In *Biodiversité chez les marmottes / Biodiversity in Marmots*, 1996,
Le Berre M., Ramousse R. & L. Le Guelte eds., 113-128. ISBN : 2-9509900-0-2

Dynamique sociale, parentèle et dynamique des population chez les marmottes
Social dynamics, Kinship, and Population Dynamics of marmot

ARMITAGE K.B.
Departement of Systematics and Ecology,
The University of Kansas, Lawrence, KS 66045-2106 USA

Probablement les systèmes sociaux de toutes les marmottes, à l'exception de *M. monax,* sont basés sur la parentèle, et une famille formée d'un couple reproducteur dominant et de subordonnés non reproducteurs. Les interactions des animaux apparentés sont surtout amicales, alors que celles des animaux qui le sont moins, ou pas du tout, sont agonistiques. Dans les groupes sociaux, l'inhibition de la reproduction des animaux les plus jeunes ou subordonnés par les plus vieux dominants est de règle, sauf chez *M. monax* solitaire. La population s'accroît lorsque les descendants sont retenus dans leur groupe social et qu'ils sont traités de façon cohésive. La dispersion est associée à l'absence de ces comportements cohésifs et à l'expression de comportements agressifs. La saturation de la population apparaît probablement chez toutes les espèces et nous proposons la disparition de nourriture comme facteur limitant. Un déclin majeur de population est généralement associé à des conditions climatiques inhabituelles, comme sécheresses et hivers prolongés. La disponibilité d'habitats étendus est un déclencheur écologique qui a permis à *M. monax* et *M. flaviventris* de développer des systèmes sociaux différents comme mécanisme d'échappement à l'inhibition sociale.
Mots-clés : Marmottes, Inhibition de la reproduction, parentèle, dynamique des populations.

Probably the social systems of all marmot species, except *M. monax* are based on kinship and most species have a family with a dominant breeding pair and non-breeding subordinates. Social behavior of closely-related animals is primarily amicable whereas agonistic behavior characterizes the social interactions of more distantly-related or unrelated individuals. All social groups are characterized by reproductive suppression of younger/subordinate animals by older/dominant individuals. Only the solitary *M. monax* lacks reproductive suppression among adults. Population growth occurs when offspring are retained in their natal group. Recruitment of offspring occurs when they are treated cohesively; dispersal is associated with either a lack of cohesive behaviors or the presence of agonistic behaviors. Population saturation probably occurs in all species and the lack of nutritious food is proposed as the limiting factor. Major population decline usually is associated with unusual weather; e. g. drought or prolonged winter. The availability of wide-spread habitat provided ecological release that permitted *M. monax* and *M. flaviventris* to evolve different social systems as a mechanism for escaping reproductive suppression.
Key-words: Marmots, Reproductive suppression, kinship, ecological release, social dynamics.

СОЦИАЛЬНАЯ ДИНАМИКА, РОДСТВО И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА СУРКОВ

По-видимому, социальная система всех сурков, кроме *M. monax*, основана на родстве, семья состоит из доминантной размножающейся пары и неразмножающихся подчиненных. Социальное поведение близкородственных животных в основном дружеское, агонистическое характеризует взаимодействия более дальних родственников или неродственных. Все социальные группы характеризуются репродуктивным подавлением подчиненных доминантными. Репродуктивное подавление среди взрослых отсутствует только у одиночного *M. monax*. Рост популяции происходит, когда сеголетки остаются в натальных группах, что связано с установлением прочных социальных связей; расселение связано с отсутствием объединяющих контактов и с проявлениями агрессии. Насыщение популяции по-видимому существует у всех видов, лимитирующим фактором выступает отсутствие кормов. Как правило резкое снижение численности популяции связано с неблагоприятными погодными условиями. Доступность и широкая представленность подходящих местообитаний обеспечивает экологическое высвобождение, позволившее *M. monax* и *M. flaviventris* прийти к разным социальным системам в качестве механизма избегания репродуктивного подавления.

Ключевые слова: *Репродуктивное подавление, родство, экологическое высвобождение, социальная динамика.*

Introduction

Seule une minorité d'espèces animales vit en groupe. On peut se questionner sur cette rareté relative car le coût potentiel de la vie sociale semble outrepasser les bénéfices. Les coûts comprennent la compétition pour les ressources, l'attrait pour les prédateurs, l'accroissement probable de la transmission des maladies et des parasites, le cocuage et les soins parentaux mal-adaptés, et la perte d'opportunités reproductives. Les bénéfices probables portent sur la défense contre les prédateurs et l'exploitation des ressources, particulièrement quand celles-ci sont groupées (Alexander 1974). La formation d'un groupe ne peut se produire que lors-que les bénéfices excèdent les coûts pour un individu.

La première explication importante de la vie en groupe et du comportement social qui lui est associé a été avancée par Wynne-Edwards (1962). Par essence, le comportement social est un indicateur de la densité de la population et permet à certains individus de renoncer à la reproduction pour le bien-être du groupe. Donc, ce comportement altruiste évite que les populations animales surexploitent leurs ressources, particulièrement la nourriture, ce qui pourrait conduire à l'effondrement de la population et son extinction locale. Cependant, ce modèle requiert la sélection de groupe, un sophisme bien exposé par Williams (1966). L'argument selon lequel les groupes se forment suite à l'augmentation de l'aptitude sélective des individus a été renforcé par le développement du concept de valeur sélective globale et de sélection de parentèle (Hamilton 1964). Du fait que les individus augmentent leur valeur sélective en partageant leurs gènes avec leurs descendants (valeur sélective directe) et avec leurs parents éloignés (valeur sélective indirecte), la probabilité de formation des groupes augmente lorsqu'ils sont formés de parents. Bien qu'un individu puisse ne pas se reproduire, il pourrait améliorer sa valeur sélective globale en aidant sa parenté. Ce système nécessite que les bénéfices obtenus par cette assistance excède les coûts de l'échec de la reproduction. Celui-ci et la perte de valeur sélective directe est possible si l'individu peut quitter le groupe et que sa probabilité de mourir est supérieure à celle de trouver une place pour vivre et se reproduire. Bien que le modèle de sélection de parentèle offre une explication génétique de la formation des sociétés, il n'apporte aucun élément quant au processus de formation du groupe ni sur la façon dont les membres du groupe interagissent, c'est-à-dire, à quel niveau ils coopèrent ou se font concurrence. De plus, le modèle de la valeur sélective

globale ne décrit pas l'importance relative de la valeur sélective directe par rapport à l'indirecte. Il est important de quantifier la contribution de la valeur sélective directe (aptitude individuelle) et indirecte (sélection de parentèle) pour pouvoir distinguer les différentes voies de l'évolution sociale.
Un modèle insistant sur le processus d'évolution a été proposé par Armitage (1981), il est du type modèle d'histoire de vie. En bref, les groupes sociaux chez les sciuridés fouisseurs se forment lorsque les jeunes n'atteignent pas la maturité sexuelle au cours de leur première saison de croissance. Ainsi, les groupes sociaux se forment par rétention des descendants sur leur domaine vital natal au cours d'une ou plusieurs saisons de croissance. Ceci implique que les sociétés de marmottes se forment grâce à l'investissement parental vis-à-vis des descendants au-delà de la période de lactation. D'un point de vue génétique, ce modèle d'histoire de vie est un modèle de valeur sélective directe. Finalement, je souhaite développer le point de vue selon lequel les sociétés de marmottes sont caractérisées, à la fois, par la coopération et la compétition. Cette dernière se produit car les ressources disponibles pour un groupe de marmottes sont limitées. Elle inclut probablement l'appropriation des ressources pour favoriser un succès futur de la reproduction plutôt que pour une utilisation immédiate. La principale manifestation de la compétition est probablement l'inhibition de la reproduction des subordonnés par les dominants (Armitage 1992). La coopération comprend la défense contre les prédateurs et contre les incursions de conspécifiques (Armitage 1986a).

Système social des marmottes
Quatre systèmes sociaux peuvent être distingués (Tab. 1). Seul *M. monax* est solitaire. Les mâles sont probablement polygynes, le domaine vital de l'un d'eux peut chevaucher ceux de plusieurs femelles. Il n'y a que peu ou pas de chevauchement entre les domaines vitaux des femelles. La plupart des espèces de marmottes, et probablement toutes les espèces eurasiennes, vivent en groupes familiaux. Le groupe familial est constitué d'un couple dominant reproducteur et fréquemment d'adultes non reproducteurs. Certains auteurs rapportent la présence de subadultes alors que d'autres restreignent l'usage de ce mot aux marmottons et aux un-ans, ce qui nécessite des éclaircissements. Il est prouvé (voir plus loin) que les animaux de deux ou trois ans ou plus sont matures mais non reproducteurs. Le nombre de marmottons ou de un-ans présents est variable. Les groupes familiaux sont territoriaux et il y a peu de chevauchement entre les domaines vitaux des groupes voisins. Les colonies sont constituées de deux familles ou plus, mais dont l'habitat est limité ; un groupe familial peut aussi être appelé colonie, comme par exemple chez *M. vancouverensis*.
Il y a deux types de groupes polygynes. Le premier comprend des espèces chez qui les femelles ne se reproduisent que tous les deux ans. *M. olympus* et *M. caligata*ont une structure sociale similaire (Tab. 1). En général, il y a un mâle adulte, deux femelles adultes qui se reproduisent alternativement une année sur deux, une portée de marmottons ou de un-ans et quelques deux ans non reproducteurs. Dans quelques localités, *M. caligata* est monogame.

M. flaviventris constitue le second groupe, les femelles adultes forment des groupes d'apparentés qui persistent en tant que matrilignées. Un mâle adulte constitue un harem en défendant un territoire qui inclut une matrilignée ou plus. Les femelles se reproduisent pour la première fois à l'âge de deux ans et il n'y a pas de classes d'âge non reproductrices parmi les adultes.

Les systèmes sociaux des marmottes ont des patrons caractéristiques de composition des groupes (Tab. 2). La composition en classe d'âge étant exprimée en pourcentages, il est évident qu'un pourcentage élevé dans une classe d'âge entraîne un pourcentage faible dans une autre, assez indépendant des valeurs absolues. Ainsi, deux espèces pourraient avoir la même taille de portée et le même nombre de portées par an, mais si l'une d'elles retenait les adultes non reproducteurs dans sa population et l'autre non, cette dernière aurait un faible pourcentage de marmottons dans la famille. Malgré ce biais, il y a quelques patrons intéressants de formation des groupes. Les espèces à groupes familiaux monogames (*M. caudata, M. baibacina, M. bobac, M. menzbieri, M. marmota, M. vancouverensis*) ont un pourcentage élevé d'individus âgés de deux ou trois ans. Certaines variations interspécifiques, comme chez *M. marmota* (Tab. 2), résultent probablement de variations entre groupes familiaux lors de courtes périodes. Au contraire, *M. flaviventris*, espèce polygyne et matrilinéaire, présente le plus faible pourcentage d'individus de trois ans ou plus de toutes les espèces. *M. olympus,* polygyne avec deux femelles, est intermédiaire. Les variations interspécifiques des marmottons sont moindres, mais les groupes familiaux monogames ont tendance à avoir un pourcentage plus faible de marmottons que les groupes polygynes. *M. monax*, la solitaire, a la plus forte proportion de marmottons et en conséquence une proportion relativement faible de sa population est âgée de deux ans ou plus. Malheureusement, chez cette marmotte, il n'y a aucune étude de la distribution de l'âge des adultes.

Les différences entre les proportions de marmottons dans les populations de marmottes semblent être une conséquence de la fréquence de reproduction des femelles adultes. Le pourcentage de femelles adultes reproductrices varie de 22% chez certaines populations de *M. baibacina* à 72% chez *M. monax* (Tab. 3). Cette fréquence de reproduction n'est pas associée à l'âge de la première reproduction. J'ai utilisé l'âge le plus précoce cité pour une espèce comme âge de première reproduction. Cependant, on doit garder en mémoire que la plupart des membres de cette classe d'âge peut ne pas se reproduire. *M. monax*, dont le pourcentage de jeunes dans sa population est le plus élevé, présente aussi le plus fort pourcentage de femelles reproductrices. Les espèces dont les groupes familiaux ont peu de marmottons ont aussi un faible taux de femelles reproductrices, à l'exception de *M. vancouverensis* (Tab. 3) chez qui, cependant, les données sont rares et qui, sans aucun doute, seront révisées. *M. olympus* et *M caligata* , bisannuelles, sont caractérisées par des populations à niveaux intermédiaires de femelles reproductrices et de marmottons. Les populations de *M. flaviventris*, avec ses matrilignées, ont des taux élevés de femelles reproductrices et de jeunes. Les données sur *M. flaviventris* représentent une moyenne portant sur 32 ans d'étude mais il y a des variations importantes d'une année sur l'autre. La plupart des données des tableaux 2 et 3 portent sur de petits échantillons et un faible nombre

d'années. Nous avons besoin de données démographiques à long terme pour des individus d'âge connus et pour toutes les espèces de marmottes. Je pense que les tendances mises ici en évidence persisteront, mais les valeurs spécifiques changeront sans aucun doute et certaines espèces pourraient réserver des surprises.

Systèmes sociaux et survie

Les courbes de survie des espèces de marmottes sont rares du fait de l'absence d'études à long terme où des individus sont suivis de la naissance à la mort. Les trois courbes présentées suggèrent que la survie peut être liée au système social (Fig. 1). La courbe de *M. vancouverensis* est préliminaire et les deux sexes sont inclus. La courbe de *M. olympus,* incomplète, n'est plus fiable au-delà de l'âge de cinq ans. Aucune de ces courbes ne prend en compte la survie des dispersants. Celle de *M. flaviventris* repose sur des données récoltées pendant 32 années et inclut de nombreuses données de radiopistage des dispersants (Van Vuren 1990). Deux tendances sont évidentes. D'abord, chez *M. flaviventris* et chez *M. olympus*, la survie des femelles est supérieure à celle des mâles. Particulièrement chez *M. flaviventris*, la mortalité des mâles, de un à neuf ans, est supérieure à celle des femelles. Aucun mâle n'a survécu au-delà de l'âge de neuf ans (Schwartz *et al.* 1994). Une partie de cette différence peut être attribuée à la plus forte incidence de la dispersion chez les mâles que chez les femelles, couplée à une plus forte mortalité des dispersants que celle des résidents (Van Vuren & Armitage 1994a). Une tendance similaire peut exister chez *M. olympus*, mais les données sont trop peu nombreuses pour être certaines. La principale différence de survie chez *M. flaviventris* entre les mâles et les femelles est associée à la polygynie. En fait, la plus forte mortalité des mâles impose la polygynie du système d'appariement à moins que le surplus de femelles forme une sous-population de non reproducteurs. La formation de matrilignées dans les habitats favorables assure la potentialité de chaque femelle adulte à se reproduire et permet aux mâles de défendre le territoire des femelles. Donc, la compétition des mâles force les jeunes mâles à se disperser, ce qui en retour augmente leur mortalité et accroît la possibilité de polygynie. En effet, les systèmes d'appariement et démographique se renforcent l'un l'autre.
La seconde tendance apparaît chez *M. vancouverensis*, monogame, et chez *M. olympus*, bigame, où la survie est supérieure à tout âge à celle de *M. flaviventris* , polygyne. Cette différence peut être reliée à l'âge de dispersion : un-an chez *M. flaviventris*, deux ans chez *M. olympus* ainsi que probablement chez *M. vancouverensis* . Un retard de la dispersion peut être attendue pour augmenter la survie des jeunes adultes et sub-adultes qui restent dans le groupe familial où la mortalité devrait être beaucoup moindre que celle des animaux dispersants. Le retard de la dispersion, en général, caractérise les espèces considérées comme formant des groupes familiaux monogames (comme par exemple, *M. marmota*, Arnold 1990).

Inhibition de la reproduction

Les rares informations apportées par les courbes de survie suggèrent que chez la plupart des espèces de marmottes un nombre important de femelles reproductives

âgées sont présentes. Mais chez presque toutes les espèces, la moitié ou moins de ces femelles se reproduisent chaque année. Pourquoi alors, une proportion aussi faible de femelles se reproduisent-elles, à l'exception de la solitaire *M. monax?* Trois raisons viennent à l'esprit. La première, est d'ordre physiologique : la courte saison d'activité de nombreuses espèces ne permettrait pas à une femelle de se reproduire et d'obtenir suffisamment de réserves graisseuses pour, à la fois, hiberner et se reproduire l'année suivante. Cette interprétation physiologique s'accorde avec la reproduction bisannuelle de *M. olympus* (Barash 1973) et *M. caligata* (Barash 1989) et par l'incapacité de toutes les femelles adultes d'une population d'altitude de *M. flaviventris* de se reproduire deux années successives (Johns & Armitage 1979). La seconde raison est d'ordre développemental. Les un-ans chez *M. flaviventris* ne se reproduisent dans aucune situation. De même, chez *M. olympus* et *M. caligata* les deux-ans sont sexuellement immatures, ainsi que probablement chez *M. caudata, M. vancouverensis* , et *M. marmota*. La troisième raison est l'inhibition de la reproduction. De nombreuses preuves soulignent que les femelles les plus âgées et/ou dominantes inhibent la reproduction chez les animaux plus jeunes et/ou subordonnés. La plupart de ces preuves sont démographiques (Tab. 4). Chez *M. baibacina*, le pourcentage de femelles d'une classe d'âge, qui se reproduisent, augmente avec l'âge. Quand la population diminue, la reproduction s'accroît chez les animaux de deux-ans. Quand la densité augmente, le taux de femelles reproductrices diminue (Tab. 4). De plus, la taille des portées diminue lorsque la densité augmente, suggérant une inhibition partielle de la reproduction. Chez *M. caudata,* aucune femelle de moins de trois ans ne se reproduit. Cependant, ceci est d'ordre développemental plutôt que dépendant d'une inhibition de la reproduction. Chez *M. bobac*, le taux de femelles reproductrices et la taille des portées déclinent dans les populations à forte densité et un taux élevé de deux-ans se reproduit lorsque la densité est faible. La reproduction chez les deux-ans de *M. baibacina* et *M. bobac*, bien que réduite, suggère que ces animaux sont sexuellement matures. Mais, il est aussi possible que l'inhibition de la reproduction retarde la maturité et que seuls quelques individus y échappent. Les familles de *M. marmota* et *M. vancouverensis* ont des adultes subordonnés non reproducteurs (Tab. 4). Chez *M. caligata*, à reproduction bisannuelle, une femelle saute un an quand sa cohabitante se reproduit, et les femelles subordonnées produisent moitié moins de marmottons que les femelles dominantes. Chez *M. flaviventris*, la proximité avec d'autres adultes réduit la reproduction (Tab. 4). Finalement, chez *M. monax* une proportion plus importante de un-ans se reproduit lorsque la densité est faible.

Pour résumer, les données disponibles indiquent que les femelles adultes de tous les systèmes sociaux inhibent la reproduction des plus jeunes animaux subordonnés. Donc, l'inhibition de la reproduction est un coût de la vie dans un groupe social de marmotte et une forme de compétition entre femelles pour le succès reproducteur. L'universalité de l'inhibition de la reproduction soulève trois questions. Cette inhibition est-elle dépendante du comportement social? Implique-t-elle une intervention de la parenté? Pourquoi les femelles restent-elles au sein du groupe social et se soumettent-elles à l'inhibition de la reproduction?

Comportement social et parenté

En général, les groupes familiaux monogames se caractérisent par l'absence de comportement agressif, qui ne se manifeste que lorsque les unités sociales sont perturbées (Bibikov 1994). Chez *M. menzbieri,* les accueils et les toilettages prédominent au sein du groupe familial et les comportements agonistiques sont dirigés vers les intrus aux limites du territoire familial (Mashkin 1983, cité par Bibikov 1994). Chez *M. bobac* du Kazakhstan, 87% des contacts sociaux sont des accueils et des toilettages, alors que les contacts agonistiques se produisent entre mâles résidents adultes aux frontières des territoires familiaux (Shubin 1988, cité par Bibikov 1994). Chez *M. marmota*, les comportements agonistiques sont beaucoup moins fréquents que les cohésifs et impliquent surtout des mâles non familiers, et leur probabilité d'apparition augmente entre membres de groupes différents (Perrin *et al*. 1993b).

Le rôle de la parenté a été recherché surtout chez les marmottes Nord-américaines. En général, les compagnons de terrier sont plus fortement apparentés que les individus d'un échantillon aléatoire de population. Chez *M. olympus*, les cohabitants ont une forte probabilité d'être mère/jeunes, ces derniers étant des marmottons ou des un-ans de la même portée, dont le r moyen est égal à 0,41 (Barash 1989). Les compagnons de terrier chez *M. caligata* sont apparentés à 0,39 et chez *M. flaviventris,* la plupart d'entre eux le sont à 0,5 (Armitage & Johns 1982).

Chez *M. caligata*, les individus de deux-ans expriment plus de comportements amicaux qu'agressifs lorsque r=0,5. Les salutations sont plus fréquentes que les poursuites, mais ces dernières s'expriment plus souvent entre demi-frères et individus non apparentés qu'entre les frères entiers et à 3/8. Les relations sociales entre demi-frères ne diffèrent pas de celles entre animaux non apparentés (Barash 1989: 207). Entre adultes, les accueils sont plus nombreux que les poursuites entre vrais frères. Bien que les accueils soient moins fréquents chez les individus non apparentés, il y a peu de variations entre les animaux apparentés à 0,375, 0,25 ou non apparentés. Les poursuites sont plus rares entre vrais frères et plus fréquentes entre marmottes non apparentées, mais les différences sont faibles entre les animaux apparentés à moins de 0,5. Chez les membres d'une même fratrie, la fréquence des accueils entre femelles diminue des marmottons aux un-ans, aux deux-ans et aux adultes; les poursuites augmentent des deux-ans aux adultes (Barash 1989: 215). Les relations mères /descendants deviennent moins cohésives et plus agressives au fur et à mesure que les descendants vieillissent.

Les interactions chez la solitaire *M. monax* sont surtout agonistiques (Meier 1992). Les marmottons peuvent être battus et poursuivis par les adultes (Anthony 1962). L'agressivité entre mère/enfants augmente au cours du temps et semble induire la dispersion des jeunes (Barash 1974b).

Chez *M. flaviventris,* les relations sociales sont liées de façon complexe à la parenté, deux exemples le démontreront. Les comportements entre les femelles d'un-an, dans la colonie de *Picnic*, étaient plus amicaux que l'on pouvait s'y attendre ; elles étaient soeurs de la même portée (r=0,5). De la même façon, les relations entre les femelles adultes, soeurs de la même portée âgées de 4 ans,

étaient plus amicales que prévisibles. Cependant, les interactions entre les un-ans et les femelles adultes, appartenant à des matrilignées différentes, étaient plus agressives qu'attendues (Armitage & Johns 1982). En 1977, les femelles adultes et les un-ans interagissaient plus amicalement et les femelles adultes étaient plus agressives que prévu. Les femelles d'un-an interagissaient seulement avec leur mère (r=0,5), alors que les femelles adultes appartenaient à différentes matrilignées (r=0,125). En général, les animaux apparentés à 0,5 sont plus amicaux qu'agressifs et l'inverse pour les animaux apparentés à moins de 0,5. Cependant, la dynamique sociale entre parents peut changer quand la densité de la population augmente, comme l'exemple suivant d'un processus de colonisation le montre (Armitage 1973). En 1964, dans la colonie *Bench*, une femelle adulte résidente était agressive envers les femelles d'un-an non apparentées. Tous les un-ans se sont dispersés et l'adulte est mort au cours de l'hiver (Fig. 2). En 1965, une femelle de trois ans venant de la colonie *River* s'est installée et a eu une portée de trois filles. Tout comportement social, impliquant deux mâles, a été agonistique, l'un d'entre eux a été rejeté. Au cours de l'année suivante, les femelles d'un-an (r=0,5) ont présenté des comportements amicaux, comme la femelle adulte avec les un-ans (r=0,5) ; en conséquence, les trois un-ans ont été recrutés au sein de la population. En 1967, le comportement des quatre femelles adultes (la mère et ses filles de la même portée, r=0,5) a été amical. Cependant, les comportements agressifs ont caractérisé les relations entre les adultes et les un-ans. L'agressivité a été dirigée pour trois-quarts envers les mâles d'un-an dont deux-tiers ont impliqué le mâle adulte. Aucun comportement amical n'a été exprimé entre les femelles de deux ans, dont deux avaient une portée, et leurs soeurs d'un-an d'une autre portée (leur parenté était soit de 0,25 soit de 0,5, celles-ci pouvant avoir ou non le même père). L'absence de comportement cohésif avec les un-ans a entraîné l'absence de leur recrutement. La femelle colonisatrice et l'une des femelles de deux ans sont mortes au cours de l'hiver et une femelle de deux ans, l'une des un-ans de 1967, est devenue résidente d'un terrier situé à 30 m de ceux utilisés par les deux femelles de trois ans. Les relations entre les femelles de trois ans ont été amicales, et la femelle de deux ans a évité ces dernières. En effet, deux matrilignées étaient présentes. Le comportement entre adultes et animaux d'un-an a été surtout agressif malgré une parenté étroite. La moitié des relations agonistiques s'est exprimée entre le mâle adulte et les mâles d'un-an, qui se sont dispersés. Apparemment, l'habitat était saturé et l'absence de comportements cohésifs entre adultes et un-ans a entraîné une absence de recrutement, même de parents proches.

L'absence de comportement agonistique dans les groupes familiaux monogames, les taux élevés de comportements amicaux et les faibles taux de comportement agonistiques chez les marmottes polygynes à reproduction bisannuelle, et le comportement amical entre membres apparentés d'une matrilignée, associée à l'échec de la reproduction (1967, 1967, Fig. 2), indique que l'inhibition de la reproduction n'est pas nécessairement induite par le comportement agressif et qu'elle implique une parenté (voir aussi Armitage 1986a).

Comportement, parenté et dynamique des populations

Comportement social et parenté influent sur la dynamique des populations. La reproduction dépasse les capacités de l'environnement à supporter tous les individus ; aussi, quelques animaux doivent se disperser. En général, la relation entre comportement social et dispersion n'est pas simple. Chez *M. marmota*, la dispersion des mâles de deux ans peut être reliée à l'agressivité du mâle adulte non apparenté (Perrin *et al* 1993b). Chez *M. caligata,* la dispersion des deux-ans est plus probable lorsqu'ils cohabitent avec des femelles agressives que dans le cas contraire (Barash 1989: 293). La dispersion est aussi en corrélation avec la présence de marmottons. L'augmentation de la population chez *M. olympus* entraîne l'élévation des niveaux d'interactions sociales entre les individus, correspondant à la dispersion des deux-ans de ces colonies (Barash 1989: 285). La probabilité de dispersion augmente avec le nombre de un-ans. Chez *M. flaviventris*, tous les un-ans mâles se dispersent (Armitage 199l). Cependant, cette émigration est influencée par des facteurs sociaux et physiologiques. Les mâles d'un-an restent plus longtemps dans leur site natal quand les taux de comportement amical sont élevés. La dispersion des femelles n'est en relation ni avec la densité des un-ans ni avec celle des femelles adultes.

Que la dispersion des un-ans puisse être affectée par la présence des adultes a été démontrée par le retrait de tous les adultes d'une colonie (Brody & Armitage 1985). Aucune des six femelles de un an ne se sont dispersées alors qu'au cours des 17 années précédentes, seules 5 des 16 femelles de un-an présentes dans cette colonie ne se sont pas dispersées.

Les animaux qui ne se dispersent pas sont recrutés dans leur population natale. Le recrutement est plus probable lorsque des apparentés, particulièrement des proches (0,5), sont présents ou lorsque des espaces inoccupés permettent aux un-ans d'échapper au harcèlement des femelles adultes (Armitage 1984, 1986b). Le recrutement entraîne une augmentation de la population et non du domaine vital des résidents mais le chevauchement des domaines vitaux est lui directement en corrélation avec la densité de la population (Armitage 1975). Le recrutement des femelles d'un-an est plus probable lorsque le rapport comportements amicaux et agonistiques est élevé et quand les femelles sont généralement amicales avec toutes les autres femelles, y compris les femelles adultes parentes (Armitage 1986b).

Toutes les femelles adultes ne recrutent pas. La capacité d'une femelle à recruter ses filles est en corrélation significative avec son phénotype comportemental. Les femelles reconnues comme sociables après stimulation par leur image dans un miroir recrutent plus de filles et ont un plus grand nombre de filles de deux ans résidentes que les femelles qui évitent ou ont une approche non sociable de leur image (Armitage 1986b). Le recrutement est lié à l'apparentement et entraîne la formation de matrilignées (Armitage 1984). L'immigration dans les colonies de *M. flaviventris* est beaucoup moins fréquente que le recrutement (Armitage 1984, 1988). Elle se produit généralement lorsque un espace devient libre suite à la mort des résidents. De même, l'immigration dans les familles de *M. bobac* se produit plus souvent lorsque les groupes sont perturbés (Shubin 1988, cité par Bibikov 1994).

Les relations entre comportement social, parenté, immigration, recrutement et dynamique des populations peuvent être illustrées en examinant la période de 10 ans de la colonie *Picnic* occupée par *M. flaviventris* (Fig. 3). En 1983, deux matrilignées étaient présentes, l'une comprenant trois femelles apparentées (la mère, sa fille et sa nièce) à *Upper Picnic*, l'autre deux femelles mortes au cours de l'hiver. A *Lower Picnic*, seule la marmotte 573, survivante d'une matrilignée, était présente. L'espace vacant a été occupé par l'immigrant 855. Au cours des trois années suivantes, il n'y a eut que des changements mineurs de la densité de la population, car le recrutement de quelques femelles a été équilibré par la mortalité. De 1987 à 1989, neuf femelles supplémentaires ont été recrutées, dont plus de la moitié dans la matrilignée initiée par 855. Ce recrutement a entraîné plus du doublement de la population de femelles résidentes en trois ans. Les comportements agonistiques ont été importants entre matrilignées (Armitage 1992). Au sein des matrilignées, le comportement agonistique a été rare alors que le comportement amical a prédominé. Les trois femelles recrutées en 1990 ont compensé la mortalité. Deux femelles ont été tuées par des prédateurs à la fin de 1989 et deux autres sont mortes au cours de l'hiver. Apparemment, l'utilisation des ressources a atteint saturation, bien que sur les 12 femelles d'un-an présentes en 1990, seules trois d'entre-elles ne se sont pas dispersées. La dispersion s'est produite malgré l'expression de comportements amicaux 4,5 fois supérieure à celle des comportements agonistiques.
Enfin, la sécheresse de l'été 1991 a provoqué une forte mortalité hivernale et la population en 1992 a décliné jusqu'au niveau 1983. Cet incident souligne l'importance des facteurs aléatoires, tels que les événements climatiques ou de prédation, qui peuvent modifier le processus populationnel influencé par la parenté. Ces changements de population soulève la question de savoir pourquoi autant de femelles d'un-an se dispersent en absence d'agression. Je suggère que les individus estiment leurs possibilités futures de reproduction et décident de rester ou de se disperser. Nous ne connaissons pas les critères utilisés par les marmottes, mais l'abondance et la diversité des contacts visuels et olfactifs entre conspécifiques pourraient être important.

L'hypothèse de la saturation

Il est maintenant possible de considérer la troisième question posée précédemment : Pourquoi les animaux restent-ils dans leur groupe social lorsqu'ils subissent l'inhibition de la reproduction. Je suggère que les animaux choisissent la meilleure alternative possible. En dehors de troubles excessifs dues à la présence humaine ou d'événements tels que la sécheresse, les habitats sont saturés. La saturation est atteinte soit lorsqu'une parcelle locale est totalement occupée (comme *M. vancouverensis* sur les parcelles subalpines) soit lorsque un habitat important est occupé par plusieurs familles (comme *M. marmota* dans les prairies montagneuses ou *M. bobac* dans les prairies steppiques).
Dans le premier cas, la dispersion oblige à se déplacer au travers d'habitats défavorables. Lors des déplacements, la mortalité est élevée du fait de la prédation (Van Vuren & Armitage 1994a) ou de l'incapacité à trouver un site d'hivernage (Van Vuren 1990). Sur les grandes parcelles, un dispersant rencontre d'autres

groupes sociaux et leur hostilité. Éventuellement, il doit aussi se déplacer vers des habitats peu favorables et subir une mortalité précoce.
Donc, la survie est accrue en restant dans le groupe natal. L'augmentation de la survie améliore l'aptitude sélective des générations parentales et des descendants (Armitage 1992). Les marmottes non reproductrices pourraient augmenter leur aptitude sélective indirecte en aidant leurs parents à élever leur fratrie (Arnold 1992). Cependant, la perte de valeur sélective directe en absence de reproduction ne peut être compensée par de faibles gains de valeur sélective indirecte.
Finalement, l'individu doit rechercher les opportunités de se reproduire soit en usurpant la position dominante dans son groupe social soit en se dispersant et en obtenant le statut reproducteur dans un autre groupe.
La dispersion devrait se produire quand la probabilité de succès est supérieure à ce qu'elle serait si la marmotte se dispersait à un âge plus précoce, mais avant que la perte de valeur sélective directe en subissant une inhibition reproductive ne soit supérieure à la probabilité d'échouer à obtenir le droit de résidence dans un autre groupe ou dans un autre habitat. Les choix d'un individus sont donc en compétition avec ceux des autres individus. La plupart d'entre eux échoueront, mais le moment et la nature de leurs choix devraient être ceux qui maximiseront leur valeur sélective.
Qu'est-ce qui détermine la saturation de l'habitat? Je pense que le facteur primaire est la nourriture. Bien que de nombreuses études ont révélé que les marmottes n'utilisent qu'un faible pourcentage de la production primaire (Kilgore & Armitage 1978, Bibikov 1994), l'énergie n'est probablement pas le facteur principal. Le facteur critique est vraisemblablement la disponibilité en azote (White 1993). Les arguments de White sont très convaincants et les patrons des comportements reliés à la parenté, l'inhibition reproductrice et d'autres formes de compétition, de territorialisme, et de dispersion pourraient expliquer l'incapacité du milieu à supporter plus qu'un nombre limité d'individus. La nutrition des populations naturelles de marmottes est presque inconnue ; ce domaine est l'un des plus importants domaines de recherche pour l'avenir.

Libération écologique
La plupart des espèces de marmottes connues ont une structure familiale formée d'un couple d'adultes dominants et reproducteurs et d'adultes subordonnés non reproducteurs. Pourquoi la plupart des espèces Nord-américaines de marmottes ont-elles un système d'appariement polygyne et pourquoi ces groupes n'ont-ils pas d'adultes non reproducteurs? Je pense que la réponse tient dans l'inhibition de la reproduction. *M. flaviventris* et *M. monax*, les deux espèces qui diffèrent le plus du groupe social familial, présentent le pourcentage le plus élevé de femelles reproductrices. Elles échappent à l'inhibition de la reproduction mieux que toutes les autres espèces et il n'existe pas de preuves d'inhibition chez les femelles de deux ans ou plus chez *M. monax,* la solitaire. La valeur sélective globale d'une femelle peut être supérieure si elle produit des descendants (r=0,5) plutôt que d'aider sa parenté à produire des apparentés plus éloignés (r=0,25 ou moins).
Ce changement évolutif est possible si une libération écologique se manifeste. Par libération écologique, j'entends un changement de la disponibilité de l'habitat qui

accroît la probabilité qu'un jeune dispersant puisse trouver un habitat où il peut survivre et, surtout, se reproduire. *M. flaviventris* n'est pas limitée aux par-celles d'habitats locales. Bien que d'importantes populations existent sur de larges habitats favorables, de nombreuses petites parcelles habitées par cette espèce sont dispersées dans la montagne (Svendsen 1974, Armitage 1991). Celles-ci ne peuvent supporter qu'un ou deux adultes, mais le rendement de la reproduction par femelle dans celles-ci ne diffère pas de celui des femelles des colonies (Van Vuren & Armitage 1994b). Près de 70% des femelles de un an survivent à la dispersion (Van Vuren & Armitage 1994a) et la survie lors des hibernations ultérieures ne diffère pas de celle des femelles du même âge qui ne sont pas dispersées. Le plus important, l'inhibition de la reproduction est évitée.
La saison plus longue de croissance de *M. monax* lui permet de devenir sexuellement mature en un an (Armitage 1981). L'importance de son habitat en lisière de forêt fournit les opportunités aux dispersants pour survivre, vivre indépendants et se reproduire. Cependant, une autre facteur pourrait être l'échappement à la nécessité d'une hibernation sociale (Arnold 1990). Si *M. flavientris* et *M. monax* sont plus efficaces physiologiquement ou si les climats qu'elles subissent sont plus doux que ceux d'autres espèces, alors des processus améliorant la valeur sélective individuelle seraient favorisés.
Dans ce cas, la structure de type familial est le plus ancien des systèmes sociaux, celles de *M. flaviventris* et *M. monax* en dérivent. Certains de ces éléments sont encore présents dans les groupes sociaux de *M. flaviventris*, par exemple, les groupes de femelles apparentées, essentiellement les associations mère/fille et l'inhibition de la reproduction. Mais l'évolution, favorisant l'aptitude individuelle, a provoqué la dissolution des couples territoriaux monogames. Ce processus amène la formation de matrilignées avec des mâles territoriaux dont les rôles diffèrent de ceux des groupes familiaux (chez *M. flaviventris*, les mâles adultes se défendent contre les incursions d'autres mâles mais pas contre celles de femelles ; les femelles se défendent contre les femelles intruses mais pas contre les mâles) et enfin amène à la vie individuelle de *M. monax*.

Tableau 1. Systèmes sociaux des marmottes (*Marmota*) / *Table 1. Social systems of marmots (* Marmota)

Social system	Comments	Species	References
Solitary	Male pobably polygynous. Little overlap of female home ranges.	*M. monax*	Meier 1992
Monogamous	Family groups with dominant reproductive pair. Non reproductive adults frequently present. Little home range overlap with neighboring families.	*M. marmota*	Perrin *et al* 1993 Arnold 1990 Mann & Janeau 1988
	Colonies consist of two or more family groups.	*M. baibacina*	Bibikov 1995

	Probably characteristic of all the Eurasian species. Polyandry possible in those species in which two or more adult males are present	*M. menzbieri* *M. bobac* *M. sibirica* *M. broweri (?)*	and references therein Rausch & Rausch 1971
	Most often monogamous.	*M. vancouverensis*	Bryant 1994
Polygynous	An adult male, two adult females, and a litter of yearlings and/or young occasionally some 2-yr-olds.	*M. olympus*	Barash 1973
	An adult male, two or three adult females, two or three 2-yr-olds, yearlings and young.	*M. caligata*	Barash 1974a Holmes 1984a
	Some populations monogamous An adult male associated with one or more matrilines of related females.	*M. flaviventris*	Armitage 1994

Tableau 2. Composition des groupes (%) chez diverses espèces de marmottes
Table 2. Group composition (%) for various species of marmots

Species	Young	Yearling	Young & Yearling	2-yr-old	3 or older	References
M. caudata	46-70 (young, yearling & 2-yr-old)				30-54	Kiziliov & Berendyaev 1978*
M. baibacina						
Mongolia (ave. of 4 yrs)			45	11	44	Bibikov 1995
saturated population	39	10		10	41	
Tien Shan			35	13	52	Bibikov 1967*
M. bobac shaganensis	35	28			38	Shubin 1988*
M. menzbieri	26	29			45	Mashkin 1981*
M. vancouverensis						
natural colony	14	7		29	50	Bryant 1994
M. marmota	28	21		24	28	Perrin *et al*. 1993a

	33	12		12	43	Sala *et al*. 1992
	25	21		14	41	Arnold 1993
M. olympus						
(3-year average)	31	24		13	32	Barash 1973
M. flaviventris						
(32-year average)	37	22			45	Schwartz *et al* . 1994
M. monax	39	61 (yearlings & adults)				Snyder 1962
	48	20	31 (aged 2 or older)			Nuckle & Bergeron 1983

Tableau 3. Fréquence de reproduction chez les femelles de marmottes. * références citées par Bibikov 1995
Table 3. Frequency of reproduction by female marmots. * references cited in Bibikov 1995.

Species	Age of First Reproduction	Percentage of adult females that breed	Reference
M. monax	1	72	Snyder & Christian 1960
M. baibacina	2	22	Chervyakova & Bibikov 1971*, Bibikov 1989*
	2	33	Bibikov 1967*
M. marmota	2	36	Sala *et al*. 1992, Perrin *et al* . 1993a, Mann *et al*. 1993
M. vancouverensis	3	53	Bryant 1994
M. olympus	3	41	Barash 1973
M. caligata	3	43	Barash 1989
M. flaviventris	2	52	Armitage 1991

Tableau 4. Inhibition de la reproduction / ***Table 4. Evidence for reproductive suppression***

Gray marmot (*M. baibacina*)	
3% of 2-yr-old, 20% of 3-yr-old, 45% of 4-yr-old, and up to 70% of older females breed	Chervyakova & Bibikov 1971*
3% of 2-yr-old, 18% of 3-yr-old, 39% of 4-yr-old, and 54% of aged 5 or older breed	Bibikov 1967*
reduced proportion of breeding females with increased population density, 75% at low to 47% at high	Pole 1992
increased breeding in 2-yr-old animals in reduced population Pole &	Bibikov 1991*
decreased litter size with increased density	Mikhailyuta 1983*
Red marmot (*M. caudata*)	
none of 47 animals under age 3 bred	Bibikov 1995
Steppe marmot (*M. bobak*)	
proportion of breeding females and litter size decline at high density, about 25% of 2-yr-old animals breed at low density	Bibikov 1991*
Alpine marmot (*M. marmota*)	
non breeding subadults	Mann & Janeau 1988
non breeding subordinate adults	Arnold 1990
Vancouver marmot (*M. vancouverensis*)	
most females do not breed until age 4 or older (x = 4.38 yrs)	Bryant 1994
Hoary marmot (*M. caligata*)	
reproductive skipping when co-resident breeds, subordinate females produce half as many young as dominant females Wasser &	Barash 1983
Yellow-bellied marmot (*M. flaviventris*)	
lowered reproduction in 2-yr-old females when adult females, including their mothers, are present	Armitage 1989
weaning succes lower in females living in proximity to other adult females than in those living solitarily, reduced litter production in larger harems	Armitage 1986a
Woodchuck (*M. monax*)	
more yearling females breed at low population density	Snyder 1962

Figure 1. Courbes de survie pour trois espèces de marmottes. *M. flaviventris* modifié de Schwartz *et al*. 1994 ; *M. olympus* modifié de Barash 1973 ; *M. vancouverensis* modifié de Bryant 1994. *Survivorship curves for three species of marmots*. M. flaviventris *modified from Schwartz* et al. *1994 ;* M. olympus *modified from Barash 1973 ;* M. vancouverensis *modified from Bryant 1994*.

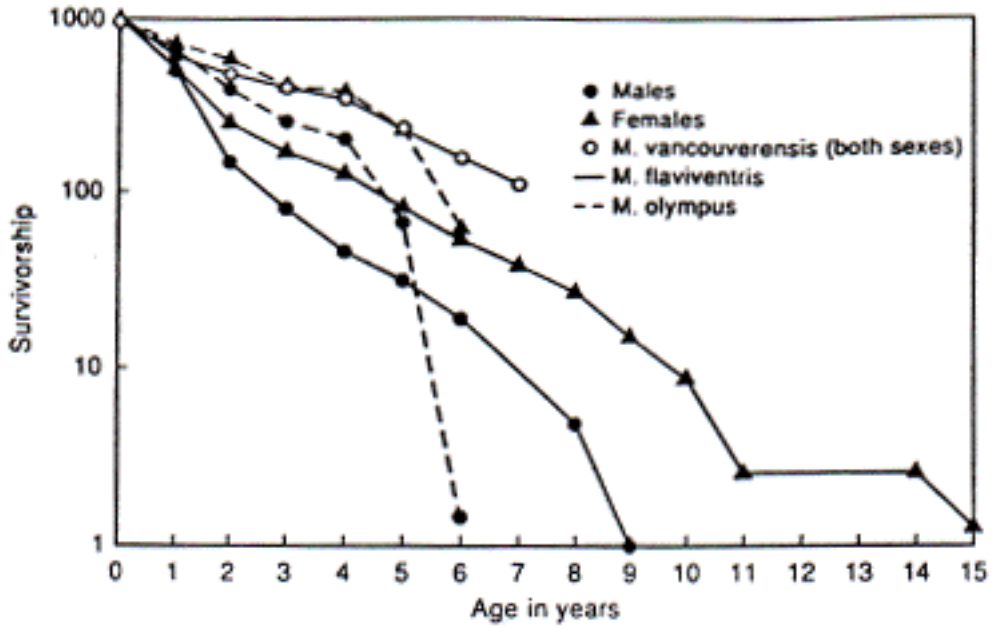


Figure 2. Recrutement et comportement social dans une population de marmottes à ventre jaune.
Recruitment and social behavior in a population of yellow-bellied marmots.

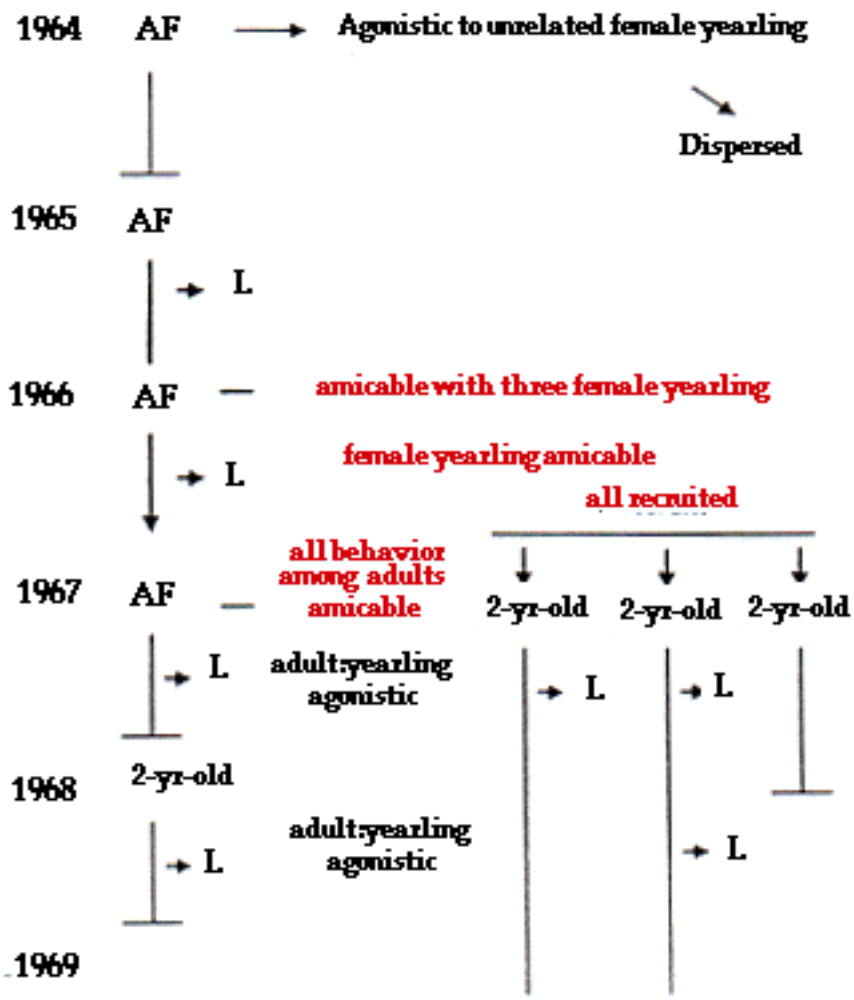
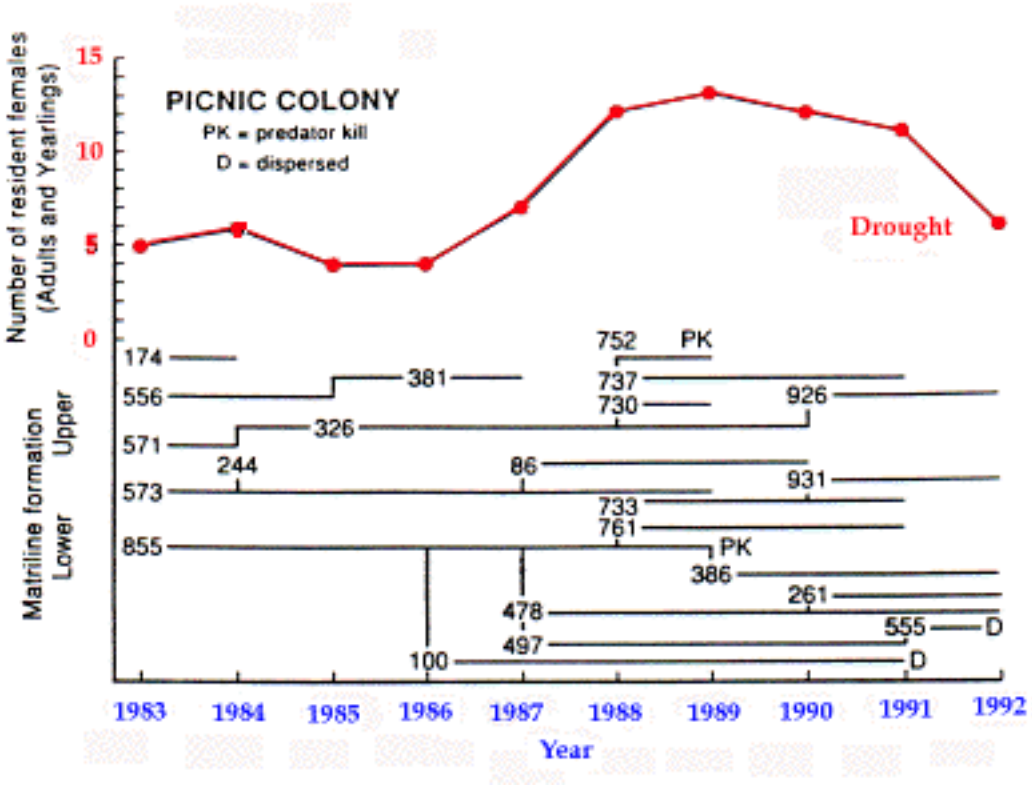


Figure 3. Recrutement et dynamique de population dans une colonie de marmottes à ventre jaune.
Recruitment and population dynamics in a colony of yellow-bellied marmots.



Introduction

Only a minority of animal species live in groups. The relative rarity of group living has posed special problems because the potential costs of group living seem to overwhelm benefits. Costs include competition for resources, attractiveness to predators, the increased likelihood of disease and parasite transmission, cuckoldry and mis-directed parental care, and loss of reproductive opportunities. Probable benefits are predator defense and the exploitation of resources, especially when resources are clumped (Alexander 1974). Group formation can occur only when benefits to the individual exceed costs.

The first major explanation for group living and for associated social behavior was provided by Wynne-Edwards (1962). In essence, social behavior acted as a cue to population density and enabled some individuals to forego reproduction for the welfare of the group. Thus, this altruistic behavior prevented animal popu-lations from over-exploiting resources, especially food, which could lead to a population crash and local extinc-tion. However, this altruism model required group selection, a fallacy fully exposed by Williams (1966).

The argument that groups can arise because individuals increase their fitness by living in groups was enhanced by the development of the concept of inclu-sive fitness and kin selection (Hamilton 1964). Because individuals gain fitness by sharing genes both with des-cendents (direct fitness) and with non-descendent relatives (indirect fitness), groups are more likely to occur if they consist of kin.

Although an individual may fail to reproduce, it could gain inclusive fitness by assis-ting kin. This system requires that the benefits gained from assisting kin exceed the costs of foregoing repro-duction. Foregoing reproduction and losing direct fit-ness is possible if the individual must leave the group and the probability of dying is much greater than the likelihood of finding a place to live and reproducing. Although the kin selection model offers a genetic explanation for the formation of societies, it states nothing about the process of group formation and how group members interact; i.e., to what degree do group mem-bers cooperate or compete. Furthermore, the inclusive fitness model does not describe the relative importance of direct vs indirect fitness. It is important to know the quantitative contributions of direct (individual fitness) and indirect (kin selection) fitness in order to distin-guish among various pathways of social evolution.

A model emphasizing the evolutionary process was proposed by Armitage (1981). This model is best described as a life-history model. In brief, social groups in ground-dwelling sciurids form when young cannot reach reproductive maturity in their initial growing season. Thus, social groups form by the retention of off-spring in their natal home range for one or more addi-tional seasons of growth. This model implies that mar-mot societies form as a consequence of parental invest-ment in offspring beyond the period of lactation. In genetic terms, the life history model is a direct fitness model. Finally, I wish to develop the view that marmot societies are characterized by both cooperation and competition. Competition occurs because the resources available to a group of marmots are limited. Competition probably includes sequestering resources for future reproductive success rather than for immediate use. 'The major expression of competition is likely to be reproductive suppression of subordinates by dominants (Armitage 1992). Cooperation includes defense against predators and incursions by conspecifics (Armitage 1986a).

Social systems of marmots

Four social systems may be recognized (Tab. 1). Only *M. monax* lives solitarily. The males are probably polygynous and a male home range may overlap that of several females. There is little or no overlap among female home ranges. Most species of marmots live in family groups. Probably all Eurasian species have this social system. The family group consists of a dominant reproductive pair. Non-reproductive adults are frequently present. Some authors report sub-adults whereas others restrict the use of sub-adults to young and yearlings. This issue needs to be clarified. There is evidence (to be discussed later) that animals aged two or three or older are mature but not reproductive. The number of young or yearlings present is variable. Family groups are territorial and there is little overlap of home ranges between neighboring groups. Colonies consist of two or more families, but where habitat is limited, a family group may also be called a colony; e.g., *M. vancouverensis*.

There are two types of polygynous groups. The first group consists of species in which females breed biennially. *M. olympus* and *M. caligata* are very similar in their social structure (Tab. 1). In general there is an adult male, two adult females that typically breed in alternate years, a litter of young or yearlings, and some non-reproductive two-year-olds. In some localities, *M. caligata*is monogamous.

The second group consists of *M. flaviventris* in which adult females form kin groups that persist through time as matrilines. An adult male forms a harem by defending a territory that includes one or more matrilines. Because females first reproduce at age two, there are no non-reproductive age classes among adults.

The social systems of marmots produce characteristic patterns of group composition (Tab. 2). Because age composition is reported as percent, obviously a high percentage in one age-class will produce a low percentage in another age-class somewhat independent of absolute numbers. For example, two species could have the same litter size and produce the same number of litters per year, but if one of the species retained non-breeding adults in the population and the other didn't, the species with non-breeding adults would have a lower percentage of young in the family. Despite this caveat, there are some interesting patterns in group composition. Those species forming monogamous family groups (*M. caudata, M. baibacina, M. bobac, M. menzbieri, M. marmota, M. vancouverensis*) have a high percentage of the social group aged three or older. There is some variation within a species; e.g., *M. marmota* (Tab. 2), which probably results from variation among family groups over a short time period. By contrast, the polygynous, matriline-forming *M. flaviventris* has the smallest percentage of animals in the age three or older class of all the species. The polygynous two-female *M. olympus* is intermediate. There is less variation among species in the percentage of the social group that is young, but there is a trend for the monogamous family groups to have a lower percentage of young than the polygynous groups.

The solitary *M. monax* has the highest pro-portion of young and hence a relatively small proportion of the population is age two or older. Unfortunate-ly, there is no study that presents an age distribution for woodchuck adults.

The differences in the proportion of young in marmot populations seems to be a consequence of the frequency of breeding by adult females. The percentage of adult females that breed varies from 22% in some populations of *M. baibacina* to 72% in *M. monax* (Tab. 3). The frequency of breeding is not associated with age of first reproduction. I used for the age of first repro-duction the youngest age reported for that species. However, it should be kept in mind that most members of that age group may not reproduce. *M. monax*, with the highest percentage of young in the population, also has the highest percentage of females that breed. Those species that form family groups that tend to have a low percentage of young also have a low percentage of breeding females. The one exception is *M. vancouverensis* (Tab. 3); however, data for this species are scanty and these figures doubtlessly will undergo revision. The biennial breeding *M. olympus* and *M. caligata* are characterized by intermediate levels of female breeding and percentage of young in the population. The matriline-forming *M. flaviventris* has a high percentage of breeding females and a high percen-tage of young in the population. Note that the data for *M. flaviventris* represent a 32-year average; there is considerable variation from year to year. Most of the data in Tables 2 and 3 are based on small sample sizes over a few years. We clearly need long-term demogra-phic data for known-aged individuals for all species of marmots. I

suggest that the trends outlined here will persist, but the specific values doubtless will change and some species may have some surprises for us.

Social systems and survivorship

Survivorship curves for species of marmots are scanty because of a lack of long-term studies in which known-aged individuals are followed from birth until death. The three curves that I found suggest that survivorship may be related to the social system (Fig. l). The curve for *M. vancouverensis* is preliminary and both sexes are included. The curve for *M. olympus* is incomplete and is not reliable beyond age five. Neither curve adequately accounts for the survivorship of dispersers. The curve for *M. flaviventris* is based on 32 years of data and includes considerable data from radio-tracking dispersers (Van Vuren 1990).

Two trends are evident. First, for both *M. flaviventris* and *M. olympus*, survivorship of females is greater than that of males. Especially for *M. flaviventris*, from age one through nine, male mortality is greater than female mortality. No male has lived beyond age nine (Schwartz *et al* 1994). Part of the difference in survivorship can be attributed to the higher incidence of dispersal in male than in female yellow-bellied marmots coupled with higher mortality of dispersers than of residents (Van Vuren & Armitage 1994a). A similar trend may exist for *M. olympus*, but the data are too scanty to be certain. The major difference in male-female survivorship for *M. flaviventris* is associated with polygyny. In fact, the higher mortality of males imposes polygyny on the mating system unless the surplus females form a sub-population of non-breeders. The formation of matrilines on favorable habitat provides the potential for every adult female to breed and allows the males to defend a harem of females. Thus, male competition forces juvenile males to disperse which in turn increases male mortality and enhances the possibility of polygyny. In effect, the mating system and demography reinforce one another.

A second trend is that the monogamous *M. vancouverensis* and bigamous *M. olympus* have greater survivorship at all ages then the polygynous *M. flaviventris*. This difference may be related to the age of dispersal. *M. flaviventris* disperses as yearlings; *M. olympus,* as two-year-olds; and *M. vancouverensis*, probably at age two. Delayed dispersal can be expected to increase the survivorship of young adults and sub-adults that remain in the family group where mortality should be much less than that of dispersing animals. Delayed dispersal, in general, characterizes species classified as forming monogamous family groups (e.g., *M. marmota*, Arnold 1990).

Reproductive suppression

The scanty information from survivorship curves suggests that for most species of marmots a large number of reproductive-aged females are present. But for nearly all species, half or much less than half breed in any year. Why then, does such a small proportion of females (except for the solitary *M. monax*) breed?

Three reasons come to mind. The first is physiological. The short active season that charact-erizes many marmot species may not permit a female to reproduce and obtain sufficient fat to both hibernate and reproduce the following year. This physiological interpretation is supported by biennial breeding in *M. olympus*

(Barash 1973) and *M. caligata* (Barash 1989) and by the failure of any adult female in a high altitude population of *M. flaviventris* to breed two years in succession (Johns & Armitage 1979). The second reason is developmental. Yearling *M. flaviventris* do not breed under any situation. Likewise, two-year-old *M. olympus* and *M. caligata* are reproductively immature. Possibly two-year-old *M. caudata, M. vancouverensis,* and *M. marmota* are reproductively immature. The third reason is reproductive suppression. There is wide-spread evidence that older and/or dominant females suppress reproduction in younger and/or subordinate animals. Most of the evidence is demographic (Tab. 4). For *M. baibacina*, the percentage of females of an age-class that breed increases with age. When populations are reduced, breeding increases in two-year-old ani-mals. When population density increases, the propor-tion of breeding females decreases (Tab. 4). Further-more, litter size decreases with increased density, which suggests partial reproductive suppression.

No female *M. caudata* under age three bred. However, this condition could be developmental rather than reproductive suppression. Both the proportion of females breeding and litter size decline in high density *M. bobac* populations and a large proportion of two-year-old animals breed at low density. The breeding by two-year-old *M. baibacina* and *M. bobac,* although at a low proportion, suggests that this age group is repro-ductively mature. But another possibility is that repro-ductive suppression acts by delaying maturity and that only a few individuals escape imposed, delayed matura-tion. Both *M. marmota* and *M. vancouverensis* families have non-breeding subordinate adults (Tab. 4).

In the biennial breeding *M. caligata*, a female skips an additional year when her co-resident breeds. Furthermore, subordinate females produce half as many young as dominant females. For *M. flaviventris*, proximity to other adults reduces reproduction (Tab. 4). Finally, a greater proportion of yearling *M. monax* breed at lower population densities.

To summarize, available data indicate that adult females of all social systems suppress reproduction of younger, subordinate animals. Thus, reproductive suppression is a cost of living in a marmot social group and is a form of competition among females for reproductive success. The universality of reproductive suppression raises three questions. One, is reproductive suppression mediated through social behavior? Two, does reproductive suppression involve kin? Third, why do females remain in the social group and submit to reproductive suppression?

Social behavior and kinship

In general, monogamous family groups are characterized by a lack of agonistic behavior, which occurs mainly when family units are disrupted (Bibikov 1995). In *M. menzbieri,* greetings and groomings predominate within the family group and agonistic behavior is directed toward intruders at the edge of the family range (Mashkin 1983, cited in Bibikov 1995). In the Kazakhstan bobac (*M. bobac*), 87% of the social contacts were greetings and groomings, agonistic contacts occurred at the boundaries of family territories between adult resident males (Shubin 1988, cited in Bibikov 1995). Among *M. marmota*, agonistic behavior

was much less frequent than cohesive behavior and mostly involved unfamiliar adult males. Agonistic behavior was more likely to occur between members of different groups (Perrin *et al*. 1993b).

The role of kinship has been explored primarily in North American marmots. In general, burrow-mates are more highly related than a random sample of the population. Burrow-mates in *M. olympus* are most likely to be mother:young, young sibs, or yearling sibs and average r = 0.41 (Barash 1989). The *M. caligata* burrow-mates are related by 0.39. For *M. flaviventris*, most burrow-mates are related by 0.5 (Armitage & Johns 1982).

Among two-year-old *M. caligata,* amicable behavior is high and agonistic behavior is low when r = 0.5. Greetings are much higher than chases, but agonistic behavior is higher among half-sibs and unrelated animals than among full and 3/8 sibs. Social inter-actions among half-sibs do not differ from those among unrelated animals (Barash 1989: 207). Among adults, greetings are much higher than chases and are highest among full sibs. Although greetings are lowest for un-related individuals, there is little variation among animals of 0.375, 0.25, or no relatedness. Chases are lowest for full sibs and highest for unrelated marmots, but there is little difference among animals related by < 0.5. For full-sibs, greetings among females decline in the sequence young: yearling: two-year-old: adult; chases increase, especially from two-year-olds to adults (Barash 1989: 215). Mother:offspring relationships also become less cohesive and more agonistic as offspring age from young to two-year-olds.

The social interactions in the solitary *M. monax* are rare and primarily agonistic (Meier 1992). Young may fight and be chased by adults (Anthony 1962). Aggressiveness in mother:infant relations increases over time and seems to induce dispersal of the young (Barash 1974b).

Social relations among *M. flaviventris* are complexly related to kinship as two examples will demonstrate. At Picnic Colony in 1975 behavior among female yearlings was more amicable than expected; the yearlings were littermate sisters (r = 0.5). Social inter-actions among adult females were also more amicable than expected; the females were four-year-old littermate sisters. However, social behavior between the yearlings and adult females was more agonistic than expected; the yearlings and adults belonged to different matrilines (Armitage & Johns 1982). However, in 1977, yearling and adult females interacted more amicably than expected whereas the adult females behaved more agonistically than expected. The yearling female interacted only with her mother (r = 0.5) whereas the adult females belonged to different matrilines (r = 0.125). In general, for animals related by 0.5, amicable behavior greatly exceeds agonistic; the reverse is true for animals related by < 0.5.

However, social dynamics among kin can change as population density increases, as the following example from a colonization process illustrates (Armitage 1973). In 1964, at Bench Colony, a resident adult female was agonistic to unrelated female yearlings. All the yearlings dispersed and the adult died over winter (Fig. 2). In 1965, a three-year-old female moved in from nearby River Colony and produced a litter with three daughters. All social behavior was agonistic and involved two males, one of whom was driven off. The following year was

characterized by amicable behavior among the yearling females (r = 0.5) and between the adult female and the yearlings (r = 0.5); as a consequence, the three yearlings were recruited into the population. In 1967, the behavior among the four adult females was amicable (r = 0.5 for the entire group as it consisted of the mother and her littermate daughters). However, agonistic behavior characterized relationships between the adults and yearlings. Three-fourths of the agonism was directed towards the male yearlings and two-thirds of that involved the adult male. There was no amicable beha-vior between the two-year-old adult females, two of whom had litters, and their non-littermate yearling sisters (r between the two-year-old females and the yearling females was either 0.25 or 0.5 as the two groups could have had the same or a different father). The lack of amicable behavior with the yearlings resulted in no recruitment. The colonizing adult female and one of the two-year-old females died over winter and a two-year-old female, one of the yearlings in 1967, become resident in a burrow area about 30 m from the burrow area used by the two three-year-old females. Behavior between the two three-year-old females was amicable; the two-year-old female avoided the three-year-old females. In effect, two matrilines were present. The behavior between the adults and yearlings was primarily agonistic despite close kinship. Half of the agonistic interactions were between the adult male and yearling males. All yearlings dispersed. Apparently the habitat was saturated and a lack of cohesive behaviors between adults and yearlings produced a lack of recruitment, even of close kin.

The lack of agonistic behavior in the monogamous family groups, the high rates of amicable and low rates of agonistic behavior in the biennial-breeding polygynous marmots, and the amicable behavior among related members of a matriline associated with repro-ductive failure (1967, 1968, Fig. 2) indicate that reproductive suppression is not necessarily induced by agonistic behavior and that reproductive suppression does involve kin (see also Armitage 1986a).

Behavior, Kinship and population dynamics

Both social behavior and kinship affect population dynamics. Reproduction exceeds the capacity of the environment to support all individuals; therefore, some animals must disperse. In general, there is no simple relationship between social behavior and dispersal. In *M. marmota*, dispersal of two-year-old males may have been related to aggression by the unrelated adult male (Perrin *et al.* 1993b). Two-year-old *M. caligata* are more likely to disperse if they are residing with aggres-sive females than if residing with non-aggressive females (Barash 1989: 293). Dispersal is also correlated with the presence of young of the year. Increased size of a *M. olympus* population results in heightened levels of social interactions/individual, which corresponds with dispersal of two-year-olds from such colonies (Barash 1989:285). Dispersal is more likely when there is a high number of yearlings.

In *M. flaviventris*, all yearling males disperse (Armitage 1991). However, the time at which yearling males emigrate is influenced by social and physiological factors. Yearling males remain longer at their natal site when rates of amicable behavior are high or when June body mass is low (Downhower & Armitage

1981). Female yearlings disperse earlier when rates of aggression are high and remain longer when rates of amicable behavior are high. Dispersal of females is unrelated to the density of either yearling or adult females.

That dispersal of yearlings may be affected by the presence of adults was demonstrated by removing all adults in a colony (Brody & Armitage 1985). None of six yearling females dispersed whereas in the previous 17 years in that colony only five of 16 female yearlings failed to disperse. Animals that do not disperse are recruited into their natal population Recruitment is more likely if kin, especially kin related by 0.5, are present or if there is unoccupied space where yearlings can escape harassment by adult females (Armitage 1984, 1986b). Recruitment leads to population increase. As the population increases, average home range area of residents does not increase, but overlap of home ranges is directly correlated with population density (Armitage 1975). Recruitment of female yearlings is more likely when the amicable/agonistic ratio is high and when adult females are generally amicable with all other females, including adult female kin (Armitage 1986b).

Not all female adults are successful recruiters. Lifetime success in recruiting daughters is significantly correlated with behavioral phenotype. Females scoring as sociable under mirror-image stimulation recruit more daughters and have a greater number of two-year-old resident daughters than females scoring as avoiders or non-sociable "approach" females (Armitage 1986b). Recruitment is kin-related; the retention of daughters leads to the formation of matrilines (Armitage 1984).

Immigration into *M. flaviventris* colonies occurs much less often than recruitment (Armitage 1984, 1988). Usually immigration occurs when space becomes available due to mortality of residents. Similarly, immigration into *M. bobac* families is more likely to occur in disrupted family groups (Shubin 1988, cited in Bibikov 1995).

The interrelationships of social behavior, kinship, immigration, recruitment, and population dynamics can be illustrated by examining a 10-year period at Picnic Colony inhabited by *M. flaviventris* (Fig. 3). In 1983, two matrilines were present, one at Upper Picnic consisting of three related females (mother, her daughter, and her niece). At Lower Picnic 573 was the sole survivor of a matriline. The other matriline of two females died out over winter. The vacant space was occupied by immigrant 855. For the next three years there were minor changes in the population density as the few females that were recruited were balanced by mortality. From 1987 through 1989, nine additional females were recruited, more than half in the matriline initiated by 855. Recruitment resulted in more than doubling the resident female population in just three years. Agonistic behavior was intense between matri-lines (Armitage 1992). Within matrilines, agonistic behavior was rare; amicable behavior predominated. The three females recruited in 1990 essentially compen-sated for mortality. Two females were killed by preda-tors in late 1989 and two others died over winter. Apparently resource use reached saturation; although there were 12 female yearlings in 1990, all but three dispersed. Dispersal occurred despite amicable beha-vior among females occurring 4.5 times more often than agonistic behavior.

Finally, drought during the summer of 199l resulted in heavy over winter mortality and the population in 1992 declined to the level of 1983. This incident emphasizes that chance factors, such as weather events or predators, can modify the population processes mediated by kinship.

This account of population changes raises the question of why did so many female yearlings disperse in the absence of aggression. I suggest that individuals assess their future opportunities for reproduction and decide to remain or disperse. We do not know the cues they use, but the abundance and diversity of visual and/or olfactory contacts with conspecifies could be important.

The saturation hypothesis

It is now appropriate to consider the third question raised earlier: why do animals remain in their social group when they undergo reproductive sup-pression. I suggest that animals are choosing the best alternative available to them. Except when there is a severe disturbance from human activity or events such as droughts, marmot habitats are saturated. Saturation occurs either when a local patch is fully occupied (e.g., *M. vancouverensis* on subalpine patches) or when a large habitat patch is occupied by several families (e.g., *M. marmota* in mountain meadows or *M. bobac* in steppe meadows). In the first instance, dispersal leads to movement through unsuitable habitats. During movement, mortality is high because of predation (Van Vuren & Armitage 1994a) or because of failure to find a hibernaculum (Van Vuren 1990). On a large habitat patch, a disperser encounters other social groups where it is met with hostility. Eventually it too must move into unsuitable habitat and suffer early mortality.

Therefore, survival is enhanced by remaining in the natal group. Increased survivorship enhances the fitness of both the parental and offspring generations (Armitage 1992). The nonreproductive marmot may gain some indirect fitness by assisting its parents to rear siblings (Arnold 1992). However, the loss of direct fitness by not reproducing cannot be compensated by small gains in indirect fitness. Eventually the individual must seek opportunities to reproduce either by usurping the dominant position in its social group or by disper-sing and gaining reproductive competence in another group. Dispersal should occur when the probability of success is higher than it would be if the marmot dispersed at an earlier age but before the loss of direct fitness by undergoing further reproductive suppression is greater than the probability of failing to gain residency in another group or in another habitat patch. It should be kept in mind that an individual's choices compete with choices made by other individuals. Most individuals will fail, but the timing and nature of their choices should be those that will maximize fitness.

What determines habitat saturation? I suggest that the primary factor is nutritious food. Although several studies revealed that marmots use only a small percentage of the primary production (Kilgore & Armitage 1978, Bibikov 1995), energy probably is not the critical factor. Rather the critical factor is likely to be the availability of nitrogen (White 1993). White's arguments are very persuasive and the patterns of kin-related behaviors, reproductive suppression and other forms of competition, territoriality, and dispersal may ultimately be explained by the

inadequacy of the environment to support more than a limited number of individuals. Nutrition of natural populations of marmots is almost unknown; I think that this area is one of the most important areas for future investigations.

Ecological release

Most recognized species of marmots have a family social structure with a dominant breeding pair and subordinate non-breeding adults. Why do most species of North American marmots have a polygynous mating system and why do these groups not have subordinate non-breeding adults? I believe the answer lies in repro-ductive suppression. *M. flaviventris* and *M. monax,* the two species that differ most from the family social group, have the highest percentage of breeding females. These two species escape from reproductive suppres-sion to a greater degree than other species and there is no evidence of reproductive suppression among females aged two or older in the solitarily living *M. monax*. A female's inclusive fitness can be much greater if she can produce descendents (r = 0.5) rather than assist kin to produce distantly-related kin (r = 0.25 or less). In the same sense that females in family groups should either disperse or achieve dominance in order to increase direct fitness, the evolution of social systems should follow a trajectory that allows individuals to attempt to maximize their inclusive fitness by increasing the direct fitness components.

This evolutionary change is possible if ecological release occurs. By ecological release I mean a change in habitat availability that increases the likelihood that a young disperser can find a habitat patch where it can survive and, most importantly, reproduce. *M. flaviventris* is not restricted to localized habitat patches. Although larger populations occur on large clumps of favorable habitat, many small habitat patches are scattered throughout the montane area inhabited by this species (Svendsen 1974, Armitage 1991). These patches may support only one or two adults, but reproductive output per female in these patches does not differ from that of colony females (Van Vuren & Armitage 1994b). About 70% of the yearling females survive dispersal (Van Vuren & Armitage 1994a) and survival in the subsequent hibernation does not differ from that of non-dispersing yearling females. Most importantly, reproductive suppression is avoided.

The longer growing season of *M. monax* enables it to become reproductively mature in one year (Armitage 1981). The extensive forest-edge habitat provides opportunities for dispersers to survive and to live independently and to reproduce. However, another important factor may be the release from the necessity of sexual hibernation (Arnold 1990). If *M. flaviventris* and *M. monax* are more efficient physiologically or if the climates they inhabit are milder than those of other marmot species then processes emphasizing individual fitness would be enhanced.

In this scenario, the family social structure is the more ancient and the social systems of *M. flaviventris* and *M. monax* are derived from the family system. Some elements of the family system are still present in *M. flaviventris* social groups; e.g., female kin groups, primarily mother:daughter associations, and repro-ductive suppression. But evolution favoring individual fitness has resulted in the dissolution of the territorial monogamous pair. This process produced

matrilines with territorial males whose roles differ from those of family groups (in *M. flaviventris*, adult males defend against male incursions, but not against female incursions; females defend against female intruders, but not against males) and ultimately led to individual existence in *M. monax*.

Bibliographie / References

Alexander R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.,* 5: 325-383.

Anthony M. 1962. Activity and behavior of the woodchuck in southern Illinois. *Occas. Papers Adams Ctr. Ecol. Studies,* 6: 1-25.

Armitage K. B. 1973. Population changes and social behavior following colonization by the yellow-bellied marmot. *J. Mamm.,* 54: 842-854.

Armitage K. B. 1975. Social behavior and population dynamics of marmots. *Oikos,* 26: 34 l-354.

Armitage K. B. 198l. Sociality as a life history tactic of ground squirrels. *Oecologia ,* 48: 36-49.

Armitage K. B. 1984. Recruitment in yellow-bellied marmot populations: kinship, philopatry, and individual variability. In *Biology of Ground-Dwelling Squirrels ,* J. O. Murie & G. R.Michener, eds., Univ. Nebraska Press, Lincoln: 377-403

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

Armitage K. B. 1986b. Individuality, social behavior, and reproductive success in yellow-bellied marmots. *Ecology,* 67: 1186-1193.

Armitage, K. B. 1988. Resources and social organization of ground-dwelling squirrels. In *The Ecology of social Behavior ,* C. N. SIobodchikoff, ed., Academic Press, NY.: 131-155

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

Armitag, K. B. 199l. Social and population dynamics of yellow-bellied marmots: results from long-term research. *Annu. Rev. Ecol. Syst. ,* 22: 379-407.

Armitage K. B. 1992. Social organization and fitness strategies of marmots. *Proc. lst Int. Symp. on Alpine Marmot,* Bassano B., Durio P., Gallo Orsi U., Macchi E., eds.: 89-94.

Armitage K. B. & D. W. Johns 1982. Kinship, reproductive strategies and social dynamics of yellow-bellied marmots. *Behav. Ecol. Sociobiol .,* 11: 55-63.

Arnold W. 1990. The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. *Behav. Ecol. Sociobiol .,* 27: 239-246.

Arnold W. 1992. Social evolution and obligatory group hibernation in marmots. *Proc. lst Int. Symp. on Alpine Marmot ,* Bassano B., Durio P., Gallo Orsi U., Macchi E., eds.: 4l-52.

Arnold W. 1993. Social evolution in marmots and the adaptive value of joint

hibernation. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* , 86: 79-93.
Barash D. P. 1973. The social biology of the Olympic marmot. *An. Behav. Monogr .*, 6: 171-245.
Barash D. P. 1974a. The social behaviour of the hoary marmot (*Marmota caligata). Anim. Behav .*, 221: 256-261.
Barash D. P. 1974b. Mother-infant relations in captive woodchucks (*Marmota monax). Anim. Behav.*, 22: 446-448.
Barash D. P. 1989. *Marmots Social Behavior and Ecology* . Stanford Univ. Press, Stanford, CA.
Bibikov D. 1995. *Marmots of the World* .
Brody A. K. & K. B. Armitage 1985. The effects of adult removal on dispersal of yearling yellow-bellied marmots. *Can. J. Zool.* , 63: 2560-2564.
Bryant A. A. 1994. Notes on the Vancouver Island marmot (*Marmota vancouverensis). Vancouver Island Marmot Recovery Project Review Paper,* No. 3: l-25, Unpublished.
Downhower J. F. & K. B. Armitage 198l. Dispersal of yearling yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris). Anim. Behav .*, 291: 1064-1069.
Hamilton W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *J. Theoret. Biol.,* 7: 1-52.
Holmes W. G. 1984. The ecological basis of monogamy in Alaskan hoary marmots. In *Biology of Ground-Dwelling Squirrels,* J. O. Murie & G. R. Michener, eds., Univ. Nebraska Press, Lincoln: .250-274
Johns D. W. & K. B. Armitage 1979. Behavioral ecology of alpine yellow-bellied marmots. *Behav. Ecol. Sociobiol .*, 5: 133-157.
Kilgore D. L. Jr. & K. B. Armitage 1978. Energetics of yellow-bellied marmot populations. *Ecology* , 59: 78-88.
Mann C. S. & G. Janeau 1988. Occupation de l'espace, structure sociale, et dynamique d'une population de marmottes des Alpes (*Marmota marmota* L.). *Gibier Faune Sauvage,* 5: 427-445.
Mann C. S., E. Macchi & G. Janeau 1993. Alpine marmot (*Marmota marmota* L.). *Ibex, J. M. E.,* 1: 17-30.
Meier P. T. 1992. Social organization of woodchucks (*Marmota monax*). *Behav. Ecol. Sociobiol .*, 31: 393-400.
Nuckle J. R. & J.-M. Bergeron 1983. Choix d'une méthode d'estimation de densité de population de la marmotte commune (*Marmota monax*). *Can. J. Zool.* , 61: 2476-2481.
Perrin C., J. Coulon & M. Le Berre 1993a. Social behavior of alpine marmots (*Marmota marmota*): seasonal, group and individual variability. *Can. J. Zool .*, 71: 1945-1953.
Perrin C., D. Allaine & M. Le Berre 1993b. Socio-spatial organization and activity distribution of the alpine marmot *Marmota marmota :* preliminary results. *Ethology* , 93: 21-30.
Pole S. B. 1992. Dynamics of the grey marmot population structure and size and the mechanisms of their restoration in the Tien-Shan natural plague focus. *Proc. lst Int. Symp. on Alpine Marmot* , Bassano B., Durio P., Gallo Orsi U., Macchi E., eds: 129-133.

Rausch R. L. & V. R. Rausch 197l. The somatic chromosomes of some North American marmots (Sciuridae), with remarks on the relationships of *Marmota broweri* Hall and Gilmore. *Mammalia* , 35: 85-101.
Sala L., C. Sola A. Spampanato & P. Tongiorgi 1992. The marmot population of the Tuscan-Emilian Apennine Ridge. *Proc. lst Int. Symp. on Alpine Marmot* , Bassano B., Durio P., Gallo Orsi U., Macchi E., eds.: 143-149.
Schwartz O. A., K. B. Armitage & D. Van Vuren 1994. A 32-year demography of a yellow-bellied marmot population. *Ibex J.M.E,* 2:43..
Snyder R. L. 1962. Reproductive performance of a population of woodchucks after a change in sex ratio. *Ecology,* 43: 506-515.
Snyder R. L. & J. J. Christian 1960. Reproductive cycle and litter size of the woodchuck. *Ecology* , 41: 647-656.
Svendsen G. E. 1974. Behavioral and environmental factors in the spatial distribution and population dynamics of a yellow-bellied marmot population. *Ecology* , 55: 760-771 .
Van Vuren D. 1990. *Dispersal of yellow-bellied marmots*. Ph.D. dissertation, Univ. Kansas, Lawrence.
Van Vuren D. & K. B. Armitage 1994a. Survival of dispersing and philopatric yellow-bellied marmots: what is the cost of dispersal? *Oikos* , 69: 179-18l.
Van Vuren D. & K. B. Armitage 1994b. Reproductive success of colonial and noncolonial female yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris). J. Mamm .,* 75: 950-955.
Wasser A. K. & D. P. Barash 1983. Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. *Q. Rev. Biol.* , 58: 513-538.
White T. C. R. 1993. *The Inadequate Environment*. Springer-Verlag, Berlin.
Williams G. E. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
Wynne-Edwards V. C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour* . OIiver & Boyd, Edinburgh.