuvent hiberner ensemble. Ceci n'a jamais été observé jusqu'au présent chez les marmottes alpines.

Les mécanismes conduisant à l'abaissement du niveau du métabolisme au cours de l'hibernation des marmottes sont, encore de nos jours, mal compris. Cependant, quelques données physiques et physiologiques sur l'hibernation des marmottes alpines et des marmottes à tête noire (Tableau 8) nous permettent de suggérer que, pendant l'hibernation, le métabolisme de base des marmottes à tête noire est inférieur à celui des marmottes alpines. En effet, un abaissement important de la température centrale et une faible consommation d'oxygène ralentissent les vitesses de réaction chimique de l'organisme et diminuent, de ce fait, les dépenses énergétiques nécessaires au maintien du métabolisme (Cochet, 1996). C'est pourquoi,

pendant l'hibernation, les marmottes à tête noire semblent consommer leurs réserves lipidiques de manière plus économiques que les marmottes alpines.

Il est connu qu'en conditions semblables les homéothermes perdent une même quantité de chaleur par unité de surface. Or, si volume et masse augmentent avec le cube des dimensions linéaires, la surface, ne s'accroît qu'avec le carré de celles-ci. C'est pourquoi, dans un groupe taxonomique donné, le rapport surface/volume corporel d'un animal est, d'autant plus favorable que celui-ci est plus grand et, de ce fait, cet animal perdra proportionnellement moins de chaleur. La règle de Bergmann établit des relations entre l'ambiance thermique de l'environnement, la taille et le rapport entre surface et poids du corps, chez les vertébrés homéothermes : chez une même espèce, ou chez des espèces voisines, à conditions écologiques égales (ressources alimentaires, densité de populations, pressions de prédation, etc.), les tailles les plus grandes s'observent dans les parties les plus froides de l'aire de distribution. Bien qu'il y ait de nombreuses exceptions à cette règle (le caribou, le cerf commun européen ou, chez les oiseaux, certains Passériformes, Sacchi et Testard, 1971), elle semblerait être observée dans le cas des marmottes (Panteleiev *et al.*, 1998). En raison de l'hibernation, ces animaux ne mènent une vie active dans leurs milieux que lorsque les conditions climatiques sont réellement favorables (printemps – été). Il y a aussi certainement l'intervention de différences physiologiques de métabolisme chez ces deux espèces, lors de l'hibernation.

Nous pouvons conclure sur les points suivants :

Les ancêtres des marmottes alpines et des marmottes à tête noire actuelles sont issus des régions de basses latitudes (période journalière bien marquée), à milieux ouverts, froids et périglaciaires. Chez ces deux espèces, ce fait a déterminé l'organisation de rythmes d'activité journalière similaires, par rapport aux principaux facteurs périodiques que sont lumière et température : la prise d'activité en surface à partir de la même hauteur du soleil et la thermorégulation comportementale vis-à-vis de l'inconfort thermique. Toutefois, dans les régions arctiques, la dureté des conditions environnementales semble d'avoir déterminé quelques adaptations particulières chez la marmotte à tête noire, principalement dans le déroulement de l'hibernation : hibernation simultanée de plusieurs familles et utilisation plus économique des réserves lipidiques.

L'activité des marmottes alpines et des marmottes à tête noire dans leurs milieux respectifs provoquent des changements assez importants dans la structure des communautés végétales. Cependant, nos résultats montrent, que les changements locaux de végétation dépendent non seulement du mécanisme des perturbations locales, provoquées par l'activité des animaux, mais aussi de conditions environnementales et de la structure floristique de l'écosystème dans lequel l'événement se déroule.

Notre étude souligne aussi l'intérêt d'effectuer les observations directement dans des conditions naturelles. Des observations, réalisées en conditions artificielles ou expérimentales, permettent de tester certaines hypothèses et de proposer des modèles théoriques. Cependant, il est indispensable pour généraliser les résultats ainsi obtenus, et valider les prédictions théoriques, de les compléter par une phase d'observation directe sur le terrain. Cette phase nécessite un suivi continu des animaux étudiés, ce qui n'est pas toujours réalisable pour toutes les espèces de mammifères. Pour cet objectif, les marmottes semblent être un bon modèle.

6. Bibliographie

- Abe H. et Sugimoto S. (1987). Food-anticipatory response to restricted food access based on the pigeon's biological clock. *Anim. Learn. Behav.* **15** : 353-359.
- Aeschimann D. et Burdet H.M. (1989). *Flore de la Suisse*. Neuchâtel, Griffon, 597 pp.
- Allainé D., Rodrigue I., Le Berre M. et Ramousse R. (1994). Habitat preference of alpine marmots, *Marmota marmota*. *Can. J. Zool.* **72** : 2193-2198.
- Allainé D., Graziani L. et Coulon J. (1998). Postweaning mass gain in juvenile alpine marmots, *Marmota marmota*. *Oecologia*, **113** : 370-376.
- Allainé D., Brondex F., Graziani L., Coulon J. et Till-Bottraud I. (2000). Male-biased sex ratio in litters of Alpine marmots supports the helper repayment hypothesis. *Behav. Ecol.* sous presse.
- Aloia R.C. (1981). L'hibernation. *La Recherche*, **128** : 1376-1383.
- Altman J. (1974). Observational study of behaviour : Sampling methods. *Behaviour*, **49** : 227-267.
- Archer S. et Detling J.K. (1984). The effects of defoliation and competition on regrowth of tillers of two North American mixed-grass prairie graminoids. *Oikos*, **43** : 351-357.
- Archer S., Garrett M. G. et Detling J.K. (1987). Rate of vegetation change associated with prairie dog *Cynomys ludovicianus* grazing in North American mixed-grass prairie. *Vegetatio*, **72** : 159-166.
- Arkticheskaya flora SSSR (1964). (Flore arctique de l'URSS), Leningrad, **2** : 129, [en russe].
- Arkticheskaya flora SSSR (1971). (Flore arctique de l'URSS), Leningrad, **6** : 147, [en russe].
- Arkticheskaya flora SSSR (1980). (Flore arctique de l'URSS), Leningrad, **8(1)** : 235, [en russe].
- Arkticheskaya flora SSSR (1984). (Flore arctique de l'URSS), Leningrad, **9(1)** : 139, [en russe].
- Armitage K.B. (1976). Scent marking by yellow-bellied marmots. *J. Mammal.* **57** : 583-584.
- Armitage K.B. (1981). Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. *Oecologia* (Berlin), **48** : 36-49.
- Armitage K.B. (1987). Social dynamics of mammals : reproductive success, kinship and individual fitness. *Trends. Ecol. Evol.* **2** : 279-283.

- Armitage K.B. (1988). Ressources and social organisation of ground-dwelling squirrels. In : *The ecology of social behaviour*. Slobodchikoff Ed. New York, Akademic Press. 131-155.
- Armitage K.B. (1996). Dynamique sociale, parentèle et dynamique des populations chez les marmottes. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 113-128.
- Armitage K.B. (1999). Evolution of sociality in marmots. *J. Mammal.* **80**(1) : 1-10.
- Armitage K.B., Melcher J.C. et 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)*, **118** : 151-156.
- 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.
- 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, Durio, Gallo Orsi & Macchi Eds. Torino, Italy, 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, Durio, Gallo Orsi & Macchi Eds. Torino, Italy, 47-54.
- Arnold W., Heldmaier G., Ortmann S., Pohl H., Ruf T. et Steinlechner S. (1991). Ambient temperatures in hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots (*Marmota marmota*). *J. Therm. Biol.* **16**(4) : 223-226.
- Arnold W. et Dittami J. (1997). Reproductive suppression in male alpine marmots. *Anim. Behav.* **53** : 53-66.
- Aschoff J. (1960). Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* **25** : 11-28.
- Aschoff J. (1966). Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology*, **47** : 657-662.
- Aschoff J. (1979). Circadian rhythms: General features and endocrinological aspects. In : *Endocrine rhythms*. Krieger Ed. Raven Press, New York, 1-60.

- Aschoff J. (1981). Free-running and entrained circadian rhythms. In : *Handbook of behavioral neurobiology*. Vol. 4 *Biological rhythms*. Aschoff Ed. Plenum Press, New York and London, 81-93.
- Aschoff J. (1986). Anticipation of daily meal : A process of " learning " due to entrainment. *Monogr. Zool. Ital.* **20** : 195-219.
- 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.
- Barash D.P. (1973a). The social biology of Olympic marmot. *Anim. Behav. Monog.* **6** : 171-249.
- Barash D.P. (1973b). Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* **21** : 579-584.
- Barash D.P. (1974). The evolution of marmot society : a general theory. *Science*, **185** : 415-420.
- Barash D.P. (1976). Social behavior and individual differences in free-living alpine marmots (*Marmota marmota*). *Anim. Behav.* **24** : 27-35.
- Barash D.P. (1989). *Marmots : Social Behavior and Ecology*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Bassano B., Peracino V., Peracino V. et Montacchini F. (1996). Composition du régime alimentaire et habitudes alimentaires dans un groupe familial de marmotte alpine (*Marmota marmota*) – Données préliminaires. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 135-140.
- Batschelet E. (1981). *Circular statistics in biology*. New York, London, Academic Press.
- Bel M.-C. (1998). *Le marquage jugal chez la marmotte alpine (Marmota marmota L. 1758) : aspects éco-éthologiques et étude du système de communication chimique*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon
- Bibikov D.I. (1989). *Surki. –Marmottes*. Moscou : Agropromizdat, 255 pp. [en russe].
- Bibikov D.I. (1996). *Die Murmeltiere der Welt*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.

- Bibikov V.I. et Berendyaev S.A. (1978). Seryi surok (*Marmota baibacina* Kastsh.). V kn. : *Surki : rasprostranenie i ekologiya*. - Marmotte grise. In : *Marmottes : distribution et écologie*. Zimina Ed. Nauka, Moscow, 39-79. [en russe].
- Billing W.D. et Mooney H.A. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* **43** : 481-529.
- Blumstein D.T. et Armitage K.B. (1997). Does sociality drive the evolution of communicative complexity ? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The Amer. Nat.* **150** : 179-200.
- Boulos Z. et Terman M. (1980). Food availability and daily biological rhythms. *Neurosci. Bevah. Rev.* **4** : 119-131.
- Bovet J. et Oertli E.F. (1974). Free-running circadian activity rhythms in free-living beaver (*Castor canadensis*). *J. Comp. Physiol.* **92** : 1-10.
- Bünning E. (1967). *The physiological clock*. Second Edition. Springer-Verlag. New-York, Heidelberg, Berlin, 167 pp.
- Callait M.-P. (1999). *Relation hôte-parasites dans un écosystème alpin : Dynamique annuelle et Structures spatiales chez la marmotte alpine (Marmota marmota)*. Thèse de Doctorat, Université de Savoie, Chambéry.
- Campan R. (1980). *L'animal et son univers. Etude dynamique du comportement*. Bios, Université Paul Sabatier, Privat, 258 pp.
- Canguilhem B. (1985). L'adaptation des mammifères au froid. *Bull. Soc. Ecophysiol.* **10** : 21-25.
- Chaline J. et Mein P. (1979). *Les rongeurs et l'évolution*. Doin, Paris.
- Chapin F.S. et Shaver G.R. (1985). Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology*, **68** : 189-209.
- Chassériaux J.-M. (1984). *Conversion thermique du rayonnement solaire*. Dunod, Bordas Ed. Paris. 274 pp.
- Clarkson D.T. (1967). Phosphorus supply and growth rate in species of *Agrostis* L. *J. Ecol.* **55** : 111-118.
- Climat de l'URSS (1966). (Spravotchnik po klimatu SSSR) Leningrad. Gidrometeoizdat, **24**(2). [en russe].
- Climat de l'URSS (1967). (Spravotchnik po klimatu SSSR) Leningrad. Gidrometeoizdat, **24**(3). [en russe].
- Climat de l'URSS (1968). (Spravotchnik po klimatu SSSR) Leningrad. Gidrometeoizdat, **24**(4). [en russe].

- Cochet N. (1996). *Lipolyse et acides gras dans deux dépôts adipeux blancs au cours du cycle saisonnier de la marmotte alpine (Marmota marmota)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon.
- Cochet N., Le Berre M. et Le Guelte L. (1992). Rhythm and behaviour in group of three hibernating alpine marmots (*Marmota marmota*). In : *Proc. of the 1st Int. Symp. on Alpine marmot and gen. Marmota*. Bassano, Durio, Gallo Orsi & Macchi Eds. Torino, Italy, 55-61.
- Couturier M.A.J. (1963). Contribution à l'étude du sommeil hibernant chez la marmotte des Alpes, *Marmota marmota* L. 1758. *Mammalia*, **27** : 455-482.
- Couturier M.A.J. (1964). *Le gibier des montagnes françaises*. Arthaud, Grenoble.
- Daan S. (1981). Adaptive daily strategies in behavior. In : *Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 4 Biological rhythms*. Aschoff Ed. Plenum Press, New York and London, 275-298.
- Daan S. et Aschoff J. (1975). Circadian rhythms of locomotor activity in captive birds and mammals: their variations with season and latitude. *Oecologia*, **18** : 269-316.
- Davis D.E. (1967) The annual rhythm of fat deposition in woodchucks (*Marmota monax*). *Physiol. Zool.* **40** : 391-402.
- DeCoursey P.J. (1960). Phase control activity in a rodent. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* **25** : 49-55.
- Del Moral R. (1984). The impact of the Olympic marmot on subalpine vegetation structure. *Am. J. Bot.* **71** : 1228-1236.
- Dobson F.S et Murie J.O. (1987). Interpretation of intraspecific life history patterns : evidence from columbian ground squirrels. *The Amer. Nat.* **129**(3) : 382-398.
- Ellerman J.R. et Morrison-Scott T.S.C. (1951). *Checklist of Palearctic and Indian Mammals, 1759 to 1946*. British Museum of Natural History, London.
- Emberger L. (1954). Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. Zool. Faculté des Sciences, Montpellier, Bot.* **7** : 3-45.
- Eskin A. (1971). Some properties of the system controlling the circadian activity rhythm of sparrows. In : *Biochronometry*. Menaker Ed. National Academy of Sciences, Washington, 55-80.
- Farand E. (1995a). *Rôle des herbivores mammaliens sur la diversité floristique des milieux ouverts : mécanismes et patrons*. Rapport bibliographique de DEA, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon.

- Farand E. (1995b). *Impact de la marmotte alpine (Marmota marmota L.) sur la richesse et la composition floristique de prairie de fauche de l'étage montagnard supérieur*. Rapport technique de DEA, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon.
- Favarger Cl. (1972). La flore et la végétation. In : *Guide du naturaliste dans les Alpes*. Delach. et Niest., Neuchâtel, 113-232.
- Favarger Cl. et Robert P.-A. (1995). *Flore et Végétation des Alpes. Etage alpin*. Vol. I. Delachaux et Niestlé, Paris. 256 pp.
- 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 2^{ème} Colloque International « Le Rongeur et l'Espace »*. Le Berre & Le Guelte Eds. Chabaud, Paris, 207-218.
- Delmas M. (1993). *Fleurs de Vanoise*. C.-Y. Chaudoreille, Edisud, Aix-en -Provence, 318 pp.
- French A.R. (1982). Intraspecific differences in the pattern of hibernation in the ground-squirrel *Spermophilus beldingi*. *J. Comp. Physiol.* **148** : 83-91.
- Garibova L.V., Dundin Y.K., Koptyaev T.F. et Filin V.R. (1978). *Vodorosli, lishainiki i mokhoobraznie SSSR – Algues, lichens et bryophytes de l'URSS*. Moscou, Mysl', 369 pp. [en russe].
- Gautier J.-Y., Lefevre J.-C., Richard G. et Trehen P. (1978). *Ecoéthologie*. Paris, New York, Barcelone, Milan, Masson, 166 pp.
- Gensler G.A. (1946). *Der Begriff der Vegetationszeit*. Thèse, Université de Zürich, Engadin Press, Samedan & St-Moritz, 143 pp.
- Gibault C. (1994). *Plasticité du comportement et régime alimentaire de la marmotte alpine (Marmota marmota) sous différentes pressions anthropiques*. Rapport technique de DEA, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Giboulet O. (2000). *Processus de colonisation et de sélection de l'habitat chez la marmotte alpine (Marmota marmota, L. 1758)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon.
- Giboulet O., Chevret P., Ramousse R. et Catzefflis F. (1997). DNA/DNA hybridization evidence of the recent origin of marmots and ground squirrels. (*Rodentia : Sciuridae*). *J. Mamm. Evol.* **4**(4) : 271-284.

- Goossens B., Coulon J., Allainé D., Graziani L., Bel M.-C. et Taberlet P. (1996). Immigration of a pregnant female in an alpine marmot family group : behavioral and genetic data. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **319** : 241-246.
- Goossens B., Graziani L., Waits L.P., Farand E., Magnolon S., Coulon J., Bel M.-C., Taberlet P. et Allainé D. (1998). Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **43** : 281-288.
- Gourreau J.-M. (2000). Mutation chez les marmottes. *Alpes magazines*, **62** : 48-51.
- Graziani L. (1999). *L'allocation aux sexes chez la marmotte alpine (Marmota marmota L.)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon.
- Grey-Wilson C. et Blamey M. (1990). *Guide complet des fleurs de montagne*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel – Paris, 384 pp.
- Grime J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242** : 344-347.
- Grime J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250** : 26-31.
- Grime J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The Amer. Nat.* **982**(3) : 1169-1194.
- Gromov I.M., Bibikov D.I., Kalabukhov V.I et Mejer M.N. (1965). Les écureuils terrestres (*Marmotini*). In : *Faune de l'URSS. Mammifères*. **3**(2). [en russe].
- Guricheva N.P. et Dmitriev P.P. (1997). Rastitel'nost' butanov tarbagana (*Marmota sibirica*) v vostotchnom Hangae (Mongoliya). (La végétation sur les boutans de tarbagane en Mongolie). In : *Holarctic marmots as a factor of Biodiversity*. Armitage & Rumiantsev Ed. ABF – International Marmot Network, Moscow, 30, [en russe].
- Gwinner E. (1966). Entrainment of circadian rhythm in birds by species-specific song cycles (Aves, Fringillidae : *Carduelis spinus*, *Serinus serinus*). *Experientia*, **22** : 765.
- Gwinner E. (1974). Testosterone induces "splitting" of circadian locomotor activity rhythms in birds. *Science*, **185** : 72-74.
- Haag R.W. (1974). Nutrient limitations to plant productivity in two tundra communities. *Can. J. Bot.* **52** : 103-116.
- Hackett C. (1965). Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. II. The effects of Al, Ca, Fe, K, Mn, N, P and pH on the growth of seedlings and established plants. *J. Ecol.* **53** : 315.

- Hackländer K. et Arnold W. (1999). Male-caused failure of female reproduction and its adaptive value in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Behav. Ecol.* **10**(5) : 592-597.
- Hafner D.J. (1984). Evolutionary relationships of the Nearctic Sciuridae. In : *The biology of Ground-Dwelling Squirrels*. Murie & Michener Eds. University of Nebraska press, Lincoln, 1-24.
- Hainard R. (1989). Les mammifères. In : *Le Guide du Naturaliste dans les Alpes*. Delachaux et Niestlé, Lausanne, 305-344.
- 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 & Michener Eds. University of Nebraska Press. Lincoln, 201-225.
- Hartenberger J.L. (1977). A propos de l'origine des Rongeurs. *Geobios, mémoire spécial*, **1** : 183-193.
- Hartley A.E., Neill C., Melillo J.M., Crabtree R. et Bowles F.P. (1999). Plant performance and soil nitrogen mineralization in response to simulated climate change in subarctic dwarf shrub heath. *Oikos*, **86** : 331-343.
- Haslett G.W. (1973). The significance of anal scent marking in the eastern woodchuk. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* (abstr.). **54** : 43-44.
- Hau M. et Gwinner E. (1992). Circadian entrainment by feeding cycles in house sparrows, *Passer domesticus*. *J. Comp. Physiol. A*, **170** : 403-409.
- Hau M. et Gwinne, E. (1996). Food as a circadian zeitgeber for house sparrows: the effect of food access durations. *J. Biol. Rhythms*, **11** : 196-207.
- Hayes S.R. (1976). Daily activity and body temperature of the southern woodchuk, *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 & Michener Eds. University of Nebraska Press, Lincoln, 43-78.
- Higgs D.B.E. et James D.B. (1969). Comparative studies on the biology of upland grasses. I. Rate of dry matter production and its control in four grass species. *J. Ecol.* **57** : 553-563.
- Hobbs R.J., Gilmon S.L., Hobbs V.J. et Mooney H.A. (1988). Effects of fertiliser addition and subsequent gopher disturbance on a serpentine annual grassland community. *Oecologia* (Berlin), **75** : 291-295.
- Hoffmann K. (1971). Splitting of the circadian rhythm as a function of light intensity. In : *Biochronometry*. Menaker Ed. Washington, D.C. : Nat. Acad. Sci. 134-150.

- Hoffmann R.S. (1984). An ecological and zoogeographical analysis of animal migration across the Bering land bridge in the Cenozoic. In : *Beringia in the Cenozoic*. Kontrimavichus Ed. Amerind, New Delhi, India, 464-481.
- Hoffmann R.S. et Nadler C.F. (1968). Chromosomes and systematics of some North American species of the genus *Marmota* (Rodentia : Sciuridae). *Experientia*, 24 : 740-742.
- Hoffmann R.S., Koepl J.W. et Nadler C.F. (1979). The relationships of the amphiberingian marmots (Mammalia : Sciuridae). *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 83 : 1-56.
- Hopkins D.M., Matthews J.V., Schweger C.E., Young S.B. et Stanley V. (1982). *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, New York.
- Hutchinson T.C. (1967). Comparative studies of the ability of species to withstand prolonged periods of darkness. *J. Ecol.* 55 : 291-299.
- Inouye R.S., Huntly N.J., Tilman D. et Tester J.R. (1987). Pocket gophers *Geomys bursarius*, vegetation and soil nitrogen along a successional serie in east central Minnesota. *Oecologia* (Berlin), 72 : 178-184.
- Jonasson S. (1992). Growth reponses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos*, 66 : 420-429.
- Kapitonov V.I. (1960). Ekologiya tchernoshapotchnogo surka (*Marmota camtschatica* Pall.). - The ecology of the black-capped marmot. *Bull. Mosc. Soc. Nat. Test.* 65(4) : 114-115.
- Kapitonov V.I. (1960a). Otcherk biologii tchernoshapotchnogo surka (*Marmota camtschatica* Pall.). - An essay on the biology of the black-capped marmot (*Marmota camtschatica* Pall.). *Zool. J.* 39(3) : 448-457.
- Kapitonov V.I. (1960b). Ekologiya tchernoshapotchnogo surka (*Marmota camtschatica* Pall.). - The ecology of the black-capped marmot. *Bull. MOIP, otd. biol.*, 65(4) : 114-115.
- Kapitonov V.I. (1960c). Parazity tchernoshapotchnogo surka (*Marmota camtschatica* Pall.). - Parasites of the black-capped marmot (*Marmota camtschatica* Pall.). *Zool. J.* 39(9) : 1435-1438.
- Kapitonov V.I. (1963). *Ekologia tchernoshapotchnogo surka (Marmota camtschatica Pall.) i perspektivi ego khozyaistvennogo ispol'zovaniya. - Ecologie de la marmotte à tête noire et les perspectives de son utilisation*. Thèse de Doctorat, Academie de Sciences de Kazakhstan, Nauka, Alma-Ata. [en russe].

- Kapitonov V.I. (1978a). Zimnyaya raskopka nor *Marmota camtschatica* v severnom verkhoyanie. – Déterrement des marmottes à tête noire en hiver dans les monts du Nord Verkhoyan. *Bull. MOIP. Biol.* **83**(1) : 43-51. [en russe].
- Kapitonov V.I. (1978b). Chernoshapochny surok. V kn. *Surki : rasprostranenie i ekologiya*, Nauka, M. - Marmotte à tête noire. In : *Marmottes : distribution et écologie*. Zimina Ed. Nauka, Moscou, 178-209, [en russe].
- Karavaeva N.A. (1969). *Tundrovye pochvy Severnoy Yakutii - Sol de la toundra dans le Nord de la Yakoutie*. Moscou. [en russe].
- Katona C. et Smale L. (1997). Wheel-running rhythms in *Arvicanthis niloticus*. *Physiol. Behav.* **61**(3) : 365-372.
- Kilgore D.L.Jr. et Armitage K.B. (1978). Energetics of yellow-bellied marmot populations. *Ecology*, **59**(1) : 78-88.
- King W.J. et Allainé D. (1998). Copulatory behaviour of alpine marmots (*Marmota marmota*). *Mammalia*, **62**(3) : 439-441.
- Koenig L. (1957). Beobachtungen über Reviermarkierung sowie Droh-, Kampf-, und Abwehrverhalten des Murmeltieres (*Marmota marmota* L.). *Z. Tierpsychol.* **14** : 510-521.
- Koide R.T., Huenneke L.F. et Mooney H.A. (1987). Gopher mound soil reduces growth and affects ion uptake of two annual grassland species. *Oecologia* (Berlin), **72** : 284-290.
- Körtner G. et Heldmaier G. (1994). Body weight cycles and energy balance in the alpine marmot (*Marmota marmota*). *Physiol. Zool.* **68**(1) : 149-163.
- Kratochvil J. (1961). *Marmota marmota latirostis* Ssp Nova. *Zoologicke Listy*, **10** : 289-304.
- Kruckenhauser L., Pinsker W., Haring E. et Arnold W. (1999). Marmot phylogeny revisited : molecular evidence for a diphyletic origin of sociality. *J. Zool. Syst. Evol. Research*, **37**(1) : 49-56.
- Krüll F. (1976). The position of the sun is a possible zeitgeber for Arctic animals. *Oecologia*, **24** : 141-148.
- Kudryavtsev V.A., Kondatieva K.A. et Romanovskaya N.N. (1978). Zonalnye i regionalnye zakonomernosti formirovaniya kriolitozony - Zone and region formation of permafrost in USSR. In : *International Conference of Permafrost*. Ottawa. **1** : 527-532.
- Labutin Yu.V., Perfilieva V.I. et Revin Yu.V. (1985). *Rastitelny i zhivotny mir delty reki Leny - Flore et faune du Delta de la Lena*. Yakutsk, Russie, 133 pp. [en russe].

- Laundré J.W. (1998). Effect of ground squirrel burrows on land productivity in a cool desert environment. *J. Range Manag.* **51**(6) : 638-643.
- Li C.K. (1977). Paleocene Eurymylids (Anagalida, *Mammalia*) of Qianshan, Anhui. *Vertebr. palasiat.* **14** : 116-118.
- Livre Rouge de la Yakoutie (1987). Novosibirsk, Nauka, 99 pp. [en russe].
- Loach K. (1970). Shade tolerance in three seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. *New. Phytol.* **69** : 273-286.
- Lukovtsev Y.S. (1986). Tchernochapotchny surok (*Marmota catschatica* Pallas, 1811) v Yakutii - Marmotte à tête noire (*Marmota catschatica* Pallas, 1811) en Yakoutie. In : *Actes du 4^{ème} Colloque de Soc. Tériol.* Moscou, 3 : 199-200. [en russe].
- Lukovtsev Y.S., Perfiliev V.I., Yakovlev F.G. et Vasiliev V.N. (1990). The black-caped marmot in Delta Lena nature reserve. In : *Resources of Siberia fauna.* Novosibirsk, 261-263.
- Lukovtsev Y.S. et Yakovlev F.G. (1996). Effectifs de la marmotte à tête noire en Yakoutie. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 241-242.
- Magnani Y., Cruveille M.-H., Chayron L. et Collard P. (1990). Entre Léman et Méditerranée : tétras, bartavelle, lièvre variable et marmotte. *Bull. mens. O.N.C.* **150** : 7-15.
- Magnolon S. (1999). *Dispersion natale chez la marmotte alpine (Marmota marmota L. 1758). Modalités et effet de quelques facteurs proximaux.* Thèse de Doctorat, Université François Rabelais, Tours.
- Mahmoud A. et Grime J.P. (1976). An analysis of competitive ability in three perennial grasses. *New Phytol.* **77** : 431-435.
- Malan A. (1988). pH and hypometabolism in mammalian hibernation. *Can. J. Zool.* **66** : 95-98.
- Mallory F.F. et Heffernan T.D. (1987). Floristic modification of low Arctic tundra by the Arctic ground squirrel, *Spermophilus parryi*. *Can. Field Nat.* **101** : 388-391.
- Mashkin V.I. et Baturin A.L. (1993). *Surok menzbira – Marmota menzbieri*. Kirov : NII imeni B.M. Zhitkova, 140 pp. [en russe].
- Massemin S. (1992). *L'alimentation de la marmotte alpine (Marmota marmota) : échantillonnage botanique, étude coprologique et approche du comportement de vigilance.* Rapport technique de DEA, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon.

- McKendrick J.D., Batzli G.O., Everett K.R. et Swanson J.C. (1980). Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soils and vegetation. *Arctic Alpine Res.* **12** : 565-578.
- Meier P.T., Walro J.M. et Svendsen G. (1982). The oral angle scent gland of woodchucks (*Marmota monax*) : history and associated behaviors. *Conference on sociality in ground squirrels*. Banff, Alberta (abstr.).
- Melcher J.C., Armitage K.B. et Porter W. P. (1989). Energy allocation by yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Physiol. Zool.* **62** : 429-448.
- Melcher J.C., Armitage K.B. et Porter W. P. (1990). Thermal influences on the activity and energetics of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Physiol. Zool.* **63** : 803-820.
- Michener G.R. (1983). Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids. In : *Advances in the study of mammalian behaviour*. Eisenberg & Kleiman Eds. Am. Soc. Mam. Special publication, 528-572.
- Mistlberger R.E. (1994). Circadian food-anticipatory activity - formal models and physiological mechanisms. *Neurosci. Behav. Rev.* **18** : 171-195.
- Myerscough P.J. et Whitehead F.H. (1967). Comparative biology of *Tussilago farfara* L. and *Epilobium adenocaulon*. Hausskn. II. Growth and ecology. *New Phytol.* **66** : 785-823.
- Neuwinger I. et Czell A. (1961). Böden in den Tiroler Zentralpen. *Mitteil. d. forst. Bundes-Vers. Mariabrunn.* **59** : 371-410.
- Nikol'sky A.A., Formozov N.A, Vasiliev V.N. et Boeskorov G.G. (1991). Geographical variation of the sound signal of Black-capped marmot, *Marmota camtschatica* (Rodentia, Sciuridae). *Zool. J.* **70**(2) : 155-159.
- Nikol'sky A.A. (1997). Spécificité et parallélismes interspécifiques du cri d'alarme des marmottes eurasiennes. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 187-192.
- Nord de la Yakoutie (1962). (Severnaya Yakutia). In : *Travaux Arctiques de NII*. Leningrad. **236**. [en russe].
- Odum E.P. (1963). *Ecology*. Holt, Rinehart et Winston, New York.
- Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J. et Niemelä P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The Am. Nat.* **118** : 240-261.
- Oksanen L. (1988). Ecosystem organisation : mutualism and cybernetics or Darwinian struggle for existence ? *The Am. Nat.* **131** : 424-444.

- Opredelitel' vysshikh sosudistyykh rastenij Yakoutii (1979). (Guide de détermination des plantes vasculaires de la Yakoutie). Novosibirsk, Nauka, 669 pp. [en russe].
- Ouellet J.-P. et Ferron J. (1988). Scent-marking behavior by woodchucks (*Marmota monax*). *J. Mammal.* **69** : 365-368.
- Ozenda P. (1954). La température, facteur de répartition de la végétation en montagne. *Ann. Biol.* **31** : 295-312.
- Ozenda P. (1985). *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Paris, Masson.
- Pacala S.W. et Crawley M.J. (1992). Herbivores and plant diversity. *The Am. Nat.* **140** : 243-260.
- Panteleiev P.A., Le Berre M., Terekhina A. et Ramousse R. (1998). Application of Bergmann's rule to hibernating animals : an example of the genus *Marmota*. *Rus. J. Ecol.* **29**(3) : 192-196.
- Parson A.N., Press M.C., Wookey P.A., Welker J.M., Robinson C.H., Callaghan T.V. et Lee J.A. (1995). Growth responses of *Calamagrostis lapponica* to simulated environmental change in the sub-arctic. *Oikos*, **72** : 61-66.
- Parsons R.F. (1968). The significance of growth rate comparisons for plant ecology. *Amer. Natur.* **102** : 595-597.
- Pattie D.L. (1967). Observations on an alpine population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Northwest Sci.* **41** : 96-102.
- Pawlovski B. (1970). Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. *Vegetatio*, **21** : 181-243.
- Perrin C. (1993). *Organisation socio-spatiale et distribution des activités chez la marmotte alpine (Marmota marmota)*. Thèse de Doctorat, Université Paris 7, Paris.
- Perrin C., Allainé D. et Le Berre, M. (1993a). Socio-spatial organisation and activity distribution of the Alpine marmot *Marmota marmota* : Preliminary results. *Ethology*, **93** : 21-30.
- Perrin C., Coulon J. et Le Berre M. (1993b). Social behaviour of Alpine Marmot (*Marmota marmota*): seasonal, group and individual variability. *Can. J. Zool.* **71** : 1945-1953.
- Pittendrigh C.S. (1960). Circadian rhythms and the circadian organisation of living systems. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **25** : 159-184.
- Pittendrigh C.S. (1967). Circadian rhythms, space research and manned space flight. In : *Life sciences and space research*. Amsterdam : North-Holland, 122-134.

- Pittendrigh C.S. (1974). Circadian oscillations in cells and the circadian organisation of multicellular systems. In : *The neurosciences: third study program*. Schmitt Ed. MIT Press, London, 437-458.
- Pittendrigh C.S. (1981). Circadian systems: entrainment. In : *Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 4 Biological rhythms*. Aschoff Ed. Plenum Press, New York and London, 95-124.
- Pittendrigh C.S. et Minis D.H. (1964). The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiod clocks. *Am. Nat.* **98** : 261-294.
- Pittendrigh C.S. et Daan S. (1976). A function analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. V. Pacemaker structure : A clock for all seasons. *J. of Comp. Phys.* **106** : 333-355.
- Platt W.J. (1975). The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecol. Monog.* **45** : 285-305.
- Platt W.J. et Weis M. (1977). Resource partitioning and competition within a guild fugitive prairie plants. *The Amer. Nat.* **111** : 470-513.
- Preleuthner M., Gossow H., Gamaf A. et Rabeder G. (1996). Histoire récente de la colonisation des marmottes dans les Alpes Orientales. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 49-50.
- Psenner H. (1957). Neues vom Murmeltier. *Säugetierkd. Mitt.* **5** : 4-10.
- Rausch R.L. et 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.
- Reichman O.J. et Smith S.C. (1985). Impact of pocket gopher burrows on overlying vegetation. *J. Mammal.* **66** : 720-725.
- Reierth E. et Stokkan K.A. (1998a). Activity rhythm in High Arctic Svalbard ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus*). *Can. J. Zool.* **76** : 2031-2039.
- Reierth E. et Stokkan K.A. (1998b). Dual entrainment by light and food in the Svalbard ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus*). *J. Biol. Rhythms*, **13** : 393-402.
- Sacchi C.F. et Testard P. (1971). *Ecologie animale*. Paris, Doin, 480 pp.
- Scholander P.F., Hock R., Walters V. et Irving L. (1950). Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.* **99** : 237-258.

- Shaver G.R. et Chapin F.S. (1980). Reponse to fertilization by various plant growth forms in an Alaskan tundra : nutrient accumulation and growth. *Ecology*, **61** : 662-675.
- Shubin I.G., Abelentsev V.I. et Semitchatova S.I. (1978). Bajbak. V kn. *Surki, Rasprostranenie i ekologiya*, Nauka, M. – Bobak (*Marmota bobac*). In : *Marmottes : distribution et écologie*. Zimina Ed., Nauka, Moscou, 10-38, [en russe].
- Siegel S. (1956). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill Book Company.
- Skurat L.N. et Potapova L.A. (1991). The microstructure of the skin and specific akin glands of the Kamchatka marmot (*Marmota camtschatica*). In : *Biology, ecology, conservation and management of marmots*, Seredneva Ed., Proc. All-Union Conf., Jan. 28 - Feb. 1, Suzdal, Moscow, 131-136.
- Sofronov R.R. (1997). *Ecologo-phytocenoticheskaya kharakteristika rastitelnosti v Ust-Lenskom zapovednike - Phytoecology characteristic of vegetation in Ust-Lensky reserve*. Diploma research, Yakutsk State University, Yakutsk, Russia. [en russe].
- Solomonov N.G., Lukovtsev Y.S., Vasiliev V.N. et Semenov Y. (1996). La marmotte à tête noire en Yakoutie. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 251-256.
- Sprenst P. (1992). *Pratique des statistiques non-paramétriques*, Paris, INRA.
- Steen E. (1980). Dynamics and production of semi-natural grassland vegetation in Fennoscandia in relation to grazing management. *Acta Phytogeogr.* **68** : 141 – 152.
- Stephan F.K.. (1981). Limits of entrainment to periodic feeding in rats with suprachiasmatic lesion. *J. Comp. Physiol.* **143** : 401-410.
- Steppan S.J., Akhverdyan M.R., Lyapunova E.A., Fraser D.G., Vorontsov N.N., Hoffmann R.S. et Braun M.J. (1999). Molecular phylogeny of the marmots (*Rodentia : Sciuridae*) : tests of evolutionary and biogeographic hypotheses. *Syst. Biol.* **48**(4) : 715-734.
- Swade R.H. et Pittendrigh C.S. (1967). Circadian locomotor rhythms of rodents in the arctic. *The Am. Nat.* **101** : 431-466.
- Swihart R.K. (1991). Influence of *Marmota monax* on vegetation in hayfields. *J. Mammal.* **72**(4) : 791-795.
- Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S., et Olivier J.M. (1997). ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput.* **7** : 75-83.

- Thomas W.K. et Martins S.L. (1993). A recent origin of marmots. *Mol. Phyl. Evol.* **2**(4) : 330-336.
- Thommen E. et Becherer A. (1983). *Atlas de poche de la flore Suisse*. Birkhäuser Verlag, Basel – Boston – Stuttgart, 334 pp.
- Tilman D. (1983). Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient. *Oecologia* (Berlin), **60** : 285-292.
- Travaux scientifiques de la Parc Nationale de la Vanoise (1974). *Cahiers du Parc National de la Vanoise*, Chambéry, (IV), 232 pp.
- Türk A. et Arnold W. (1988). Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Oecologia*, **76** : 544-548.
- Vasiliev V.N. (1989). *Ekologiya zimnei spyatchki Marmota camtschatica*. – *Ecologie d'hibernation de la marmotte à tête noire*. Thèse de Doctorat, Institut de Biologie de Yakoutsk, Academie de Sciences de l'URSS, Yakoutsk. [en russe].
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A. et Zagoruzhko N.G. (1969). Comparative karyology and evolution of isolating mechanisms in the genus *Marmota* (Mammalia. Rodentia). *Zool. J.* **58** : 317-334.
- Walro J.M., Meier P.T. et 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. et Armitage K.B. (1981). Circannual rhythms of food consumption, body mass and metabolism in yellow-bellied marmots. *Comp. Biochem. Physiol.* **69** : 621-626.
- Wever R. (1965). A mathematical model for circadian rhythms. In : *Circadian clocks*. Aschoff Ed. North-Holland, Amsterdam., 49-63.
- Wieser R. (1983). *Les marmottes*. Payot, Lausanne.
- Yakovlev F.G. et Shadrina E.G. (1996). Densité et structure démographique de la marmotte à tête noire dans le Nord-Est de la Yakoutie. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 267-268.
- Zelenka G. (1965). Observations sur l'écologie de la marmotte des Alpes. *Terre et Vie*, **112** : 238-256.
- Zheleznov N. (1996). Structure spatiale de la marmotte du Kamtchatka (*Marmota camtschatica*) dans l'Extrême Nord-Est de la Russie. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 269-270.

- Zholnerovskaya E.I. (1996). Différences immunogénétiques entre *Marmota menzbieri* et les autres marmottes paléarctiques. In : *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. Eds. International Marmot Network, Moscow-Lyon. 217-223.
- Zholnerovskaya E.I., Bibikov D.I. et Ermolaev V.I. (1990). Immunogenetic analysis of taxonomic relations of marmots. *Bull. MOIP Otd. Biol.* **95**(5) : 15-24. [en russe].
- Zimina R.P. et Gerasimov I.P. (1973). The periglacial expansion of marmots (*Marmota*) in middle Europe during late pleistocene. *J. Mammal.* **54**(2) : 327-340.
- Zimina R.P. et Zlotin R.I. (1980). Biotsenotitcheskoe znatchenie. V kn. Surki, Biotsenotitcheskoe i praktitcheskoe znatchenie, Nauka, M. - Biocenotic importance. In : *Marmottes : Importance biocénotique*. Zimina Ed. Nauka, Moscou, 70-111, [en russe].

7. Annexes

Annexe 1

Liste des espèces végétales et des parcelles étudiées dans le milieu alpin.

Les espèces sont classées par famille et sont repérées par un code. Les parcelles sont classées par catégorie et sont repérées par un numéro.

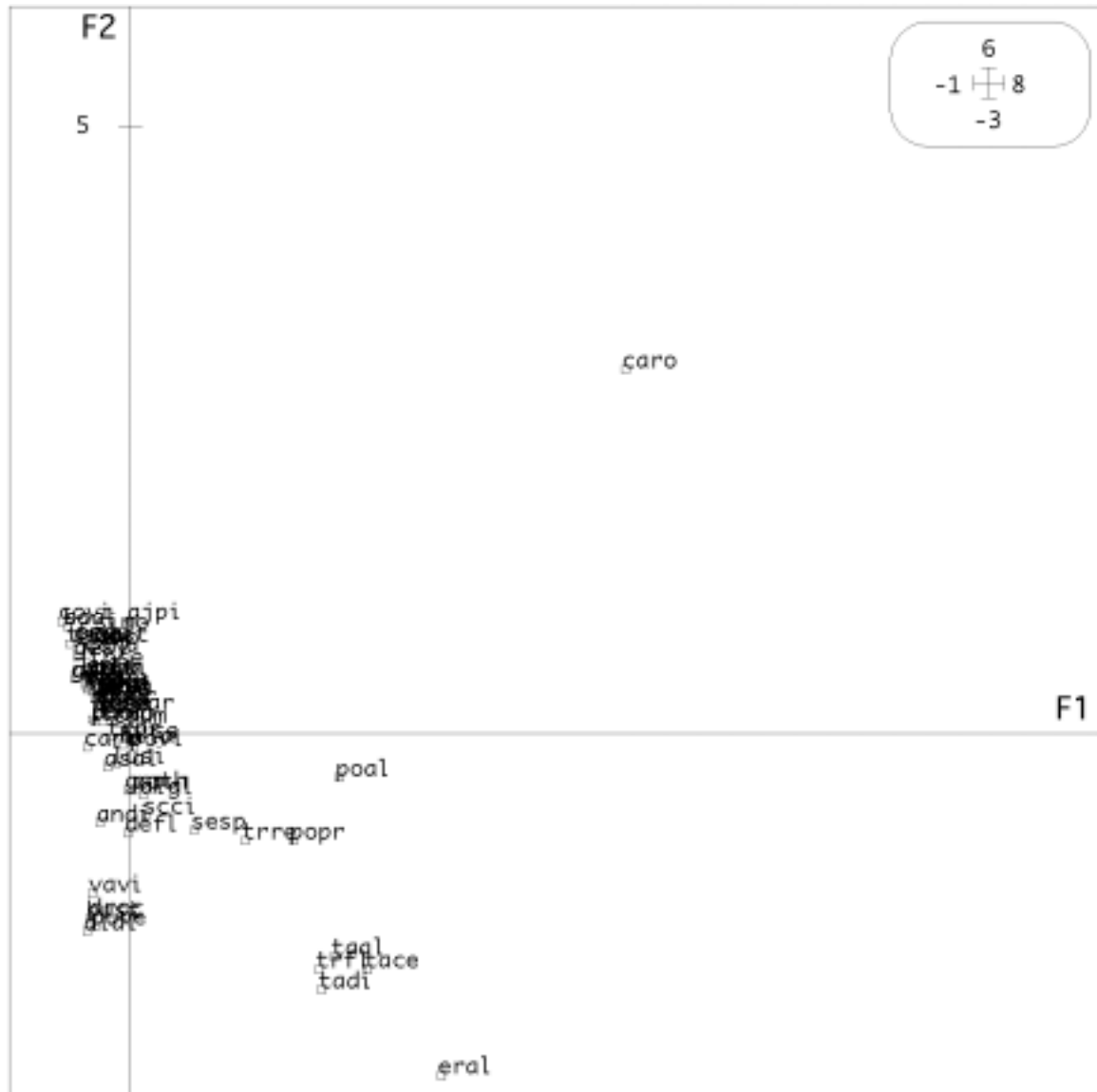
Espèces	codes	N° parcelles (Dv1, Dv2, Dv3)		
		P1	P2	P3
<u>Cyperaceae</u>				
<i>Carex atrata</i>	caat	A1 1	A2 1	A3 1
<i>Carex fuliginosa</i>	cafu	A1 2	A2 2	A3 2
<i>Carex hostiana</i>	caho	A1 3	A2 3	A3 3
<i>Carex rupestris</i>	caru	B1 1	A2 4	A3 4
<i>Carex sempervirens</i>	case	B1 2	A2 5	A3 5
<i>Carex umbrosa</i>	caum	B1 3	A2 6	A3 6
<u>Juncaceae</u>				
		C1 1	B2 1	B3 1
<i>Juncus jacquinii</i>	juja	C1 2	B2 2	B3 2
<i>Juncus trifidus</i>	jutr	C1 3	B2 3	B3 3
<i>Luzula lutea</i>	lulu	D1 1	B2 4	B3 4
<i>Luzula sieberi</i>	lusi	D1 2	B2 5	B3 5
<u>Poaceae</u>				
		D1 3	B2 6	B3 6
<i>Deschampsia flexuosa</i>	defl		C2 1	C3 1
<i>Festuca halleri</i>	feha		C2 2	C3 2
<i>Nardus stricta</i>	nast		C2 3	C3 3
<i>Phleum alpinum</i>	phal		C2 4	C3 4
<i>Poa alpina</i>	poal		C2 5	C3 5
<i>Poa pratensis</i>	popr		C2 6	C3 6
<i>Sesleria sphaerocephala</i>	sest		D2 1	D3 1
<i>Trisetum flavescens</i>	trfl		D2 2	D3 2
<u>Apiaceae</u>				
			D2 3	D3 3
<i>Bupleurum stellatum</i>	bust		D2 4	D3 4
<i>Meum athamanticum</i>	meat		D2 5	D3 5
<i>Peucedanum ostruthium</i>	peos		D2 6	D3 6
<u>Asteraceae</u>				
<i>Antennaria dioïca</i>	andi			
<i>Aster alpinus</i>	asal			
<i>Carduus nutans</i>	canu			
<i>Carlina acaulis</i>	caac			
<i>Centaurea nervosa</i>	cene			
<i>Centaurea uniflora</i>	ceun			
<i>Cirsium spinosissimum</i>	cisp			
<i>Crepis aurea</i>	crau			
<i>Erigeron acer</i>	erac			
<i>Erigeron alpinus</i>	eral			
<i>Hieracium alpinum</i>	hial			
<i>Hieracium lactucella</i>	hila			
<i>Hieracium lanatum</i>	hiln			
<i>Hieracium pilosella</i>	hipi			
<i>Hieracium staticifolium</i>	hist			
<i>Leontodon hispidus</i>	lehi			

<i>Leontodon pyrenaicus</i>	lepy
<i>Taraxacum alpinum</i>	taal
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	tace
<i>Taraxacum dissectum</i>	tadi
<i>Taraxacum levigatum</i>	tale
<u><i>Boraginaceae</i></u>	
<i>Myosotis alpestris</i>	myal
<u><i>Brassicaceae</i></u>	
<i>Biscutella laevigata</i>	bila
<u><i>Campanulaceae</i></u>	
<i>Campanula rotundifolia</i>	caro
<i>Campanula scheuchzeri</i>	casc
<i>Phyteuma orbiculare</i>	phor
<u><i>Caryophyllaceae</i></u>	
<i>Cerastium arvense</i>	cear
<i>Minuartia verna</i>	mive
<u><i>Cistaceae</i></u>	
<i>Helianthemum nummularium</i>	henu
<u><i>Crassulaceae</i></u>	
<i>Sempervivum arachnoideum</i>	sear
<u><i>Cupressaceae</i></u>	
<i>Juniperus communis</i>	juco
<u><i>Dipsacaceae</i></u>	
<i>Scabiosa cinerea</i>	scci
<u><i>Ericaceae</i></u>	
<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	aruv
<i>Vaccinium myrtillus</i>	vamy
<i>Vaccinium uliginosum</i>	vaul
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	vavi
<u><i>Fabaceae</i></u>	
<i>Anthyllis vulneraria</i>	anvu
<i>Lotus alpinus</i>	loal
<i>Trifolium alpinum</i>	tral
<i>Trifolium badium</i>	trba
<i>Trifolium montanum</i>	trmo
<i>Trifolium pratense</i>	trpr
<i>Trifolium repens</i>	trre
<u><i>Gentianaceae</i></u>	
<i>Gentiana acaulis</i>	geac
<i>Gentiana nivalis</i>	
<i>Geranium sylvaticum</i>	gesy
<u><i>Lamiaceae</i></u>	
<i>Ajuga pyramidalis</i>	ajpy
<i>Thymus serpyllum</i>	thse
<u><i>Lentibulariaceae</i></u>	
<i>Pinguicula vulgaris</i>	pivu
<u><i>Ophioglossaceae</i></u>	
<i>Botrychium lunaria</i>	bolu
<u><i>Orchidaceae</i></u>	
<i>Coeloglossum viride</i>	covi
<i>Nigritella nigra</i>	nini
<u><i>Polygalaceae</i></u>	
<i>Polygala alpestris</i>	plal

<u>Polygonaceae</u>	
<i>Polygonum viviparum</i>	povi
<i>Rumex acetosella</i>	ruac
<i>Rumex nivalis</i>	runi
<u>Primulaceae</u>	
<i>Androsace obtusifolia</i>	anob
<i>Soldanella alpina</i>	soal
<u>Ranunculaceae</u>	
<i>Pulsantilla vernalis</i>	puve
<i>Ranunculus kuepferi</i>	raku
<i>Ranunculus montanus</i>	ramo
<u>Rhamnaceae</u>	
<i>Rhamnus pumilus</i>	rhpu
<u>Rosaceae</u>	
<i>Alchemilla alpina</i>	alal
<i>Alchemilla glaucenscens</i>	algl
<i>Alchemilla saxatilis</i>	alsx
<i>Alchemilla xantochlora</i>	alxa
<i>Dryas octopetala</i>	dyoc
<i>Potentilla aurea</i>	poau
<i>Potentilla erecta</i>	poer
<i>Potentilla grandiflora</i>	pogr
<i>Potentilla thuringiaca</i>	poth
<i>Sieversia montana</i>	simo
<u>Rubiaceae</u>	
<i>Galium pusillum</i>	gapu
<u>Santalaceae</u>	
<i>Thesium alpinum</i>	thal
<u>Saxifragaceae</u>	
<i>Saxifraga exarata</i>	saex
<u>Scrophulariaceae</u>	
<i>Bartsia alpina</i>	baal
<i>Pedicularis verticillata</i>	peve
<i>Veronica bellidioides</i>	vebe
<u>Violaceae</u>	
<i>Viola calcarata</i>	vica
<i>Viola valderia</i>	viva

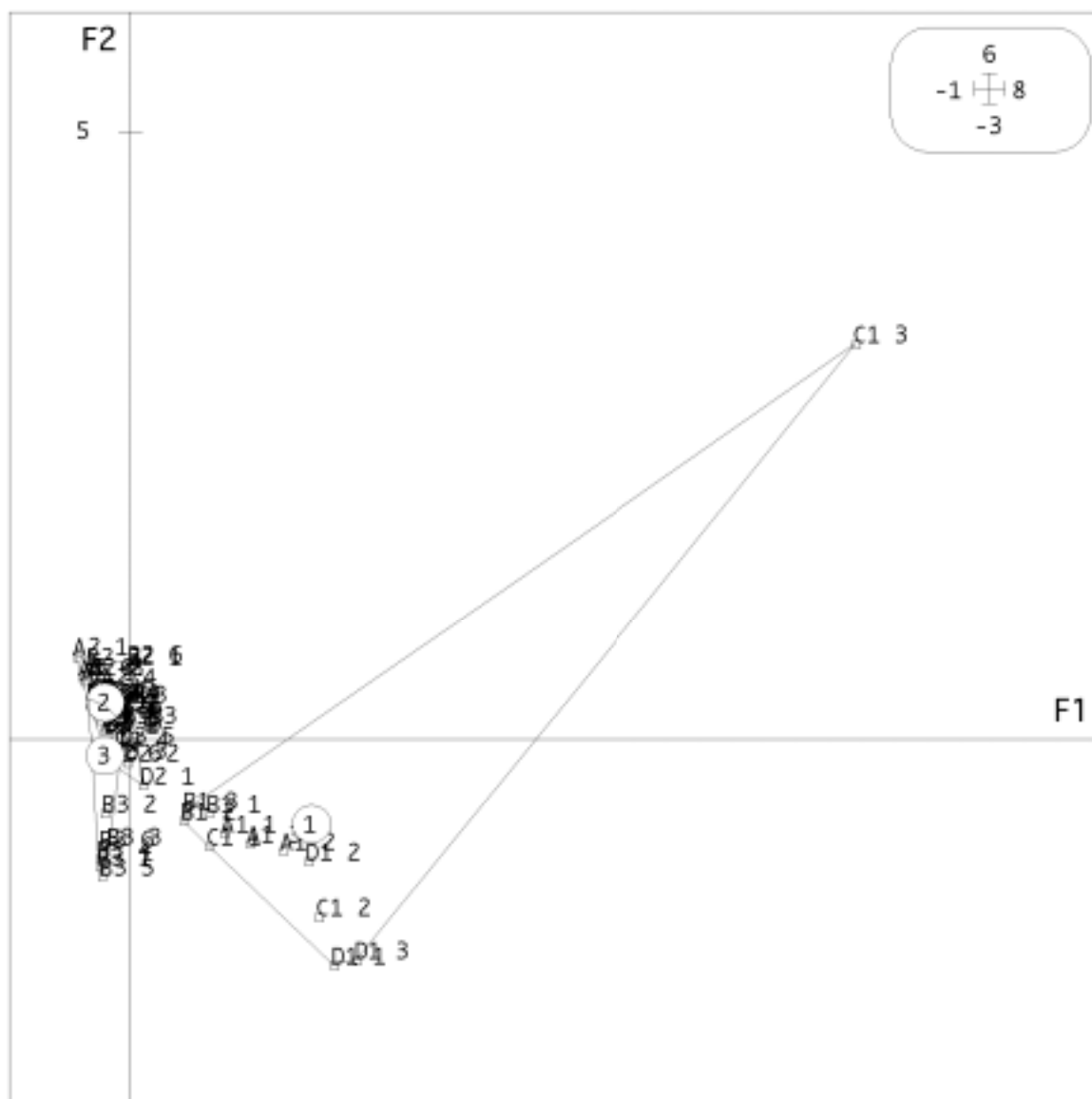
Annexe 2

Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la prairie alpine (Dv1) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.



Annexe 3

Carte factorielle des parcelles de la prairie alpine (Dv1) dans le plan F1 / F2.

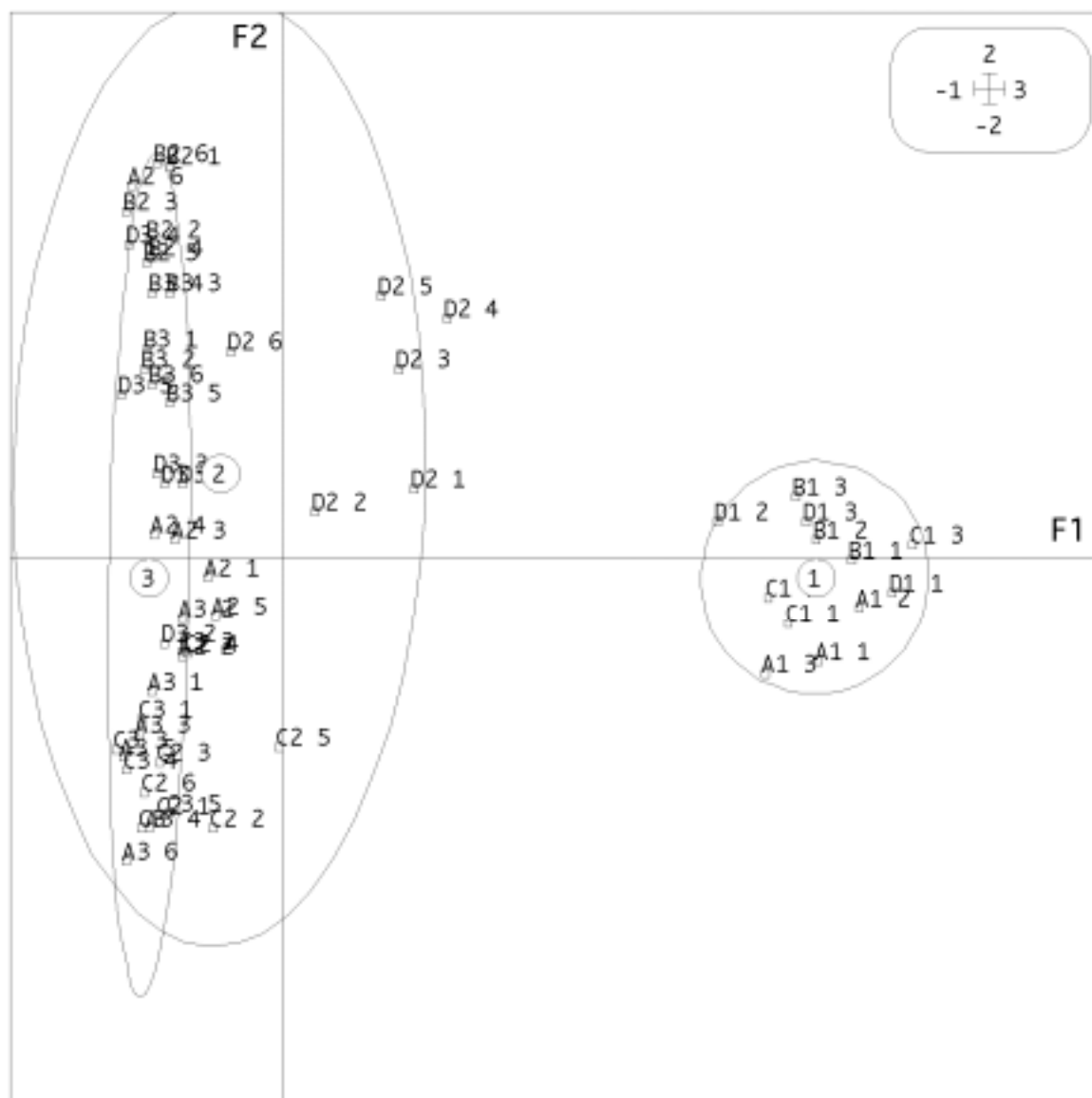


Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la lande sèche (Dv2) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.



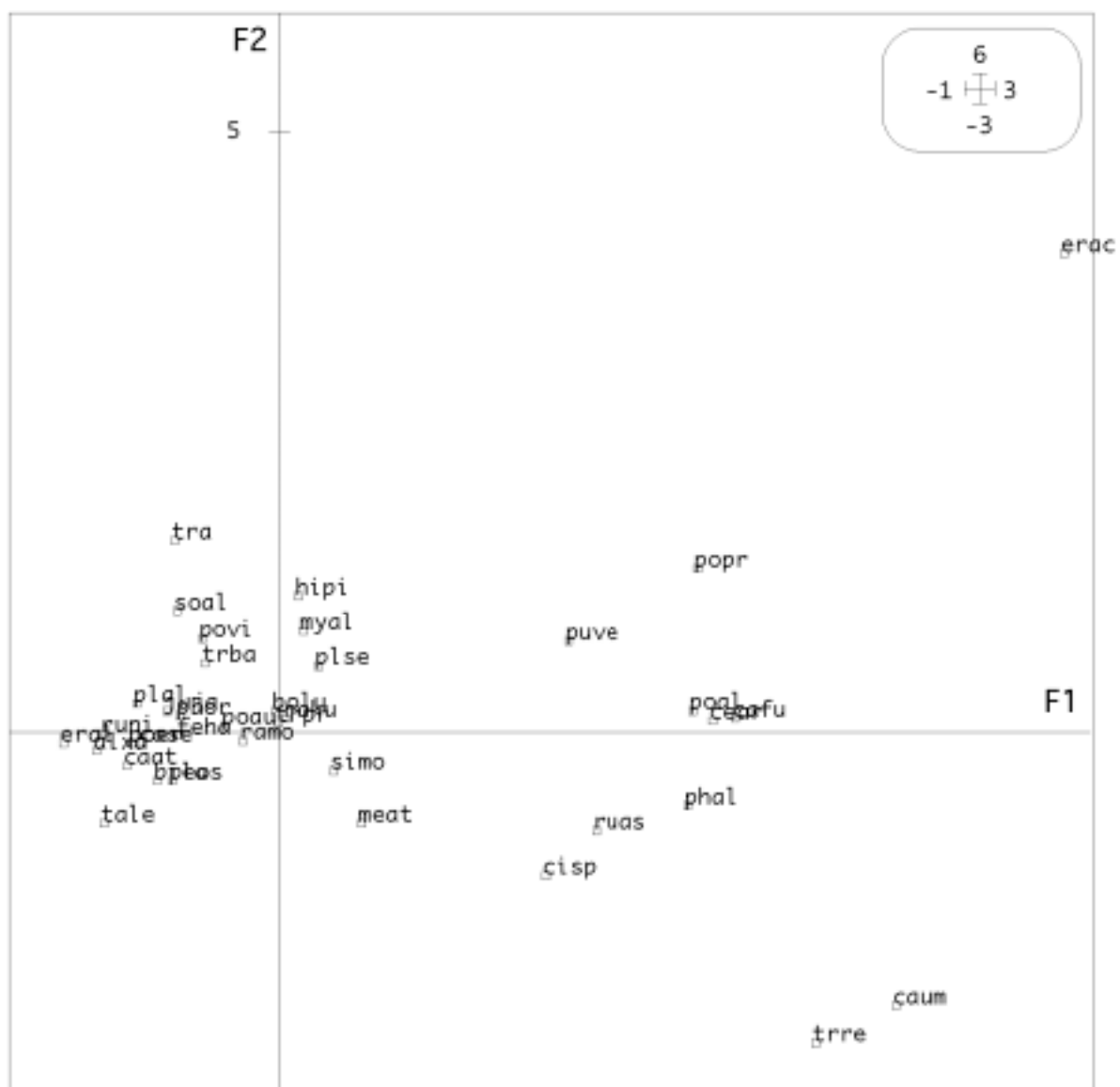
Annexe 5

Carte factorielle des parcelles de la lande sèche (Dv2) dans le plan F1 / F2.



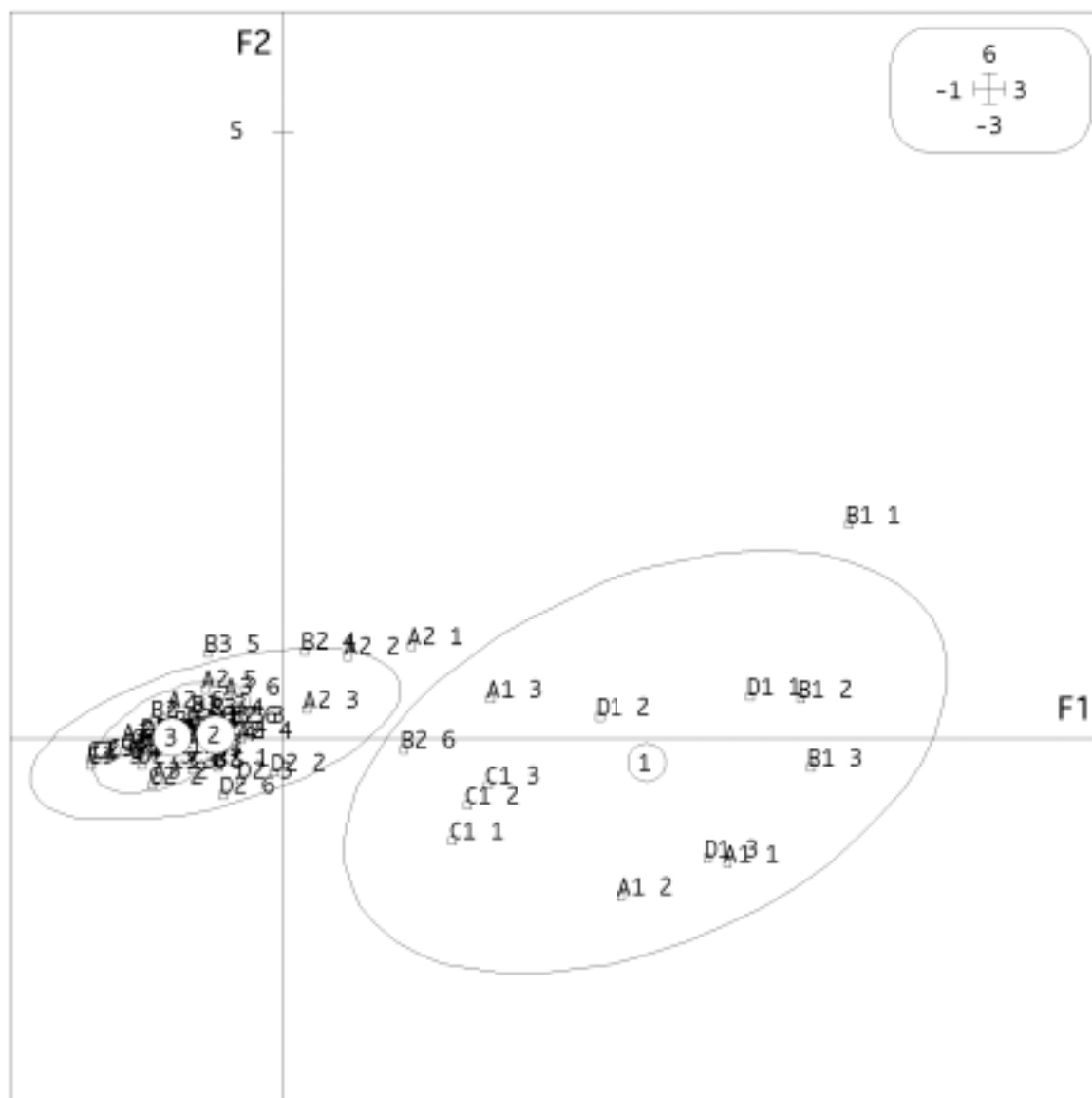
Annexe 6

Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la prairie pâturée (Dv3) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.



Annexe 7

Carte factorielle des parcelles de la prairie pâturée (Dv3) dans le plan F1 / F2.

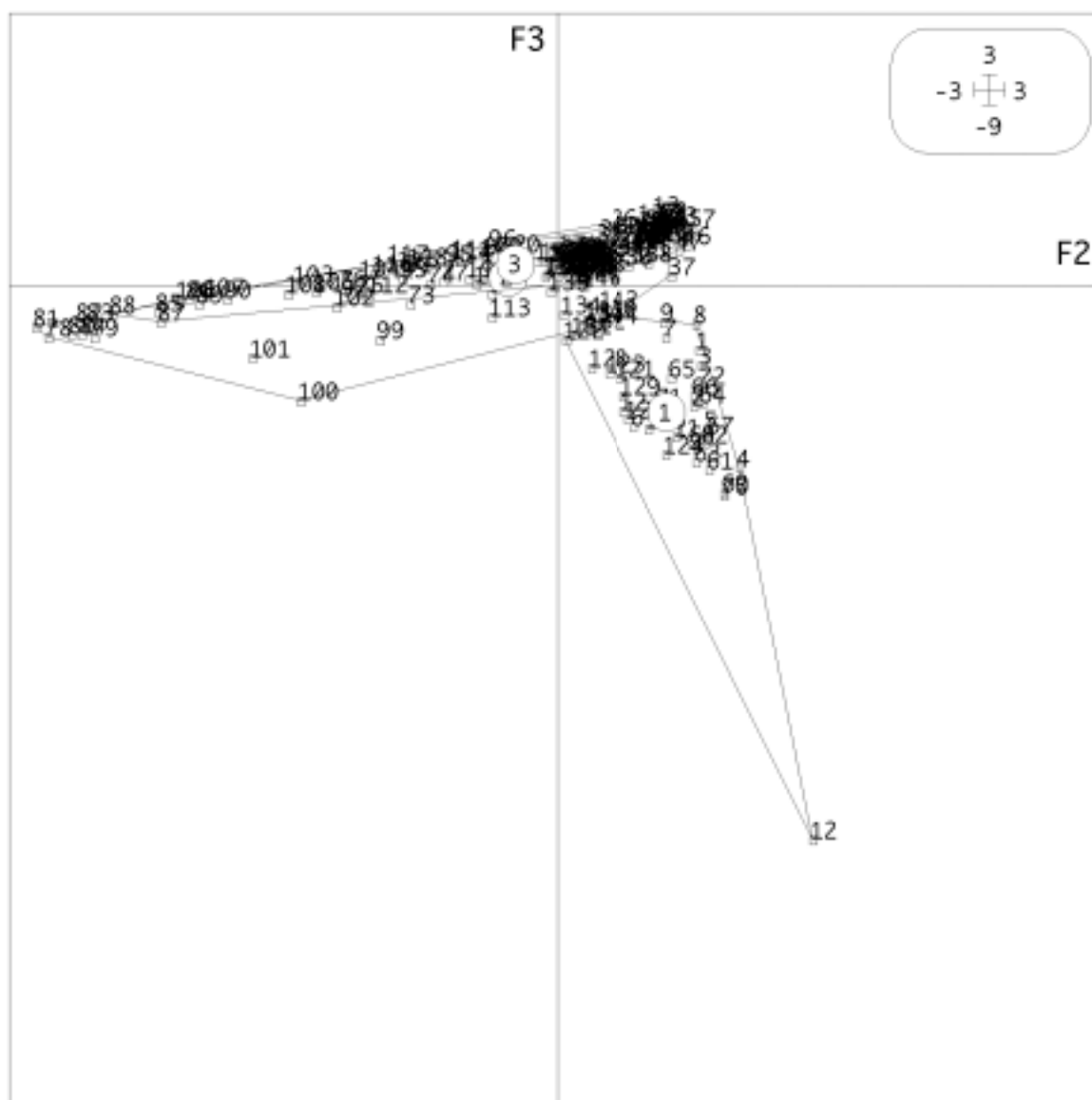


Carte factorielle de toutes les espèces végétales de trois domaines vitaux des marmottes alpines (prairie alpine Dv1, lande sèche Dv2 et prairie pâturée Dv3) dans le plan F2/F3 après une analyse inter-parcelles.



Annexe 9

Carte factorielle des parcelles de trois domaines vitaux des marmottes alpines (prairie alpine Dv1, lande sèche Dv2 et prairie pâturée Dv3) dans le plan F2/F3.



Annexe 10

Liste des espèces végétales et des parcelles étudiées dans le milieu arctique.

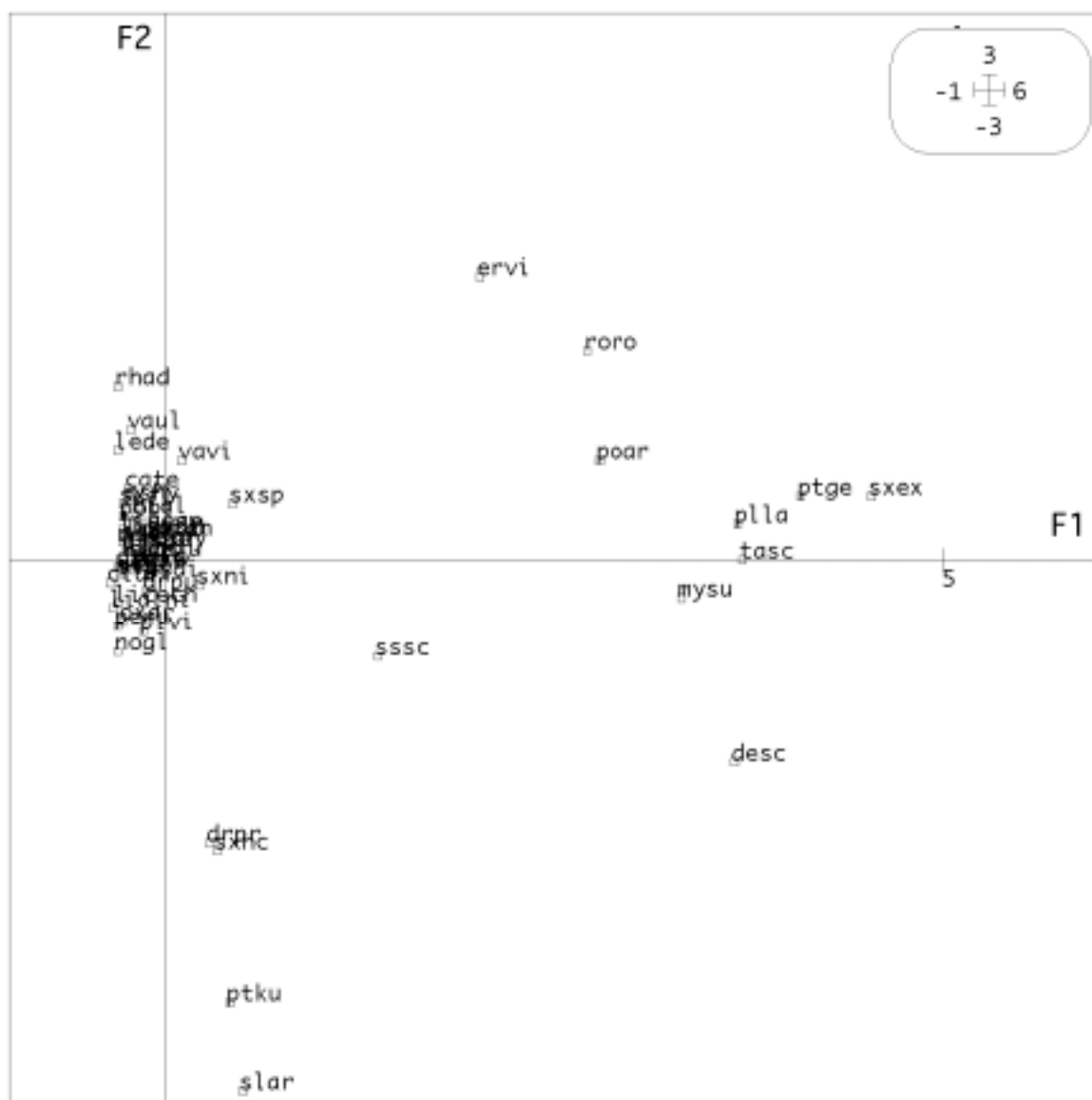
Les espèces sont classées par famille et sont repérées par un code. Les parcelles sont classées par catégorie et sont repérées par un numéro.

Espèces	codes	N° parcelles								
		Dv1			Dv2			Dv3		
<u>Cyperaceae</u>										
<i>Carex rigidoides</i>	cari	P1	P2	P3	P1	P2	P3	P1	P2	P3
<u>Juncaceae</u>		11	10	1	10	7	1	9	12	1
<i>Luzula nivalis</i>	luni	12	15	2	11	8	2	10	29	2
<u>Liliaceae</u>		20	16	3	12	9	3	11	33	3
<i>Tofieldia coccinea</i>	toco	28	17	4	30	13	4	30	29A	4
<u>Poaceae</u>		40	18	5	31	17	5	31		5
<i>Alopecurus alpinus</i>	alal	11A	19	6	35	19	6	32		6
<i>Arctagrostis latifolia</i>	arla	12A	27	7	10A	34	14	9A		7
<i>Hierochloe alpina</i>	hial	20A	29	8	11A	1A	15	10A		8
<i>Poa arctica</i>	poar	28A	10A	9	12A	8A	16	11A		13
<u>Asteraceae</u>		40A	13A	14	29A	9A	18	30A		14
<i>Artemisia tilessii</i>	arti		14A	21	30A	25A	20	31A		15
<i>Saussurea alpina</i>	ssal		15A	22	31A	27A	21	32A		16
<i>Saussurea schanginiana</i>	sssc		17A	23		28A	22			17
<i>Senecio resedifolius</i>	sere		27A	24		32A	23			18
<i>Taraxacum chamissonis</i>	tasc			25			24			19
<u>Boraginaceae</u>				26			25			20
<i>Eritrichium villosum</i>	ervi			30			26			21
<i>Myosotis suaveolens</i>	mysu			31			27			22
<u>Caryophyllaceae</u>				32			28			23
<i>Minuartia arctica</i>	miar			33			29			24
<i>Silene stenophylla</i>	sist			34			32			25
<i>Stellaria palustris</i>	stpa			35			33			26
<u>Crassulaceae</u>				36			36			27
<i>Rhodiola rosea</i>	roro			37			37			28
<u>Cruciferae</u>				38			38			34
<i>Draba prozorowskii</i>	drpr			39			39			35
<i>Draba subcapitata</i>	drsu			1A			40			36
<u>Empetraceae</u>				2A			2A			37
<i>Empetrum nigrum</i>	emni			3A			3A			38
<u>Ericaceae</u>				4A			4A			39
<i>Cassiope tetragona</i>	cate			5A			5A			40
<i>Ledum decumbens</i>	lede			6A			6A			1A
<i>Rhododendron adamsii</i>	rhad			7A			7A			2A
<i>Vaccinium uliginosum</i>	vaul			8A			13A			3A
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	vavi			9A			14A			4A
<u>Fabaceae</u>				18A			15A			5A
<i>Hedysarum arcticum</i>	hear			19A			16A			6A

<i>Oxytropis arctica</i>	oxar	21A	17A	7A
<u>Papaveraceae</u>		22A	18A	8A
<i>Papaver polare</i>	papo	23A	19A	12A
<u>Polygonaceae</u>		24A	20A	13A
<i>Oxyria digyna</i>	oxgi	25A	21A	14A
<i>Polygonum bistorta</i>	pobi	26A	22A	15A
<i>Polygonum laxmannii</i>	plla	30A	23A	16A
<i>Polygonum viviparum</i>	plvi	31A	24A	17A
<u>Portulacaceae</u>		32A	26A	18A
<i>Claytonia arctica</i>	clar	33A	33A	19A
<u>Ranunculaceae</u>		34A	34A	20A
<i>Delphinium chamissonis</i>	desc	35A	35A	21A
<u>Rosaceae</u>		36A	36A	22A
<i>Dryas punctata</i>	drpu	37A	37A	23A
<i>Novosieversia glacialis</i>	nogl	38A	38A	24A
<i>Potentilla gelida</i>	ptge	39A	39A	25A
<i>Potentilla kuznetzowii</i>	ptku		40A	26A
<u>Salicaceae</u>				27A
<i>Salix arctica</i>	slar			28A
<i>Salix glauca</i>	slgl			33A
<i>Salix polaris</i>	slpo			34A
<i>Salix tschuktschorum</i>	sats			35A
<u>Saxifragaceae</u>				36A
<i>Saxifraga flagellaris</i>	sxfl			37A
<i>Saxifraga exilis</i>	sxex			38A
<i>Saxifraga hieracifolia</i>	sxhf			39A
<i>Saxifraga hirculus</i>	sxhc			40A
<i>Saxifraga nivalis</i>	sxni			
<i>Saxifraga spinulosa</i>	sxsp			
<u>Scrophulariaceae</u>				
<i>Pedicularis lapponica</i>	pela			
<i>Pedicularis rubens</i>	peru			
<u>Bryophytes</u>				
<i>Aulacomnium turgidum</i>	msau			
<i>Dicranum acutifolium</i>	msdi			
<i>Hylocomium splendens</i>	mshy			
<i>Pohlia cruda</i>	mspo			
<u>Lichens</u>				
<i>Alectoria ochroleuca</i>	lialni			
<i>Cetraria chrysantha</i>	licech			
<i>Cetraria juniperina</i>	liceju			
<i>Cladonia chlorophaea</i>	liclch			
<i>Cladonia sylvatica</i>	liclsy			
<i>Cetraria laevigata</i>	licela			
<i>Dactylina arctica</i>	lidaar			
<i>Peltigera aphthosa</i>	lipeap			
<i>Stereocaulon alpinum</i>	listal			
<i>Thamnomia vermicularis</i>	lithve			

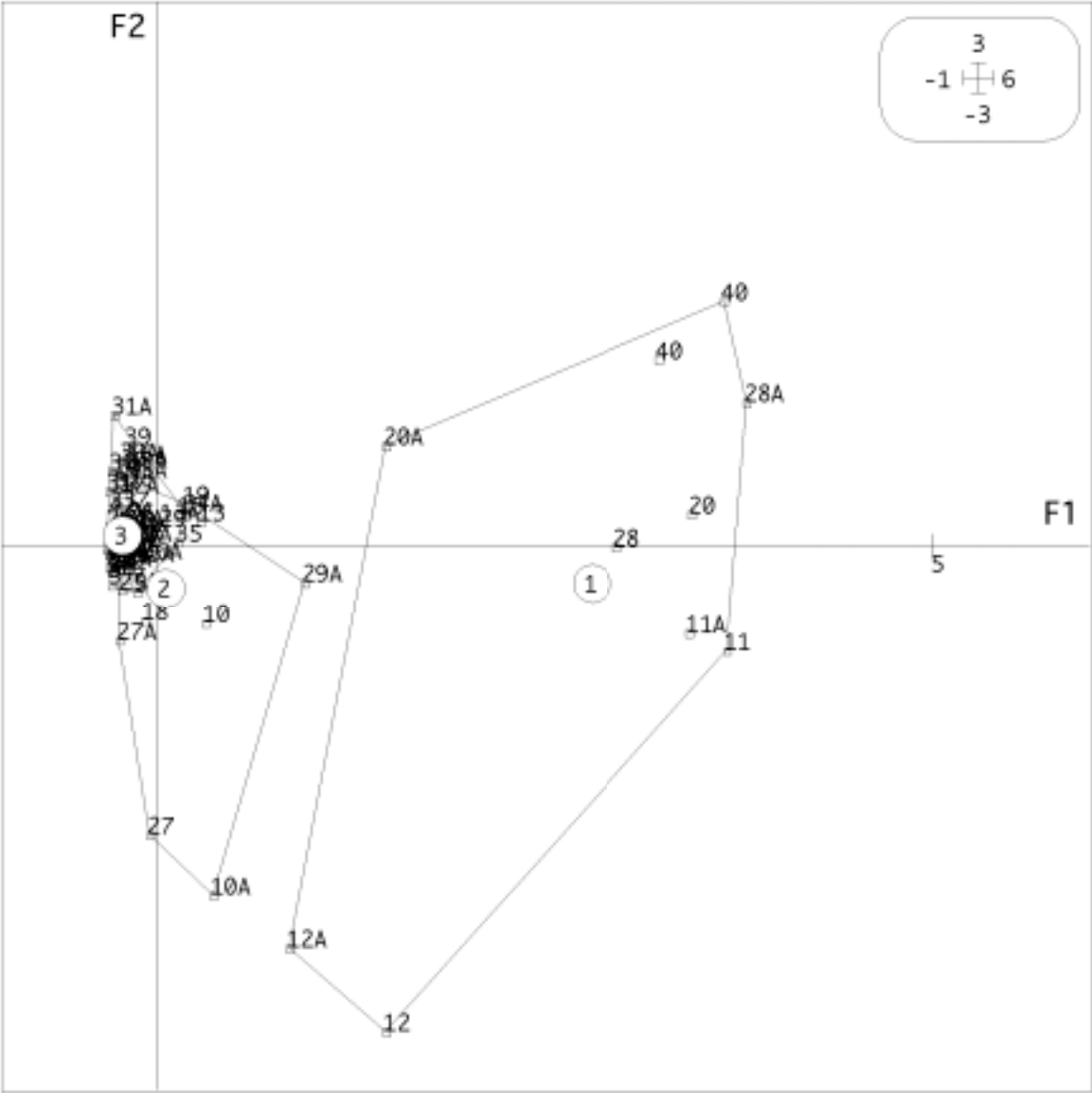
Annexe 11

Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la toundra arctique (Dv1) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.



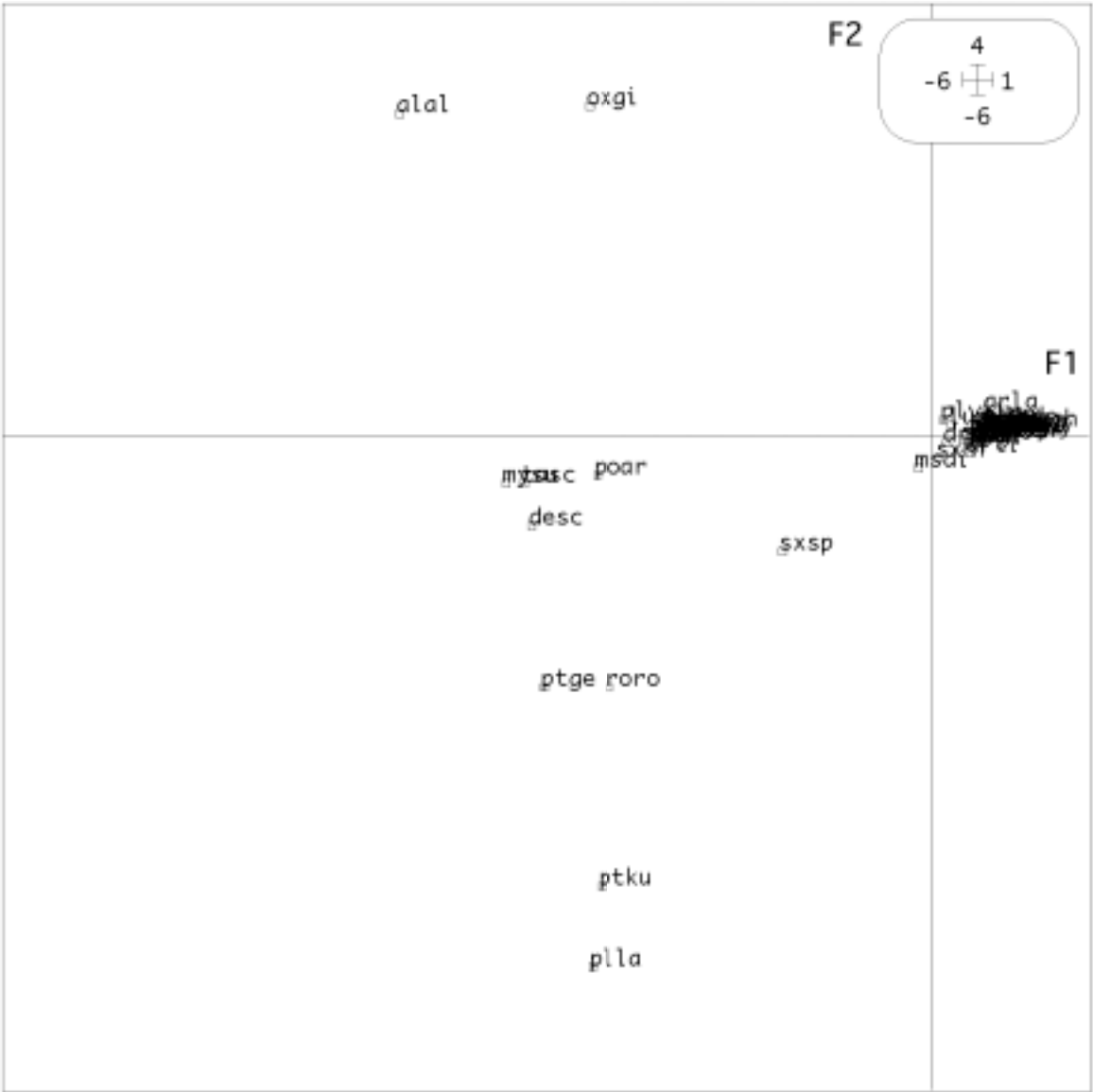
Annexe 12

Carte factorielle des parcelles de la toundra arctique (Dv1) dans le plan F1 / F2.



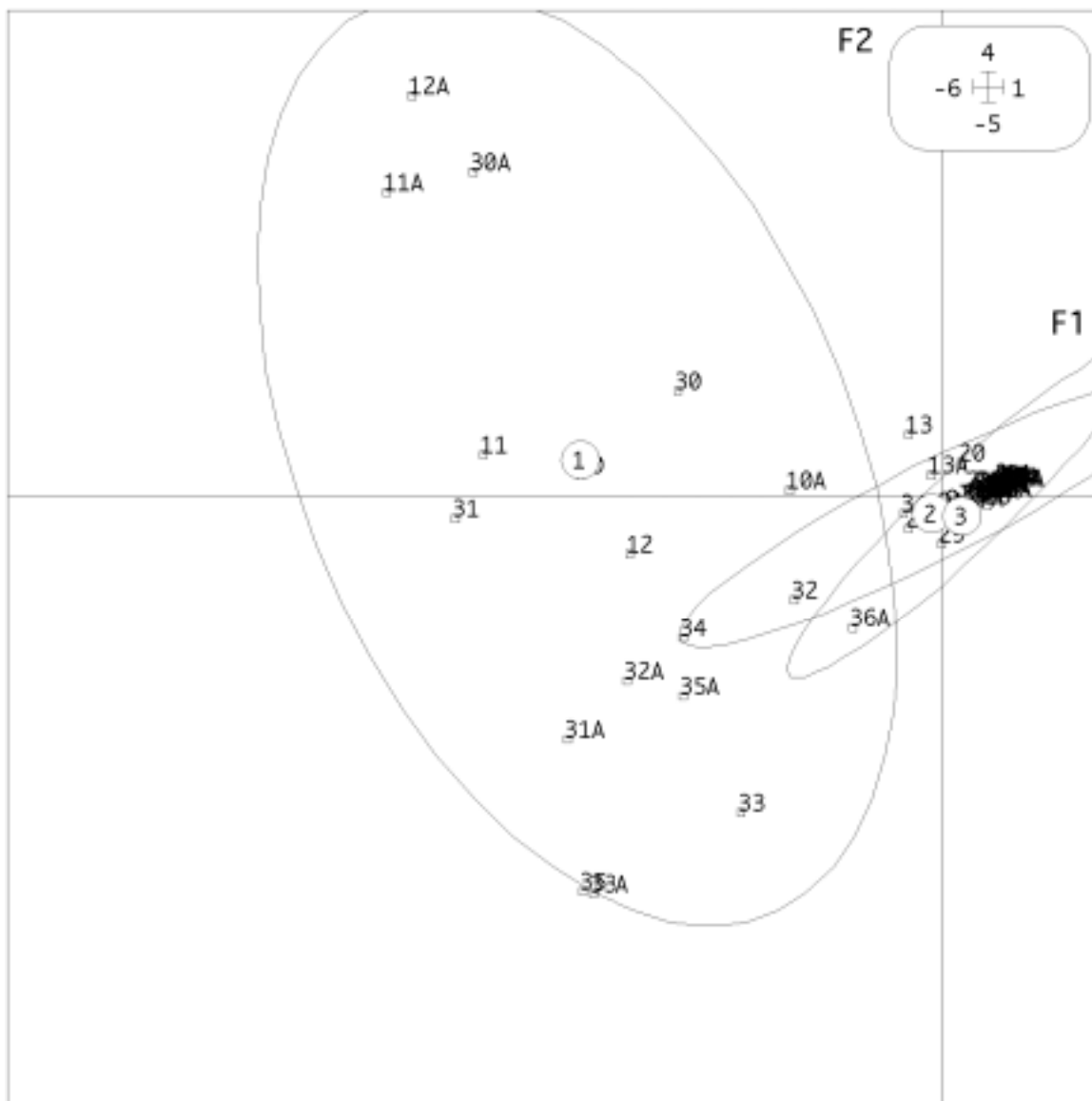
Annexe 13

Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la toundra arctique (Dv2) dans le plan F1 / F2 après une analyse inter-parcelles.



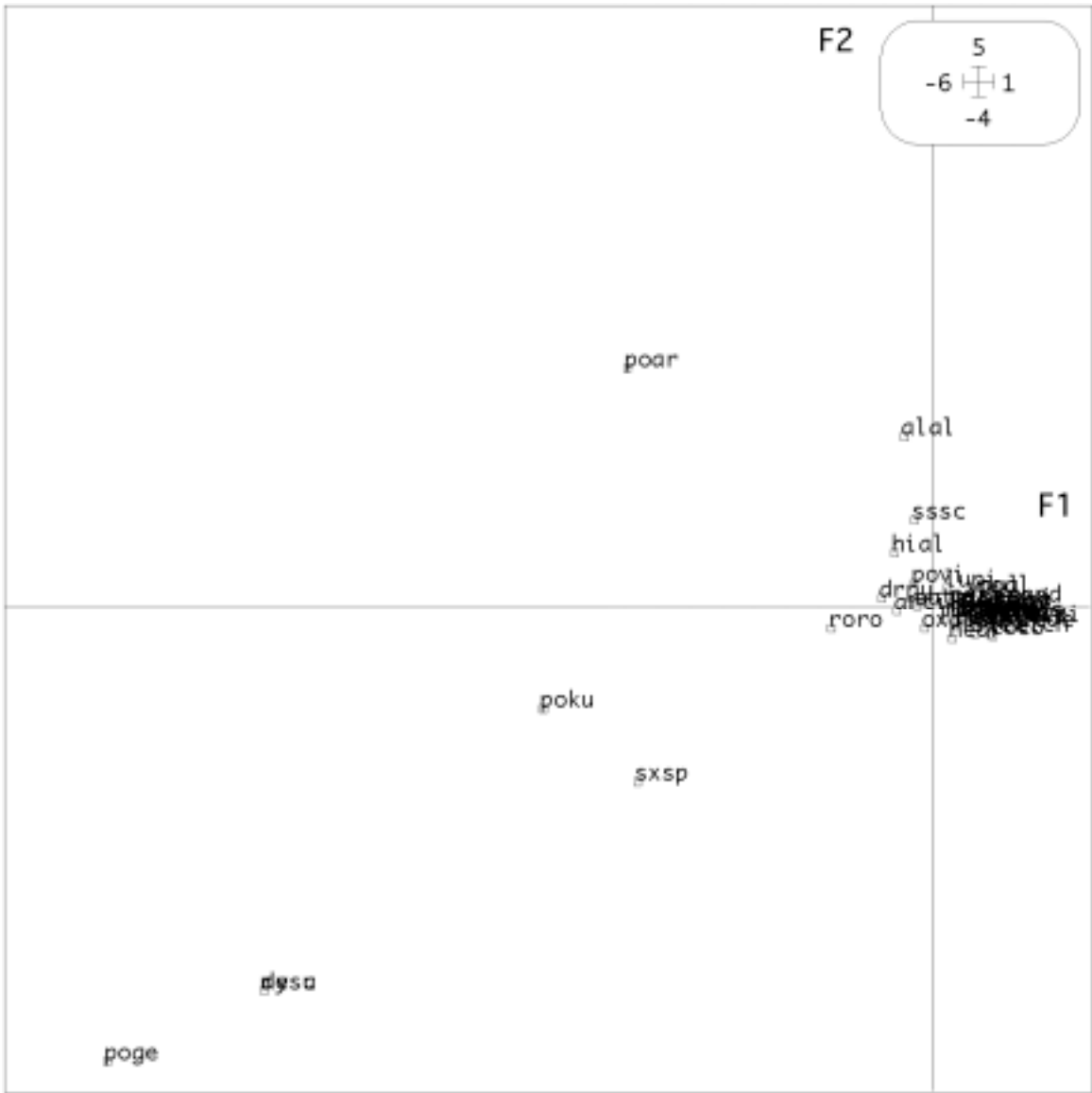
Annexe 14

Carte factorielle des parcelles de la toundra arctique (Dv2) dans le plan F1 / F2.



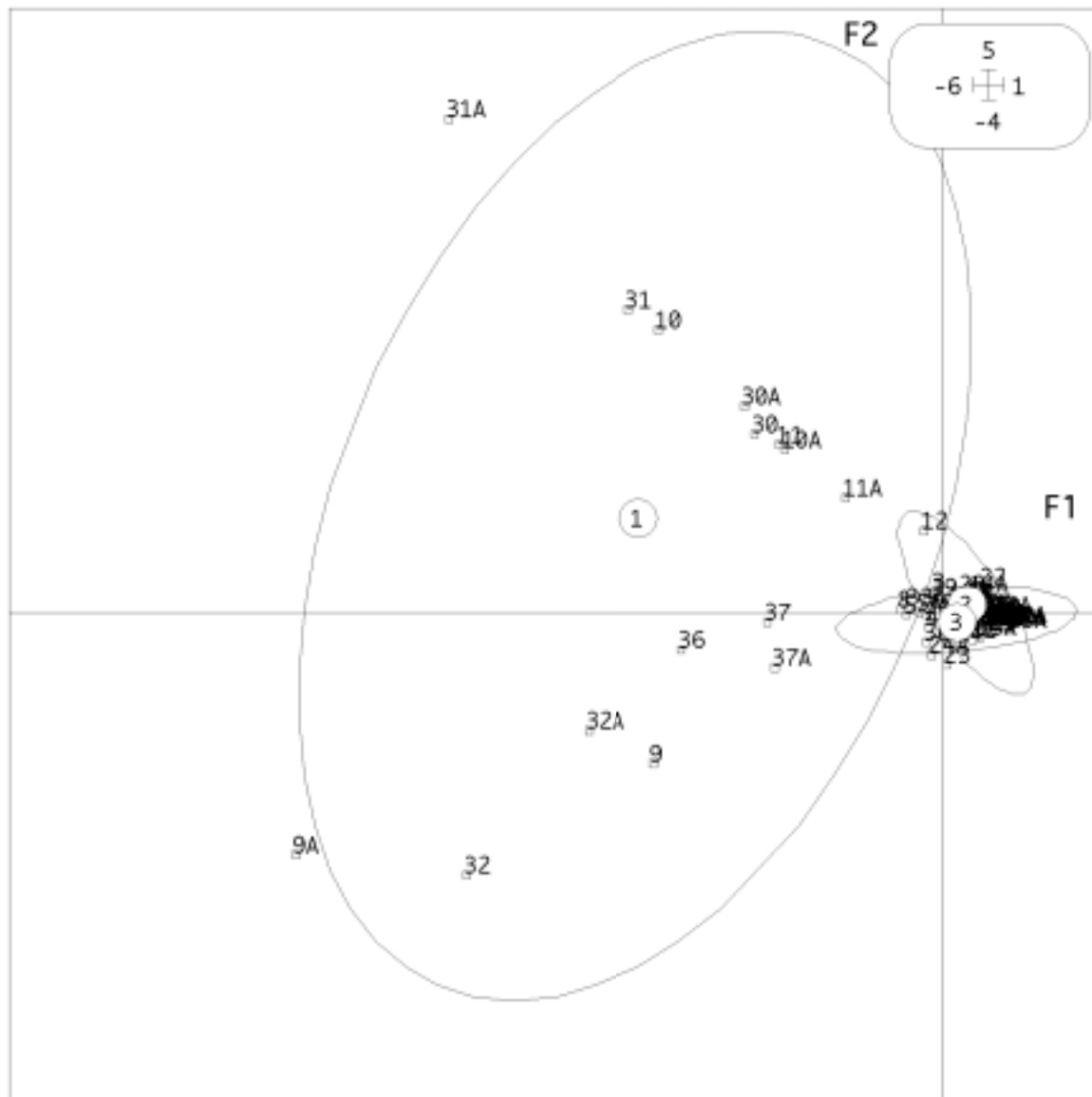
Annexe 15

Carte factorielle de toutes les espèces végétales de la toundra arctique (Dv3) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.



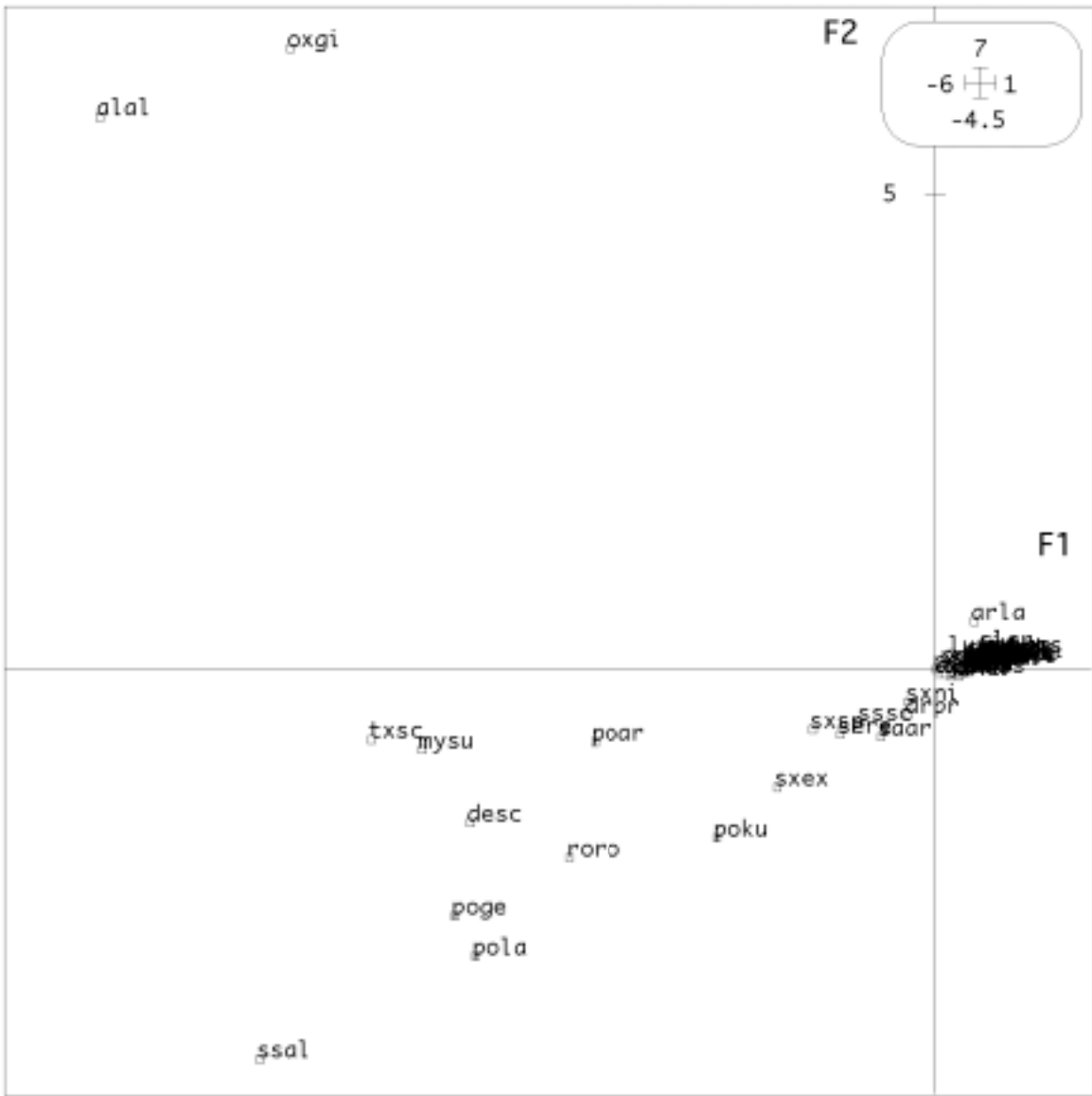
Annexe 16

Carte factorielle des parcelles de la toundra arctique (Dv3) dans le plan F1 / F2.



Annexe 17

Carte factorielle de toutes les espèces végétales des trois domaines vitaux de marmottes à tête noire (tundra arctique Dv1, Dv2 et Dv3) dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.



Annexe 18

Carte factorielle des parcelles de trois domaines vitaux des marmottes à tête noire (tundra arctique Dv1, Dv2 et Dv3) dans le plan F1/F2.

