VARIATION IN GROWTH RATES OF YELLOW-BELLIED MARMOTS (*MARMOTA FLAVIVENTRIS*)

VARIATION DES TAUX DE CROISSANCE DE LA MARMOTTE À VENTRE JAUNE (MARMOTA FLAVIVENTRIS)

ВАРИАЦИЯ РОСТА ЖЕЛТОБРЮХОГО СУРКА *(MARMOTA FLAVIVENTRIS*)

SALSBURY[1] C.M. & ARMITAGE[2] K.B.
[1]Division of Biological Sciences, Butler University, 4600 Sunset Ave., Indianapolis, IN 46208, USA,
csalsbur@butler.edu
[2]Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Kansas, Lawrence, KS 66045, USA,
marmots@ukans.edu

Les taux de croissance des populations de marmottes à ventre jaune (Marmota flaviventris*) varient significativement avec le sexe, l'âge, le lieu et l'année. D'abord, les mâles ont des taux de croissance supérieurs à ceux des femelles et les marmottons et les antenais, des taux de croissance généralement supérieurs à ceux de tous les adultes quelle que soit leur localisation. Les localisations sont situées à des altitudes différentes et la relation entre altitude et taux de croissance est complexe et probablement sous le contrôle du climat. De faibles précipitations en fin d'été sont souvent associées à des faibles taux de croissance aux altitudes élevées où la saison active est limitée et retardée par les chutes de neige tardive comparée aux altitudes plus basses. Les taux de croissance et de survie des marmottons sont plus fortement influencés par les écarts de chutes de pluie que ceux des adultes. De plus, les effets de la date et de la masse au sevrage sur la masse de préhibernation sont plus prononcés chez les marmottons mâles d'altitude élevée que chez les marmottons femelles.*
Mots clés : Marmota flaviventris*, taux de croissance, survie, altitude, chute de pluie.*

В зависимости от пола, возраста, места и года значительно меняется уровень роста популяций желтобрюхих сурков *(Marmota flaviventris*). Уровень роста выше у самцов, чем у самок, у сурчат и годовалых особей, чем у всех взрослых, независимо от их местообитания. Местообитания находятся на разных высотах, а отношение между высотой и уровнем роста вероятно зависит от климата. Слабые осадки в конце лета часто ассоциируются со слабыми уровнями роста на больших высотах, где поздние снегопады замедляют период активности, по сравнению с более низкими высотами. Влияние изменений осадков на уровень роста и выживания больше для сурчат, чем для взрослых.
Ключевые слова: *Marmota flaviventris*, уровень роста, выживание, высота, осадки.

Growth rates of yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) populations over a 32-year period (1965 – 1996) varied significantly with sex, age, location, and year. Overall, males had higher growth rates than females and young and yearlings generally had higher growth rates compared to adults at all locations. The locations varied with respect to elevation and the relationship between elevation and growth rate was complex and likely weather dependent. Low rainfall in late summer was often associated with low growth rates at high elevations where the active season is constrained and delayed by late spring snowmelt compared to low elevations. Growth rates and survivorship of young were more strongly influenced by deviations in rainfall than those of adults. Further, the effects of weaning date and mass on pre-hibernation mass were more pronounced for male young at higher elevations than for female young.
Keywords: *Marmota flaviventris,* growth rates, survivorship, elevation, rainfall.

INTRODUCTION

The survival and reproduction of hibernating squirrels is greatly influenced by the acquisition of resources during the limited active season. One essential resource is energy that is stored as fat. Over-winter mortality is often high for hibernators (Bryant 1998, Schwartz & Armitage 2002, Valentsev *et al.* 1996) and studies indicate that over-winter mortality rates are contingent upon animal mass at the onset of hibernation (Armitage *et al.* 1976, Murie & Boag 1984). Animals that hibernate at a greater mass and with greater fat stores have higher rates of survival compared to their cohorts. Further, the ability to successfully maintain euthermy and reproduce upon emergence from hibernation when little to no green vegetation is available is thought to be highly dependent on energy stores accumulated during the previous active season (Buck & Barnes 1999, Van Vuren & Armitage 1991). Thus, growth rates of hibernating squirrels during the active season may profoundly affect lifetime fitness and population dynamics.

Weather and environmental factors affect growth rates for some species of hibernating sciurids. Bibikow (1996) found that fat accumulation was reduced for gray marmots (*Marmota baibacina*) during unusually cold and wet active seasons. Similar effects of weather on growth were suggested for yellow-bellied marmots (*M. flaviventris,* Melcher *et al.* 1990) and alpine marmots (*M. marmota,* Allainé *et al.* 1998). Low rainfall levels were also associated with low growth rates in yellow-bellied marmots (Armitage 1994). Environmental factors may vary considerably for species living across elevational gradients. The active season of hibernators living at high elevations is often shorter than at lower elevations due to prolonged snow cover which, in turn, results in a shorter growing season (Dobson *et al*. 1992, Van Vuren & Armitage 1991). The constrained active season and limited access to plant resources at high elevations appears to influence growth rates in some species of sciurids. Yearling and juvenile Columbian ground squirrels (*Spermophilus colum-*

SALSBURY C.M. & ARMITAGE K.B. 2003. Variation in growth rates of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). Variation des taux de croissance de la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*). In *Stratégies adaptatives et diversité chez les marmottes / Adaptive strategies and diversity in marmots*, Ramousse R., Allainé D. & Le Berre M., Eds. International Network on Marmots, 197-206.

bianus) grew more rapidly at low than at high elevations (Dobson *et al*. 1992). On the contrary, young yellow-bellied marmots living at high elevations had higher growth rates than young at intermediate elevations (Andersen *et al*. 1976). The equivocal relationship between elevation and growth rate may be due in part to the limited time period of the aforementioned studies. Neither study included more than 6 years of data from a location. It is likely that longer studies are needed to elucidate the true relationship between weather and environmental factors and growth rate.

The yellow-bellied marmot (*M. flaviventris*) is a large-bodied hibernator that inhabits variable and harsh sub-alpine and alpine environments. These marmot populations in the East River Valley (Gunnison County, Colorado, USA) have been studied continuously since 1962 (see Armitage 1991 and Schwartz *et al.* 1998 for review). A previous 8-year study of the growth rates of yellow-bellied marmots in the East River Valley (Armitage *et al.* 1976) indicated that growth rates do not differ based on age, sex, year, or elevation. We present a re-evaluation of the growth rate patterns of these marmots using 32 years of data. Specifically, we examine the data for possible effects of age, sex, year, and elevation on growth rate.

METHODS

Data were collected from 1965 to 1996 inclusive from populations of marmots living in the East River Valley, Gunnison County, Colorado. The populations occupied meadow habitats associated with talus slopes and rock outcrops at elevations ranging from approximately 2860m to 2990m. Marmots were live-trapped, weighed, sexed, marked, and observed each year during the active season that typically extended from early May to mid September (see Armitage 1974 for detailed methods). Individuals were classified by age and reproductive status. Young were in their first active season of life, yearlings were born the previous summer, and adults were 2 years or older. We categorized adults by their reproductive status; we distinguished 2- and 3-year-old females that were not reproductive from reproductive females. Because males may be territorial and sexually mature at age 2, all males 2 and older were grouped together.

Active season growth rates, body mass changes over time, of marmots living at three locations along the East River Valley were calculated. These locations were chosen based on patterns of snowmelt with the down valley location melting first and the up valley last (Van Vuren & Armitage 1991). Approximate elevations at these locations were: down valley (2860m), mid valley (2930m) and up valley (2990m). Growth rates were determined for animals of each sex, age, location (= elevation), and year using simple linear regression analysis. Only those regression coefficients (b; hereafter referred to as "growth rates") where $p < 0.10$ were used in subsequent statistical analyses. Statistical analyses were performed using Minitab Statistical Software (Release 13 for Windows, Minitab Inc., State College, PA) and significance was assigned at $\alpha \leq 0.05$.

Growth rates were analyzed in a repeated measures, weighted, general linear model analysis of variance. Four main factors: age, sex, year, and location were examined. Location was treated as a repeated measure nested within year. The growth rate variances were heterogeneous so each growth rate was weighted by $1/SE^2$; SE was the standard error of the regression coefficient (Draper & Smith 1981). Missing data for some age groups and sexes in some years prevented an examination of the interaction effects among the main factors as the model was not full-rank. Significant main factor effects were further analyzed using Tukey simultaneous post-hoc tests. Due to the repeated measures design, location effects could not be examined separate from year in post-hoc tests. For each location(year) combination, we counted the number of significant comparisons with all other possible location(year) combinations. For those combinations where growth rates were significantly different from 10 or more other location (year) combinations, we examined the rainfall patterns and survivorship estimates in an effort to interpret the trends in the data. Survivorship was based on those animals trapped the next active season. Rainfall estimates were obtained from the Crested Butte Weather Station located about 10km from the study sites (U.S. Weather Bureau).

Weaning date, weaning mass, and predicted mass at hibernation were calculated for young of each sex each year. Weaning date at each trap location was determined by the first appearance of young above ground and weaning mass was calculated as an average individual mass for young of a single litter captured within their first week above ground. The body mass of young on September 5 (128 days after April 30) was calculated using the regression equations and these values were used as estimates of predicted mass at hibernation. The relationships between weaning date, weaning mass, and predicted mass at hiber-nation for each sex at each location were examined in separate Spearman's ranked correlation tests. The lowest ranks were assigned to the lowest value for each variable. Additionally, we compared the growth rates and the predicted hibernation mass of young males and young females using Chi-square contingency tests. We counted the number of times at each location that males had greater growth rates than females and vice versa. We compared these values with Chi-square tests. The same analyses were performed for the predicted mass at hibernation for young. The Chi-square analyses allowed us to test for sex effects not obtainable with the Spearman's ranked correlation analyses.

RESULTS

Growth rates of marmots varied from 0.21 g/day for 2-year-old non-reproductive females at a

down valley location in 1969 to 9.33 g/day for 2-year-old non-reproductive females at an up valley location in 1976. Marmots of all age and sex categories gained mass during the active season at all locations throughout the study (Table 1).

Sex, age, year, and location significantly affected the growth rates of marmots (Table 2). Post-hoc comparisons indicate that males had significantly higher growth rates than females and yearling marmots grew more rapidly than most other age groups (Table 2). Further, 3 year-old non-reproductive adults had significantly lower growth rates than all other age groups. Post-hoc examination of the location(year) combinations indicates that there was no clear pattern in growth rates among the sites. Thirty-eight of the possible 87 location(year) combinations differed significantly from other combinations. Ten of the location (year) combinations had growth rates that differed significantly from ten or more other combinations. Close examination of the data indicated that the growth rates of young had the most influence on the significant differences observed. Four of the ten most significantly different location(year) combinations were up valley locations and all but one were characterized by significantly low growth rates. Four of the ten significant location(year)s were mid valley combinations; two of the four combinations had relatively high growth rates while two had relatively low growth rates. The remaining two combinations were down valley combinations; one with significantly lower growth rates and the other with significantly higher growth rates than other combinations.

All of the ten significantly different location (year) combinations were associated with marked deviations in average rainfall (range 40 to 133% of average) especially during the month of August. In eight of the ten years, rainfall was lower than average and in two years it was greater than average. Location(year) combinations with relatively low and those with relatively high growth rates compared to other location(year)s most often occurred in years of low rainfall. Higher than average rainfall was correlated with low growth rates at both up valley and down valley locations. Survivorship of young during the ten highly significant location(year)s ranged from 0 to 100% and that of adults ranged from 20 to 94.1%. Survivorship was generally positively rela-ted to growth rates for young but not for adults.

The relationships among weaning date, weaning mass, and predicted mass at hibernation varied among males and females at the three locations (Table 3). When significant correlations existed, young with a greater mass at weaning also had a greater predicted mass at hibernation. Further, later weaning dates resulted in lower predicted mass at hibernation. There was no significant relationship between weaning date and weaning mass for either sex at any location. The only significant relationship for females occurred at the up valley locations where weaning date was negatively correlated to predicted mass at hibernation. Weaning date was negatively correlated to predicted mass at hibernation for males at mid valley locations. Weaning mass was positively correlated to predicted mass at hibernation for males at both mid and up valley locations. No significant correlations existed between the variables at the down valley locations.

Generally, male young had higher growth rates significantly more often than females (Table 4). The difference in growth rates between the sexes was most pronounced at the down valley locations. Predicted mass at hibernation was more often greater for males than females across all locations and the differences were significant at the down and mid valley locations. Thus, at down valley locations, young males generally grew faster and reached a larger mass prior to hibernation than young females.

Discussion

The significant influence of location on the growth rates of yellow-bellied marmots and the variation in growth rates across years for this species were not documented prior to the present study. To the contrary, Armitage *et al.* (1976) found no difference in growth rates among marmots at 2900m and 3400m when the elevational shift in the growing season was taken into account. The lack of agreement between the results of the previous and the current study may be due in part to the much smaller sample size and shorter time scale of the previous study. Also, data were combined across all locations in the previous study. The elevational effects on growth observed in the current study were difficult to interpret due to limitations of the statistical analyses. Significantly low and high growth rates occurred at all locations even though the length of active season can be shortened by as much as 21 days at the mid and up valley locations compared to down valley locations due to later spring snowmelt (Van Vuren & Armitage 1991). The shortened active season and the subsequent limited access to resources at up valley locations apparently has not selected for a compensatory increase in growth rates among marmots. This result contradicts previous findings of a positive correlation between growth rates and elevation for this species (Andersen *et al.* 1976) and does not support Barash's (1973) suggestion that young marmots have retarded growth rates at high elevations due to the decrease in the length of the active season. We suggest that the lack of agreement between current and past findings is due to fact that the relationship between elevation and growth is a complex one that is contingent upon other factors such as weather conditions, habitat quality, and population parameters. Thus, it may be difficult to form universal explanations for the effect of a single factor such as elevation or weather on growth patterns for marmots; many factors must be considered simultaneously to gain

a complete understanding of the patterns of growth and survival.

Weather extremes, specifically deviations in rainfall, were consistently associated with location (year)s whose growth rates differed significantly. Deviations in rainfall did not explain overall patterns in growth rates, however, as low rainfall occurred in years of low and high growth rates. This result is perplexing considering the reasonable inference that marmot growth rates would be associated with vegetative abundance and quality and that this most likely varies with rainfall amounts. The ability of marmots to maintain high growth rates in years of below average rainfall indicates that there may be other factors mitigating the possible effects of low rainfall on growth. For example, one habitat categorized as a mid valley location in this study was located near easy access to free-running water and green streamside vegetation. Marmots living in this habitat were observed in a previous study to shift their foraging to lower, more moist streamside areas during periods of drought (Frase & Armitage 1989). Further, the periodicity of rainfall in addition to the amount is likely to have an effect on growth rates that may vary with elevation. For example, high growth rates may be possible in down valley locations in years of lower than average summer rainfall if the drought conditions occur later in the summer. Because the active season begins earlier for down valley marmots, animals at these locations have more time to access green vegetation before the late summer dryness affects vegetative quality. Thus, a late summer drought would likely have a more detrimental effect on the growth rates of animals living at higher elevations where the growing season is delayed and compressed (Armitage 1994). Marmots at high elevations are likely to still be gaining necessary mass for hibernation when the late summer dryness occurs. In many cases, low rainfall in August was associated with low growth rates at mid and up valley locations as predicted. The effect of rainfall on growth rates varied with animal age. This relationship may explain the occasional observation of high growth rates at mid and up valley locations in years of lower than average rainfall. Close examination of these years revealed that growth rates of young were negatively affected by low rainfall but this effect was masked by the high growth rates of other age groups.

Excessive rainfall was associated with low growth rates at the up and down valley locations. Bibikow (1996) observed a similar result for gray marmots where fat accumulation was reduced during cold and rainy active seasons. Excessive rainfall may negatively affect growth rates by limiting the amount of time available for foraging (Farand *et al.* 2002). Temperature is likely to affect time available for foraging especially for young as they are more strongly affected by cool temperatures (Melcher *et al.* 1990). The high rainfall levels observed in 1967 for yellow-bellied marmots in this study was associated with below average air temperatures in August.

The relationship between growth rate and survivorship was not consistent between adults and young. Survivorship of young marmots was positively correlated with growth rates while the relationship for adults was more variable and often opposite of that observed for young. The relationship for young may be because growth rate influences pre-hibernation mass and over-winter survival of young is positively correlated to pre-hibernation mass (Lenihan & Van Vuren 1996). Adults typically begin mass gain earlier than young and may reach hibernation mass several weeks before the time of hibernation and thus, may avoid the effects of weather and other factors that affect young (Armitage 1996).

The greater overall growth rate of males compared to females may account for the larger body size of males at all ages (Armitage *et al.* 1976). Sexual dimorphism in yellow-bellied marmots is small (Armitage 1981) and probably is related to male defense of females (Armitage 1974, Salsbury & Armitage 1995). Further, rapid growth especially in the first year of life may be more critical to male fitness because all males must disperse in their yearling summer and dispersal of males occurs later in the yearling summer when body size is low (Downhower & Armitage 1981). The majority of yearling female yellow-bellied marmots are philopatric, and thus, do not pay the cost of dispersal in their yearling summer. Also, body size is apparently not a critical factor in avoiding reproductive suppression for females 2 years and older (Woods 2001).

The importance of weaning date and weaning mass on predicted mass at hibernation for young males at mid and up valley locations further suggests that males may be growing close to their physiological maximum, and thus, initial starting mass and the length of the active season are critical. Weaning date was significantly correlated to predicted mass at hibernation for females but only at the up valley locations where the length of the active season is constrained. The longer growing season at the down valley locations may negate any effects of weaning mass and date on predicted mass at hibernation. These results indicate that the timing of reproduction and the rate of growth of young during lactation are likely to have greater fitness ramifications at sites such as those at high elevations where the length of the growing season is shorter.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was conducted at the Rocky Mountain Biological Station with grants from the National Science Foundation. We thank the many marmot workers who assisted in trapping and handling the marmots.

Table 1. Mean active season growth rates for yellow-bellied marmots. Regression coefficients (b) for the relationship between body mass and time were averaged to represent the mean growth rates. Only regressions coefficients significant at $\alpha \leq 0.05$ were averaged. Means presented are not weighted. R = reproductive, NR = non-reproductive. *Taux de croissance moyen de la saison d'activité chez les marmottes à ventre jaune. Les moyennes des coefficients de régression (b) de la relation entre la masse corporelle et le temps représentent les taux de croissance moyens. Seuls les coefficients de régression significatifs au seuil $\alpha \leq 0.05$ sont pris en compte. Les moyennes présentées ne sont pas pondérées. R = reproducteur, NR= non reproducteur.*

Sex/Age *Sex/Âge*	N	Mean growth rate (g/day) *taux de croissance moyen (g/jour)*	SE *Ecart-type*
Female young *Marmotton femelle*	73	19.23	0.86
Male young *Marmotton mâle*	71	19.11	0.70
Female yearlings *Antenaise*	60	19.72	0.56
Male yearlings *Antenais*	58	23.76	1.14
Female 2-year-olds (NR) *Femelle de 2 ans*	34	22.01	3.03
Female 3-year-olds (NR) *Femelle de 3 ans*	39	17.61	1.73
Female adults (R) *Femelles adultes (R)*	31	16.80	1.44
Male adults (R) *Mâles adultes (R)*	58	21.55	1.76

Table 2. Analysis of variance and Tukey simultaneous tests results of growth rate versus year, location, sex, and age. Only the significant post-hoc comparisons for the age and sex factors are presented. R = reproductive, NR = non-reproductive. *Résultats de l'analyse de variance et des tests de Tukey des taux de croissance en fonction de l'année, du site, du sexe et de l'âge. Seules les comparaisons à posteriori significatives pour les facteurs âge et sexes sont présentées. R = reproducteur, NR = non reproducteur.*

Analysis of variance *Analyse de variance*

Factor *Facteur*	d.f. *ddl*	F	P
Year *Année*	31	4.69	<0.001
Location(year) *Site(année)*	56	3.26	<0.001
Sex *Sexe*	1	6.31	0.013
Age *Âge*	4	18.55	<0.001

Tukey Simultaneous Tests *Test de Tukey*

Comparison *Comparaison*	t	*P*
Young < Yearlings *Marmotton < Antenais*	4.540	0.0001
Young > 3-year-olds (NR) *Marmotton > 3 ans (NR)*	6.013	<0.0001
Yearlings > 3-year-olds (NR) *Antenais > 3 ans (NR)*	8.442	<0.0001
Yearlings > Adults (R) *Antenais > Adultes (R)*	3.307	0.0084
2-year-olds (NR) > 3-year-olds (NR) *2 ans (NR) > 3 ans (NR)*	5.071	<0.0001
3-year-olds (NR) < Adults (R) *3 ans (NR < Adultes (R)*	5.256	<0.0001
Males > Females *Mâles > Femelles*	2.513	0.0124

Table 3. Spearman rank correlation results comparing weaning parameters and predicted hibernation mass for young marmots. Wmass: weaning mass, Wdate: weaning date; Hmass: predicted mass at hibernation. *Corrélation de rangs de Spearman entre les paramètres du sevrage et la masse prédite à l'hibernation des marmottons. Wmass : masse au sevrage, Wdate : date du sevrage ; Hmass : masse prévue à l'hibernation.*

Comparison *Comparaison*		Males *Mâles* Down Valley	Males *Mâles* Mid Valley	Males *Mâles* Up Valley	Females *Femelles* Down Valley	Females *Femelles* Mid Valley	Females *Femelles* Up Valley
Wmass vs. Wdate	r_s	-0.353	-0.310	0.074	-0.367	-0.145	-0.167
	P	0.099	0.226	0.725	0.085	0.578	0.414
Wdate vs. Hmass	r_s	-0.032	-0.503	-0.392	0.011	-0.437	-0.515
	P	0.886	0.047*	0.064	0.961	0.079	0.014*
Wmass vs. Hmass	r_s	-0.153	0.631	0.462	0.003	0.295	0.077
	P	0.485	0.009*	0.027*	0.991	0.251	0.734

* Indicates significance at $\alpha \leq 0.05$. *Signification au seuil $\alpha \leq 0,05$*

Table 4. – Chi-square contingency test results of growth rates and predicted mass at hibernation for young marmots. The number of times males had the greater growth rate or predicted mass at hibernation relative to females for all years of the study are presented. Similar values are also given for females. Only those years with growth rates significantly different from zero were included. *Test du Khi carré entre les taux de croissance et la masse prédite à l'hibenation des marmottons. Les nombres de mâles ayant un taux de croissance ou une masse prédite à l'hibenation supérieurs à celles des femelles pour toutes les années de l'étude sont présentées. Seules les années don't les taux de croissance sont significativement différents de zéro sont incluses.*

	Location *Site*	Male greater *Mâle supérieur*	Female greater *Femelle supérieure*	Chi – square statistic *Khi carré*	*P*
Growth rates *Taux de croissance*	Down	18	5	7.3	<0.01
	Mid	11	6	1.5	>0.10
	Up	12	12	-	-
	Total	41	23	5.1	<0.025
Predicted mass at hibernation *Masse prédite à l'hibernation*	Down	20	7	6.2	<0.025
	Mid	14	5	4.2	<0.05
	Up	18	10	2.3	>0.10
	Total	52	27	12.1	<0.001

INTRODUCTION

La survie et la reproduction des écureuils hibernants est fortement influencée par l'acquisition des ressources pendant la courte saison active. L'une des ressources essentielles est l'énergie amassée sous forme de graisse. La mortalité hivernale est souvent élevée chez les hibernants (Bryant 1998, Schwartz & Armitage 2002, Valentsev et al. *1996). Des études indiquent que les taux de mortalité hivernale sont reliés à la masse de l'animal avant l'hibernation (Armitage* et al. *1976, Murie & Boag 1984). Les animaux qui hibernent avec une masse élevée et des réserves de graisse importantes ont des taux de survie supérieurs à ceux de leurs cohortes. De plus, on considère que la capacité à maintenir l'euthermie et à se reproduire après la sortie d'hibernation, alors qu'il n'y a que peu de végétation verdoyante disponible, est fortement dépendante des réserves d'énergie accumulées au cours de la saison active précédente (Buck & Barnes 1999, Van Vuren & Armitage 1991). Ainsi, les taux de croissance des écureuils hibernants au cours de la saison active peuvent affecter profondément la valeur sélective de la durée de vie et la dynamique des populations.*

*Le climat et les facteurs environnementaux affectent les taux de croissance de quelques espèces d'écureuils hibernants. Bibikov (1996) a montré que l'accumulation de graisses chez les marmottes grises (*Marmota baibacina*) était réduite au cours des saisons actives inhabituellement froides et humides. De tels effets du climat ont été suggérés chez la marmotte à ventre jaune (*M. flaviventris, *Melcher* et al. *1990) et chez la marmotte alpine (*M. marmota, *Allainé* et al. *1998). De faibles niveaux de pluviosité sont aussi associés à de faibles taux de croissance chez les marmottes à ventre jaune (Armitage 1994). Les facteurs environnementaux peuvent varier considérablement pour les espèces occupant un gradient altitudinal. La saison active des hibernants vivants à une altitude élevée est souvent raccourcie du fait d'une couverture neigeuse prolongée, qui, à son tour, entraîne une réduction de la saison végétative (Dobson* et al. *1992, Van Vuren & Armitage 1991). La limitation de la saison active et l'accès réduit aux ressources végétales à haute altitude semblent influencer les taux de croissance de quelques espèces de sciuridés. Les antenais et les juvéniles chez le spermophile de Colombie (*Spermophilus columbianus*) se développent plus rapidement à basse qu'à haute altitude. Au contraire, les marmottons à ventre jaune vivant à haute altitude ont une croissance plus marquée que ceux vivant à altitude moyenne (Andersen* et al. *1976). La relation équivoque entre l'altitude et le taux de croissance peut être due à la durée limitée des études précédentes. Aucune d'entre elles ne porte sur plus de six ans pour un site donné. Il est vraisemblable que des études plus longues soient nécessaires pour élucider la relation réelle entre les facteurs climatiques et environnementaux et le taux de croissance.*

*La marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) est un gros hibernant vivant dans les milieux sub-alpin et alpin variables et rudes. Les populations de marmottes à ventre jaune de la vallée de l'East River du comté de Gunnison, Colorado (USA) ont été suivies depuis 1962 (voir Armitage 1991 et Schwartz* et al. *1998).Une étude antérieure des taux de croissance des marmottes à ventre jaune de la vallée de l'East River portant sur 8 ans (Armitage* et al. *1976) a montré que les taux de croissance ne changeaient pas en fonction de l'âge, du sexe, de l'année ou de l'altitude. Nous présentons une réévaluation des patrons de croissance des marmottes à ventre jaune à partir de données portant sur 32 ans. Précisément, nous dépouillons les données à la recherche d'effets possibles de l'âge, du sexe, de l'année et de l'altitude sur les taux de croissance.*

METHODES

Les données concernant les populations de marmottes vivant dans la vallée de l'East River, comté de Gunnison, Colorado, ont été collectées de 1965 à 1996 inclus. Ces populations occupent des prairies associées à des talus et des affleurements rocheux à des altitudes s'étageant de 2860 à 2990 m. Les marmottes ont été piégées, pesées, sexées, marquées et observées annuellement durant la saison active, de début mai à mi-septembre (voir Armitage 1974 pour le détail des méthodes). Les individus ont été classés selon leur âge et leur statut reproductif. Les marmottons sont dans leur première saison active, les antenais sont nés l'année précédente et les adultes sont âgés de 2 ans. Les adultes sont catégorisés selon leur statut reproductif ; nous avons distingué les femelles de 2 et 3 ans non reproductives des femelles reproductives. Comme les mâles peuvent être territoriaux et sexuellement matures à 2 ans, tous les mâles de 2 ans et plus ont été regroupés ensemble.

Les taux de croissance au cours de la saison d'activité et les variations de masse corporelle des marmottes de trois sites le long de la vallée de l'East River ont été mesurés. Le choix des sites a été fait sur la base de canevas de fonte des neiges, la couverture neigeuse du site inférieur disparaissant en premier et celle du site supérieur en dernier (Van Vuren & Armitage 1991). L'altitude du site inférieur est approximativement de 2860 m, celle du site médian de 2930 et celle du site supérieur de 2990 m. Les taux de croissance ont été déterminés pour les animaux de chaque sexe, âge, site (altitude) et année grâce à une analyse de régression linaire simple. Seuls les coefficients de régression (b, nommés par la suite "taux de croissance") dont $p<0,10$ ont été utilisés dans les analyses statistiques suivantes. Les analyses statistiques ont été réalisées avec le programme Minitab Statistical (Version 13 pour Windows, Minitab Inc., State College, PA) et le seuil de signification fixé à $\alpha \leq 0.05$.

Les taux de croissance ont été analysés à l'aide d'un modèle linaire généralisé à mesures répétées et pondérées. Quatre facteurs principaux ont été examinés, l'âge, le sexe, l'année et le site. Les variances des taux de croissance étant hétérogènes, chaque taux de croissance a été pondéré par $1/SE^2$; SE étant l'écart-type du coefficient de régression (Draper & Smith 1981). Des données manquantes pour quelques groupes d'âge et sexe certaines années ont empêché l'examen des interactions des principaux. Les principaux effets facteurs significatifs ont été ensuite analysés avec les tests post-hoc simultanés de Tukey. Du fait des mesures répétées, les effets site n'ont pas pu être examinés séparément de l'année par les tests post-hoc. Pour chaque combinaison site (année), nous avons compté le nombre de comparaisons significatives avec toutes les autres combinaisons site (année) possibles. Pour toutes les combinaisons site(année) dont les taux de croissance différaient significativement de 10 combinaisons site(année) ou plus, nous avons examiné les patrons de chute des pluies et des estimations de survie pour tenter d'interpréter les tendances. La survie est basée sur les animaux capturés au cours de la saison d'activité précédente. Les estimations de chute de pluie ont été obtenues à la station climatique de Crested Butte, située environ 10 km des sites d'étude (U.S. Weather Bureau).

Les date et masse au sevrage, ainsi que la masse prévue à l'hibernation ont été calculées pour chaque marmotton, chaque année. La date du sevrage à chaque site de piégeage correspond au moment de la première sortie hors du terrier des marmottons et la masse au sevrage est la moyenne des masses individuelles des marmottons, d'une même portée, capturés au cours de leur première semaine de sortie. La masse corporelle des marmottons au 5 septembre (128 jours après le 30 avril)

a été calculée à l'aide des équations de régression et ces valeurs ont été utilisées comme des estimations de la masse prévue à l'hibernation. Les relations entre date du sevrage, masse au sevrage et la masse prédite à l'hibernation de chaque sexe à chaque site ont été examinées par des tests de corrélation des rangs de Spearman. Les variables ont été rangées en ordre croissant. De plus, les taux de croissance et les masses prévues à l'hibernation des marmottons mâles et femelles ont été comparés avec le Khi carré de contingence. Nous avons dénombré le nombre de fois où les mâles ont des taux de croissance supérieurs à ceux des femelles pour chaque site vice-versa. Ces valeurs ont été comparées avec un test du Khi carré. Les mêmes analyses ont été réalisées pour la masse prédite à l'hibernation des marmottons. Des analyses grâce au Khi carré nous ont permis de tester les effets sexes non obtenus par l'analyse de corrélation de rang de Spearman.

RESULTATS

Les taux de croissance des femelles de 2 ans non reproductrices varient de 0,21 g/jour au site inférieur de la vallée en 1969 jusqu'à 9,33 g/jour au site supérieur de la vallée en 1976. Les marmottes de tout âge et de tout sexe accroissent leur masse corporelle durant la saison d'activité dans tous les sites tout au long de l'étude (Table 1).

Le sexe, l'âge, l'année et le site affectent les taux de croissance des marmottes (Table 2). Les comparaisons à posteriori indiquent que les mâles ont des taux de croissance supérieurs à ceux des femelles et que les antenais croissent plus rapidement que la plupart des autres groupes d'âge (Table 2). De plus, les adultes de 3 ans non reproducteurs présentent des taux de croissance significativement inférieurs à ceux de tous les groupes d'âge. L'examen à posteriori des combinaisons site(année) montre qu'il n'y a pas de patron clair des taux de croissance en fonction des sites. Trente-sept des 87 combinaisons site(année) possibles diffèrent significativement des autres. Dix combinaisons site(année) ont des taux de croissance différant significativement de dix autres combinaisons site(année) ou plus. L'examen détaillé des données indique que ce sont les taux de croissance des marmottons qui influencent le plus les différences significatives observées. Quatre des dix combinaisons site(année) les plus significatives sont situées dans la partie supérieure de la vallée et toutes, sauf une, sont caractérisées par des taux de croissance significativement faibles. Quatre autres de ces dix combinaisons sont situées dans la partie médiane de la vallée ; deux d'entre-elles présentent des taux de croissance relativement élevés alors que les deux autres ont des taux de croissance relativement faibles. Les deux combinaisons restantes correspondent à des sites inférieurs de la vallée, l'une d'entre-elles avec des taux de croissance significativement plus faible et les deux autres des taux de croissance significativement plus élevés que les autres combinaisons.

L'ensemble des dix combinaison site(année) significativement différentes est associé à des variations importantes des chutes moyennes de pluie (de 40 à 133 % de la moyenne), particulièrement pendant le mois d'août. Les chutes de pluie ont été inférieures à la moyenne huit des dix années et supérieures les deux autres années. Les combinaisons site(année) présentant des taux de croissance relativement faibles et celles présentant des taux de croissance relativement élevés comparées aux autres combinaisons site(année) se manifestent généralement les années à faible pluviosité. Les pluviosités supérieures à la moyenne sont en corrélation avec les taux de croissance faibles tant dans les sites supérieurs que dans les sites inférieurs de la vallée. La survie des marmottons au cours de dix combinaisons site(année) les plus significatives s'étage entre 0 et 100 % et celle des adultes entre 20 et 94,1 %. La survie est généralement en corrélation positive avec les taux de croissance des marmottons mais pas ceux des adultes.

Les relations entre la date de sevrage, la masse au sevrage et la masse prédite à l'hibernation varient entre les mâles et les femelles dans les trois sites (Table 3). Quand des corrélations significatives existent, les marmottons à masse élevée au sevrage présentent une masse prévue à l'hibernation supérieure. De plus, les dates tardives de sevrage entraînent une masse prévue à l'hibernation inférieure. Aucune relation significative n'apparaît entre date et masse au sevrage quel que soient le sexe et le site. La seule relation significative chez les femelles apparaît dans les sites supérieurs de la vallée où la date de sevrage est en corrélation négative avec la masse prévue à l'hibernation. La date de sevrage est en corrélation négative avec la masse prévue à l'hibernation chez les mâles des sites médians de la vallée. La masse au sevrage est en corrélation positive avec la masse prévue à l'hibernation chez les mâles des sites médians et supérieurs de la vallée. Aucune corrélation significative n'existe entre les variables dans les sites inférieurs de la vallée.

Généralement les marmottons mâles ont des taux de croissance supérieurs significativement plus souvent que les femelles (Table 4). Ces différences entre sexes sont plus prononcées dans les sites inférieurs de la vallée. Les masses prévues à l'hibernation sont plus souvent supérieures chez les mâles que chez les femelles quels que soient les sites et les différences sont significatives dans les sites inférieurs et médians. Ainsi, dans les sites inférieurs de la vallée, les marmottons mâles se développent plus rapidement et atteignent une masse supérieure avant l'hibernation que les marmottons femelles.

DISCUSSION

Chez la marmotte à ventre jaune, l'influence significative de la localisation du site sur les taux de croissance et la variation des taux de croissance au cours des années n'étaient pas connues avant cette étude. Au contraire, Armitage et al. *(1976) n'avaient montrés aucune différence entre les taux de croissance des marmottes à 2900 et 3400 m, compte tenu du changement de la saison de développement avec l'altitude. Le désaccord entre les résultats de l'étude antérieure et ceux de l'étude actuelle peut être expliqué, en partie, par la faiblesse de la taille de l'échantillon et l'échelle de temps réduite de l'étude antérieure. De plus,*

dans cette dernière, les données provenant de différents sites avaient été regroupées. Les effets observés de l'altitude sur la croissance dans cette étude, sont difficiles à interpréter compte-tenu des limitations des analyses statistiques. Des taux de croissance significativement faibles et élevés se manifestent dans tous les sites, même si la durée de la saison d'activité est réduite de plus de 21 jours dans les sites supérieurs et médians de la vallée comparée aux site inférieurs, due à la fonte tardive de la neige (Van Vuren & Armitage 1991). La réduction de la saison d'activité et l'accès limité aux ressources qui en découle dans les sites élevés de la vallée n'a pas apparemment entraîné la sélection d'une augmentation compensatoire des taux de croissance des marmottes. Ce résultat est en contradiction avec les résultats antérieurs montrant une corrélation positive entre les taux de croissance et l'altitude chez cette espèce (Andersen et al. *1976) et ne confirme pas l'hypothèse de Barash (1973) selon laquelle les marmottons ont des taux de croissances réduits à haute altitude du fait d'une diminution de la durée de la saison d'activité. Ce désaccord entre résultats présents et antérieurs serait dû à la complexité de la relation entre altitude et croissance qui dépend d'autres facteurs comme les conditions climatiques, la qualité de l'habitat et des paramètres populationnels. Ainsi, il peut être difficile de donner des explications universelles de l'effet d'un seul facteur comme l'altitude ou le climat sur les patrons de croissance des marmottes ; de nombreux facteurs doivent être pris en compte simultanément pour obtenir une compréhension complète des patrons de croissance et de survie.*

Les extrêmes climatiques, particulièrement les variations de chute des pluies, sont logiquement associés aux site(année)s dont les taux de croissance diffèrent significativement. Les variations de pluviosité n'expliquent pas l'ensemble des patrons des taux de croissance, cependant, car une pluviosité faible se produit des années à faible et fort taux de croissance. Ce résultat est troublant si l'on considère l'inférence raisonnable selon laquelle les taux de croissance devraient être associés à la qualité et à l'abondance de la végétation qui varient, le plus probablement, avec la pluviosité. La capacité des marmottes à maintenir des taux de croissance élevés les années où la pluviosité est inférieure à la moyenne montre qu'il peut y avoir d'autres facteurs atténuant les effets possibles de faibles de chute de pluie sur la croissance. Par exemple, un des habitats de milieu de vallée est situé près d'un cours d'eau bordé d'une végétation verdoyante facilement accessible. Les marmottes occupant cet habitat, observées au cours d'une étude antérieure, changent de lieu d'affouragement occupant les zones humides durant les périodes de sécheresse (Frase & Armitage 1989). En outre, la périodicité des pluies en plus de leur quantité a un effet probable sur les taux de croissance qui peuvent varier en fonction de l'altitude. Par exemple, des taux de croissances élevés peuvent être possibles dans la partie inférieure de la vallée les années où la pluviosité estivale est inférieure à la moyenne si la sécheresse se produit en fin d'été. La saison d'activité commençant plus tôt en fond de vallée, les marmottes ont plus de temps pour accéder à une végétation verdoyante avant que la sécheresse de fin d'été n'affecte la qualité de la végétation. Ainsi, une sécheresse de fin d'été aurait probablement un effet préjudiciable plus marqué sur les taux de croissance des animaux vivant à plus haute altitude où la saison végétative est retardée et raccourcie (Armitage 1994). Les marmottes vivant en altitude ont probablement besoin d'accroître leur masse pour l'hibernation quand la sécheresse de fin d'été se produit. Dans de nombreux cas, une faible pluviosité en août est liée à de faibles taux de croissance à moyenne et à forte altitude comme prévu. L'effet de faibles chutes de pluie sur les taux de croissance varie avec l'âge. Cette relation peut expliquer les observations occasionnelles de fort taux de croissance observés à moyenne et haute alitudes les années de pluviosité inférieure à la moyenne. Un examen minutieux de ces années montre que les taux de croissance des marmottons sont négativement affectés par des chutes de pluie faibles, mais cet effet est masqué par les forts taux de croissance des autres groupes d'âge.

Des chutes de pluie excessives sont associées à de faibles taux de croissance dans les sites inférieurs et médians de la vallée. Bibikov (1996) a observé un effet similaire chez la marmotte grise chez qui l'accumulation de graisses est réduite au cours des saisons froides et pluvieuses. Des pluies importantes peuvent affecter négativement les taux de croissance en limitant le temps disponible pour l'alimentation (Farand et al. *2002). La température affecte probablement le temps d'affouragement disponible, particulièrement chez les marmottons car ils sont plus fortement concernés par les températures fraîches (Melcher* et al. *1990). Les forts niveaux de pluviosité observés en 1967 dans cette étude se sont traduits par des températures de l'air inférieures à la moyenne en août.*

La relation entre les taux de croissance et la survie n'est pas uniforme entre les adultes et les marmottons. La survie des marmottons est en corrélation positive avec les taux de croissance alors que la relation pour les adultes est plus variable et souvent opposée à celle observée chez les marmottons. Cette relation chez les marmottons peut être due à l'influence du taux de croissance sur la masse de pré-hibernation et la survie hivernale des marmottons est en corrélation positive à la masse de préhibernation (Lenihan & Van Vuren 1996). Les adultes commencent à accroître leur masse typiquement avant les marmottons et peuvent donc atteindre leur masse d'hibernation plusieurs semaines avant l'hibernation et ainsi, peuvent éviter les effets du climat et des autres facteurs qui atteignent les marmottons (Armitage 1996).

Le taux de croissance globalement supérieur des mâles par rapport aux femelles peut expliquer leur taille supérieure à tout âge (Armitage et al. *1976). Le dimorphisme sexuel chez les marmottes à ventre jaune est faible (Armitage 1981) et probablement relié à la défense des femelles par les mâles (Armitage 1974, Salsbury & Armitage 1995). En outre, une croissance rapide surtout au cours de la première année peut être critique pour la valeur sélective du mâle, car tous doivent se disperser au cours de l'été de la seconde année ; cette dispersion est plus tardive lorsque la taille corporelle est faible (Downhower & Armitage 1981). La plupart des antenaises à ventre jaune sont*

philopatriques, et n'ont pas à supporter le coût d'une dispersion au cours de leur second été. Aussi, la taille corporelle ne semble pas être un facteur critique d'évitement de l'inhibition reproductrice chez les femelles de 2 ans et plus (Woods 2001).

L'importance de la date de sevrage et de la masse au sevrage sur la masse prévisible à l'hibernation pour les marmottons mâles des sites médians et supérieurs de la vallée suggèrent, en outre, que les mâles doivent se développer près de leur niveau physiologique maximal, et, ainsi, leur masse de départ et la durée de la saison active sont critiques. La date de sevrage est en corrélation significative avec la masse prévisible à l'hibernation chez les femelles mais seulement dans les sites d'altitude élevée où la durée de la saison d'activité est limitée. La saison d'activité plus longue des sites les plus bas peut annuler les effets de la date et de la masse au sevrage sur la masse prévisible d'hibernation. Ces résultats indiquent que l'organisation temporelle de la reproduction et le taux de croissance des marmottons durant la lactation ont probablement des ramifications de la valeur sélective plus importantes dans les sites où l'altitude réduit la période croissance.

REMERCIEMENTS

Cette recherche a été effectuée à la station biologique de Rocky mountain avec le soutien de la National Science Fondation. Nous remercions les nombreux acteurs qui ont participé à la capture et au traitement des marmottes.

*****

BIBLIOGRAPHIE / *REFERENCES*

ALLAINE D., GRAZIANI L. & COULON J. 1998. Postweaning mass gain in juvenile alpine marmots *Marmota marmota. Oecologia,* 113: 370-376.

ANDERSEN D.C., ARMITAGE K.B. & HOFFMANN R.S. 1976. Socioecology of marmots: Female reproductive strategies. *Ecology*, 57: 552-560.

ARMITAGE K.B. 1974. Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot. *J. Zool. Lond.,* 172:2 33-265.

ARMITAGE K.B. 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. *Oecologia,* 48: 36-49.

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. 1994. Unusual mortality in a yellow-bellied marmot population. In: *Actual Problems of Marmot Investigation,* Rumiantsev V. ed., 5-13.

ARMITAGE K.B. 1996. Seasonal mass gain in yellow-bellied marmots. In: *Biodiversity in Marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. eds., 223-226.

ARMITAGE K.B., DOWNHOWER J.F. & SVENDSEN G.E. 1976. Seasonal changes in weights of marmots. *Amer. Midl. Nat.,* 96: 36-51.

BARASH D.P. 1973. Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.*, 21: 579-584.

BIBIKOW D. 1996. Die Murmeltiere des Welt. Westarp Wissenschaften, Magdeburg. (in German)

BRYANT A.A. 1998. *Metapopulation ecology of Vancouver Island Marmots* (Marmota vancouverensis). Ph.D. dissertation. University of Victoria, B.C., Canada.

BUCK C. L. & BARNES B.M. 1999. Annual cycle of body composition and hibernation in free-living arctic ground squirrels. *J. Mammal.*, 80: 430-442.

DOBSON F.S., BADRY M.J. & GEDDES C. 1992. Seasonal activity and body mass of Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.*, 70: 1364-1368.

DOWNHOWER J.F. & ARMITAGE K.B. 1981. Dispersal of yearling yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.*, 29: 1064-1069.

DRAPER N.R. & SMITH H. 1981. *Applied Regression Analysis, Second Edition*. John Wiley and Sons, New York.

FARAND E., ALLAINE D. & COULON J. 2002. Variation in survival rates for the alpine marmot (*Marmota marmota*): effects of sex, age, year, and climatic factors. *Can. J. Zool.*, 80: 342-349.

FRASE B.A. & ARMITAGE K.B. 1989. Yellow-bellied marmots are generalist herbivores. *Ethol. Ecol. Evol.*, 1: 353-366.

LENIHAN C. & VAN VUREN D. 1996. Growth and survival of juvenile yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Can. J. Zool.*, 74: 297-302.

MELCHER J.C., ARMITAGE K.B. & PORTER W.P. 1990. Thermal influences on the activity and energetics of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Phys. Zool.*, 63: 803-820.

MURIE J.O. & BOAG D.A. 1984. The relationship of body weight to overwinter survival in Columbian ground squirrels. *J. Mammal.*, 65: 688-690.

SALSBURY C.M. & ARMITAGE K.B. 1995. Reproductive energetics of adult male yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Can. J. Zool.*, 73: 1791-1797.

SCHWARTZ O.A. & ARMITAGE K.B. 2002. Correlations between weather factors and life-history traits of yellow-bellied marmots. In: *Holarctic marmots as a factor of biodiversity,* Armitage K.B. & Rumiantsev V. Yu. eds., 345-351.

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.

VALENTSEV A.S., TOKARSKI V.A. & MOSOLOV V.I. 1996. The current status of black-headed marmots populations on Kamchatka. In: *Biodiversity in Marmots,* Le Berre M., Ramousse R. & Le Guelte L. eds., 261-264.

VAN VUREN D. & ARMITAGE K.B. 1991. Duration of snow cover and its influence on life-history variation in yellow-bellied marmots. *Can. J. Zool.,* 69: 1755-1758.

WOODS B. 2001. *Diet and Hibernation of Yellow-bellied Marmots: Why Are Marmots So Fat?* Ph.D. dissertation, University of Kansas, USA.