
GROSSE SOURIS OU PETITE BALEINE ?
VARIATIONS DES TAUX DE SURVIE CHEZ LA MARMOTTE ALPINE.

FARAND Étienne & ALLAINÉ Dominique

Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude, UMR CNRS 5553,
Université Claude Bernard Lyon 1, 69622 Villeurbanne Cédex

Résumé : Nous avons analysé les taux de survies annuels dans une population de marmottes alpines (Réserve de La Sassièrre, Savoie) en utilisant les modèles de capture-recapture. Les facteurs testés étaient le sexe, l'âge et l'année. Les taux de survie ne variaient pas en fonction du sexe, comme attendu puisque l'espèce est monogame et le dimorphisme sexuel très limité. Ils variaient en fonction de deux classes d'âge (0 à 1 an ; plus de 1 an), et de l'année. Les variations annuelles étaient importantes chez les animaux de plus de 1 an (taux de survie de 0,51 à 0,92), et elles étaient structurées par 2 variables météorologiques (sur 5 testées) : le nombre de jour de gel en automne, et l'enneigement printanier. Pour la classe d'âge 0 à 1 an, les variations annuelles étaient moins importantes, et non significative du point de vue statistique. Les résultats sont en partie attendus (absence d'effet du sexe, survie juvénile différente de la survie adulte, rôle de l'enneigement printanier), en partie inattendus (importance des conditions à l'entrée en hibernation, variations de survies plus importantes chez les adultes que chez les juvéniles). **Mots clés :** Capture-recapture, effet âge, gel automnal, Marmotte alpine, *Marmota marmota*, taux de survie, variations annuelles.

Abstract : Big mouse or small whale ? Survival rate changes in Alpine marmot

We studied annual survival rates of a population of Alpine Marmots (Reserve of La Sassièrre, Savoie, France) using capture-recapture models. The factors tested were sex, age, and year. Survival rates did not vary with sex, as expected in a monogamous and sexually non-dimorphic species. Survival rates varied according to two age-classes (from 0 to 1 year old ; more than 1 year old), and to year. Annual variations were important among animals of 1 year old or more (survival rates from 0.51 to 0.92), and these variations were significantly explained by 2 meteorological variables (among 5 tested): the number of freezing days during autumn, and spring snowcover. In the 0 to 1 year old age-class, annual variations were of lesser extent and non statistically significant. The results are partly expected (lack of sex effect, juveniles survival differing from adults one, effect of spring snowcover), and partly unexpected (effect of initial conditions of hibernation, more variations in adults survival rates than in juveniles one). **Key-words :** age effect; Alpine marmot; annual variations; autumn freezing; capture-recapture; *Marmota marmota*; survival rates.

INTRODUCTION

Pour espérer déterminer l'évolution d'une population naturelle, estimer les taux de mortalité est tout aussi nécessaire qu'estimer les taux de reproduction. Dans les populations naturelles de vertébrés, la mortalité est délicate à estimer parce que les décès sont difficilement observables. On doit donc avoir recours à des méthodes indirectes pour estimer la persistance des individus. La persistance, ou survie apparente, réunit en un seul paramètre les animaux morts et les émigrants.

Parmi les méthodes indirectes, les méthodes dites des Tables de vies, largement utilisées dans l'étude de la faune sauvage, sont (hélas) fragiles car pour être fiables elles supposent des conditions démographiques très rarement rencontrées dans la nature (par exemple pyramide des classes âges constante). Le recours aux individus marqués a aussi ses limites : un animal qui n'est pas recensé peut avoir simplement échappé aux observateurs. C'est basé sur cette idée d'incertitude des observations que les modèles de Capture-Recapture (CR) ont vu le jour dans les années 60 (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965). Développés pendant les années 80 et 90 pour répondre à questions très diverses, ils permettent non seulement d'estimer des taux de survie (et de recapture), mais aussi de modéliser les variations des taux de survie, en fonction de paramètres variés (Lebreton, Burnham et coll. 1992), et de façon plus robuste que les méthodes de table de vie.

Nous présentons ici les résultats d'une analyse des taux de survie (apparente) de la population de marmottes alpines de la Sassièr (Parc National de la Vanoise, Savoie) entre 1990 et 1997. Nous nous sommes particulièrement intéressés aux variations de la survie en fonction du sexe et de l'âge des individus, et de l'année. Pourquoi s'intéresser à ces trois facteurs ? La marmotte alpine est monogame, les mâles et les femelles sont pratiquement identiques du point de vue biométrique et le taux de dispersion est le même pour les deux sexes : par conséquent il ne devrait pas y avoir d'effet du sexe sur les taux de survie. D'autre part, chez les mammifères, la survie des juvéniles est plus faible que celle des adultes (Caughley 1966), et en général elle est plus variable (entre autres à cause de la plus grande fragilité des juvéniles qui les rend plus sensibles aux variations climatiques (Goodman 1979). De plus, le site d'étude est soumis à un climat alpin typique, avec une saison de végétation courte et de fortes variations des conditions climatiques d'une année à l'autre. Nous nous attendions donc à une forte variabilité annuelle des taux de survie, particulièrement en ce qui concerne les juvéniles. En effet, l'hibernation est une phase critique du cycle vital des animaux, et son succès repose d'une part sur les réserves de graisse faite pendant l'été (et donc sur la ressource alimentaire) et d'autre part sur les conditions d'hibernations (température du terrier, durée de l'hibernation, nombre d'animaux présents).

MÉTHODES

Capture-Recapture

Quelques précisions seront utiles sur la modélisation par CR des taux de survie. À la base de la méthode, il y a le suivi individuel des animaux au cours du temps. Ce suivi est traduit en histoire de captures, histoires qui précisent pour chaque session de capture si un individu a été capturé (noté 1) ou non (noté 0). À partir de ces données, il est possible d'estimer les taux de recapture et de survie des animaux. Tout le traitement mathématique qui suit repose sur « l'hypothèse des 3i » (Burnham, Anderson et coll. 1987) : il faut qu'il y ait identité et indépendance des individus étudiés. Bien que peu réaliste (tous les animaux sont différents, et interagissent), cette hypothèse est pourtant très robuste lorsque les sessions de captures sont identiques. Du reste, la qualité de l'ajustement du jeu de données à cette hypothèse est testée avant toute analyse (test qualité de l'ajustement, *Goodness of Fit* noté GOF).

Lorsque l'ajustement est satisfaisant, on peut alors modéliser les taux de recapture puis ceux de survie. En partant du cas le plus complexe et en simplifiant pas à pas, on recherche le modèle le plus parcimonieux possible. La parcimonie est un équilibre entre la qualité du modèle (sa capacité à décrire les données) et son nombre de paramètres (plus un modèle est complexe, mieux il décrit les données). Pour cela on utilise l'AIC (Critère d'Information d'Akaike, noté AIC), un indice qui diminue lorsque la parcimonie d'un modèle augmente. Une fois ce modèle déterminé, on peut d'une part discuter de sa structure propre (quels sont les paramètres qu'il prend en compte ?) et d'autre part l'utiliser comme modèle de référence pour tester l'effet de facteurs étudiés (tests de rapport de vraisemblance, *Likelihood Ratio*, LR). Enfin, ce modèle sert à estimer les paramètres qui nous intéressent, c'est-à-dire les taux de survie.

Captures

Dans la vallée de la Sassièrè, à environ 2400 m d'altitude, plusieurs groupes familiaux de marmottes sont capturés, marqués individuellement et étudiés depuis 1990 du point de vue comportemental. Le jeu de données est donc important. Pour éviter tout risque de biais, nous avons choisi de le réduire en éliminant tous les groupes familiaux qui ne sont pas capturés chaque année, ainsi que tous les animaux qui sont connus comme étant de passage dans un groupe. Au total, il nous reste finalement 367 individus (210 mâles et 157 femelles) sur les 8 années de suivi. Les animaux sont ensuite été triés suivant leur âge lors de la première capture (jeunes de l'année, 1 an et 2 ans ou plus).

Variables Météorologiques

Nous nous sommes concentrés sur 5 variables météorologiques qui peuvent avoir un impact direct sur les marmottes en termes de survie.

Gel (G): nombre de jours où $T^{\circ}\text{min} < -5^{\circ}\text{C}$, $T^{\circ}\text{max} < +5^{\circ}\text{C}$, et Neige < 10 cm. Les conditions d'hibernation dépendent de la température de l'air dans le terrier, elle-même liée à la température du sol. Ne disposant pas de cette variable, nous avons utilisé la température de l'air, en éliminant les jours où le manteau neigeux est épais (effet isolant).

Enneigement printanier (EP) : épaisseur moyenne de la neige entre avril et mai. Comme la suivante, cette variable décrit les conditions climatiques après l'hibernation, une période cruciale pour les animaux qui ont perdu souvent près de la moitié de leur poids pendant l'hiver.

Temp. Printemps (TP) : température moyenne en avril et mai.

Temp. Été (TE) : température moyenne en juillet et août. Comme la suivante, cette variable décrit les conditions estivales. Elle concerne plus particulièrement les jeunes de l'année,

qui sortent des terriers pour la première fois en moyenne le 3 Juillet, au moment de leur sevrage.

Prec. Été (PE) : Somme des précipitations en juillet et août.

Classes d'Age :

Pour prendre en compte les effets de l'âge sur les taux de survie des marmottes, nous avons effectué plusieurs regroupements en classes d'âge (Fig. 1). Les combinaisons utilisées sont basées sur deux informations biologiques : la plus grande fragilité des juvéniles (de 0 à 2 ans), et la dispersion (de 2 à 4 ans) qui modifie les survies apparentes.

âge :	1	2	3	4	5	6	7+
5 CA	■	■	■	■	■	■	■
3 CA	■	■	■	■	■	■	■
3 CA	■	■	■	■	■	■	■
2 CA	■	■	■	■	■	■	■

Figure 1 : Classes d'âges utilisées

RÉSULTATS

Dans un premier temps, nous avons modélisé les taux de recapture. Ce sont ici des paramètres parasites, qui brouillent l'estimation des taux de survie. À partir de ce point, nous nous sommes consacrés à la modélisation des taux de survie des animaux, en fonction de nos trois grands facteurs : Age, Sexe et Années. Nous sommes parti d'un modèle très complexe, où ces trois facteurs interviennent et sont tous en interaction. La modélisation a consisté à simplifier ce modèle pas à pas, en enlevant un seul paramètre à la fois, en nous guidant sur la biologie pour déterminer quels modèles étudier, et sur l'AIC pour choisir entre eux. Les interactions ont ainsi pu être éliminées, et les paramètres réduits à une expression beaucoup plus simple. Après avoir comparé plus de 300 modèles, le modèle des taux de survie le plus parcimonieux était un modèle simple. Le facteur Sexe n'avait aucun effet, ni globalement ni dans une classe d'âge donnée. L'Âge, quant à lui, a pu être réduit à seulement deux classes d'âge : jeunes de l'année et plus âgés. Dans ces deux classes d'âge, les variations annuelles sont différentes : pour les jeunes, le facteur Année n'a pas été retenu, ce qui veut dire que les taux de survie des marmottons varient peu d'une année à l'autre ; au contraire, chez les adultes, ce facteur est significatif, les variations annuelles étant importantes. Ce résultat est inverse aux observations habituelles chez les mammifères (survie juvénile plus variable que la survie adulte).

Test et comparaison avec d'autres modèles

À partir du modèle parcimonieux, nous avons testé le rôle des paramètres météorologiques dans les variations annuelles. L'intégration des variables météorologiques dans le modèle des survies adultes a montré que les variations annuelles sont bien décrites en premier lieu par G (Gel) et que EP (Enneigement Printanier) joue aussi un rôle significatif. Les survies annuelles seraient plus faibles lorsque le gel est important et quand l'enneigement printanier est important à l'émergence. Nous n'avons trouvé aucun effet significatif des trois autres paramètres (TP, TE et PE) sur les variations de

survies. Pour ce qui est des jeunes de l'année, aucune des 5 variables n'avait d'effet significatif, mais nous observons une tendance pour ce qui concerne la variable PE (Précipitations estivales). Selon cette tendance, la survie au cours de la première année diminuerait lorsque les précipitations estivales sont importantes.

Estimations des taux

Les taux de survie estimés ont été calculés pour le modèle le plus parcimonieux (Fig. 2), et pour une variante de ce modèle où nous avons conservé les variations annuelles des taux de survie juvénile (Fig. 3). La survie des marmottes est plus faible et moins variable pendant leur première année de vie.

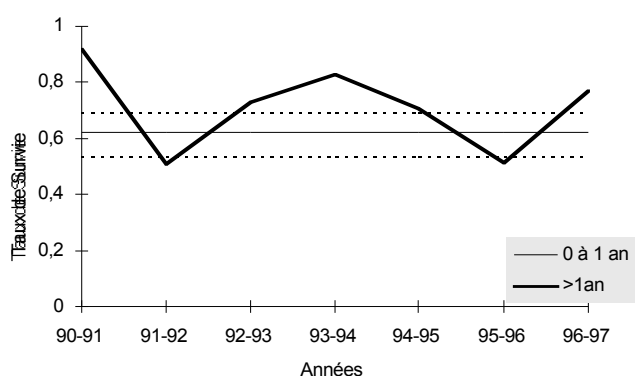


Figure 2 : Survies annuelles au cours du temps, estimées à partir du modèle le plus parcimonieux.

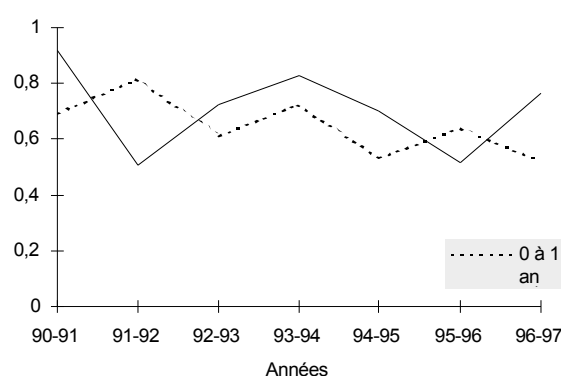


Figure 3 : Survies annuelles au cours du temps, estimées à partir d'un modèle conservant toute la variabilité annuelle

Analyses complémentaires

Survie juvénile

Nos résultats de CR sont-ils robustes ? Pour vérifier cela nous avons analysé la survie des marmottons avec une autre méthode, la régression logistique (un type de régression dédié aux variables comprises entre 0 et 1, comme les taux de survie). En plus, cela nous permet de nous placer à l'échelle des groupes familiaux. De cette analyse, il ressort que les variations annuelles sont si faibles qu'elles sont négligeables, ce qui confirme les résultats de la CR. Par contre, la taille du groupe social avait un effet positif et significatif, plus le groupe où naissent les marmottons est grand, plus leurs chances de survivre jusqu'à un an sont élevées.

Taille de portée

Selon nos résultats, la survie des marmottons varie très peu. On peut donc penser qu'il n'y a pas de régulation du nombre de jeunes produits par année... à moins qu'il n'y ait des variations dans la "production" de marmottons. Nous avons donc recherché des variations dans la reproduction annuelle. Celle-ci peut-être décomposée en deux parties : la proportion de groupes familiaux où il y a

des portées et la taille de portée. Pour les années où les données sont disponibles (de 1991 à 1997), ces deux paramètres varient très et peuvent être considérés comme constants.

DISCUSSION

Du point de vue méthodologique, notre travail semble fiable : le résultat du test GOF garantit qu'il n'y a pas de biais important dans le jeu de données ; l'analyse des taux de recapture a été minutieuse, ce qui a limité au maximum l'effet confondant possible de ce paramètre. Reste à discuter les résultats concernant les taux de survie proprement dits. Comme nous ne reviendrons pas sur cette hypothèse, il est nécessaire de préciser que pour les effets que nous n'avons pas pu mettre en évidence, on pourra toujours supposer que l'échantillon était de trop petite taille. Vu la taille du jeu de données initial, cela signifie aussi que ces effets sont sinon absents, du moins très limités.

Les résultats sont par certains aspects habituels, et par d'autre très surprenants. Pour ce qui est de l'effet du sexe, par exemple, nos observations correspondent tout à fait aux résultats attendus : chez la marmotte alpine, les sexes sont presque identiques (biométrie, dispersion, comportements, ...), et nous n'avons trouvé aucun " effet sexe " dans les taux de survie, ni au cours du temps ni entre classes d'âge différentes. De même, la distinction de deux classes d'âge, où les plus jeunes ont une moins bonne survie, est un résultat classique chez les mammifères (Caughley 1966). Un détail cependant nous étonne : les juvéniles de 1 an (ou *yearlings*) sont regroupés avec les adultes subordonnés et dominants. Autre point particulier de ce découpage en 2 classes d'âge : puisque la survie apparente est de la même pour les adultes qui dispersent (de 2 à 4 ans) et pour ceux plus âgés (5 ans et plus), nous devons donc supposer qu'ils ont un taux de survie au moins équivalent à ceux-ci. En général on suppose le contraire, à savoir que la dispersion représente un coût pour les animaux, essentiellement en affectant leur taux de survie. Enfin, les valeurs de survies observées dans les deux classes d'âge correspondent bien à la gamme de valeurs observées chez la marmotte alpine dans d'autres région (Bershtesgaden, Allemagne) ou chez d'autres espèces de marmottes de taille comparable (Marmotte à ventre jaune, marmotte de Vancouver).

Du côté des variations annuelles, le résultat est plus surprenant. Le fait que les survies adultes varient au cours du temps était prévisible, mais la quasi-constance des taux de survie entre 0 et 1 an est vraiment inattendue. D'autant plus que les variations annuelles semblent être bien expliquées par la météorologie. Dans nos résultats, la survie diminue lorsque le gel automnal est plus intense. Ce résultat est en accord avec nos connaissances. L'hibernation est considérée comme la phase critique du cycle annuel, et son issue dépend des réserves de graisses des individus, et des conditions dans lesquelles elle se déroule. Un nombre d'hibernants élevé et une température de terrier aux environs de 5° C semblent être deux clés du succès de l'hibernation. Notons toutefois que l'importance des conditions initiales de l'hibernation n'était jusqu'à présent pas connue. D'après nos résultats, elle

semble pourtant majeure. Elle est peut-être accentuée par le risque de piégeage du froid par le manteau neigeux isolant sur le sol qui a gelé. Le rôle de l'enneigement printanier sur les taux de survie annuel est un fait connu (Van Vuren et Armitage, 1991). Il intervient en limitant les ressources alimentaires des animaux à un moment crucial de la partie " éveillée " de leur existence. Les marmottes perdent jusqu'à 50 % de leur poids au cours de l'hiver, perte qu'elle doivent compenser (en quantité comme en qualité) avant l'hibernation suivante. La ressource alimentaire au cours des deux premiers mois du cycle doit être un paramètre essentiel. Enfin, à propos de la tendance observée pour les marmottons, la variable PE est sans doute celle qui les concerne le plus directement. Comme les adultes, la survie des marmottons dépend de leur réserve de graisse. La variable PE correspond peut-être à une limitation de l'accès à la ressource alimentaire : les jours de pluie, les marmottons sortent peu sans doute à cause de difficultés à réguler leur température interne lorsqu'ils sont mouillés (comme la majorité des jeunes mammifères). Nos variables météorologiques sont donc en accord avec nos connaissances.

Pourquoi nous étonner autant de " l'absence " de variation des survies chez les jeunes de l'année ? Tout d'abord, il ne s'agit pas d'une absence réelle (le modèle parcimonieux n'est pas " juste ", mais il décrit au mieux la réalité étant donné les limites du jeu de données), mais plutôt du constat d'une très faible amplitude de variation. On peut expliquer ce résultat en partie, pour ce qui concerne la phase d'hibernation, par le rôle de la thermorégulation sociale : les jeunes sont passivement réchauffés par les adultes au cours de l'hiver (Arnold 1988). D'un point de vue plus général, il y a chez les mammifères ce qu'on appelle un " effet taille " (Gaillard, Pontier et coll. 1989). En schématisant, les petits mammifères ont une existence brève, une taille de portée élevée associée à une croissance rapide. Du point de vue démographique, la survie adulte est généralement variable, alors que le recrutement (le nombre de jeunes arrivant à l'âge de reproduction) est lui très stable. Les grands mammifères sont longévives, avec une taille de portée faible et une croissance lente. Chez eux, c'est le recrutement qui varie alors que la survie adulte est très stable. La marmotte alpine est grâce à sa taille un cas intermédiaire, et bien que ce soit un rongeur de la famille des écureuils, la plupart de ses traits sont propres aux grands mammifères (longévive, maturité sexuelle tardive, une seule portée par an, croissance lente, temps de génération de plus de trois ans). Ces traits sont donc sensés contraindre la démographie, avec les corollaires décrits plus haut. Or, sur ce plan précis, la marmotte semble plus proche des petits mammifères que des grands. C'est une contradiction que nous ne savons pas expliquer. Nous pouvons juste constater que la marmotte alpine n'est ni une grosse souris, ni une baleine miniature...

D'un point de vue pratique, nos résultats ont aussi des retombées : l'importance de l'hibernation sur la survie annuelle laisse penser qu'une manière d'améliorer les résultats des réintroductions serait de favoriser l'hibernation, en préparant des débuts de terriers (méthode utilisée en Russie), ou encore en relâchant les membres d'un même groupe, pour augmenter les chances de thermorégulation sociale.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD, W. 1988. Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Comparative Physiology*, 158 B: 151-156.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., WHITE, G. C., BROWNIE, C. ET POLLOCK, K. H. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society, Monograph*, 5: 1-437.
- CAUGHLEY, G. 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology*, 47: 906-918.
- CORMACK, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, 51: 429-438.
- GAILLARD, J.-M., PONTIER, D., ALLAINÉ, D., LEBRETON, J. D., TROUVILLIEZ, J. ET CLOBERT, J. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, 56: 59-76.
- GOODMAN, D. 1979. Regulating reproductive effort in a changing environment. *American Naturalist*, 113: 735-748.
- JOLLY, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic model. *Biometrika*, 52: 225-247.
- LEBRETON, J.-D., BURNHAM, K. P., CLOBERT, J. ET ANDERSON, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.
- SEBER, G. A. 1965. A note on multiple recapture census. *Biometrika*, 52: 249-259.
- VAN VUREN, D. ET ARMITAGE, K. B. 1991. Duration of snow cover and its influence on life-history variation in yellow-bellied marmots. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 1755-1758.