REPRODUCTIVE COMPETITION IN FEMALE YELLOW-BELLIED MARMOTS

COMPÉTITION POUR LA REPRODUCTION CHEZ LES MARMOTTES FEMELLES À VENTRE JAUNE

КОНКУРЕНЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ СРЕДИ САМОК ЖЕЛТОБРЮХОГО СУРКА

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

La compétition reproductive entre les femelles de marmottes à ventre jaune implique trois mécanismes majeurs : (1) conflits entre femelles de différentes matrilignées ; (2) agressivité dirigée vers les femelles antenaises ; (3) inhibition de la reproduction des jeunes adultes d'une matrilignée par les adultes plus âgés. Cette dernière retarde surtout l'âge de première reproduction. Bien que la probabilité de se reproduire pour une jeune femelle en présence de sa mère soit faible, elle est meilleure si sa mère est la femelle la plus âgée plutôt que s'il s'agit d'autres femelles plus âgées est présente. En l'absence d'adultes âgés, plus de femelles produisent une portée si des parents du même âge ou plus jeunes sont présents que lorsqu'ils sont absents. La première reproduction d'une jeune femelle n'est pas densité-dépendante.
Mots clés : *marmotte à ventre jaune,* Marmota flaviventris*, inhibition reproductrice, âge de la première reproduction, parents, frères et sœurs.*

Конкуренция размножения среди самок желтобрюхого сурка включает в себя три основных механизма: (1) конфликты между самками разных матрилиний; (2) агрессивное поведение в отношении годовалых самок; (3) ингибиция размножения у молодых половозрелых особей одной матрилинии, вызванная старшими особями. Последнее в особенности замедляет возраст первого размножения. Несмотря на низкую вероятность размножения молодой самки при присутствии своей матери, эта вероятность остается выше если мать является наиболее возрастной самкой, чем при присутствии другой более старшей самки. При отсутствии старших особей, количество размножающихся самок становится большим, если присутствующие родственные особи являются одного возраста или моложе.
Ключевые слова: желтобрюхий сурок, *Marmota flaviventris*, воспроизводственная ингибиция, возраст первого размножения, родители, братья и сестры.

Reproductive competition among female yellow-bellied marmots involves three major mechanisms: (1) conflicts between females in different matrilines; (2) agonistic behavior directed toward yearling females; and (3) reproductive suppression of young members of a matriline by older members. Reproductive suppression acts mainly by delaying the age of first reproduction. Although a young female is unlikely to reproduce if its mother is present, it is more likely to reproduce if its mother is the older female than if some other older female is present. When older adults are absent, more females produce a litter if same-age kin are present or if younger kin are present than if same-age or younger kin are absent. Whether a young female reproduces for the first time is not density-dependent.
Key words: yellow-bellied marmot, *Marmota flaviventris*, reproductive suppression, age of first reproduction, kin, siblings.

INTRODUCTION

It is now generally accepted that an individual's evolutionary success requires passing its genes, carried by offspring, to the next generation. Thus an individual should try to place more of its offspring in the next generation than its conspecific competitors. Little attention has been given to reproductive competition among females in which resources are not proximally related to competition, but instead competition is over which female reproduces. The ultimate outcome of reproductive competition is that the offspring of the successful female gain access to the resources. Reproductive competition is most evident in the widespread reproductive suppression among female mammals (Wasser & Barash 1983), especially among cooperative breeders (Solomon & French 1997). Reproductive suppression probably is widespread among marmot species (Armitage 1996). Kinship considerations predict that reproductive competition will be less in sibling associations than in parent:offspring groups (Emlen 1997). Competition of offspring with parents favors parents because of the size asymmetry; thus competition should decrease as offspring become older and larger.

Reproductive competition among female yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) involves three major mechanisms. First, a dominant female in one matriline induces a subordinate female in a different matriline to move to a new home range (Armitage 1992). Conflict may also include infanticide (Armitage et al. 1979, Brody & Melcher 1985) and inhibition of reproduction in a matriline of one female by females living in an adjoining matriline of two or more (Armitage 1986). Second, adult females may chase non-littermate, full sib, yearling sisters,

ARMITAGE K.B. 2003. Reproductive competition in female yellow-bellied marmots. Compétition reproductive chez les marmottes femelles à ventre jaune. In *Adaptive strategies and diversity in marmots / Stratégies adaptatives et diversité chez les marmottes,* Ramousse R., Allainé D. & Le Berre M., Eds., 133-142.

which causes the yearlings to disperse (Armitage 1986). Adult females may be agonistic to yearling daughters. One female chased nine yearling daughters over four years despite the presence of supplemental food (Woods 2001). However, when the female died during hibernation, her two yearling daughters remained the following summer. Finally, two-year-old females are more likely to repro-duce if older adult females are absent (Armitage 1998). However, the wide variation in the age of first reproduction (2 to 6 years, $\bar{x}$ = 3.02 years, suggests that reproductive suppression may be more extensive than previously thought. This paper focuses on a new and more extensive analysis of reproductive suppression.

METHODS

The analysis is based on approximately 259 females aged two or older from 1962 through 2001. Yearling females are excluded as no yearling yellow-bellied marmot reproduces (Schwartz *et al.* 1998). Each year the reproductive status (weaned a litter or not) and the group composition in which the marmot lived were determined for each female. Body mass was recorded each time a female was trapped. Each female was followed throughout her life and her reproductive performance recorded in the presence or absence of older females and her age of first reproduction determined. Thus, a female who first reproduced at age four was included in the analysis of two- and three-year-olds. The G statistics (G for significance at p = 0.05, 1 df is 3.841) tested for significant differences. Methods for marking animals, recording behavior, and determining patterns of space-use and descriptions of the major study sites were detailed elsewhere (Armitage 1974, 1986).

RESULTS

Female yellow-bellied marmots are more likely to wean a litter when older females are absent than when they are present (Table 1; G = 53.4, $p < 0.0001$). If the older females are reproductive, significantly fewer of the younger females reproduce than if the older females are non-reproductive (43.3% vs. 51.6%, Table 1, G = 17.6, $p < 0.001$). The younger females may have same-age sibs present. The presence of same-age kin increases reproduction when no other females are present (Table 2, G = 7.3, $0.01 > p > 0.005$) but not when older adults are present (Table 2, G = 1.54, $p > 0.1$).

Younger kin affect reproduction. When older adults and same-age kin are absent, the presence of younger kin in some groups (Table 2) increased the percentage of females reproducing (G = 4.4, $0.05 > p > 0.025$). When females living alone in a matriline are compared with females who are living with younger kin, litter production increases when younger kin are present (Table 2, G = 6.2, $0.025 > p > 0.01$).

Reproductive suppression might delay the age of first reproduction. Although yellow-bellied marmots can breed at age two years, only 53 of 171 two-year-olds did (Table 3). Two-year-old females were far more likely to reproduce if older females were absent (G = 15.5, $p < 0.001$). The mother of the two-year-old was the older adult 54.4% of the time. When the mother was present, reproduction was much less likely than if the mother was absent (G = 5.9, $0.025 > p > 0.01$). However, if the presence of the mother is compared with that of other adults, two-year-olds are more likely to reproduce if their mother is the older adult (Table 3, G = 4.5, $0.05 > p > 0.025$). Finally, the two-year-old female is less likely to reproduce if the older female is reproductive than if the older female is non-reproductive (14.5% vs. 30.3%, G = 3.37, $0.1 > p > 0.05$).

Likewise, female marmots that did not reproduce at age two were more likely to wean a litter at age three if no older adult was present (Table 3, G = 5.74, $0.025 > p > 0.01$). When the mother was the older adult, the three-year-old was more likely to not reproduce than to reproduce (G = 3.848, p = 0.05). However, the effect of the presence of the mother did not differ from that of other older females (Table 3, G = 0.003, $p > 0.9$).

Female marmots whose age of first reproduction was four years were more likely to reproduce if older adults were absent (Table 3), but the pattern was not statistically significant (G = 1.26, $p > 0.1$). There were no older females present when age of first reproduction was five or six years (Table 3). Of the three females who first reproduced at age six, no male was present for two of them when they were four- and five-year-olds and it is likely that situation also prevailed for the third female.

Reproductive suppression is not density-dependent. When no older adults are present, nearly two-thirds of the young animals reproduce for the first time (Table 4, G = 50.6, $p < 0.0001$). However, there is no difference in frequency of reproduction when one or two older adults are present (G = 0.4, $p > 0.5$).

Clearly, reproduction was suppressed more in two-year-olds than in older animals (Table 3, age two vs. ages three and four, G = 4.04, $0.05 > p > 0.025$). The possibility that two-year-old females fail to reproduce because they are immature was tested by using body mass in May, the month of emergence from hibernation, to indicate reproductive maturity. No two-year-old female weighing less than 1.85 kg reproduced. All nine marmots weighing < 1.85 kg lived with their mothers, thus effects of mass could not be separated from effects of living with an older female. Of the 36 marmots weighing 1.85 kg or more, 13 reproduced. Mean body mass of the reproductive two-year-olds (2.17 kg ± 0.086 SE) did not differ significantly (t = 0.6, df = 34, $p > 0.5$) from that of the non-reproductive marmots (2.11 kg ± 0.052 SE). The mean dates on which

body mass was measured did not differ between the two groups (days past April 30: reproductive = 18.6 ± 1.81, non-reproductive = 21.3 ± 1.38; t = 1.1, df = 34, $p > 0.2$). The two-year-olds were far more likely to reproduce when older adults were absent ($G = 7.6$, $p = 0.005$). The relative unimportance of maturity is supported by the lack of significant differences in the frequency of reproduction of two-year-olds vs. three- and four-year-olds when older females are absent ($G = 2.516$, $p > 0.1$).

The significance of social factors rather than body mass is supported by the results of a food supplementation experiment (Woods 2001). A River Colony matriline receiving high protein horse feed ad lib produced eight two-year-olds. Two reproduced when living at the edge of the matrilineal home range. Two older females produced 14 litters in seven years of residency. Six three-year-olds were present; only one reproduced and did so the year after the 11-year-old female failed to return. In 2001, the 9-year-old female had shifted her home range so that there was little overlap with three four-year-olds; two reproduced. The body masses of these two-, three-, and four-year-old females were among the largest ever recorded for these age groups (Armitage, unpublished data). Thus, the preponderance of evidence supports that social factors rather than body mass (= maturity) determined the reproductive success of the younger females when older females were present.

Social behavior during the summer active season was unrelated to reproductive suppression in the River Colony matriline receiving supplemental food. From 1996 through 2000, one agonistic behavior was observed among matriline members and one with a female in the unfed matriline. In 2000, the feeder was moved and eight-year-old female 1399 moved her home burrow near the feeder and began to bud off a new matriline. The other members of her matriline, three three-year-olds and one two-year-old, inherited the matrilineal space. Movement of an older female to a new home range and leaving her former home range to younger kin was observed only three other times since 1962 (Armitage 1991). In 2001, two matrilines were clearly evident. Female 1399 and two yearling daughters occupied space south of the area used by three four-year-old females. Supplemental food was provided to the southern area until mid July. The three south females defended the feeder from incursions by the three north females; 30 agonistic interactions were observed (compared to two in the previous five years). No agonistic interactions were seen after the feeder was removed as the north females ceased their incursions.

Interestingly, the supplemental food was defended only against members of a different matriline. Thus, female 1399, which shared the feeder with other adults when they were in the same matriline, behaved agonistically to those same adults when she budded off a new matriline. Defense of the feeder against extra-matrilineal marmots occurred throughout the feeding experiment. Young, but not adults, from the unfed group were observed accessing the feeder, especially in late morning or late evening when members of the fed matriline were inactive. The trespassing young were chased by the resident male young and the adult females. Adult-young and young:young agonistic behavior never occurs within matrilines and is rare between matrilines because space-use overlap of young with members of different matrilines is low to non-existent (Rayor & Armitage 1991). In conclusion, the feeding experiment revealed that food was defended against non-matrilineal marmots but shared with other members of the matriline including those who were reproductively suppressed.

The increasing percentage of females reproducing in the presence of older females as the younger females age (Tables 1, 3) suggests that reproductive suppression may not occur once a female successfully reproduces. This possibility was tested by considering only reproductive events occurring for each female after her age of first reproduction. There was no evidence supporting reproductive suppression as a major factor determining reproduction by females having reproduced at least once (Table 5, $G = 1.93$, $p > 0.1$).

DISCUSSION

The major result of this study is that reproductive suppression characterizes yellow-bellied marmot social groups and delays the age of first reproduction. Because the social groups of females are matrilines, the age of first reproduction is delayed by older female kin. When older adults are absent, the presence of same-age or younger kin increases the likelihood of reproduction. This result agrees with the report by Armitage & Schwartz (2000) that fitness, measured as net reproductive rate (R_o), increases as matriline size increases. R_o is maximal at a matriline size of three, then decreases in larger matrilines. I re-examined the data for matrilines of four and five to determine if the age structure of those matrilines was consistent with reproductive suppression by older females. In the seven matrilines (low success) in which no or one female reproduced, half of the females aged five or older reproduced; only three of 25 females aged two to four reproduced. In four matrilines (moderate success) in which two females reproduced, three of four females aged six or older reproduced whereas five of twelve females aged two to four reproduced. In the four matrilines (high success) in which three or four females reproduced, four of five aged four or older and ten of eleven two-year-olds reproduced. Thus low and moderate success matrilines (combined) are characterized by a low rate of reproduction by young females (21.6% vs. 60% of older females) whereas high success matrilines are characterized

by a high reproductive rate of both young (90.9%) and older (80%) females. The difference between the reproductive rates of young and older females in the combined low and moderate success matrilines is significant ($G = 5.16$, $0.025 > p > 0.01$), but the difference is not significant for the high success matrilines ($G = 0.34$, $p > 0.5$). Clearly, not all young females are reproductively suppressed (Table 1) and the high success matrilines occur when young females are not suppressed. Reproduction improved in the low and moderate success matrilines in the following year when some younger animals moved to a new home range to form independent matrilines.

The increase in survivorship and R_o as matrilines increase in size is consistent with the increased frequency of reproduction when same-age kin are present or when younger kin are present. Matrilineal increase occurs when younger females are recruited into the matriline (Armitage 1996). Same-age kin are littermate sisters and the recruitment of two or more yearling sibs accounts for about one-third of the recruitment events (Armitage 1991).

A female can increase her individual fitness relative to that of other females by suppressing reproduction of younger females while she reproduces. Thus, reproductive suppression is more likely when the older female is reproductive (Table 1). There is considerable variation in the annual reproduction of marmots. Some females reproduce only once or twice in a life-span exceeding 10 years; many females skip a year between reproductive events, and some females may reproduces several years in succession. Chance events may prevent reproduction when the social structure is otherwise favorable. For example, no adult male may be present or the male may immigrate into the colony too late for reproduction to occur. This situation prevailed at River Colony in 1964, 1991, and 1992; at Gothic Townsite in 1999; at Beaver Talus in 1983, 1993, and 1994; possibly at Cliff in 1981 and Marmot Meadow in 1993, at Boulder in 1968, 1970, and 1994; and at North Picnic in 1982 and 1997. Heavy and late spring snow reduces reproduction such as occurred at Picnic Colony in 1995. These events reduce potential lifetime reproductive success of the resident females in those years and may have profound fitness effects by delaying the age of first reproduction (two-year-olds were present at River in 1991 and three-year-olds were present in 1992).

Kinship is a major factor in reproductive competition. Conflict between females from different matrilines involves females no more closely related than aunt:niece ($r = 0.25$) or cousins ($r = 0.125$) (Armitage 1989). Reproductive suppression involves individuals related by at least $r = 0.25$; more commonly the matrilineal members are related by $r = 0.5$. Skew theory, which considers the distribution of individual reproduction among group members of the same sex (Keller & Reeve 1994), predicts that sibling-sibling competition will be less that that of mother-offspring (Emlen 1997). This prediction is supported by a higher frequency of reproduction when same-age individuals are present than when they are absent (Table 2). Skew theory also predicts that mothers and daughters will generally not share reproduction. This prediction is partially supported; for both two- and three-year-olds the age of first reproduction is likely to be delayed by the presence of the mother in the absence of other older adults (Table 3). However, two-year-old females are more likely to reproduce if their mother is the older adult than if a more distant kin is the other adult (Table 3). This result is similar to the pattern of reproductive suppression among male alpine marmots (*M. marmota*); inhibition is less stringent against sons than non-sons (Arnold & Dittami 1997). Rather than sharing reproduction with less closely-related members of the matriline, yellow-bellied and alpine marmots apparently share reproduction with the most closely-related members of the social group.

Given that reproductive suppression is widespread, why do yearling female yellow-bellied marmots opt to join a matriline when older, larger females are present? The alternative is dispersal, but mortality is higher in dispersers than in residents and there is no compensatory decrease in the age of first reproduction (Van Vuren & Armitage 1994). Furthermore, the young female has many opportunities to reproduce. First, reproductive suppression is not absolute and many young females reproduce (Table 3). Second, the ability to escape reproductive suppression increases with age; an increasing percentage of females achieve their first reproduction as they age so that by age four, reproductive suppression cannot be demonstrated as a significant factor in whether a female reproduces. Third, the older female may die thus providing the young female with a reproductive opportunity. The probability of surviving to reproduce is greater in social groups than living alone; living alone is the prevalent situation for the female that disperses (Armitage & Schwartz 2000). Fourth, the young female may have the opportunity to move to vacant space in the habitat patch, bud off a new matriline, and reproduce.

Even if the dispersing female survives the summer in which she disperses, the probability of becoming resident on a good habitat patch is very low. Immigration by females into established marmot colonies occurs only when space opens up due to over-winter mortality (Armitage 1991). No instance of an immigrant displacing a resident has ever been documented. In summary, a young female has a better chance of surviving and reproducing, even in the face of reproductive suppression, if she is philopatric rather than a disperser.

The three patterns of reproductive competition indicate that female yellow-bellied marmots attempt to maximize individual (= direct) fitness

by reducing the probability that other females will reproduce. Thus, female yellow-bellied marmots harass females in adjoining matrilines, chase yearling females, who are future competitors for reproductive success, from the adult's home range, suppress reproduction of younger females, attempt to avoid reproductive suppression by budding off a new matriline, overcome reproductive suppression and reproduce, and enhance the probability of reproducing by forming matrilines.

ACKNOWLEDGEMENTS. This research was conducted at the Rocky Mountain Biological Laboratory, Colorado, USA and supported by NSF Grants G16354, GB-1980, GB-6123, GB-32494, BMS74-21193, DEB78-07327, BSR8121231, BSR8614690, and BSR9006772. I thank the many graduate students and field workers without whose dedicated help this research would not have been possible. Sharon Lee Green typed the manuscript.

*****

Table 1. Number of adult female yellow-bellied marmots reproducing when older adults are present and reproductive. The four-year-old age group includes all females aged four or older. R = reproductive, NR = non-reproductive. *Nombre de femelles adultes se reproduisant en présence de femelles reproductrices plus âgées. Le groupe des femelles de quatre ans réunit toutes les femelles de quatre ans ou plus.*

	Older Adult Present *Présence d'adulte plus âgé*						Older Adult Absent *Absence d'adulte plus âgé*		
	R	NR	R	NR	R	NR			
Age	2		3		4		2	3	4
Reproductive	10	10	14	5	15	6	33	46	202
Non-reproductive	59	23	25	6	6	2	36	31	83
Percent reproducing *Pourcentage reproduction*	14.5	30.3	35.9	45.4	71.4	75	47.8	59.7	70.9
$\bar{x}$ reproducing *Moyenne reproduction*	19.6		38		72.4				

Table 2. Number of adult female yellow-bellied marmots reproducing when same age siblings and older females are present or absent. Younger adult kin may be present in some groups when same-age siblings and older adults are absent. *Nombre de femelles adultes de marmottes à ventre jaune se reproduisant en présence ou absence des sœurs et des femelles âgées. Des jeunes adultes apparentées peuvent ête présentes quand des sœurs du même âge et des adultes âgés sont absents.*

	Older Adults Present *Adultes âgés présents*				Older Adults Absent *Adultes âgés absents*	
	Same Age Siblings *Sœurs même âge*		Same Age Siblings *Sœurs même âge*		Younger Kin *Jeunes parents*	Only Younger *Jeunes seulement*
	Present *Présent*	Absent	Present *Présent*	Absent*	May Be Present *Peut être présent*	Kin Present *Parents présents*
Reproductive *Reproducteur*	13	1	80	129	186	57
Non-reproductive *Non-reproducteur*	22	6	29	92	112	24
Percent reproductive *% reproducteur*	37.1	14.3	73.4	58.4	62.4	74

**Only adult female present.* Femelle adulte seule présente.

Table 3. The effect of the presence of older females on the age of first reproduction of yellow-bellied marmots. For each age, the number of marmots is the number for whom that age was potentially the age of first reproduction. The number of mothers present is given in parentheses. *Effet de la présence des femelles âgées sur l'âge de première reproduction des marmottes à ventre jaune. Pour chaque âge, le nombre de marmottes est celui pour lequel cet âge est potentiellement celui de l'âge de première reproduction. Le nombre de mères présentes est donné entre parenthèses.*

	Older Adults Present *Adultes âgés présents*			Older Adults Absent *Adultes âgés absents*			
Age / *Âge*	2	3	4	2	3	4	5-6
Reproductive *Reproducteur*	20 (15)	14 (8)	4(4)	33	25	19	11
Non-reproductive *Non reproducteur*	82 (41)	29 (16)	5(3)	36	18	10	0
Percent reproductive *% reproducteur*	19.6	32.6	44.4	47.8	58.1	65.5	100

Table 4. The effects of the number of older adults present on the age of first reproduction. *Effets du nombre d'adultes âgés présent sur l'âge de la première reproduction.*

	Number of Older Adults Present *Nombre d'adultes âgés présents*			
	0	1	2	3
Reproductive *Reproducteur*	96	36	6	0
Non-reproductive *Non reproducteur*	58	107	24	1
Percent reproductive *% reproducteur*	62.3	25.2	20.0	--

INTRODUCTION

On considère généralement que le succès évolutif d'un individu requiert la transmission de ses gènes, par l'intermédiaire de ses descendants, aux générations futures. Ainsi, un individu devrait amener une descendance plus nombreuse à la génération suivante que ses compétiteurs. Peu d'attention a été portée à la compétition reproductive entre femelles pour qui les ressources ne sont pas proximalement reliées à la compétition, mais plutôt la compétition est au-dessus ***(finie)*** *pour les femelles qui se reproduisent. Le résultat final de la compétition reproductive est que les descendants des femelles qui se sont reproduites avec succès gagnent l'accès aux ressources. La compétition reproductive est plus évidente dans l'inhibition reproductrice, très répandue chez les femelles de mammifères (Wasser & Barash 1983), particulièrement chez les éleveurs coopératifs (Solomon & French 1997). L'inhibition reproductive est probablement répandue chez les marmottes (Armitage 1996). Des considérations sur la parenté prédisent que la compétition reproductrice serait moindre entre frères-sœurs qu'entre parents-enfants (Emlen 1997). La compétition enfants-parents favorise ces derniers du fait de la différence de taille ; ainsi, la compétition devrait diminuer quand les enfants deviennent plus âgés et plus grands.*

*La compétition pour la reproduction chez les femelles à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) implique trois mécanismes majeurs. D'abord, une femelle dominante dans une matrilignée induit une femelle subordonnée d'une autre matrilignée à se déplacer dans un nouveau domaine vital (Armitage 1992). Les conflits peuvent aussi comprendre l'infanticide (Armitage* et al. *1979, Brody & Melcher 1985) et l'inhibition de la reproduction d'une femelle d'une matrilignée par des femelles d'une autre matrilignée de deux femelles ou plus (Armitage 1986). Ensuite, des femelles adultes peuvent pourchasser de vraies sœurs d'un-an de portées différentes, provoquant leur dispersion (Armitage 1986). Les femelles adultes peuvent être agressives vis-à-vis de leurs filles antenaises. Une femelle a chassé neuf de ses filles d'un-an au cours de quatre années malgré un apport de nourriture (Woods 2001). Cependant, quand la femelle mourut durant l'hibernation, ses deux filles antenaises restèrent l'été suivant. Finalement, les femelles de deux-ans ont plus de chance de se reproduire si des femelles adultes sont absentes (Armitage 1998). Cependant, la forte variation de l'âge de la première reproduction (2 à 6 ans,* $\overline{x}$ *= 3,02 ans, Schwartz* et al. *1998), suggère que l'inhibition reproductrice peut être plus importante que ce que l'on pensait. Cette communication se concentre sur une nouvelle analyse plus détaillée de l'inhibition de la reproduction.*

METHODES

L'analyse est basée sur le suivi de 259 femelles de deux-ans ou plus entre 1962 et 2001. Les femelles d'un-an en sont exclues car aucune d'entre elles ne se reproduit chez la marmotte à ventre jaune (Schwartz et al. *1998). Chaque année et pour chaque femelle, le statut reproductif (portée sevrée ou non) et la composition du groupe où elle vit sont déterminés. Sa masse corporelle est enregistrée à chaque capture. Chaque femelle est suivie toute sa vie ; ses performances reproductrices en présence ou en l'absence de femelles plus âgées sont enregistrées et son âge lors de la première reproduction précisé. Ainsi, une femelle qui se reproduit pour la première fois à quatre ans est incluse dans l'analyse des femelles de deux ou trois ans. La signification des différences est recherchée avec le test de G (significatif à partir de 3,841 pour p = 0,05 et 1 ddl). Les méthodes de marquage des animaux, d'enregistrement du comportement, de détermination des canevas d'utilisation de l'espace et les descriptions des principaux sites étudiés sont détaillées ailleurs (Armitage 1974, 1986).*

RESULTATS

*Les femelles de marmottes à ventre jaune ont plus de chances de sevrer une portée en l'absence de femelles âgées (Table 1 ; G = 53,4 ; p < 0,0001). Si les femelles âgées se sont reproduites, les jeunes femelles se reproduisent moins que dans le cas contraire (43,3 % contre 51,6 %, Table 1 ; G = 17,6 ; p <0,001). Les femelles plus jeunes peuvent être en présence de sœurs du même âge. Cette présence accroît la reproduction en l'absence de tout autre f*emelle (Table 2 ; G = 7,3 ; 0,01 > p > 0,005), *mais n*on quand des femelles âgées sont *présentes (Table 2 ; G = 1,54 ; p > 0,1).*

Les jeunes apparentés affectent la reproduction. Quand les adultes âgés et des parents du même âge sont absents, la présence de jeunes parents dans certains groupes (Table 2) accroît le pourcentage de femelles qui se reproduisent (G = 4,4 ; 0,05 > p > 0,025). La comparaison des femelles vivant seules dans une matrilignée à celles vivant avec des jeunes montre que la production de portées augmente lorsqu'il y a présence de jeunes (Table 2 ; G = 6,2 ; 0,025 > p > 0,01).

L'inhibition de la reproduction peut retarder l'âge de la première reproduction. Bien que les femelles de marmottes à ventre jaune puissent se reproduire à l'âge de deux ans, seuls 53 de ces 171 femelles le font (Table 3). Elles ont beaucoup plus de chance de se reproduire en l'absence de femelles âgées (G = 15,5 ; p < 0,001). La mère des deux ans est l'adulte le plus âgé dans 54,4 % des cas. Quand la mère est présente, la probabilité de reproduction est bien moindre que lorsque la mère est absente (G = 5,9 ; 0,025 > p > 0,01). Cependant, si la présence de la mère est comparée avec celle d'autres adultes, les deux-ans ont une probabilité supérieure de se reproduire si leur mère est l'adulte âgé (Table 3 ; G = 4,5 ; 0,05 > p > 0,025). Finalement, la femelle de deux-ans se reproduit moins si la femelle âgée est reproductrice que dans le cas contraire (14,5 % versus 30,3 % ; G = 3,37 ; 0,1 > p > 0,05).

De plus, les femelles qui ne se reproduisent pas à deux ans ont une meilleure probabilité d'avoir une portée à trois ans si aucune femelle adulte plus âgée n'est présente (Table 3 ; G = 5,74 ; 0,025 > p > 0,01). Quand la mère est l'adulte le plus âgé, les trois ans ont plus de chance de ne pas se reproduire que le contraire (G = 3,848 ; p = 0.05). Cependant, l'effet de la présence de la mère ne diffère pas de celui de la présence d'autres femelles plus âgées (Table 3 ; G = 0,003 ; p > 0,9).

Les femelles, dont l'âge de première reproduction est de quatre ans, ont plus de chance de se reproduire en l'absence de femelles adultes (Table 3), mais ce patron n'est pas significatif (G = 1,26 ; p > 0,1). Il n'y a pas de femelles plus âgées présentes quand l'âge de première reproduction est de cinq ou six ans (Table 3). Sur les trois femelles qui se sont reproduites à l'âge de six ans, aucun mâle n'était présent pour deux d'entre elles quand elles avaient quatre et cinq ans et il est probable que cette situation a prévalu pour la troisième femelle.

L'inhibition de la reproduction n'est pas densité-dépendante. Quand aucun adulte plus âgé n'est présent, presque les deux tiers des jeunes animaux se reproduisent pour la première fois (Table 4 ; G = 50,6 ; p < 0,0001). Il n'y a, cependant, pas de différence dans la fréquence de reproduction quand une ou deux adultes âgées sont présentes (G = 0,4 ; p > 0,5).

Clairement, la reproduction est plus souvent inhibée chez les deux-ans que chez les animaux plus âgés (Table 3, deux ans versus trois et quatre ans, G = 4,04 ; 0,05 > p > 0,025). La possibilité que les femelles de deux ans échouent à se reproduire du fait de leur immaturité a été testée en utilisant la masse corporelle de mai, mois de sortie d'hibernation, comme indicateur de la maturité sexuelle. Aucune femelle de deux-ans de moins de 1,85 kg ne se reproduit. Les neuf marmottes de moins 1,85 kg vivaient avec leurs mères, les effets de la masse ne peuvent pas être séparés de ceux qui sont liés à la vie avec une femelle plus âgée. Sur les 36 marmottes pesant 1,85 kg ou plus, 13 se sont reproduites. La masse moyenne des femelles reproductrices de deux-ans (2,17 ± 0,086 kg ET) ne diffère pas significativement (t = 0,6 ; ddl = 34 ; p > 0,5) de celle des marmottes non reproductrices (2,11 ± 0,052 kg). Les dates moyennes auxquelles les masses corporelles ont été mesurées ne diffèrent pas entre les deux groupes (après le 30 avril : reproductive = 18,6 ± 1,81 ; non-reproductive = 21,3 ± 1,38 ; t = 1,1 ; ddl = 34 ; p > 0,2). Les deux-ans ont beaucoup plus de chances de se reproduire quand les adultes âgés sont absents (G = 7,6 ; p = 0,005). La faible importance relative de la maturité est confirmée par l'absence de différences significatives de la fréquence de reproduction entre les deux-ans et les trois ou quatre-ans quand les femelles adultes plus âgées sont absentes (G = 2,516 ; p > 0,1).

L'importance des facteurs sociaux, plutôt que celle de la masse corporelle, est confirmée par les résultats d'une expérience d'apport de nourriture (Woods 2001). Une matrilignée de River Colony recevant ad libitum *une nourriture hautement protéinique pour chevaux, a produit huit deux-ans. Deux d'entre-elles se sont reproduites alors qu'elles vivaient en périphérie du domaine vital de la matrilignée. Deux femelles âgées ont produit 14 portées en 7 ans de résidence. Six trois-ans étaient présentes ; seule une s'est reproduite et ce l'année où la femelle de 11-ans n'a pu revenir. En 2001,*

la femelle de 9-ans a changé de domaine vital, il y a eu ainsi peu de chevauchement avec trois quatre-ans dont deux se sont reproduites. Les masses corporelles de ces deux-, trois- et quatre-ans ont été les plus élevées jamais enregistrées de ces classes d'âge (Armitage, données non publiées). Donc, les preuves confirment que les facteurs sociaux plutôt que la masse corporelle (=maturité) déterminent le succès reproducteur des jeunes femelles quand les plus âgées sont présentes.

Le comportement social au cours de la saison d'été n'est pas lié à l'inhibition de la reproduction dans la matrilignée de River Colony recevant un supplément alimentaire. De 1996 à 2000, un comportement agonistique a été observé parmi les membres de la matrilignée et un autre avec une femelle de la matrilignée non nourrie. En 2000, le distributeur de nourriture a été déplacé et la femelle de neuf-ans 1399 a déménagé son terrier d'habitation près du distributeur et a commencé à construire une nouvelle matrilignée. Les autres membres de sa matrilignée, trois trois-ans et un deux-ans, ont hérité du domaine de la matrilignée. Le départ d'une femelle âgée dans un nouveau domaine vital, laissant son ancien domaine à ses jeunes apparentés, n'a été observé que trois fois depuis 1962 (Armitage 1991). En 2001, deux matrilignées existaient. La femelle 1399 et deux filles d'un-an occupaient la partie sud de l'aire utilisée par trois femelles de quatre ans. Des compléments alimentaires ont été fournis à la partie sud jusqu'à la mi-juillet. Les trois femelles du sud ont défendu le distributeur de nourriture des incursions des trois femelles du nord ; 30 interactions agonistiques ont été observées contre deux au cours des cinq années précédentes. Aucune interaction agonistique n'a été observée après que le distributeur ait été supprimé car les femelles du nord ont cessé toute incursion.

Il est intéressant de noter que le distributeur de nourriture n'a été défendu que contre les membres d'une matrilignée différente. Ainsi, la femelle 1399, qui partageait le distributeur avec les autres adultes de la même matrilignée, est devenue agressive vis-à-vis de ces derniers quand elle a eu créé sa nouvelle matrilignée. La défense du distributeur de nourriture contre les marmottes n'appartenant pas à la matrilignée a eu lieu pendant toute l'expérience d'apport alimentaire. Les jeunes, et non les adultes, du groupe non nourri ont accédé au distributeur en fin de matinée ou en fin de journée quand les membres du groupe alimenté étaient inactifs. Les jeunes intrus ont été pourchassés par le mâle résident ainsi que les jeunes et les femelles adultes. Un comportement agonistique ne se produit jamais entre adulte-jeune et jeune-jeune au sein d'une matrilignée et rarement entre matrilignées car le chevauchement de domaine entre jeunes et les membres de matrilignées différentes sont rares ou inexistants (Rayor & Armitage 1991). En conclusion, l'expérience d'alimentation révèle que la nourriture est défendue contre les marmottes des autres matrilignées, mais partagée avec les membres de la matrilignée y compris ceux dont la reproduction est inhibée.

L'augmentation du pourcentage de femelles, se reproduisant en présence de femelles âgées, avec leur vieillissement (Table 1, 3), suggère que l'inhibition de la reproduction ne se produit plus après qu'une femelle se soit reproduite avec succès. Ceci a été testé en considérant les évènements reproductifs de chaque femelle après sa première reproduction. Il n'a pu être prouvé que l'inhibition de la reproduction soit un facteur déterminant de la reproduction des femelles qui se sont reproduite au moins une fois (Table 5, $G = 1,93$; $p > 0,1$).

DISCUSSION

Le principal résultat de cette étude est que l'inhibition de la reproduction est caractéristique des groupes sociaux de marmottes à ventre jaune et qu'elle retarde l'âge de première reproduction. Comme ces groupes sociaux sont des matrilignées, l'âge de première reproduction est retardé par les parentes les plus âgées. Quand les femelles âgées sont absentes, la présence d'apparentés de même âge ou plus jeunes augmente la probabilité de reproduction. Ce résultat s'accorde avec celui d'Armitage & Schwartz (2000) selon lequel la valeur sélective, mesurée comme le taux reproductif net (R_o), augmente avec la taille de la matrilignée. R_o est maximal pour une taille de matrilignée de trois, puis décroît lorsque cette dernière augmente. J'ai ré-éxaminé les données des matrilignées de taille quatre et cinq pour déterminer si leurs structures d'âge sont compatibles avec l'inhibition de la reproduction par les femelles les plus âgées. Pour les sept matrilignées, chez qui aucune ou une femelle s'est reproduite (faible succès), la moitié des femelles âgées de cinq ans ou plus se sont reproduites contre seulement trois des 25 femelles âgées de deux à quatre ans. Pour quatre matrilignées (succès modéré), chez qui deux femelles se sont reproduites, trois des quatre femelles âgées de six ans ou plus se sont reproduites contre cinq des douze âgées de deux à quatre ans. Pour les quatre matrilignées (succès élevé), chez qui trois ou quatre femelles se sont reproduites, quatre des cinq femelles de quatre ans ou plus et dix sur onze âgées de deux-ans se sont reproduites. Ainsi, les matrilignées à faible et moyen succès combinées sont caractérisées par un faible taux de reproduction des jeunes femelles (21,6 % contre 60 % de femelles plus âgées), alors que les matrilignées à fort succès présentent un taux reproducteur élevé aussi bien pour les jeunes femelles (90,9 %) que pour les plus âgées (80 %). La différence entre les taux reproducteurs des jeunes et des femelles plus âgées dans le groupe des matrilignées à faible et moyen succès est significative ($G = 5,16$; $0,025 > p > 0,01$), mais elle ne l'est pas pour les matrilignées à succès élevé ($G = 0,4$; $p > 0,5$). Ainsi, toutes les jeunes femelles ne sont pas inhibées (Table 1) et les matrilignées à fort succès apparaissent quand les jeunes femelles ne sont pas inhibées. La reproduction des matrilignées à faible et moyen succès s'améliore au cours des années quand quelques jeunes femelles partent vers un nouveau domaine vital pour former des matrilignées indépendantes.

L'augmentation de la survie et de R_o avec la taille des matrilignées s'accorde avec celle de la fréquence de reproduction lors de la présence d'apparentées de même âge ou de jeunes du même groupe. Les matrilignées s'accroissent par recrute-ment de jeunes femelles (Armitage 1996). Les parents de même âge sont des

sœurs de la même portée et le recrutement de deux antenais apparentés ou plus représente à peu près un tiers des recrutements (Armitage 1991).

Une femelle peut augmenter sa valeur sélective individuelle par rapport à celle des autres femelles en inhibant la reproduction des jeunes femelles lorsqu'elle se reproduit. Ainsi, l'inhibition de la reproduction est plus probable quand une femelle âgée se reproduit (Table 1). La reproduction annuelle des marmottes varie considérablement. Certaines femelles ne se reproduisent qu'une seule ou deux fois au cours d'une vie de plus de 10 ans ; plusieurs femelles ne se reproduisent que tous les deux ans ; et quelques femelles peuvent se reproduire plusieurs années de suite. Des évènements aléatoires peuvent empêcher la reproduction même si la structure sociale est favorable. Par exemple, l'absence d'un mâle adulte ou son immigration tardive dans la colonie empêche la reproduction. Cette situation a prévalu à River Colony en 1964, 1991 et 1992 ; à Gothic townsite en 1999 ; à Beaver Talus en 1983, 1993 et 1994 ; probablement à Cliff en 1981 et à Marmot meadow en 1993, ainsi qu'à Boulder en 1968, 1970 et 1994 et à North Picnic en 1982 et 1997. Des chutes de neige importantes et tardives, telles que celles de Picnic Colony en 1995, réduisent la reproduction. Ces évènements diminuent le succès reproducteur potentiel des femelles résidentes au cours de leur vie et peuvent avoir des effets importants sur la valeur sélective en retardant l'âge de première reproduction (des deux-ans étaient présents à River en 1991 et des trois-ans en 1992).

*La parenté est un facteur majeur de la compétition reproductive. Les conflits entre femelles de différentes matrilignées n'impliquent que celles au moins aussi différentes que les tantes-nièces (r = 0,25) ou les cousines (r = 0,125) (Armitage 1989). L'inhibition reproductrice implique des individus au moins apparentés par r = 0,25 ; le plus souvent, l'apparentement entre les membres d'une matrilignée est de r = 0,5. La théorie du biais, qui considère la répartition de la reproduction des individus entre les membres de groupes du même sexe (Keller & Reeve 1994), prédit que la compétition entre sœurs serait moins forte que celle entre mère-descendants (Emlen 1997). Cette prédiction est confirmée par la fréquence de reproduction plus élevée quand des individus de même âge sont présents que quand ils sont absents (Table 2). La théorie du biais prédit aussi que les mères et les filles ne se reproduisent généralement pas en même temps. Cette prédiction est partiellement confirmée ; l'âge de première reproduction des femelles de deux- et trois-ans a une de probabilité plus élevée d'être retardé en présence de la mère et l'absence d'autres adultes âgées (Table 3). Cependant, les femelles de deux-ans ont plus de chance de se reproduire si l'adulte âgé est leur mère plutôt qu'un adulte moins apparenté (Table 3). Ce résultat est comparable à l'inhibition de la reproduction observée chez les mâles de marmotte alpine (*M. marmot*a) ; l'inhibition est moins rigoureuse envers les fils que les autres (Arnold & Dittami 1997). Plutôt que de partager la reproduction avec les membres les moins apparentés de la matrilignée, les marmottes à ventre jaune et alpines partagent la reproduction avec les membres les plus apparentés du groupe social.*

Étant donné que l'inhibition de la reproduction est un phénomène largement répandu, pourquoi les femelles antenaises de marmottes à ventre jaune choisissent-elles de rejoindre une matrilignée comprenant de grandes femelles plus âgées ? L'alternative à cette situation est la dispersion, mais la mortalité est bien supérieure chez les dispersants que chez les résidents et, il n'y a pas de diminution compensatoire de l'âge de première reproduction (Van Vuren & Armitage 1994). De plus, la jeune femelle a plusieurs possibilités de se reproduire. D'abord, l'inhibition de la reproduction n'est pas absolue et de nombreuses jeunes femelles se reproduisent (Table 3). Deuxièmement, la capacité d'échapper à cette inhibition augmente avec l'âge ; le pourcentage de femelle se reproduisant augmente avec l'âge, de telle sorte qu'à partir de quatre ans, l'inhibition de la reproduction n'est plus un facteur significatif de la reproduction. Troisièmement, la femelle âgée peut mourir, offrant ainsi une opportunité de reproduction à la jeune femelle. La probabilité de survie pour se reproduire est supérieure dans les groupes sociaux à celle des individus isolés ; la vie isolée est courante chez les femelles en dispersion (Armitage & Schwartz 2000). Enfin, la jeune femelle peut avoir l'opportunité de se déplacer jusqu'à une place vacante de l'habitat parcellisé, d'y créer une nouvelle matrilignée et de s'y reproduire.

Même si la femelle dispersante survit à la période estivale suivant la dispersion, la probabilité de devenir résidente dans un bon habitat est très faible. L'entrée de femelles dans des colonies établies se produit seulement quand une place se libère, suite à la mortalité hivernale (Armitage 1991). Aucun cas de remplacement d'une femelle résidente par une femelle immigrante n'a jamais été observé. En conclusion, une jeune femelle a plus de chance de survivre et de se reproduire, même lorsqu'il y a inhibition sexuelle, si elle est philopatrique plutôt que dispersante.

Les trois types de compétition de la reproduction indiquent que les femelles de marmottes à ventre jaune tentent d'optimiser la valeur sélective individuelle (directe) en réduisant la probabilité que les autres femelles se reproduisent. Ainsi, ces femelles harassent celles des matrilignées voisines, excluent les antenaises, compétitrices futures pour la reproduction, du domaine vital ; inhibent la reproduction des jeunes femelles ; tentent d'éviter l'inhibition reproductrice en construisant une nouvelle matrilignée ; surmontent l'inhibition et se reproduisent et améliorent la probabilité de se reproduire en formant des matrilignées.

Cette étude a été conduite au Rocky Mountain Biological Laboratory, Colorado, USA , et financée par les bourses NSF G16354, GB-1980, GB-6123, GB-32494, BMS74-21193, DEB78-07327, BSR8121231, BSR8614690, et BSR9006772. Je remercie les nombreux étudiants et travailleurs de terrain sans qui cette recherche n'aurait pas été possible. Sharon Lee Green a dactylographié le manuscrit.

RÉFÉRENCES / REFERENCES

ARMITAGE K.B. 1974. Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot. *J. Zool., Lond.,* 172: 233-265.

ARMITAGE K.B. 1986. Marmot polygyny revisited: determinants of male and female reproductive strategies. In *Ecological Aspects of Social Evolution*, D.S. Rubenstein & R.W. Wrangham, eds. Princeton Univ. Press, Princeton: 303-331.

ARMITAGE K.B. 1989. The function of kin discrimination. *Ethol. Ecol. Evol.,* 1: 111-121.

ARMITAGE K.B. 1991. Social and population dynamics of yellow-bellied marmots: results from long-term research. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 22: 379-407.

ARMITAGE K.B. 1992. Social organization and fitness strategies of marmots. In *1st Int. Symp. on Alpine Marmot (Marmota marmota) and on genus Marmota*, B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi & E. Macchi, eds. Torino: 89-94.

ARMITAGE K.B. 1996. Social dynamics, kinship, and population dynamics of marmots. In *Biodiversité chez les Marmottes/Biodiversity in Marmots*, M. Le Berre, R. Ramousse & L. Le Guelte, eds. International Marmot Network, Moscow/Lyon: 113-128.

ARMITAGE K.B. 1998. Reproductive strategies of yellow-bellied marmots: energy conservation and differences between the sexes. *J. Mammal.,* 79: 385-393.

ARMITAGE K.B., JOHNS D.W. & ANDERSEN D.C. 1979. Cannibalism among yellow-bellied marmots. *J. Mammal.,* 60: 205-207.

ARMITAGE K.B. & O.A. SCHWARTZ 2000. Social enhancement of fitness in yellow-bellied marmots. *PNAS,* 97: 12149-12152.

ARNOLD W. & J. DITTAMI. 1997. Reproductive suppression in male alpine marmots. *Anim. Behav.,* 53: 53-66.

BRODY A.K. & MELCHER J. 1985. Infanticide in yellow-bellied marmots. *Anim. Behav.,* 33: 673-674.

EMLEN S.J. 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. *In Behavioural Ecology An Evolutionary Approach*, 4th ed., J.R. Krebs & N.B. Davies, eds. Blackwell Scientific Publications, London: 228-253.

KELLER L. & REEVE H.K. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 98-102.

RAYOR L.S. & ARMITAGE K.B. 1991. Social behavior and space-use of young of ground-dwelling squirrel species with different levels of sociality. *Ethol. Ecol. Evol.*, 3: 185-205.

SCHWARTZ O.A., ARMITAGE K.B. & VAN VUREN D. 1998. A 32-year demography of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *J. Zool., Lond.,* 246: 337-346.

SOLOMON N.G. & FRENCH J.A. eds. 1997. *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.

VAN VUREN D. & ARMITAGE K.B. 1994. Survival of dispersing and philopatric yellow-bellied marmots: what is the cost of dispersal? *Oikos,* 69: 179-181.

WASSER S.K. & BARASH D.P. 1983. Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. *Q. Rev. Biol.*, 58: 513-538.

WOODS B.C. 2001. *Diet and Hibernation of Yellow-Bellied Marmots: Why Are Marmots so Fat?* Doctoral dissertation, Univ. Kansas, Lawrence.