RECOVERY OF A YELLOW-BELLIED MARMOT POPULATION FOLLOWING A WEATHER-INDUCED DECLINE

RECONSTITUTION D'UNE POPULATION DE MARMOTTES A VENTRE JAUNE APRES UN DECLIN D'ORIGINE CLIMATIQUE

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЖЕЛТОБРЮХОГО СУРКА ПОСЛЕ СПАДА ВЫЗВАННОГО КЛИМАТИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ

Kenneth B. ARMITAGE
Ecology & Evolutionary Biology Department, The University of Kansas, Lawrence, KS66045-7534, USA
e-mail: marmots@ukans.edu

Des évènements climatiques rigoureux affectent négativement les populations de marmottes, mais l'impact diffère fortement chez des populations distantes de moins de 7 km et de 125 mètres en altitude. La reconstitution des populations affectées et la recolonisation sont lentes. Des événements aléatoires, tels que la prédation, retardent le rétablissement de la population ou accroissent le déclin. La dynamique sociale couplée à la structure des classes d'âge de la population retardent la reconstitution en entraînant une diminution de la reproduction. Rien n'indique que les marmottes augmentent leur fréquence de reproduction ou la taille de leur portée en réponse au déclin de la population. La recolonisation est lente, en partie, du fait du petit nombre de colonisateurs. Les populations se maintiennent car la reproduction des principales colonies est soutenue.
Mots clés : *déclin, marmotte à ventre jaune,* Marmota flaviventris, *reproduction, population, recolonisation.*

Суровые климатические условия несут отрицательное влияние на популяции сурков, но это воздействие значительно отличается в популяциях разделенных расстоянием 7 км и высотой 125 м. Восстановление популяций занимает длительное время. Случайные и непредвиденные обстоятельства, как влияние хищников, замедляют процесс восстановления или вызывают новый спад численности. Социальная динамика вместе со структурой возрастных классов популяции задерживают восстановление вызывая снижение размножения. Ничто не подтверждает, что при снижении популяции сурки повышают частоту размножения или величину помета. Долгий процесс восстановления частично объясняется малой величиной колоний. Популяции удерживаются благодаря стабильному размножению основных колоний.
Ключевые слова: спад, желтобрюхий сурок, Marmota flaviventris, размножение, популяция, восстановление.

Severe weather events negatively impacted marmot populations, but the impact differed greatly among populations separated by less than 7 km distance and 125m elevation. Recovery of the impacted populations and recolonization was slow. Stochastic events, such as predation, delayed population recovery or increased decline. Social dynamics coupled with the age structure of the population retarded recovery by decreasing reproduction. There is no indication that marmots increased the frequency of reproduction or litter size in response to the population decline. Recolonization was slow, in part, because of few colonizers. Populations were maintained because of sustained reproduction at the major colonies.
Key words: decline, yellow-bellied marmot, *Marmota flaviventris*, reproduction, population, recolonization

INTRODUCTION

Although populations of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) are relatively stable over long periods of time (Armitage 1991), they are subject to short-term fluctuations (Armitage 1975, 1977). Because yellow-bellied marmot populations are affected by climate change (Inouye *et al.* 2000), perturbations of marmot populations induced by weather (Armitage 1994) are of particular interest. Of greater importance and concern is the process of recovery. The recent decline of Vancouver Island marmots (*M. vancouverensis*) and their potential recovery (Bryant & Janz 1996) might be better understood in the context of the pattern of recovery of another marmot species. This problem is especially significant for marmots because, on average, except for *M. monax*, half or less of the adult females reproduce each year (Armitage 1996). Thus, recovery is expected to be slow.

Population recovery may be highly sensitive to environmental fluctuations. Survival of young and the proportion of females reproducing may be particularly influenced by environmental stochasticity (Fitzgerald 1994). This paper describes the decline and recovery of sub-populations within a larger metapopulation of yellow-bellied marmots and examines how various stochastic factors affected recovery.

METHODS AND MATERIALS

The marmot metapopulation of the Upper East River Valley, Gunnison County, Colorado was divided into three subpopulations corresponding to areas along the valley chosen to coincide with patterns of snow melt which occurs later with distance up valley (Van Vuren & Armitage 1991). The Down Valley (DV) area included the major colony River (elevation 2867m) and the following additional sites: Gothic Townsite, Bench, River Annex, Falls and Bend. The Mid Valley (MV) area included the major colony Marmot Meadow (elevation 2930m) and the additional sites of Beaver and Cliff. The Up Valley (UP) area included the major colony Picnic (elevation 2992m) plus

ARMITAGE K.B. 2003. Recovery of Yellow-bellied marmot population. Reconstitution d'une population de marmottes à ventre jaune. In *Adaptive strategies and diversity in marmots / Stratégies adaptatives et diversité chez les marmottes*, RAMOUSSE R., ALLAINE D. & LE BERRE M., Eds. International Network on Marmots, 217-224.

Boulder and North Picnic. Long-term survivorship, net reproductive rate, and mean matriline size of these sites were reported previously (Armitage & Schwartz 2000). The distance over which these three areas are distributed is approximately 6.4km.

Each year all marmots in the study were trapped, weighed, tagged, and reproductive status recorded (see Armitage 1974 for details of trapping and photographs of the major colonies). During the period of population recovery not all minor sites were trapped every year. Because marmots became extinct at many sites, the sites were observed several times each year to determine if marmots were present. If marmots were present, the site was either trapped or surveyed to determine if young were present. Young are easily observed and counted; thus population numbers could be determined. Demographic values for 1985-1990 were averaged to serve as a baseline against which demographic changes following weather events could be compared.

Results and discussion

1. Summer drought

Two major weather events occurred, a late summer drought in 1991 and the latest persistent snow cover in 25 years, which occurred in 1995 (Inouye *et al.* 2000). Population parameters were typical in 1991 (Table 1) except for reproduction (measured as number of young per adult female) was low DV because there was no adult male at the major colony. The late summer drought caused marked decline in the overwinter survival of young and reproductive females in the MV and UV areas (Armitage 1994). MV Population declined at the MV and UV areas (Fig. 1), the MV site of Cliff went extinct, none of the MV females reproduced in the year after the drought, and those UV females that reproduced in 1991 did not reproduce in 1992.

Population decline (Fig. 1) continued because of poor reproduction; e.g., numerous non-reproductive two-year-olds and three-year-olds DV in 1994; some females MV and UV never reproduced or lost litters (Table 1). The population decline DV reflected normal demographic change (Armitage 1991) whereas the decline MV and UV reflected the impact of a severe weather event. As a consequence population numbers of MV and UV were correlated but neither was correlated with DV (Fig. 1).

2. Late spring snow cover

In 1995, snow cover persisted into late spring. June 10 is the latest date on record for 50% snow cover in the DV area. A precise date for MV and UV was not determined because the heavy snow made regular access to those areas difficult, but the area was at least 50% snow-covered on June 23.

There was moderate effect on DV population numbers Two sites (Bend, River Annex) were extinct and only 28% of the females reproduced, down considerably from the long-term average of 52%/yr (Armitage 1991). Litter sizes were normal and population numbers remained stable. Despite another site (Falls) going extinct, population numbers increased markedly (Fig. 1) because of a high rate of reproduction (Table 1). Bend was repopulated and reproduction occurred every year from 1997 except 2000. However, River Annex and Falls were not repopulated by reproducing females through 2001.

Although DV made a quick recovery from the heavy snow, several stochastic events were associated with population decline since 1997. First, reproduction was poor in 1998 and 1999 because the reproduction of a large number of young females likely was suppressed by older females (Armitage, this volume). Second, no male was present in 1999 at Gothic Townsite, thus there was no reproduction and the DV population declined. Third, badger predation reduced the number of adult females in 1999 and young in 2001 at River Colony and during late autumn or early spring at Gothic Townsite. Badger predation and absence of an adult male are unpredictable, but their occurrence depressed the DV population numbers when those numbers otherwise would have been expected to increase.

There was no reproduction in MV in the year of heavy snow. Another site (Beaver) went extinct until 2002. Three female yearlings at Marmot Meadow survived and formed two matrilines of one and two females, respectively. The population increased from 1996 through 1999 as each of the three females reproduced each year. The decline in 2000 and 2001 resulted from normal variation; one female died and only one of the remaining two reproduced in 2001. This decrease in reproduction at Marmot Meadow was partly compensated by a three-year-old female reproducing at Cliff. Interestingly, this female immigrant was born at Marmot Meadow. Thus, it took 10 years for this site to again be populated by a reproductive female.

Only one of four females reproduced in 1995 at the UV sites. Two sites (Boulder, North Picnic) went extinct and reproduction did not occur again until 1998 at Boulder and 1999 at North Picnic. Boulder contributed to the increase in population in 1998 when four immigrant females produced 20 young. However, the B population quickly declined and one female and four young were present in 2000. Thus, the major site, Picnic Colony, was responsible for most of the recovery of the UV population subsequent to the decline in the late snow year. The rate of reproduction was low in 1997 and 2001 because of reproductive suppression of two-year-olds and the presence of non-reproductive immigrants and an old, non-reproductive female. Thus the population decline in 2001 (Fig. 1) occurred because of poor reproduction even though the number of adult females increased (Table 1).

Of the seven sites that were extinct after 1995, colonization, measured as successful reproduction, first occurred in 1997. The rate of colonization was calculated as the number of successful colonizations per site-year. Thus, in the first year there were seven empty sites making seven site-years. Once a site was colonized, it was dropped from the calculation. Of a total of 33 site-years, there were four colonizations. Thus the rate of colonization was about 12% per site-year.

3. Population change and social structure

Populations were maintained primarily because the major colony at each of the three areas maintained reproductive continuity. During the 11-year period, two matrilines occurred at River and there were no major changes in space-use and the distribution of females in the colony. Similarly at Marmot Meadow, the three female residents established two matrilines in 1996 and the spatial patterns of the two matrilines remained essentially unchanged during population recovery.

However, major changes in space-use and matrilineal structure occurred at Picnic. In 1991, five matrilines occupied essentially the entire habitat patch (Fig. 2). Females 733, 386, 100, 761, 478, and 497 were full sisters; this group of six kin had split into three matrilines. All six females reproduced. Non-reproductive females 926 and 737 were littermate sisters and distantly related to non-reproductive female 931, who formed a matriline of one.

After the 1991 drought, the number of reproductive females declined and three stable matrilines of one female each were present in 1992 and 1993 (Fig. 3). After the Lower Picnic female died in 1995, the two females at Upper Picnic made excursions into Lower and continued to use both Upper and Lower (Fig. 4), the only time females used both areas in 40 years of observations. This behavior effectively eliminated the possibility of immigration as immigration occurs only when space is unoccupied (Armitage 1991). During this entire period, non-reproductive 931 occupied a UPall area in Middle Picnic.

By 1999, 926 and her descendents formed three matrilines, two females at Upper, two females on the upper slopes of Lower, and one female low on the slope at Lower (Fig. 5). The population at Picnic had fully recovered and consisted essentially of one kin group. Subsequent births and mortality produced the typical residency pattern at Picnic; i.e., one matriline each at Upper, Middle and Lower. The matriline at Upper consisted of a six-year-old and a two-year-old and the matriline at Lower consisted of a five-year-old and three two-year-olds (Fig. 6). Only the two older females reproduced, thus the rate of reproduction was relatively low (Table 1). All of the females in Lower and Upper descended from a female who lived at Lower in 1962. This geneology on one habitat patch is the longest known for yellow-bellied marmots.

4. General patterns

Different factors were important in the population changes in the three areas. DV escaped the effects of the 1991 drought because marmots emerge about 12 days earlier DV than at MV and UV sites and have time to add mass sufficient to survive hibernation Likewise, the late snow cover of 1995 had a smaller impact on the DV animals than on the MV and UV marmots. Snow melted earlier DV, forage became available earlier, and DV marmots had a higher rate of reproduction (Table 1). Thus, the population changes DV primarily resulted from predation, reproductive competition, and chance demographic events (e.g., no resident adult male), all of which are normal factors affecting marmot populations. As a consequence, mean population values for 1991-2000 differed only slightly from those of 1985-1990 (Table 1).

The MV and UV sites were strongly affected by the weather events and mean population values at UV sites for 1991-2000 were much lower that those of 1985-1990 (Table 1). The failure of the population to recover primarily is the result of poor performance at the minor habitat patches. Although the major colony (Picnic) underwent a drastic reduction in population numbers (Fig. 4) and reproduction, it had mostly recovered by 2001 (Fig. 6).

Mean population numbers for 1991-2001 at the MV area were lower than those of 1985-1990; however, the rate of reproduction was higher. The recovery of the population was primarily the result of the highly successful colonization and reproduction at the major colony (Marmot Meadow). Thus by 1997, population numbers and reproductive rate had fully recovered (Table 1, Fig.1).

Litter size was not correlated among the three areas ($r = -0.311$ to 0.402, $p>0.05$), but mean litter size was significantly larger at the MV area than at the DV or UV areas, that did not differ from each other (MV vs UV, $t=2.8$, $df=19$, $0.02>p>0.01$; MV vs DV, $t=2.7$, $df=19$, $0.02>0.01$; DV vs UV, $t=0.6$, $df=22$, $p>0.5$). The larger mean litter size at MV was a result of the highly successful three females at Marmot Meadow after 1996 (Table 1). Thus, females that could reproduce produced normal litters; reproductive rate was affected by the number of females reproducing.

There was little or no female emigration from the major DV and UV colonies. The females at River and Picnic spread throughout the habitat (Fig. 6). By contrast, Marmot Meadow apparently was saturated once the two major burrow sites were occupied. All female yearlings dispersed, except one in 1998, who resided at a peripheral burrow, produced a litter in 1999, and then disappeared. Two dispersers from Marmot Meadow colonized and reproduced at Cliff, a MV site.

Potential female immigrants were rare at the major colonies. One was briefly present at River in 1999, one was a transient at Picnic in 1998, and

another lived peripherally in 2001. All the sites that went extinct were repopulated by immigrants; interestingly, only two of the immigrants were dispersers from the major colonies.

Despite the presence of nearby marmots, three sites (Falls, River Annex, Beaver) remained uncolonized in 2001 and turnover of immigrant residents was high at two sites (Boulder, North Picnic). The slowness of recolonization apparently is a result of the paucity of potential immigrants and the likelihood that a dispersing female will find a vacated site and decide to stay there. Marmots may prefer to settle near other marmots and choose an empty site only when other alternatives are unavailable. The delay in recolonization until three or more years after the 1995 decline indicates that the decline was widespread. We lack detailed information on the abundance and success of female dispersers, but the rate of recolonization in this study suggests that success may be low. Successful colonization appears to require a population of adults sufficiently large to produce the surplus needed for successful dispersal and settlement.

ACKNOWLEDGMENTS

The research was supported in part by NSF grants BSR-8614690, BSR-9006772, and BSR-9107543 and was conducted at the Rocky Mountain Biological Laboratory. Dennis Kemberling and Sharon Lee Green typed the manuscript.

Figure 1. Population changes in three sub-populations of the yellow-bellied marmot metapopulation in the Upper East River Valley, CO. *Changements de population dans trois sous-populations de la métapopulation de marmottes à ventre jaune de la vallée Upper East River, Colorado.*

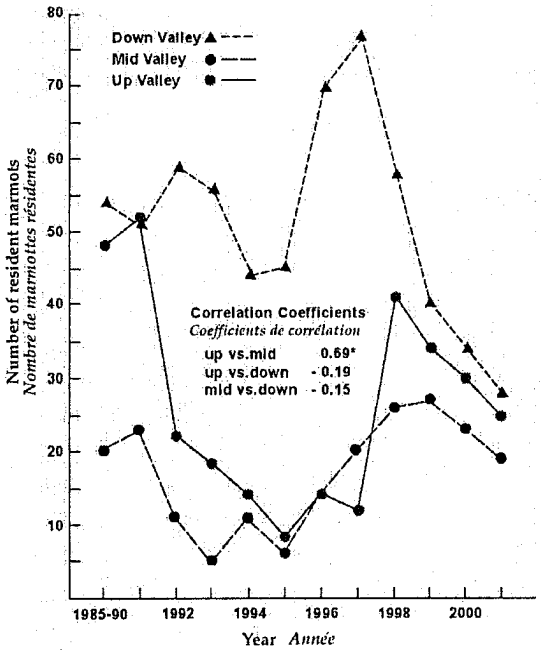


Figure 2. Pattern of space use (= home range) of five matrilines at Picnic Colony in 1991. Adult female members of each matriline are indicated by their left ear tag numbers. The three habitat regions of the colony are designated as Upper, Middle, and Lower. The arrow indicates that the space-use of the Upper Picnic matriline extended upslope beyond the boundaries of the figure. Each grid is 9x9 m. *Domaines vitaux de cinq matrilignées de Picnic Colony en 1991. Les femelles adultes de chaque matrilignée sont reconnues par leur marque d'oreille gauche. Les trois habitats sont nommés Upper, Middle, et Lower. La flèche indique que le domaine vital de la matrilignée de Upper Picnic s'étend sur le versant au-dela des limites de la figure. Chaque carré est de 9 x 9 m.*

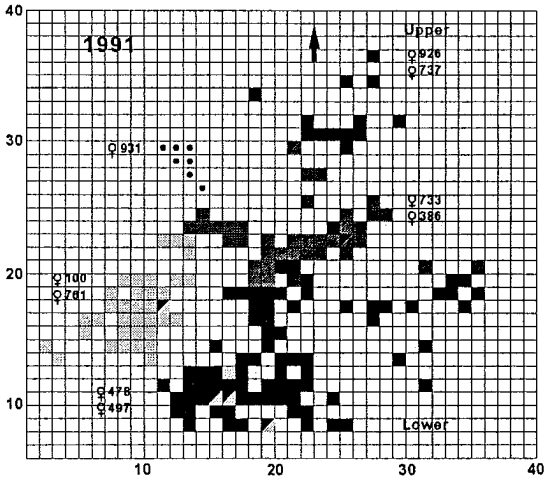


Figure 3. Pattern of space-use of three matrilines at Picnic Colony in 1993. Names, numbers, and symbols as in Fig. 2. *Domaines vitaux des trois matrilignées de Picnic Colony en 1993. Mêmes légendes que celles de la Fig. 2..*

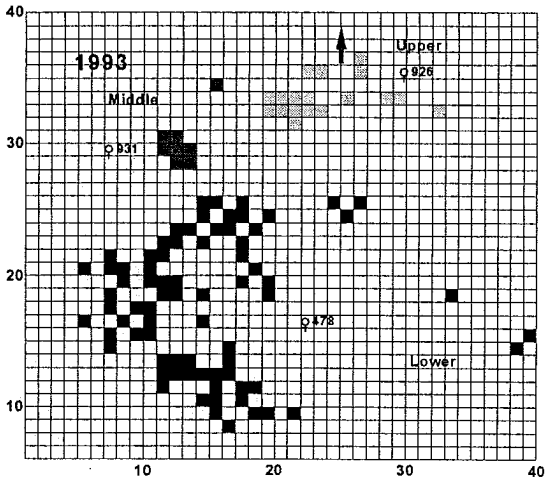


Figure 4. Pattern of space-use of two matrilines at Picnic Colony in 1996 after the late snow-cover induced mortality. Note that one matriline occupies both Upper and Lower Picnic. Names, numbers, and symbols as in Fig. 2. *Domaines vitaux de deux matrilignées à Picnic Colony en 1996 après que la couverture neigeuse tardive ait induit la mortalité. Noter qu'une matrilignée occupe à la fois Upper et Lower Picnic. Mêmes légendes que Fig. 2..*

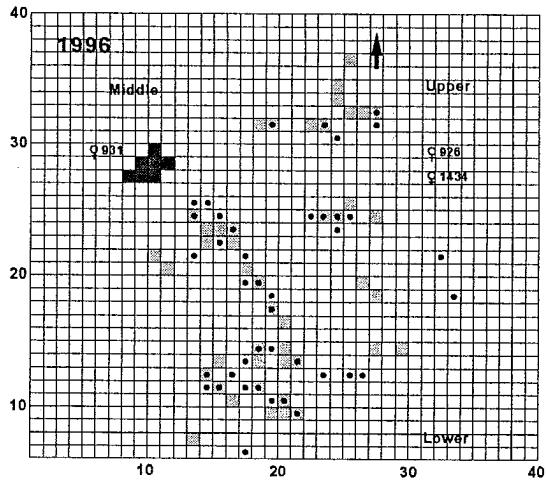


Figure 5. Pattern of space-use at Picnic Colony in 1996 showing the division of one matriline (Fig. 4) into three matrilines. Names, numbers, and symbols as in Fig. 2. *Domaines vitaux de Picnic Colony en 1996 montrant la subdivision d'une matrilignée (Fig. 4) en trois matrilignées. Mêmes légendes que Fig. 2..*

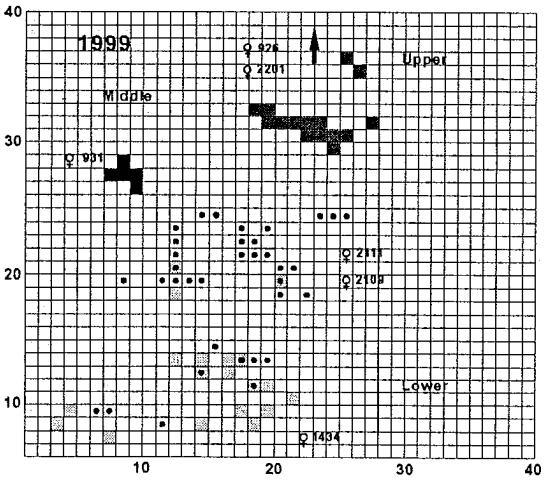
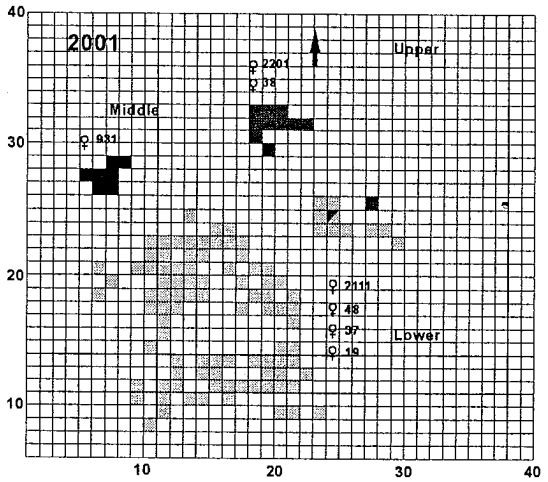


Figure 6. Pattern of space-use at Picnic Colony in 2001 illustrating the typical pattern of three matrilines. Names, numbers, and symbols as in Fig. 2. *Canevas de l'utilisation de l'espace à Picnic Colony en 2001 illustrant le canevas typique de trois matrilignées. Mêmes légendes que celles de la Fig. 2.*



INTRODUCTION

Bien que les populations de marmottes à ventre jaune (Marmota flaviventris) *soient relativement stables pendant de longues périodes de temps (Armitage 1991), mais fluctuent à court terme (Armitage 1975, 1977), suite à des changements climatiques (Inouye et al. 2000). Les modifications des populations de marmottes induites par le climat (Armitage 1994) sont particulièrement inté-ressantes. Le processus de rétablissement est du plus grand intérêt. Le récent déclin des marmottes de l'île de Vancouver* (M. vancouverensis) *et leur rétablissement potentiel (Bryant & Janz 1996) peuvent être mieux compris dans le cadre du retour à l'équilibre chez une autre espèce de marmotte. Ce problème est spécialement significatif pour les marmottes, car la moitié, ou moins, des femelles*

adultes se reproduisent chaque année, à l'exception de M. monax. Aussi, peut-on s'attendre à ce que le rétablissement soit lent.

Ce retour à l'équilibre peut être hautement sensible aux variations du milieu. La survie des jeunes et la proportion de femelles reproductrices peuvent être particulièrement influencées par la variabilité aléatoire du milieu (Fitzgerald 1994). Cette communication décrit le déclin et le rétablissement de sous-populations au sein d'une importante métapopulation de marmottes à ventre jaune et examine comment différents facteurs aléatoires modifient le rétablissement.

METHODES ET MATERIEL

La métapopulation de marmottes de la vallée de l'Upper East River, comté de Gunnison, Colorado a été divisée en trois sous-populations dont les aires coïncident avec des patrons de fonte de la neige de plus en plus tardifs, en remontant la vallée (Van Vuren & Armitage 1991). L'aire du bas de la vallée (DV) comprend une colonie principale River (2867 m) et les sites suivants : Gothic Townsite, Bench, River Annex, Falls et Bend. L'aire moyenne de la vallée (MV) inclus la colonie principale Meadow (2930 m) et les sites Beaver et Cliff. L'aire supérieure de la vallée (UP) englobe la colonie la plus importante, Picnic (2992m), et Boulder et North Picnic. La survie à long terme, le taux net de reproduction et la taille moyenne d'une matrilignée ont été rapportés antérieurement (Armitage & Schwartz 2000). Ces trois aires se distribuent sur une distance d'environ 6,4 km.

Chaque année, toutes les marmottes de l'étude ont été capturées, pesées, marquées et leur statut reproducteur enregistré (voir Armitage 1974 pour les détails sur la capture et les photographies des principales colonies). Lors du rétablissement, les animaux des sites secondaires n'ont pas été piégés chaque année. Les marmottes ayant disparu dans de nombreux sites, les sites ont été observés plusieurs fois par an pour vérifier si des marmottes étaient présentes. Lorsqu'elles étaient présentes, le site était soit soumis à un effort de piégeage, soit surveillé pour déterminer la présence de jeunes. Ces derniers sont facilement dénombrés, ainsi la taille de la population est précisée. Les moyennes démographiques de 1985-1990 ont servi de base à la comparaison avec les modifications démogra-phiques succédant à des évènements climatiques.

RESULTATS ET DISCUSSION

Sécheresse estivale

Deux évènements climatiques majeurs se sont produits, une sécheresse en fin d'été en 1991 et, en 1995, la couverture neigeuse la plus persistante depuis 25 ans (Inouye et al. 2000). Les paramètres populationnels étaient caractéristiques en 1991 (Table 1), à l'exception de la faible reproduction en DV du fait de l'absence d'adultes dans la colonie principale. La sécheresse a provoqué une chute marquée de la survie hivernale des jeunes et des femelles reproductrices dans les aires MV et SV (Armitage 1994). Dans ces dernières, la population a chuté (Fig. 1), le site Cliff (MV) s'est éteint, aucune des femelles de MV ne s'est reproduite l'année suivant la sécheresse, celles de l'aire SV qui se sont reproduites en 1991, ne l'ont pas fait en 1992.

Le déclin de la population (Fig. 1) a continué car la reproduction a été insuffisante ; par exemple, un grand nombre de femelles de deux et trois ans ne se sont pas reproductuites en DV ; quelques femelles de MV et SV ne se sont jamais reproduites ou ont perdu leur portée (Table 1). La diminution de la population DV reflète un changement démo-graphique normal (Armitage 1991), alors que celles de MV et de SV indiquent un effet sévère du climat. En conséquence, les tailles des populations MV et SV sont en corrélation, mais ni l'une ni l'autre ne sont corrélées avec DV (Fig. 1).

Couverture neigeuse tardive

En 1995, la couverture neigeuse a persisté jusqu'à la fin de l'été. Le 10 juin est la date la plus tardive enregistrée pour une disparition de 50 % de la couverture neigeuse en DV. Pour les aires MV et SV, les dates précises n'ont pas pu être déterminées car l'abondance de la neige a rendu leur accès difficile, mais elles étaient recouvertes à 50 % au moins jusqu'au 23 juin.

L'effet sur les tailles de la population de DV a été modéré (Fig.1). Deux sites (Bend, River Annex) se sont éteints et seulement 28 % des femelles se sont reproduites, nettement moins que la moyenne à long terme de 52 %/an (Armitage 1991). La taille des portées a été normale et celle des populations est restée stable. Malgré l'extinction d'un autre site (Falls), le nombre d'individus de la population s'est accru de façon importante (Fig. 1) grâce à un taux de reproduction élevé (Table 1). La population du site Bend s'est reconstituée et la reproduction s'est produite chaque année, depuis 1997, à l'exception de l'année 2000. Cependant, les sites, River Annex et Falls n'ont pas été repeuplés par des femelles reproductrices jusqu'en 2001.

Bien que le site DV se soit rapidement rétabli de la fonte tardive de la neige, plusieurs évènements aléatoires sont associés au déclin de la population depuis 1997. D'abord, la reproduction a été faible en 1998 et 1999 car la reproduction d'un grand nombre de jeunes femelles a été probablement inhibée par les femelles plus âgées (Armitage, ce volume). Ensuite, l'absence de mâle à Gothic Townsite en 1999 a empêché toute reproduction et entraîné le déclin de la population de DV. Enfin, la prédation par les blaireaux a réduit le nombre de femelles adultes, en 1999, et des jeunes, en 2001, de la colonie River et, en fin de l'automne ou au début du printemps, à Gothic Townsite. La prédation des blaireaux et l'absence d'un mâle adulte sont des évènements imprévisibles, mais qui abaissent le nombre d'individus de la population DV alors qu'autrement on pouvait s'attendre à ce que ce nombre augmente.

Il n'y a pas eu de reproduction en MV les années où la neige a été importante. Un autre site (Beaver) s'est éteint en 2002. Trois femelles d'un an ont survécu à Marmot Meadow et ont formé deux matrilignées d'une et deux femelles. Cette population a augmenté de 1996 à 1999, car les trois femelles se sont reproduites chaque année. Le déclin en 2000 et 2001 résulte d'une variation normale ; une femelle est morte et seulement l'une des

deux femelles restantes s'est reproduite en 2001. Cette diminution de la reproduction à Marmot Meadow a été partiellement compensée par la reproduction d'une femelle de trois ans qui s'est reproduite à Cliff. Il est intéressant de noter que cette femelle est née à Marmot Meadow. Il a fallu ainsi 10 ans pour que ce site se repeuple avec une femelle reproductrice.

Seulement l'une des quatre femelles des sites UP s'est reproduite en 1995. Deux sites (Boulder, North Picnic) se sont éteints et aucune reproduction n'a été observée jusqu'en 1998 à Boulder et 1999 à North Picnic. Boulder a contribué à l'augmentation de la population, lorsque quatre femelles immi-grantes ont produit 20 jeunes. Cependant cette population a rapidement diminué et une seule femelle et quatre jeunes étaient présents en 2000. Ainsi, le site principal, Picnic Colony, a été le responsable de l'essentiel du rétablissement de la population de SV après son déclin l'année de la neige tardive. Le taux de reproduction a été faible en 1997 et en 2001, du fait de l'inhibition de la reproduction de deux femelles de deux ans, de la présence d'immigrantes et d'une vieille femelle non-reproductrices. Ainsi, la population a décliné en 2001 (Fig. 1) du fait de la rareté de la reproduction même si le nombre de femelles adultes a augmenté (Table 1).

Sur les sept sites qui se sont éteint, après 1995, la colonisation, mesurée par le succès reproductif, se produit pour la première fois en 1997. Le taux de colonisation a été calculé en tenant compte du nombre de colonisations réussies par site-an. Ainsi, la première année, il y avait sept sites inoccupés et donc sept site-ans. Lorsqu'un site est colonisé, il est supprimé du calcul. Sur un total de 33 site-ans, il y a eu quatre colonisations. Ainsi, le taux de colonisation a été de 12 % par site-an.

3. Modification de population et structure sociale

Le maintien des populations est dû surtout à la continuité reproductrice de la colonie la plus importante de chacune des trois aires. Au cours de la période de 11 ans, deux matrilignées ont occupé River et il n'y a pas eut de modifications majeures de l'occupation de l'espace et de la répartition des femelles dans la colonie. De la même façon, à Marmot Meadow, les trois femelles résidentes ont établi deux matrilignées en 1996 et leur canevas spatial est resté essentiellement inchangé durant le rétablissement de la population.

Cependant, des changements majeurs de l'occupation de l'espace et de la structure des matrilignées se sont produits à Picnic. En 1991, cinq matrilignées ont occupé l'ensemble de l'habitat morcelé (Fig. 2). Les femelles 733, 386, 100, 761, 478, et 497, toutes sœurs, se sont subdivisées en trois matrilignées. Toutes se sont reproduites. Les femelles non-reproductrices 926 et 737, sœurs de la même portée, et la femelle 931, moins étroitement apparentée, ont formé une matrilignée.

Après la sécheresse de 1991, le nombre de femelles reproductrices a décliné et trois matri-lignées d'une seule femelle étaient présentes en 1992 et 1993 (Fig. 3). Après la mort de la femelle de Lower Picnic, les deux femelles d'Upper Picnic ont réalisé des excursions à Lower et ont continué à utiliser à la fois Upper et Lower Picnic (Fig. 4), la seule fois en quarante ans d'observation. Ce comportement a éliminé tout possibilité d'immi-gration, car celle-ci n'intervient que lorsqu'un espace est inoccupé (Armitage 1991). Tout au long de cette période, la femelle non-reproductrice 931 a occupé une surface réduite de Middle Picnic.

En 1999, la femelle 926 et ses descendantes ont formé trois matrilignées, deux femelles à Upper, deux sur les pentes supérieures de Lower et une au bas des pentes de Lower (Fig. 5). La population de Picnic s'est complètement rétablie et comprend surtout un groupe d'apparentés. Les naissances et les morts postérieures ont produit le canevas résidentiel typique à Picnic ; c'est-à-dire, une matrilignée à Upper, Middle et Lower. Celle de Upper est formée d'une femelle de six ans et d'une de deux ans et la matrilignée de Lower d'une femelle de cinq ans et de trois de deux ans (Fig. 6). Seules les deux femelles les plus âgées se sont reproduites, donnant ainsi un taux relativement faible de reproduction. Cette généalogie d'un habitat morcelé est la plus longue connue chez les marmottes à ventre jaune.

4. Les patrons généraux

Différents facteurs ont été importants dans les modifications de la population des trois aires. Le site DV a échappé aux effets de la sécheresse de 1991 car les marmottes sont sorties 12 jours avant celles de MV et UV, et elles ont eu le temps d'accumuler une masse suffisante pour survivre à l'hibernation (Armitage 1994). De la même façon, la couverture neigeuse tardive de 1995 a eu un plus faible impact sur les animaux de DV que sur ceux de MV et d'UV. La neige a fondu plus tôt à DV, le fourrage est devenu disponible plus tôt et les marmottes de DV ont présenté un taux de reproduction supérieur (Table 1). Les variations de la population de DV ont, ainsi, résulté surtout de la prédation, de la compétition reproductive, et d'évènements démographiques aléatoires (par exemple, l'absence de mâle adulte), tous facteurs affectant normalement les populations de marmottes. En conséquence, les valeurs moyennes des populations entre 1991-2000 ne diffèrent que faiblement de celles de 1985-1990 (Table 1).

Les sites MV et UV ont été fortement affectés par les évènements climatiques et les valeurs moyennes de la population des sites UV pour 1991-2000 ont été plus faibles que celles de 1985-1990 (Table 1). L'échec de la population à se rétablir est essentiellement le résultat des médiocres performances des parcelles mineures de l'habitat. Bien que la principale colonie (Picnic) ait subi une réduction drastique de la taille de sa population (Fig. 4) et de sa reproduction, elle s'est rétablie pour la plus grande part en 2001 (Fig. 6).

Les tailles moyennes des populations de l'aire MV pour 1991-2001 ont été plus faibles que celles de 1985-1990 ; cependant, le taux de reproduction était supérieur. Le rétablissement de la population a résulté principalement du fort succès de colonisation et de reproduction dans la colonie principale (Marmot Meadow). Ainsi en 1997, les tailles des populations et le taux de reproduction se sont pleinement rétablis (Table 1, Fig. 1).

La taille de portée n'est pas en corrélation entre les trois habitats (r = -0,311 to 0,402 ; p>0,05), mais la taille de portée moyenne est significativement plus importante dans l'aire MV que dans celles de DV ou UV, qui ne diffèrent pas entre elles (MV versus UV : t=,.8 ; ddl=19 ; 0,02>p>0,01 - MV versus DV : t=2,7 ; ddl=19 ; 0,02>0,01 ; DV versus UV : t=0,6 ; ddl=22 ; p>0,5). La taille de portée la plus importante observée à MV a résulté du succès élevé des trois femelles de Marmot Meadow, après 1996 (Table 1). Ainsi, les femelles qui pouvaient se reproduire ont produit des portées normales ; le taux de reproduction a été affecté par le nombre de femelles reproductrices.

Il n'y a pas eu ou peu d'émigration de femelles à partir des principales colonies de DV et UV. Les femelles de River et de Picnic se sont répandues dans tout l'habitat (Fig. 6). Au contraire, Marmot Meadow a été saturé apparemment dès l'occupation des deux principaux sites de terriers. Toutes les femelles d'un an se sont dispersées, exceptée une en 1998, qui résidait dans un terrier périphérique et produisit une portée en 1999, puis disparue. Deux dispersantes de Marmot Burrow ont colonisé Cliff, un site MV et s'y sont reproduites.

Les femelles immigrantes ont été rares dans les principales colonies. Une a été brièvement présente à River en 1999, une a été de passage à Picnic en 1998 et une autre a vécu en périphérie en 2001. Tous les sites qui se sont éteints ont été repeuplés par des immigrants ; mais seuls deux immigrants se sont dispersés à partir des colonies principales.

Malgré la présence de marmottes dans le voisinage, trois sites (Falls, River Annex, Beaver) sont restés non colonisés en 2001 et le renouvel-lement des immigrants a été important dans deux sites (Boulder, North Picnic). La lenteur de la recolonisation résulte, semble-t-il, de la pénurie en immigrants potentiels et de la probabilité qu'une femelle en dispersion trouve un site vacant et décide d'y rester. Les marmottes peuvent préférer s'installer près d'autres marmottes et choisir un site vide seulement quand les autres alternatives sont absentes. Le délai de la recolonisation de trois ans ou plus après le déclin de 1995 indique que ce déclin a été très répandu. Nous manquons d'informations détaillées sur l'abondance et le succès des femelles dispersantes, mais le taux de recolonisation de cette étude suggère que ce succès peut être faible. La réussite d'une colonisation semble nécessiter une population d'adultes assez importante pour produire le surplus indispensable à une dispersion et un établissement réussis.

Remerciements

La recherche a été soutenue par les bourses NSF, BSR-8614690, BSR-9006772, et BSR-9107543 et a été conduite au Rocky Mountain Biological Laboratory. Dennis Kemberling et Sharon Lee Green ont dactylographié le manuscrit.

Bibliographie / References

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

Armitage K.B. 1975. Social behavior and population dynamics of marmots. *Oikos*, 26: 341-354.

Armitage K.B. 1977. Social variety in the yellow-bellied marmot: a population-behavioural system. *Anim. Behav.*, 25: 585-593.

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. *Actual Problems of Marmots Investigation*, Rumiantsev V., ed.: 5-13.

Armitage K.B. 1996. Social dynamics, kinship, and population dynamics of marmots. *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R., Le Guelte L., eds.: 113-128.

Armitage K.B. & Schwartz O.A. 2000. Social enhancement of fitness in yellow-bellied Marmots. *PNAS*, 97: 12149-12152.

Bryant A.A. & Janz D.W. 1996. Distribution and abundance of Vancouver Island Marmots (*Marmota vancouverensis*). *Can. J. Zool.*, 74: 667-677.

Fitzgerald L.A. 1994. The interplay between life history and environmental stochasticity: implications for the management of exploited lizard populations. *Amer. Zool.*, 34: 371-381.

Inouye D., Barr B., Armitage K.B. & Inouye B.D. 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *PNAS*, 97: 1630-1633.

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.

Table 1. Demographic characteristics of three sub-populations of the Upper East River Valley metapopulation. N=number, L=litter, f=female

	Down Valley				Mid Valley				Up Valley			
Year	Total	N Adult	Young		Total	N Adult	Young		Total	N Adult	Young	
	N	Females	N/f	N/L[3]	N	Females	N/f	N/L[3]	N	Females	N/f	N/L[3]
1985-90[3]	54	13.3	2.4	4.3	20	4.6	2.3	3.1	48	12.3	2.4	3.9
1991[3]	51	24	0.9	3.7	23	4	3	4.0	52	14	1.8	4.2
1992	59	21	2.3	4.4	11	3	0	0	22	9	1.2	3.7
1993	56	22	1.3	3.6	5	2	0	0	18	7	0.7	2.5
1994	44	17	1.1	3.6	11	2	3.0	6.0	14	5	1.0	5.0
1995[2]	45	18	1.2	4.4	7	0	0	0	8	4	0.8	3.0
1996	70	18	2.6	4.3	14	3	4.0	4.0	14	3	2.3	3.5
1997	77	17	3.1	4.0	20	3	5.0	5.0	12	5	0.2	1.0
1998	58	17	1.7	3.6	26	3	5.6	5.7	41	10	2.8	4.7
1999	40	15	0.9	4.7	27	4	5.2	5.3	34	9	2.3	4.2
2000	34	12	1.4	3.4	23	3	6.3	6.3	30	6	2.0	4.0
2001	28	9	1.4	2.2	19	3	3.3	5.0	25	10	1.2	4.0
1991-01[3]	51	17.1	1.6	3.8	16.9	2.7	.2	4.9	24.5	6.6	1.7	3.6

[1]Year of late summer drought

[2]Year of late snow cover

[3]Mean values