

THÈSE

Présentée

Devant l'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON I

Pour l'obtention du

DIPLÔME DE DOCTORAT

(arrêté du 30 mars 1992)

Présentée et soutenue publiquement le 10 décembre 1999 par

LAURENT GRAZIANI

L'ALLOCATION AUX SEXES CHEZ LA MARMOTTE ALPINE

(Marmota marmota : Linné 1758)

JURY :

D. Allainé	<i>maître de Conférences à l'Université Lyon 1</i>	Examineur
K.B. Armitage	<i>professeur à l'Université de Kansas (USA)</i>	Examineur
F. Cezilly	<i>professeur à l'Université de Dijon</i>	Rapporteur
J. Coulon	<i>maître de Conférences à l'Université Lyon 1</i>	Examineur
D. Debouzie	<i>professeur à l'Université de Lyon</i>	Examineur
A.J.M. Hewison	<i>chargé de recherches à l'Institut de Recherche sur les Grands Mammifères</i>	Rapporteur

REMERCIEMENTS

A Lise,

qui a réussi à me supporter durant ces longues années d'études ; qui a supporté mes absences durant de longues semaines de terrain, et le zombie que je suis devenu durant la rédaction de cette thèse. Merci pour ta patience à mon égard et pour ton aide.

A mes parents,

qui m'ont poussé à faire des études et surtout qui m'ont donné les moyens de les réaliser.

A mes sœurs,

pour tout ce que je leur dois et surtout pour les nombreux "Plans de carrières" qui, si je ne les ai pas suivis, m'ont quand même bien fait rire.

A Monsieur et Madame Ricoult,

les instituteurs qui m'ont pris par la main lors de mes vertes années et qui ont forgé les bases de ce que je suis devenu aujourd'hui.

A Dominique et Jacques,

qui m'ont fait découvrir le monde de la Recherche, qui m'ont conforté dans le désir de m'y plonger ; qui m'ont encadré avec tact et persévérance tout au long de ces années d'errances ; avec des connaissances et une maîtrise scientifique dont je les remercie encore.

A Marie-Claude, Séverine, Marie-Pierre, Étienne, Olivier et Benoît,

qui ont connu (ou vont connaître), les mêmes affres de la création, qui ont partagé mes espoirs et mes déceptions au cours des longues heures passées à s'occuper des marmottes ; pour les discussions si enrichissantes où chacun amenait sa pierre. Merci à vous qui toujours avez su garder par bon temps et mauvais temps suffisamment d'humour, de punch et de bonne humeur pour que naissent de véritables liens d'amitié : Soyez en ici encore remerciés et surtout que toujours nos épaules restent disponibles pour partager les peines et les joies que nous serons amenés à rencontrer sur notre chemin.

Merci au **Parc National de la Vanoise** et à toutes ses équipes qui m'ont accueilli sur le terrain et dans leurs chalets. Merci en particulier à **B. David, M. Bouche** et **JP. Ferbayre** qui nous ont accueilli dans la Réserve Naturelle de la Grande Sassièrre et tout particulièrement au chalet du Santel. **Merci à l'ONC** et à toute la brigade de Haute-Maurienne pour son aide sur le terrain, sa maîtrise du piégeage et particulièrement à **M. Lambrecht** et son équipe pour son aide, son dynamisme, ses connaissances,...et son génie !! ; Merci à **J. Ars**, à toute l'équipe du **cabinet vétérinaire de Termignon** et au **Dispensaire de la SPA de Lyon**. ; Merci à **JM. Gaillard** et **D. Pontier** pour les discussions très stimulantes et les nouveaux horizons qu'ils m'ont ouvert ainsi qu'à toute l'équipe "Mammifère" de l'UMR 5558.

Merci à **C. Gothi** pour ses nombreuses et si belles photos.

Merci à **M. Marty** et **A. Massot** qui m'ont fourni le matériel et les lieux où élever "mes" marmottons ; à tous les stagiaires qui ont égayé les périodes de terrain et m'ont fourni une aide précieuse dans la récolte des données.

Merci à tous ceux qui d'une manière ou d'une autre ont participé à la réalisation de ce travail et que je n'ai pas cité ici et qui, à eux seuls, nécessiteraient sûrement l'ajout d'un deuxième volume à cette thèse.

SOMMAIRE

Remerciements	2
Sommaire.....	4
Table des matières	7
Index des figures	12
Index des tableaux	15
Chapitre 1) Introduction générale	17
1.1) Cadre général	18
1.1.1) Notion de valeur sélective.....	18
1.1.2) Notions de trait d'histoire de vie	19
1.1.3) Notion d'allocation aux sexes.....	20
1.1.4) Sex-ratio	21
1.2) La théorie de l'allocation aux sexes.....	21
1.2.1) Proportionnalité des gains en fonction de l'allocation des ressources	22
1.2.2) Relation non linéaire entre allocation des ressources et gains obtenus.....	26
1.3) Choix de notre modèle d'étude et problématique.....	29
Chapitre 2) La Marmotte alpine	31
2.1) Position systématique.....	32
2.1.1) La famille des Sciuridés.....	32
2.1.2) Le genre <i>Marmota</i>	34
2.2) Répartition géographique.....	35
2.3) Caractéristiques biologiques de la Marmotte Alpine.....	37
2.3.1) Cycle biologique	37
2.3.2) Organisation sociale.....	39
2.3.3) La thermorégulation sociale.....	40
2.3.4) Marmotte alpine et coopération pour l'élevage des jeunes	41
2.3.5) L'infanticide chez la Marmotte Alpine	42
2.4) Site d'étude et population étudiée.....	43
2.4.1) La Réserve Naturelle de la Grande Sassièrè	43
2.4.2) Population étudiée.....	45
Chapitre 3) Analyse des proportions d'individus des deux sexes dans les portées	47
3.1) Introduction	48
3.1.1) Extension du PGF aux groupes de reproduction.....	48
3.1.2) Biais de la sex-ratio au niveau de la population : La compétition pour des ressources locales (LRC).....	50
3.1.3) Variabilité locale de la sex-ratio	51
3.1.4) Objectifs de ce chapitre.....	57
3.2) Matériels et méthode	58
3.2.1) Capture et marquage des individus	58
3.2.2) Choix des facteurs testés	59
3.2.3) Analyse des données	61
3.3) Résultats	66
3.3.1) Capture et marquage des individus	66
3.3.2) Constat biologique concernant la répartition des sexes dans la population.....	66
3.3.3) Étude de la variabilité de la sex-ratio à l'émergence.....	68
3.4) Discussion	76
3.4.1) Mécanismes ultimes d'ajustement de la sex-ratio	76

3.4.2) Mécanismes proximaux d'ajustement de la sex-ratio.....	80
3.5) Résumé du Chapitre 3	85
Chapitre 4) Analyse des coûts associés à la production des individus des deux sexes	86
4.1) Introduction.....	87
4.1.1) La notion de "coût" : une définition pas toujours très claire.....	87
4.1.2) Approche globale du coût différentiel entre mâles et femelles.....	89
4.1.3) Extension de la LRC et Approche interindividuelle du coût de production	98
4.1.4) Objectifs de ce chapitre.....	99
4.2) Dépenses énergétiques et croissance des marmottons	101
4.2.1) Croissance de la naissance au sevrage	101
4.2.2) Croissance du sevrage à la fin de la première année.....	115
4.2.3) Condition maternelle et composition des portées	121
4.3) Influence des dépenses engagées dans la production des sexes sur le succès reproducteur des parents.....	124
4.3.1) Matériels et méthodes	124
4.3.2) Résultats	124
4.4) Coût global de production des individus des deux sexes.....	127
4.4.1) Différences dans la durée de l'allocation aux sexes	128
4.4.2) Remboursement de l'IP reçu	129
4.5) Discussion sur les coûts et dépenses de production des mâles et des femelles chez la Marmotte alpine.....	135
4.5.1) Dimorphisme sexuel, croissance des jeunes et coût énergétique.....	135
4.5.2) Influence des dépenses énergétiques sur la valeur sélective des parents.....	137
4.5.3) Interruption et/ou remboursement de l'investissement parental.....	139
4.6) Résumé du Chapitre 4	143
Chapitre 5) Discussion générale	145
5.1) L'allocation des ressources chez la Marmotte alpine.....	146
5.1.1) Biais de la sex-ratio au niveau de la population	146
5.1.2) Variations de la sex-ratio au niveau individuel et mécanismes proximaux.....	151
5.1.3) Et chez les autres marmottes ?	153
5.2) Les limitations de la théorie de l'allocation aux sexes	155
5.2.1) Allocation aux sexes et investissement parental	156
5.3) Perspectives.....	159
5.3.1) Confirmer les effets observés et obtenir une mesure de la valeur sélective des individus	159
5.3.2) Mesurer la qualité des territoires.....	160
5.3.3) Suivre la dispersion.....	160
5.3.4) Paternités hors couple : qui sont les responsables ?	161
5.3.5) Obtenir la preuve d'une coopération active chez la Marmotte alpine et comprendre ses mécanismes intimes.....	161
5.3.6) Déterminer s'il y a lieu les conséquences du contrôle paternel de la sex-ratio	162
5.3.7) Tester et confirmer le(s) mécanisme(s) physiologique(s) du(es) biais de la sex-ratio.....	162
Bibliographie	163
Annexes I : Exemple de fiche de relevés biométriques.....	186
Annexes II : Dimorphisme sexuel des organes génitaux externes à la naissance	188

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements	2
Sommaire.....	4
Table des matières	7
Index des figures	12
Index des tableaux	15
Chapitre 1) Introduction générale	17
1.1) Cadre général	18
1.1.1) Notion de valeur sélective.....	18
1.1.2) Notions de trait d'histoire de vie	19
1.1.3) Notion d'allocation aux sexes.....	20
1.1.4) Sex-ratio	21
1.2) La théorie de l'allocation aux sexes.....	21
1.2.1) Proportionnalité des gains en fonction de l'allocation des ressources	22
1.2.1.1) Principe général de Fisher (1930)	23
1.2.2) Relation non linéaire entre allocation des ressources et gains obtenus.....	26
1.2.2.1) Modèle du critère de la valeur marginale.....	26
1.2.2.2) Modèle de l'investissement minimal nécessaire	27
1.3) Choix de notre modèle d'étude et problématique.....	29
Chapitre 2) La Marmotte alpine	31
2.1) Position systématique.....	32
2.1.1) La famille des Sciuridés.....	32
2.1.2) Le genre <i>Marmota</i>	34
2.2) Répartition géographique.....	35
2.3) Caractéristiques biologiques de la Marmotte Alpine	37
2.3.1) Cycle biologique	37
2.3.2) Organisation sociale	39
2.3.3) La thermorégulation sociale.....	40
2.3.4) Marmotte alpine et coopération pour l'élevage des jeunes	41
2.3.5) L'infanticide chez la Marmotte Alpine	42
2.4) Site d'étude et population étudiée.....	43
2.4.1) La Réserve Naturelle de la Grande Sassièrè	43
2.4.2) Population étudiée.....	45
Chapitre 3) Analyse des proportions d'individus des deux sexes dans les portées	47
3.1) Introduction	48
3.1.1) Extension du PGF aux groupes de reproduction.....	48
3.1.2) Biais de la sex-ratio au niveau de la population : La compétition pour des ressources locales (LRC).....	50
3.1.3) Variabilité locale de la sex-ratio	51
3.1.3.1) Position dans la hiérarchie du groupe	51
3.1.3.2) : Hypothèse de Trivers et Willard	53
3.1.4) Objectifs de ce chapitre.....	57
3.2) Matériels et méthode	58
3.2.1) Capture et marquage des individus	58
3.2.1.1) Identification des marmottes	58
3.2.1.2) Méthode de capture.....	58
3.2.2) Choix des facteurs testés	59

3.2.3) Analyse des données	61
3.2.3.1) Modalité des facteurs testés et constitution des index	61
3.2.3.1.1) Facteurs environnementaux	61
3.2.3.1.2) Facteurs physiologiques	62
3.2.3.1.3) Facteurs sociaux	63
3.2.3.2) Méthodes statistiques utilisées	63
3.2.3.2.1) Le Modèle Linéaire Généralisé (MLG)	63
3.2.3.2.2) Statistiques non paramétriques	65
3.3) Résultats	66
3.3.1) Capture et marquage des individus	66
3.3.2) Constat biologique concernant la répartition des sexes dans la population	66
3.3.2.1) Sex-ratio globale et répartition par classe d'âge	66
3.3.2.2) Sex-ratio secondaire	67
3.3.3) Étude de la variabilité de la sex-ratio à l'émergence	68
3.3.3.1) Distribution des sex-ratios à l'émergence dans la population	68
3.3.3.2) Test d'un "effet parent"	69
3.3.3.3) Sex-ratio et facteurs environnementaux	69
3.3.3.4) Sex-ratio et facteurs physiologiques	69
3.3.3.4.1) Âge des parents	69
3.3.3.4.2) Taille de portée	70
3.3.3.4.3) Taille, masse et condition des parents	72
3.3.3.4.4) Taux hormonaux	74
3.3.3.5) Sex-ratio et facteurs sociaux	74
3.3.3.5.1) Taille et composition du groupe familial	74
3.3.3.5.2) Date d'émergence et durée de résidence des parents	75
3.3.3.6) Modèle retenu	75
3.4) Discussion	76
3.4.1) Mécanismes ultimes d'ajustement de la sex-ratio	76
3.4.1.1) Au niveau de la population	76
3.4.1.2) Sex-ratio et optima locaux	77
3.4.1.2.1) Vers l'existence d'une variabilité du succès reproducteur des femelles plus importante que celle des mâles	77
3.4.1.2.2) Variabilité de la sex-ratio à l'émergence	78
3.4.2) Mécanismes proximaux d'ajustement de la sex-ratio	80
3.4.2.1) Mortalité différentielle entre sexes avant sevrage	81
3.4.2.2) Sex-ratio et niveau hormonal	83
3.4.2.3) Sex-ratio et date de conception	84
3.5) Résumé du Chapitre 3	85
Chapitre 4) Analyse des coûts associés à la production des individus des deux sexes	86
4.1) Introduction	87
4.1.1) La notion de "coût" : une définition pas toujours très claire	87
4.1.2) Approche globale du coût différentiel entre mâles et femelles	89
4.1.2.1) Coût énergétique d'élevage des jeunes	89
4.1.2.2) Théorie de "l'optimum maternel"	90
4.1.2.3) Durée différente de la période d'IP entre les individus des deux sexes	92
4.1.2.3.1) Une autre approche de la compétition pour les ressources locales	92
4.1.2.3.2) Mortalité différentielle entre sexes	93
4.1.2.4) Coopération et remboursement de l'allocation perçue	93
4.1.3) Extension de la LRC et Approche interindividuelle du coût de production	98
4.1.4) Objectifs de ce chapitre	99

4.2) Dépenses énergétiques et croissance des marmottons	101
4.2.1) Croissance de la naissance au sevrage	101
4.2.1.1) Matériels et méthodes	102
4.2.1.1.1) Contexte expérimental.	102
4.2.1.1.2) Récolte des données	102
4.2.1.1.3) Analyse de la croissance	103
4.2.1.1.4) Condition des jeunes et croissance.....	104
4.2.1.2) Résultats	104
4.2.1.2.1) Description générale à la naissance	105
4.2.1.2.2) Description général du développement.....	105
4.2.1.2.2.1) Développement comportemental	105
4.2.1.2.2.2) Développement physique	107
4.2.1.2.3) Croissance corporelle avant sevrage	108
4.2.2) Croissance du sevrage à la fin de la première année.....	115
4.2.2.1) Matériels et méthodes	115
4.2.2.2) Résultats	116
4.2.2.2.1) Masse à l'émergence	116
4.2.2.2.2) Taux de croissance après sevrage	118
4.2.2.2.3) Taille de portée.....	118
4.2.2.2.4) Dates de sortie d'hibernation des adultes et dates d'émergence des marmottons	120
4.2.2.2.5) Date d'entrée en hibernation.....	121
4.2.2.2.6) Masse de la mère.....	121
4.2.3) Condition maternelle et composition des portées	121
4.2.3.1) Matériel et méthodes	121
4.2.3.2) Résultats	122
4.3) Influence des dépenses engagées dans la production des sexes sur le succès reproducteur des parents.....	124
4.3.1) Matériels et méthodes	124
4.3.2) Résultats	124
4.3.2.1) Pour les pères	124
4.3.2.1.1) Effet de la composition de la portée sur la taille de portée l'année suivante.....	124
4.3.2.1.2) Effet de la composition de la portée sur la sex-ratio de la portée du même père l'année suivante	125
4.3.2.1.3) Effet de la composition de la portée sur le statut social du père l'année suivante.	125
4.3.2.2) Pour les mères	125
4.3.2.2.1) Effet de la composition de la portée sur la taille de portée l'année suivante.....	125
4.3.2.2.2) Effet de la composition de la portée sur la sex-ratio de la portée de la même mère l'année suivante	126
4.3.2.2.3) Effet de la composition de la portée sur le statut social de la mère l'année suivante.....	126
4.4) Coût global de production des individus des deux sexes.....	127
4.4.1) Différences dans la durée de l'allocation aux sexes	128
4.4.1.1) Survie des marmottons entre l'émergence et la fin de leur première année de vie	128
4.4.1.2) Dispersion natale.....	128
4.4.1.2.1) Matériels et méthodes	128
4.4.1.2.2) Résultats	128
4.4.2) Remboursement de l'IP reçu	129
4.4.2.1) Matériels et méthodes	130
4.4.2.2) Résultats	130
4.4.2.2.1) Survie des marmottons et taille du groupe familial	130
4.4.2.2.2) Survie des marmottons et composition du groupe familial.....	131

4.4.2.2.3) Survie des marmottons et filiation avec les subordonnés	133
4.4.2.2.4) Survie des marmottons et qualité du territoire	134
4.5) Discussion sur les coûts et dépenses de production des mâles et des femelles chez la Marmotte alpine.....	135
4.5.1) Dimorphisme sexuel, croissance des jeunes et coût énergétique.....	135
4.5.2) Influence des dépenses énergétiques sur la valeur sélective des parents.....	137
4.5.3) Interruption et/ou remboursement de l'investissement parental.....	139
4.5.3.1) Mortalité différentielle entre sexes	139
4.5.3.2) Différence de l'âge de dispersion des deux sexes	140
4.5.3.3) Coopération pour l'élevage des jeunes.....	140
4.6) Résumé du Chapitre 4	143
Chapitre 5) Discussion générale	145
5.1) L'allocation des ressources chez la Marmotte alpine	146
5.1.1) Biais de la sex-ratio au niveau de la population	146
5.1.1.1) Synthèse des résultats obtenus et test des hypothèses explicatives du biais de la sex-ratio.....	146
5.1.1.2) La coopération pour l'élevage des jeunes : Qui ? Comment ? Pourquoi ?.....	148
5.1.2) Variations de la sex-ratio au niveau individuel et mécanismes proximaux.....	151
5.1.3) Et chez les autres marmottes ?	153
5.1.3.1) Le système social	153
5.1.3.2) Allocation aux sexes et stratégies de reproduction	154
5.2) Les limitations de la théorie de l'allocation aux sexes	155
5.2.1) Allocation aux sexes et investissement parental	156
5.3) Perspectives.....	159
5.3.1) Confirmer les effets observés et obtenir une mesure de la valeur sélective des individus	159
5.3.2) Mesurer la qualité des territoires.....	160
5.3.3) Suivre la dispersion.....	160
5.3.4) Paternités hors couple : qui sont les responsables ?.....	161
5.3.5) Obtenir la preuve d'une coopération active chez la Marmotte alpine et comprendre ses mécanismes intimes.....	161
5.3.6) Déterminer s'il y a lieu les conséquences du contrôle paternel de la sex-ratio	162
5.3.7) Tester et confirmer le(s) mécanisme(s) physiologique(s) du(es) biais de la sex-ratio.....	162
Bibliographie	163
Annexes I : Exemple de fiche de relevés biométriques.....	186
Annexes II : Dimorphisme sexuel des organes génitaux externes à la naissance	188

INDEX DES FIGURES

Figure 1 : Histoire évolutive des Sciuridés marmotini (d'après Giboulet 1995).....	33
Figure 2 : Phylogénie de 7 espèces d'écureuils appartenant à la tribu des <i>Marmotini</i> (d'après Giboulet <i>et al.</i> 1997).....	35
Figure 3 : Cycle biologique de la Marmotte Alpine.....	38
Figure 4 : Cartographie des groupes familiaux étudiés (© O. Giboulet)	46
Figure 5 : Dans un déterminisme hétérochromosomique de détermination du sexe, la génétique mendélienne nous conduit à attendre autant de mâles que de femelles (exemple de l'hétérogamétie mâle rencontrée chez les mammifères).....	49
Figure 6 : Distribution des fréquences de sex-ratio dans les portées	68
Figure 7 : Influence de l'âge des parents sur la sex-ratio à l'émergence. a) les pères b) les mères (Moyennes $\pm$ écart type) ; les chiffres représentent les effectifs	70
Figure 8 : Distribution des tailles de portées de marmotte de 1990 à 1999.	70
Figure 9 : Distribution des fréquences du nombre de mâles en fonction de la taille de portée	71
Figure 10 : Influence de la taille de portée sur la SRE, (Moyennes $\pm$ écart type). Les nombres représentent les effectifs de chaque classe.	71
Figure 11 : Recherche d'un index de taille. Résultats de l'ACP pour a) les pères et b) les mères ; LPA : Longueur pied antérieur, LPP. : Longueur pied postérieur	72
Figure 12 : Corrélation entre la masse des individus d'une part, la taille et la date d'autre part. Graph a-d chez les pères ; Graphe e-h chez les mères	73
Figure 13 : Optimisation de la composition des portées dans une espèce qui le plus souvent a deux, mais occasionnellement 1 ou 3 jeunes par portée ou couvée : fréquences théoriques du type de portée en fonction de la capacité maternelle à investir (d'après Williams-1979).....	91
Figure 14 : Représentation de quatre mesures corporelles (masse, longueur du corps, longueur de tibia et largeur de la tête) en fonction de l'âge des marmottons. (A à D, portée A ; E à H, portée B ; I à L, portée C). X : individu 1 ; O : individu 2 ; Δ : individu 3 ; + : individu 4 ; $\square$: individu 5.	109
Figure 15 : Modélisation de la croissance pondérale des marmottons à l'aide du modèle de Chapman-Richards entre la naissance et la fin du plateau de croissance.....	110
Figure 16 : Masse moyenne des individus par sexe et par portée (les chiffres représentent les effectifs).....	112
Figure 17 : Analyse de la condition des marmottons en fonction de A) la semaine, B) la portée, C) la portée et la semaine.	114
Figure 18 : Régression de la masse en fonction de l'âge pour les jeunes marmottes alpines. L'âge est donné comme le nombre de jours écoulés depuis la première sortie du terrier	116
Figure 19 : Effet des facteurs environnementaux et du sexe sur la masse des marmottons à l'émergence (moyenne $\pm$ se) chez <i>M. marmota</i> . Les chiffres donnent les effectifs de chaque classe. a) effet de l'année, b) effet de l'exposition au soleil, c) effet de la taille de portée, d) effet du sexe.....	117
Figure 20 : Effets des facteurs environnementaux sur le taux de croissance après sevrage. (moyenne $\pm$ S.E.) chez la Marmotte alpine. Les chiffres sont les effectifs des classes. a) effet de l'année, b) effet de l'exposition, c) effet de la taille de portée.	119

Figure 21 : Capacité des femelles à investir (masse moyenne) en fonction du coût théorique des portées produites avec 1 mâle = 2,1 femelles.....	123
Figure 22 : Probabilité que la mère soit encore la femelle résidente l'année d'après en fonction de la taille de portée (● : moyenne $\pm$ I.C.). Les chiffres sont les effectifs des classes.	127
Figure 23 : Probabilité de disperser à deux ans en fonction du sexe des subordonnés (Moyenne $\pm$ écart type).....	129
Figure 24 : Survie des marmottons durant leur premier hiver en fonction de la taille du groupe (nombre de non juvéniles). (Moyenne et intervalle de confiance à 95% accompagnés de la courbe prédite par la régression logistique)	131
Figure 25 : Survie des marmottons durant l'hiver en fonction du nombre de subordonnés mâles (Moyenne et intervalle de confiance à 95% accompagnés de la courbe prédite par la régression logistique).....	131
Figure 26 : Survie des marmottons durant l'hiver en fonction de la proportion de subordonnés mâles (Moyenne et intervalle de confiance à 95% accompagnés de la courbe prédite par la régression logistique).....	132
Figure 27 : Survie des marmottons durant l'hiver en fonction du nombre de subordonnées femelles (Moyenne et intervalle de confiance à 95% accompagnés de la courbe prédite par la régression logistique).....	133

INDEX DES TABLEAUX

Tableau 1 : Liste des facteurs testés	60
Tableau 2 : Répartition des captures dans le Vallon de la Grande Sassièrè depuis 1990. Chaque individu capturé n'est comptabilisé qu'une fois par an. Est considéré comme adulte, tout individu ayant un âge supérieur à 4 ans ou tout immigrant d'âge inconnu.	66
Tableau 3 : Sex-ratio observée et probabilité qu'elle soit différente de 0,5.	67
Tableau 4 : Test de l'effet des facteurs environnementaux sur la SRE	69
Tableau 5 : Test des effets taille et masse des parents sur la Sex-ratio	74
Tableau 6 : Test de l'effet des concentrations d'hormones sexuelles sur la SRE	74
Tableau 7 : Effet de la composition du groupe familial sur la SRE.....	74
Tableau 8 : Mécanismes possibles pour un ajustement de la sex-ratio avant la naissance par des Gonadotrophines et/ou des hormones stéroïdes chez les mammifères (d'après Krackow 1995)...	81
Tableau 9 : Analyse de la croissance des marmottons au cours des 6 premières semaines (de la naissance à l'émergence). A) résultats des ANOVA sur mesures répétées des mesures brutes. B) résultats des anova sur mesures répétées des taux de croissance. ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; **** $p < 0,0001$	111
Tableau 10 : Corrélation entre les séquences théoriques attendues sous l'hypothèse de Williams et pour différents rapports de coût énergétique entre les deux sexes et la séquence observée dans les portées de marmottes	123
Tableau 11 : Effet de la composition d'une portée sur la taille de portée du même père l'année suivante.....	124
Tableau 12 : Effet de la composition de la portée sur la sex-ratio de la portée du même père l'année suivante.....	125
Tableau 13 : Effet de la composition de la portée sur le statut du père (résident ou non) l'année suivante.....	125
Tableau 14 : Effet de la composition d'une portée sur la taille de portée de la même mère l'année suivante.....	125
Tableau 15 : Effet de la composition de la portée sur la sex-ratio de la portée de la même mère l'année suivante.	126
Tableau 16 : Effet de la composition de la portée sur le statut de la mère (résidente ou non) l'année suivante.....	126

CHAPITRE 1)

INTRODUCTION GÉNÉRALE

"YOU CAN'T ALWAYS GET WHAT YOU WANT, BUT IF YOU TRY SOMETIMES YOU MIGHT FIND YOU GET WHAT YOU NEED"

M. JAGGER, 1969

"ORGANISM ARE BORN. SOME SURVIVE, SOME OF THOSE REPRODUCE, AND ALL DIE"

S. C. STEARNS, 1992

"LIFE HISTORY THEORY IS NEEDED TO UNDERSTAND THE ACTION OF NATURAL SELECTION, A CENTRAL ELEMENT OF EVOLUTION, THE ONLY THEORY THAT MAKES SENSE OF ALL BIOLOGY"

S. C. STEARNS, 1992

1.1) CADRE GÉNÉRAL

C'est avec "L'origine des espèces" (Darwin 1859) qu'ont été posés les fondements de la théorie de la sélection naturelle sur laquelle s'est développée toute la Biologie évolutive jusqu'à nos jours. La première grande avancée en biologie évolutive fut la naissance de la génétique avec en particulier l'acceptation des lois de la génétique mendélienne au début du XX^{ème} siècle. Une porte s'est ainsi ouverte pour l'étude des mécanismes de l'héritabilité des caractères. Le second bond en avant fut la distinction réalisée entre génotype et phénotype (Johannsen 1909), le premier faisant référence à toute l'information génétique d'un individu tandis que le second fait référence à l'expression de ce génotype. Ces deux notions sont aujourd'hui au cœur de toute la biologie évolutive.

Deux conditions fondamentales, complémentaires l'une de l'autre, sont nécessaires pour que le processus de sélection naturelle puisse agir (Stearns 1992). Ces deux conditions ont donné le jour à deux grands axes de recherche. La première d'ordre **génotypique** est la nécessité d'une certaine variabilité des caractères. L'étude des causes de ces variations et des contraintes qui les maintiennent a donné naissance à **la génétique des populations**. La seconde est la nécessité d'une variabilité de **la valeur sélective**¹ entre individus. Cette variabilité dépend des caractéristiques **phénotypiques** des individus. La transmission de certaines caractéristiques phénotypiques des parents aux enfants par l'intermédiaire du génome constitue donc la base de l'évolution et, par extension, de **la biologie évolutive**. La reproduction est le mécanisme primordial de cette héritabilité des caractères. Les modes et les stratégies de reproductions sont extrêmement diversifiés et la connaissance que l'on peut en avoir conditionne notre compréhension de l'évolution des êtres vivants.

1.1.1) Notion de valeur sélective

Les notions de "valeur sélective" et de "sélection naturelle" sont des concepts inventés par les biologistes pour résumer des interactions complexes (Stearns 1992). Une définition de la valeur sélective doit faire intervenir la part de la sélection naturelle réunissant à la fois l'unité sur laquelle agit la sélection naturelle et les processus aboutissant à des changements évolutifs en fonction des différences de survie et de stratégie de reproduction (Stearns 1992). Le concept théorique de valeur sélective représente donc la participation (potentielle,...attendue...?) d'un individu donné aux générations futures (Williams 1966a) et dépendra du sexe de l'individu considéré, en relation avec les proportions de mâles et de femelles dans la population (Bull et Charnov 1988).

¹ *Fitness*

La valeur sélective d'un individu ne se conçoit que dans un environnement donné et comparativement au reste de la population auquel appartient cet individu.

Une mesure de la valeur sélective d'un individu sera la fréquence relative de ses gènes dans la population. Pratiquement, on l'assimile au **succès reproducteur total**² (**LRS**) (mais voir McGraw et Caswell 1996) calculé comme le nombre total de fils et de filles produit par un individu donné durant sa vie entière et atteignant la reproduction (Williams 1966a, Clutton-Brock *et al.* 1982a, Armitage 1987a). Une extension de cette notion théorique est la **valeur sélective globale**³. Cette dernière est définie comme la somme de la valeur sélective directe, dont une mesure est le nombre de descendants atteignant l'âge de la reproduction, et de la valeur sélective indirecte des individus, dont une mesure sera le nombre de descendants des parents de l'individu considéré (frère, sœurs, cousins etc.), atteignant l'âge de la reproduction (Hamilton 1964).

Ceci posé, il faut rester conscient qu'il existe de nombreuses définitions de la valeur sélective plus ou moins équivalentes et qu'à chaque problème correspond une définition "optimale" de la valeur sélective (Stearns 1992). En fait, aucune définition générale n'a été trouvée à ce jour (Murray 1990). Par conséquent il n'existe pas non plus de réponse unique au problème de savoir comment doit être mesurée la valeur sélective (Grafen 1988) et il doit être trouvé pour chaque cas la "meilleure estimation possible".

1.1.2) Notions de **trait d'histoire de vie**⁴

Une "histoire de vie" est un ensemble de caractéristiques comportementales (Armitage 1981), physiologiques (Calder 1984, Sibly et Calow 1986), et anatomiques qui ont coévolué sous la pression de la sélection naturelle, en réponse à un problème écologique particulier (Stearns 1976). Durant les 30 dernières années, l'intérêt des chercheurs pour l'étude des traits d'histoire de vie n'a fait que croître. L'évolution complexe et hautement diversifiée des organismes amène à une variabilité importante des traits d'histoire de vie qui, combinés de multiples façons, interagissent pour moduler la valeur sélective des individus. Quelques traits d'histoire de vie relevés par Stearns (1992) sont la taille à la naissance, le patron de croissance, l'âge de maturité, la taille à maturité, le nombre, la taille et la sex-ratio des jeunes, l'investissement reproductif en fonction de l'âge, de la taille et du sexe et la survie en fonction de l'âge, de la taille et du sexe.

² *Lifetime reproductive success*

³ *Inclusive fitness*

⁴ *Life history traits*

La théorie des histoires de vie analyse comment les variations des traits d'histoire de vie conduisent à des variations de valeur sélective tandis que la génétique des populations s'intéresse aux conséquences que cette variabilité de la valeur sélective des individus aura sur la fréquence des gènes. La théorie des histoires de vie essaie de prédire les phénotypes qui doivent exister à l'équilibre tandis que la génétique des populations tente de prévoir le temps nécessaire pour atteindre cet équilibre, si tant est que celui-ci soit possible compte tenu des contraintes génétiques existantes.

Les traits d'histoire de vie sont donc tous intimement liés à la manière dont est conduit l'effort de reproduction et à la survie des individus.

1.1.3) Notion d'**allocation aux sexes**⁵

La plupart des modèles concernant l'évolution des traits d'histoire de vie prennent en compte des **compromis**⁶ qui prédisent une optimisation des traits d'histoire de vie (Boyce 1987). A la base de la majorité de ces modèles se trouve le principe de l'**allocation des ressources** qui postule que chaque organisme dispose d'une certaine quantité **finie** de ressources en terme d'énergie et d'éléments nutritifs (Williams 1966b) qui peuvent être allouées à la reproduction, la croissance et l'entretien des fonctions vitales (Gadgil et Bossert 1970).

Augmenter l'énergie ou toute autre ressource allouée à l'une de ces fonctions a pour corollaire la diminution des ressources disponibles pour les autres (Williams 1966b). Comme le remarque Fisher (1930), l'énergie disponible doit être répartie entre les fonctions reproductives et non reproductives. Par conséquent toute augmentation de la part allouée à la reproduction par les parents est susceptible d'avoir pour conséquence une diminution de leur probabilité de survie et donc de leur valeur sélective (Cf. § 4.1.1 pour une critique).

Les études concernant les traits d'histoire de vie se limitent souvent à l'étude de l'**Effort Reproductif** (ER) défini comme suit (Boyce 1987) :

$$ER = (\text{énergie allouée à la reproduction})/(\text{total de l'énergie disponible})$$

⁵ Sex allocation

⁶ Trade-off

L'ER peut être assimilé aux **soins aux jeunes**⁷, dans son sens le plus large, c'est-à-dire incluant toutes formes de dépenses parentales en vue de produire des enfants des deux sexes (Clutton-Brock 1991). D'une façon plus restrictive, on appellera **Investissement Parental**⁸ (IP) tout ce que les parents pourront mettre en œuvre en faveur d'un jeune (de la conception jusqu'à ce qu'il quitte ses parents) et qui augmentera ses chances de survivre mais qui, en contre partie, représentera **un coût** certain pour les parents en terme de survie, de condition (état physique, physiologique et énergétique) et de capacité à produire des jeunes supplémentaires (Trivers 1972, Trivers 1985).

La manière dont s'effectue la répartition des ressources entre les différentes fonctions reproductives (mâles et femelles) est nommée ***l'allocation aux sexes***. Autrement dit c'est la répartition des ressources parentales aux fonctions reproductives mâles et femelles (Charnov 1982).

1.1.4) Sex-ratio

La sex-ratio est la proportion de mâles dans un ensemble d'individus. J'appellerai **sex-ratio primaire** la proportion de mâles conçus à la fécondation lors d'un cycle de reproduction. Par **sex-ratio secondaire**, je ferai référence à la proportion de mâle dans les portées à un instant "t" (précisé au moment), mais situé après la fécondation et donc après l'action d'une éventuelle mortalité différentielle des individus.

1.2) LA THÉORIE DE L'ALLOCATION AUX SEXES

La théorie de l'allocation aux sexes, occupe une place centrale en biologie évolutive. Elle touche des secteurs très variés allant de la sélection pour la sex-ratio chez les espèces dioïques jusqu'à des problématiques apparemment éloignées telles que le moment optimal où des individus appartenant à une espèce à hermaphrodisme séquentiel doivent changer de sexe, l'allocation des ressources optimales entre le sperme et l'œuf pour une espèce à hermaphrodisme simultané et jusqu'à l'évolution de la dioécie par rapport à l'hermaphrodisme (Bull et Charnov 1988). L'unification de ces différentes problématiques dans un cadre commun est basée sur les similitudes existantes entre les différents modèles décrivant l'évolution de ces systèmes (Bull et Charnov 1988).

⁷ Parental care

⁸ Parental investment : "any investment by the parent in an individual offspring that increase the offspring's chance of surviving (and hence reproductive success) at the cost of the parent's ability to invest in other offspring" (Trivers – 1972)

La croissance des jeunes étant l'un des principaux éléments de la reproduction affectant les composantes démographiques et donc leur valeur sélective (Gaillard *et al.* 1989), la stratégie d'allocation des ressources entre les fonctions reproductives mâles et femelles mise en œuvre par les parents, a comme conséquence un retour direct en terme de valeur sélective, via une modification de la sex-ratio et du succès reproducteur. ***La théorie de l'allocation aux sexes étudie donc tous les mécanismes mis en œuvre par les parents ayant pour conséquence une maximisation de leur valeur sélective via une optimisation de la qualité et du nombre d'enfants de chaque sexe produits.***

1.2.1) Proportionnalité des gains en fonction de l'allocation des ressources

Reprenant la formulation de Frank (1987), si N familles investissent chacune m dans ses fils et f dans ses filles, alors pour un investissement de m dans les mâles, les parents produiront des fils avec une compétitivité telle qu'ils seront à l'origine d'un retour d'investissement $\mu(m)$. Ces fils entreront en compétition pour la reproduction dans la population avec les mâles produits par toutes les familles. Le retour global d'investissement sera donc $N\mu(m)$. Le retour d'investissement en terme de profit génétique (gains) obtenu *via* les fils par ce couple doit être calculer par rapport à l'ensemble de la population. Il sera donc égale à $\mu(m)/N\mu(m)$. De même les gains obtenus *via* les filles seront $\phi(f)/N\phi(f)$. Dire que les gains sont proportionnels aux ressources allouées revient à écrire $\mu(m)=am$ pour les fils et $\phi(f)=bf$ pour les filles avec a et b des constantes.

Autrement dit, **lorsque des parents doublent leur allocation en faveur d'un sexe, le profit génétique attendu double également quel que soit le niveau initial de l'investissement** (Frank 1990).

Tous les modèles construits sur cette base ne considèrent l'allocation aux sexes que par le biais de la sex-ratio et implicitement supposent que **les dépenses engagées pour chaque mâle sont identiques, de même que les dépenses engagées pour chaque femelle** (Cf. § 5.2 pour une critique de cette vision des choses).

1.2.1.1) Principe général de Fisher (1930)

C'est R.A. Fisher (1930), qui le premier a modélisé le fonctionnement des populations à la lumière des processus de la sélection naturelle. Il aborde à cette occasion le problème de l'allocation des ressources :

"In organism of all kinds the young are launched upon their careers endowed with a certain amount of biological capital derived from their parents.... If we consider the aggregate of an entire generation of such offspring it is clear that the total reproductive value of the males in this group is exactly equal to the total value of all the females, because each sex must supply half the ancestry of all future generations of the species. From this it follows that the sex ratio will so adjust itself, under the influence of Natural selection, that the total parental expenditure incurred in respect of children of each sex, shall be equal ; for if this were not so and the total expenditure incurred in producing males, for instance, were less than the total expenditure incurred in producing females, then since the total reproductive value of the males is equal to that of the females, it would follow that those parents, the innate tendencies of which caused them to produce males in excess, would, for the same expenditure, produce a greater amount of reproductive value ; and in consequence would be the progenitors of a larger fraction of future generations than would parents having a congenital bias towards the production of females. Selection would thus raise the sex-ratio until the expenditure upon males became equal to that of females.", (Fisher 1930, p.142 cité par Bull et Charnov 1988, et Franck 1990).

Sa théorie concernant l'allocation des ressources repose principalement sur 7 hypothèses fortes (Bull et Charnov 1988).

- 1- Sexes séparés (Fisher 1930).**
- 2- Biparentalisme (un père et une mère pour chaque individu) (Fisher 1930).**
- 3- Ségrégation mendélienne des allèles influençant la sex-ratio (Lewis 1941, Howard 1942, Shaw 1958, Hamilton 1967).**
- 4- Contrôle parental de la sex-ratio (Le génotype des parents influence la sex-ratio des jeunes produits) (Fisher 1930, Trivers 1974).**
- 5- Les parents disposent d'une quantité limitée de ressources à allouer à la production des jeunes et les coûts de production des différents jeunes sont additifs (Fisher 1930, McArthur 1965).**
- 6- L'appariement se réalise au hasard dans une population de taille infinie et sans structuration (Hamilton 1967).**
- 7- Les différences de sex-ratio entre les familles ne sont pas corrélées avec les différences de valeur sélective dues à des caractéristiques environnementales (exceptée une mortalité différentielle entre sexes) (Bull 1981, Bull et Charnov 1988).**

Des hypothèses 2 et 3, découle le fait que la théorie de Fisher repose sur un mécanisme de sélection fréquence - dépendant. En effet, comme le génome de chaque individu est issu pour moitié de son père et pour moitié de sa mère, les fonctions mâles et femelles ont le même **succès reproducteur**⁹ et la même contribution génétique à chaque génération. Les profits génétiques seront donc toujours plus importants pour un investissement supplémentaire dans le sexe pour lequel l'investissement total est le plus faible. La sélection naturelle favorise alors au niveau de la population un équilibre où les gains reproductifs des deux sexes seront identiques. On notera que ce processus génère sa propre correction par la sélection naturelle : c'est la rareté d'un sexe qui elle-même est à l'origine de la surproduction de ce sexe (Charnov 1982, Charnov 1985). Cette symétrie "un père – une mère" qui est à l'origine d'une sélection naturelle fréquence dépendante, aboutit à un **équilibre stable d'un point de vue évolutif**¹⁰ (ESS) pour lequel la moitié des ressources destinées à la reproduction est allouée à un sexe et l'autre moitié à l'autre sexe (Charnov 1993).

A ce moment, les retours d'allocation en terme de profits génétiques pour les parents sont égaux pour une unité allouée dans un mâle et une unité allouée dans une femelle. Autrement dit, les retours marginaux pour une allocation supplémentaire dans un mâle ou une femelle sont identiques quand la population est à l'équilibre (Frank 1990).

Nous ferons toujours référence à cette règle de l'égalité de l'allocation des ressources entre les deux sexes comme **le Principe Général de Fisher (PGF)**. Le PGF n'implique pas forcément la production d'une sex-ratio équilibrée au niveau de la population (autant de mâles que de femelles). En effet, s'il faut dépenser m pour la production d'un mâle et f pour la production d'une femelle, et que l'on pose n_m et n_f le nombre respectif de mâles et de femelles produits, alors le PGF nous amène à écrire l'équation suivante :

$$n_m \times m = n_f \times f \quad (1)$$

La sex-ratio (SR) à l'équilibre satisfaisant le PGF sera

$$SR = \frac{n_m}{(n_m + n_f)} = \frac{f}{m + f} \quad (2)$$

et satisfera toujours le principe d'égal allocation des ressources entre les sexes.

⁹ Reproductive success

¹⁰ Evolutionarily Stable Strategy

Dans le cas particulier où mâles et femelles sont également coûteux à produire pour leurs parents, alors de (1) on tire $n_m = n_f$ et de (2) $SR=1/2$. Au contraire, si les femelles sont par exemple 2 fois plus coûteuses à produire que les mâles, alors la sex-ratio à l'équilibre sera $SR=2/(2+1)$ soit 0,66. Ce coût différentiel entre les fonctions reproductives mâles et femelles peut intervenir par exemple lorsque l'un des sexes subit une mortalité plus forte que l'autre sexe durant la période d'IP (Fisher 1930, Leigh 1970, Charnov 1982) ou lorsque l'un des sexes rembourse une partie des ressources qui lui ont été allouées par un comportement améliorant la survie des jeunes produits au cours des cycles de reproduction suivants (Gowaty et Lennartz 1985, Emlen *et al.* 1986, Lessells et Avery 1987, Allainé *et al.* soumis - voir annexes). L'allocation totale aux sexes dépend donc à la fois de la sex-ratio et de la manière dont les parents investiront dans leurs fils et filles. Le PGF est encore à l'heure actuelle la pierre angulaire de la théorie de l'allocation aux sexes, bien que l'on puisse démontrer simplement qu'il est très sensible à des changements atteignant au moins l'une de ses hypothèses de base (Frank 1987).

Cette hypothèse de base transparaissant dans le modèle de Fisher est que **pour un même accroissement de ressources alloué à un sexe ou à l'autre, le retour d'investissement en terme de valeur reproductrice¹¹ doit être identique pour les deux sexes** (McArthur 1965, Hamilton 1967, Clark 1978, Charnov 1979, Charlesworth et Charlesworth 1981, Frank 1987). En revanche, le PGF n'est pas très sensible à nombre des caractéristiques des traits d'histoire de vie de l'espèce ou de la population considérée (Hardy 1997a). Par exemple, il n'est pas affecté par une mortalité différentielle entre mâles et femelles si celle-ci intervient après la fin de la période d'IP. En effet, dans ces conditions, une plus grande mortalité d'un sexe est exactement compensée par une augmentation du succès reproducteur des survivants de ce sexe (Leigh 1970). De même, le PGF n'est pas affecté par le type de système d'appariement (i.e. monogame ou polygyne) (Hardy 1997a). Si un certain nombre de mâles monopolisent les accouplements avec les femelles (toutes se reproduisant), la variance du succès en terme d'accouplements sera beaucoup plus faible chez les femelles. Malgré cette différence, si le succès reproducteur moyen des mâles et des femelles peut être différent, en revanche le succès reproducteur global sera identique pour les deux sexes. En effet, bien que les femelles produisant des fils "prennent" le risque que ceux-ci ne se reproduisent jamais, ce déficit est compensé par l'énorme retour obtenu via les fils qui eux se seront reproduits (Bull et Charnov 1988).

¹¹ Reproductive value

Depuis son énoncé, de très nombreux travaux sont venus formaliser le PGF, et le compléter. Majoritairement, les travaux théoriques concernant l'allocation aux sexes ont tenté de modéliser la sex-ratio : autrement dit de prédire la proportion de mâles qui sera produite lorsque la population sera à l'équilibre (Charnov 1982). Rapidement, la modélisation de cette stratégie de reproduction a été effectuée en terme d'ESS (Shaw et Mohler 1953). Les principaux développements apportés l'ont été pour des espèces ne présentant pas ou peu de soins aux jeunes et surtout sans compromis entre sex-ratio de la portée présente et reproduction future (Charnov 1982, Frank 1990). Au contraire, les oiseaux et les mammifères monogames dépensant beaucoup d'énergie dans les soins aux jeunes après la naissance, la sex-ratio des portées est en partie contrainte par le déterminisme génétique de détermination du sexe et la sex-ratio d'une portée influence souvent la reproduction suivante (Frank 1990).

1.2.2) Relation non linéaire entre allocation des ressources et gains obtenus

Les principaux développements des modèles concernant la théorie de l'allocation aux sexes intégrant les traits d'histoire de vie caractéristiques des oiseaux et des mammifères sont la prise en compte d'un retour d'allocation des ressources pas forcément linéaire en terme de valeur sélective (Charnov 1979, Maynard-Smith 1980, Frank 1987, Frank 1990), et d'une dimension individuelle où chaque parent peut choisir une stratégie d'allocation des ressources différente et où les jeunes produits peuvent avoir un coût (*sensu* Trivers 1972, 1985) en terme de valeur sélective (Frank 1987, Frank 1990). Ces différents modèles principalement empiriques seront plus précisément abordés dans le **Chapitre 3**. Toutefois deux modèles doivent être cités ici.

1.2.2.1) Modèle du critère de la valeur marginale

La première modification d'importance apportée à la théorie de l'allocation aux sexes et applicable aux espèces dioïques, est la prise en compte d'une relation non linéaire entre les ressources allouées aux jeunes et les gains qui en sont obtenus (Charnov 1979). En effet, doubler son investissement dans un jeune a peu de chance d'aboutir exactement à doubler le succès reproducteur de ce jeune. Au contraire produire deux jeunes identiques doublera exactement les profits génétiques attendus. Le critère de la valeur marginale dit qu'à l'équilibre, les parents doivent obtenir un même gain génétique en investissant un peu plus dans un sexe ou dans l'autre. Chez beaucoup d'espèces d'oiseaux et de mammifères au contraire, une augmentation de l'investissement dans les fils semble produire une augmentation des gains différente de ce que produit une même augmentation de l'investissement dans les filles (Trivers et Willard 1973, Clutton-Brock et Albon 1982, Clutton-Brock *et al.* 1982b, Clutton-Brock 1985).

Si l'allocation des ressources est identique entre les deux sexes, dès que les courbes de gain en fonction d'un investissement supplémentaire dans chaque sexe seront différentes, le retour en terme de valeur sélective pour les parents sera aussi différent. Le PGF ne sera donc plus respecté. Il existera au contraire une sélection fréquence dépendante favorisant un retour vers une égalité des gains en terme de valeur sélective (Charnov 1979, Frank 1987, Frank 1990). Le PGF et le développement de Charnov reposent toutefois sur deux présuppositions fondamentales. Tout d'abord, la variabilité génétique doit être suffisante dans la population pour que n'importe quel phénotype ayant des chances d'être avantage par la sélection naturelle puisse exister. Ensuite, chaque parent doit être lié de manière identique à ses fils et filles en ce qui concerne les gènes contrôlant la sex-ratio (Taylor 1988) ce qui sous-entend un contrôle autosomal de la sex-ratio.

1.2.2.2) Modèle de l'investissement minimal nécessaire¹²

Les vertébrés supérieurs (entre autres) n'ont en fait qu'un contrôle partiel sur la répartition des ressources avec comme cause principale l'existence d'une hétérogamétie mâle ou femelle contraignant la conception des jeunes. Le processus de conception des sexes s'effectue donc au hasard (mais voir Graziani 1994) et sa variabilité peut être décrite par une loi binomiale (Williams 1979). Le modèle de l'investissement minimal nécessaire (Frank 1987) basé sur celui de Maynard-Smith (1980) a cette particularité qu'il prend en compte pour chaque jeune amené à l'âge de première reproduction et avant de pouvoir discriminer les sexes, l'existence d'un coût incompressible sans lequel tout investissement supplémentaire n'a aucun sens. Par exemple, l'investissement minimal nécessaire à la production d'un œuf chez les oiseaux ou d'un nouveau-né chez les mammifères. Si ni œuf ni nouveau-né est produit, *a fortiori* aucun adulte reproducteur ne peut exister. De plus il suppose que la quantité de ressources à allouer à la reproduction peut varier entre familles. Il prend en compte les courbes de retour d'investissement pour chaque individu mâle et femelle et non, uniquement celles concernant le retour d'investissement total dans les fonctions reproductives mâle et femelle. Il suppose également la capacité des parents à ajuster la répartition des ressources entre les différents jeunes, une fois l'investissement minimal nécessaire réalisé. Enfin ce modèle s'adresse à des espèces ayant une taille de portée supérieure à un et dont la sex-ratio primaire est contrainte par le mécanisme de détermination du sexe (hétérogamétie + méiose) mais sans pour autant être obligatoirement fixée à 0,5 (Frank 1987).

¹² Packaging cost

Ce modèle analyse la répartition des ressources entre mâles et femelles dans une portée mais aussi entre individus de même sexe dans cette portée. Il prédit que sous certaines conditions, il peut exister des stratégies visant à modifier la composition des portées (e.g. avortement sélectif et/ou infanticide). Il montre également que plus le nombre de jeunes d'un sexe augmente, plus la courbe de retour d'investissement dans ce sexe se rapproche de la linéarité. Celle-ci est presque atteinte à partir de 8 jeunes du même sexe (Frank 1987). Plus la fécondité des parents est faible et, plus les courbes de retour d'investissement s'écartent de la linéarité. Dans ces conditions, la forme des courbes de retour d'investissement dans les mâles et les femelles vont diverger. Plus elles seront différentes et plus on s'attendra à un biais de l'allocation des ressources en faveur de l'un des sexes. L'écart au PGF sera donc d'autant plus grand que la fécondité des femelles diminuera, que les soins aux jeunes augmenteront (et donc que les parents auront la possibilité d'influencer la stratégie d'allocation aux sexes) et enfin que les différences entre les courbes de retour d'investissement dans les mâles et les femelles augmenteront (forte intensité de la sélection sexuelle). En définitive, ce modèle montre que **la complexité des compromis existant entre la taille, le sexe et le nombre de jeunes dans les portées, empêche toute prédiction simple concernant la distribution des types de stratégies adoptées par chaque famille ou concernant l'allocation aux sexes au niveau de la population** (Frank 1990).

L'allocation aux sexes comporte donc deux composantes fondamentales : le nombre de jeunes produits et les dépenses nécessaires à la production de ces jeunes. A l'équilibre, l'allocation globale dans chaque sexe sera identique (PGF – Fisher 1930). Si une population s'écarte de cet équilibre, une sélection fréquence dépendante opérera pour l'y ramener. Si la sélection fréquence dépendante est un trait omniprésent de l'allocation aux sexes, le principe d'égalité des ressources allouées aux fonctions reproductives mâles et femelles n'est pas nécessairement le résultat attendu (Frank 1990). Cependant, dans beaucoup d'exemples de biais observés de la sex-ratio, les théories explicatives avancées fournissent plus de nouvelles dimensions au PGF plutôt que des exemples de violation directe de cette théorie (Frank 1990).

1.3) CHOIX DE NOTRE MODÈLE D'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

Dans le cadre du PGF, si à l'équilibre une population présente un biais de la sex-ratio, cela sous entant qu'il existe une différence entre les dépenses associées à la production des individus des deux sexes.

La Marmotte alpine, rongeur inféodé aux milieux montagnards, est le plus gros mammifère hibernant vivant en France à l'heure actuelle. Elle fait partie des 5% environ d'espèces de mammifères ayant adopté la monogamie (Kleiman 1977) comme système social (contre 90% des espèces d'oiseaux). Les soins dispensés aux jeunes sont donc importants et les parents des deux sexes y prennent part. Aucun dimorphisme sexuel de taille n'est visible à l'œil nu. Elle est territoriale et donc tous les individus d'une famille partagent un même espace de vie. La dispersion des jeunes des deux sexes est retardée au moins jusqu'à l'âge de deux ans alors que la reproduction a lieu sinon tous les ans, du moins deux ans sur trois (Perrin 1993). Enfin, tous les individus de la famille hibernent ensemble durant l'hivers participant ainsi au réchauffement de tous les individus. Toutes ces caractéristiques biologiques, par ailleurs assez particulières, ne permettent pas de s'attendre à l'existence d'une allocations des ressources différentes entre fils et filles et donc à l'existence d'un biais de la sex-ratio chez cette espèce.

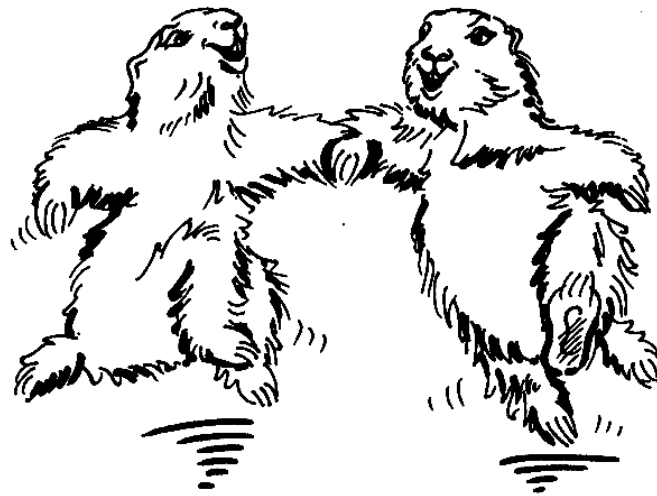
Cependant, depuis 1990 un suivi poussé de la population de Marmotte alpine de la réserve naturelle de la Grande Sassièrè a été mis en œuvre. Une investigation des caractéristiques biologiques de ce gros rongeur (organisation socio-spatiale et distribution des activités) a tout d'abord été réalisée (Perrin 1993). C'est à la suite de cette première approche de la biologie de la Marmotte alpine qu'a été émise l'hypothèse de l'existence d'une prédominance des portées comportant plus de marmottons mâles que femelles.

Nous avons donc décidé d'étudier les stratégies d'allocation aux sexes chez la Marmotte alpine : d'une part, afin de confirmer l'existence d'un biais de la sex-ratio dans les portées et de déterminer à quel niveau il apparaissait (individu ou population), et d'autre part si l'existence de ce biais était confirmée, pour comprendre les mécanismes évolutifs ayant conduit la marmotte alpine à exprimer ce patron particulier d'allocation aux sexes.

Dans ce manuscrit, prenant pour point de départ le Principe Général de Fisher, nous aborderons successivement les deux composantes de l'allocation aux sexes : à savoir le nombre de mâles et de femelles produits dans les familles mais aussi les dépenses associées à cette production. Après avoir décrit notre modèle biologique, nous nous intéresserons dans une première partie non seulement à la proportion des mâles et des femelles existante dans différentes classes d'âge de la population de Marmotte alpine étudiée, mais aussi à sa variabilité. Dans une seconde partie, nous chercherons à estimer les différences entre les dépenses énergétiques engagées dans la production des individus des deux sexes, leurs conséquences sur le succès reproducteur des parents et nous chercherons à détecter d'autres sources éventuelles de différence entre l'allocation dédiées aux individus des deux sexes, qui pourraient expliquer les proportions des sexes observées chez la Marmotte alpine. Enfin, nous conclurons en essayant de discerner un schéma général de fonctionnement de l'allocation aux sexes dans cette espèce.

CHAPITRE 2)

LA MARMOTTE ALPINE



2.1) POSITION SYSTÉMATIQUE

Embranchement : *Vertébrés*
Classe : *Mammalia*
Ordre : *Rodentia*
Sous-ordre : *Protogomorpha*
Superfamille : *Sciuridea*
Famille : *Sciuridae*
Sous-famille : *Sciurinae*
Tribu : *Marmotini*
Sous-tribu : *Marmotina*
Genre : *Marmota*
Espèce : *marmota*

2.1.1) La famille des Sciuridés

La famille des Sciuridés à laquelle appartient la Marmotte *alpine* compte 254 espèces distribuées en 48 genres (Corbet et Hill 1991). Elle comporte deux sous-familles : les *Petauristinae* regroupant les écureuils volants et les *Sciurinae* regroupant les écureuils arboricoles et terrestres. Les trois tribus composant la sous-famille des *Sciurinae* sont les *Tamiini* (genre *Tamias*, 21 espèces), les *Sciurini* (écureuils arboricoles) et les *Marmotini* (écureuils terrestres). L'histoire évolutive de la tribu des *Marmotini* est représentée **Figure 1**.

Les *Marmotini* compte deux sous-tribus : les *Spermophilina* (Chiens de prairies et écureuils terrestres) ainsi que les *Marmotina*. Le genre *Marmota* avec ses 14 espèces de marmottes appartient à cette sous-tribu. Les Sciuridés sont répartis pratiquement sur la planète entière. Les seules zones où ils sont absents sont la partie australe de l'Amérique du sud, l'Australie, Madagascar ainsi que certaines régions désertiques comme le Sahara, l'Arabie et l'Antarctique. Les niches écologiques occupées par les espèces regroupées dans la famille des Sciuridés sont également très diverses. On retrouve en particulier des espèces arboricoles, terrestres, semi-fouisseuses ou adaptées au vol plané et vivant aussi bien dans des milieux fermés (forêt) qu'ouverts (prairies rases, steppes, déserts, toundra). Entre ces deux extrêmes, tous les milieux intermédiaires sont possibles et en particulier les éboulis rocheux et les prairies de fauches caractérisées par le passage d'un état fermé (avant récolte) à un état ouvert (après la fauche des cultures).

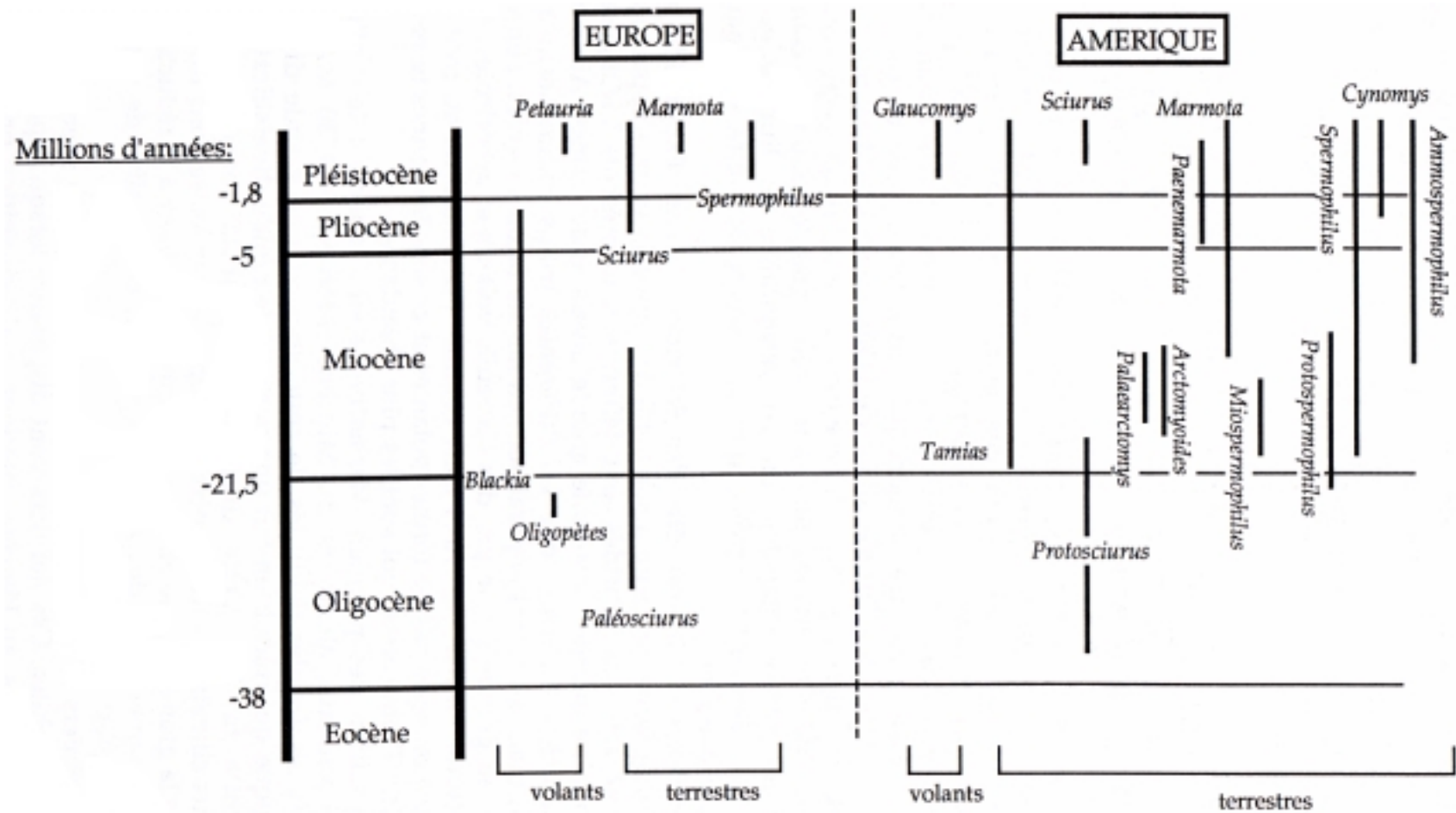


Figure 1 : Histoire évolutive des Sciuridés marmotini (d'après Giboulet 1995)

2.1.2) Le genre *Marmota*

Ce genre serait apparu durant le Pliocène en Amérique puis, à la fin du Tertiaire/début du Quaternaire, aurait migré vers le continent eurasiatique par le détroit de Béring. Les nombreux fossiles et les restes d'activités fouisseuses datant du Pleistocène retrouvés dans le sud de l'Eurasie, tendent à prouver qu'à cette époque les marmottes étaient beaucoup plus abondantes qu'aujourd'hui (Zimina et Gerasimov 1973). Les premiers fossiles européens remontent à environ 250000 ans, avant ou pendant la glaciation du Riss (Chaline 1972, Chaline et Main 1979). Durant les périodes froides de cette glaciation les marmottes européennes vivaient dans les plaines tandis que pendant les phases plus chaudes elles trouvaient refuge en altitude (Mann *et al.* 1993).

Les espèces du genre *Marmota* ont une origine phylétique récente (Zimina et Gerasimov 1973, Thomas et Martin 1993, Giboulet *et al.* 1997) et sont issues de la lignée *Spermophilus* suite à une radiation explosive (Giboulet *et al.* 1997) ayant eu lieu à la fin du Miocène il y a environ 6 millions d'années (Figure 2).

Les 14 espèces regroupées dans le genre *Marmota* sont les écureuils terrestres les plus grands. On retrouve

et 8 espèces eurasiennes :

6 espèces nord-américaines :

- M. broweri* (Marmotte de l'Alaska)
- M. caligata* (Marmotte des Montagnes Rocheuses)
- M. flaviventris* (Marmotte à ventre jaune)
- M. monax* (Marmotte commune)
- M. olympus* (Marmotte du Mont Olympe)
- M. vancouverensis* (Marmotte de Vancouver)

- M. baibacina* (Marmotte grise)
- M. bobak* (Marmotte des steppes)
- M. camtschatica* (Marmotte à tête noire)
- M. caudata* (Marmotte à longue queue)
- M. himalayana* (Marmotte de l'Himalaya)
- M. marmota* (Marmotte alpine)
- M. menzbieri* (Marmotte de Menzbier)
- M. sibirica* (Marmotte de Mongolie)

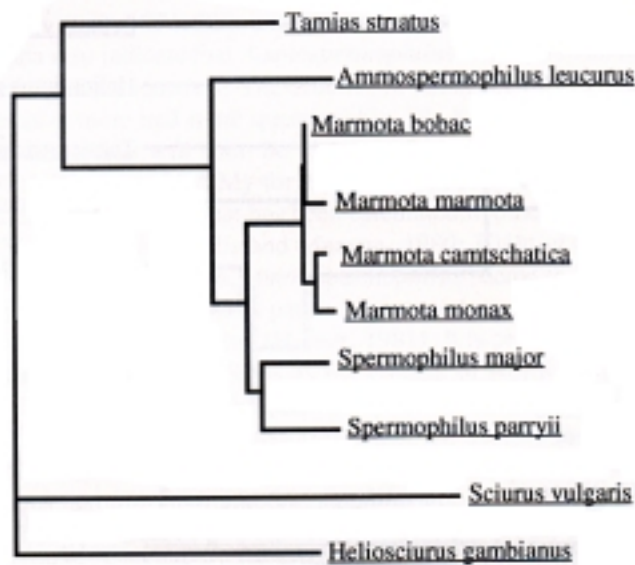


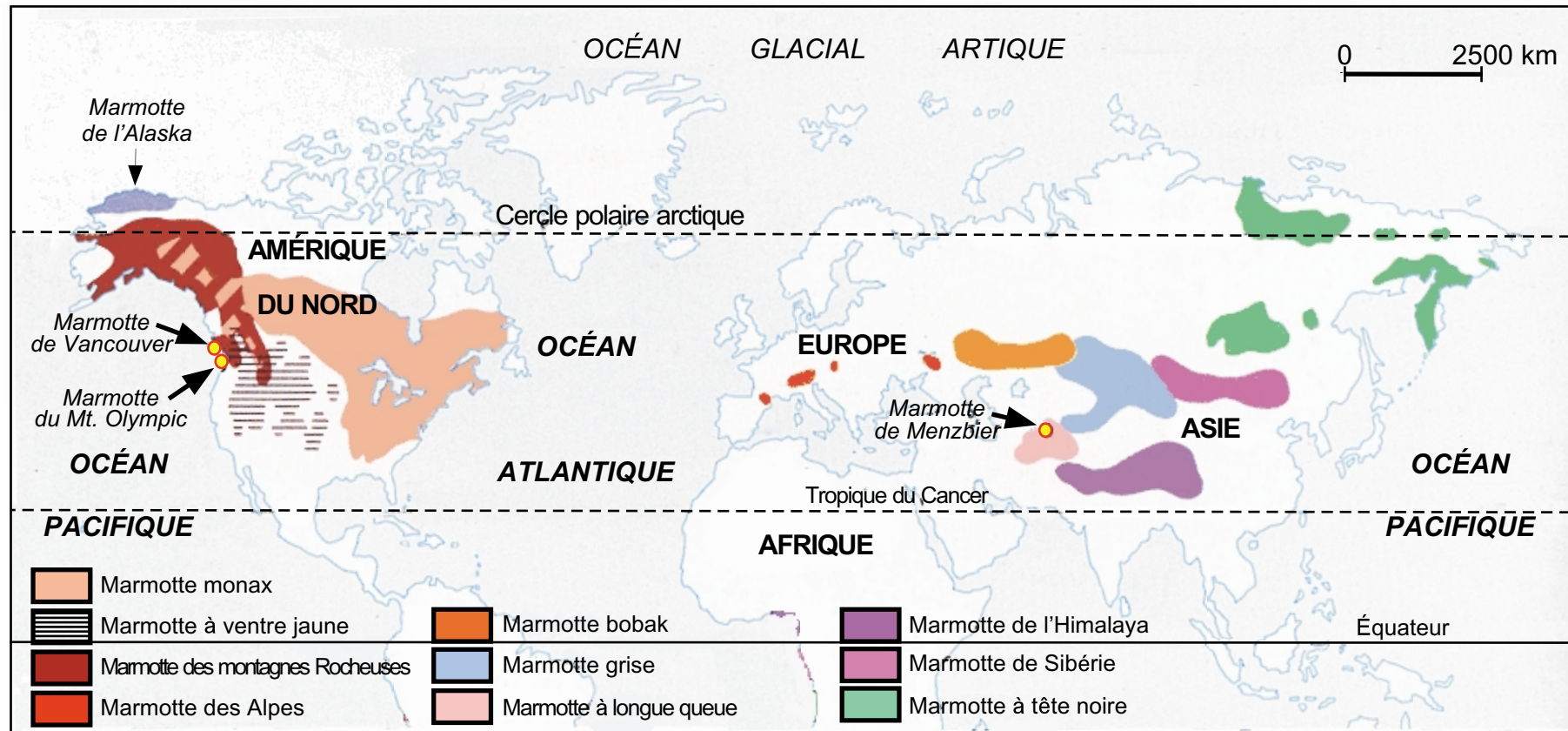
Figure 2 : Phylogénie de 7 espèces d'écureuils appartenant à la tribu des *Marmotini* (d'après Giboulet *et al.* 1997)

2.2) RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

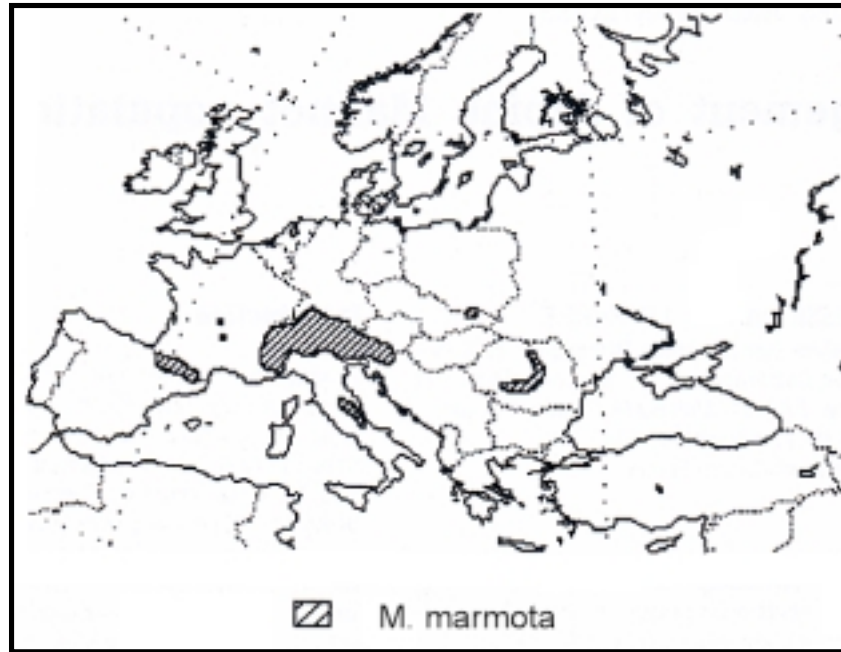
Les 14 espèces du genre *Marmota* se distribuent sur la totalité de la région holartique (Barash 1989) (Cf. Carte 1).

La répartition actuelle de la Marmotte alpine (Cf. Carte 2) s'étend sur tout l'arc Alpin (Ramousse et Le Berre 1993). On la retrouve des Carpates et des Monts Tatra en Slovaquie à l'est (Kratochvil 1961) jusqu'aux Alpes françaises et italiennes à l'ouest. A la suite d'introductions et de réintroductions (Ramousse et Le Berre 1993) on la retrouve également dans les Pyrénées (Couturier 1955, Herrero *et al.* 1994), le Massif Central et les Pré-Alpes (Bauges, Chablais, Chartreuse et Vercors).

En 1989, date du dernier recensement, elle était présente en France dans 493 des 1579 communes françaises (9 départements). La Marmotte alpine fait partie des espèces alpines en expansion constante depuis 1964 (Magnani *et al.* 1990). Elle occupe les alpages et prairies de fauche des étages alpin et subalpin entre 800 et 3200 m d'altitude (Forter 1975) avec une prédilection pour les pelouses d'adret (exposées au sud) (Allainé *et al.* 1994). Elle se rencontre rarement en forêt et dans le cas contraire principalement en lisière et dans les clairières.



Carte 1: Répartition géographique des 14 espèces du genre *Marmota* d'après (L'encyclopédie Larousse du monde Animal 1993)



Carte 2: Répartition géographique de la Marmotte Alpine sur l'Arc alpin (d'après Ramousse et Le Berre 1993).

2.3) CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DE LA MARMOTTE ALPINE

La principale caractéristique de ce rongeur inféodé aux milieux montagnards est une adaptation poussée aux milieux extrêmes. Cette adaptation à des conditions environnementales difficiles se traduit principalement par une phase d'hibernation permettant l'évitement de la majeure partie de l'hiver, et par un niveau de socialité très élevé (Barash 1974, Perrin *et al.* 1993) caractérisé par l'existence de la thermorégulation sociale (cf. § 2.3.3) (Arnold 1988).

2.3.1) Cycle biologique

Le cycle biologique de la Marmotte alpine (Figure 3) se décompose en deux grandes phases. Une phase d'hibernation d'environ 200 jours et une phase active d'environ 160 jours durant laquelle les marmottes doivent se reproduire et accumuler suffisamment de réserves graisseuses pour survivre à l'hibernation suivante. La Marmotte alpine entre en hibernation vers la mi-septembre avec une masse pouvant atteindre les 6 kg pour les marmottes occupant les meilleurs territoires. L'hibernation se déroule dans une chambre du terrier principal appelée "hibernaculum" et aménagée avec du foin ramassé dans le mois précédent l'entrée en hibernation.

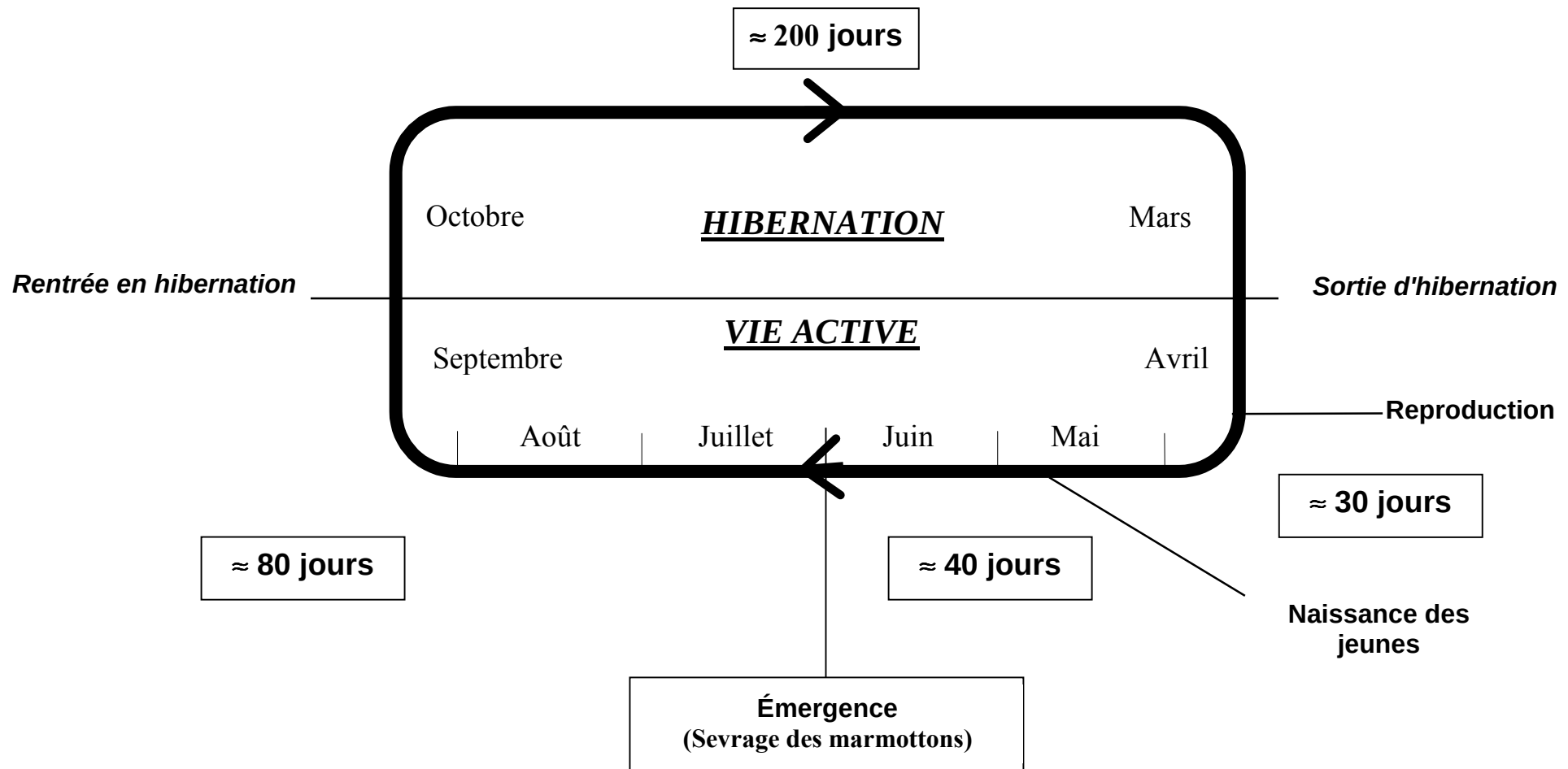


Figure 3 : Cycle biologique de la Marmotte Alpine

Toutes les entrées menant à l'extérieur sont bouchées à l'aide de terre, de graviers et de débris de poils et de foin. Au cours de l'hibernation, la température du terrier chute de 12°C à la fin de l'automne à 0°C au cours de l'hiver. Elle reste inférieure à 5°C durant les deux tiers de la durée de l'hibernation (Arnold *et al.* 1991). La température rectale des marmottes habituellement de 38 à 40°C chute jusqu'aux alentours de 4,5°C. La consommation d'oxygène est diminuée par un facteur 20 et les battements cardiaques se ralentissent de 180-220 battements/min. à 28 battements par minute pour une température rectale de 6°C (Couturier 1963). Les marmottes hibernant seules ont une dépense énergétique minimale lorsque la température ambiante de l'hibernaculum est supérieure à 5°C (Arnold *et al.* 1991). Au cours de l'hibernation, l'ensemble des marmottes dormant dans l'hibernaculum se réveille périodiquement de façon très synchronisée (Arnold 1988, Cochet 1991, Cochet *et al.* 1991). A l'occasion de ces réveils, leur chaleur corporelle remonte très rapidement (Cochet 1991). Les marmottes en profitent alors pour réorganiser le nid et uriner (Cochet 1991, Cochet *et al.* 1991). C'est le seul type d'évacuation des déchets du métabolisme subsistant durant cette phase.

Durant le mois d'avril les marmottes se réveillent définitivement et s'accouplent parfois avant même d'être ressorties à l'air libre. La gestation d'une durée d'environ 30 jours précède la naissance de 2 à 7 marmottons très immatures (Cf. § 4.2.1.2.1). Ceux-ci resteront dans le terrier de naissance durant environ 42 jours, moment auquel ils atteignent la coordination neuromusculaire suffisante pour échapper aux prédateurs et s'alimenter (Cf. § 4.2.1.2.2.1). L'émergence des jeunes hors du terrier de naissance correspond également à leur sevrage alimentaire.

2.3.2) Organisation sociale

La Marmotte alpine est organisée en groupes familiaux comprenant un couple d'adultes reproducteurs qualifiés de "résidents" accompagné des marmottes issues des portées des années précédentes. L'ensemble des individus composant le groupe familial défend un territoire dont les limites sont généralement constantes d'une année sur l'autre (Perrin 1993, Bel *et al.* 1995, Bel 1998). Les marmottes nées sur ce territoire restent sur leur territoire de naissance au minimum jusqu'à la maturité sexuelle atteinte à 2 ans et au plus tard jusqu'à leur quatrième année (Arnold 1990a, Arnold et Dittami 1997, Magnolon 1999). D'une façon générale les deux sexes dispersent bien que 6,8% des mâles et 11,4% des femelles héritent du territoire familial (Magnolon 1999) et remplacent leur parent en tant que nouveau résident reproducteur de ce territoire.

D'autre part, si les deux sexes se dispersent à maturité, les mâles se dispersent plus tôt que les femelles. En effet, 48,7% des mâles se dispersent à deux ans contre seulement 26,4% des femelles (Cf. § 4.4.1.2). **Le système social de la Marmotte alpine est donc la monogamie** (Perrin 1993).

Cependant chez la Marmotte alpine le système social ne doit pas être assimilé au système d'appariement. En effet, la monogamie comme système d'appariement sous-entend qu'un mâle et une femelle s'associent au moins pour un cycle de reproduction, les deux partenaires copulant exclusivement l'un avec l'autre (Kleiman 1977, Wittenberger et Tilson 1980, Wickler et Seibt 1985). Chez la Marmotte Alpine, si deux individus adultes de sexe opposé s'associent dans la défense du territoire et l'élevage des jeunes, il a été montré que les jeunes produits dans un groupe familial ne sont pas tous issus des parents présumés (Arnold *et al.* 1993, Goossens *et al.* 1996, Goossens 1998, Goossens *et al.* 1998). En fait il existe des marmottons issus de paternités hors couple dans environ 30% des portées et sur l'ensemble des jeunes produits environ 20% ne sont pas les enfants du mâle résident (Goossens *et al.* 1998).

Le territoire familial occupe une surface moyenne de $2,5 \pm 0.53$ ha (Allainé *et al.* 1994) allant de 0,9 ha à 2,8 ha (Perrin *et al.* 1993). Il comporte un système de terriers principaux qui généralement est dévolu à l'hibernation et à la naissance des jeunes (voir Pigozzi 1984 pour une description générale des terriers). L'ensemble des marmottes d'un groupe familial rentre au terrier principal pour la nuit et durant la journée pour se reposer. Il n'est pourtant pas rare qu'au plus fort de l'été, certaines marmottes préfèrent prendre leur repos de manière isolée dans des systèmes de terriers secondaires. Enfin, l'ensemble du territoire est parsemé régulièrement de terriers de secours (Graziani 1994) d'une longueur inférieure à 2 m dans lesquels les marmottes peuvent se mettre à l'abri rapidement en cas d'alerte.

2.3.3) La thermorégulation sociale

Devoir faire face à des conditions environnementales très difficiles a sans doute été de pair avec l'évolution d'un haut degré de socialité (Barash 1974, Arnold 1993a) et l'une des caractéristiques de ce haut niveau de socialité de la Marmotte alpine est l'existence de la thermorégulation sociale (Arnold 1988, Arnold 1991, Arnold 1993a, Arnold 1995).

La thermorégulation sociale agit selon deux axes différents : **d'une part** hiberner en groupe de grande taille augmente l'inertie thermique du groupe constitué par les individus hibernant ensemble et, ce faisant, limite les pertes de masse individuelle. De plus, la consommation énergétique individuelle est réduite car tous les individus hibernant ensemble se réveillent de façon synchronisée, se réchauffant ainsi les uns les autres (Arnold 1988). Cela diminue la mortalité hivernale des adultes et augmente les chances de réussir le prochain cycle de reproduction (Arnold 1986, 1988, 1991, 1995). **D'autre part** le réchauffement actif des juvéniles, s'il augmente les pertes de masse individuelle des adultes et subadultes apparentés, en revanche limite la mortalité des jeunes durant la première hibernation (Arnold 1986, 1988, 1990b, 1995, Allainé *et al.* soumis - voir annexes).

L'une des conséquences de la thermorégulation sociale est un retard de la dispersion des subadultes lorsque des juvéniles sont présents dans le groupe. Le surcoût énergétique dû à la présence de juvéniles est ainsi partagé par un plus grand nombre d'individus qui en retour gagnent en valeur sélective totale améliorée par la réduction de mortalité hivernale (Arnold 1990a, 1990b, Allainé *et al.* soumis - voir annexes).

2.3.4) Marmotte alpine et coopération pour l'élevage des jeunes

D'après Blumstein et Armitage (1999), les espèces dont **les individus reproducteurs coopèrent pour l'élevage des jeunes avec d'autres individus**¹³ satisfont généralement à trois critères bien précis (Solomon et French 1997, Blumstein et Armitage 1999) :

- a) *La dispersion est retardée au-delà de la maturité sexuelle.*
- b) *Il y a suppression de la reproduction chez les individus matures mais qui ne se sont pas dispersés.*
- c) *les adultes non reproducteurs aident à l'élevage des jeunes.*

D'après cette définition, **la Marmotte alpine peut être considérée comme une espèce coopérant pour l'élevage des jeunes** (Allainé *et al.* soumis - voir annexes). En effet, les subordonnés retardent leur dispersion jusqu'à la maturité sexuelle (2ans) et peuvent rester dans leur groupe natal jusqu'à l'âge de 4 ans (Arnold 1990a, Perrin *et al.* 1993, Magnolon 1999).

¹³ Cooperative breeders

D'autre part, la Marmotte alpine est une espèce "despotique" (*sensu* Vehrencamp 1983) qui induit une suppression presque complète de la reproduction des individus subordonnés (mais voir Goossens *et al.* 1996 pour un exemple d'échec du blocage de la reproduction chez une femelle subordonnée). Chez les mâles, le blocage de la reproduction est principalement dirigé vers les subordonnés qui ne sont pas apparentés au mâle résident (Arnold et Dittami 1997). Cependant, bien que la Marmotte alpine se conforme à une monogamie sociale, les copulations hors couple peuvent être fréquentes (Goossens *et al.* 1998) et parfois attribuables à un subordonné apparenté au mâle résident (Goossens *et al.* 1998).

Enfin, durant l'hibernation les marmottes subordonnées (et les deux résidents) réchauffent les juvéniles durant les réveils périodiques et leur fait économiser ainsi leurs réserves de graisse (Arnold 1988) (**Cf. § 2.3.3**). En particulier les subordonnés toilettent les jeunes et les recouvrent de foin. Cette forme de soins aux jeunes réalisée durant l'hibernation par d'autres individus que leurs parents, peut augmenter la survie des marmottons au cours de leur première hibernation (Arnold 1993b). Ce comportement a pour conséquence, à terme, une augmentation de la valeur sélective des parents mais en contre partie représente un coût, au moins énergétique, pour les individus coopérants (Arnold 1990b). La thermorégulation sociale a été décrite exclusivement chez la Marmotte alpine bien que l'hibernation en groupe soit largement répandue parmi les autres espèces de marmottes sociales (Zelenka 1965, Barash 1973, Holmes 1984).

2.3.5) L'infanticide chez la Marmotte Alpine

Lorsqu'un nouveau mâle arrive après la naissance des marmottons dans un groupe familial suite à l'éviction ou la disparition du mâle résident, ce nouveau mâle tue les marmottons présents dans ce groupe et qui ne sont pas de lui (Perrin *et al.* 1992, Coulon *et al.* 1995). L'infanticide chez les marmottes alpines aurait évolué comme une composante de la stratégie reproductrice des mâles remplaçant un mâle résident dans un groupe (Coulon *et al.* 1995). Ceci est en accord avec ce qui a été proposé chez d'autres espèces de mammifères comme le spermophile arctique (McLean 1983), les primates (Hausfater *et al.* 1982, Hausfater 1984), ou les lions (Packer et Pusey 1983).

Selon l'hypothèse du conflit entre générations (Pierotti 1991), les adultes pourraient s'engager dans l'infanticide pour éviter les coûts associés à l'adoption d'une progéniture qui n'est pas d'eux. Cependant Arnold (1990b) montre que le nouveau mâle résident ne supporterait pas le coût dû aux jeunes durant l'hibernation si ceux-ci ne lui sont pas apparentés. Par ailleurs l'infanticide pourrait réduire le coût de la thermorégulation sociale supporté par la femelle pendant l'hiver, maximisant ainsi son potentiel reproductif (Coulon *et al.* 1995).

2.4) SITE D'ÉTUDE ET POPULATION ÉTUDIÉE

2.4.1) La Réserve Naturelle de la Grande Sassièrè

Toutes les observations de terrain ont été réalisées dans la réserve naturelle de la Grande Sassièrè (45°29'N, 6°59'E). Ce site, géré par le Parc National de la Vanoise (PNV) depuis 1973 est situé sur la commune de Tigne. Notre site d'étude se présente sous la forme d'un vallon rectiligne orienté est-ouest, d'une altitude moyenne de 2350m. Ce vallon culmine à 3747m à l'aiguille de la Grande Sassièrè située sur sa frontière Nord. Le Sud est délimité par deux sommets : la pointe de la Bailletta (3071m) et la pointe de Picheru (2953m). Il est limité à l'Est par la frontière italienne le bordant jusqu'à la pointe de la Tsanteleina (3602m) et séparant la réserve du Parc National Italien du Grand Paradis. A l'Ouest enfin il est ouvert sur la vallée allant de Bourg-Saint-Maurice à Val-d'Isère (**Carte 3**).

Trois types d'exposition au soleil sont ainsi nettement déterminés : **Adret** sur les pentes sud des reliefs, **Fond de vallée** et **Ubac** sur les versants nord des reliefs. Le climat sévissant dans cette zone de haute montagne est particulièrement contrasté. Les températures journalières moyennes oscillent entre -15°C au mois de février et +20°C au cours du mois d'août. Cependant, les chutes de neige sont possibles à toutes époques de l'année. La végétation du vallon de type alpine et subalpine (Gensac et Rothe 1974) s'est fortement diversifiée et étendue lors de la mise en réserve du vallon, grâce notamment à l'arrêt du pacage de moutons transhumants. Cette réserve est maintenant considérée comme l'une des plus intéressantes et des plus riches en ce qui concerne les espèces végétales rares et les phytocénoses (Trotter 1976). Perrin (1993) fournit une liste détaillée mais non exhaustive de la faune et des groupements végétaux de ce vallon tandis que Gibault (1994) donne un inventaire des espèces végétales du site d'étude mangées par les marmottes (voir Gensac et Rothe 1974 pour une description précise de la végétation).

Les principaux prédateurs de la marmotte sur ce site sont le renard (*Vulpes vulpes*) et l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*). Bien que classée gibier (Janin 1995), la marmotte n'est pas chassée dans l'enceinte du PNV. De plus, il existe une très forte pression anthropique au cours de l'été suite à un important flux touristique non contrôlé au cours des mois de juillet et août (Gibault 1994).

2.4.2) Population étudiée

La population de marmottes de la réserve naturelle de la Grande Sassièrè est étudiée depuis 1990. Chaque année une observation systématique de cette population durant la période d'activité a été effectuée. A ce jour, 26 groupes familiaux différents sont étudiés mais 17 d'entre eux sont plus particulièrement suivis. Pour ces derniers, **la cartographie de leurs territoires et leur composition sont précisément connues et remises à jour en permanence**. La **Figure 4** précise la disposition des principaux territoires étudiés.

Comme le montre la **Figure 4**, les différents territoires de marmottes du vallon de la Grande Sassièrè sont très proches. Même si en dix ans trois nouveaux territoires ont été créés, ils sont issus du fractionnement de territoires existants auparavant. Le site semble donc être saturé du point de vue nombre de territoire. De fortes variations du nombre d'individus sont cependant enregistrées d'une année à l'autre. Ce sont les tailles des familles qui varient fortement en fonction des cycles de reproduction et de la mortalité hivernale. D'une manière générale, il semblerait que la population du vallon de la Grande Sassièrè soit stationnaire d'une année à l'autre.

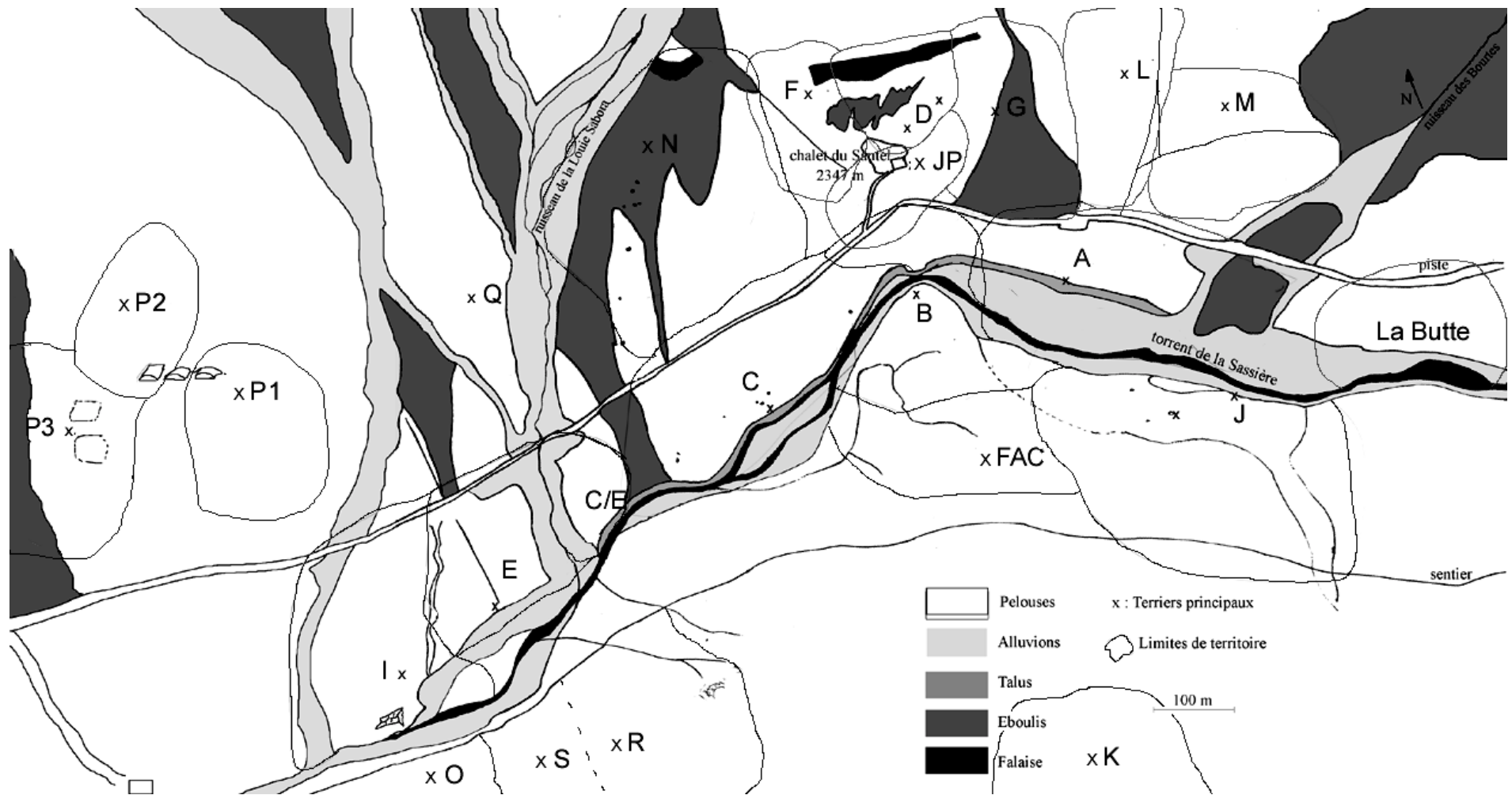


Figure 4 : Cartographie des groupes familiaux étudiés (© O. Giboulet)

CHAPITRE 3)

ANALYSE DES PROPORTIONS D'INDIVIDUS DES DEUX SEXES DANS LES PORTÉES

**"I WOULD REGARD THE PROBLEM OF SEX-RATIO AS
SOLVED"**

G.C. WILLIAMS (1966)

3.1) INTRODUCTION

Le principe général de Fisher concernant l'allocation aux sexes nous fournit un cadre évolutif nous expliquant pourquoi la majorité des espèces de vertébrés ont une sex-ratio primaire équilibrée (production d'autant de mâles que de femelles). Cependant, et en particulier durant les 20 dernières années, un nombre toujours croissant d'études a mis en évidence des déviations plus ou moins importantes de la sex-ratio en faveur de l'un ou l'autre sexe (revues dans Clutton-Brock et Iason 1986, Clutton-Brock 1991, Hardy 1997a). L'intensité, le sens (en faveur d'un sexe ou de l'autre) et le niveau d'application (individuel, groupe ou population dans son ensemble) des déviations observées à une sex-ratio équilibrée varient considérablement tant d'une espèce à l'autre que d'un groupe ou d'une famille à une autre. Parallèlement aux modèles théoriques développés (Cf. § 1.2), ces constats biologiques sont à l'origine d'un vaste ensemble de travaux tentant d'expliquer la variabilité de la sex-ratio par des théories évolutives à partir d'une approche plus empirique (e.g. Trivers et Willard 1973, Clark 1978, Emlen *et al.* 1986).

3.1.1) Extension du PGF aux groupes de reproduction

La problématique du PGF n'était applicable qu'au cas **des populations** larges (infinies) et prises dans leur entier. Il était alors implicite que les parents allouaient autant de ressources à chaque mâle et chaque femelle. À cause du déterminisme hétérochromosomique de détermination du sexe et du phénomène de la méiose, on s'attend donc globalement à obtenir des proportions identiques de mâles et de femelles dans les portées (cf. Figure 5).

Cependant, le PGF prédit la sex-ratio moyenne de la population mais pas sa distribution (Hardy 1997a). En effet, si la fécondation se déroule au hasard, alors la formation de chaque nouvelle portée peut être assimilée à un processus de Bernouilli, autrement dit à un tirage aléatoire d'un sexe parmi deux répété autant de fois qu'il y a de jeunes dans la portée. Dans ce cas, les proportions respectives de mâles et de femelles dans les portées doivent varier du “tout mâle” au “tout femelle”, avec tous les intermédiaires possibles. La distribution des sex-ratios dans les portées devrait alors suivre une loi binomiale. Dans les populations naturelles on devrait donc trouver tous les niveaux de variation de l'allocation aux sexes suivant les familles considérées (Bodmer et Edwards 1960, Kolman 1960).

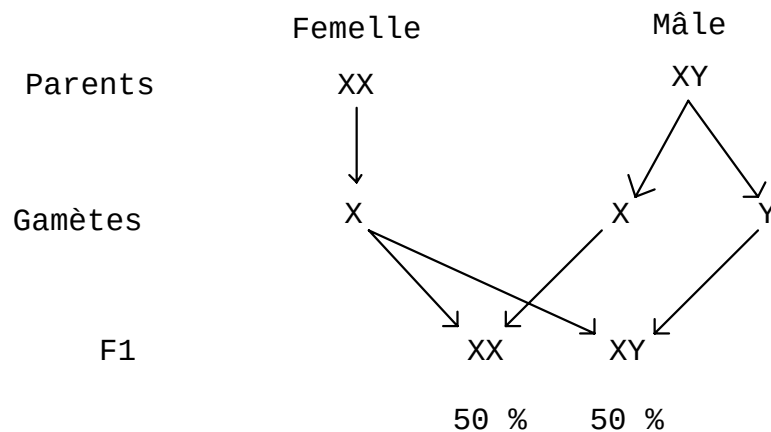


Figure 5 : Dans un déterminisme hétérochromosomique de détermination du sexe, la génétique mendélienne nous conduit à attendre autant de mâles que de femelles (exemple de l'hétérogamétie mâle rencontrée chez les mammifères)

Pour Kolman, la sélection naturelle est insensible à la variance de l'allocation aux sexes entre les familles. Autrement dit à l'équilibre l'allocation aux sexes serait un caractère neutre (Frank 1990). La sélection naturelle n'agirait alors que sur la répartition d'ensemble des ressources au niveau de la population. Ainsi, en fonction des conditions environnementales, seule est "fixée" la sex-ratio moyenne des portées au niveau de la population mais en aucun cas sa variance (Kolman 1960). **Les stratégies d'allocation aux sexes de chaque famille dépendraient donc d'optima locaux. La variance attendue des sex-ratios serait donc plus grande qu'attendue sous l'hypothèse d'une distribution binomiale.**

Verner (1965), conteste cette dernière assertion. Pour lui, si la sélection naturelle favorise les variations de la sex-ratio optimisant l'allocation des ressources entre sexes, réciproquement elle agira contre celles tendant à l'éloigner de l'équilibre. Ainsi, non seulement il y aura allocation identique entre fils et filles au niveau de la population, mais le même phénomène agira également pour une moindre part au niveau individuel. La conséquence directe de cette hypothèse, est **une tendance à la stabilisation de la sex-ratio (pas forcément à 0,5). La variance attendue des sex-ratios serait donc plus petite qu'attendue sous l'hypothèse d'une distribution binomiale.**

3.1.2) Biais de la sex-ratio au niveau de la population : **La compétition pour des ressources locales¹⁴ (LRC)**

Clark (1978), observe chez le Galago à queue touffue (*Galago crassicaudatus*) une sex-ratio à la naissance biaisée vers les mâles (jamais en faveur des femelles), non seulement *in situ* mais aussi dans les naissances en captivité. La compilation des données concernant les collections des musées, présente ce même biais en faveur des mâles. Si tant est que le genre et le nombre d'individus présents dans les musées soient une estimation des proportions des sexes dans la nature, ce biais implique au niveau spécifique, une plus grande proportion de mâles que de femelles.

La structure sociale de cette espèce est le groupe familial. Fils et filles interagissent également entre eux, et avec d'autres individus plus jeunes, des deux sexes. Au fur et à mesure qu'ils grandissent, les jeunes mâles s'écartent de plus en plus de leur mère et bougent énormément. A l'âge adulte, leurs domaines vitaux sont plus importants que celui des femelles et surtout différents. Celles-ci au contraire, même arrivées à maturité restent proches les unes des autres, avec des domaines vitaux possédant de larges portions communes. Au moment où les femelles apparentées du groupe familial sont gestantes, ou élèvent leurs jeunes, leur mobilité se trouve fortement réduite et toutes les mères se retrouvent exploiter les mêmes aires fortement productives (peu nombreuses et de taille réduite). Il y a donc **compétition pour les ressources locales**. Pour Clark, le biais de la sex-ratio à la naissance en faveur des mâles serait la conséquence d'une utilisation différente des ressources locales, entre les fils et les filles apparentés d'un même groupe familial. Étant donné que les fils partent plus tôt et plus loin du domaine vital maternel que leurs sœurs, leur valeur sélective ne dépendra pas des proportions de fils et de filles dans la portée. Au contraire, le nombre de descendants des femelles, variera de façon inversement proportionnelle avec la quantité de ressources disponibles sur le territoire familial. De même, il variera avec le nombre de sœurs exploitant le même domaine vital.

Les conséquences de l'hypothèse de Clark pour la sex-ratio sont les suivantes. Tant que les ressources locales seront suffisantes, les femelles matures donnent naissance à autant de mâles que de femelles. Le recrutement de ces dernières permet de former un groupe plus efficace face aux contraintes de l'environnement (surveillance des jeunes, des prédateurs, empêcher la venue d'étrangers, etc....).

¹⁴ Local resource competition

A l'inverse, lorsque leur nombre augmente, il deviendra limitant par rapport aux ressources disponibles. Les femelles auront alors “avantage” à produire des fils qui, ayant des domaines vitaux différents, n'entreront pas en compétition avec elles.

Clark nous propose donc une stratégie uniforme des femelles au niveau de la population (production de plus de fils que de filles par portée), anticipant une augmentation de la compétition entre individus de sexe féminin pour une quantité de ressources limitée. L'une des conséquences sera une limitation de la taille des groupes (Silk 1983). Cette hypothèse implique également qu'un déséquilibre en faveur du sexe dispersant intervient dès la naissance ; que celui-ci persiste dans la structure sociale du groupe familial, et qu'il soit perceptible à long terme chez toute l'espèce. Conformément à cette hypothèse, on retrouve chez les singes araignées (*Ateles paniscus*) chez qui la philopatrie mâle est la règle, un déséquilibre inverse de la sex-ratio (McFarland Symington 1987). Alors que les femelles se dispersent à la maturité sexuelle, les mâles restent sur leur lieu de naissance pour se reproduire. Le déséquilibre de la sex-ratio à la naissance observé est en faveur des femelles et se retrouve dans des proportions identiques durant le stade d'investissement parental et chez les adultes.

Ce modèle de la LRC repose cependant sur deux hypothèses peu réalistes : **i)** à la fois les succès reproducteurs des mâles et des femelles sont censés augmenter linéairement avec les ressources qui leur sont allouées, bien que les gains génétiques obtenus augmentent de façon non linéaire à cause de la compétition entre individus apparentés. **ii)** Compétition et accouplements sont censés avoir lieu uniquement entre individus apparentés (Frank 1990).

3.1.3) Variabilité locale de la sex-ratio

3.1.3.1) Position dans la hiérarchie du groupe

Un certain nombre d'études expliquent un biais femelle de la sex-ratio en relation avec le statut maternel de "dominant" ou de "subordonné" (Altmann 1980, Simpson et Simpson 1982, Silk 1983, McFarland Symington 1987, Altmann *et al.* 1988, Lloyd et Rasa 1989).

Comme Clark (1978) chez *Galago crassicaudatus*, Altmann (1980) chez le babouin *Papio cynocephalus*, ainsi que Simpson et Simpson (1982) chez le macaque rhésus *Macaca mulatta*, constatent que les filles restent dans leur groupe d'origine et s'y reproduisent, tandis que rapidement les fils se dispersent. Chez ces mêmes espèces, ils mettent en évidence la transmission mère → filles, du rang social, mais aussi la valeur sélective plus importante des individus de haut rang, par rapport à ceux de rang subordonné.

Le rang des fils dans leur nouveau groupe ne semble pas dépendre de celui de leur mère. Ainsi, dans ce système hiérarchique matrilineaire, les femelles de rang dominant auront plus de chance d'augmenter leur valeur sélective en produisant plus de femelles, tandis que les mères de moindre rang auront moins à perdre en produisant des mâles, dont le statut dans un groupe différent sera peut-être plus élevé. Selon cette théorie, un haut rang social favoriserait ainsi l'apparition d'un biais de la sex-ratio, envers le sexe qui hérite du rang social des parents.

On notera ici, que transmission du rang et compétition pour des ressources locales, en tant que mécanismes explicatifs d'un biais dans la sex-ratio, ne sont pas exclusives l'une de l'autre. En effet, le biais femelle est observé pour les femelles dominantes (Altmann 1980, Simpson et Simpson 1982), tandis que Silk (1983) étudie un biais mâle dans des groupes où il y a compétition pour les ressources locales. Dans ce cas, ce n'est pas la sex-ratio des portées des femelles dominantes qui sera ajustée, mais bien celle des femelles dominées. En général, un haut rang social est synonyme d'un meilleur accès aux ressources. A l'inverse, les femelles de moindre rang seront en compétition ; entre elles pour les ressources restantes d'une part, mais aussi dominantes contre dominées. Pour ces dernières, une prépondérance du sexe dispersant dans les portées serait ainsi "la bonne stratégie".

Ce mécanisme d'action du rang social sur la sex-ratio, est cohérent chez plusieurs groupes de mammifères : certains primates (voir précédemment), mais aussi différentes espèces d'ongulés comme le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le zèbre de montagne (*Equus zebra zebra*) (Clutton-Brock *et al.* 1984, Clutton-Brock *et al.* 1986, Lloyd et Rasa 1989). Chez le singe araignée il existe une forte différence de la sex-ratio entre femelles de haut rang et les subordonnées (McFarland Symington 1987). Alors que les premières produisent autant de fils que de filles, les femelles de moindre rang donnent naissance à une majorité de filles. Il ne s'agit donc pas ici d'un biais général de la sex-ratio à la naissance. Contrairement à l'interprétation de Hiraiwa-Hasegawa (1993), la LRC pourrait donc agir à un niveau individuel (voir Komdeur 1996, Komdeur 1997 pour un autre exemple). Les femelles de haut rang ayant un accès facile à la nourriture, ne seraient pas limitées et produiraient donc globalement autant de fils que de filles. Les femelles de moindre rang elles, seraient en compétition pour les ressources restantes et produiraient globalement une majorité du sexe dispersant.

Cependant, ce mécanisme peut également être considéré sous un autre angle. En effet, une position dominante dans le groupe sera souvent synonyme d'une **meilleure condition** (santé physique voire "psychologique") que la moyenne, ce qui pourrait influencer la sex-ratio.

3.1.3.2): Hypothèse de Trivers et Willard

Trivers et Willard (1973) proposent un modèle empirique pour l'allocation aux sexes. Ils montrent que sous certaines conditions très précisément définies, la sélection naturelle tend à favoriser à la naissance, une déviation systématique par rapport à une sex-ratio équilibrée (autant de mâles que de femelles). Cette déviation sera fonction de la condition de la mère durant le stade d'investissement parental. Cette hypothèse repose explicitement sur trois présupposés fondamentaux.

- a) Les mères, en meilleure condition que la moyenne des femelles du groupe, seraient plus à même que les autres de porter et d'élever leurs jeunes. Cet état se retrouve au niveau des jeunes, lorsque le stade d'investissement parental est terminé.
- b) Les différences observées à la fin de l'investissement parental seraient maintenues durant la vie entière de l'individu.
- c) De telles différences affecteraient le succès reproducteur des mâles de façon plus marquée qu'elles ne le feraient chez une femelle de même condition.

Ainsi, ce modèle prédit que les mères en bonne condition auront plus de chance de voir leur nombre de descendants s'accroître si elles produisent des mâles, tandis que les femelles en mauvaise condition, perdront moins en produisant des femelles. Si l'on suppose que le biais de la sex-ratio à la naissance est une mesure de l'investissement parental de la mère dans un sexe plutôt que dans l'autre, et que celui-ci est fonction de la condition maternelle, alors **les femelles bien portantes ont plus de chances d'augmenter leur valeur sélective en augmentant la proportion de mâles dans leurs portées, tandis que celles qui sont moins bien portantes, atteindront le même résultat en la diminuant** (mais voir Leimar 1996).

Il faut souligner cependant que les auteurs supposent que les différences observées à la fin de l'investissement parental, chez un individu issu de mère en meilleure condition durant cette période, se traduiront par un jeune en meilleure santé, plus vigoureux et plus lourd. Le fait que cet état lui assure une augmentation plus importante du succès reproducteur que ce que pourrait en retirer une femelle, souligne le fait que ce modèle est construit pour des espèces polygynes. De plus ce modèle est dédié aux espèces dont le nombre de jeunes par portée est limité voir unique.

Un très bon exemple d'application de cette théorie est d'ailleurs proposé par Clutton-Brock *et al.* (1982b, 1984, 1986). Leur étude sur le cerf élaphe, de l'île de Rhum, non seulement rapporte des observations identiques aux prédictions de Trivers et Willard, mais en plus, valide les 3 présupposés de la théorie. D'autres témoignages selon lesquels une bonne condition maternelle serait à l'origine d'une sex-ratio élevée, ont été rapportés chez différentes espèces de mammifères polygynes (par exemple le bison *Bison bison* : Rutberg 1986, l'opossum *Didelphis marsupialis* : Austad et Sunquist 1986, le ragondin *Myocastor coypus* : Gosling 1986a, Gosling 1986b, le phoque gris *Halichoerus grypus* : Anderson et Fedak 1987, le renne *Rangifer tarendus* : Kojola et Eloranta 1989). Si l'on prend comme hypothèse nulle la théorie mendélienne, nous devrions avoir ici une variance de la sex-ratio dans les portées plus grande que dans une distribution binomiale (Kolman 1960, Williams 1979).

A l'heure actuelle, si l'on tient compte de l'ensemble des présupposés de ce modèle, il y a un manque presque complet d'études empiriques apportant des preuves vérifiant le modèle de Trivers et Willard tel que définit originellement (revue dans Hewison et Gaillard 1999). Une formulation plus générale de ce modèle devrait être que les femelles de haute qualité doivent investir plus dans les jeunes du sexe qui obtiendra le plus grand bénéfice (en terme de succès reproducteur future) à partir d'un investissement initial donné comme l'allaitement ou le rang social (Hewison et Gaillard 1999). De plus l'influence de l'investissement maternel devra être mesurée en terme de valeur reproductive et non de succès reproducteur (Hewison et Gaillard 1999).

Avec le modèle de Trivers et Willard, il y a ajustement individuel de la sex-ratio quand une femelle utilise des informations concernant son propre phénotype et l'environnement dans lequel elle vit, pour ajuster en conséquence la sex-ratio des jeunes qu'elle produit. Cependant, si une certaine qualité maternelle est transmissible aux enfants, il n'est pas vrai de dire que tous les petits enfants sont de valeur égale (Leimar 1996). Un fils d'une femelle de bonne qualité peut être également de très bonne qualité et monopolisera les accouplements aussi bien avec de bonnes et de moins bonnes femelles et donc ses descendants seront de qualité hétérogène. Au contraire si la qualité maternelle se transmet, les mères de bonne qualité auront toujours une descendance de bonne qualité via les filles. Dans ces conditions, les petits enfants produits par les filles sont en moyenne plus "valables" que ceux produits par les fils.

Leimar (1996) dans la même optique qu'Hewison et Gaillard (1999) propose un modèle explicitant ce problème. Il montre que lorsque la corrélation entre qualité maternelle et qualité des filles est faible, alors les résultats de Trivers et Willard sont respectés. S'il existe une forte corrélation entre qualité de la mère et de la fille, alors les résultats attendus sont inverses aux prédictions de Trivers et Willard. Les mères de bonne qualité préféreront faire des filles. ***Ce travail montre que la valeur reproductive des enfants doit être préférée à leur succès reproducteur pour comparer les bénéfices retirés d'une production préférentielle d'un sexe plutôt que l'autre.*** Lorsque la qualité des filles dépend fortement de celle de la mère (c'est-à-dire lorsque la qualité maternelle explique plus de 25% de la variabilité de la qualité des filles), alors même une influence modérée de la qualité sur le succès reproducteur peut amener à une plus forte variation de la valeur reproductive des femelles par rapport aux mâles (Leimar 1996). Ce modèle repose cependant sur certaines hypothèses fortes comme l'absence de recouvrement des générations, ce qui écarte du modèle toutes les espèces dont la dispersion est retardée ; des mâles ayant des partenaires avec une qualité définie au hasard, mais cela suppose qu'il n'y a pas de choix du partenaire ou, tout au moins, pas sur des critères de qualité ; et surtout que la qualité des jeunes ne dépend pas du père ce qui exclut les espèces où le mâle participe de façon importante aux soins aux jeunes (espèces monogames en particulier !).

Le mécanisme proposé ici agit au niveau individuel. Dans un premier temps certains auteurs ont pensé que ce modèle empirique ne sortait pas forcément du cadre du **PGF** d'égalité de l'allocation des ressources entre les fonctions reproductives mâles et femelles **au niveau de la population**. En effet, Trivers et Willard parlent d'un investissement parental en moyenne égal entre fils et filles. Mais dans chaque groupe, il y aura des femelles en meilleures conditions que la moyenne et réciproquement.

Le haut degrés de polygynie nécessaire au modèle de Trivers et Willard, implique généralement que la courbe de retour d'investissement dans les mâles $\mu(m)$ soit de type sigmoïdal et surtout qu'elle soit différente entre sexes. Or, au niveau de la population, l'écart au PGF sera d'autant plus important que la fécondité sera faible (c'est au contraire l'un des présupposés du modèle de Trivers et Willard), qu'il existe un haut niveau de soins aux jeunes et donc d'autant plus de facilité pour les parents à manipuler l'allocation des ressources (c'est le cas des mammifères en général et tout particulièrement de ceux pour lesquels la dispersion est retardée), et enfin cet écart au PGF sera d'autant plus fort que l'intensité de la sélection sexuelle sera forte (c'est là encore l'un des présupposé du modèle de Trivers et Willard) et donc que les différences dans la forme des courbes de retour d'investissement entre mâles et femelles augmente. Si $\mu(m)$ et $\phi(f)$ étaient identiques, alors aucun des deux sexes n'aurait d'avantage sur l'autre pour un niveau particulier de ressource et le modèle de Trivers et Willard ne fonctionnerait plus.

Il faut rappeler ici que d'après Frank (1987, 1990) pour que le PGF soit respecté (il se situe au niveau de la population), il faut que les courbes de retour d'investissement dans les deux sexes soient linéaires. Dans le modèle de Trivers et Willard, Frank (1987) montre que la seule façon d'avoir à la fois $\mu(m)$ et $\phi(f)$ linéaires, et en même temps un retour d'investissement différent pour les deux sexes est d'avoir un "coût fixé" pour chaque sexe (modèle des "Fixed costs" Frank 1987, Comm. Pers.). Ce dernier point est en opposition avec l'idée de Trivers et Willard d'un ajustement de l'investissement maternelle à sa capacité. Dans ce cas en effet, le "coût des individus" dépendra de la mère dans un lieu et un environnement donné définissant ainsi des optima locaux. En fait, la linéarité est quasiment atteinte dès que la portée comprend au moins 8 mâles (Frank 1987, 1990) mais à ce moment au moins l'une des hypothèses de base du modèle est violée, à savoir la taille de portée réduite (Trivers et Willard 1973). **Le modèle de Trivers et Willard concernant les biais de l'allocation des ressources au niveau inter et intra familial, a donc pour corollaire un biais de l'allocation des ressources au niveau de la population (Frank 1987, Frank 1990).** Pour que ce ne soit pas le cas, il faudrait contraindre le modèle de manière à ce que les gains en terme de succès reproducteurs soient exactement compensés par la diminution de valeur sélective due à l'allocation des ressources supplémentaire ce qui serait un cas particulier (Frank Com. Pers.).

3.1.4) Objectifs de ce chapitre

Dans ce chapitre, nous allons aborder l'analyse de la première composante de la théorie de l'allocation aux sexes : à savoir les proportions respectives des sexes chez la Marmotte alpine (la sex-ratio).

Dans un premier temps, nous analyserons la sex-ratio au niveau de la population étudiée. Après une description générale de la population du point de vue des sexes en fonction de l'année et des différentes classe d'âges, nous essaierons de déterminer la sex-ratio globale de notre population ainsi que sa répartition par classe d'âge. Dans un second temps, nous étudierons la variance de la distribution des sex-ratios à l'émergence entre les différentes familles. Nous essaierons de déterminer si la composition des portées répond à un mécanisme aléatoire de production des individus (la distribution des SR suit une loi binomiale - cf. § 3.1.1), ou bien au contraire si les sex-ratios observées à l'émergence sont le résultat d'une pression de sélection uniforme s'appliquant à toute la population (variance inférieure à la loi binomiale - cf. § 3.1.2) ou dépendent d'optima locaux (variance supérieure à la loi binomiale - cf. § 3.1.3).

Deux prédictions peuvent être avancées quant aux recherches entreprises :

a) La Marmotte alpine est un rongeur monogame, où les deux sexes participent activement aux soins parentaux. De plus aucun dimorphisme sexuel en terme de taille n'est visible ce qui suggère un même coût métabolique des deux sexes. Enfin les deux sexes se dispersent une fois arrivée à la maturité sexuelle. Dans le cadre du principe général de Fisher, **il ne devrait donc pas y avoir de biais de la sex-ratio au niveau de la population.**

b) Le système sociale de la Marmotte alpine conjugué à l'absence de dimorphisme sexuel visible suggère un faible niveau de compétition pour l'accès à la reproduction. La taille de portée est comprise entre 2 et 7. La quantité de soins aux jeunes est particulièrement importante et la période d'investissement parental s'étend sur 2 années minimum et parfois jusqu'à 4. Toutes ces caractéristiques de la Marmotte alpine sont autant de violations des présupposés du modèle de Trivers et Willard. Cependant, il en reste l'idée fondamentale à savoir **l'existence possible d'une variation de la sex-ratio en fonction d'optima locaux, ce qui impliquerait une variabilité de la sex-ratio supérieur à celle d'une distribution binomiale.**

3.2) MATÉRIELS ET MÉTHODE

3.2.1) Capture et marquage des individus

3.2.1.1) Identification des marmottes

La nécessité de connaître parfaitement la composition des groupes, le pedigree de chaque individu et de pouvoir reconnaître chaque marmotte à distance afin d'effectuer des observations comportementales nous ont conduit à utiliser la méthode de "*capture – marquage – recapture*". Tous les ans, nous essayons de capturer l'ensemble des individus constituant la population étudiée. Après anesthésie au ZOLETIL 100 (0,10 à 0,15 ml/kg) nous leur injectons un transpondeur (TROVAN) sous-cutané fournissant un numéro d'identification permanent. Une bague métallique numérotée est également agrafée à une oreille (droite pour les femelles et gauche pour les mâles dans la mesure du possible). L'autre oreille est pourvu d'une bague métallique à laquelle est rattaché un morceau de plastique coloré. L'oreille et la couleur de la marque permettent l'identification de l'individu à distance. Pour finir, une marque est déposée sur le pelage (lettre, chiffre ou signe distinctif) à l'aide d'une teinture capillaire du commerce.

Seul le transpondeur constitue une marque pérenne tandis que tous les autres types de marquage sont temporaires (de 1 mois à 1 an) et doivent être renouvelés régulièrement.

3.2.1.2) Méthode de capture

Le piégeage débute dès la sortie d'hibernation début avril et se poursuit jusqu'à l'entrée en hibernation suivante, fin septembre, soit durant environ six mois. D'une façon générale, l'efficacité du piégeage diminue fortement avec la saison et devient extrêmement faible à partir du mois d'août (Perrin 1993, Bel 1998). Les appâts utilisés le plus couramment et par ordre d'appétence sont le pissenlit (*Taraxacum officinalis*), le pop-corn, le sel et la pomme. Pissenlits et sel fonctionnent particulièrement bien en sortie d'hibernation quand sol et végétation sont encore sous le manteau neigeux. Le pop-corn quant à lui attire particulièrement les marmottons qui semble lui trouver un intérêt aussi bien ludique que gustatif.

Nous avons utilisé régulièrement trois façons de piéger les marmottes :

+ **A la main** : c'est la méthode la plus rapide pour capturer les marmottons. Elle n'est applicable que durant la première semaine suivant la première émergence du terrier de naissance. Après cette période, les marmottons ne sont plus naïfs et ont appris à se méfier de tout ce qui n'est pas une marmotte.

++ **Forcée** : méthode dérivée de celle utilisée par W. Arnold et collaborateurs dans le parc de Berchtesgaden (Frey-Roos, comm. Pers.). Pour ce faire nous bouchons toutes les entrées correspondant à un même système de terriers sauf une ou deux entrées sur lesquelles nous adaptons une boîte piège de type Tomahawk à deux portes et déclencheur central. Les marmottes ainsi acculées dans leur terrier n'ont plus que deux façons de sortir : soit par le piège auquel cas elles sont capturées, soit en creusant une nouvelle cheminée. La capture ou la fuite (50% des cas chacun environ) interviennent dans les trois jours. Cette méthode est employée en fin de saison lorsque les probabilités de capture diminuent fortement ou lorsque l'on cherche à capturer un individu isolé donné. Il faut alors commencer par acculer l'individu visé dans un terrier secondaire.

+++ **Volontaire** : c'est la méthode la plus couramment employée. Les cages pièges sont déposées à proximité des entrées des terriers les plus fréquentés. Les deux portes sont ouvertes et un appât est déposé sur le déclencheur central.

A chaque capture d'un nouvel individu (pour l'année en cours), nous remplissons une fiche de capture sur laquelle sont notés le groupe familial, le jour, l'heure et la méthode de capture. Sont également notées un certain nombre de mesures biométriques (**Cf. Annexe I**) dont la masse et différentes mesures squelettiques. Les individus sont sexés suivant leur distance anogénitale (Zelenka 1965). Pour chaque classe d'âge et dès la naissance, les mâles ont une distance anogénitale plus grande que celle des femelles ainsi qu'une conformation des organes génitaux différente (**Cf. Annexe II**). A chaque recapture, si celle-ci se situe plus de 15 jours après la première, nous reprenons toutes les mesures biométriques.

3.2.2) Choix des facteurs testés

Nous avons choisi trois types de facteurs susceptibles de participer à la détermination d'optima locaux et ainsi d'exercer une influence sur le déterminisme de la sex-ratio à l'émergence. Ce sont des indicateurs environnementaux, physiologiques et sociaux.

En particulier, les territoires des groupes familiaux ne sont pas répartis au hasard sur notre site d'étude (Allainé *et al.* 1994) et des facteurs comme l'année, l'exposition du territoire (Allainé *et al.* 1998) et l'enneigement (Van Vuren et Armitage 1990) peuvent se conjuguer pour définir des optima locaux susceptibles d'influencer les caractéristiques physiologiques et la survie des mères, mais aussi la qualité des jeunes produits.

En réponse à l'influence de ces facteurs, les mères sont susceptibles d'adapter leur stratégie de reproduction (Cf. § 3.1). De même, l'environnement social des parents peut avoir une influence primordiale sur le choix d'une stratégie de reproduction par les parents (Cf. § 4.1).

Enfin, les concentrations sanguines en hormones circulantes peuvent constituer une indication du mécanisme proximal lié à l'existence d'un biais de la sex-ratio (James 1989b, 1996). De même la taille de portée peut constituer une indication d'un ajustement de la sex-ratio par une mortalité différentielle entre sexes lorsque les petites portées sont aussi celles qui ont la sex-ratio la plus biaisée. La liste des facteurs dont nous avons testé l'effet sur la sex-ratio est présentée **Tableau 1**.

Tableau 1 : Liste des facteurs testés

<i>Facteurs testés</i>	Environnementaux	Physiologiques	Sociaux
	Année	Âge des parents	Taille du groupe familial
	Territoire	Taille de portée	Nombre et proportion d'individus de chaque sexe dans le groupe familial
	Exposition	Taille, masse et condition des parents	Date d'émergence des jeunes
	Enneigement	Taux hormonaux des parents	Temps de résidence

Tous ces facteurs varient à l'intérieur de la population étudiée et définissent un ensemble de "micro milieux" pouvant se comporter comme autant d'optima locaux.

3.2.3) Analyse des données

3.2.3.1) Modalité des facteurs testés et constitution des index

3.2.3.1.1) Facteurs environnementaux

↳ **Dix années de suivis** sont prises en compte (1990 à 1999). D'une année à l'autre, les conditions climatiques peuvent varier fortement et déterminer la quantité et la qualité de nourriture disponible pour les marmottes.

↳ **Vingt six territoires** ont été suivis. Les principaux sont représentés sur la **Figure 4 (p 46)**

↳ Ces 26 groupes familiaux ont **une exposition différente au soleil** suivant leur situation dans le vallon de la Grande Sassièrè : on distingue les groupes d'adret (exposition sud), les groupes de fond de vallée et les groupes d'ubac (exposition nord). L'exposition au soleil détermine en partie la date et la vitesse à laquelle seront déneigés les territoires. Dès que la neige est absente, la flore reprend sa croissance et surtout devient accessible aux marmottes. Autrement dit l'exposition participe au déterminisme de l'accès à la nourriture et de sa qualité.

↳ L'exposition reste cependant un descripteur imparfait de la qualité des territoires. En effet, si le territoire se situe sur le trajet d'une coulée d'avalanche ou dans un creux peu accessible au soleil, alors la surface et la vitesse de déneigement peuvent diminuer fortement pour une même exposition. La réalisation d'un index de déneigement nous a donc paru utile. Cependant, si commencer à être déneigé en premier est important pour avoir un accès rapide à la nourriture, si la majorité du territoire reste enneigé à cause de particularité topographique, cette zone sera en définitive de moins bonne qualité qu'un territoire où la végétation est apparue plus tardivement mais dont l'importance de la surface déneigée a permis ainsi un accès à la nourriture plus large et/ou à des zones de meilleures qualités. Pour tenir compte de ces cas de figures, nous avons décidé de réaliser deux index de déneigement différents. Le premier classe les territoires suivant la date à laquelle 75% du territoire est déneigé. Le second, prend en compte la première apparition de l'herbe sur le territoire mais aussi le moment auquel 50% de sa surface sera accessible aux marmottes.

De 1995 à 1997, les territoires des 24 groupes familiaux ont été pris en photo chaque semaine de la sortie d'hibernation jusqu'au complet déneigement.

Pour chaque année, nous avons ordonné l'ensemble des groupes familiaux suivant leur précocité de déneigement et leur avons affecté un rang. La manipulation a été répétée trois fois suivant des critères de déneigements différents : être enneigé à moins de 100%, moins de 75% et moins de 50% de la surface du territoire. Les rangs affectés pour un déneigement à 75% constitueront notre premier index "75". Les scores obtenus en sommant les rangs des territoires classés suivant les critères 100% et 50% constitueront notre deuxième index de déneigement "100+50". Pour augmenter la puissance des analyses, nous avons alors séparé les territoires en trois groupes (déneigement précoce, moyennement précoce et tardif) suivant qu'ils se trouvaient dans les 8 premières places de nos index, les huit suivantes ou les huit dernières.

3.2.3.1.2) *Facteurs physiologiques*

↳ Trois mesures squelettiques (longueur de la patte postérieure, longueur de la patte antérieure et longueur de la mandibule) ont été prises sur chaque individu capturé. Nous avons réalisé une ACP sur ces trois mesures squelettiques afin de mettre en évidence une typologie des individus en fonction de leurs mensurations squelettiques. Si les trois facteurs testés sont corrélés et agissent dans le même sens, ils mettent alors en évidence un "effet taille". Les coordonnées des points sur le premier axe de l'ACP ordonnent donc les individus suivant leurs mensurations squelettiques et constituent un index de leur taille.

↳ En accord avec Dobson (1992), j'ai considéré que la masse des individus capturés dépendait principalement de deux facteurs : une composante structurelle directement liée à la taille de l'individu et une composante liée à l'état d'engraissement. Dans ce cas, la condition des individus correspond à la part de la masse qui ne dépend pas de leur taille. Afin d'estimer la condition des individus, nous avons donc réalisé une régression simple du logarithme népérien de la masse par le logarithme népérien de la taille. La taille est ici notre index de taille défini précédemment. Les résidus de cette régression constituent notre index de condition.

↳ A chaque capture d'un individu de deux ans ou plus, une prise de sang a été effectuée. Des dosages en testostérone pour les mâles et en progestérone et prolactine pour les femelles ont été effectués sur chaque échantillon (Magnolon 1999).

3.2.3.1.3) Facteurs sociaux

↳ La taille du groupe familial comprend tous les individus présents dans le premier mois de sortie d'hibernation. Nous nous restreignons volontairement à cette période durant laquelle a lieu la reproduction.

↳ Nous avons appelé "**subordonné**" tout individu de 2 ans ou plus présent dans le groupe familial considéré mais qui ne soit pas l'un des deux parents. Les "**yearling**" regroupent tous les marmottons nés au printemps précédent. La classe des "**non juvéniles**" regroupe les individus des deux catégories précédentes. Les "**juvéniles**" sont les marmottons de l'année.

↳ La date d'émergence correspond au nombre de jours écoulés entre le 1^{er} janvier et le jour où les marmottons sont sortis de leur terrier de naissance pour la première fois.

↳ La durée de résidence correspond au nombre d'années complètes qu'un individu a passé en tant que mâle ou femelle résident d'un groupe familial depuis sa naissance.

3.2.3.2) Méthodes statistiques utilisées

3.2.3.2.1) Le Modèle Linéaire Généralisé (MLG)

L'analyse de la variabilité de la sex-ratio doit se faire au niveau individuel si l'on veut tester l'influence d'optima locaux sur la sex-ratio (Wright *et al.* 1995, Hardy 1997b). Wright *et al* (1995) ont réalisé un traitement de données classifiées (biais dans les portées en faveur des mâles, pas de biais, biais en faveur des femelles) mais ce type d'analyse néglige la composition de chaque portée (taille de portée et intensité du biais).

Pour palier à ces défauts, nous avons modélisé la proportion de mâles par la méthode du modèle linéaire généralisé en spécifiant une distribution binomiale de l'erreur (Hardy 1997b). Les différentes portées issues d'une même mère sont considérées comme indépendantes mais on teste un effet mère pour le confirmer.

Le modèle linéaire généralisé (MLG) est particulièrement adapté dans les cas où la **variable dépendante Y** n'est pas continue et n'a pas une distribution normale et/ou la relation entre Y et les **variables indépendantes (X_i)** n'est pas linéaire.

Avec le MLG, Y est prédite à partir d'une combinaison linéaire des X_i , lesquels lui sont "reliés" par une fonction "lien". On pourra alors écrire :

$$Y = g(b_0 + b_1X_1 + b_2X_2 + \dots + b_kX_k + e)$$

Où e est l'erreur et $g(\dots)$ est une fonction. L'inverse de la fonction $g(\dots)$ notée $f(\dots)$ est appelée la fonction "lien" telle que :

$$f(\hat{y}) = b_0 + b_1X_1 + b_2X_2 + \dots + b_kX_k$$

avec $\hat{y}$ la valeur attendue de Y.

Il existe de nombreuses fonctions liens (McCullagh et Nelder 1989) possibles. Le choix d'une fonction lien dépend de la distribution supposée des valeurs de la variable Y. Dans notre cas où la variable Y (proportion de mâles dans les portées) est supposée suivre une distribution binomiale (§3.1.1), si z représente la probabilité qu'un événement arrive (probabilité d'avoir la proportion de mâles observée dans notre cas) alors on pourra écrire :

$$z = e^{\alpha\beta} / (1 + e^{\alpha\beta})$$

avec α un vecteur de facteurs explicatifs et β un vecteur de paramètres inconnus à estimer par le modèle. La fonction lien utilisée sera un lien "logit" défini comme suit :

$$f(z) = \ln(z/(1-z))$$

La transformée logistique de z notée λ s'écrit donc :

$$\lambda = \ln(z/1-z) = \alpha\beta$$

La transformation logistique de z est donc bien une combinaison linéaire d'une moyenne μ et des principaux effets des facteurs et de leurs interactions telle que.

$$\lambda_{ij} = \mu + a_i + b_j + c_{ij} + \varepsilon$$

Avec a_i l'effet du facteur a dans la situation i , b_j l'effet du facteur b dans une situation j , c_{ij} leur interaction et ε le terme d'erreur.

La réalisation de nos analyses à l'aide du MLG a été faite avec le logiciel GLIM v3.7 (Francis *et al.* 1993). L'ajustement du modèle aux données, se fait par la méthode du maximum de vraisemblance (McCullagh et Nelder 1989, Agresti 1996).

Lorsque l'on retire (pas à pas descendant) ou que l'on ajoute (pas à pas ascendant) un terme au modèle, le changement de déviance résiduelle suit un χ^2 à n degrés de liberté (test de rapport de vraisemblance) où n est la différence entre le nombre de degrés de liberté de la variance résiduelle des deux modèles.

3.2.3.2.2) *Statistiques non paramétriques*

Tous les tests non paramétriques ont été réalisés à l'aide des logiciels SIMSTATW (Péladeau 1997) et STATISTICA (StatSoft France 1996).

3.3) RÉSULTATS

3.3.1) Capture et marquage des individus

Depuis 1990, **1292 captures** ont été réalisées. Ces individus appartiennent à **26 groupes familiaux**. La répartition par sexe, par âge et par année est donnée dans le **Tableau 2**.

Tableau 2 : Répartition des captures dans le Vallon de la Grande Sassièrre depuis 1990. Chaque individu capturé n'est comptabilisé qu'une fois par an. Est considéré comme adulte, tout individu ayant un âge supérieur à 4 ans ou tout immigrant d'âge inconnu.

Sexe	Age	Année										Total
		1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	
Mâles	m	4	5	13	19	19	21	26	39	20	20	186
	y	8	8	6	12	16	12	15	17	9	16	119
	2	2	6	3	7	10	11	8	16	7	8	78
	3			2	2	3	3	4	3	4	2	23
	4				2	1		2	4	1	2	12
	ad	5	9	7	8	15	17	13	28	7	10	119
Total		19	28	31	50	64	64	68	107	48	58	537
Femelles	m	1	2	12	16	15	22	21	23	22	17	151
	y	2	3	4	9	17	14	11	12	5	14	91
	2	2	4	1	5	9	14	6	10	2	4	57
	3				4	3	5	8	4	4		28
	4				1	3	2	2	6	3	2	19
	ad	2	6	4	12	13	16	11	16	9	6	95
Total		7	15	21	47	60	73	59	71	45	43	441

La composition des groupes est précisément connu pour 17 des groupes suivis. La probabilité de captures (effectives ou visuelles) pour ces groupes est donc de 1. Si l'on prend en compte l'ensemble des groupes familiaux, la probabilité de capture est d'environ 0,95 et ne présente pas de différences significatives entre mâles et femelles (Farand données non publiées).

3.3.2) Constat biologique concernant la répartition des sexes dans la population

3.3.2.1) Sex-ratio globale et répartition par classe d'âge

Il existe un biais en faveur des marmottons mâles dès l'émergence (**Tableau 3**). Ce biais augmente jusqu'à l'âge de 2 ans puis disparaît pour les classes d'âge 3 et 4 ans. La SR des adultes présente à nouveau un décalage en faveur des mâles de l'ordre de celui trouvé pour les marmottons.

Tableau 3 : Sex-ratio observée et probabilité qu'elle soit différente de 0,5.

<i>Classe d'âge</i>	<i>n</i>	<i>Sex-ratio</i>	<i>P</i>
Marmottons	337	0,552	0,0497
1	210	0,567	0,0226
2	135	0,578	0,0424
3	51	0,451	0,7121
4	31	0,387	0,8595
Adultes	214	0,556	0,0436

3.3.2.2) Sex-ratio secondaire

Quatre vingt quinze portées ont été suivies depuis 1990. Nous connaissons à la fois le père et la mère de 62 portées différentes. Celles-ci sont issues de 36 mâles différents et 27 femelles différentes ce qui représente ce que nous appellerons une "sex-ratio parentale" de 0,571. Sur ces 62 portées, nous avons capturé 132 marmottons mâles et 90 marmottons femelles, soit une sex-ratio de 0,595.

Nous avons mesuré la SR secondaire comme la proportion de mâles dans les portées à l'émergence (SRE) c'est-à-dire lors de la première sortie des marmottons en dehors du terrier natal. Nous n'avons retenu pour cette mesure que les portées pour lesquelles nous avons capturé et marqué tous les marmottons composant la portée. Sur les 10 années de suivi de cette population, 76 portées complètes (taille de portée moyenne = 3,8 ; SD=1,14 ; amplitude [2 à 7]) ont ainsi été capturées représentant 289 marmottons. Ceux-ci se répartissent en 162 mâles pour 127 femelles soit une SRE de 0,561 significativement supérieure à 0.5 ($IC_{95\%}=[0,503 - 0,617]$). Sur ces 76 portées, 39 ont un excès de mâles, 16 ont autant de mâles que de femelles et 21 ont plus de femelles que de mâles. Ces proportions confirment l'existence d'un nombre de portée ayant une sex-ratio biaisée en faveur des mâles plus important qu'attendu sous l'hypothèse d'une distribution binomiale de paramètre $p=0,5$ (Test binomial avec correction de continuité, $Z=2,0$; $P=0,027$).

De plus, l'intensité du biais est plus importante dans les portées ayant plus de mâles que dans les portées ayant plus de femelles (Test de Wilcoxon ; $n=60$; $z=2,23$; $p=0,026$). Autrement dit lorsque qu'il y a plus de femelles que de mâles dans une portée la différence est faible, mais elle est plus forte lorsqu'il y a plus de mâles que de femelles.

Une autre mesure de la SR secondaire pourrait s'effectuer à la naissance. Cette mesure est difficile à réaliser car les jeunes naissent au fond des terriers et y restent jusqu'à 40 jours. Cependant vingt quatre marmottons sont nés en captivité de 5 mères différentes (Cf. [description détaillée et résultats au § 4.2.1](#)). Deux marmottons ayant disparu avant d'avoir pu être sexés, les deux sexes sont représentés par 13 mâles et 9 femelles soit une SR à la naissance de 0,59. Toutefois si nous excluons la portée de 7 pour laquelle il nous manque le sexe de deux des jeunes, la SR à la naissance reste de 0,59 mais pour une taille de portée moyenne de 4,25. Dans les deux cas, le déséquilibre de la SR en faveur des mâles existe dès la naissance. Cependant, ces valeurs ne doivent être prises qu'à titre indicatif en raison de la très petite taille de l'échantillon considéré.

3.3.3) Étude de la variabilité de la sex-ratio à l'émergence

3.3.3.1) Distribution des sex-ratios à l'émergence dans la population

Nous avons explicité la distribution des SRE dans la [Figure 6](#). La sex-ratio étant une variable discrète, nous avons choisi de représenter sur l'axe des abscisses toutes les valeurs de sex-ratio avec leur fréquence observée, comme autant de modalités possibles pour cette variable compte tenu des tailles de portée et des combinaisons de chaque sexe possibles. Cinq des sept modalités ayant une fréquence nulle sont dues aux modalités possibles de la SRE pour une taille de portée de sept ce qui ne s'est présenté qu'une seule fois dans notre population au cours des 10 années passées et les deux dernières sont dues aux tailles de portée de 6 pour lesquelles nous n'avons que 4 cas.

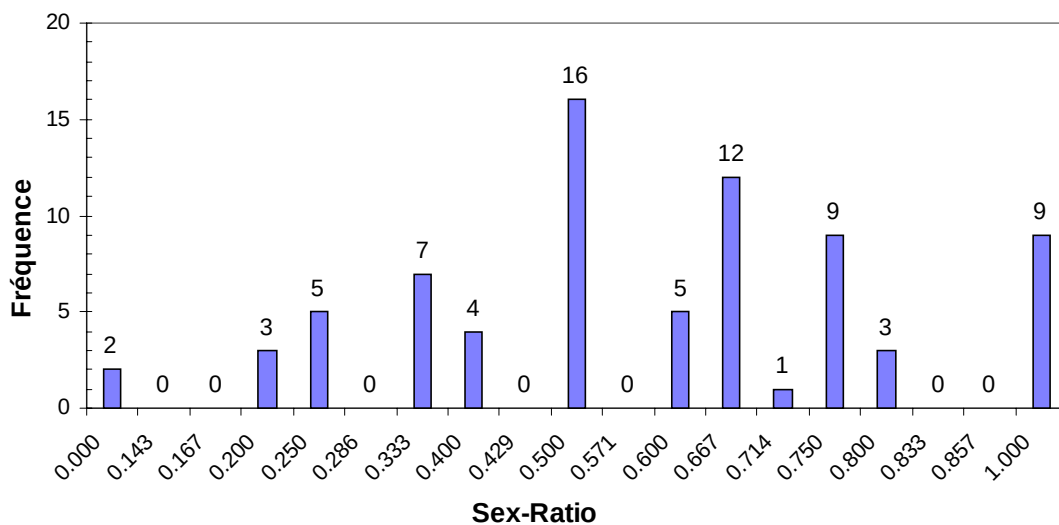


Figure 6 : Distribution des fréquences de sex-ratio dans les portées

3.3.3.2) Test d'un "effet parent"

Les marmottes résidentes de chaque territoire étant susceptibles de se reproduire plusieurs années de suite sur le même territoire ou exceptionnellement, successivement sur deux territoires ou plus, nous avons tout d'abord testé l'existence d'un effet mère ou père sur le déterminisme de la sex-ratio.

Ni le père ($n=53$; $ddl=30$; $\chi^2=31,41$; $p>0,395$), ni la mère ($n=53$; $ddl=23$; $\chi^2=25,28$; $p>0,336$), ne sont liés à une SRE particulière. Toutes les portées seront donc considérées comme indépendantes les unes des autres.

3.3.3.3) Sex-ratio et facteurs environnementaux

Aucun des 5 facteurs environnementaux testés n'a d'influence sur la SRE. Les résultats sont présentés dans le **Tableau 4**. De même, aucune des interactions doubles n'est significative.

Tableau 4 : Test de l'effet des facteurs environnementaux sur la SRE

Facteur	n	ddl	χ^2_{obs}	p
Année	76	9	3.57	0.937
Territoire	76	23	9.03	0.995
Exposition	76	2	0.5	0.778
Enneigement à 75%	76	2	0.56	0.755
Enneigement à 100%+50%	76	2	0.16	0.923

3.3.3.4) Sex-ratio et facteurs physiologiques

3.3.3.4.1) Âge des parents

Nous connaissons l'âge exact de 22 mâles résidents et 25 femelles résidentes s'étant reproduits et pour lesquels nous avons capturé l'ensemble des jeunes composant leurs portées.

L'âge des pères est négativement corrélé avec la SRE ($n=22$; $ddl=1$; $\chi^2=4,666$; $p=0,030$; **Figure 7a).** En revanche l'âge de la mère n'a aucun effet sur la SRE ($n=25$; $ddl=1$; $\chi^2=0,002$; $p=0,964$; **Figure 7b**).

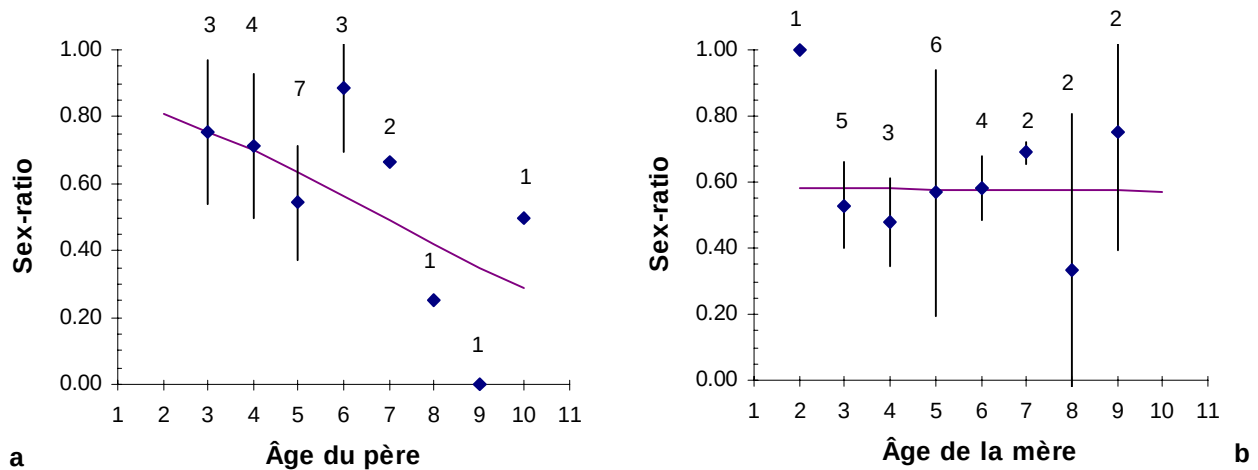


Figure 7 : Influence de l'âge des parents sur la sex-ratio à l'émergence. a) les pères b) les mères (Moyennes $\pm$ écart type) ; les chiffres représentent les effectifs

3.3.3.4.2) Taille de portée

La taille de portée moyenne est $3,8 \pm 1,143$ (2 à 7). La distribution des fréquences de tailles de portées est représentée **Figure 8**.

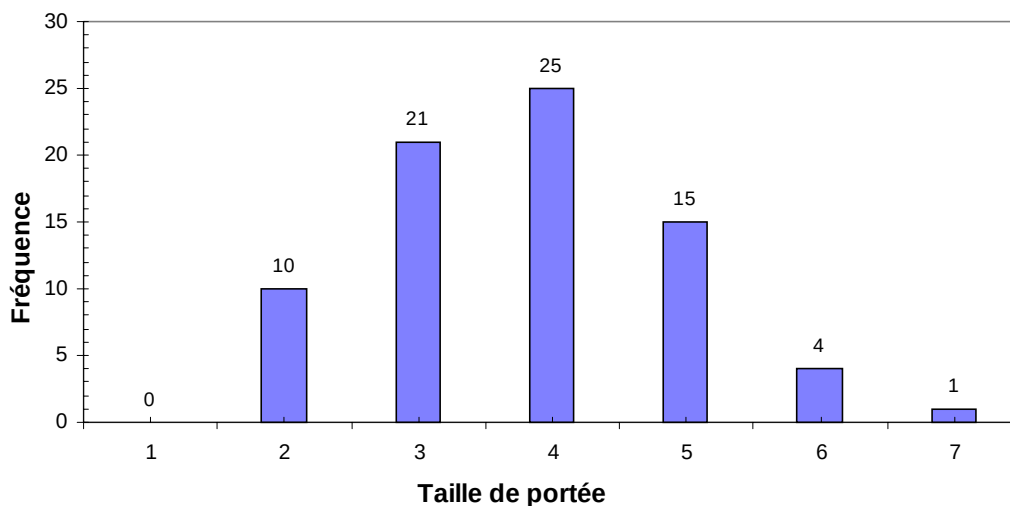


Figure 8 : Distribution des tailles de portées de marmotte de 1990 à 1999.

Il n'existe pas d'effet "taille de portée" lorsque l'on prend en compte les 6 tailles de portées observées sur le terrain **Figure 9** ($n=76$; $ddl=1$; $\chi^2=1,57$; $p=0,21$).

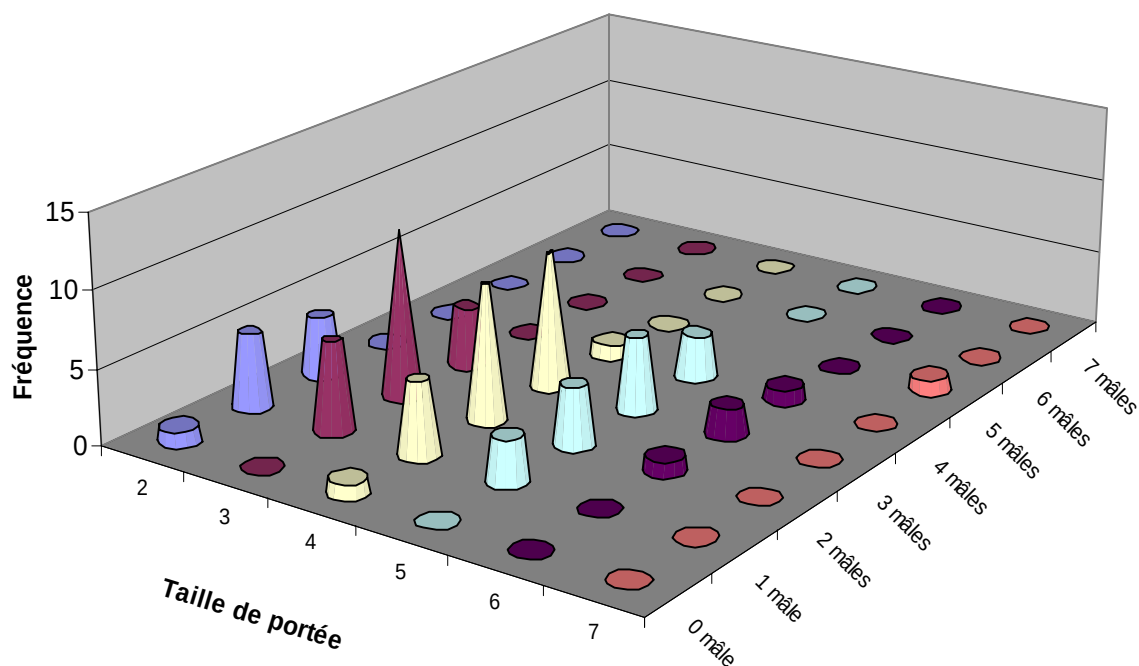


Figure 9 : Distribution des fréquences du nombre de mâles en fonction de la taille de portée

En revanche si l'on oppose petites et grandes portées (Figure 10), une tendance apparaît pour une sex-ratio plus forte dans les portées de petites tailles ($n=75$; $ddl=1$; $\chi^2=3,23$; $p=0,072$).

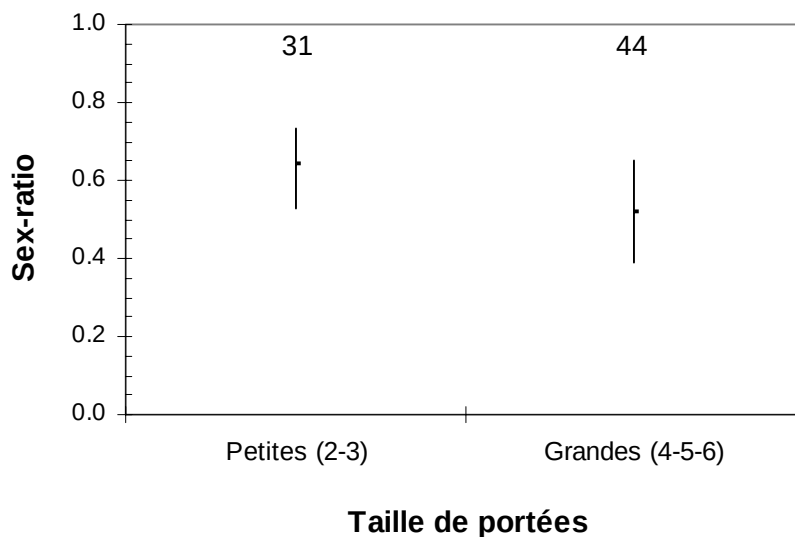


Figure 10 : Influence de la taille de portée sur la SRE, (Moyennes $\pm$ écart type). Les nombres représentent les effectifs de chaque classe.

3.3.3.4.3) Taille, masse et condition des parents

Les résultats des ACP sur mesures squelettiques des pères et des mères sont présentés respectivement Figure 11a et Figure 11b.

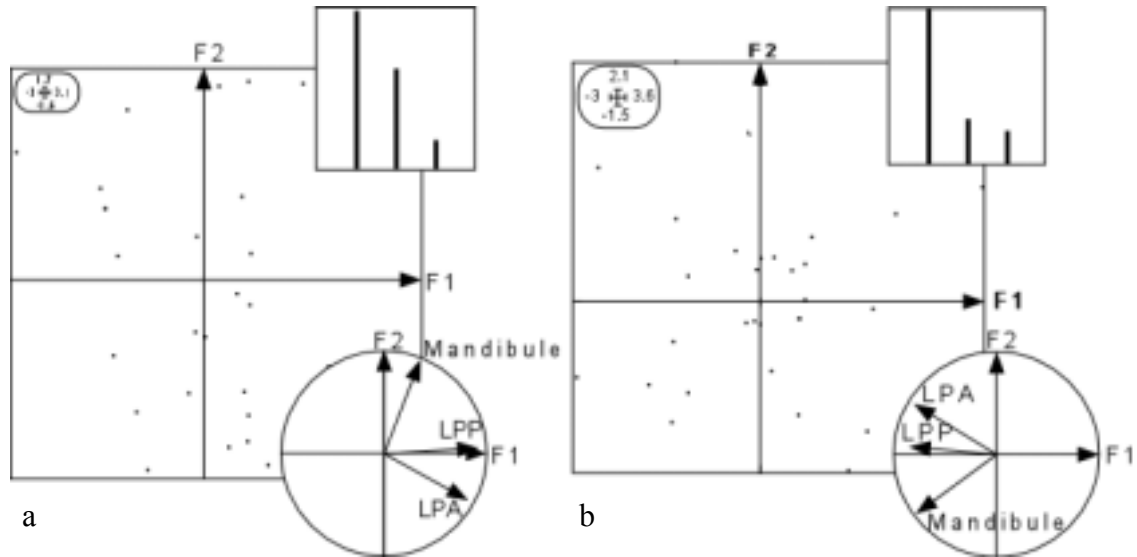


Figure 11 : Recherche d'un index de taille. Résultats de l'ACP pour a) les pères et b) les mères ; LPA : Longueur pied antérieur, LPP.: Longueur pied postérieur

Contrairement à notre attente, la masse des marmottes adultes ne semble pas liée à leur taille ni pour les mâles ($r=0,28$; $p=0,15$; **Figure 12a**), ni pour les mères ($r=-0,2856$; $p=0,13$; **Figure 12e**). Cependant, il existe un facteur susceptible de masquer l'effet taille : il s'agit de la date de capture. En effet, la marmotte étant un mammifère hibernant, on s'attend à ce qu'elle accumule d'importantes réserves de graisse au cours de la saison. La date à laquelle les individus ont été pesés

positive entre date de capture et masse observée. Pourtant là encore, la régression de la masse par la date de capture n'est significative ni pour les pères ($r=0,089$; $p=0,6572$; **Figure 12c**), ni pour les mères ($r=-0,0564$; $p=0,7716$; **Figure 12g**). La meilleure approximation possible de la condition des marmottes alpines dans notre étude semble donc être leur masse.

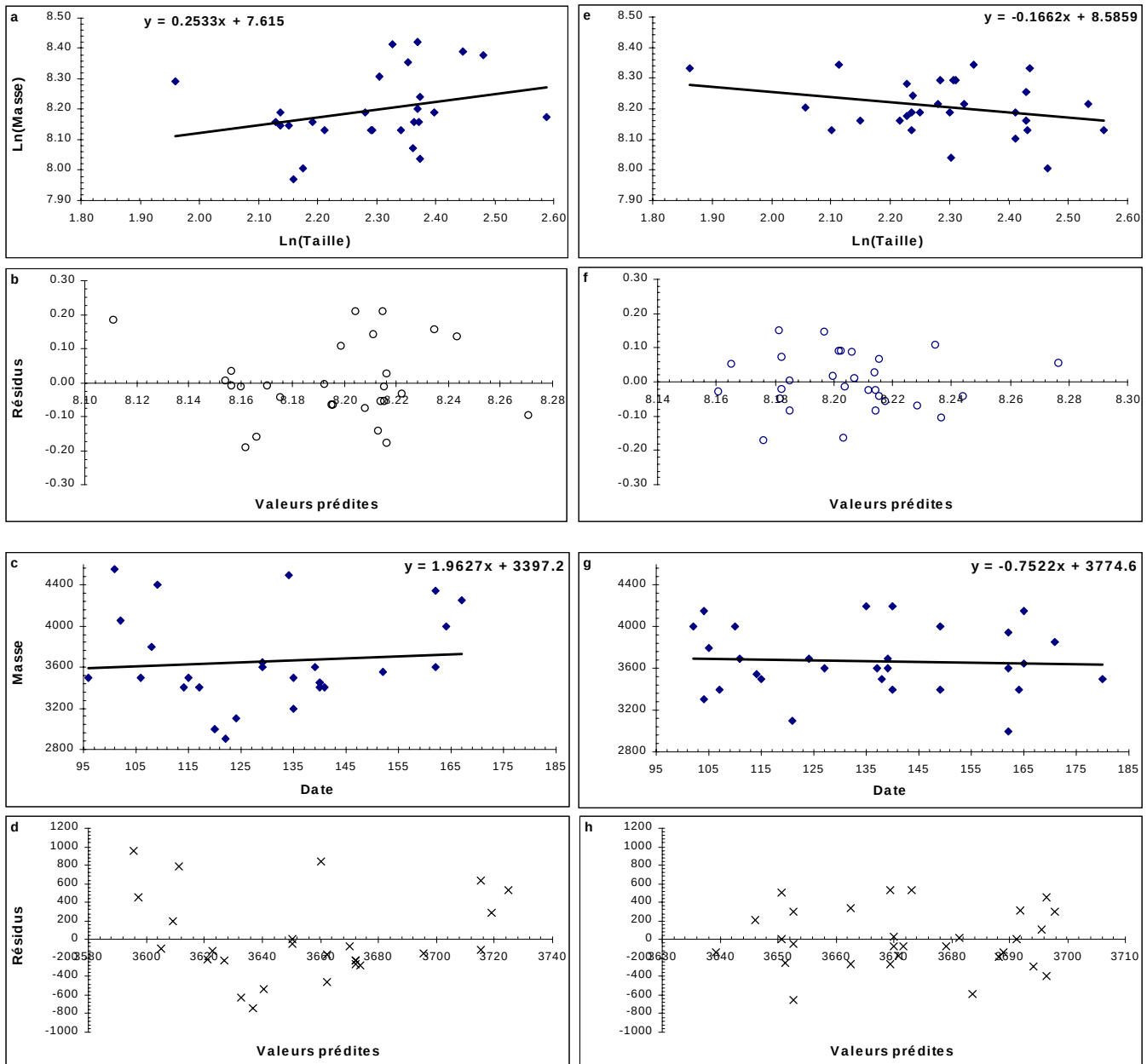


Figure 12 : Corrélation entre la masse des individus d'une part, la taille et la date d'autre part. Graph a-d chez les pères ; Graphe e-h chez les mères

Ni la taille, ni la masse des parents n'ont d'effet significatif sur la SRE. Les résultats sont présentés **Tableau 5**.

La taille de portée pouvant constitué un facteur confondant nous avons modélisé la sex-ratio en fonction de la masse maternelle et de la taille de portée. Aucun des deux facteurs ni leur interaction ne présente d'effet significatif ($n=34$; respectivement : masse de la mère : $ddl=1$; $\chi^2_{\text{obs}}=0,32$; $p=0,57$; taille de portée : $ddl=5$; $\chi^2_{\text{obs}}=3,93$; $p>0,56$; interaction : $ddl=4$; $\chi^2_{\text{obs}}=7,48$; $p>0,11$)

Tableau 5 : Test des effets taille et masse des parents sur la Sex-ratio

<i>Facteur</i>	<i>n</i>	<i>ddl</i>	<i>χ^2_{obs}</i>	<i>p</i>
Taille du père	27	1	0,66	0,416
Masse du père	27	1	0,13	0,718
Taille de la mère	29	1	0,21	0,646
Masse de la mère	34	1	0,31	0,577

3.3.3.4.4) Taux hormonaux

Ni la testostérone chez les pères, ni la progestérone ou la prolactine chez les mères ne sont corrélées avec la SRE. Les résultats sont donnés dans le Tableau 6.

Tableau 6 : Test de l'effet des concentrations d'hormones sexuelles sur la SRE

<i>Facteurs</i>	<i>n</i>	<i>ddl</i>	<i>χ^2_{obs}</i>	<i>p</i>
Testostérone	14	1	0,228	0,633
Progestérone	13	1	0,03	0,862
Prolactine	10	1	0,023	0,879

3.3.3.5) Sex-ratio et facteurs sociaux

3.3.3.5.1) Taille et composition du groupe familial

Tous les résultats concernant la recherche d'un effet de la composition du groupe familial sont présentés **Tableau 7**. Ni la taille du groupe, ni la présence ou le nombre de subordonnés ne semble avoir d'effet sur la SRE quel que soit leur sexe .

Tableau 7 : Effet de la composition du groupe familial sur la SRE

<i>Facteurs</i>	<i>n</i>	<i>ddl</i>	<i>χ^2_{obs}</i>	<i>p</i>
Taille de groupe	51	1	0.15	0.699
Présence de subordonnés	51	1	0.02	0.887
Nombre de subordonnés	51	1	0.04	0.841
Présence de non juvéniles	51	1	0.16	0.689
Nombre de non juvéniles	51	1	0.09	0.764
Présence de yearling	51	1	0.14	0.708
Nombre de yearling	51	1	0.44	0.507
Présence de subordonnés mâles	51	1	0.17	0.680
Nombre de subordonnés mâles	51	1	0.53	0.467
Présence de subordonnés femelles	51	1	0.05	0.823
Nombre de subordonnés femelles	51	1	1.56	0.212
Présence de non juvéniles mâles	51	1	1.00	0.317
Nombre de non juvéniles mâles	51	1	1.48	0.224
Présence de non juvéniles femelles	51	1	0.12	0.729
Nombre de non juvéniles femelles	51	1	0.76	0.383
Présence de yearling mâles	51	1	0.13	0.718
Nombre de yearling mâles	51	1	1.34	0.247
Présence de yearling femelles	51	1	0.72	0.396
Nombre de yearling femelles	51	1	0.01	0.920

3.3.3.5.2) *Date d'émergence et durée de résidence des parents*

Nous avons réparti les dates d'émergence des portées en 4 classes suivant la semaine. La semaine d'émergence n'a pas d'influence sur la SRE ($n=60$, $ddl=3$, $\chi^2_{obs}=2,27$, $p=0,518$).

La durée moyenne de résidence est de $1,918 \pm 1,205$ (1 à 6) années pour les pères et de $2,758 \pm 1,821$ (1 à 7) années pour les mères. Elle est significativement supérieure pour les femelles (Test U de Mann-Whitney avec correction pour *ex aequo*, $n=82$; $z=-2,2485$; $p=0,0123$). En revanche, ni la durée de résidence du père ni la durée de résidence de la mère n'ont d'influence sur la SRE (respectivement : $n=49$; $ddl=2$, $\chi^2_{obs}=0,12$; $p=0,942$; $n=33$; $ddl=2$; $\chi^2_{obs}=0,58$; $p=0,748$).

3.3.3.6) Modèle retenu

Un seul des facteurs testés, l'âge du père, présente un effet significatif sur la sex-ratio. Le modèle retenu est donc de type

$$SRE = \frac{e^{\lambda}}{(1 + e^{\lambda})}$$

avec $\lambda = 2,009 - 0,293 * \text{âge du père}$.

En outre, la distribution des SRE dans la population ne présente pas de sur dispersion de sa variance, et est donc compatible avec une loi binomiale ($\chi^2=24,259$; $ddl=21$, $p=0,516$). Le rapport χ^2/ddl étant proche de 1 (1.15), il n'y a pas non plus de sous dispersion de la variabilité de la sex-ratio des portées de marmottes alpine, dans la population du vallon de la grande Sassièrè.

3.4) DISCUSSION

3.4.1) Mécanismes ultimes d'ajustement de la sex-ratio

Comme rappelé par Hewison *et al.* (1999), les études concernant la variabilité de la sex-ratio doivent porter une attention spéciale aux hypothèses sous-jacentes au modèle considéré avant de vouloir le tester sur une espèce ou une population donnée.

3.4.1.1) Au niveau de la population

Nous avons vu dans le cadre du PGF que si une population n'était pas à l'équilibre, alors le sexe le plus rare serait avantagé tout simplement par un mécanisme de sélection fréquence dépendant. Si la population de marmotte étudiée était dans ce cas là, alors on devrait observer une surproduction du sexe le plus rare au niveau de la population. La sex-ratio globale de notre population est biaisée en faveur des mâles. Si l'on regarde les proportions de mâles par classe d'âge, on voit que ce biais existe dès l'émergence, qu'il augmente jusqu'à 2 ans et existe encore à l'âge adulte. Il y a donc au contraire surproduction du sexe déjà majoritaire dans la population. L'hypothèse d'une population qui ne serait pas à l'équilibre ne peut donc être retenue.

Par ailleurs, les classes d'âges 3 et 4 ans ne présentent pas de biais significatif bien que leurs sex-ratio soient inférieures à 0,5. Les classes d'âges 3 et 4 ans présentent des effectifs réduits ce qui explique probablement que l'on reste au-dessus du seuil de signification des 5%. Pour les 4 ans, il suffirait de multiplier par deux la taille de cet échantillon pour que le biais observé en faveur des femelles (s'il restait le même) soit significatif au seuil des 3%. L'inversion de la sex-ratio observée pour ces deux classes d'âge est probablement due à la dispersion des subordonnés mâles qui a lieu en moyenne plus tôt que celle des femelles (Cf. § 4.4.1.2), tandis qu'au final, tous les subordonnés des deux sexes se dispersent. Si les subordonnés mâles sont susceptibles d'être les auteurs des paternités hors couple, ou représentent une menace pour la place de résident, alors il peut y avoir compétition pour des ressources locales. De plus, le biais observé de la sex-ratio est en faveur des mâles et donc du sexe se dispersant le plus tôt limitant ainsi la compétition avec le reste des individus du groupe familial. En outre il s'agit bien d'un biais global au niveau de la population. Le modèle de la LRC (Clark 1978) reste donc une hypothèse plausible pour expliquer le biais observé de la sex-ratio.

3.4.1.2) Sex-ratio et optima locaux

3.4.1.2.1) Vers l'existence d'une variabilité du succès reproducteur des femelles plus importante que celle des mâles

Le biais observé de la sex-ratio adulte reflète toutes les captures d'individus adultes et montre ainsi que le seul système d'appariement de la marmotte (la monogamie) n'explique pas le biais observé. En fait, il existe un certain nombre de marmottes satellites qui n'ont pas de territoire propre et vivent en marge des groupes familiaux établis, ou, sont ponctuellement de passage. Ces marmottes satellites n'ont pas toujours pu être capturées. Au vu de la sex-ratio adulte et comparativement au 50%-50% attendu (monogamie), on peut suspecter une compétition pour la reproduction plus importante chez les mâles que chez les femelles. Cette hypothèse est corroborée par trois résultats supplémentaires : **i)** la sex-ratio parentale est elle aussi, biaisée en faveur des mâles (Cf. § 3.3.2.2) ce qui indique un plus grand renouvellement des mâles que des femelles en tant que résident ; **ii)** Le temps de résidence des mâles est significativement plus court que celui des femelles (Cf. § 3.3.3.5.2) et **iii)** 19,4% des marmottons sont issus de paternité hors couple (Goossens 1998, Goossens *et al.* 1998).

Le fait qu'il existe un certain niveau de compétition pour l'accès à la reproduction et que le temps de résidence des deux sexes soit différent, laisse penser qu'il pourrait exister une différence de succès reproducteur et de sa variance entre mâles et femelles. Plus précisément, le fait que ce soit les femelles qui aient un temps de résidence supérieur indiquerait que ce sont elles qui auraient une plus grande variance de leur succès reproducteur. Nos données sont insuffisantes pour tester cette hypothèse mais cependant ce résultat mérite quelque commentaires :

D'une part, la durée de vie des individus peut dépasser les 10 ans et donc excéder la durée de suivi de cette population. De plus il n'existe aucun suivi du devenir ni des adultes disparus de leur territoire, ni des subordonnés dispersant en dehors de la population étudiée. Nos résultats étant évidemment basés sur la population étudiée, lorsqu'un individu disparaît de la population, il peut être mort ou avoir quitté son groupe familial pour se reproduire dans un autre (voir Trivers 1972, Boucher 1976 pour les avantages et inconvénients de la stratégie du "divorce"). Cependant, à ce jour, rien ne nous laisse supposer qu'une différence entre sexes existe pour la survie et/ou succès reproducteur après divorce (forcé ou non).

D'autre part, l'existence de 20% environ de paternité hors couple (Goossens 1998, Goossens *et al.* 1998) peut avoir une influence importante et différente suivant les responsables. Si les responsables de ces paternités hors couple sont les mâles résidents, alors leur succès reproducteur est plus élevé qu'attendu. Cela pourrait compenser pour une part le temps de résidence plus faible et augmenter la variance du succès reproducteur entre mâles résidents et mâles satellites. En revanche si les responsables des paternités hors couple sont les mâles satellites alors cela diminuera encore la variance du succès reproducteur des mâles et augmentera l'écart avec celui des femelles. Si les responsables sont les subordonnés mâles avant dispersion alors le succès reproducteur des mâles sera plus élevé qu'attendu mais ce ne sera pas ou peu le cas de sa variance car tous les mâles pourront avoir accès à la reproduction avant leur dispersion.

Les conséquences de l'existence d'une différence de succès reproducteur et de sa variance (plus grande chez les femelles que chez les mâles) peuvent être importantes pour l'allocation aux sexes. En particulier beaucoup des modèles théoriques étudiant la variabilité de la sex-ratio entre familles sont basés sur l'existence d'une différence de la variabilité du succès reproducteurs mâles et femelles (en particulier modèle de Trivers et Willard : Cf. 3.1.3.2). Cependant, avant d'aller plus loin il sera nécessaire de quantifier le succès reproducteur des marmottes alpines des deux sexes et d'essayer de déterminer les facteurs responsables de sa variabilité.

3.4.1.2.2) Variabilité de la sex-ratio à l'émergence

Dans notre cas, même si la compétition pour la reproduction semble plus importante chez les mâles que chez les femelles (Cf. § 3.4.1.1), les caractéristiques de la Marmotte alpine (Cf. § 2.3) ne sont pas en adéquation avec les hypothèses de bases du modèle de Trivers et Willard (Cf. § 3.1.4). Nous n'avons donc pas cherché spécifiquement à tester ce modèle. En revanche, il en reste le concept de base à savoir l'éventuelle capacité maternelle à ajuster la sex-ratio en fonction d'optima locaux. De même, il est assez bien accepté maintenant qu'il puisse également exister un effet paternel sur la sex-ratio (James 1998). En tout état de cause, tout changement de stratégie d'allocation aux sexes se fera de manière à maximiser les retours attendus en terme de valeur sélective compte tenu des coût attendus (y compris ceux dus à des changements de stratégie) (Boucher 1976).

Un seul des 21 facteurs testés présente un effet significatif sur la variabilité de la SRE. Le modèle retenu est donc, pour la population suivie, une sex-ratio moyenne à l'émergence de 0,561 (significativement différente de 0,5), mais dépendante de l'âge du père. Dans ces conditions, la corrélation observée (si elle se confirme) implique que la sex-ratio de la portée soit sous le contrôle du père (**voir § 3.4.2 pour des mécanismes proximaux possibles**). Dans ce cas, un processus évolutif expliquant l'influence de l'âge du père pourrait être le suivant :

Magnolon (1999) met en évidence qu'en cas de changement de mâle résident, les subordonnés mâles ont tendance à se disperser plus tôt tandis qu'au contraire les subordonnées femelles restent plus longtemps dans le groupe familial. La dispersion provoquée des mâles pourrait diminuer leurs chances de la réussir et d'accéder un jour au statut de mâle dominant et reproducteur. En revanche les femelles auront plus de chance de se disperser dans des conditions optimales, éventuellement d'attendre une opportunité dans un groupe voisin, voire même de succéder à leur mère en tant que femelle résidente. Dans le cas d'un changement de mâle, la valeur reproductive potentielle moyenne des femelles pourrait donc être plus importante. Dans ces conditions, pour maximiser sa valeur reproductive résiduelle, un mâle résident âgé, en place depuis un certain temps et risquant de se faire évincer à tout moment, aura tout intérêt à biaiser la sex-ratio produite en faveur des femelles. Dans notre population, la sex-ratio semble diminuer régulièrement au fur et à mesure que l'âge du père augmente et bascule en faveur des femelles lorsque le père a plus de 6 ans. Le temps moyen de résidence d'un mâle étant inférieur à 2 ans, et l'accès au statut de résident pouvant se faire dès l'âge de 2 ans, mais sans doute pas après 5 ans, il n'est pas étonnant que la sex-ratio produite bascule en faveur des femelles chez les pères ayant 6 ans et plus. Une autre hypothèse serait un changement de stratégie de reproduction visant à maximiser sa valeur sélective directe. Lorsque l'âge du père augmente et que sa compétitivité devient moindre, en produisant moins de mâles il évite la production de futurs compétiteurs susceptibles de lui prendre sa place.

Le changement d'allocation aux sexes observé chez les mâles résidents âgés peut donc être considéré d'un point de vue évolutif comme une stratégie du mâle résident prenant en compte l'augmentation de la probabilité de se faire évincer lorsque l'âge augmente. A l'inverse il pourrait n'être que le résultat de modifications physiologiques liées à l'âge. Dans tous les cas, il y aurait un contrôle paternel de la sex-ratio.

Cette étude montre donc l'existence conjointe d'un biais global de la sex-ratio en faveur des mâles et au niveau de la population, compatible avec le modèle de la LRC et d'une variabilité locale dépendant de l'âge du père. La coexistence de ces deux niveaux dans la mesure de la sex-ratio rend particulièrement délicate la modélisation et la prédiction de l'intensité et du sens du biais de l'allocation aux sexes attendu à la fois au niveau individuel et à l'échelle de la population (Frank 1990). De récentes études (Komdeur 1996, Komdeur 1997) chez la fauvette des Seychelles (*Acrocephalus sechellensis*) montrent un ajustement local de la sex-ratio qui n'est pas forcément en accord avec le biais global observé. Les mâles sont favorisés sur les mauvais territoires tandis que ce sont les femelles qui le sont sur les territoires de bonne qualité. Au niveau de la population, il existe un biais significatif en faveur des mâles. La plasticité de la stratégie d'allocation aux sexes en fonction d'optima locaux contribue donc de manière importante à brouiller les cartes pour l'observateur. Ceci met en évidence les limites des modèles théoriques ne prenant en compte qu'un unique rapport coûts/bénéfices pour les mâles et les femelles sans tenir compte du niveau individuel.

3.4.2) Mécanismes proximaux d'ajustement de la sex-ratio

Les mécanismes proximaux possibles pour un ajustement individuel de la sex-ratio en fonction d'optima locaux sont nombreux (**Tableau 8**). Cependant, il n'existe à ma connaissance que très peu de travaux prouvant de façon certaine l'existence et la nature adaptative d'une capacité maternelle à ajuster la sex-ratio en fonction d'optima locaux (mais voir Komdeur 1996, Komdeur 1997). Ceci est dû en partie à l'absence de preuve concernant l'existence d'un mécanisme physiologique susceptible d'être responsable de ces variations (Krackow 1995). Comme le coût d'un tel mécanisme dépendrait de sa nature et serait d'une grande importance quant au déterminisme adaptatif des variations de la sex-ratio (Frank 1990, Haig 1993), il en découle que sans preuve de l'existence d'un tel mécanisme il serait prématuré de faire des spéculations quant à la valeur adaptative des variations observées de la sex-ratio (Crawford 1993, James 1993).

Il est à peu près bien établi qu'aussi bien le père que la mère peuvent être à l'origine d'un biais de la sex-ratio (Bernstein 1954, Berger *et al.* 1987, James 1997b, James 1998), ces deux déterminismes pouvant parfois agir ensemble.

Tableau 8 : Mécanismes possibles pour un ajustement de la sex-ratio avant la naissance par des Gonadotrophines et/ou des hormones stéroïdes chez les mammifères (d'après Krackow 1995)

<u>Facteurs physiologiques²</u>	
<u>Effet Humoral¹</u>	
Mammifères	
PH vaginal et/ou mucosités ^a	Mobilité du sperme
Facilitation du transport du sperme dans l'oviducte ^a	Mobilité du sperme
Composition de l'éjaculat ^a	Mobilité du sperme
Régulation de la GPP ^{3,a}	Sensibilité à l'oxydation ^b
Micro-milieu du Cumulus oophorus ^a	Seuil de réaction de l'acrosome ^b
Induction de la 2 ^d division méiotique ^a	Effet sur les chromosomes spermatiques ^b
Contenu en glutathion de l'ovocyte à la fertilisation ^b	Nécessité de glutathion pour la décondensation nucléaire des spermatozoïdes ^a
Synchronisation utérine (Contrôle du développement de l'utérus et/ou du moment du passage de l'oviducte	Vitesse de développement des embryons chez les mammifères polytoques / Moment du passage de l'oviducte chez les mammifères monotoques ^b
Contrôle des résorption via la progestérone	Seuil de réponse ^a
Oiseaux	
Contrôle de la maturation du follicule	
Synchronie tubaire ^b	Vitesse de développement des follicules après la 1ère division méiotique ^b , ou re-distribution génomique différentielle à la 1 ^{ère} division méiotique ^b .
	Production séquentielle des ovocytes de type Z et W

1 : effet des gonadotropines et hormones stéroïdes.

2 : différence des types de gamètes ou des œufs de chaque sexe qui seraient à l'origine d'un biais de la sex-ratio à la naissance en réponse aux niveaux hormonaux.

3 : GPP : (*Glutathione Peroxydase-like Protéine*)

a : Hypothèse basée sur des indices inférentiels.

b : Hypothèse basée sur des spéculations.

Cependant, dans le cas d'un effet paternel de type physiologique, celui-ci a toutes les chances d'agir sur la sex-ratio primaire, avant la conception (James 1998) et donc sans réduction de la taille de portée.

3.4.2.1) Mortalité différentielle entre sexes avant sevrage

L'étude de la sex-ratio nécessite un échantillonnage important et ce d'autant plus que le biais à détecter est faible. Dans notre étude et excepté l'âge du père, si la majorité des tests effectués sont très loin d'être significatifs, il y en a pourtant un autre qui est proche de cet état et dénote ainsi l'existence d'une corrélation possible entre la sex-ratio à l'émergence et la taille de portée à l'émergence.

Dans le cas de la Marmotte alpine, nos résultats montrent qu'il existe une tendance pour que les portées les plus petites soient celles où le biais observé de la SRE est le plus fort. Ce phénomène est compatible avec une mortalité différentielle des sexes entre la conception et le sevrage. De plus, les résultats obtenus laissent penser que ce biais existe déjà à la naissance.

Si mortalité différentielle avant naissance il y a, alors celle-ci aurait lieu durant la gestation au moment où le coût est le moindre (Sadleir 1969) excluant ainsi une manipulation directe de la sex-ratio secondaire par le père ou la mère via un comportement d'infanticide (Cf. § 4.2.1.2).

Trivers, dès 1973, émet l'hypothèse que les biais femelles de la sex-ratio à la naissance pourraient être dus à une mortalité embryonnaire mâle supérieure (la sex-ratio primaire restant fixée à 0,5). Myers (1978) reprend le concept mais l'étend à une plus grande sensibilité des fœtus du sexe le plus grand, à la condition de la mère et aux conditions environnementales. Elle considère que le sexe le plus grand sera celui qui nécessitera le plus de ressources pour se développer et qui sera donc le plus sensible à un manque. Ce dernier résultat semble confirmé au moins chez les ongulés (Trivers 1985, Clutton-Brock 1991). Mais ces résultats ne rendent pas compte du cas inverse, où l'on observe un biais mâle de la sex-ratio alors que celui-ci est le "sexe fort". D'autres mécanismes devraient alors exister.

Deux études décrivent effectivement d'autres mécanismes possibles. Gosling (1986a) rapporte un avortement sélectif des petites portées à prédominance femelle par de jeunes femelles de ragondin (*Myocastor coypus*) en meilleure condition que la moyenne. Les portées suivantes ont alors plus de chance d'être à prédominance mâle. Chez l'opossum (*Didelphis marsupialis*) où un biais mâle de la sex-ratio est observé, Austad et Sunquist (1986) montrent que la naissance a lieu après 13 jours de gestation seulement et que les embryons "migrent" ensuite dans la poche marsupiale. Leur sexe peut être déterminé 10 à 12 jours après, alors qu'ils ne pèsent qu'environ 1 g. Le nombre de jeunes produits à ce stade, est supérieur à ce que la poche marsupiale de la mère est capable de contenir, mais aussi plus important que le nombre de tétines fonctionnelles.

Ces deux auteurs évoquent la possibilité que les femelles effectuent elles-mêmes le tri entre embryons mâles et femelles pour ramener la portée à une taille correcte. Si la femelle était capable de distinguer les deux sexes, il y aurait alors possibilité d'un contrôle total de la sex-ratio. Le "gaspillage" occasionné serait très faible puisque le tri aurait lieu très tôt (Sadleir 1969). Leurs hypothèses alternatives sont une meilleure capacité des embryons mâles à atteindre la poche marsupiale, ou un biais de la sex-ratio avant même la naissance. Aucun élément n'est avancé pour choisir entre ces trois hypothèses.

Dans le cas de la Marmotte alpine où le dimorphisme sexuel est quasi inexistant (mais voir [Chapitre 4](#)), et qui se reproduit chaque année une seule et unique fois, aucune des hypothèses citées précédemment ne semble convaincante. En particulier, l'hypothèse de Gosling d'un avortement sélectif de portées entières à prédominance d'embryons du "mauvais sexe" ne semble pas compatible avec le cycle reproducteur de la marmotte.

En revanche, il existe une autre hypothèse explicative de ces biais de sex-ratio à la naissance. Il existe un volume croissant d'éléments en faveur de l'existence de processus physiologiques sélectifs qui agiraient avant et après l'implantation embryonnaire de manière à altérer la sex-ratio par mortalité (résorption) embryonnaire (Krackow 1992, Krackow 1995). Si dans certains cas, seule la reconnaissance globale de la sex-ratio de la portée alliée à une résorption sélective de certaines portées peut suffire à expliquer le patron observé (Peaker et Taylor 1996), dans la majorité des cas il semble plus plausible d'envisager une résorption sélective d'embryon de sexe féminin ou masculin (Krackow 1992, Krackow 1995). Le biais général de la sex-ratio de la portée ou le sexe des embryons serait alors "détecté" par la concentration en testostérone (Krackow 1995). Chez la Marmotte alpine, l'hypothèse d'une résorption d'embryons majoritairement de sexe femelle semble une hypothèse plausible pour rendre compte du patron observé. Cette hypothèse devra être testée dans l'avenir.

3.4.2.2) Sex-ratio et niveau hormonal

Une autre hypothèse impliquant un contrôle parental de la sex-ratio, pas forcément exclusive de la précédente, a été avancée : il s'agit du contrôle hormonal de la sex-ratio chez les mammifères. En fait, les niveaux hormonaux des deux parents, avant ou après la conception, influenceraient les proportions respectives de fils et de filles produites (James 1985, 1986, 1987, 1989a, 1989b, 1992, 1996, 1997a, 1997b, 1998). Il a été montré chez le hamster doré (*Mesocricetus auratus*) que les mères stressées ont des niveaux de progestérone relativement faibles (Huck *et al.* 1988) et dans le même temps un fort taux de résorption embryonnaire (Huck *et al.* 1988) associé à des portées à prédominance femelle (Pratt et Lisk 1991). Chez le rat, l'administration de progestérone aux femelles est associée à une sex-ratio plus élevée et une réduction de la taille de portée (Hahn et Hays 1963).

Chez la Marmotte alpine, notre étude ne montre aucune corrélation entre, d'une part la concentration en testostérone chez le père ou en progestérone et prolactine chez la mère, et d'autre part la sex-ratio. La taille des échantillons testés est cependant très réduite. Par ailleurs, les dosages effectués l'ont été à partir d'échantillons sanguins prélevés au moment des captures.

Malheureusement, nous ne maîtrisons pas le moment où nous capturons les individus. Les dosages s'étalent donc sur trois mois, d'avril à juin, ce qui représente un période allant du début de la reproduction jusqu'à la fin de la lactation. Or, les concentrations hormonales circulantes ont chacune un cycle bien précis et varient considérablement au cours de cette période. La date de capture constitue donc un facteur confondant dont l'effet doit être très important.

3.4.2.3) Sex-ratio et date de conception

La date de copulation par rapport à l'avancement de la période d'œstrus est connue pour avoir un effet possible sur la sex-ratio (Verme 1981 ; Huck 1990 ; Krackow, 1998). Nous avons estimé cette donnée par la date d'émergence des jeunes en supposant la durée de gestation et de lactation constante et une période d'œstrus synchronisée et de même longueur pour toutes les femelles. Cependant la durée de la période passée au nid par les marmottons ($\approx$ lactation) peut varier de façon importante, principalement en fonction de la condition des jeunes (Graziani et al. soumis – Cf. Annexe IV). Les deux autres suppositions sont également assez fortes. Nous ne pouvons donc pas véritablement invalider un effet possible de la date de reproduction.

Enfin, et d'une manière générale, la taille des échantillons utilisé dans cette étude de la variabilité de la sex-ratio dans notre population de marmottes alpines reste, malgré nos efforts, trop faible. De plus, les facteurs susceptibles d'avoir une action sur la sex-ratio étant nombreux nous avons dans cette première approche multiplié les tests augmentant ainsi le risque α de rejeter à tort l'hypothèse d'une sex-ratio constante.

La conclusion la plus conservatrice est donc que la sex-ratio à l'émergence des portées de marmottes du vallon de la Grande Sassièrè est déterminée de façon aléatoire (sa distribution suit une loi binomiale) mais avec 56,1% de chances d'avoir un mâle contre 43,9% de chances d'avoir une femelles à l'émergence. Les résultats obtenus nous ont permis de dégager un schéma plausible concernant les causes ultimes et les mécanismes proximaux d'ajustement de la sex-ratio chez la Marmotte alpine.

De nouvelles analyses seront nécessaires pour tester ces hypothèses dès que les échantillons atteindront une taille suffisante et en faisant le nécessaire pour maîtriser les paramètres clés des situations testées. Pour le moment, les résultats obtenus concernant l'existence éventuelle de facteurs ayant une influence sur la variabilité de la sex-ratio entre familles doivent rester ce qu'ils sont, c'est-à-dire des indications nous montrant où porter notre effort de recherche.

3.5) RÉSUMÉ DU CHAPITRE 3

- ❶ Il existe un biais de la sex-ratio dans les différentes classe d'âge de la population de marmottes alpines étudiée. Les mâles prédominent dans toutes les classes d'âge (environ 60%) sauf chez les 3 et 4 ans qui ne présentent pas de biais. Cette disparition du biais mâle de la sex-ratio est probablement due à l'âge de dispersion qui est plus précoce chez les mâles que chez les femelles.
- ❷ Ce biais existe dès la première émergence des marmottons en dehors de leur terrier de naissance au moment du sevrage (42 j). Notre étude laisse penser que ce biais existe déjà à la naissance mais après la conception.
- ❸ La sex-ratio à l'émergence présente un biais global au niveau de la population avec une probabilité d'avoir un mâle à l'émergence de 0,561. A un niveau local, l'âge du père est négativement corrélé avec la sex-ratio à l'émergence ce qui pourrait indiquer une plasticité de la stratégie de reproduction des pères en fonction de leur âge.
- ❹ Tester les mécanismes proximaux responsables du biais observé de la sex-ratio chez la Marmotte alpine n'était pas le but premier de cette étude. Cependant, les résultats obtenus sont compatibles avec un ajustement de la sex-ratio *via* une résorption d'embryons majoritairement de sexe femelle même si nos données sont, là encore, insuffisantes pour répondre véritablement à cette question.
- ❺ Les résultats obtenus concernant l'existence ou non de facteurs ayant une influence sur la variabilité de la sex-ratio entre familles doivent rester ce qu'ils sont : des indications nous montrant où porter notre effort de recherche.

CHAPITRE 4)

ANALYSE DES COÛTS

ASSOCIÉS À LA PRODUCTION DES

INDIVIDUS DES DEUX SEXES

"IT WOULD BE INSTRUCTIVE TO KNOW NOT ONLY WHAT PHYSIOLOGICAL MECHANISM A JUST APPORTIONMENT IS MADE BETWEEN THE NUTRIMENT DEVOTED TO THE GONADS AND THAT DEVOTED TO THE REST OF THE PARENTAL ORGANISM, BUT ALSO WHAT CIRCUMSTANCES IN THE LIFE-HISTORY AND ENVIRONMENT WOULD RENDER PROFITABLE THE DIVERSION OF A GREATER OR LESSER SHARE OF THE AVAILABLE RESOURCES TOWARDS REPRODUCTION"

R.A. FISHER (1930)

4.1) INTRODUCTION

Nous abordons ici la deuxième composante de l'allocation aux sexes telle que définie par R.A. Fisher. Pour qu'il y ait égalité de l'allocation des ressources aux fonctions mâles et femelles, il faut prendre en compte non seulement le nombre d'individus produits de chaque sexe mais aussi leur coût de production. De très nombreuses études ont porté sur cette notion en relation avec la proportion et/ou le nombre de mâles produits dans les portées.

4.1.1) La notion de "coût" : une définition pas toujours très claire

Les modèles de biologie évolutive se présentent sous la forme de "règles de décision" (Sargent et Gross 1985) visant à optimiser certaines "variables" (Sibly 1989). Bien qu'il n'existe pas de consensus sur le sujet (e.g. voir Maynard Smith 1978 pour une revue), la valeur sélective des individus est souvent avancée comme "LA" variable maximisée (Sibly 1989). A chaque moment, un parent suit donc une stratégie visant à maximiser sa valeur sélective et déterminée par un compromis entre les efforts de reproduction présent et futur (Williams 1966b). Williams suppose que la reproduction a un coût en terme de valeur sélective. Autrement dit que toute reproduction diminue la valeur reproductive potentielle des parents. Pour lui, la part restante de la LRS d'un individu se compose premièrement de la survie et de la reproduction future des jeunes produits à ce jour et d'autre part, de la survie et des reproductions futures des parents eux-mêmes. Toute stratégie développée par un individu devrait donc être le résultat de l'évaluation du **rapport coût/bénéfice** qui lui est associé en terme de valeur sélective (Sargent et Gross 1985) et non des risques de gâcher l'investissement passé (Boucher 1976, Maynard-Smith 1977).

L'emploi du terme de "**coût**¹⁵" en biologie évolutive est aujourd'hui général. Virtuellement tous les arguments concernant l'évolution des soins aux jeunes et de l'investissement parental repose sur la supposition que la production de jeunes est **coûteuse** en ce sens qu'elle réduit la survie et/ou le succès reproducteur des parents (Trivers 1972, Clutton-Brock 1991).

Cependant, un certain nombre d'études essayant de quantifier le coût d'élevage des jeunes ont été incapables de trouver le moindre changement de survie et/ou de succès reproducteur des parents. Ainsi, à la fois l'intensité du coût et la validité des essais de le mesurer restent un sujet de controverse (Partridge et Harvey 1985, Reznick 1985, Clutton-Brock 1991, Partridge 1992).

¹⁵ Cost

La réussite de la reproduction (et donc la maximisation de la LRS), passe donc par l'utilisation de ressources présentes pour produire les descendants en nombre et en qualité tels que la valeur reproductive des parents sera maximale. Il y a donc **dépense** d'un ensemble de ressources en quantités données en faveur des descendants. Une grande part du problème vient du fait de savoir si les ressources utilisées sont limitées : en d'autres termes, peut-on puiser autant qu'on le veut dans ces ressources ou bien sont-elles en quantité limitée ? Dans le premier cas, les parents peuvent **dépenser** sans compter pour produire le plus grand nombre de jeunes de la meilleure qualité possible sans que cela influe sur leur valeur reproductive. Dans l'autre cas, et ce sont là les bases de la théorie d'allocation aux sexes, il faut gérer au mieux le capital disponible (résultant de l'investissement passé) en optimisant les dépenses afin de produire les descendants en quantité et en qualité qui maximiseront le succès reproducteur total restant. Dans ce cas, les dépenses effectuées représentent un **coût** en ce sens qu'elles réduisent les dépenses potentielles restantes et donc la valeur reproductive résiduelle des parents.

Un deuxième niveau de complexité est atteint à cause de la grande variété des ressources nécessaires à la reproduction et compte tenu du compromis existant entre les dépenses nécessaires à la reproduction d'une part et à la maintenance d'autre part. Même si un joueur a à sa disposition plus d'argent qu'il ne pourra jamais en dépense, d'autres facteurs doivent être pris en compte. Ainsi, s'il laisse passer l'heure, il sera obligé de rentrer une fois la nuit tombée s'exposant ainsi au risque d'être détroussé ou tué, perdant ainsi définitivement tout son investissement. Si l'on est trop occupé à manger pour surveiller les alentours, on risque de se faire dévorer. Parce que le don d'ubiquité n'existe pas encore, même si les ressources ne sont pas limitées en quantité, prises en compte dans leur ensemble et simultanément, elles le sont forcément en accessibilité. De ce point de vue toutes dépenses engagées pour la reproduction représente un coût pour l'individu.

Il faut cependant tempérer ce point de vue. En effet, si l'utilisation d'une ressource limite forcément les dépenses possibles, cette limitation n'aura pas forcément d'incidence sur la valeur reproductive résiduelle de l'individu et de ses descendants, et donc, sur sa valeur sélective. Or, les mécanismes ultimes de toute évolution reposent sur la valeur sélective des individus. **Si l'on nomme "coût" la diminution de la valeur sélective d'un individu**, due aux dépenses engagées (quelles qu'elles soient), alors l'IP tel que défini par Trivers (1972) est coûteux.

La différence essentielle entre soins aux jeunes (toutes les dépenses en vue de la production des jeunes voir § 1.1.3) et investissement parental, est donc que le premier prend en compte l'engagement de toutes les ressources, même celles qui n'impliquent pas un **coût** pour les parents. Tout type de soins aux jeunes est donc *potentiellement* coûteux, mais ce coût ne sera pas défini *a priori*. Il dépendra, dans son existence, sa forme et son intensité, des dépenses mises en jeu par un parent relativement à son environnement, ses caractéristiques individuelles et à sa condition à un instant donné.

4.1.2) Approche globale du coût différentiel entre mâles et femelles

4.1.2.1) Coût énergétique d'élevage des jeunes

Myers (1978) s'appuie sur deux constatations pour proposer une nouvelle hypothèse, qui d'ailleurs transparaît souvent à l'arrière plan des autres.

+ Si l'ajustement de la sex-ratio intervient en période de stress (au sens large : aussi bien stress nutritionnel que physique voire psychologique) il est normal de penser que le nombre de jeunes produits sera d'une grande importance, en terme de survie pour la mère et sa progéniture.

+ Par ailleurs, il est un fait que chez bon nombre de vertébrés, les mâles sont souvent plus grands que les femelles, et que la différence apparaît déjà durant la période d'investissement parental (Clutton-Brock 1991).

Cet auteur en conclut que ***les mâles pourraient être plus coûteux à produire que les femelles***. Chez les espèces sexuellement dimorphiques, le sexe le plus grand est supposé être celui qui nécessite la plus grande allocation de ressource par les parents pour être amené jusqu'à l'indépendance. Des ressources limitées sur plusieurs générations pour de telles espèces, pourraient se traduire alors par la sélection des individus produisant le plus de jeunes ou, tout au moins, ceux qui auront le meilleur succès reproducteur. En d'autres termes, la sélection naturelle favoriserait les parents produisant le sexe le moins coûteux à élever. En retour, ceci leur permettrait, soit d'élever un nombre de jeunes plus important (Myers 1978, Wiebe et Bortolotti 1992), soit de leur allouer plus d'investissement parental par individu (McGinley 1984). Smith et Fretwell (1974), ainsi que Williams (1979), montrent qu'il existe un investissement parental optimal par jeune, suivant sa taille et le nombre de jeunes de la portée. Si le nombre de jeunes se trouve réduit du fait du stress (stress nutritionnel), il restera sans doute une certaine quantité d'IP potentiel non utilisé qui pourrait à ce moment être reporté sur les autres jeunes produits.

La question du coût différentiel entre fils et filles, après être longtemps restée en suspens, semble maintenant recevoir quelques confirmations au moins pour deux espèces. Chez le cerf élaphe et le mouflon du Canada *Ovis canadensis*, les masses à la naissance et la croissance avant sevrage sont plus importantes chez les jeunes mâles que chez les femelles (Clutton-Brock *et al.* 1984, Hogg *et al.* 1992). De plus, l'intervalle de temps entre deux naissances et la durée de la période de dépendance du jeune vis-à-vis de ses parents, augmente avec le coût de production (Lloyd et Rasa 1989, Clutton-Brock 1991). Les femelles en moins bonnes conditions que la moyenne ne pouvant supporter le coût énergétique d'élevage des mâles, produiraient une majorité de femelles (Hiraiwa-Hasegawa 1993).

4.1.2.2) Théorie de "l'optimum maternel"

Cette théorie de l'optimum maternel est développée pour des espèces dont le nombre de jeunes par portée est proche de l'unité et en supposant que le coût énergétique de production d'un mâle sera globalement légèrement supérieur à celui d'une femelle. En partant de là, Williams (1979) se fonde sur les conclusions de deux études antérieures pour faire de nouvelles propositions en extension du modèle de Trivers et Willard présenté au chapitre précédent.

Ces deux résultats sont les suivants :

+ L'investissement parental optimum pour les jeunes sera toujours privilégié à moins que celui-ci ne dépasse la capacité parentale (optimum maternel) (Smith et Fretwell 1974, Taylor et Sauer 1980).

+ Sous certaines conditions, la valeur sélective variera plus fortement s'il y a production d'un mâle plutôt que d'une femelle. Ce fait peut conduire la mère à investir plus dans un sexe plutôt que dans l'autre (Trivers et Willard 1973, Clutton-Brock 1991).

Williams en tire la conclusion que la sex-ratio peut se révéler être une contrainte pour l'investissement parental. Ainsi, s'il est légèrement plus coûteux de produire un mâle plutôt qu'une femelle, la sélection naturelle favorisera la mère ayant une sex-ratio optimisant l'investissement parental à fournir à ses jeunes par rapport à sa propre capacité (cf. Figure 13).

Il y aura donc ajustement de la taille et de la sex-ratio de la portée de manière à optimiser l'investissement maternel à fournir, par rapport à ce qu'elle sera capable de donner.

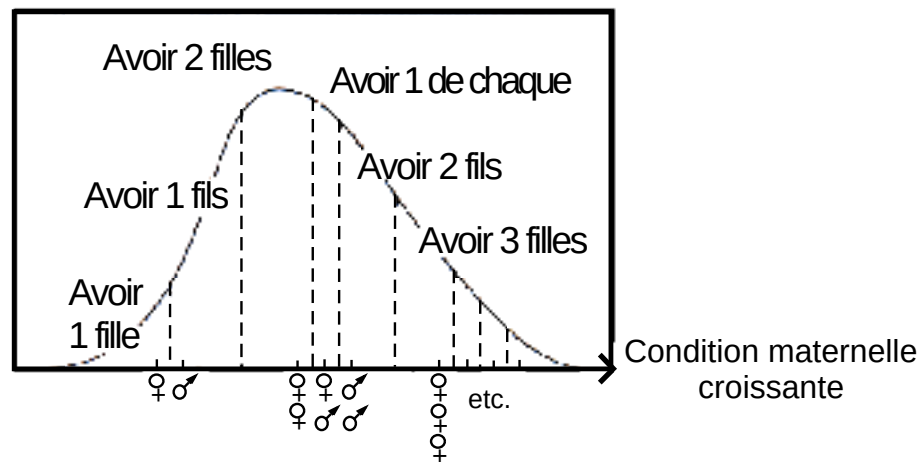


Figure 13 : Optimisation de la composition des portées dans une espèce qui le plus souvent a deux, mais occasionnellement 1 ou 3 jeunes par portée ou couvée : fréquences théoriques du type de portée en fonction de la capacité maternelle à investir (d'après Williams-1979).

Une légère différence de coût entre fils et filles impliquerait donc une forte prédominance des portées unisexes avec, au maximum de la capacité maternelle, une prédominance de portées plus importantes et contenant plus de mâles. La taille des portées ainsi que leur sex-ratio seront ainsi prévisibles pour une femelle donnée, à partir de son âge, de sa physiologie, et des ressources disponibles. A noter que ces résultats ne concernent que le niveau individuel. Chaque mère ayant son propre optimum, il n'y aura pas modification de la sex-ratio globale de l'ensemble des nouveau-nés de la population, qui restera en moyenne de 0,5. Ces résultats peuvent donc être complémentaires de ceux de Fisher.

La théorie de Williams fait plus référence à une dépense métabolique directe pour la production des deux sexes qu'à un coût au sens de Trivers & Willard. Cependant, chez le cerf mulet les faons des femelles les plus lourdes ont tendance à être du sexe masculin, tandis que les faons des mères les moins lourdes sont plutôt des femelles, aussi bien dans les portées contenant deux jeunes que parmi celles n'en ayant qu'un (Kucera 1991). La théorie de Williams supporte donc non seulement la théorie de Fisher, mais peut aussi être en accord avec les prédictions du modèle de Trivers et Willard (1973).

Un certain nombre de travaux semblent aller dans le sens de la théorie de Williams. En particulier, le Mouflon à manchette (*Ammotragus lervia sahariensis* - Ongulé dimorphique) (Cassinello et Gomendio 1996) présente une séquence de composition des portées en fonction de la condition maternelle croissante en accord avec cette théorie. Cependant, à part Kucera (1991) et Cassinello (1996), peu d'études ont véritablement testé cette théorie ni par conséquent, ne l'ont validé ou infirmé (mais voir Hewison et Gaillard 1996 ; Alados. et Escos J.M. 1994, Festa-Bianchet 1996). La raison en est semble-t-il, d'une part, la difficulté à estimer l'investissement parental total fourni par portée mais aussi par jeune, et d'autre part, la capacité parentale à investir (Gosling 1986a, Kucera 1991). La mesure du coût de production de chaque sexe représente un autre des écueils possibles (Clutton-Brock et Iason 1986, Berman 1988). Aujourd'hui ce coût différentiel entre mâles et femelles semble généralement bien accepté, et de nombreux témoignages vont dans ce sens (Clutton-Brock *et al.* 1981, Pickering 1983, Silk 1983, Gosling *et al.* 1984, Lee et Moss 1986, Gomendio *et al.* 1990, Kucera 1991). On notera cependant que ce n'est pas forcément le sexe mâle qui est le plus coûteux, mais les individus du sexe le plus grand (Clutton-Brock 1991).

Enfin, il reste surtout très difficile d'estimer la corrélation entre les ressources parentales et la sex-ratio des portées pour des espèces ayant des tailles de portées supérieures à deux ou pour des espèces comme l'Homme, chez lesquelles les enfants de différentes portées partagent tout ou partie des ressources parentales (Frank 1990).

On notera enfin que l'approche de Williams prédit une optimisation de la composition de la portée (en nombre et en genre) à partir d'une différence de coût énergétique identique entre chaque mâle et femelle de la population (ce qui est une hypothèse très forte), en fonction de la condition maternelle. De plus, si des prédictions en terme de sex-ratio des portées peuvent être avancées lorsque la taille de portée est faible, cela devient beaucoup plus difficile pour un nombre de jeunes plus important.

4.1.2.3) Durée différente de la période d'IP entre les individus des deux sexes

4.1.2.3.1) Une autre approche de la compétition pour les ressources locales

Hoogland (1981) tente de replacer la LRC (Clark 1978) dans le contexte général du théorème de Fisher. En supposant que la quantité d'investissement parental allouée aux individus de chaque sexe soit identique, il y a répartition égale de cet investissement parental au sevrage. Mais ensuite les mâles se dispersant arrêtent l'investissement parental en leur faveur, alors que les filles restent dans le groupe continuent à en bénéficier.

En fait les filles recevraient une quantité d'IP plus importante que les fils et par conséquent seraient plus chères à produire (Cf. 4.1.1) et à mener jusqu'à maturité. L'IP dans ce cas prend en compte le partage des ressources locales des parents avec les enfants du sexe philopatrique. Plus la densité sera importante et plus le coût de production d'un individu du sexe philopatrique sera important.

A partir de là, et en accord avec Fisher (1930) on peut s'attendre à un biais de la sex-ratio en faveur du sexe le moins cher (les fils dans ce cas). On notera que cette explication pose les bases **d'un biais de la sex-ratio dans toutes les structures sociales de type philopatrique toujours en faveur du sexe dispersant**. Dans les faits, les explications de Hoogland, pas plus que celles de Clark ne semblent rendre compte de l'ensemble des biais observés (Williams 1979, Trivers 1985, Clutton-Brock et Iason 1986, Armitage 1987b, Clutton-Brock 1991).

4.1.2.3.2) Mortalité différentielle entre sexes

L'existence d'une mortalité différentielle entre sexe est assez courante et ceci particulièrement chez les espèces où la sélection sexuelle est à l'origine d'un fort dimorphisme sexuel (Clutton-Brock *et al.* 1985 ; Clutton-Brock 1991). Chez ces espèces, un certain nombre de facteurs pourront contribuer à réduire la viabilité du sexe le plus grand. On notera entre autres sa croissance plus rapide, des réserves de graisses moins importantes et surtout des besoins énergétiques et alimentaires plus importants (Clutton-Brock, *et al.* 1985) ; une diminution de l'investissement parental aurait alors plus de chance d'être fatale. Le sexe masculin étant souvent le plus grand, et présentant le taux de croissance le plus important, c'est lui qui sera le plus touché par des conditions difficiles.

Toutes choses égales par ailleurs, la mort systématique d'un certain nombre d'individus d'un sexe avant la fin de la période d'IP limite l'allocation réalisée dans ce sexe. En accord avec le PGF, il devrait alors y avoir sélection fréquence dépendante pour une surproduction du sexe le moins viable tendant à égaliser l'allocation réalisée dans les fonctions reproductives des deux sexes au niveau de la population.

4.1.2.4) Coopération et remboursement de l'allocation perçue

Chez les espèces monogames (97% des oiseaux et 3% des mammifères), mâles et femelles s'investissent considérablement dans leur progéniture (Kleiman 1977). Le dimorphisme sexuel est réduit (mais voir par exemple le cas de certains rapaces comme l'aigle pêcheur américain *Haliaeetus leucocephalus* : Bortolotti 1986), et seul les deux partenaires constituant le couple résident accèdent à la reproduction exclusivement l'un avec l'autre (mais voir cocuage).

Dans ces conditions l'investissement nécessaire à la production des deux sexes est sensiblement équivalent et l'on s'attend en accord avec le PGF à une sex-ratio équilibrée. Pourtant, parmi les espèces monogames où il y a chevauchement des générations, il pourrait exister un facteur discriminant fils et filles, et qui pourrait servir de base à une variation de l'allocation des ressources : c'est la coopération.

La théorie de la **mise en valeur des ressources locales**¹⁶ (LRE - Clark 1978), dit que les enfants des deux sexes, par leur comportement en tant qu'adultes, ont des effets asymétriques sur la capacité des parents à contrôler et/ou bénéficier de certaines ressources critiques. Si l'on suppose un coût de production identique pour les deux sexes en terme de valeur sélective, alors les parents doivent produire un plus grand nombre de jeunes du sexe qui augmente leurs capacités à contrôler la ressource en question. La LRC décrite précédemment (Cf. § 3.1.2), est un cas particulier de la LRE. Un autre cas particulier de la LRE (celui qui nous intéresse maintenant), est **le modèle du remboursement de l'IP reçu**¹⁷, encore appelé la **théorie des aides au nid**¹⁸ (voir revue dans Emlen 1997). En effet, certains descendants d'un même sexe peuvent aider leurs parents pour la réussite de leur reproduction (augmentation du nombre de jeunes atteignant l'âge de première reproduction) : c'est la coopération.

Les espèces dont les individus reproducteurs coopèrent pour l'élevage des jeunes avec d'autres individus¹⁹ satisfont généralement à trois critères bien précis (Solomon et French 1997, Blumstein et Armitage 1999) :

- ☞ La dispersion est retardée au-delà de la maturité sexuelle.
- ☞ Il y a suppression de la reproduction chez les individus matures mais qui ne se sont pas dispersés.
- ☞ Les adultes non reproducteurs aident à l'élevage des jeunes.

Le comportement de coopération lui-même fait référence à un comportement similaire à celui des parents et dirigé vers des jeunes qui ne sont pas ceux de celui qui exprime le comportement. De plus ces comportements de coopération tels le nourrissage des jeunes (allaitement croisé chez les mammifères) et la participation à la thermorégulation sociale, doivent représenter un coût pour le coopérant au sens où ce comportement réduira probablement sa valeur sélective (Jennions et Macdonald 1994).

¹⁶ *Local resource enhancement*

¹⁷ *Helper repayment model*

¹⁸ *Helpers at the nest*

¹⁹ *Cooperative breeders*

Cette notion de coopération pour l'élevage est à distinguer de l'élevage en commun²⁰ qui consiste, lui, en la mise en commun de tous les jeunes et à la participation des individus reproducteurs ou non à l'élevage de tous les jeunes du groupe (Solomon et French 1997).

Dans le cas d'un sexe coopérant, ce sexe "rembourse" aux parents une partie de l'investissement parental dépensé en faveur des individus de ce sexe (Taylor 1981, Emlen *et al.* 1986). Si l'on suppose que le coût initial de production des deux sexes était identique, il sera *a posteriori* et grâce à la coopération, fortement diminué pour l'un des sexes seulement. Dans ce cas, la sex-ratio sera supposée atteindre, au niveau de la population, un équilibre où le sexe coopérant sera le plus représenté dans les portées ou les couvées (Fisher 1930, Taylor 1981, Toro 1982, Clutton-Brock et Iason 1986, Emlen *et al.* 1986, Lessells et Avery 1987).

Chez le pic boréal (*Picoides borealis*), le coût de production des mâles et des femelles semble identique (Gowaty et Lennartz 1985), aucun dimorphisme sexuel en terme de taille corporelle n'est observé. Les femelles ont tendance à se disperser tandis que les mâles restent pour la plupart dans la colonie, participant à l'élevage des générations suivantes lorsqu'ils ne sont pas eux-mêmes reproducteurs. Il y a ainsi formation de deux types de couples : ceux avec des "aides" et ceux qui n'en ont pas.

Gowaty et Lennartz (1985) trouvent une sex-ratio des jeunes aux nids pour les couples sans auxiliaires de 0,65 (n=74) contre 0,54 pour les autres (n=94 ; biais NS). Le gain d'un tel biais de la sex-ratio semble se traduire par un avantage en terme de succès reproducteur défini ici comme le nombre de jeunes à l'envol chaque année . En effet, les couples ayant été aidés ont élevé en 6 ans 94 jeunes contre 74 pour les autres (Gowaty et Lennartz 1985).

D'autres facteurs semblent pouvoir entrer en ligne de compte en plus du phénomène de coopération. En particulier, Chez le pic boréal, la coopération de l'un des sexes influence à la fois le succès reproducteur des parents et la sex-ratio mais ceci uniquement si la femelle ne s'est jamais reproduite sur ce site. Il semble également que le degré de parenté entre les aides et les "aidés" puissent avoir une influence non négligeable sur le sens et le degré du biais attendu (Gowaty et Lennartz 1985, Lessells et Avery 1987). Aucune hypothèse n'est avancée quant aux mécanismes proximaux à la base de ces ajustements de la sex-ratio. Cependant, une étude récente semble montrer que la prolactine serait impliquée dans la physiologie du comportement de coopération comme faisant partie d'un phénomène d'adaptation complexe (Brown et Vleck 1998).

²⁰ Communal breeding

En fait, il ressort de la littérature deux types d'hypothèses pour expliquer les biais de la sex-ratio observés chez les oiseaux à l'éclosion (Emlen *et al.* 1986). Pour certains, ceux-ci peuvent être dus à l'existence d'une plus forte mortalité du sexe dispersant. La coopération des individus de l'autre sexe apparaît alors comme une stratégie leur permettant de maximiser la probabilité d'accéder à la reproduction, mais aussi de récupérer une valeur sélective indirecte en aidant les individus apparentés à se reproduire. Pour d'autres (et ce n'est pas incompatible) la philopatrie d'un sexe prédispose à la coopération des individus de ce sexe et de ce fait, les conduit à rembourser une partie de l'investissement parental. Le résultat en est une diminution du coût global de production de ce sexe et mène à un équilibre de la sex-ratio dévié en leur faveur. La première hypothèse suppose donc le fait que le biais de la sex-ratio soit à l'origine du comportement de coopération (Maynard-Smith et Ridpath 1972, Reyer 1984). La seconde hypothèse au contraire, stipule que ce biais est le résultat d'une diminution du coût de production, due au comportement de coopération.

Ces deux modèles sont donc complémentaires par leurs effets : un biais de la sex-ratio de la population, mais opposés quant à leurs implications. Une manière de les départager est peut-être de souligner que dans le premier cas, c'est une dispersion plus importante des femelles (et donc une augmentation du risque de mortalité) qui mène à une sex-ratio différente de 0,5. Or, Leigh (1970), puis Charnov (1982), ont montré que si cette mortalité prenait place après la fin de la période d'investissement parental (et donc après la dispersion), elle ne pouvait avoir d'effet sur la stabilité de la sex-ratio primaire. De plus, le premier cas sous-entend un biais de la sex-ratio après la fin de l'investissement parental. Or, les résultats de Gowaty et Lennartz (1985) font état d'un tel biais mais peu après la naissance, avant que les jeunes aient quitté le nid. Du fait que les fils soient induits à coopérer avec leurs parents pour l'élevage des jeunes à cause de leur moindre tendance à la dispersion que les femelles, et du fait du remboursement à leurs parents de l'investissement parental dépensé en leur faveur, il semble, en accord avec la théorie (voir entre autres Emlen *et al.* 1986, Lessells et Avery 1987), que le biais mâle de la sex-ratio soit une conséquence plus qu'une cause du comportement de coopération.

Chez la fauvette des Seychelles (*Acrocephalus sechellensis*), les jeunes produits l'année précédente aident fréquemment leurs parents pour l'élevage des jeunes en participant à la défense du territoire, harcèlement des prédateurs, construction du nid, incubation des œufs (seulement les femelles) et nourrissage des jeunes (Komdeur 1994). La présence d'un aide augmente significativement le succès reproducteur des parents tandis que l'absence ou la présence de deux ou plus de deux aides diminue le succès reproducteur des parents sur les territoires de qualité moyenne.

D'une façon générale, les parents évitent d'avoir des aides sur les territoires de mauvaise qualité (Komdeur 1996). La sex-ratio à six mois est très fortement biaisée en faveur des mâles sur les territoires de mauvaise qualité tandis qu'elle est fortement biaisée en faveur des femelles sur les territoires de bonne qualité. D'après cet auteur le biais de la sex-ratio est dû à une production différentielle d'un sexe car **i)** la mortalité enregistrée entre l'éclosion et six mois n'est pas suffisante pour occasionner un biais significatif par rapport à 0.5 **ii)** Le biais existe déjà à l'éclosion pour les jeunes ayant survécu jusqu'à six mois **iii)** les couples transférés d'un territoire de mauvaise qualité à un territoire de forte qualité basculent la sex-ratio produite en faveur des femelles (Komdeur 1996).

En résumé les mâles sont favorisés sur les mauvais territoires car ils se dispersent plus tôt et agissent moins en tant qu'aide que les femelles. Sur les territoires de bonne qualité les femelles sont favorisées car elles aident leurs parents pour l'élevage des jeunes et permettent ainsi d'augmenter le succès reproducteur des parents. La qualité du territoire permet de supporter le coût supplémentaire de leur dispersion retardée pour les parents (Komdeur 1996, Komdeur 1997).

Les résultats présentés pour la fauvette des Seychelles sont donc compatibles avec la théorie de la production des aides pour l'élevage (Gowaty et Lennartz 1985, Emlen *et al.* 1986, Lessells et Avery 1987), mais aussi avec celles de la LRC (production du sexe dispersant si faible qualité du territoire) et de la LRE (production d'aide si les ressources le permettent). D'une façon générale il y a donc variation de la sex-ratio lorsque les bénéfices que les parents peuvent retirer à élever des fils ou des filles varient entre les deux sexes (Trivers et Willard 1973, Komdeur 1997). L'étude de Komdeur sur la fauvette des Seychelles est importante car c'est l'étude qui apporte les meilleures preuves à ce jour que les femelles puissent contrôler le sexe des jeunes produits. (Emlen 1997).

On notera que si le recrutement de l'un des sexes dans le groupe peut être un avantage (voir précédemment), l'augmentation trop importante de la taille du groupe peut entraîner des phénomènes de compétition intra et intersexuelle à l'origine d'un biais de la sex-ratio en faveur du sexe dispersant (voir précédemment). Par conséquent, un biais de la sex-ratio en faveur du sexe recruté à la naissance, peut être favorisé pour des populations en extension ; tandis qu'un biais vers le sexe dispersant sera favorisé, lorsqu'elles atteindront leur équilibre en fonction des capacités de l'habitat (McShea et Madison 1986, Armitage 1987b). Si la présence d'aides pour l'élevage des jeunes peut être coûteuse pour les parents, aider les parents à l'élevage des jeunes représente également un coût et peut modifier la valeur sélective directe des aides (Solomon et French 1997, Clutton-Brock *et al.* 1998).

Par conséquent, le sexe coopérant participera à l'augmentation de la valeur sélective des parents uniquement lorsque le gain de valeur sélective obtenu via l'aide à l'élevage des jeunes surpassera la perte de valeur sélective due à la coopération (Koenig et Walters 1999). Il sera alors intéressant pour les parents de chaque famille d'investir plus dans le sexe coopérant ce qui mènera à un biais global de la sex-ratio au niveau de la population.

4.1.3) Extension de la LRC et Approche interindividuelle du coût de production

Une extension du modèle de la LRC à des groupes larges et formés d'individus apparentés ou non, a été proposée par Silk (1983). Il reprend les grandes lignes de l'hypothèse de Clark, sous la forme d'une compétition entre individus de même sexe, pour l'accès à des ressources limitées. En revanche le groupe, dans ce cas-ci, comprend des individus de familles différentes, où les mâles sont censés se disperser à maturité. En cas de ressources limitées, la valeur sélective d'une femelle sera influencée par sa propre capacité à avoir accès aux ressources, mais aussi par la compétitivité de ses enfants. Pour la maximiser, deux types de solution sont envisageables :

- + Les femelles doivent essayer de limiter la compétition qu'elles et leurs filles vont rencontrer, par une limitation du nombre de naissances non apparentées et d'immigrantes dans le groupe.
- + Elles devront ajuster la sex-ratio de leurs propres portées, en fonction de leur compétitivité.

Les mâles se dispersant, et (par définition) les immigrants venant d'ailleurs, la réduction de la compétition ne pourra intervenir que par une réduction du nombre de femelles nées et élevées dans le groupe. Suivant les deux points précédents, on pourrait envisager d'une part, une sex-ratio décalée en faveur des mâles dans leurs propres portées, mais aussi une diminution de la probabilité qu'une femelle non apparentée donne jour et élève des filles qui atteindront la maturité. C'est ce dernier point qui présente le plus d'avantages pour la famille. Un certain nombre de données (Dittus 1979, Silk *et al.* 1981, Simpson *et al.* 1981, Lloyd et Rasa 1989) semblent montrer que ce contrôle de la sex-ratio secondaire (avant et/ou après naissance), sur la progéniture des femelles non apparentées, s'établit par l'intermédiaire d'un harcèlement continu des femelles immatures (voire sélectivement des mères portant des fœtus femelles - Simpson *et al.* 1981) par les autres femelles. L'investissement parental à fournir pour élever des femelles, sera alors considérablement augmenté, et le biais mâle de la sex-ratio traduira les différentes capacités des mères à se défendre ou à défendre leurs filles. Ce biais sera d'autant plus fort que la fille sera plus vulnérable.

Pour Silk (1983), la sex-ratio décalée vers les mâles représentera donc le coût différentiel d'élevage des jeunes (**Cf. § 4.1.1**) induit par un comportement spécifique du groupe.

Autrement dit, le biais de la sex-ratio reflétera la différence de coût de production des enfants des deux sexes induit par la disponibilité des ressources, la densité locale, le statut maternel et les comportements sociaux des individus du groupe considéré.

4.1.4) Objectifs de ce chapitre

Dans le chapitre précédant nous avons mis en évidence un biais global au niveau de la population, de la proportion de marmottons mâles dans les portées de Marmotte alpine. Dans ce chapitre, restant toujours dans le cadre du PGF et compte tenu des résultats obtenus, nous allons analyser la deuxième composante de l'allocation aux sexes ; autrement dit l'allocation des ressources nécessaire pour produire les individus des deux sexes et susceptible d'être la cause évolutive du biais global de la sex-ratio observé au niveau de la population.

Nous utiliserons successivement **trois approches** possibles de l'allocation des ressources nécessaires à la production des mâles et des femelles.

I) Tout d'abord, nous rechercherons l'existence éventuelle d'une différence des dépenses énergétiques directes, nécessaires à la production des fils et des filles. Pour ce faire nous allons analyser la croissance des marmottons de la naissance à la fin de leur première année afin de tester l'existence d'un certain dimorphisme sexuel et/ou de différences dans le schéma de croissance pouvant indiquer des besoins énergétiques différents. Reprenant les hypothèses de Williams, nous analyserons la composition et la taille des portées en fonction de la condition maternelle. Si une telle relation existe, nous tenterons alors de quantifier le rapport des dépenses énergétiques nécessaires à la production des deux sexes.

- a) En l'absence de tout dimorphisme sexuel visible et si un dimorphisme de taille est réellement un estimateur des dépenses de production associées, on s'attend à ce que les dépenses énergétiques soient identiques entre mâles et femelles.**
- b) Dans le cadre du PGF et compte tenu du biais général de la sex-ratio trouvé au chapitre précédent, on s'attend à ce que les femelles nécessite une dépense énergétique 1.27 fois supérieure à celle des mâles.**

II) Si cette dépense représente un coût pour les parents alors celle-ci devrait avoir un effet sur le succès reproducteur des parents. Nous rechercherons donc l'effet direct de ce coût de production, sur le succès reproducteur des pères et des mères.

On s'attend donc à ce que la composition de la portée produite diminue le succès reproducteur des parents par une modification de la composition de la portée produite l'année suivante ou par une diminution de la probabilité d'être encore résident l'année suivante.

III) Nous rechercherons l'existence d'un coût différentiel global entre mâles et femelles qui ne soit pas dû à un éventuel coût métabolique. Pour ce faire, nous testerons tout d'abord l'existence possible d'une différence de la durée de la période d'IP pour les marmottons mâles et femelles. Toutes choses égales par ailleurs, cela signifierait un coût global inférieur pour le sexe bénéficiant d'une durée d'IP réduite par rapport à l'autre sexe.

Si la période d'investissement parentale est plus courte pour un sexe par rapport à l'autre alors on s'attend à trouver, soit une mortalité plus importante, soit une dispersion plus précoce pour un sexe que pour l'autre

Ensuite, nous rechercherons si la présence de jeunes appartenant à un sexe plutôt qu'à un autre peut procurer un avantage aux parents en terme de succès reproducteur et ainsi rembourser une partie de l'allocation réalisée dans ce sexe.

Dans ce cas, on s'attend à ce que la présence de subordonnés d'un sexe augmente le succès reproducteur des parents par exemple, par une augmentation de la survie juvénile.

4.2) DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES ET CROISSANCE DES MARMOTTONS

La croissance postnatale est une composante très importante des traits d'histoire de vie d'une espèce et a des répercussions importantes à long terme sur la valeur sélective des individus (Lindström 1999). On dit généralement que le pattern de croissance reflète l'adaptation d'une espèce à son environnement (Case 1979, Robbins et Robbins 1979). Les sexes peuvent ne pas réagir de la même manière aux conditions environnementales durant la croissance (Lindström 1999). La quantité de ressources à allouer aux deux sexes afin de mener à bien leur élevage tout en maximisant leurs chances futures est alors différente. Dans ces conditions la stratégie d'allocation des ressources entre mâles et femelles prend toute son importance.

Il existe une littérature importante consacrée au développement chez les Sciuridés (e.g. Hirshfeld et Bradley 1977, Levenson 1979, Koepl et Hoffmann 1981, Ferron et Ouellet 1985, Viljoen et Du Toit 1985, Ferron et Ouellet 1991) mais les données concernant les marmottes restent rares particulièrement entre la naissance et le sevrage. Ceci tient au fait que les marmottes sont des mammifères fouisseurs. Les jeunes naissent donc au fond d'un terrier et y restent jusqu'au sevrage ce qui rend très difficile leur étude *in situ*. De plus, la grande taille de ce rongeur rend l'expérimentation lourde et coûteuse à mettre en place.

4.2.1) Croissance de la naissance au sevrage

La masse à la naissance est souvent étroitement corrélée avec le taux de croissance effectif dans les semaines suivantes (Robertson *et al.* 1992). Bien que ce soit par trop réducteur, on dit généralement que plus les perturbations du développement ont lieu précocement, et plus leurs effets éventuels seront importants et durables. Par exemple, de mauvaises conditions de développement menant à une faible masse à la naissance ont généralement des effets qui se répercuteront sur plusieurs générations (Lindström 1999). De plus, il existe des preuves montrant que l'effet maternel aussi bien que les facteurs environnementaux modulent la condition des jeunes au cours de la phase de développement précoce qui à son tour influence la valeur sélective ou ses composantes (reproduction et survie) (Larsson 1993, Thessing et Ekman 1994).

4.2.1.1) Matériels et méthodes

4.2.1.1.1) Contexte expérimental.

Malgré les difficultés évoquées ci-dessus, nous avons réalisé une étude en captivité de la croissance postnatale avant sevrage. Les marmottes ont été capturées durant le mois d'avril dans la vallée de la Haute Maurienne (45°29'N-6°59'E) sur les sites de Bessans, Lans le villar, Lans le bourg, sur le Mont Cenis et au plateau de Chavière au-dessus de Termignon. Sur toutes les femelles adultes capturées, nous avons recherché si celles-ci étaient gestantes ou non.

Le diagnostic a été réalisé sur le terrain par palpation abdominale puis confirmé par radiographie. Les femelles gestantes ont été installées dans une cage à deux compartiments (90 x 70 x 50 cm par compartiment) reliés entre eux par un tuyau de 60 cm de long et 18 cm de diamètre. Le premier compartiment représente la chambre de mise-bas. Il est abondamment fourni en foin et maintenu dans une obscurité complète excepté une lumière rouge pour permettre un enregistrement par caméra infra-rouge. Le second compartiment représente le "coté cour". Il est garni de foin et de sciure et approvisionné *ad libitum* avec de la nourriture et de l'eau.

4.2.1.1.2) Récolte des données

Les données ont été récoltées sur 5 portées différentes. Les jeunes ont été identifiés dès la naissance par une marque au feutre sans odeur sur la peau qui devait être ravivée tous les jours. Lorsque la fourrure est apparue, le marqueur a été remplacé par une marque rouge à l'ÉOSINE. Chaque marmotton est désigné par une lettre correspondant à la portée et un chiffre le désignant dans la portée. Chaque jour nous avons manipulé tous les marmottons afin de relever leur masse et différentes mesures squelettiques. Ont été relevées en particulier la longueur totale mesurée du bout du museau à la racine de la queue, la longueur de l'ulna, la longueur du tibia et la largeur de la tête mesurée au niveau des apophyses zygomatiques. Toutes les manipulations ont été réalisées avec des gants chirurgicaux (une paire différente pour chaque portée) afin de ne pas laisser l'odeur humaine sur les jeunes et de ne pas mélanger les odeurs des marmottons appartenant à des portées différentes.

4.2.1.1.3) Analyse de la croissance

Les taux de croissance instantanés²¹ (IGR), ont été calculés par la formule de Brody (1945)

:

$$IGR = \frac{\ln(M_2) - \ln(M_1)}{t_2 - t_1}$$

avec M_1 et M_2 les masses ou les mesures relevées aux temps t_1 et t_2 . Lorsque les IGRs sont représentés sur une échelle logarithmique en ordonnées en fonction de l'âge sur une échelle arithmétique, les segments linéaires reflètent des périodes au cours desquelles l'accroissement est un pourcentage constant de la mesure précédente. Autrement dit, deux IGRs sont identiques quand le rapport M_2/M_1 est constant. Nous avons calculé les IGRs pour chaque semaine (i.e. $t_2 - t_1 = 7$ jours) pour quatre mesures (masse corporelle, longueur totale, longueur du tibia et largeur de tête).

Les courbes sigmoïdes sont généralement supposées fournir le meilleur compromis pour décrire la croissance des mammifères (Zullinger *et al.* 1984, Georgiadis 1985, Gaillard *et al.* 1997). Quand l'examen des résidus des régressions linéaires des différentes mesures en fonction de l'âge nous indique que la croissance n'est pas linéaire, nous avons alors modélisé cette variable en utilisant le modèle général de Chapman-Richards (Richards 1959), modifié suivant les indications de Gaillard *et al.* (1997).

Nous avons donc ajusté notre modèle à nos données en fonction de l'équation suivante :

$$W_t = \frac{k}{\left(1 + (m-1)e^{a(t_0-t)}\right)^{\frac{1}{m-1}}}$$

avec :

- W_t la valeur de la variable modélisée à l'âge t
- k la valeur asymptotique de la variable
- m est un paramètre de forme qui localise le point d'inflexion sur l'axe des ordonnées
- t_0 est l'âge auquel a lieu le début de ralentissement de la croissance.
- a est le taux de croissance relatif.

Ce modèle permet une grande flexibilité de forme de la courbe de croissance allant d'un accroissement monotone et convexe à un accroissement monotone et concave. Entre ces deux extrêmes, on peut trouver toutes les sigmoïdes possibles.

²¹ Instantaneous Growth Rate

Une telle variabilité est permise par le paramètre "m". Ainsi $m \leq 0$ quand le modèle décrit une courbe monomoléculaire (sans point d'inflexion) ; m approche 1 quand le modèle décrit une courbe de Gompertz (point d'inflexion à 36,8% de la valeur asymptotique) et $m = 2$ quand le modèle décrit une courbe logistique (point d'inflexion à 50% de la valeur asymptotique). Le plus fort taux de croissance (HGR) obtenu durant la croissance, sera la valeur de la pente de la droite tangente à la courbe de croissance au niveau du point d'inflexion.

4.2.1.1.4) Condition des jeunes et croissance

Nous avons estimé la condition des marmottons par la même méthode que celle exposée au § 3.2.3.1.2. Les courbes de croissance ont été ajustées par une combinaison des algorithmes de Gauss-Newton et Levenberg-Marquardt (Dennis *et al.* 1981) à l'aide du logiciel NLREG (Sherrod 1992-1995).

L'influence de la date, de la portée et du sexe sur la condition et la croissance a été testée à l'aide d'ANOVA sur mesure répétées à l'aide du logiciel Statistica VF 5.1 (StatSoft France 1996). Tous les tests non-paramétriques ont été réalisés avec les logiciels Statistica et Simstaw v1.24 (Péladeau 1997). Les analyses multivariées ont été réalisées avec le logiciel ADE v4.0 (Chessel et Doledec 1996, Thioulouse *et al.* 1997)

4.2.1.2) Résultats

Cinq femelles gestantes ont été capturées de la fin avril au début de mois de mai. Elles ont donné naissance entre le 16 mai et le 27 mai à 24 marmottons. Les tailles de portée sont respectivement pour les portées A à E : 7 ; 5 ; 4 ; 5 et 3 ($\bar{x} = 4,08, SD = 1,48$). Deux portées (D et E) ont complètement disparu peu après la naissance. Les jeunes de la portées D ont tous été entièrement mangés par leur mère dans les trois jours suivant la naissance. Les marmottons de la portée E sont morts faute de téter soit à cause de la mère, soit pour une raison inconnue liée à leur état. Trois jeunes de la portée A ont également été mangés par leur mère le jour de leur naissance.

Deux autres jeunes de cette portée (A3 et A4) ont reçu entre le 15^{ème} et le 25^{ème} jour un apport lacté supplémentaire à cause de leur maigreur et de leur déshydratation laissant présager une mort certaine faute d'intervention de notre part. Ce sont donc 13 marmottons appartenant aux portées A, B et C qui ont été suivis de la naissance jusqu'au 55^{ème} jours minimum. Tous les marmottons furent réintroduits avec leur mère sur un nouveau site du Massif montagneux de Belledone à la fin de l'expérimentation.

4.2.1.2.1) Description générale à la naissance

Les marmottons mâles, dès la naissance, ont une distance anogénitale supérieure à celle des femelles ($\bar{x}_m = 4,70\text{mm} \pm 0,96$; $\bar{x}_f = 2,62\text{mm} \pm 0,061$; test t : $t=4,01$; $p=0,001$). N'ayant pas pu sexer 2 des jeunes mangés par la mère de la portée A, nous ne connaissons le sexe que de 22 marmottons sur 24 nés. La sex-ratio globale à la naissance est de 0,59 (13 mâles pour 9 femelles). Si nous ne conservons que les portées complètes, la sex-ratio à la naissance reste de 0.59. Tous les jeunes n'ont pu être pesés le jour même de la naissance mais dès leur deuxième jour. Les masses à la naissance (i.e. 2^{ème} jour) se répartissent de 25 à 42 grammes ($\bar{x} = 32,86$; $SD = 5,74$). Compte tenu de l'effet portée, les mâles sont 9% plus lourds que les femelles (ANOVA hiérarchique : $F=7,57$; $ddl=1;21$; $p=0,014$).

Sur les 24 qui étaient nés, les 11 jeunes n'ayant pas survécu étaient significativement plus légers à la naissance (test t ; $t=3,41$; $p=0,003$), que les 13 autres élevés avec succès. Les marmottons qui ont été élevé avec succès et sans aide avaient une masse à la naissance supérieure à 30 grammes ($\bar{x} = 34,9$; $SD = 3,0$), tandis que les marmottons ayant disparu peu après la naissance avaient une masse à la naissance inférieure à 30 grammes ($\bar{x} = 27,73$; $SD = 2,56$). A la naissance, la masse moyenne des marmottons représente moins de 1% de la masse de la mère ($0,76\% \pm 0.16$). La longueur totale des marmottons à la naissance varie de 10 à 11 cm. Ils naissent roses et fripés, sans poils excepté de courtes vibrisses et un fin duvet autour du museau. Le lobe des oreilles est tombant et le canal auditif hermétiquement clos. Tous les doigts sont encore soudés entre eux mais de courtes griffes translucides sont déjà apparentes. La tête est étonnement cylindrique avec un nez busqué. La zone oculaire est plate et non marquée mais les yeux forment une tache sombre sous la peau.

4.2.1.2.2) Description général du développement

4.2.1.2.2.1) Développement comportemental

1^{ère} semaine : Les marmottons présentent des mouvements désorganisés lorsqu'ils cherchent les tétones de la mère. Lorsqu'ils sont placés sur le dos ils sont capables de se remettre eux-mêmes sur le ventre avec cependant un délai de 4 à 120 secondes. Comme *Marmota monax* (Hamilton 1934, Ferron et Ouellet 1991), ils émettent de faibles cris principalement durant la tétée ou lorsqu'ils sont dérangés. Dès le second jour, les jeunes sont capables de se déplacer sur de courtes distances en utilisant leurs pattes avant. Leurs déplacements sont principalement circulaires (souvent dans le même sens) à cause de la coordination neuromusculaire encore imparfaite. Ce n'est qu'à la fin de la première semaine que les marmottons sont capables de se déplacer par un crawl rectiligne en avant.

2^{ème} semaine : La recherche désordonnée des télines et le crawl circulaire disparaissent. La coordination neuromusculaire leur permet de reculer sur quelque pas et de détourner la tête afin d'éviter un stimulus déplaisant (contact avec un doigt). Les jeunes s'étirent couchés sur le côté et ferment les doigts des pattes avant de façon spasmodique. Quand ils sont chatouillés, les jeunes se grattent avec les pattes arrière mais sans contact ni orientation de la patte vers le stimulus.

3^{ème} semaine : Quand ils sont chatouillés, la patte arrière effectue un mouvement rythmique maintenant orienté vers la zone stimulée. Lorsqu'ils roulent sur le côté ou qu'on les pose sur le dos, ils se remettent immédiatement sur le ventre. Ils commencent à utiliser leur pattes arrière pour se déplacer. Lors du mouvement, le menton traîne par terre et régulièrement tout le corps retombe au sol. Les jeunes accrochent tout objet qui entre en contact avec leurs paumes et ferment spasmodiquement les doigts des pattes arrière. Ils marchent irrégulièrement et, lorsqu'ils sont surpris, relèvent la tête.

4^{ème} semaine : Quand ils sont chatouillés, les marmottons se grattent avec la patte arrière qui entre maintenant en contact avec la zone stimulée. La tête pivote en direction de la zone grattée. Ils sont maintenant capable de marcher sur leurs quatre pattes mais le menton a tendance à toujours traîner au sol.

5^{ème} semaine : Les marmottons marchent normalement sans l'aide du menton. Ils essayent parfois de pousser des sifflements comme les adultes mais cela ressemble plus à un hoquet. Les marmottons grimpent spontanément sur les objets qui leur barrent la route plutôt que de les contourner ou de chercher à passer dessous. Ils commencent à lécher un peu tout ce qu'ils rencontrent. Ils dorment maintenant dans une posture enroulée assise comme les adultes et lorsqu'ils sont manipulés, les premiers signes d'évagination des glandes anales apparaissent.

6^{ème} semaine : Les jeunes marmottes s'ébrouent et sont capables de se gratter eux-mêmes debout sur trois pattes. Lorsqu'il y a une alerte, les jeunes adoptent une posture assise typique et sifflent comme les adultes. Ils sont suffisamment agiles pour escalader des obstacles de trente centimètres de haut. Ils mordillent un peu tout ce qu'ils rencontrent et se nettoient la fourrure avec une patte avant. Les comportements sociaux tels que le jeu, l'allotoilettage, et le flairage mutuel sont présents.

A partir du 39^{ème} jour, ils commencent à explorer activement la chambre natale et le conduit menant à la lumière. Ils commencent à manger de la nourriture solide en se tenant sur leur 4 pattes. Vers le 40^{ème} jour, ils jouent violemment, grincent des dents et se mordent mutuellement. Les glandes anales sont totalement évaginées lorsqu'ils sont manipulés. Les marmottons sont capables de se tenir sur trois pattes et de se servir simultanément de la quatrième pour tenir un morceau solide et le mordiller.

La première émergence à l'air libre se déroule en moyenne le 42^{ème} jour.

7^{ème} semaine : La coordination neuromusculaire est suffisante pour que les marmottons puissent galoper sans tomber et sauter. Ils mangent assis en équilibre en tenant la nourriture dans les deux pattes avant. Il boivent directement l'eau et ramènent du foin au nid. Lors des rencontres avec des frères et sœurs, ils agitent la queue de bas en haut comme les adultes.

8^{ème} semaine : Les marmottons commencent à utiliser des latrines. En cas d'alerte ils se mettent en chandelle et en cas d'agression hérissent les poils de la queue. Ils mordent la main lorsqu'ils sont manipulés et se nettoient la face avec les deux pattes avant en position assise. Ils arrachent la nourriture aux autres et recouvrent parfois leur fèces.

4.2.1.2.2.2) Développement physique

1^{ère} semaine : La fourrure apparaît tout d'abord sur le museau puis s'étend vers le dos. Parfois une fine ligne sombre apparaît transitoirement le long de la colonne vertébrale. Les yeux commencent à former une boule sous la peau et les paupières apparaissent sous la forme d'une fine ligne médiane. Les lobes des oreilles se sont redressés et une fissure marque la place du conduit auditif. Les doigts des pattes avant sont totalement séparés et les doigts externes des pattes arrière s'individualisent. Le nez est maintenant retroussé et les incisives inférieures poussent la gencive.

2^{ème} semaine : La fourrure apparaît graduellement sur les quatre pattes et sur le ventre et la queue. Les doigts des pattes arrières sont tous séparés et le cordon ombilical est tombé. Les yeux forment une grosse protubérance sombre sous la peau. Les paupières forment un pli médian avec des cils. Elles se contractent quand on les touche avec le doigt. La partie antérieure du corps est beaucoup plus développée que la partie postérieure.

3^{ème} semaine : Une petite tâche blanche apparaît sur chaque paupière. La gencive inférieure est très développée. Le conduit auditif est profond mais encore clos.

4^{ème} semaine : Les incisives inférieures percent la gencive. Les yeux commencent à s'ouvrir vers le 24^{ème} jour et sont totalement ouverts le 27^{ème}. La fourrure est fine et complète.

5^{ème} semaine : A 30 jours, les conduits auditifs sont ouverts et les jeunes réagissent à un claquement de doigt. Les incisives supérieures percent la gencive. A ce moment, les jeunes ressemblent à des adultes en miniatures et c'est une période de croissance corporelle pure qui débute. En effet la forme des marmottons ne se modifiera plus à part la tête qui deviendra plus arrondie.

4.2.1.2.3) Croissance corporelle avant sevrage

La variabilité interindividuelle de la croissance est la plus importante dans la portée A tandis que la portée C est la plus homogène (Cf. Figure 14).

Grossièrement, la prise de poids s'effectue en trois phases différentes. Tout d'abord les marmottons croissent régulièrement d'environ 5g/j ($\bar{x} = 5,1; sd = 1,8$) jusqu'aux environs de l'émergence. A ce moment, il y a un arrêt de croissance (plateau) durant environ une semaine, commençant du début de l'alimentation solide jusqu'à l'émergence réelle. Enfin, le taux de croissance des marmottons devient alors beaucoup plus fort que ce qu'il était durant la première phase pour les portées A et C (taux de croissance en moyenne multiplié par 3,2, tandis que le taux de croissance reste en moyenne identique pour la portée B. Cet arrêt dans l'évolution de la prise de poids au cours du développement postnatal est également visible pour les trois autres mesures au moins pour la portée C. Il est moins facilement discernable pour les individus des autres portées.

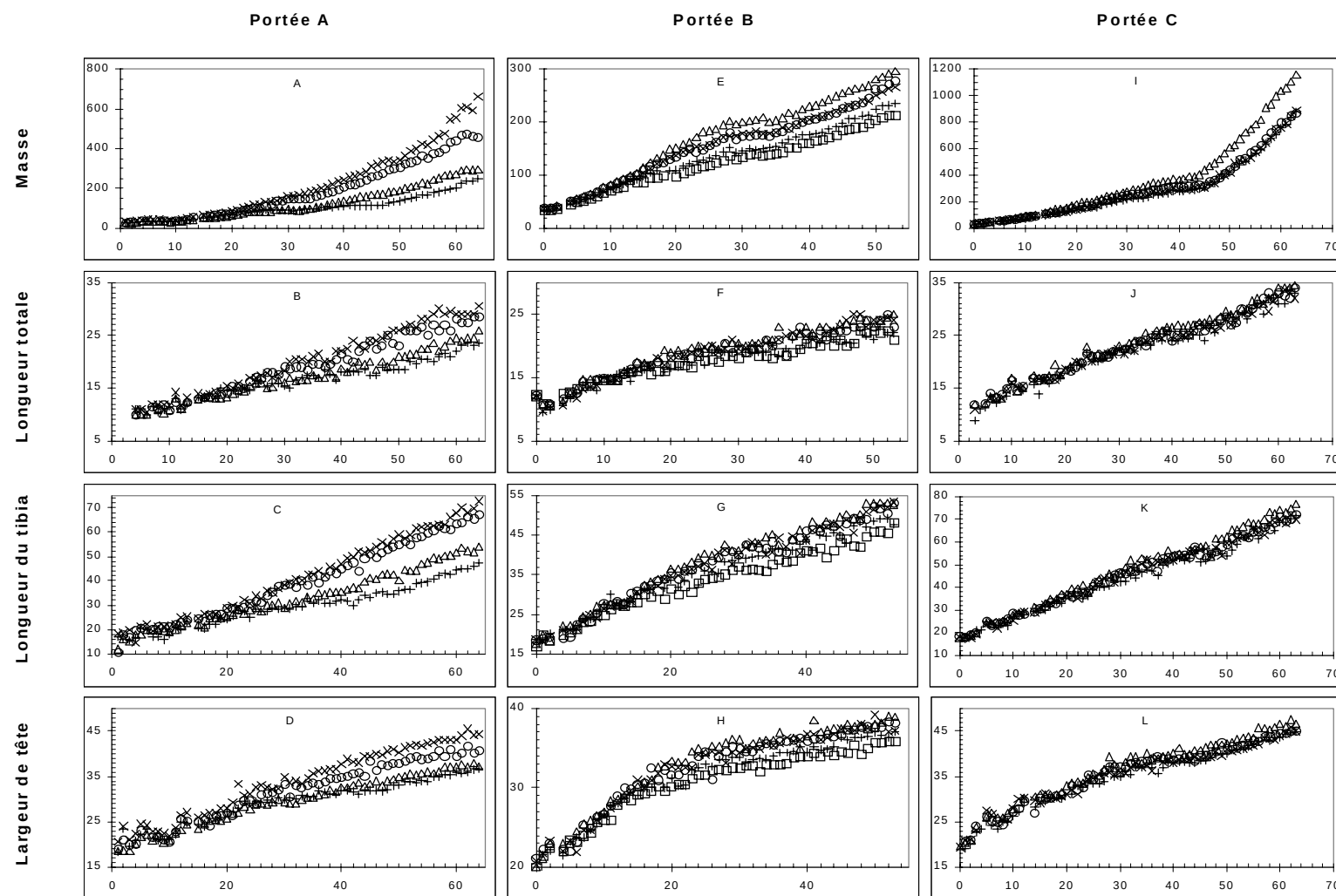


Figure 14 : Représentation de quatre mesures corporelles (masse, longueur du corps, longueur de tibia et largeur de la tête) en fonction de l'âge des marmottons. (A à D, portée A ; E à H, portée B ; I à L, portée C). X : individu 1 ; O : individu 2 ; Δ : individu 3 ; + : individu 4 ; □ : individu 5.

La prise de masse à partir de la naissance n'est pas linéaire. La modélisation de la croissance des marmottons par le modèle de Chapman-Richards entre la naissance et la fin du plateau (Figure 15) montre que la prise de masse des marmottons est sigmoïdale avec un taux de croissance maximal (HGR), atteint autour du 20^{ème} jour ($\bar{x} = 20,25$; $SD = 6,89$). Le taux de croissance maximal varie de 3,37 g/j à 10,60 g/j suivant les individus ($\bar{x} = 6,9$; $SD = 2,34$).

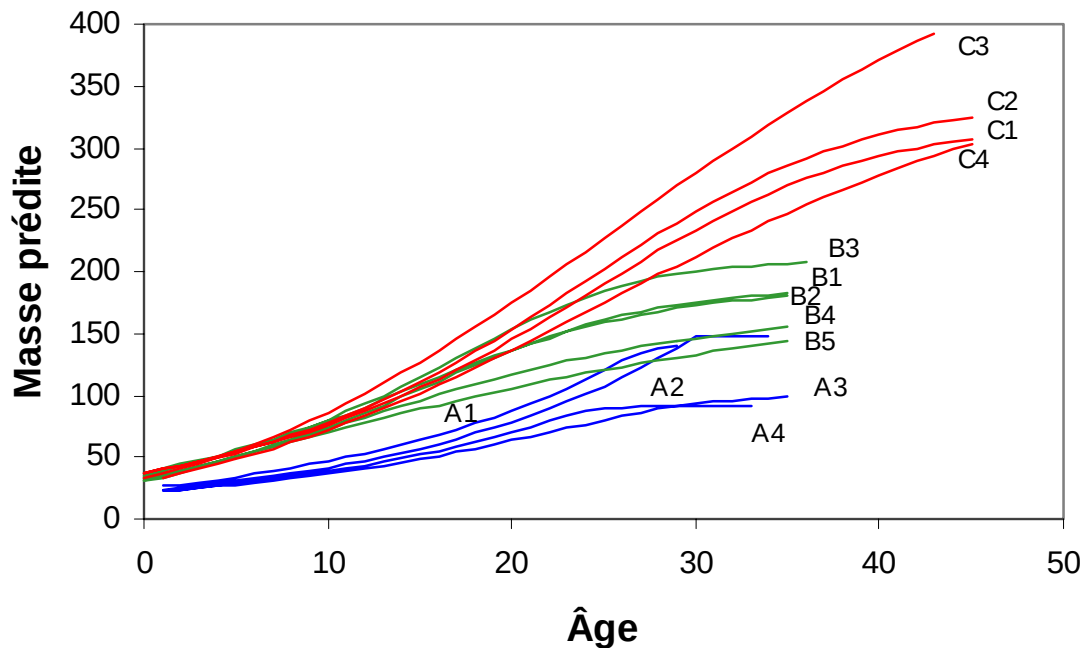


Figure 15 : Modélisation de la croissance pondérale des marmottons à l'aide du modèle de Chapman-Richards entre la naissance et la fin du plateau de croissance.

Entre la naissance et le sevrage (six premières semaines), la taille des jeunes (masse, longueur corporelle, longueur du tibia et largeur de tête), est fortement influencée par la portée à laquelle ils appartiennent. En revanche le sexe ne semble pas avoir d'influence sur la taille des marmottons (Tableau 9A). L'interaction entre la portée et la semaine est fortement significative pour les quatre mesures relevées, indiquant que la croissance des marmottons entre la naissance et l'émergence ne suit pas le même patron suivant leur portée de naissance. Nous n'avons pu tester l'effet conjugué du sexe et de la portée en raison des effectifs trop faibles. Cependant, la Figure 16 montre que les mâles sont plus lourds que les femelles exceptée l'unique femelle de la portée C qui est le marmotton le plus lourd des 13 individus suivis.

Tableau 9: Analyse de la croissance des marmottons au cours des 6 premières semaines (de la naissance à l'émergence). A) résultats des ANOVA sur mesures répétées des mesures brutes. B) résultats des anova sur mesures répétées des taux de croissance.
**** p<0,01 ; *** p<0,001 ; ****p<0,0001**

<i>A : Mesures brutes</i>	<i>Sexe (S)</i>	<i>Portée (P)</i>	<i>Semaine (W)</i>	<i>W.P</i>	<i>W.S</i>
Masse	F=0.153; ddl=1,11	F=19.905****; ddl=2,10	F=237.140****; ddl=5,50	F=13.754****; ddl=10,50	F=0.274; ddl=5,55
Longueur totale	F=0.203; ddl=1,11	F=34.737****; ddl=2,10	F=673.678****; ddl=5,50	F=14.026****; ddl=10,50	F=0.685; ddl=5,55
Longueur du tibia	F=0.186; ddl=1,11	F=18.556****; ddl=2,10	F=480.599****; ddl=5,50	F=8.476****; ddl=10,50	F=0.668; ddl=5,55
Largeur de tête	F=0.266; ddl=1,11	F=18.244***; ddl=2,10	F=1027.156****; ddl=5,50	F=11.453****; ddl=10,50	F=0.920; ddl=5,55

<i>B : IGRs</i>	<i>Sexe (S)</i>	<i>Portée (P)</i>	<i>Semaine (W)</i>	<i>W.P</i>	<i>W.S</i>
Masse	F=0.400; ddl=1,11	F=13.697***; ddl=2,10	F=70.831****; ddl=5,50	F=11.160****; ddl=10,50	F=0.540; ddl=5,55
Longueur totale	F=0.225; ddl=1,11	F=5.395**; ddl=2,10	F=3.093**; ddl=5,50	F=3.481***; ddl=10,50	F=0.350; ddl=5,55
Longueur du tibia	F=0.602; ddl=1,11	F=15.888****; ddl=2,10	F=16.029****; ddl=5,50	F=1.481; ddl=10,50	F=0.478; ddl=5,55
Largeur de tête	F=0.551; ddl=1,11	F=16.715***; ddl=2,10	F=49.471****; ddl=5,50	F=3.889***; ddl=10,50	F=0.600; ddl=5,55

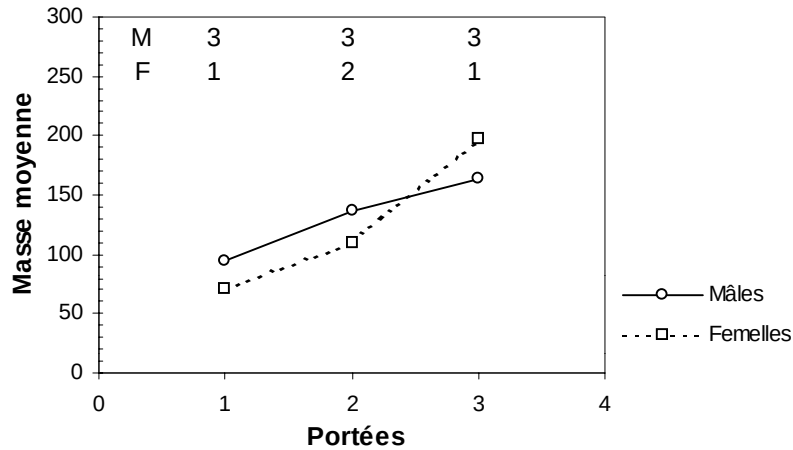


Figure 16 : Masse moyenne des individus par sexe et par portée (les chiffres représentent les effectifs)

Portées et semaines exercent également une influence sur les IGRs de la masse, de la longueur totale, du tibia et de la largeur de tête (**Tableau 9B**). L'interaction entre la semaine et la portée est significative pour tous les facteurs excepté la longueur du tibia. L'IGR du tibia poursuit donc la même évolution dans les trois portées au cours de la lactation. En revanche, le sexe là encore n'a aucun effet sur le taux de croissance des marmottons.

La condition des marmottons diffère significativement d'une semaine et d'une portée à l'autre (ANOVA sur mesure répétée ; respectivement $F=75,753$; $ddl=5,50$; $p<<0,00001$; $F=18,128$; $ddl=2,10$; $p=0,00047$), mais pas entre sexes ($F=0,233$, $ddl=1,11$; $p>0,63$). La condition moyenne des marmottons au cours de la lactation est minimale dans les deux premières semaines suivant la naissance, maximale dans les deux semaines suivantes puis intermédiaire dans les deux semaines précédant le sevrage (**Figure 17A**). La condition des jeunes au cours de la lactation est la plus faible dans la portée A, intermédiaire dans la portée B et la plus forte dans la portée C (**Figure 17B**). L'interaction entre l'effet portée et l'effet semaine est également significative ($F=41,367$, $ddl=10,50$; $p<<0,00001$), indiquant que la condition des marmottons évolue de manière différente d'une portée à l'autre. Les marmottons des portées B et C voient leur condition augmenter au cours de la première semaine contrairement à celle de la portée A qui diminue. Cette diminution est due à deux des quatre marmottons (1 mâle et 1 femelle) de cette portée qui furent complètement supplantés par les deux autres.

Afin d'éviter leur mort, nous avons dû nous résoudre à leur apporter un complément lacté la deuxième et troisième semaine. L'apport alimentaire leur a permis avec une semaine de retard de voir leur condition augmenter jusqu'à son maximum atteint la quatrième semaine seulement. La portée C atteint sa condition maximale la troisième semaine alors que les marmottons de la portée B l'atteignent dès la seconde et plafonnent la troisième semaine. Il y a ensuite diminution de la condition moyenne des marmottons par portée jusqu'au sevrage. Cependant si la condition des jeunes varie en fonction de la semaine et de la portée, les 13 marmottons gardent globalement le même ordre sur un axe de condition au cours des six semaines de suivi (ANOVA de Friedman ; $n=6$, $ddl=12$; $\chi_r^2 = 33,209$; $p<0,0009$). L'ordonnancement obtenu du plus maigre au plus gras est le suivant : A4, A3, B5, B4, A1, C4, A2 B2 C2, B1, C1, B3 et C3.

La condition des jeunes durant les deux premières semaines est fortement corrélée avec la masse à la naissance (corrélation de rang de Spearman : $n=13$; $s=0,8886$; $P<0,0001$) et avec la masse à l'émergence (corrélation de rang de Spearman : $n=13$, $s=0,5989$; $P<0,031$). De plus, le taux de croissance maximal est fortement corrélé avec non seulement la condition moyenne durant la troisième semaine (corrélation de rang de Spearman : $n=13$; $s=0,7857$; $P=0,001$), mais aussi durant les trois premières semaines (corrélation de rang de Spearman : $n=13$, $s=0,7967$; $P=0,001$).

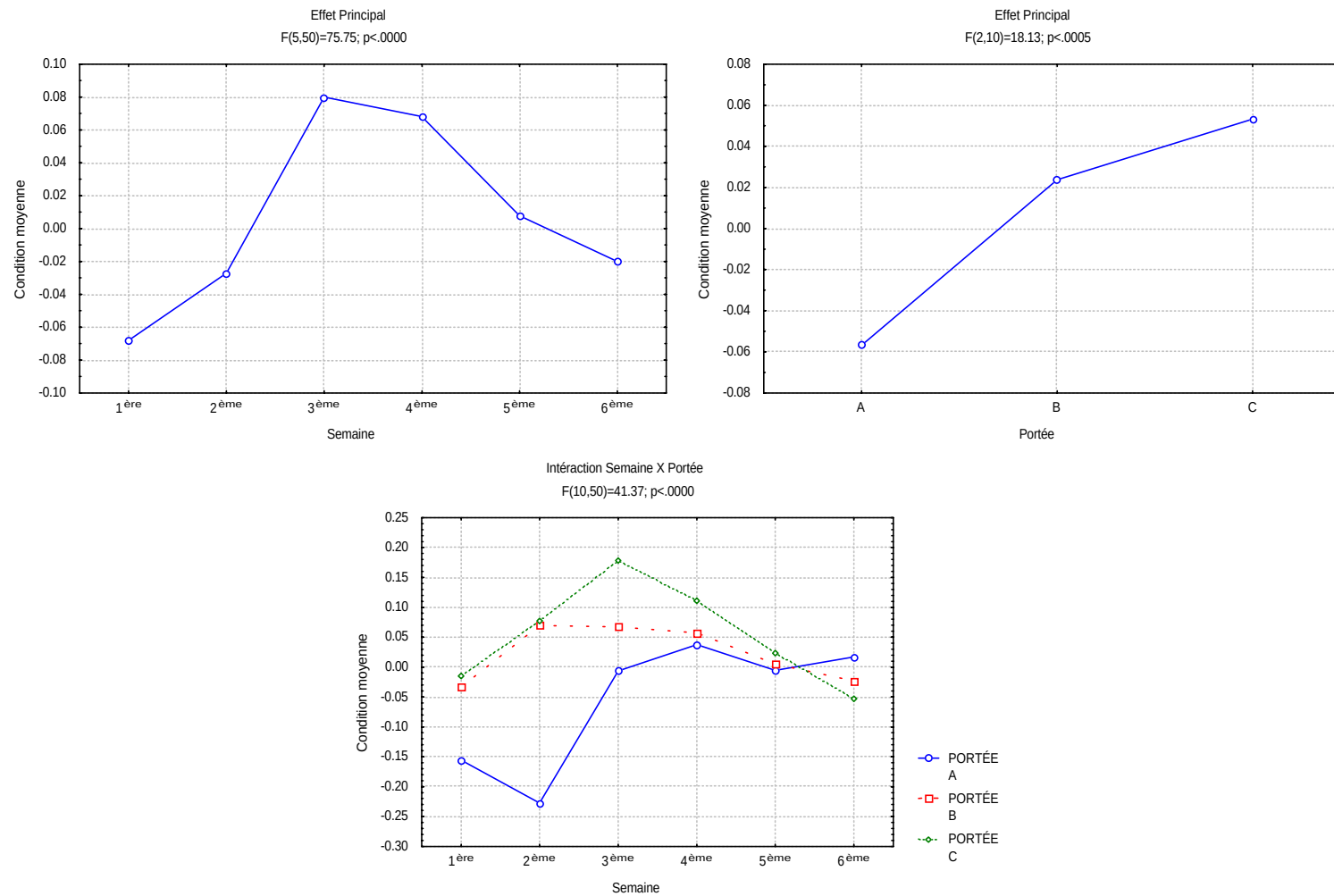


Figure 17 : Analyse de la condition des marmottons en fonction de A) la semaine, B) la portée, C) la portée et la semaine.

4.2.2) Croissance du sevrage à la fin de la première année

La demande énergétique des jeunes mammifères, augmente au cours de la gestation et de la lactation (Millar 1975, Lavigne *et al.* 1982, Stewart et Lavigne 1984). Par conséquent, la masse des jeunes au sevrage est peut-être une meilleure mesure de l'investissement parental (Kovacs et Lavigne 1986) et un meilleur prédicteur de la LRS que la masse à la naissance (Lindström 1999). D'autre part, la période d'investissement parental ne s'arrête pas au sevrage mais dure tant que le jeune partage une ressource quelconque avec ses parents (Armitage 1981 ; voir discussion approfondie dans Clutton-Brock 1991). Dans ces conditions, la période allant du sevrage à la dispersion natale doit également être prise en compte dans la recherche d'une différence entre les dépenses nécessaires à la production des deux sexes.

4.2.2.1) Matériels et méthodes

La masse des marmottons a été relevée dans les 2 jours suivant la première émergence de leur terrier natal ce qui correspond en gros au sevrage des jeunes. La masse au sevrage est donc le résultat de la croissance avant sevrage (Payne et Wheeler 1967) tandis que le taux de croissance entre l'émergence et la première hibernation reflète la croissance après sevrage. Nous avons estimé la croissance après sevrage par une régression de la masse des jeunes par la date. La pente de cette régression représente le taux de croissance après sevrage. En supposant que tous les marmottons rentrent en hibernation au même moment (cf. § 4.2.2.2), la date d'émergence des jeunes peut être utilisée comme un indicateur de la durée de la saison active (Van Vuren et Armitage 1990, Dobson *et al.* 1992).

L'enneigement des territoires a été précisément suivi comme décrit précédemment (cf. § 3.2.3.1.1)

En utilisant le logiciel GLIM (Francis *et al.* 1993), nous avons réalisé une analyse de variance à quatre facteurs pour rechercher l'effet de l'année de naissance, de l'exposition au soleil, de la taille de portée et du sexe sur la masse à l'émergence des jeunes. Pour chaque facteur nous avons comparé les pentes des régressions obtenues afin de comparer les taux de croissances après sevrage.

Nous avons considéré la période 1991 à 1996 pour l'étude des taux de croissance après sevrage et de 1993 à 1996 pour les masses à l'émergence.

4.2.2.2) Résultats

La croissance des marmottons peut être considérée comme linéaire entre l'émergence et la première hibernation (Figure 18 ; $r=0.938$, $p<0.0001$).

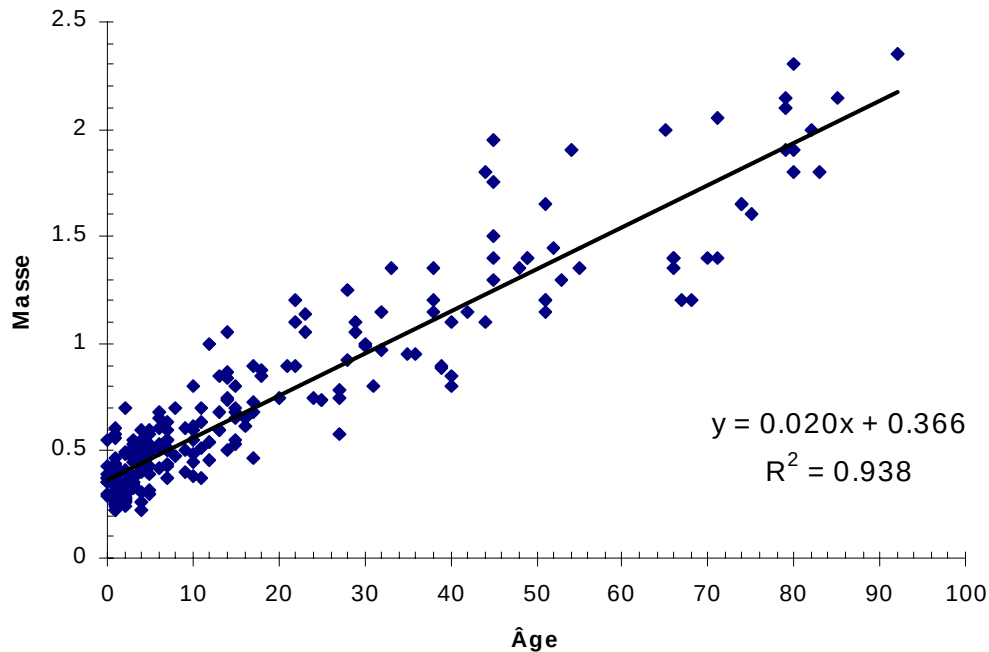


Figure 18 : Régression de la masse en fonction de l'âge pour les jeunes marmottes alpines. L'âge est donné comme le nombre de jours écoulés depuis la première sortie du terrier

Les marmottons pèsent donc en moyenne 366 g à l'émergence et leur taux de croissance ($20,0 \pm 0,4$ (se) g/j) est constant de l'émergence à l'entrée en hibernation.

4.2.2.2.1) Masse à l'émergence

Les quatre facteurs testés ont un effet significatif. La masse moyenne à l'émergence des marmottons est la plus forte en 1993 et la plus faible en 1995 ($F_{3,70} = 6,49$; $p<0,05$; Figure 19a). La différence de masse moyenne à l'émergence entre ces deux années est de plus de 100 grammes soit 1/3 de leur masse d'émergence.

Pour une année donnée, la masse des marmottons à l'émergence diminue de près de 60 grammes lorsque l'on passe d'une exposition sud vers une exposition nord ($F_{2,68} = 4,61$; $p<0,05$; Figure 19b). Les jeunes de fond de vallée ont une masse moyenne intermédiaire. La masse des jeunes à l'émergence est plus faible lorsqu'ils sont issus d'une portée de taille plus importante ($F_{5,68} = 8,57$; $P<0,05$; $r=-0,54$; $n=74$; $p<0,001$; Figure 19c).

Dans les portées de 6, les marmottons sont en moyenne 140 grammes plus légers que dans les portées de deux. Ceci reflète l'existence d'un compromis existant entre nombre et taille. Enfin, les marmottons de sexe mâle sont plus lourds ($0,380 \pm 0,016$ kg), que les marmottons femelles ($0,329 \pm 0,013$ kg) ($F_{1,72} = 6,03$; $P < 0,02$; **Figure 19d**).

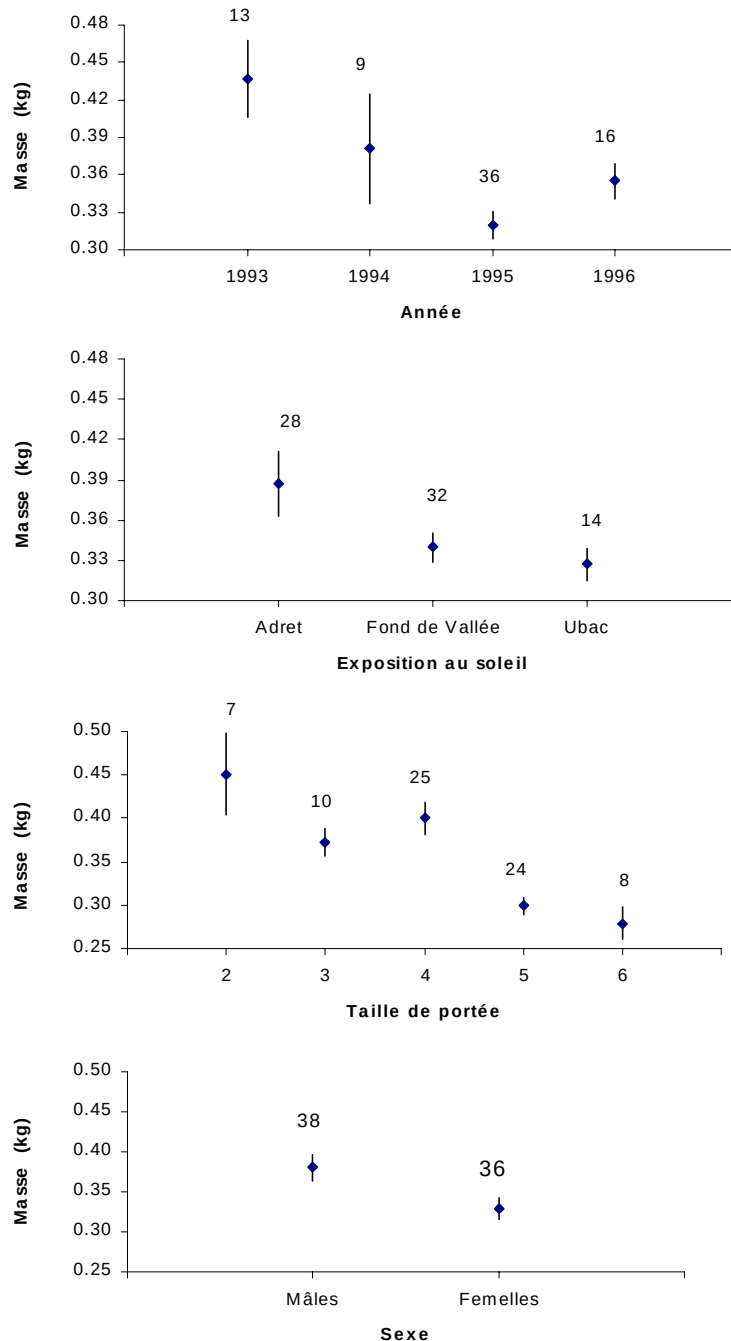


Figure 19 : Effet des facteurs environnementaux et du sexe sur la masse des marmottons à l'émergence (moyenne $\pm$ se) chez *M. marmota*. Les chiffres donnent les effectifs de chaque classe. a) effet de l'année, b) effet de l'exposition au soleil, c) effet de la taille de portée, d) effet du sexe.

4.2.2.2.2) Taux de croissance après sevrage

Les pentes des régressions de la masse des marmottons par leur âge diffèrent significativement entre les années ($F_{5,235} = 3,68$; $p < 0,007$), entre expositions (après correction pour la taille de portée : $F_{2,241} = 4,54$; $p < 0,03$) et entre taille de portées ($F_{4,235} = 5,89$; $p < 0,0004$) mais pas entre mâles et femelles ($F_{1,243} = 0,88$; $p > 0,6$). Les facteurs environnementaux tels que l'année de naissance (**Figure 20a**) et l'exposition du territoire au soleil (**Figure 20b**) influencent le taux de croissance après sevrage des jeunes marmottes alpines. Ce taux de croissance après sevrage tend à être négativement corrélé avec la taille de portée à l'émergence (**Figure 20c**). Cet effet est dû principalement au fort taux de croissance des jeunes issus des portées de deux marmottons seulement mais l'effet persiste encore si l'on ne tient pas compte de ces portées. Une corrélation négative de même type existe également entre taille de portée et masse à l'émergence (**voir § 4.2.2.2.1**). Par conséquent, il existe une corrélation positive entre la masse des jeunes à l'émergence et leur taux de croissance après sevrage ($r = 0,403$; $n = 38$; $p = 0,012$). Ceci indique qu'il n'existe pas de phénomène de croissance compensatoire après l'émergence chez les petits marmottons nés dans des portées de grande taille. Au contraire, la différence de masse à l'émergence entre les petits et les grands marmottons augmente entre l'émergence et le sevrage. En revanche, les taux de croissance après sevrage n'étant pas différents entre mâles et femelles, la différence de 50 grammes existant à l'émergence entre les marmottons des deux sexes devrait se maintenir jusqu'à l'entrée en hibernation.

4.2.2.2.3) Taille de portée

La taille de portée à l'émergence ne varie ni avec l'année ($F_{6,43} = 0,53$; $p = 0,78$), ni avec l'exposition du territoire au soleil ($F_{2,49} = 1,99$; $p = 0,15$).

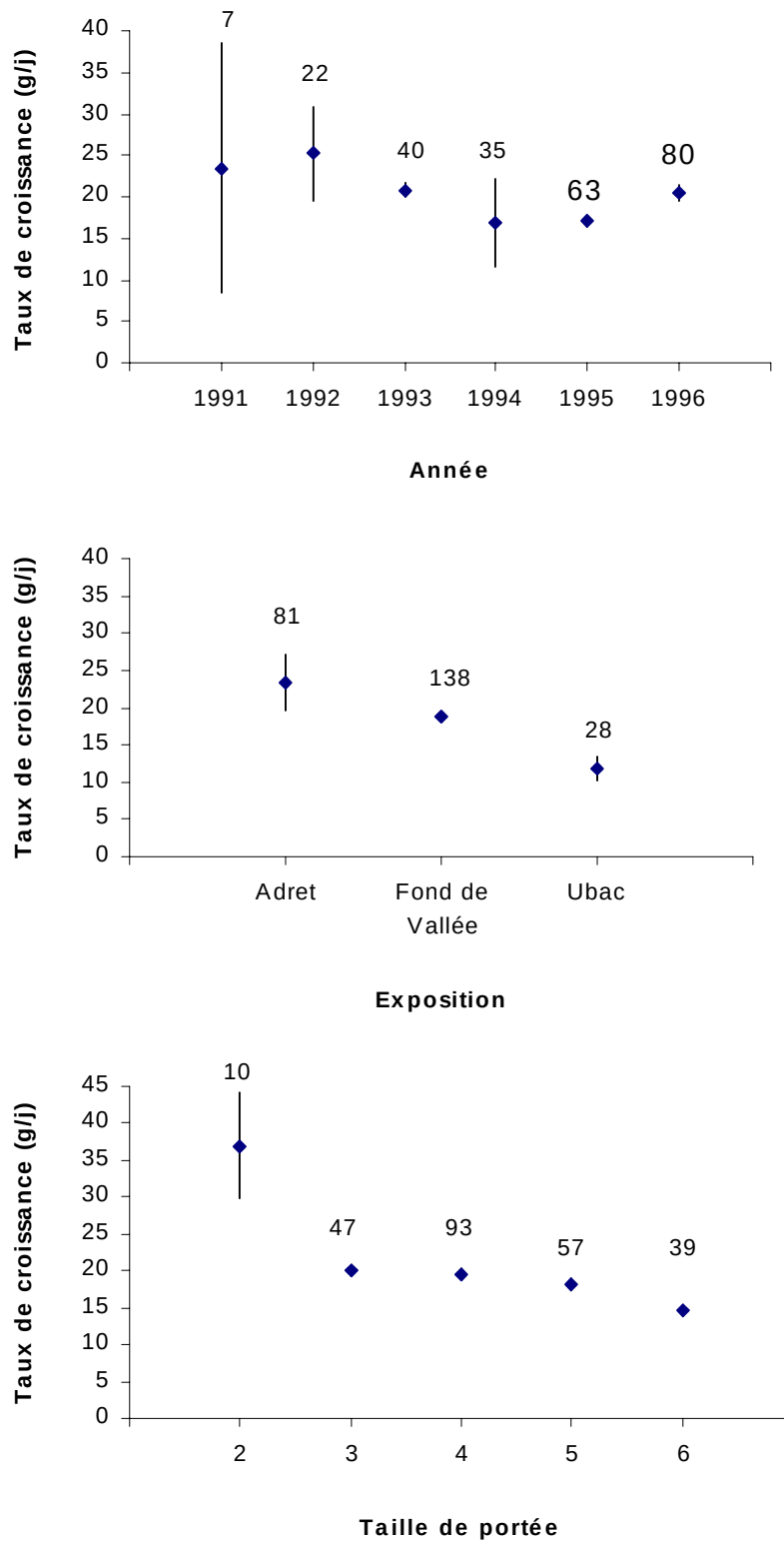


Figure 20 : Effets des facteurs environnementaux sur le taux de croissance après sevrage. (moyenne $\pm$ S.E.) chez la Marmotte alpine. Les chiffres sont les effectifs des classes. a) effet de l'année, b) effet de l'exposition, c) effet de la taille de portée.

4.2.2.2.4) Dates de sortie d'hibernation des adultes et dates d'émergence des marmottons

Les dates de sortie d'hibernation des adultes sont disponibles pour les années 1995 et 1996. Elles ne varient pas entre les deux années (Test U de Mann-Whitney, $U=86$; $P=0,58$; $\bar{x} = 16/04$), mais sont significativement différentes d'une exposition à l'autre (test de Kruskal-Wallis (k-W) ; $H=7,93$; $p=0,019$). La sortie d'hibernation des adultes a lieu respectivement 4 et 11 jours plus tôt en fond de vallée et au sud que sur les territoires exposés au nord (sud=12/04, fond de vallée=16/04 et nord=23/04).

De même que pour les adultes, les dates d'émergence des marmottons ne varient pas avec l'année (Test K-W ; $H=4,01$; $p=0,67$, $\bar{x} = 04/07$), mais changent avec l'exposition du territoire de naissance (Test K-W ; $H=20,87$; $p=0,0001$). La première sortie des marmottons au-dessus du sol intervient en moyenne six et douze jours plus tôt sur les expositions sud par rapport au fond de vallée et au nord (sud=30/06, Fond de vallée=06/07 et nord=12/07). Les différences entre les dates d'émergence des adultes et des marmottons sont constantes d'une exposition à l'autre et d'une année à l'autre. On peut alors envisager en supposant à peu près constante une durée de gestation et de lactation respectivement d'environ 30 et 40 jours (Psenner 1957, Wieser 1983), que le laps de temps séparant la sortie d'hibernation et la reproduction est similaire pour les trois expositions. A ce moment pourtant, l'enneigement des territoires des différentes expositions est très différent. D'une part, l'enneigement des territoires du nord durant la deuxième quinzaine d'avril (100%) est significativement supérieur à ceux du sud (78%, Test U de Mann-Whitney, $U=1$; $P=0,0074$) et à ceux du fond de vallée (97% ; Test U de Mann-Whitney ; $U=1$; $P=0,0074$). D'autre part, la date à laquelle les territoires sont entièrement déneigés est plus tardive pour les territoires du nord que pour ceux du sud (Test U de Mann-Whitney ; $U=2$; $P=0,0101$) ou du fond de vallée (Test U de Mann-Whitney ; $U=1$; $P=0,0074$). Le déneigement complet des territoires intervient en moyenne 8 jours plus tard en fond de vallée et 29 jours plus tard sur les pentes nord (Sud=22-Avril ; Fond de vallée=30-Avril et Pentes Nord=21-Juin).

La taille de portée et la masse moyenne à l'émergence ne sont pas corrélées avec la date d'émergence des jeunes (respectivement $r=-0,12$; $p=0,41$; $n=49$; $r=-0,29$; $p=0,20$; $n=22$).

4.2.2.2.5) Date d'entrée en hibernation

Les dates d'entrée en hibernation ne sont disponibles que pour l'année 1995. Parmi les 20 groupes familiaux suivis cette année là, tous les individus sont entrés en hibernation la même semaine (10 au 18 octobre). Les derniers groupes à être entrés en hibernation sont deux groupes de fond de vallée et un groupe d'adret. Nous n'avons donc aucune information laissant penser que les marmottes d'ubac entrent en hibernation plus tardivement que celles des groupes familiaux des autres expositions. Dans ces conditions, si l'on estime la durée de la saison active à 80 jours pour les marmottons (mi-juillet à début octobre), alors le fait d'émerger près de 12 jours plus tard pour les marmottons d'ubac réduit en moyenne leur saison active de 15% par rapport à celle des marmottons des autres expositions.

4.2.2.2.6) Masse de la mère

La régression globale de la masse de la mère par la date de capture durant les mois d'avril à juin (période de gestation et lactation), n'est pas significative en fond de vallée ($r=0,006$; $n=14$; $p=0,98$) ou en ubac ($r=0,31$; $n=4$, $p=0,68$). La masse maternelle de la conception au sevrage des jeunes est donc supposée être constante et égale à $3,58 \pm 0,08$ kg en fond de vallée contre $3,13 \pm 0,06$ kg en Ubac. En revanche la régression est significative pour les mères des groupes familiaux d'adret ($r=0,66$; $n=12$; $p=0,019$). La masse moyenne des mères d'adret est alors en moyenne de 3,43 kg à la sortie d'hibernation et augmente jusqu'à 3,82 kg à l'émergence des marmottons.

4.2.3) Condition maternelle et composition des portées

S'il existe une différence entre les dépenses énergétiques nécessaires à la production d'un mâle et d'une femelle entre la conception et le sevrage, alors si la femelle possède un certain contrôle sur le sexe des jeunes produits, la composition de la portée ne devrait pas être due au seul hasard. En particulier, elle devrait dépendre de la condition maternelle et donc de sa capacité à investir dans ses jeunes (Williams 1979).

4.2.3.1) Matériel et méthodes

La composition exacte des portées pour lesquelles la mère a pu être pesée entre sa sortie d'hibernation et la naissance des jeunes a été prise en compte. La masse maternelle représente la meilleure estimation possible (dans notre cas) de la condition des mères au moment de la reproduction (Cf. §0).

Pour chaque type de portée, nous avons calculé la masse moyenne des mères leur ayant donné le jour. Vingt cinq types de composition de portées sont possibles pour un nombre de jeunes compris entre 2 et 6 marmottons. Les différents types de portées observés ont été ordonnés suivant la masse moyenne croissante des mères. On cherche alors si la séquence obtenue est corrélée avec la séquence théorique que l'on obtiendrait en fonction de différents rapports entre les dépenses énergétiques supposées nécessaires à la production des individus de chaque sexe.

4.2.3.2) Résultats

Trente et une portées ont été prises en compte. Elles représentent celles pour lesquelles la masse des mères était connue et relevée avant le 30 mai (saison des naissances), excepté trois d'entre elles. Ces trois exceptions sont des masses relevées au cours du mois de juin mais pour des femelles résidentes de groupes d'ubac plus tardifs (voir précédemment). Ces 31 portées représentent 68 mâles pour 44 femelles soit 112 marmottons.

Nous avons calculé les séquences théoriques lorsque les mâles sont plus coûteux que les femelles et vice versa. Trois différents rapports de coût énergétique entre sexes qui induisent des modifications de la séquence théorique ont été pris en compte. Un mâle vaut 1,1 femelle, un mâle vaut 1,6 femelles, un mâle vaut 2,1 femelles. Les rapports plus élevés non seulement perdent toute crédibilité biologique dans le cas de la marmotte alpine, mais de plus ne provoquent plus de modifications notables de l'ordre des types de portée observés sur le terrain. Sur les 25 types possibles de composition de portée d'une taille comprise entre 2 et 6 jeunes, seules 16 ont été observés dans notre population au cours des 10 dernières années. La séquence de composition des portées en fonction de la masse croissante des mères est

MFFFF, MMFFF, MMFF, MFF, MF, MFFF, MM, MMF, MMM, MMMFF, MMMM, FF, MMMF, MMMMF, MMMMFF, MMMFFF.

Il n'existe une corrélation significative entre la séquence observée et les séquences théoriques que pour des marmottons mâles au moins 2 fois plus coûteux à produire que les femelles **Tableau 10** (jamais l'inverse). Les séquences absentes sont les suivantes : 3 F, 4 F, 5 F, 6 F, 2M4F, 5M, 5M1F, 6M.

Autrement dit, sont absents les trois types de portée les plus coûteux à produire et toutes les portées ne comportant que des femelles. Si l'on part sur une base d'un coût 2,1 fois supérieur pour un mâle que pour une femelle, alors on peut représenter graphiquement la corrélation entre le coût théorique des portées produites et la capacité à investir des femelles les ayant produites.

Tableau 10 : Corrélation entre les séquences théoriques attendues sous l'hypothèse de Williams et pour différents rapports de coût énergétique entre les deux sexes et la séquence observée dans les portées de marmottes

	Rapport	n	r	p
Coût M>F	1,1	16	0,385	0,1403
	1,6	16	0,483	0,0581
	2,1	16	0,570	0,0211
Coût F>M	1,1	16	0,182	0,5007
	1,6	16	0,106	0,6950
	2,1	16	-0,049	0,8577

La **Figure 21** montre qu'il existe effectivement une corrélation significative entre condition des mères d'une part et taille et composition des portées produites d'autre part ($n=16$; $r=0,52$; $p<0,05$).

Le nuage de points ainsi représenté présente cependant une structure spécifique nous amenant à le scinder en deux groupes de points. En dessous d'un coût de 6 (sur notre index théorique), la masse moyenne des mères est stable. Au-dessus de 6 elle augmente régulièrement avec le coût de la portée produite ($n=10$; $r=0,77$; $p<0,05$).

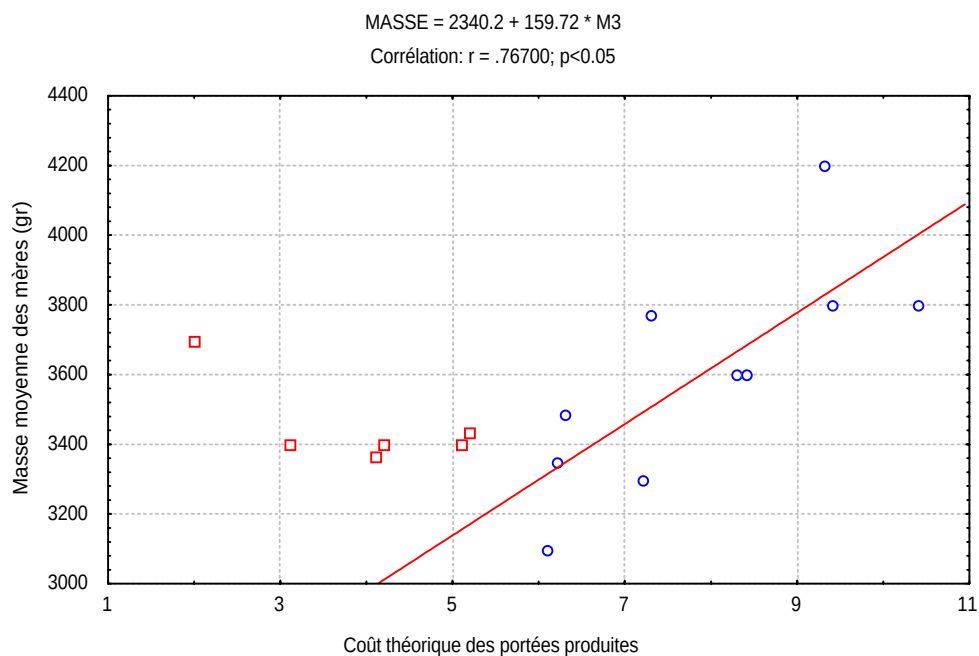


Figure 21 : Capacité des femelles à investir (masse moyenne) en fonction du coût théorique des portées produites avec 1 mâle = 2,1 femelles

Il semble donc exister un effet seuil dans la composition des portées. Toutes les mères qui se reproduisent quelle que soit leur condition peuvent produire une portée comportant jusqu'à deux marmottons mâles. Au-delà de ce nombre de mâles, leur condition doit être en accord avec l'investissement à fournir. Seul le premier point à l'extrême gauche du graphique semble déroger à ce schéma. En effet une femelle de 3700 grammes a produit une portée de 2 femelles. Le fait que ce soit la seule et unique portée en 10 ans qui ne soit composée que de femelles et qu'en plus la masse de la femelle ne corresponde ni à la taille ni à la composition observée de la portée nous amène à suspecter dans ce cas la disparition de un ou deux marmottons mâles avant l'émergence.

4.3) INFLUENCE DES DÉPENSES ENGAGÉES DANS LA PRODUCTION DES SEXES SUR LE SUCCÈS REPRODUCTEUR DES PARENTS

4.3.1) Matériels et méthodes

Afin d'évaluer l'impact des proportions de marmottons de chaque sexe élevés une année sur le succès reproducteur de leur parents l'année suivante, nous avons testé l'effet du nombre de mâles, du nombre de femelles, de la sex-ratio et de la taille de portée sur la probabilité de résidence, la taille de portées et la proportion de mâles élevés l'année suivante. La modélisation de la probabilité de résidence et de la proportion de mâles ont été réalisées sous GLIM (Francis *et al.* 1993) par la méthode du modèle linéaire généralisé (cf. § 3.2.3.2.1) avec un lien logit. L'effet des différents facteurs sur la taille de portée a été testé sous GLIM également mais avec un lien normal.

4.3.2) Résultats

4.3.2.1) Pour les pères

4.3.2.1.1) Effet de la composition de la portée sur la taille de portée l'année suivante

Aucun des facteurs testés n'a d'effet significatif sur la taille de portée (cf. **Tableau 11**).

Tableau 11: Effet de la composition d'une portée sur la taille de portée du même père l'année suivante.

	N	F	ddl	P
<i>Nombre de mâles</i>	19	0,6683	16 ; 2	0,5263
<i>Nombre de femelles</i>	19	0,4677	16 ; 2	0,6348
<i>Taille de portée</i>	19	0,3709	17 ; 1	0,5506
<i>Sex-ratio</i>	19	0,4592	16 ; 2	0,6398

4.3.2.1.2) *Effet de la composition de la portée sur la sex-ratio de la portée du même père l'année suivante*

Aucun des facteurs testés n'a d'effet significatif sur la sex-ratio à l'émergence (cf. **Tableau 12**).

Tableau 12 : Effet de la composition de la portée sur la sex-ratio de la portée du même père l'année suivante.

	n	χ^2	ddl	P
<i>Nombre de mâles</i>	19	0,75	1	0,3865
<i>Nombre de femelles</i>	19	0,434	1	0,5100
<i>Taille de portée</i>	19	0,364	1	0,5463
<i>Sex-ratio</i>	19	0,262	2	0,8772

4.3.2.1.3) *Effet de la composition de la portée sur le statut social du père l'année suivante.*

Aucun des facteurs testés n'a d'effet significatif sur la probabilité d'être encore le mâle résident l'année suivante (**Cf. Tableau 13**).

Tableau 13 : Effet de la composition de la portée sur le statut du père (résident ou non) l'année suivante.

	n	χ^2	ddl	P
<i>Nombre de mâles</i>	38	0,149	2	0,9282
<i>Nombre de femelles</i>	38	0,686	2	0,7096
<i>Taille de portée</i>	38	2,325	2	0,3127
<i>Sex-ratio</i>	38	1,495	2	0,4735

4.3.2.2) *Pour les mères*

4.3.2.2.1) *Effet de la composition de la portée sur la taille de portée l'année suivante*

La composition de la portée produite par une mère une année, n'a aucun effet significatif sur la taille de la portée produite l'année suivante (**Cf. Tableau 14**).

Tableau 14 : Effet de la composition d'une portée sur la taille de portée de la même mère l'année suivante.

	N	F	ddl	P
<i>Nombre de mâles</i>	24	0,2693	21 ; 2	0,7665
<i>Nombre de femelles</i>	24	0,0247	21 ; 2	0,9756
<i>Taille de portée</i>	24	0,4188	21 ; 2	0,6632
<i>Sex-ratio</i>	24	1,0903	21 ; 2	0,3544

4.3.2.2.2) *Effet de la composition de la portée sur la sex-ratio de la portée de la même mère l'année suivante*

La composition de la portée produite par une mère une année, n'a aucun effet significatif sur la sex-ratio de la portée produite l'année suivante (Cf. **Tableau 15**).

Tableau 15 : Effet de la composition de la portée sur la sex-ratio de la portée de la même mère l'année suivante.

	n	χ^2	ddl	P
<i>Nombre de mâles</i>	24	0,782	2	0,6764
<i>Nombre de femelles</i>	24	1,434	2	0,4882
<i>Taille de portée</i>	24	1,039	2	0,5948
<i>Sex-ratio</i>	24	0,948	2	0,6225

4.3.2.2.3) *Effet de la composition de la portée sur le statut social de la mère l'année suivante*

Parmi les quatre facteurs testés, seule la taille de portée a un effet significatif sur le statut social de la mère l'année suivante (Cf. **Tableau 16**)

Tableau 16 : Effet de la composition de la portée sur le statut de la mère (résidente ou non) l'année suivante.

	n	χ^2	ddl	P
<i>Nombre de mâles</i>	41	0,55	2	0,7596
<i>Nombre de femelles</i>	41	0,77	2	0,6804
<i>Taille de portée</i>	41	6,97	2	0,0307*
<i>Sex-ratio</i>	41	4,07	2	0,1307

L'effet taille de portée sur la probabilité de résidence de la mère l'année suivante est présenté **Figure 22**.

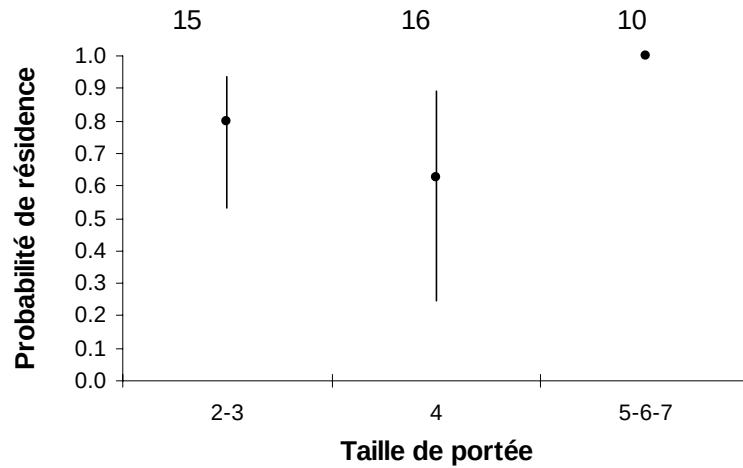


Figure 22 : Probabilité que la mère soit encore la femelle résidente l'année d'après en fonction de la taille de portée (• : moyenne $\pm$ I.C.). Les chiffres sont les effectifs des classes.

4.4) COÛT GLOBAL DE PRODUCTION DES INDIVIDUS DES DEUX SEXES

Parmi les espèces d'oiseaux élevant leurs jeunes avec la coopération d'individus non reproducteurs, la sex-ratio des jeunes produite est souvent biaisée en faveur du sexe coopérant (Ligon et Ligon 1990, Pruett-jones et Lewis 1990, Rabenold 1990, Russel et Rowley 1996). D'après le PGF un biais de la sex-ratio au niveau de la population peut apparaître par un mécanisme fréquence-dépendant quand un sexe est plus coûteux à produire que l'autre. Ce coût différentiel peut résulter directement d'une allocation supérieure dans un sexe plutôt que dans l'autre, d'un arrêt prématuré de l'investissement dans un sexe ou bien d'un remboursement de l'investissement parental reçu par les jeunes. C'est là l'hypothèse des "aides au nid" encore appelé "modèle du remboursement de l'IP reçu" (voir § 4.1.2.3.1). Le remboursement est effectué par l'intermédiaire d'une coopération des subordonnés d'un sexe pour l'élevage des jeunes, ce qui augmentera la valeur sélective des parents.

4.4.1) Différences dans la durée de l'allocation aux sexes

4.4.1.1) Survie des marmottons entre l'émergence et la fin de leur première année de vie

Nous connaissons le devenir de 125 marmottons (75 mâles et 50 femelles), entre leur première émergence du terrier natal et l'émergence de leur première hibernation. Au total, 57 mâles (76%), et 36 femelles (72%) ont survécu jusqu'à l'âge d'un an. Les survies des marmottons mâles et femelles de l'émergence à l'âge d'un an ne diffèrent pas significativement ($\chi^2=0,25$; ddl=1 ; $p=0,62$).

4.4.1.2) Dispersion natale

4.4.1.2.1) Matériels et méthodes

Nous avons modélisé la probabilité de se disperser à la maturité sexuelle (2ans) en fonction du sexe et de la présence d'une portée de marmottons dans le terrier d'hibernation l'hiver précédent. Cette analyse a été réalisée par la méthode du MLG avec une erreur binomiale et un lien logit.

4.4.1.2.2) Résultats

Quatre vingt subordonnés des deux sexes (41 mâles et 39 femelles) ont été suivis de 1995 à 1998.

Il existe un effet sexe significatif sur la probabilité de disperser à deux ans ($n=80$; ddl=1 ; $\chi^2=4,33$; $p=0,037$). La probabilité de dispersion d'un mâle à la maturité sexuelle est de 0,54 contre 0,31 pour les femelles (**Figure 23**). La présence d'une portée de marmottons hibernant avec le groupe familial influe sur la probabilité de disperser des subordonnés des deux sexes au cours du printemps suivant. La présence de marmottons l'hiver précédent augmente significativement la probabilité de disperser à 2 ans des subordonnés mâles (sans : 0,261 ; avec 0,578 ; $n=73$; $\chi^2=4,97$; ddl=1 ; $p=0,026$), mais aussi des femelles (sans : 0,113 ; avec 0,261 ; $n=73$; $\chi^2=4,01$; ddl=1 ; $p=0,04$). Cependant l'augmentation de la probabilité de dispersion à 2 ans en cas de présence d'une portée durant l'hibernation précédente n'est pas différente entre mâles et femelles ($n=73$; $\chi^2=1,28$; ddl=1 ; $p=0,26$).

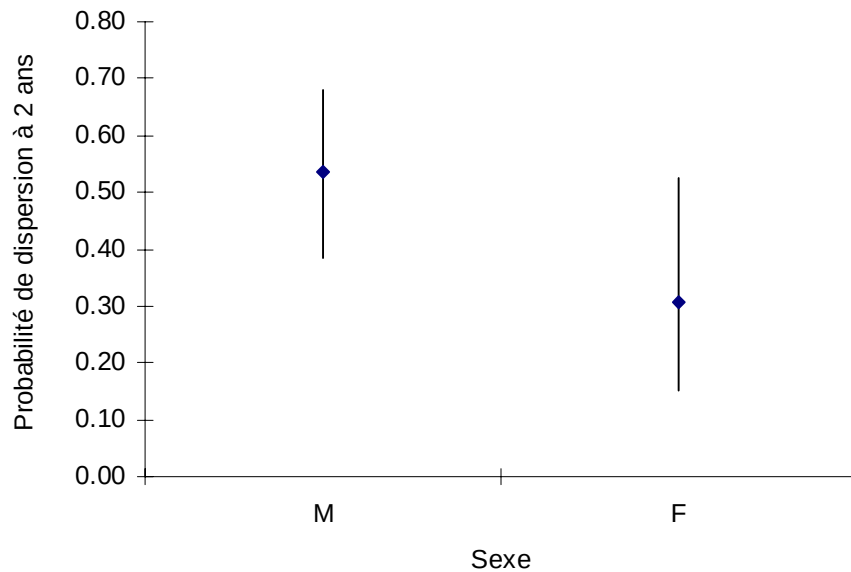


Figure 23 : Probabilité de disperser à deux ans en fonction du sexe des subordonnés (Moyenne $\pm$ écart type).

4.4.2) Remboursement de l'IP reçu

Dans cette partie, nous rechercherons s'il existe effectivement un remboursement de l'investissement parental reçu par le sexe coopérant. Autrement dit nous chercherons si la coopération de certains individus a un effet positif et significatif sur la valeur sélective des parents. Nous testerons en particulier deux hypothèses liées à ce modèle :

- i) L'existence d'un effet significatif de la coopération sur la valeur sélective des parents.
La coopération chez la Marmotte alpine s'effectuant par la thermorégulation sociale durant l'hiver (Cf. § 2.3.4.), alors la présence d'individus du sexe coopérant au cours de l'hibernation devrait augmenter la survie des marmottons durant l'hibernation et donc le succès reproducteur des parents.
- ii) Il doit exister une relation entre les individus coopérants et les marmottons. Nous chercherons donc si le biais de la sex-ratio est effectivement en faveur des individus du sexe coopérant.

Pour déterminer le sexe coopérant, nous testerons si la survie des marmottons est corrélée à une augmentation du nombre ou de la proportion d'individus du sexe coopérant tandis qu'elle ne dépendrait pas du nombre ou de la proportion des individus de l'autre sexe.

4.4.2.1) Matériels et méthodes

De 1990 à 1998, 479 marmottons appartenant à 23 familles ont été capturés et sexés dès l'émergence. La date précise d'émergence, la taille de portée et la proportion de mâles ont été relevées pour toutes les portées dont tous les marmottons ont été capturés. Cependant, ont été incluses également dans l'analyse les portées incomplètes présentant un biais de la sex-ratio plus fort que le nombre de marmottons non sexés. Autrement dit si nous n'avons capturé que 4 marmottons sur une portée de 5 mais que trois des quatre marmottons capturés sont des mâles, nous avons gardé cette portée. En effet, même si le dernier marmotton est une femelle, le biais de la portée restera en faveur des mâles et réciproquement.

L'effet de la taille et de la composition du groupe sur la survie juvénile a été modélisé par régression logistique avec le logiciel GLIM. Comme certaines tailles de groupe présentaient de trop faibles effectifs, nous les avons regroupé en catégories d'effectifs plus conséquents afin d'obtenir des moyennes et des intervalles de confiance plus représentatifs.

4.4.2.2) Résultats

4.4.2.2.1) Survie des marmottons et taille du groupe familial

La survie globale des marmottons au cours de leur première hibernation est de 0,813 ($IC_{95\%} = [0,739-0,870]$) et ne dépend pas de la taille de portée ($\chi^2=2,01$; ddl=1 ; $p=0,156$). La présence de subordonnés dans le terrier d'hibernation augmente significativement la survie des marmottons ($\chi^2=5,74$; ddl=1 ; $p=0,016$). Lorsque le couple résident hiberne seul avec ses marmottons, la survie de ces derniers atteint 0,69 ($IC_{95\%} = [0,537-0,811]$) tandis que lorsqu'il y a au moins un subordonné, la survie remonte à 0,869 ($IC_{95\%} = [0,830-0,901]$).

De plus, la survie des marmottons augmente significativement si la taille du groupe familial avec lequel ils hibernent est supérieure à la moyenne ($\chi^2=4,22$; ddl=1 ; $p=0,04$). Dans les petits groupes familiaux la survie des marmottons n'est que de 0,756 ($IC_{95\%} = [0,649-0,839]$), contre 0,893 ($IC_{95\%} = [0,781-0,951]$) dans les grands groupes familiaux. Plus précisément, la survie des marmottons durant l'hiver augmente avec le nombre d'individus non juvéniles (i.e. y compris les marmottes d'un an) hibernant ensemble ($\chi^2=4,06$; ddl=1 ; $p=0,043$; **Figure 24**).

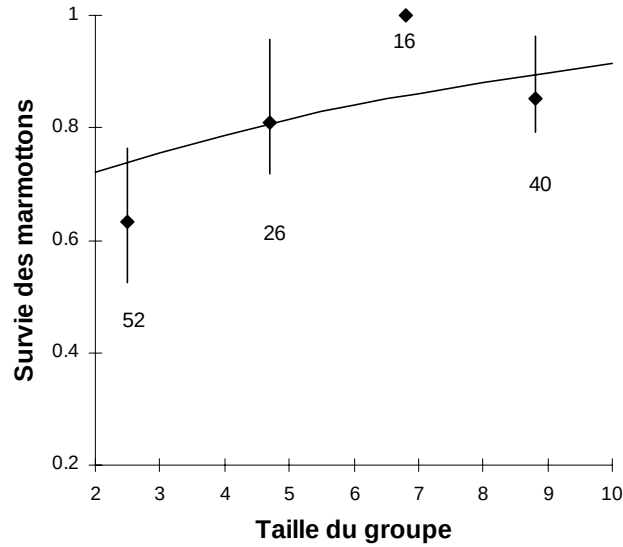


Figure 24 : Survie des marmottons durant leur premier hiver en fonction de la taille du groupe (nombre de non juvéniles). (Moyenne et intervalle de confiance à 95% accompagnés de la courbe prédite par la régression logistique)

4.4.2.2.2) Survie des marmottons et composition du groupe familial

La survie des marmottons durant l'hiver augmente avec le nombre de non juvéniles mâles ($\chi^2=10,07$; ddl=1 ; $p<0,002$), et avec le nombre de subordonnés mâles ($\chi^2=5,01$; ddl=1 ; $p=0,025$)

Figure 25. La survie des marmottons durant l'hiver est ainsi en moyenne de 0,717 (IC_{95%}=[0,60-0,83]), lorsque seul le mâle résident est présent durant l'hibernation. Elle remonte jusqu'à 1 quand au moins 4 subordonnés mâles sont également présents durant l'hibernation.

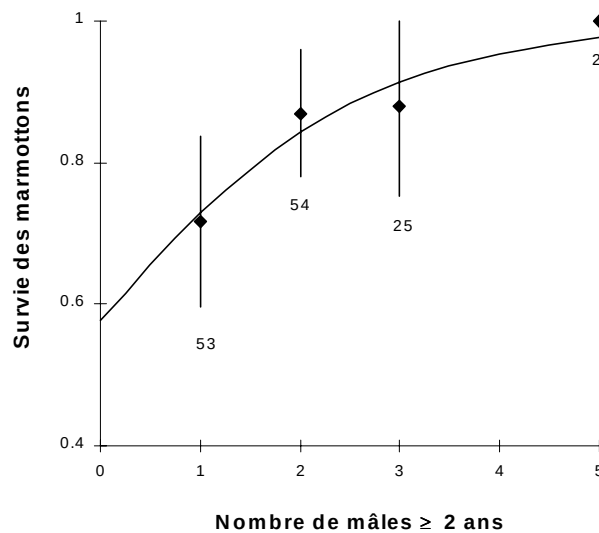


Figure 25 : Survie des marmottons durant l'hiver en fonction du nombre de subordonnés mâles (Moyenne et intervalle de confiance à 95% accompagnés de la courbe prédite par la régression logistique)

La survie des marmottons durant l'hiver augmente non seulement avec le nombre de non juvéniles mâles mais également avec la proportion de non juvéniles mâles ($\chi^2=7,36$; ddl=1 ; $p<0,007$) et la proportion de subordonnés mâles ($\chi^2=7,39$; ddl=1 ; $p<0,006$) présents durant l'hibernation **Figure 26**.

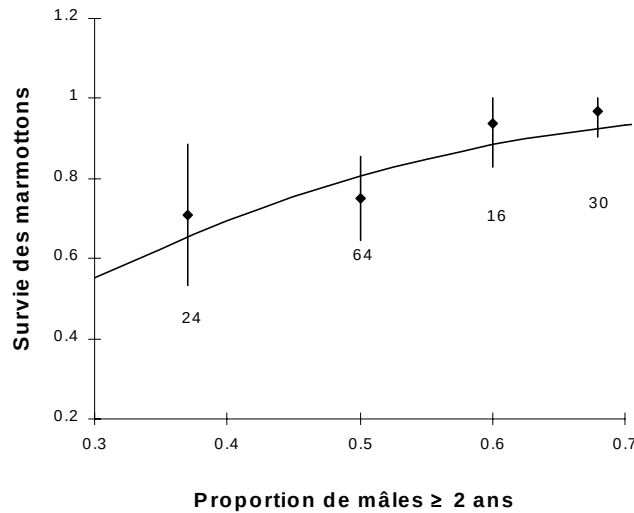


Figure 26 : Survie des marmottons durant l'hiver en fonction de la proportion de subordonnés mâles (Moyenne et intervalle de confiance à 95% accompagnés de la courbe prédite par la régression logistique)

La qualité du territoire pouvant représenter un effet confondant sur la survie des jeunes, nous avons testé l'effet du nombre de mâles subordonnés au cours de l'hibernation, séparément pour l'adret (exposition du territoire au sud – bonne qualité) et les autres expositions (moins bonne qualité). Quelle que soit la qualité du territoire, l'effet du nombre de mâles subordonnés sur la survie des marmottons au cours de l'hiver est identique ($\chi^2=0,26$; ddl=1 ; $p=0,61$).

En revanche, la survie des marmottons ne dépend ni du nombre de non juvéniles femelles ($\chi^2=0,79$; ddl=1 ; $p=0,37$), ni du nombre de femelles subordonnées présentes dans le groupe au cours de l'hibernation ($\chi^2=0,26$; ddl=1 ; $p=0,61$) **Figure 27**.

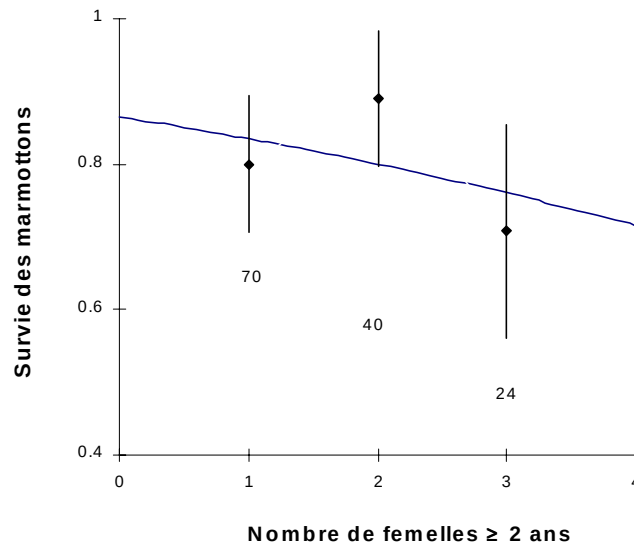


Figure 27 : Survie des marmottons durant l'hiver en fonction du nombre de subordonnées femelles (Moyenne et intervalle de confiance à 95% accompagnés de la courbe prédite par la régression logistique).

Bien que ces résultats tendent à montrer que la présence ou non de femelles au cours de l'hibernation n'ait pas d'effet, celui-ci pourrait être caché par l'effet dû à la présence de subordonnés mâles en même temps que les femelles. Une fois cet effet pris en compte, nos résultats indiquent encore que la présence de femelles subordonnées au cours de l'hiver n'influe pas sur la survie des marmottons (régression logistique multiple, test sur la pente pour l'effet femelle ; $p=0,28$).

En revanche, si l'on prend la limite supérieure de l'intervalle de confiance de la pente de la régression logistique et que l'on ajoute 3 femelles (nombre maximal observé), alors on peut observer une augmentation de la survie juvénile respectivement de 29%, 14%, 6% et 2% lorsque le nombre de mâles est respectivement de 1, 2, 3 et 4. Si l'on fixe le seuil biologique à 20% (du même ordre que l'effet mâle), alors bien que les résultats des tests statistiques ne soient pas significatifs, d'un point de vue biologique la présence de 3 femelles subordonnées supplémentaires pourrait améliorer la survie des marmottons lorsque le mâle résident est le seul mâle du groupe familial.

4.4.2.2.3) Survie des marmottons et filiation avec les subordonnés

La filiation entre tous les individus hibernant ensemble est connue dans 29 cas. Dans six d'entre eux, il n'y a ni subordonné ni 1 an dans le groupe familial. Dans les 23 cas restant, subordonnés et/ou 1 an sont au minimum des demi-frères ou demi-sœurs des marmottons. Autrement dit, dans 79% des cas le résident mâle et/ou le résident femelle sont les parents de tous les individus du groupe excepté le conjoint.

Dans 10 cas (43%), les non juvéniles et les marmottons sont des frères et sœurs de portées différentes. Dans 8 cas (35%), les non juvéniles et les marmottons sont des demi-frères ou demi-sœurs. Dans les 5 cas restant (22%) subordonnés et/ou 1 an sont au minimum des demi-frères ou demi-sœurs des marmottons. Ces derniers cas correspondent aux cas où l'on sait qu'au moins un des parents est le père ou la mère à la fois des marmottons et des non juvéniles.

La survie hivernale des marmottons hibernant avec des subordonnés et/ou 1an frères et sœurs ($0,865 \pm 0,056$ (es)), ou demi-frères et demi-sœurs ($0,848 \pm 0,062$ (es)) n'est pas différente entre les deux groupes ($\chi^2=0,04$; ddl=1 ; $p=0,84$). Même si nous supposons que les 5 cas de non juvéniles "au moins demi-frères ou sœurs" sont en fait des frères et sœurs des marmottons, les survies atteintes en hibernant avec des frères et sœurs ($0,912 \pm 0,037$ (es)) ou des demi-frères et sœurs (0,848), ne diffèrent pas significativement ($\chi^2=0,81$; ddl=1 ; $p=0,37$). Nos résultats montrent donc que la survie hivernale des marmottons au cours de leur première hibernation est identique, que l'hibernation se fasse en compagnie de non juvéniles frères et sœurs, ou demi-frères et sœurs.

4.4.2.2.4) Survie des marmottons et qualité du territoire

Nous avons regardé s'il existait une relation entre la survie juvénile au cours de l'hibernation et le nombre de subordonnés mâles suivant l'exposition du territoire, afin de corriger un possible effet confondant de la qualité du territoire sur la survie juvénile au cours de l'hiver. La survie juvénile est la même sur les territoires exposés au sud (haute qualité), que sur les autres territoires (moins bonne qualité) ($\chi^2=0,26$; ddl=1 ; $p=0,61$).

4.5) DISCUSSION SUR LES COÛTS ET DÉPENSES DE PRODUCTION DES MÂLES ET DES FEMELLES CHEZ LA MARMOTTE ALPINE

Un coût inhérent à la reproduction est la réduction de la quantité de ressources disponibles pour la croissance et l'entretien des fonctions vitales (Reznick 1985). Chez les mammifères ce coût peut être une forte réduction de la survie et/ou de la fécondité (Clutton-Brock *et al.* 1983, Clutton-Brock *et al.* 1989). La lactation est la part la plus coûteuse de la reproduction d'un point de vue énergétique (Gittleman et Thompson 1988). La façon dont les mères répartissent les ressources entre leurs enfants et leurs propres besoins durant cette période peut donc influencer le futur potentiel reproductif et la survie à la fois des enfants et de leur mère (Stewart 1986, Green 1990, Baker et Fowler 1992, Gaillard *et al.* 1993).

4.5.1) Dimorphisme sexuel, croissance des jeunes et coût énergétique

Il est assez courant chez les mammifères de considérer que le dimorphisme de taille (y compris la masse), à la naissance et à la fin de la période de lactation est le résultat d'un investissement maternel (au moins énergétique) supplémentaire dans le sexe le plus grand. L'existence d'un dimorphisme de taille au sevrage est alors la preuve d'un coût énergétique plus important pour la mère pour produire ce sexe (Clutton-Brock *et al.* 1981). Or, d'après le principe général de Fisher (1930), il y a production d'un nombre de jeunes de chaque sexe de manière à atteindre une égalité de l'investissement parental entre les sexes. Par conséquent, si cette allocation parentale est coûteuse, alors on peut s'attendre à la production d'un nombre plus important d'individus du sexe le moins cher, et donc du sexe le plus petit.

L'explication d'une sex-ratio équilibrée chez les espèces présentant un dimorphisme sexuel, est que mâles et femelles ont un même coût en terme de succès reproducteur futur des parents et non, comme Richter (93) et Rofstad (86) le disaient, à cause de besoins énergétiques identiques dus à des schémas de croissance différents. (Richner 1991).

Chez la Marmotte alpine, nos résultats montrent qu'il existe un certain dimorphisme sexuel à la naissance en terme de masse. Ce dimorphisme de masse se retrouve à l'émergence et à l'entrée en hibernation. En revanche, nous n'avons pas mis en évidence une différence entre les schémas de croissance des marmottons mâles et femelles. Les variations des schémas de croissance avant et après sevrage sont dues à des facteurs essentiellement environnementaux qui influencent la condition maternelle (Allainé *et al.* 1998).

Cette dernière détermine alors en partie la condition des jeunes produits, ce qui explique le fort effet portée observé avant sevrage mais sans distinction des sexes (Graziani *et al.* soumis - voir annexes). Ces observations nous amènent donc à supposer l'existence de la nécessité d'une dépense énergétique directe plus importante pour les marmottons mâles et au moins équivalente au rapport des masses au sevrage soit 1,16 fois plus grande pour les mâles.

Suivant la théorie de Williams (1979), la composition des portées (nombre total de jeunes et nombre d'individus de chaque sexe), devrait être fonction de la capacité des femelles à investir relativement aux dépenses énergétiques nécessaires à la production des individus de chaque sexe. La femelle optimise la composition (taille de portée et nombre d'individus de chaque sexe) de la portée produite et donc son coût potentiel, en fonction de son propre optimum (Williams 1979). Le test de cette hypothèse dans notre population montre une bonne corrélation entre condition maternelle et composition attendue des portées sous l'hypothèse d'un coût énergétique des marmottons mâles 2 fois supérieur à celui des femelles. En fait, il semble qu'à partir du moment où une femelle a la condition nécessaire et suffisante pour se reproduire, alors au minimum deux jeunes peuvent être produits. Il semble que la production de deux marmottons mâles constitue une sorte de seuil énergétique conditionnant la stratégie de reproduction mise en œuvre par la mère. En dessous de ce seuil la femelle ne semble pas avoir de contrainte sur le sexe des jeunes et dans ce cas "préfère" faire des mâles. En revanche, au-dessus de ce seuil, la taille et la composition de la portée dépend principalement de la condition de la mère ou, plus exactement, de l'investissement maternel optimum que la mère doit mettre en jeu dans ce cycle de reproduction.

En dix ans, aucune femelle n'a eu la capacité de produire une portée ayant un coût énergétique supérieur ou égal à 10,5 sur notre index, ce qui représente au minimum cinq marmottons mâles. Les portées à prédominance femelle sont sous-représentées et celles "toutes femelles" sont totalement absentes dénotant une "préférence" des femelles à produire des mâles lorsqu'elles le peuvent.

Il nous faut noter ici que la différence de coût énergétique de production, estimé à partir de la théorie de Williams, est beaucoup plus importante qu'attendue d'un point de vue strictement métabolique (dimorphisme de masse entre mâles et femelles résultant de la gestation et de la lactation). En fait, les différences de taille et de croissance ne donnent que de mauvaises estimations des différences d'allocations des ressources entre sexes en particulier parce que les priorités de croissance et la composition corporelle sont souvent différentes d'un sexe à l'autre (Clutton-Brock 1991). Par exemple, chez l'éléphant de mer *Mirounga leonina*, les mâles peuvent être jusqu'à 8 fois plus gros que les femelles (Alexander *et al.* 1979).

Ce dimorphisme sexuel est dû à une différence de composition physique. Les jeunes femelles accumulent plus de réserves lipidiques (meilleure condition), tandis que les mâles favorisent la croissance des tissus maigres tels que muscles et squelette (Arnould *et al.* 1996). De plus, les soins parentaux nécessaires à la production des individus ne se limitent pas aux seules dépenses métaboliques assurant le transfert de masse. Ceci explique sans doute une grande part de la différence trouvée entre nos deux estimations des dépenses énergétiques nécessaires à la production des individus des deux sexes.

L'estimation de la différence entre les dépenses énergétiques engagées dans la production des individus des deux sexes montre la nécessité d'une allocation des ressources plus importante dans les mâles que dans les femelles. Si l'on se réfère au PGF, ce résultat va à l'inverse de ce à quoi l'on pouvait s'attendre à la vue du biais global de la sex-ratio des portées de marmotte alpine en faveur des mâles.

L'allocation des ressources nécessaires à la production des jeunes est en fait loin de se réduire à la seule dépense énergétique (Clutton-Brock 1991, Rosenheim *et al.* 1996). Par conséquent le coût de production des individus ne peut être évalué de cette manière d'une façon véritablement fiable.

4.5.2) Influence des dépenses énergétiques sur la valeur sélective des parents

Bien que la définition de l'investissement parental soit encore sujette à beaucoup de discussion (Clutton-Brock 1991), l'IP fut originellement défini par Trivers (1972) comme tous les moyens mis en œuvre par les parents pour augmenter la survie de leurs jeunes (et donc leur succès reproducteur), mais qui en contrepartie réduisent la capacité des parents à investir dans des jeunes supplémentaires (**Cf. note 8**). Aujourd'hui la notion d'IP couramment utilisée est un peu moins restrictive. On considère l'IP comme toutes caractéristiques ou actions des parents qui augmentent la valeur sélective de leurs enfants et qui ont pour contre partie une réduction de la valeur sélective des parents (voir revue détaillée dans Clutton-Brock 1991).

L'allocation aux sexes peut donc être testé à deux niveaux : l'allocation des ressources d'une part, mais aussi les conséquences que peut avoir cette dépense sur la valeur sélective des parents. Il s'agit alors d'un coût. Chez la marmotte alpine, nous n'avons trouvé aucun effet de la composition de la portée (nombre de mâles, nombre de femelles, taille de portée et sex-ratio), sur le nombre de jeunes, sur la sex-ratio ou le statut social du père l'année suivante.

Nous n'avons pas non plus mis en évidence d'effet de la composition de la portée sur le nombre de jeunes, sur la sex-ratio ou le statut social de la mère l'année suivante, excepté un effet de la taille de portée sur la probabilité de résidence de la mère l'année suivante. La femelle résidente a moins de chance de rester la femelle reproductrice du groupe si elle produit des portées de 4 jeunes au lieu de 2 ou 3 jeunes. En revanche toutes les femelles ayant produit des portées contenant au moins cinq marmottons sont restées à la tête de leur groupe familial l'année suivante.

Nous ne savons pas à l'heure actuelle comment expliquer avec certitude ce schéma particulier. Cependant, une hypothèse plausible serait l'existence de deux catégories de femelles : les femelles dites de "qualité standard" et celles de "très haute qualité". Les femelles de qualité standard auraient la capacité de produire de 2 à 4 jeunes suivant leur condition au moment de la reproduction. Celles "optant" pour la production d'un nombre élevé de jeunes en subissent la contrepartie sous forme d'une diminution de leur chance de rester à la tête de leur groupe familial et donc de se reproduire l'année suivante. Dans ce cas, l'investissement dans la reproduction constitue bien un coût pour la femelle au sens de Trivers, mais qui ne semble pas différent pour les deux sexes produits. En revanche, les femelles de haute qualité seraient en si bonne condition que non seulement elles seraient capables de produire un nombre de jeunes supérieur à la moyenne, et qu'en plus cela ne représente pas pour elle un coût significatif au sens de Trivers.

Ces résultats nous amènent à faire quelques prédictions qu'il serait intéressant de tester à l'avenir. Premièrement, on peut s'attendre à ce que ces femelles de haute qualité restent plus longtemps à la tête de leur groupe familial. L'existence de ces deux catégories de femelles expliquerait donc pourquoi la variabilité du temps de résidence des femelles est supérieure à celle des mâles. On s'attend donc à ce que de telles femelles aient un succès reproducteur total élevé et par conséquent une forte valeur sélective. Deuxièmement, s'il existe d'une part une compétition entre mâles pour l'accès à la reproduction comme le suggèrent le temps de résidence des mâles plus faible que celui des femelles et l'existence d'un faible dimorphisme sexuel et si d'autre part la compétition ne se fait pas au hasard mais que les femelles de "très haute qualité" sont plus recherchées que les autres, alors on peut s'attendre à ce que le temps de résidence des mâles soit inférieur en présence d'une telle femelle, ou tout au moins que ces mâles auraient à faire face à un niveau de compétition plus élevé.

Comme pour notre analyse de la sex-ratio, la multiplication des tests doit nous amener à considérer l'augmentation du risque de rejeter à tort notre hypothèse nulle, à savoir que le facteur testé n'a aucune influence. Nous ne pouvons donc écarter l'hypothèse alternative plus conservatrice qui serait que le patron observé ne serait dû qu'au seul hasard.

Aucune influence à court terme sur le succès reproducteur des parents d'une allocation préférentielle des ressources dans des individus d'un sexe ou de l'autre, n'a pu être mise en évidence. Mais peut être, si effet il y a, est-il à plus long terme (réduction de la LRS) ou bien même agit-il sur le succès reproducteur des enfants plutôt que sur celui des parents.

4.5.3) Interruption et/ou remboursement de l'investissement parental

Chez les espèces monogames et ayant un dimorphisme sexuel réduit voire absent, les descendants des deux sexes sont supposés être également coûteux à produire. Dans ces conditions, une sex-ratio équilibrée est attendue à l'équilibre (Fisher 1930). Au contraire, si les coûts de production d'un mâle et d'une femelle diffèrent, alors est attendue une sex-ratio permettant une égalité de l'investissement parental entre les deux sexes. Autrement dit, une sex-ratio biaisée en faveur du sexe le moins coûteux.

Les différences de coûts supportées par les parents dans la production d'un individu de chaque sexe peuvent être dues principalement à trois types de facteurs. Soit les deux sexes nécessitent une allocation des ressources différentes pour être amenés jusqu'à l'émancipation et/ou la reproduction, soit l'investissement parental dans un sexe est arrêté prématurément par rapport à l'autre sexe à cause d'une mortalité ou d'une dispersion du groupe natal, soit enfin l'un des deux sexes, bien que nécessitant la même quantité d'investissement parental que l'autre pour être amené à l'émancipation, retarde sa dispersion et "rembourse" une partie de l'investissement parental reçu en coopérant avec ses parents pour l'élevage des jeunes. Dans ce dernier cas, la sex-ratio attendue sera déséquilibrée en faveur du sexe *in fine* le moins coûteux à produire, autrement dit en faveur du sexe coopérant.

4.5.3.1) Mortalité différentielle entre sexes

Une mortalité différentielle au cours de la période d'IP pourrait en interrompant prématurément l'investissement dans un sexe le rendre globalement moins coûteux. On pourrait dans ce cas et sous l'hypothèse du PGF s'attendre à une surproduction de ce sexe. Chez la marmotte alpine, les portées plus petites que la moyenne ont tendance à être plus biaisées en faveur des mâles que les autres.

Ceci peut laisser penser à l'existence d'une mortalité différentielle avant sevrage. Ce seraient donc les marmottons femelles les moins viables. Pourtant on observe un biais dans les portées au niveau de la population en faveur du sexe mâle. De plus, il n'existe aucune différence de survie entre sexe après le sevrage. L'hypothèse d'une mortalité différentielle entre sexes pour expliquer le biais observé de la sex-ratio ne peut donc pas être retenu non plus.

4.5.3.2) Différence de l'âge de dispersion des deux sexes

En revanche, il faut rappeler ici que les mâles subordonnés se dispersent plus tôt que ne le font les femelles. Dans ces conditions, si le coût énergétique de production des individus des deux sexes était identique (toutes choses égales par ailleurs), alors l'investissement parental global dans les mâles serait inférieur à celui investi dans les femelles car s'appliquant à une période en moyenne plus courte. Les résultats observés sont donc en accord avec le PGF pour un biais de la sex-ratio des portées au niveau de la population en faveur du sexe le moins coûteux. Ils sont également en accord avec le modèle de la LRC prédisant un biais des portées au niveau de la population en faveur du sexe dispersant.

4.5.3.3) Coopération pour l'élevage des jeunes

La Marmotte alpine peut être considérée comme une espèce au sein de laquelle il existe une coopération pour l'élevage des jeunes. En particulier, notre travail montre que la présence des jeunes mâles augmente la survie des marmottons durant l'hibernation alors que la présence des femelles n'a aucun effet (au moins en présence de subordonnés mâles). La présence de subordonnés mâles augmente donc le succès reproducteur du couple résident. Ce schéma particulier est mieux expliqué par le comportement de coopération des subordonnés mâles (Arnold 1988, Arnold 1990b) que par un effet confondant de la qualité du territoire (Cockburn 1998). Ceci suggère que seuls les mâles aident ou qu'ils sont plus efficaces que les femelles pour réchauffer les marmottons durant l'hibernation.

Les subordonnés mâles partagent avec le couple résident le coût de la thermorégulation sociale (**hypothèse de l'allègement de la charge**²² - Crick 1992) et augmente également la survie du couple résident (Arnold 1990b). Les subordonnés mâles remboursent donc une partie de l'investissement parental reçu en participant à la thermorégulation sociale.

²² load-lightening hypothesis

Cette coopération pour l'élevage des jeunes est cependant coûteuse pour les individus du sexe coopérant. En effet, la probabilité qu'un subordonné mâle disperse à 2 ans augmente s'il a hiberné en présence de juvéniles. Tout se passe donc comme s'il y avait tentative d'évitement d'une partie du coût lié à la coopération lorsque cela est possible. Les yearling participeraient donc déjà à la thermorégulation sociale (Arnold 1993a) ce qui est en accord avec l'augmentation de la survie des juvéniles suivant le nombre et la proportion de non juvéniles mâles. Cependant, cet effet existe également chez les femelles, et l'augmentation de la probabilité de disperser lorsque les subordonnés ont hiberné en présence de juvéniles, n'est pas différente entre mâles et femelles. Il serait particulièrement intéressant de comparer les pertes de masse durant l'hibernation chez les non juvéniles mâles et femelles en présence et en absence de juvéniles. Cette perte de masse serait en effet un index du coût lié à la coopération mais aussi un prédicteur de la dispersion (Arnold 1990a).

Si la coopération est coûteuse pour les subordonnés mâles, ils en retirent également un bénéfice certain sans quoi cette stratégie n'aurait pu évoluer (Emlen 1997, Koenig et Walters 1999). Retarder sa dispersion jusqu'au moment optimum est une des manières d'augmenter sa valeur sélective (Koenig *et al.* 1992). Pour Koenig et Walters (1999), il existe deux types d'espèces :

- i) **Les espèces dont les individus ont un intérêt intrinsèque à retarder leur dispersion²³** qui correspondent aux espèces dont les subordonnés gagnent assez en retardant la dispersion et en vivant en groupe pour obtenir une plus grande valeur sélective que les individus qui dispersent et se reproduisent immédiatement.
- ii) **Les espèces dont les individus ont intérêt à une dispersion immédiate en raison de facteurs externes²⁴** qui correspondent aux espèces dont les subordonnés gagnent moins à retarder la dispersion que les gains attendus en se reproduisant immédiatement.

Le sexe potentiellement coopérant participera effectivement à l'augmentation de la valeur sélective des parents uniquement lorsque le gain de valeur sélective obtenu *via* l'aide à l'élevage des jeunes surpassera la perte de valeur sélective due à la coopération (Koenig et Walters 1999).

²³ *intrinsic benefits to delayed dispersal*

²⁴ *extrinsic constraints to immediate dispersal*

La présence d'individus coopérants si elle apporte un bénéfice certain au couple résident, constitue également un coût en terme de partage des ressources, simplement car il y a retardement de la dispersion. Mais cela représente également un coût en terme de succès reproducteur car les individus coopérant étant sexuellement matures, sont capables dans certains cas de se reproduire avec la femelle résidente du groupe diminuant ainsi le succès reproducteur du père (Goossens *et al.* 1998). Les mécanismes du modèle de remboursement de l'investissement parental par l'aide à l'élevage des jeunes se rencontreront plutôt chez les espèces de type "intrinsic benefits to delayed dispersal". Tout dépendra de la valeur sélective directe relative des individus poursuivant les deux tactiques alternatives et de la proportion des individus ayant adopté ces tactiques (Koenig et Walters 1999). Le biais de la sex-ratio prédit par le modèle des aides à l'élevage des jeunes sera donc en faveur du sexe des aides seulement dans un cas : celui où le plus grand remboursement des aides aura un plus grand effet sur la valeur sélective des parents, que la plus grande valeur sélective directe de l'autre sexe résultant de leur dispersion plus précoce (i.e. de leur tendance à se reproduire plus tôt) (Koenig et Walters 1999).

4.6) RÉSUMÉ DU CHAPITRE 4

- ❶ Il existe un dimorphisme sexuel à la naissance en terme de masse. Les marmottons mâles sont plus lourds que les femelles. Ce dimorphisme existe toujours au sevrage et persiste avec la même intensité jusqu'à la première hibernation. L'existence de ce dimorphisme pourrait traduire l'existence d'un coût métabolique de production différent pour les enfants des deux sexes. La dépense énergétique nécessaire à la production des marmottons mâles serait supérieure.
- ❷ La corrélation entre la composition de la portée et la condition maternelle, pourrait correspondre à une dépense énergétique de production des marmottons mâles de l'ordre de 2 fois celui des marmottons femelles.
- ❸ La Marmotte alpine peut être considérée comme une espèce coopérant pour l'élevage des jeunes. Le sexe coopérant prédominant est le sexe mâle. La présence de subordonnés mâles au cours de l'hibernation augmente la survie juvénile. Les subordonnés mâles remboursent donc à leurs parents une partie des ressources investies.
- ❹ La dispersion plus précoce chez les subordonnés mâles interrompt l'investissement parental dans ce sexe plus tôt que pour les individus de l'autre sexe. Il s'ensuit, toute chose égale par ailleurs, que l'investissement parental global en faveur des marmottons mâles serait plus réduit que celui en faveur des femelles.

- ⑤ La coopération des subordonnés mâles représente un coût au sens de Trivers. C'est un coût possible pour les parents si les subordonnés, matures sexuellement, sont responsables de tout ou partie des 30% de paternité hors couple observées dans notre population. C'est également un coût pour les aides qui participent à la thermorégulation sociale. Il y a alors, lorsque cela est possible, une tentative d'évitement d'une partie du coût lié à la coopération par une dispersion plus précoce.

CHAPITRE 5)

DISCUSSION GÉNÉRALE

"LIFETIME REPRODUCTIVE SUCCESS IS NOT A PANACEA
FOR EPISTEMOLOGICAL COMPLAINT BUT A THEORY-FREE
ANALYSIS IS LIKELY TO BE AN INTEREST-FREE ANALYSIS"

A. GRAFEN (1988)

5.1) L'ALLOCATION DES RESSOURCES CHEZ LA MARMOTTE ALPINE

5.1.1) Biais de la sex-ratio au niveau de la population

5.1.1.1) Synthèse des résultats obtenus et test des hypothèses explicatives du biais de la sex-ratio

Chez une espèce sans dimorphisme sexuel et monogame, les individus des deux sexes sont supposés nécessiter le même investissement parental et une sex-ratio équilibrée (autant de mâles que de femelles) est donc attendu (Fisher 1930). De nombreuses exceptions ont été décrites chez les oiseaux (Bednarz et Hayden 1991) et particulièrement chez les espèces ayant développé une coopération pour l'élevage des jeunes (Gowaty et Lennartz 1985, Ligon et Ligon 1990). En revanche, du fait du peu d'espèces concernées, très peu de choses sont encore connues sur les biais de la sex-ratio des jeunes dans les populations de mammifères monogames qui coopèrent pour l'élevage des jeunes.

Chez la Marmotte alpine, nos résultats montrent qu'il existe un biais de la sex-ratio en faveur des mâles à la naissance et que ce biais est toujours présent au sevrage. Nous avons également rapporté un biais global dans la population en faveur des mâles dans chaque classe d'âge excepté au moment de la dispersion. Cette exception est due au départ plus précoce des subadultes mâles par rapport à celui des femelles.

Si l'on se replace dans le cadre de la théorie de Fisher (1930), alors nos résultats nous amènent à considérer deux hypothèses différentes.

i) La population étudiée n'est pas à l'équilibre et les mâles sont sous représentés dans la population. Dans ce cas la production d'une majorité de mâles pourrait n'être que le résultat d'un mécanisme fréquence-dépendant donnant avantage au sexe le plus rare. Dans notre cas ce scénario n'est pas valable car le biais mâle de la sex-ratio existe dans toutes les classes d'âge excepté au moment de la dispersion et donc après la fin de l'investissement parental. Il y a donc surproduction du sexe le plus fréquent dans la population.

ii) La production des filles est plus coûteuse (*sensu* Trivers 1972) pour la femelle que ne l'est la production des mâles. Un certain nombre d'hypothèses ont été évoquées tout au long de cette étude pour expliquer une telle différence de coût entre mâles et femelles. Ce coût différentiel pourrait être à l'origine d'un biais de la sex-ratio avant la fin de l'investissement parental au niveau de la population.

Premièrement, la sex-ratio pourrait être biaisée en faveur du sexe supportant la mortalité la plus élevée. Cependant, nos résultats ne mettent pas en évidence une mortalité préférentiellement mâle au cours de leur première année. De plus, une analyse plus détaillée de la survie après sevrage chez la Marmotte alpine n'a pas non plus mis en évidence de mortalité différentielle entre sexe quelle que soit la classe d'âge considérée (Farand et Allainé, données non publiées). Ceci est en accord avec la persistance du biais mâle observé à l'âge adulte. Cette absence de mortalité différentielle entre sexes est également conforme à ce que l'on pouvait attendre chez une espèce monogame et sans dimorphisme sexuel (Clutton-Brock 1991).

Deuxièmement, les individus des deux sexes peuvent différer par leur coût métabolique direct supporté par la mère au cours de la gestation et de la lactation (Hewison et Gaillard 1996). Si un dimorphisme sexuel en terme de taille et/ou de masse existe à la naissance et/ou au sevrage, alors les individus du sexe le plus grand peuvent être plus coûteux à produire d'un point de vue énergétique que les individus appartenant au sexe le plus petit (Clutton-Brock *et al.* 1981, mais voir Arnould *et al.* 1996). Si ce coût énergétique induit une réduction de la valeur sélective des parents, alors la sex-ratio pourrait être biaisée en faveur du sexe le plus petit. Chez la Marmotte alpine, il existe un dimorphisme sexuel en terme de masse significatif entre la naissance et la fin de la première année mais qui reste réduit (16 %). Les mâles sont plus lourds que les femelles ce qui laisse entendre un coût énergétique direct des mâles plus important que celui des femelles. La corrélation entre la condition maternelle et la composition des portées en fonction de différents coûts énergétiques supposés entre mâles et femelles nous fournit une estimation du rapport des coûts énergétiques directs entre mâles et femelles de 1 mâle pour 2.1 femelles. Le rapport des coûts énergétiques observé est donc en sens inverse de ce à quoi l'on pouvait s'attendre au vu du biais mâle de la sex-ratio chez la Marmotte alpine.

On peut donc en conclure que la production de marmottons mâles ne diminue pas plus la valeur sélective des parents que ne le fait celle des femelles, à moins que cette réduction ne soit compensée par un autre mécanisme.

Une troisième hypothèse, la LRC (Clark 1978), prédit que le biais de la sex-ratio observé doit être en faveur du sexe dispersant. En effet, les individus du sexe retardant leur dispersion entrent en compétition les uns avec les autres et avec leurs parents pour l'accès à des ressources limitées (e.g ; nourriture, abris, partenaire sexuel, etc...) et représentent ainsi un coût en terme de valeur sélective. Le sexe qui disperse au contraire nécessitera une période d'investissement parental plus courte que pour l'autre sexe et aura ainsi un coût de production inférieur (toutes choses égales par ailleurs).

Chez la Marmotte alpine les deux sexes dispersent à maturité. Cependant la dispersion natale est retardée au moins jusqu'à la maturité sexuelle atteinte à deux ans. Cela représente donc un prolongement de l'investissement parental qui leur est alloué (Armitage 1981). Cependant, les subordonnés mâles se dispersent plus tôt que les subordonnées femelles arrêtant ainsi précocement l'investissement parental en leur faveur. L'hypothèse de la compétition pour les ressources locales ne peut donc pas être écartée.

Quatrièmement, la Marmotte alpine peut être considérée comme une espèce dont les membres coopèrent pour l'élevage des jeunes (Jennions et Macdonald 1994, Blumstein et Armitage 1999). A la lumière de cet élément, le biais de la sex-ratio à l'émergence observé au niveau de la population chez la Marmotte alpine peut s'expliquer de manière satisfaisante par le modèle du remboursement de l'investissement parental (Gowaty et Lennartz 1985, Emlen *et al.* 1986). En effet dans la population étudiée, la survie des juvéniles augmente en fonction du nombre et de la proportion de non juvéniles mâles, mais ne dépend pas de la présence des femelles. En partageant avec le couple résident les coûts associés à la thermorégulation sociale (Arnold 1990b, Crick 1992), les subordonnés mâles non seulement améliorent les chances de survie du couple résident, mais également son succès reproducteur. Ils remboursent ainsi une partie de l'investissement parental reçu en améliorant la valeur sélective du couple résident. Nous pouvons donc conclure que le modèle du remboursement de l'investissement parental reçu semble être une explication satisfaisante du biais global de la sex-ratio observé en faveur des mâles dans les portées de Marmotte alpine.

5.1.1.2) La coopération pour l'élevage des jeunes : Qui ? Comment ? Pourquoi ?

Comprendre la variabilité des systèmes sociaux existant parmi les 14 espèces de marmottes est un sujet régulièrement abordé depuis de longues années (Barash 1974, Barash 1989, Armitage 1991, Arnold 1993a, Blumstein et Armitage 1998). Depuis quelque temps a vu le jour une "théorie de la famille" qui essaye de prédire comment les intérêts mutuels et les conflits entre les membres de la famille peuvent être résolus (Emlen 1995, Emlen *et al.* 1995, Emlen 1997). Nos résultats montrent que la stratégie de reproduction de la Marmotte alpine basée sur un système monogame, fonctionne par un ensemble de compromis entre coûts et bénéfices entourant un conflit parents – enfants. A la base du système se trouve la production d'une nouvelle portée. Cela est coûteux pour les parents mais leur fait gagner en valeur sélective directe. Comme la Marmotte alpine est une espèce coopérant pour l'élevage des jeunes, la production d'une nouvelle portée est également coûteuse pour les individus coopérants (Reyer 1986, Magnolon 1999).

Cependant ceux-ci peuvent en retirer un gain de valeur sélective indirecte (augmentation de la survie des enfants de leurs parents et des parents eux-mêmes), mais aussi un gain de valeur sélective directe en attendant le moment optimum pour réussir leur dispersion. Si la suppression de la reproduction est imparfaite (Arnold et Dittami 1997, Goossens *et al.* 1998), alors les subordonnés (principalement mâles mais voir Goossens *et al.* 1996) peuvent également gagner en valeur sélective directe en produisant leurs propres jeunes (dans ou en dehors de son groupe familial) sans pour autant subir les coûts inhérents à la position de chef de famille. Enfin, la présence de subordonnés ayant retardé leur dispersion représente également un coût pour les parents puisque l'investissement parental continuera tant que ces individus ne se seront pas dispersés. Ce coût résulte entre autres d'un partage des ressources spatiales et alimentaires ainsi que de la diminution de la valeur sélective directe des parents lorsque les subordonnés mâles sont responsables de paternités dans leur groupe familial. Le biais de la sex-ratio observé en faveur des mâles laisse penser que le gain de valeur sélective des parents obtenu par la coopération des subordonnés pour l'élevage des jeunes excède celui la réduction de valeur sélective directe subie par les subordonnés retardant leur dispersion (Koenig et Walters 1999).

Chez la Marmotte alpine, les subordonnés des deux sexes retardent leur dispersion au minimum jusqu'à la maturité sexuelle. Nos résultats montrent que même si les deux sexes sont présents parmi les subordonnés, seule l'augmentation du nombre ou de la proportion de mâles augmente la survie juvénile.

Cependant, en absence de subordonnés mâles, nos calculs semblent suggérer que la présence de plusieurs subordonnées femelles pourrait également avoir un effet positif sur la survie juvénile au cours de l'hiver. Par ailleurs, on ne trouve pas de différence entre sexes dans l'augmentation de la probabilité de dispersion à 2 ans lorsque les subordonnés ont hiberné en présence de juvéniles l'hiver précédent. Cependant Magnolon (1999) met en évidence l'existence d'un facteur confondant dans le cas des femelles : le remplacement du mâle dominant qui augmente la probabilité que la femelle reste plus longtemps sur le territoire familial (Magnolon 1999). Tout ceci laisse penser que la thermorégulation sociale est effectivement coûteuse pour les deux sexes mais que le bénéfice intrinsèque à retarder la dispersion et à coopérer est inférieur pour les femelles aux gains attendus en retardant la dispersion mais en évitant la coopération. Ce patron suggère donc que la coopération pour l'élevage des jeunes *via* la thermorégulation sociale est un phénomène actif.

Les subordonnés peuvent réchauffer passivement les juvéniles grâce à la chaleur produite durant leurs réveils périodiques et synchronisés (Arnold 1988). Les mâles pourraient être plus efficaces que les femelles pour réchauffer les juvéniles s'ils produisent plus de chaleur à cause d'une composition corporelle ou d'un métabolisme différent. Plus leur nombre sera important et plus la production de chaleur le sera aussi. Cependant Arnold (1993b) trouve que les subordonnés mâles ne réchauffent que les juvéniles qui leur sont étroitement apparentés. Comme précédemment, cela suggère que le processus de coopération par les mâles est un phénomène actif mais qu'il existe également un coût pour les deux sexes dû au réchauffement passif des jeunes (simplement par le fait d'hiberner ensemble) durant la thermorégulation sociale.

Dans les groupes familiaux étudiés au cours des dix dernières années, tous les subordonnés étaient apparentés plus ou moins étroitement aux juvéniles du groupe familial auxquels ils appartenaient. Les subordonnés des deux sexes peuvent donc gagner en valeur sélective indirecte en augmentant les probabilités de survie des juvéniles apparentés (Emlen 1995), ou en diminuant le coût de la thermorégulation sociale pour leur parents augmentant ainsi leur valeur sélective (voir Cockburn 1998 pour une revue). Cependant, la coopération est coûteuse et peut réduire les chances de survie et de future reproduction des subordonnés. On s'attend donc à ce qu'un subordonné s'investisse dans la coopération pour l'élevage des jeunes uniquement si les gains attendus sont supérieurs aux coûts en terme de valeur sélective. Nous en concluons donc que la coopération active pour l'élevage des jeunes est trop coûteuse pour les subordonnées femelles mais demeure en moyenne la meilleure stratégie pour les subordonnés mâles en regard des gains attendus.

Une explication possible de ce schéma particulier serait que le potentiel reproductif des femelles dépend de façon plus critique des réserves graisseuses que celui des mâles. Une autre possibilité est que les mâles, contrairement aux femelles puissent obtenir une valeur sélective directe grâce à la coopération. Dans notre population de Marmotte alpine, les paternités hors couple sont fréquentes (plus de 30% des portées Goossens *et al.* 1998), et les subordonnés mâles peuvent être les pères biologiques d'une partie des marmottons à l'intérieur même de leur groupe familial (Arnold 1990a). Les subordonnés mâles peuvent donc obtenir des copulations car le mâle résident est incapable de réprimer leur reproduction (**Hypothèse du contrôle limité**²⁵, Clutton-Brock 1998), ou bien parce que le mâle résident leur permet (principalement s'ils lui sont apparentés Arnold et Dittami 1997) de se reproduire (avec la femelle résidente) les incitant ainsi à la coopération (**Théorie de la concession**²⁶, Verhencamp 1983).

²⁵ *Limited Control Hypothesis*

²⁶ *Concession Theory*

Au contraire, les femelles subordonnées n'ont pas possibilité de se reproduire (Arnold 1990a, Goossens *et al.* 1996), probablement parce que la présence d'une portée supplémentaire dans le groupe familial induirait une augmentation trop importante de la compétition pour les ressources (spatiales et alimentaires) et du coût de la thermorégulation.

5.1.2) Variations de la sex-ratio au niveau individuel et mécanismes proximaux

Les biais importants de la sex-ratio sont courants chez les invertébrés qui contrôlent la détermination du sexe mais l'existence, chez les mammifères, d'une détermination chromosomique du sexe soumise aux processus de la méiose et de la fécondation aléatoire impose de très fortes contraintes sur la variabilité de la sex-ratio. De très nombreuses hypothèses concernant les mécanismes menant à un biais de la sex-ratio ont été proposées à ce jour (revue dans Clutton-Brock et Iason 1986, Graziani 1994, Krackow 1995, Hardy 1997a, James 1998). Elles abordent souvent le problème de la sex-ratio par la recherche d'optima locaux associés à une composition particulière des portées produites. Il existe dans ce cas une variabilité de la sex-ratio plus importante que celle attendue sous l'hypothèse du hasard associée aux mécanismes de la méiose et de la fécondation. Pour James (1993), il vaut mieux attaquer le problème de la sex-ratio par une détermination du mécanisme proximal responsable des variations de sex-ratio car ces mécanismes sont probablement beaucoup moins nombreux que le nombre de facteurs susceptibles de varier avec la sex-ratio. Dans un second temps, on regarde si ces mécanismes se comportent de manière compatible avec les hypothèses adaptatives. Ce programme est cependant difficilement applicable en raison des protocoles d'études très différents associés à ces deux objectifs.

Le but ultime de cette étude n'a pas été centré sur la détermination des mécanismes proximaux susceptibles de moduler la sex-ratio. Cependant, un certain nombre de nos résultats sont compatibles avec un ajustement de la sex-ratio via une résorption d'embryons. D'autres mécanismes sont bien entendu possibles. En particulier l'existence de distorceurs méiotiques (Hurst 1993a, Hurst *et al.* 1996, Atlan 1998) peut rendre compte de l'existence de biais de la sex-ratio primaire au niveau de la population entière et ce sans réduction de la taille de portée. En effet, la méiose assure la production d'un nombre de spermatozoïdes porteurs respectivement des chromosomes sexuels X et Y identique chez le mâle (chez les mammifères). Il peut exister dans certains cas des chromosomes sexuels particuliers (les distorceurs méiotiques) qui faussent le jeu de la méiose en éliminant, au cours de ce processus complexe, les spermatozoïdes dont ils sont absents.

Le mécanisme de fonctionnement de ces distorateurs méiotiques est encore très mal connu. L'hypothèse la plus courante à l'heure actuelle est l'existence de "gènes tueurs" sur les distorateurs méiotiques induisant la fabrication d'un poison dont la capacité de diffusion serait suffisante pour contaminer tous les spermatozoïdes voisins. Le distorateur méiotique est lui-même immunisé contre ce poison soit parce qu'il possède un gène qui produit l'antidote, soit parce que le poison agit spécifiquement sur l'autre chromosome sexuel (Atlan 1998). Cependant, ces mécanismes sont généralement mis en évidence lors de croisements entre individus de populations isolées l'une par rapport à l'autre depuis longtemps. Dans le cas contraire, ces gènes tueurs seraient contre sélectionnés "rapidement" ou seraient sélectionnés des gènes dont l'action contrebalancerait l'effet des premiers. L'action des distorateurs méiotiques deviendrait donc imperceptible (Atlan 1998).

Nous avons également testé l'existence d'optima locaux favorisant un ajustement différent de la sex-ratio d'une famille à une autre. Il est souvent avancé que les parents sont susceptibles de biaiser la sex-ratio de la portée produite afin de maximiser leur propre valeur sélective (Trivers et Willard 1973). En particulier lorsque l'on s'attend à ce que le retour d'investissement parental dans des fils ou des filles en terme de valeur sélective soit différent, on peut s'attendre à ce que les mères ajustent la sex-ratio produite en faveur du sexe le plus "rentable" suivant leur condition (Trivers et Willard 1973, Silk 1983). Les variations de la condition maternelle peuvent donc induire une variabilité de la sex-ratio des portées à l'intérieur de la population et ce, même chez les espèces ayant une coopération pour l'élevage des jeunes (voir Komdeur 1996, Komdeur 1997 pour un exemple chez les oiseaux). En revanche, si le fonctionnement observé (combinant remboursement d'IP par des aides et LRC) est remarquable, le modèle du remboursement de l'investissement parental (Emlen *et al.* 1986) n'est pas prévu pour fonctionner à l'échelle locale. Dans le cas de la fauvette des Seychelles, il prédit d'ailleurs une sex-ratio inverse de celle observée au niveau de la population (Koenig et Walters 1999).

Chez la Marmotte alpine, aucun des facteurs environnementaux testés n'a d'influence significative sur la variabilité de la sex-ratio à l'émergence. Tout se passe comme si cette variabilité observée n'était que le fruit du hasard (variabilité compatible avec une distribution binomiale) issu des phénomènes combinés de la méiose et de la fécondation mais, avec environ 60% de chances d'obtenir un marmotton mâle à l'émergence. En particulier nous n'avons trouvé aucune relation entre les variations observées de la sex-ratio d'une part et la condition physique maternelle ou la qualité du territoire d'autre part. En revanche, la Marmotte alpine ajuste la composition de la portée produite en accord avec la théorie de Williams (1979).

Il existe en effet une corrélation entre la composition (taille et nombre de jeunes de chaque sexe) de la portée et la condition maternelle lorsque l'on suppose une dépense énergétique nécessaire pour la production des jeunes deux fois plus important pour les mâles que pour les femelles. Certains types de portées ne sont jamais observés et en particulier les portées ne comportant que des femelles, ou les très grosses portées ne contenant que des mâles. Il semble donc que lorsqu'elles le peuvent, les femelles font toujours au moins un mâle quitte à faire une portée de taille légèrement inférieure et que dans les grandes portées (5 ou 6 jeunes), ne produire que des mâles serait trop coûteux.

De plus, la sex-ratio à l'émergence est liée à l'âge du père. Plus il augmente et plus la sex-ratio diminue. Le cas de la Marmotte alpine serait donc un exemple de contrôle paternel sur la proportion des sexes produite. Cette possibilité, trop souvent négligée, ouvre un nouveau niveau de complexité dans le fonctionnement de l'allocation aux sexes avec en particulier la possibilité d'un conflit entre parents pour la stratégie d'allocation aux sexes mise en œuvre.

Comme rappelé par Armitage (1987b), les modèles présentés ici ne sont que des cas particuliers de la théorie générale de l'allocation aux sexes. La multiplicité de ces modèles quant aux mécanismes proposés pour expliquer les biais de la sex-ratio chez les mammifères n'est compréhensible que s'ils aboutissent à des effets similaires. Autrement dit, s'ils maximisent la valeur sélective des parents en augmentant le nombre d'individus du sexe ayant le plus de chance de se reproduire.

5.1.3) Et chez les autres marmottes ?

5.1.3.1) Le système social

La monogamie en tant que système d'appariement (Wickler et Seibt 1985) implique qu'un mâle et une femelle s'accouplent exclusivement l'un avec l'autre au moins pour un cycle entier de reproduction (Kleiman 1977, Wittenberger et Tilson 1980). Dans ce système, le succès reproducteur des mâles est censé être limité par le manque d'occasion de s'accoupler avec d'autres femelles. Parmi les quatorze espèces de marmottes existantes, 9 (*M. camtschatica* ; *M. vancouverensis* ; *M. baibacina* ; *M. menzbieri* ; *M. bobak* ; *M. sibirica* ; *M. broweri* ; *M. caudata* ; *M. marmota*) sont considérées comme monogames, 3 (*M. flaviventris* ; *M. caligata* ; *M. olympus*) comme polygynes (au moins de façon facultative suivant les conditions environnementales) et 1 seule (*M. monax*) solitaire (Giboulet 1995, Armitage 1996, Blumstein et Arnold 1998).

Cependant excepté *M. marmota*, seules deux autres espèces ont fait l'objet d'études à plus ou moins long terme. Ce sont la marmotte à ventre jaune (*M. flaviventris*) aux USA et la marmotte commune (*M. monax*) au Canada.

Les marmottes sont avec les chiens de prairie les seules espèces de la tribu des *marmotini* ayant développé des systèmes sociaux complexes. La seule exception, *M. monax* semble en fait due à une disparition de ce caractère qui aurait été induite par ses conditions de vie (Giboulet 1995). La monogamie, niveau le plus élevé de socialité (Michener 1983), semble avoir évolué principalement pour faire face à des conditions environnementales particulièrement sévères. Elle permet de maximiser la valeur sélective des parents en prolongeant l'investissement parental (dispersion retardée) assurant ainsi de meilleures chances de survie à leurs jeunes lors de leur dispersion (Armitage 1981, Armitage 1988). Cependant, cette socialité représente néanmoins un coût pour les parents et pour les enfants. Chez la marmotte à ventre jaune, le coût de la philopatrie peut d'ailleurs excéder le coût de la dispersion. Dans ces conditions le moment exact de dispersion peut être considéré comme une stratégie visant à maximiser la valeur sélective individuelle (Van Vuren et Armitage 1994).

La coopération pour l'élevage des jeunes influence profondément la biologie des populations des espèces en réduisant le nombre d'adultes reproducteurs tout en augmentant le rythme des cycles de reproduction des femelles et leur succès reproducteur (Blumstein et Armitage 1999). Parmi les 14 espèces de marmottes, 2 ne satisfont pas les critères de classification comme espèce coopérant pour l'élevage (*M. monax* et *M. flaviventris* Blumstein et Armitage 1999). Pour 5 autres espèces, les connaissances de leur biologie sont insuffisantes pour permettre de les classer (*M. browerii*, *M. himalayana*, *M. menzbieri*, *M. sibirica* et *M. vancouverensis* Blumstein et Armitage 1999). Enfin, parmi les 7 espèces restantes, si nos connaissances permettent de soupçonner l'existence d'un phénomène de coopération, notre travail ainsi que les travaux de Arnold (1988, 1990a, 1990b, 1991, 1993a, 1993b, 1997) sur la Marmotte alpine constituent à notre connaissance la première démonstration de l'existence certaine d'une coopération pour l'élevage des jeunes dans le genre *Marmota*.

5.1.3.2) Allocation aux sexes et stratégies de reproduction

Le biais mâle observé de la sex-ratio est en accord avec les observations d'une population allemande de marmottes alpines étudiée par Arnold (0,58 ; n=476 ; p<0,001 Blumstein, 1998). Plus généralement, le biais mâle de la sex-ratio observé à l'émergence pourrait être un trait général des marmottes socialement monogames.

En effet, bien que testée sur un échantillon trop réduit ($n=63$; $p>0,05$), Blumstein et Arnold (1998) ont observé chez la marmotte dorée (*Marmota caudata*), une sex-ratio au sevrage de 0,57 similaire à celle observée chez la Marmotte alpine. Un tel biais dans les portées existe également chez les marmottes de Sibérie (*M. sibirica*) bien qu'il n'ait pas encore été quantifié (Batbold, communication personnel). En revanche, la sex-ratio ne semble pas déséquilibrée en faveur de l'un des deux sexes dans les populations de marmotte à ventre jaune qui est une espèce polygyne (Armitage 1987b). Cependant il existe une certaine variabilité entre familles en relation avec à la fois l'âge de la femelle et la taille de portée, la taille de la matrilinee et le statut social. Chez la marmotte à ventre jaune, les biais de la sex-ratio, lorsqu'ils existent, sont donc plus liés à l'organisation sociale de cette espèce qu'à des prédictions réalisées à partir des modèles d'allocation parentale des ressources (Armitage 1987b).

Comme chez la Marmotte alpine (Cf. § 2.3.5), l'infanticide est assez répandu chez les Sciuridés. Il a notamment été décrit chez *Marmota flaviventris* (Armitage *et al.* 1979, Brody et Melcher 1985), *Spermophilus beldingi* (Sherman 1982), *Spermophilus columbianus* (Michener 1982, Balfour 1983), *Cynomys ludovicianus* (Hoogland 1985, Hoogland 1995). Si l'infanticide commis par le nouveau mâle résident permet de diminuer le coût de la thermorégulation sociale supporté par la mère et ainsi d'augmenter sa valeur reproductive potentielle, en revanche il représente un coût très important pour cette femelle. C'est tout son investissement de l'année qui est gaspillé. Cela peut la conduire dans certain cas à émigrer avec ses marmottons dans un site vierge malgré les risques d'une telle entreprise (Coulon *et al.* 1995). Dans le cas observé sur notre site d'étude, au moins deux des marmottons ayant émigré avec la femelle se sont fait adopter l'année suivante en tant que yearling dans un autre groupe familial et ont atteint la maturité sexuelle.

5.2) LES LIMITATIONS DE LA THÉORIE DE L'ALLOCATION AUX SEXES

Toute la littérature théorique concernant la modélisation de l'allocation aux sexes se base essentiellement d'un point de vue global sur une certaine quantité **limitée** de ressource à allouer aux mâles et aux femelles. D'une manière générale il est considéré que le potentiel reproductif est fini et qu'un investissement dans les jeunes diminue les ressources potentielles à allouer aux jeunes suivants, à l'intérieur d'une même période d'investissement.

5.2.1) Allocation aux sexes et investissement parental

La théorie de l'allocation aux sexes modélise la maximisation de la valeur sélective des parents, *via* une action fréquence-dépendante de la sélection naturelle sur l'allocation des ressources parentales aux fonctions reproductives mâles et femelles. Cette allocation se réalise suivant deux grands types de processus : la production d'un certain nombre de jeunes des deux sexes en proportions déterminées (sex-ratio) ; et les soins apportés à cette progéniture pour qu'elle atteigne l'âge de première reproduction. L'allocation aux sexes est donc au niveau individuel un processus dynamique s'étalant sur l'ensemble de la période d'investissement parental et dont les conséquences se feront sentir au minimum sur une génération (Trivers 1972, Trivers 1985).

Beaucoup de travaux théoriques présentés ici prennent pour hypothèse un même coût m de production pour tous les mâles et réciproquement un même coût de production f pour toutes les femelles et ordonnent ces deux valeurs de manière à ce que l'un des deux sexes soit "plus coûteux" à produire que l'autre. En fait, il est plus réaliste de supposer que chaque famille procède à l'allocation des ressources en fonction de ses ressources disponibles et des différents gains attendus en retour, tout en tenant compte des contraintes physiologiques et/ou environnementales et de la maximisation de la valeur reproductive résiduelle (Frank 1990). Ces contraintes sont par exemple les proportions des sexes à la conception (sex-ratio primaire) qui est principalement dépendante du mécanisme de la méiose associé au mécanisme de détermination du sexe (hétérogamie chez les vertébrés supérieurs), mais aussi les avantages et inconvénients d'un ajustement de la taille de portée et enfin, s'il y a liaison entre les différentes périodes d'investissement parental, l'intérêt à économiser une partie des ressources en vue des cycles de reproduction à venir. Par exemple supposons que les différentes familles d'une population puissent investir entre 1,0 et 1,6 dans un mâle et entre 0,7 et 1,3 dans une femelle. Chaque famille investira alors dans ces limites selon le nombre de jeunes et les proportions de chaque sexe que lui permet son potentiel reproductif, mais aussi en fonction d'une éventuelle économie en vue des reproductions futures (Frank 1987, Frank 1990).

Parmi toutes ces formalisations de la théorie de l'allocation aux sexes, peu d'entre elles abordent le problème de savoir ce qui est réparti entre les deux sexes. Les modèles empiriques n'envisagent que le mécanisme de l'allocation aux sexes tandis que les modèles théoriques réduisent les ressources allouées à un unique type de ressource virtuelle disponible en quantité limitée (Knapton 1984, Frank 1990, Rosenheim *et al.* 1996). En fait, "*les ressources*" sont très probablement la réunion d'une multitude de facteurs nécessaires à la vie et à la reproduction. Frank (1998) et Rosenheim (1996) abordent le problème et pensent que la prise en compte de la nature multidimensionnelle des ressources allouées peut, sous certaines conditions, changer significativement la stratégie et l'interprétation de l'allocation aux sexes.

Le succès reproducteur total peut être limité non seulement par la disponibilité alimentaire pour nourrir les jeunes, mais aussi par la quantité d'ovocytes disponible, le nombre et la distribution des sites de reproduction et le temps nécessaire à la défense du territoire (Rosenheim *et al.* 1996). C'est donc parce que, par définition, l'investissement parental inclut tous les composants des soins aux jeunes qui réduisent les capacités futures des parents à produire de nouveaux jeunes que l'investissement parental possède une nature fondamentalement multidimensionnelle (Rosenheim *et al.* 1996). L'importance respective des différentes composantes de l'investissement parental est probablement modulée par les conditions environnementales et varie par conséquent dans le temps et l'espace. Des conditions environnementales fluctuantes peuvent donc également modifier la sex-ratio optimale quelles que soient les quantités relatives des différentes ressources intervenant dans l'investissement parental et réparties entre mâles et femelles.

Au jour présent, nos connaissances ne nous permettent pas d'appréhender les conséquences de cette simplification sur la pertinence des prédictions des modèles proposés, ni de prendre en compte cette nature multidimensionnelle d'une manière simple. Dans la pratique, les études empiriques qui tentent de prendre en compte la nature multidimensionnelle de l'investissement parental, cherchent à le quantifier en terme de temps, d'énergie et de prise de risque en faveur des jeunes. Cependant, non seulement les composantes de l'investissement parental à mesurer peuvent différer d'un sexe à l'autre et d'un parent à l'autre, mais en plus, les mesures réalisées étant dans des unités différentes, il n'est pas possible de les additionner. Il n'est donc pas possible de réaliser une mesure globale de l'investissement parental nécessaire pour les comparaisons (Knapton 1984). Les questions fondamentales, à la fois de la nature multidimensionnelle de l'investissement parental et de la manière d'arriver à relier les théories évolutives aux observations de terrain, restent donc non résolues à ce jour (Frank 1990, Frank 1998).

Par ailleurs, beaucoup des modèles théoriques étudiés ici ne prennent en compte que l'allocation des ressources relative à une seule période d'investissement, autrement dit à un seul cycle de reproduction totalement indépendant des autres. Ceci est une vision par trop limitée de la réalité et en particulier concernant deux points particuliers.

Le premier concerne le coût de l'allocation au sens de Trivers (1972, 1985). C'est-à-dire que toutes allocations que les parents pourront réaliser en faveur d'un jeune, si elles augmenteront ses chances de survivre, en contre partie représenteront **un coût** certain pour les parents en terme de survie, de condition (états physique, physiologique et énergétique) et de capacité à produire des jeunes supplémentaires.

Le second concerne le chevauchement des générations. En effet, en particulier chez certaines espèces de mammifères, les jeunes restent souvent avec leurs parents (ou leur mère) durant une longue période pouvant recouvrir tout ou partie du cycle reproductif suivant avant de se disperser. Dans ces conditions les jeunes appartenant à différentes cohortes successives sont amenés à partager les ressources spatiales, alimentaires et les éventuels soins dispensés par les parents. Les implications d'une telle organisation sociale par rapport aux hypothèses des modèles de la théorie de l'allocation aux sexes ne sont pas évaluées. Toutefois, si le potentiel reproductif des parents constitue l'une des ressources limitantes pour leur succès reproducteur, et qu'ils sont susceptibles d'élever un nombre de jeunes important au cours de leur vie, alors la sélection naturelle devrait favoriser une stratégie d'allocation des ressources suivant la règle de décision de la théorie des coûts sous contrôle du principe général de Fisher d'égalité de l'investissement entre fils et fille aux niveau de la population (Frank 1998).

5.3) PERSPECTIVES

Avant toutes choses, il nous faut continuer !!!

5.3.1) Confirmer les effets observés et obtenir une mesure de la valeur sélective des individus

Dans ce genre de travail concernant stratégies de reproduction et traits d'histoire de vie, les mécanismes ultimes que nous cherchons à mettre en évidence sont basés sur la valeur sélective des individus. La principale mesure de la valeur sélective utilisée jusqu'à aujourd'hui est la LRS (mais voir McGraw et Caswell 1996 pour une autre mesure).

La mesure de la LRS est donc une étape cruciale à franchir pour nous afin de pouvoir tester la validité des mécanismes évolutifs que nous suspectons d'être à l'œuvre dans le fonctionnement des populations de marmottes alpines. Par définition elle se mesure au minimum entre la naissance et la mort de l'individu concerné. Toute analyse de la LRS nécessite donc de pouvoir suivre un nombre suffisamment important d'individus de la naissance à la mort. La durée de l'étude doit donc obligatoirement être supérieure à la durée de vie des individus observés. L'espérance de vie de la Marmotte alpine est très mal connue. Le suivi de notre population a commencé il y a 10 ans. Certaines des marmottes étaient déjà présentes en tant qu'individus reproducteurs la première année et le sont toujours aujourd'hui. Nous ne savons donc pas, ni combien de jeunes ont été produits avant ni combien seront produits après. **Il est donc primordial pour nous de poursuivre cette étude sur le long terme.**

Par ailleurs, nous avons observé une tendance pour que la sex-ratio soit influencée par l'âge des pères. Pour confirmer l'existence de cet effet nous avons besoins d'un échantillon important de toutes les classes d'âge. Nous avons surtout besoins de connaître l'âge des pères et pour le moment notre seule manière d'y arriver est de suivre les individus nés depuis le début de l'étude, sur le site étudié.

Enfin, toute étude concernant la sex-ratio nécessite des échantillons importants, et ce d'autant plus que le biais à mettre en évidence est faible. Si la détection du biais global de la sex-ratio de notre population est fiable, en revanche l'analyse des facteurs introduisant une variabilité de la sex-ratio à l'émergence d'une portée à l'autre reste préliminaire et uniquement indicative. Plus le nombre de facteurs augmente et plus les échantillons utilisables sont réduits. Pour une analyse fiable de ces facteurs, notre échantillon aurait besoin d'être triplé voire quadruplé !

5.3.2) Mesurer la qualité des territoires

Les conditions environnementales sont l'un des principaux facteurs déterminant la condition des individus. Elles sont aussi bien souvent à la base de la réussite ou de l'échec de la reproduction et font partie des éléments pris en compte pour "le choix" d'une stratégie de reproduction lorsque cela est possible. A l'heure actuelle nous évaluons la qualité des territoires occupés par les marmottes suivant deux critères différents : l'exposition au soleil et l'enneigement du territoire. Si ces facteurs sont essentiels par rapport à l'accès aux ressources alimentaires et à la qualité de l'hibernaculum, en revanche nous ne connaissons rien de la richesse des ressources alimentaires qui peuvent être trouvées sur ces territoires. Divers indices sont envisageables notamment, la diversité floristique, la biomasse et surtout la teneur en acides gras polyinsaturés. Ce dernier indice semble très prometteur. En effet, c'est entre autre par la teneur des membranes cellulaires en acides gras polyinsaturés que les mammifères hibernant et en particulier les marmottes maintiennent la fluidité des membranes cellulaires au cours des périodes de basse température corporelle subies durant l'hibernation (Florant 1998). En ce sens, un territoire riche en de tels éléments pourrait être d'une valeur inestimable pour la survie des marmottes au cours de l'hiver.

5.3.3) Suivre la dispersion

Comme exposé précédemment, mesurer la LRS des individus nécessite de pouvoir les suivre de la naissance à la mort. Actuellement, nous ne pouvons suivre les marmottes de la Sassièrè que durant leur présence sur le site d'étude. Lorsqu'elles disparaissent sans laisser de trace, nous ne pouvons conclure qu'à une dispersion apparente.

Ces individus (la grande majorité) ne peuvent donc être inclus dans l'analyse. Un suivi télémétrique des individus est donc nécessaire à grande échelle pour retrouver les individus disparus. Ce suivi nous permettra d'estimer les survies, les pourcentages de dispersion natale réussie et surtout de continuer le suivi d'individus tout au long de leur vie.

Un tel suivi est en cours de préparation au laboratoire. Le principal problème à sa mise en œuvre reste la pose et la durée de vie des émetteurs. En effet, la pose d'émetteurs fiables nécessite leur implantation intra-péritonéale sur le terrain. De plus la durée de vie des émetteurs ne peut excéder 2 à 3 ans au grand maximum ce qui sera trop court. En effet, les subordonnés étant susceptibles de se disperser dès l'âge de deux ans mais pouvant rester jusqu'à cinq ans dans leur groupe familial, le suivi de ces individus nécessitera une nouvelle opération pour le remplacement de l'émetteur. Enfin, le coût en temps, en argent et en moyens humains d'une telle entreprise est important et le sera d'autant plus que les animaux se disperseront et nécessiteront un suivi étalé dans l'espace.

5.3.4) Paternités hors couple : qui sont les responsables ?

L'existence de paternités hors couple est une des composantes du succès reproducteur et donc de la valeur sélective des individus. Les hypothèses de l'allocation aux sexes reposent en particulier sur la maximisation de ces variables. Une sur ou sous estimation du succès reproducteur des mâles due à l'existence de paternité hors couple, ou une sur estimation du succès reproducteur des femelles dans le cas où plusieurs femelles se seraient reproduites dans le groupe, peuvent mener à de fausses prédictions et de fausses interprétations de l'allocation aux sexes.

De récents travaux sur le système de reproduction de la Marmotte alpine (Goossens 1998, Goossens *et al.* 1998) ont mis en évidence l'existence de près de 30% de paternité hors couple parmi les marmottons. Malheureusement nous ne disposons que de six séquences microsatellites utilisables pour les analyses réalisées à ce jour. Ce nombre, conjugué à un très faible polymorphisme ne nous ont permis de réaliser que des exclusions de paternité.

Une nouvelle phase de séquençage à la recherche d'une quinzaine de marqueurs microsatellites supplémentaires qui vient de débiter au laboratoire, devrait à moyen terme nous permettre de réaliser des recherches de paternité afin de connaître les auteurs de ces EPC. A l'heure actuelle nous ne savons pas s'il existe une unique stratégie de reproduction ou deux, coexistant dans la population. Soit il existe une stratégie unique des mâles résidents qui monopolisent une femelle et recherchent simultanément des copulations avec d'autres partenaires ; Soit coexistent deux types de stratégies : celle des subordonnés et/ou des satellites profitant de toutes opportunités de copulation et maximisant ainsi leur valeur sélective directe avant même d'obtenir la position de résident et celle des mâles résidents strictement monogames. Dans ce dernier cas de figure, ceci aurait tendance à diminuer la variabilité du succès reproducteur des mâles ce qui tendrait à augmenter la différence de variabilité du succès reproducteur suspectée entre mâles et femelles.

5.3.5) Obtenir la preuve d'une coopération active chez la Marmotte alpine et comprendre ses mécanismes intimes

Tout se passe comme si les subordonnés mâles se comportaient comme des aides pour la réussite de la reproduction de leurs parents. Cette coopération qui augmente la survie juvénile au cours de l'hiver semble se réaliser par une participation plus importante ou plus efficace des subordonnés mâles que des subordonnées femelles, à la thermorégulation sociale.

Comment se passe réellement cette coopération ? par quels mécanismes la survie juvénile augmente-t-elle en présence de subordonnés mâles ? cette coopération est-elle active ou passive ? Autant de questions actuellement non résolues auxquelles nous devons essayer de répondre.

5.3.6) Déterminer s'il y a lieu les conséquences du contrôle paternel de la sex-ratio

Si l'influence paternel sur la sex-ratio se confirme, les conséquences pour notre compréhension de l'allocation aux sexes chez la Marmotte alpine seront importantes. En particulier nous devrons envisager les conflits d'intérêts entre le père et la mère concernant l'allocation aux sexes optimale devant être mise en œuvre.

5.3.7) Tester et confirmer le(s) mécanisme(s) physiologique(s) du(es) biais de la sex-ratio

Nos résultats sont compatibles avec un ajustement de la sex-ratio via une résorption d'embryons majoritairement de sexe femelle. Un dénombrement des stigmates utérins chez les femelles dont on connaît la taille de portée et la sex-ratio produite serait un point important pour confirmer cette hypothèse. Cela permettrait de corrélérer le nombre de d'embryons résorbés et le biais de la sex-ratio. Elle nécessiterait malheureusement le sacrifice des femelles concernées. Cette manipulation ne peut donc se réaliser sur le terrain : d'une part car nous travaillons dans un parc naturel dont une des vocations est la préservation des espèces, mais surtout pour ne pas perdre les 10 ans de recul acquis sur ce site et ne pas perturber la dynamique de la population suivie. De plus l'existence possible d'une corrélation avec la concentration hormonale a été évoquée. Cette hypothèse devra être testée par une nouvelle analyse sur un échantillon ayant une taille suffisante et surtout avec la maîtrise, ou la prise en compte, de la date auquel est prélevé l'échantillon sanguin. Une expérimentation en laboratoire est donc nécessaire.

Enfin, si l'influence de l'âge du père se confirme, il nous faudra absolument déterminer quel(s) mécanisme(s) physiologique(s) permet d'obtenir un tel résultat.

BIBLIOGRAPHIE

A

- Agresti, A.** An Introduction to Categorical Data Analysis. - New York., Wiley, **1996**
- Alexander, R. D., J. L. Hoogland, Howard, R.D., Noonan, K.M. et Sherman, P.W.** Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. **1979** in *Evolutionary Biology and Anthropological Perspectives*. **N. A. Chagnon and W. Irons.** Eds., Duxbury Press, Massachusetts, pp. 402-435.
- Alados, C. L. et J. M. Escos** Variation in the sex ratio of a low dimorphic polygynous species with high levels of maternal reproductive effort: Cuvier's gazelle." **1994**, *Ethology Ecology and Evolution*, Vol. 6, pp. 301-311.
- Allainé, D., Brondex, F., Graziani, L., Coulon, J. et Till-Bottraud, I.** Male-biased sex ratio in litters of alpine marmots : male repayment. *Behavioral Ecology*, **soumis - voir annexes**
- Allainé, D., Graziani, L. et Coulon, J.** Postweaning mass gain in juvenile alpine marmots (*Marmota marmota*). *Oecologia*, **1998**, Vol. 113, pp. 370-376.
- Allainé, D., Rodrigue, I., Le Berre, M. et Ramousse, R.** Habitat preferences of alpine marmots *Marmota marmota*. *Canadian Journal of Zoology*, **1994**, Vol. 72, pp. 2193-2198.
- Altmann, J.** Baboon mothers and infants. - Cambridge., Harvard University Press, **1980**
- Altmann, J., Hausfater, G. et Altmann, S. A.** Determinants of reproductive success in savannah baboons. *In: Reproductive success* **1988**, (Clutton-Brock T.H., Ed.), pp. 403-418. University of Chicago press.
- Anderson, S. S. et Fedak, M. A.** Grey seal *Halichoerus grypus* energetics : female invests more in male offspring. *Journal of Zoology*, **1987**, Vol. 211, pp. 667-679.
- Armitage, K. B.** Sociality as a life-history tactics of ground-squirrels. *Oecologia*, **1981**, Vol. 48, pp. 36-49.
- Armitage, K. B.** Social dynamics of mammals : reproductive success, kinship and individual fitness. *Trends in Ecology and Evolution*, **1987a**, Vol. 2, pp. 279-284.
- Armitage, K. B.** Do female yellow-bellied marmots adjust the sex ratios of their offspring ? *The American Naturalist*, **1987b**, Vol. 129, pp. 501-519.
- Armitage, K. B.** Resources and social organization of ground-dwelling squirrels. *In: The ecology of social behavior*. **1988**, (Slobodchikoff, C. N., Ed.), pp. 131-155. Academic Press.
- Armitage, K. B.** Social and population dynamics of yellow-bellied marmots : results from long-term research. *Annual revue of Ecology and Systematics*, **1991**, Vol. 22, pp. 379-407.
- Armitage, K. B.** Social dynamics, kinship, and population dynamics of marmot. *In: Biodiversity in marmots*. (Le Berre, M., et al., Eds.), **1996**, pp. 113-128. International marmot Network, Aussois.
- Armitage, K. B., Johns, D. et Andersen, D. C.** Cannibalism among yellow-bellied marmots. *Journal of Mammalogy*, **1979**, Vol. 60, pp. 205-207.
- Arnold, W.** Ökosoziologie des Alpenmurmeltieres (*Marmota marmota marmota* Linné 1758)**1986**, Universität München, Munchen.

- Arnold, W.** Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Comparative Physiology B*, **1988**, Vol. 158, pp. 151-156.
- Arnold, W.** The evolution of marmot sociality : I Why disperse late ? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1990a**, Vol. 27, pp. 229-237.
- Arnold, W.** The evolution of marmot sociality : II costs and benefits of joint hibernation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1990b**, Vol. 27, pp. 239-246.
- Arnold, W.** Social evolution and obligatory group hibernation in marmots. In: First International Symposium on alpine Marmot (*Marmota marmota*) and on genus *Marmota*. **1991**, Vol. 1, pp. 41-54. Università degli Studi di Torino, Saint Vincent, Aosta, Italy.
- Arnold, W.** Social evolution in marmots and the adaptive value of joint hibernation. *Verh Dtsh Zool Ges* **1993a**, Vol. 86, pp. 79-93.
- Arnold, W.** Energetics of Social Hibernation. In: *Life in the Cold* **1993b**, (Carey, C., et al., Eds.), pp. 65-80.
- Arnold, W.** Social Behaviour and Telemetric assessment of thermoregulation in hibernating Marmots. In: *Behavioural brain Research in naturalistic and Semi-Naturalistic Setting*. **1995**, (E. Alleva et al., Ed.), pp. 395-411. Academic Publishers, Printed in the Netherlands.
- Arnold, W. et Dittami, J.** Reproductive suppression in male alpine marmots. *Animal Behaviour*, **1997**, Vol. 53, pp. 53-66.
- Arnold, W., Helmaier, G., Ortmann, S., Pohl, H., Ruf, T. et Steinlechner, S.** Ambient temperatures in hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Thermal Biology*. **1991**, Vol. 16, pp. 223 -226.
- Arnold, W., Klinkicht, M., Raßmann, K. et Tautz, D.** Molecular analysis of the mating system of alpine marmots (*Marmota marmota*). *Verh Tsch Zool Ges*. **1993**, Vol. 86, pp. 79.
- Arnould, J. P. Y., Boyd, I. L. et Socha, D. G.** Milk consumption and growth efficiency in Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*) pups. *Canadian Journal of Zoology*, **1996**, Vol. 74, pp. 254-266.
- Atlan, A.** La guerre froide des chromosomes sexuels. *La Recherche*, **1998**, Vol. 306, pp. 42-44.
- Austad, S. N. et Sunquist, M. E.** Sex ratio manipulation in the common opossum. *Nature*, **1986**, Vol. 324, pp. 58-60.

B

- Backer, R. J. et Nedler, J. A.** The GLIM system release 3. Generalizes Linear Interactive Modeling Manual, 1978, NAG, Oxford.
- Baker, J. D. et Fowler, C. W.** Pup weight and survival of northern fur seal *Callorbinus ursinus*. *Journal of Zoology, London*, **1992**, Vol. 227, pp. 231-238.
- Balfour, D.** Infanticide in the Columbian ground squirrel. *Animal Behaviour*, **1983**, Vol. 31, pp. 949-950.
- Barash, D. P.** The social biology of the Olympic marmot. *Animal Behavior. Monographs*. **1973**, Vol. 6, pp. 171-245.
- Barash, D. P.** The evolution of marmot societies : a general theory. *Science*, **1974**, Vol. 185, pp. 415-420.
- Barash, D. P.** Marmots: Social Behaviour and Ecology. - Stanford., Stanford University Press, **1989**, pp. 361,
- Bednarz, J. C. et Hayden, T. J.** Skewed brood sex ratio and sex-biased hatching sequence in Harris's hawks. *The American Naturalist*, **1991**, Vol. 137, pp. 116-132.
- Bel, M. C.** Le marquage jugal chez la Marmotte alpine (*Marmota marmota*, Linné 1758) : Aspects éco-éthologique et étude du système de communication chimique. **1998**, *PhD Thesis*, Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude, Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon (France).
- Bel, M.-C., Porteret, C. et Coulon, J.** Scent deposition by cheek rubbing in the alpine marmot (*Marmota marmota*) in the French Alps. **1995**, Vol. 73, pp. 2065-6071.
- Berger, P. J., Negus, N. C. et Rowsemitt, C. N.** Effect of 6-methoxybenzoxazolinone on sex ratio and breeding performance in *Microtus montanus*. *Biology of Reproduction*. **1987**, Vol. 36, pp. 255-260.
- Berman, C. M.** Maternal condition and offspring sex ratios in a group of free ranging rhesus monkeys: eleven-year study. *The American Naturalist*, **1988**, Vol. 31, pp. 307-328.
- Bernstein, M. E.** Evidence of genetic variation on the primary sex ratio in man. *Journal of Heredity*, **1954**, Vol. 45, pp. 59-64.
- Blumstein, D. et Armitage, K.B.** Life history consequences of social complexity: a comparative study of ground-dwelling sciurids. *Behavioural Ecology*, **1998**, Vol. 9, pp. 8-19.
- Blumstein, D. T. et Armitage, K. B.** Cooperative breeding in marmots. *Oikos*, **1999**, Vol. 84, pp. 369-382.
- Blumstein, D. T. et Arnold, W.** Ecology and social behavior of golden marmots (*marmota caudata aurea*). *Journal of Mammalogy*, **1998**, Vol. 79, pp. 873-886.
- Bodmer, W. F. et Edwards, W. F.** Natural selection and the sex ratio. *Annals of Human Genetics*, **1960**, Vol. 34, pp. 239-244.
- Bortolotti, G. R.** Influence of sibling competition on nestling sex ratios of sexual dimorphic birds. *The American Naturalist*, **1986**, Vol. 127, pp. 495-507.

- Boucher, D. H.** On wasting parental investment. *The American Naturalist*, **1976**, Vol. 111, pp. 786-788.
- Boyce, M. S.** Evolution of life histories of mammals. **1987**, pp. 365. Yale University Press.
- Brody, A. K. et Melcher, J.** Infanticide in yellow-bellied marmots. *Animal Behaviour*, **1985**, Vol. 33, pp. 673-674.
- Brody, S.** Time relations of growth of individuals and populations. *In: Bioenergetics and growth 1945*, (BRODY, S., Ed.), pp. 1023. Reinhold, New York.
- Brown, J. L. et Vleck, C. M.** Prolactin and helping in birds: has natural selection strengthened helping behavior ? *Behavioral Ecology*, **1998**, Vol. 9, pp. 541-545.
- Bull, J. J.** Sex ratio evolution when fitness varies. *Heredity*, **1981**, Vol. 46, pp. 9-26.
- Bull, J. J. et Charnov, E. L.** How fundamental are Fisherian sex ratios ? *Oxford Survey on Evolution and Biology*, **1988**, Vol. 5, pp. 96-135.

C

- Calder, W. A.** Size, function and life history. - Cambridge., Harvard University Press, **1984**,
- Case, T. J.** Optimal body size and an animal's diet. *Acta Biotheoretica*, **1979**, Vol. 28, pp. 54-69.
- Cassinello, J. et Gomendio, M.** Adaptive variation in litter size and sex ratio at birth in a sexually dimorphic ungulate. *Proceeding Royal Society of London, B*, **1996**, Vol. 263, pp. 1461-1466.
- Chaline, J.** Les rongeurs du pléistocène moyen et supérieur de France (systématique - biostratigraphie - paléoclimatologie). *Cahiers de paléontologie- Paris.*, **1972**
- Chaline, J. et Main, P.** Les rongeurs et l'évolution. - Paris., Doin, **1979**
- Charlesworth, D. et Charlesworth, B.** Allocation of resources to male and female function in hermaphrodites. *Biological Journal of Linnneen Society*, **1981**, Vol. 15, pp. 57-74.
- Charnov, E. L.** Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceeding of the National Academy of Science of the U.S.A.*, **1979**, Vol. 76, pp. 2480-2484.
- Charnov, E. L.** *The theory of sex allocation*. - Princeton, New Jersey., Princeton University Press, Monographs in Population Biology, **1982**, Vol. 18, pp. 355,
- Charnov, E. L.** Natural selection and the evolutionary ecology of sex allocation. *In: Evolution : Essays in honour of John MAYNARD-SMITH*, **1985**, (Greenwood P.J., H. M., Stukin M., Ed.), pp. 269-285. Cambridge University Press, New York.
- Charnov, E. L.** Life history invariants: Some explorations of symmetry in evolutionary ecology. *Oxford Series in Ecology and Evolution*, **1993**, New York, Oxford University Press, pp. 167
- Chessel, D. et Doledec ADE:** a statistical software for multivariate analyses **1996**, Lyon.
- Clark, A. B.** Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, **1978**, Vol. 201, pp. 163-164.
- Clutton-Brock, T. H.** Birth sex ratio and the reproductive success of sons and daughters. *In: Evolution : Essays in honour of John MAYNARD-SMITH* **1985**, (GREENWOOD P.J., H. M. S. M., Ed.), pp. 221-235. Cambridge University Press, New York.
- Clutton-Brock, T. H.** *The evolution of parental care*. Monographs in behavior Ecology, **1991**, Princeton University press, pp. 331
- Clutton-Brock, T. H.** Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology and Evolution*, **1998**, Vol. 13, pp. 288-292.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, G. D. et Guinness, F. E.** Competition between female relatives in a matriloca1 mammal. *Nature*, **1982a**, Vol. 300, pp. 178-180.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, G. D. et Guinness, F. E.** Parental investment and sex differences in mortality in birds and mammals. *Nature*, **1985**, Vol. 313, pp. 131-133.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, G. D. et Guinness, F. E.** Great expectations : dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Animal Behaviour*, **1986**, Vol. 34, pp. 460-471.
- Clutton-Brock, T. H. et Albon, S. D.** Parental investment in male and female offspring in mammals. *In: Current problems in Sociobiology* **1982**, (Group, K. s. C. S., Ed.), pp. 223-247. Cambridge University Press, New York.

- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. et Guinness, F. E.** Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature*, **1981**, Vol. 289, pp. 487-489.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. et Guinness, F. E.** Maternal dominance, breeding success and birth sex ratio in red deer. *Nature*, **1984**, Vol. 308, pp. 358-360.
- Clutton-Brock, T. H., Gaynor, D., Kansky, R., MacColl, A. D. C., McIlrath, G., Chawick, P., Brotherton, P. N. M., O'Riain, J. M., Manser, M. et Skinner, J. D.** Costs of cooperative behaviour in suricates (*Suricata suricata*). *Proceeding of the Royal Society of London B*, **1998**, Vol. 265, pp. 185-190.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. et Albon, S. D.** *Red Deer : Behavior and Ecology of Two Sexes*. Chicago, University of Chicago Press, **1982b**
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. et Albon, S. D.** The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology*, **1983**, Vol. 52, pp. 367-383.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. et Albon, S. D.** Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, **1989**, Vol. 337, pp. 260-262.
- Clutton-Brock, T. H. et Iason, G. R.** Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology*, **1986**, Vol. 61, pp. 333-374.
- Cochet, N.** Température et rythme d'activité chez la Marmotte alpine (*Marmota marmota*) durant l'hibernation. Msc thesis, **1991**, Laboratoire d'éco-éthologie, Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon.
- Cochet, N., Le Guelte, L. et Le Berre, M.** Rhythm and behaviour in a group of three hibernating alpine marmots. In: *First International Symposium on Alpine Marmot (Marmota marmota) and on Genus Marmota* (Bassano, B., et al., Eds.), **1991**, Vol. 1, pp. 55-61. Università degli Studi di Torino, Saint Vincent, Aosta, Italy.
- Cockburn, A.** Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1998**, pp. 141-177.
- Corbet, G. B. et Hill, J. E.** *A World List of Mammalian Species*. - Oxford., Oxford University Press, **1991**.
- Coulon, J., Graziani, L., Allainé, D., Bel, M. C. et Poudroux, S.** Infanticide in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Ethology Ecology & Evolution*, **1995**, Vol. 7, pp. 191-194.
- Couturier, M. A. J.** Acclimatation et acclimatement de la Marmotte des Alpes, *Marmota marmota marmota* (Linné, 1758) dans les Pyrénées françaises. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, **1955**, Vol. 3, pp. 105-107.
- Couturier, M. A. J.** Contribution à l'étude du sommeil hivernal chez la Marmotte des Alpes, *Marmota marmota* L. 1758. *Mammalia*, **1963**, Vol. 27, pp. 155-482.
- Crawford, C. B.** The future of sociobiology: Counting babies or studying proximate mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, **1993**, Vol. 8, pp. 183-186.
- Crick, H. Q. P.** Load-lightening in cooperatively breeding birds and the cost of reproduction. *Ibis*, **1992**, Vol. 134, pp. 56-61.

D-E

- Darwin, C.** *The origin of species*. - London, John Murray, **1859**.
- Dennis, J. E., Gay, D. M. et Welsch, R. E.** An adaptive nonlinear least-squares algorithm. **1981**, *ACM Transactions on Mathematical Software*, Vol. 7.
- Dittus, W. P. J.** The evolution of behaviors regulating density and age-specific sex ratios in a primate population. *Behaviour*, **1979**, Vol. 69, pp. 265-601.
- Dobson, F. S.** Body mass, structural size, and life history patterns of the columbian ground squirrel. *The American Naturalist*, **1992**, Vol. 140, pp. 109-125.
- Dobson, F. S., Badry, M. J. et Geddes, C.** Seasonal activity and body mass of Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology*, **1992**, Vol. 70, pp. 1364-1368.
- Emlen, S. T.** An evolutionary theory of the family. *Proceeding of the National Academy of Science (USA)*, **1995**, Vol. 92, pp. 8092-8099.
- Emlen, S. T.** Predicting family dynamics in social vertebrates. *In: Behavioural ecology: an evolutionary approach* **1997**, (Krebs, J. R. et Davies, N. B., Eds.), pp. 228-253. Blackwell Sci, Oxford.
- Emlen, S. T.** When mothers prefer daughters over sons. *Trends in Ecology and Evolution*, **1997**, Vol. 12, pp. 291-292.
- Emlen, S. T., Emlen, J. M. et Levin, S. A.** Sex ratio selection in species with helpers at the nest. *The American Naturalist*, **1986**, Vol. 127, pp. 1-8.
- Emlen, S. T., Wrege, P. H. et Demong, N. J.** Making decisions in the family: an evolutionary perspective. *American Scientist*, **1995**, Vol. 83, pp. 148-157.

F

- Ferron, J. et Ouellet, J.-P.** Développement physique postnatal chez le grand polatouche (*Glaucomys sabrinus*). *Canadian Journal of Zoology*, **1985**, Vol. 63, pp. 2548-2552.
- Ferron, J. et Ouellet, J.-P.** Physical and behavioral postnatal development of woodchucks (*Marmota monax*). *Canadian Journal of Zoology*, **1991**, Vol. 69, pp. 1040-1047.
- Festa-Bianchet, M.** Offspring sex ratio studies of mammals: does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results ? *Ecoscience*, **1996**, Vol. 3, pp. 42-44.
- Fisher, R. A.** The Genetical Theory of Natural Selection. - Oxford UK., Oxford University Press, **1930**.
- Florant, G. L.** Lipid metabolism in hibernators: The importance of essential fatty acids. *American Zoologist* **1998**, Vol. 38, pp. 331-340.
- Forter, D.** Zur ökologie und verbreitungsgeschichte des alpenmurmeltieres im Berner oberland. **1975**, Universität Bern.
- Francis, B., M. Green, et al.** *The GLIM system, release 4 manual*. **1993**, Oxford, Clarendon.
- Frank, S. A.** Individual and population sex allocation patterns. *Theoretical Population Biology*. **1987**, Vol. 31, pp. 47-74.
- Frank, S. A.** Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **1990**, Vol. 21, pp. 13-55.
- Frank, S. A.** *Foundations of social evolution*. Monographs in Behavior and Ecology, Princeton University Press, **1998**, pp. 247

G

- Gadgil, M. et Bossert, W. H.** Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, **1970**, Vol. 104, pp. 1-24.
- Gaillard, J.-M., Delorme, D. et Jullien, J.-M.** Effects of cohort, sex and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia*, **1993**, Vol. 94, pp. 57-61.
- Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J. D., Trouvilliez, J. et Clobert, J.** An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, **1989**, Vol. 56, pp. 59-76.
- Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Loison, A., Hervé, H. et Heizmann, A.** Variation in growth form and precocity at birth in eutherian mammals. *Proceeding of the Royal Society of London B.*, **1997**, Vol. 264, pp. 859-868.
- Gensac, P. et Rothe, B.** Carte de la végétation de la Réserve de la Grande Sassièrre. *Travaux Scientifique du Parc National de la Vanoise*, **1974**, Vol. 5, pp. 77-103.
- Georgiadis, N.** Growth patterns, sexual dimorphism and reproduction in African ruminants. *African Journal of Ecology*, **1985**, Vol. 23, pp. 75-87.
- Gibault, C.** Plasticité du comportement et régime alimentaire de la Marmotte Alpine (*Marmota marmota*) sous différentes pressions anthropiques. *MSc Thesis*, **1994** Laboratoire de Socioécologie et Conservation, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Giboulet, O.** Socialité et phylogénie moléculaire chez les marmotini. *In: Adaptation et survie en environnement extrême*. **1995**, *MSc Thesis*, pp. 27. Université Claude-Bernard - Lyon I, Lyon.
- Giboulet, O., Chevret, P., Ramousse, R. et Catzefflis, F.** DNA-DNA hybridization evidence for the recent origin of marmots and ground-squirrels (Rodentia: Sciuridae). *Journal of Mammalian Evolution*, **1997**, Vol. 4, pp. 271-284.
- Gittelman, J. L. et Thompson, S. D.** Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist*, **1988**, Vol. 28, pp. 863-875.
- Gomendio, M., Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Guinness, F. E. et Simpson, M. J.** Mammalian sex ratios and variation in costs of rearing sons and daughters. *Nature*, **1990**, Vol. 343, pp. 261-263.
- Goossens, B.** Système de reproduction et Variabilité génétique intra - et interpopulationnelles chez la Marmotte Alpine (*Marmota marmota* L., Sciuridé). *In: Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude* **1998**, *PhD Thesis*, Université Joseph Fourier - Grenoble 1, Grenoble.
- Goossens, B., Coulon, J., Allainé, D., Graziani, L., Bel, M.-c. et Taberlet, P.** Immigration of a pregnant female in an alpine marmot family group: behavioural and genetic data. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **1996**, Vol. 319, pp. 241-246.
- Goossens, B., Graziani, L., Waits, L., Farand, E., Magnolon, S., Coulon, J., Bel, M.-C., Taberlet, P. et Allainé, D.** Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1998**, Vol. 43, pp. 281-288.
- Gosling, L. M.** Selective abortion of entire litters in Coypu : adaptive control of offspring production in relation to quality en sex. *The American Naturalist*, **1986a**, Vol. 127, pp. 772-795.

- Gosling, L. M.** Biased sex ratio in stressed animals. *The American Naturalist*, **1986b**, Vol. 127, pp. 893-896.
- Gosling, L. M., Backer, S. J. et Wright, K. M. H.** Differential investment by female coypus *Myocastor coypus* during lactation. In: *Symposium of Zoological Society of London*. **1984**, Vol. 51, pp. 273-300.
- Gowaty, P. A. et Lennartz, M. R.** Sex ratios of nestling and fledgling red-cockaded woodpeckers (*Picoides borealis*) favor males. *The American Naturalist*, **1985**, Vol. 126, pp. 347-353.
- Grafen, A.** On the uses of data on lifetime reproductive success. In: *Reproductive Success* **1988**, (Clutton-Brock, T. H., Ed.), pp. 454-471. The university of Chicago Press, Chicago.
- Graziani, L.** Analyse des tactiques comportementales durant la première année chez la Marmotte Alpine : Budget temps et occupation de l'espace. *MSc Thesis*, **1994**, In: Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude. Université Claude Bernard - Lyon1, Lyon.
- Graziani, L.** Déterminisme des Sex-ratios primaire et secondaire chez les vertébrés supérieurs : Rôle du milieu physique et social des individus. *MSc Thesis*, **1994**, In: Laboratoire de Socioécologie et Écoéthologie, Université Claude Bernard (Lyon I), Villeurbanne.
- Graziani, L., Allainé, D. et Coulon, J.** Behavioural ontogeny and growth of the alpine marmots: Intra and Interspecific variability among some sciurid rodents. **soumis - voir annexes**.
- Green, W. C. H.** Reproductive effort and associated costs in bison (*Bison bison*): Do older mothers try harder ? *Behavioral Ecology*, **1990**, Vol. 1, pp. 148-160.

H-I

- Hahn, E. W. et Hays, R. L.** Modification of the secondary sex ratio in the albino rat by progesterone and estrogen therapy. *Journal of Reproduction and Fertility*, **1963**, Vol. 6, pp. 409-411.
- Haig, D.** Genetic conflicts in human pregnancy. *The Quarterly Review of Biology*, **1993**, Vol. 68, pp. 495-532.
- Hamilton, W. D.** The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, **1964**, Vol. 7, pp. 1-52.
- Hamilton, W. D.** Extraordinary sex ratios. *Science*, **1967**, Vol. 156, pp. 477-488.
- Hamilton, W. J. II** : The life history of the rufescent woodchuck *Marmota monax rufescens*. *Annals of the Carnegie Museum*, **1934**, Vol. 23, pp. 87-178.
- Hardy, I. C. W.** Possible factors influencing vertebrate sex ratios: An introductory overview. *Applied Animal Behaviour Science*, **1997a**, Vol. 51, pp. 217-241.
- Hardy, I. C. W.** Opossum sex ratios revisited: significant or nonsignificant? *The American Naturalist*, **1997b**, Vol. 150, pp. 420-424.
- Hausfater, G.** Infanticide in langurs: strategies, counterstrategies, and parameter values. In: Infanticide: comparative and evolutionary perspectives. **1984**, (Hausfater, G. Hrdy, S.B., Ed.), pp. 257-281. *Aldine Publishing Co, New York*.
- Hausfater, G., Aref S. et Cairns S.J.** Infanticide as an alternative male reproductive strategy in langurs: a mathematical model. *Journal of Theoretical Biology*, **1982**, Vol. 94, pp. 391-412.
- Herrero, J., Garcia-Gonzalez, R. et Garcia-Serrano, A.** Altitudinal distribution of Alpine marmot (*Marmota marmota*) in the Pyrenees, Spain/France. *Artic and Alpine Research*, **1994**, Vol. 26, pp. 328-331.
- Hewison, A. J. et J.-M. Gaillard.** Successful sons or advantaged daughters ? The Trivers-Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology and Evolution*, **1999**, Vol. 14, pp. 229-234.
- Hewison, A. J., Andersen, R., Gaillard, J.-M., Linnell, J. D. C. et Delorme, D.** Contradictory findings in studies of sex ratio variation in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1999**, Vol. 45, pp. 339-348.
- Hewison, A. J. M. et Gaillard, J. M.** Birth-sex ratios and local resource competition in roe deer, *Capreolus capreolus*. *Behavioral Ecology*, **1996**, Vol. 7, pp. 461-464.
- Hiraiwa-Hasegawa, M. H.** Skewed birth sex-ratios in primates: should high-ranking mothers have daughters or sons ? *Trends in Ecology and Evolution*, **1993**, Vol. 8, pp. 395-400.
- Hirshfeld, J. R. et Bradley, W. G.** Growth and development of two species of chipmunks : *Eutamias panamintinus* and *E. palmeri*. *Journal of Mammalogy*, **1977**, Vol. 58, pp. 44-52.
- Hogg, J. T., Hass, C. S. et Jenni, D. A.** Sex biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1992**, Vol. 4, pp. 243-251.
- Holmes, W. G.** The ecological basis of monogamy in Alaskan hoary marmots. In: *The biology of ground-dwelling squirrel*. **1984**, (Murie, J.O.; Michener, G.R., Ed.), pp. 250-274. University of Nebraska, Lincoln.

- Hoogland, J. L.** Sex ratio and local resource competition. *The American Naturalist*, **1981**, Vol. 117, pp. 796-797.
- Hoogland, J. L.** Infanticide in prairie dogs : lactating females kill offspring of close kin. *Science*, **1985**, Vol. 230, pp. 1037-1040.
- Hoogland, J. L.** The Black-Tailed prairie-dog: social life of a burrowing mammal. - Chicago, Illinois, USA., University of Chicago Press, **1995**, 1. pp. 519.
- Howard, H. W.** The genetics of *Armadillium vulgare* II: Studies on the inheritance of monogeny and amphogeny. *Journal of Genetics*, **1942**, Vol. 44, pp. 143-159.
- Huck, U. W., Lisk, R. D. et McKay, M. V.** Social dominance and reproductive success in pregnant and lactating golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, **1988**, Vol. 44, pp. 313-319.
- Huck, U. W., Lisk, R. D., Miller, K. S. et Bethel, A.** Progesterone levels and socially-induced implantation failure and fetal resorption in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Physiology and Behaviour*, **1988**, Vol. 44, pp. 321-326.
- Huck, U. W., J. Seger, et Lisk, R.D.** Litter sex ratios in the golden hamster vary with time of mating and litter size and are not binomially distributed. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **1990**, Vol. 26, pp. 99-109.
- Hurst, L. D.** The incidences, mechanisms and evolution of cytoplasmic sex ratio distorters in animals. *Biological Reviews, Cambridge*, **1993a**, Vol. 68, pp. 121-193.
- Hurst, L. D., Atlan, A. et Bengtsson, B. O.** Genetic conflicts. *Quarterly Review of Biology*, **1996**, Vol. 71, pp. 317-364.

J

- James, W. H.** Sex ratio, dominance status and maternal hormone levels at the time of conception. *Journal of Theoretical Biology*. **1985**, Vol. 114, pp. 505-510.
- James, W. H.** Hormonal control of sex ratio. *Journal of Theoretical Biology*. **1986**, Vol. 118, pp. 427-441.
- James, W. H.** Hormone levels of parents and sex ratios of offspring. *Journal of Theoretical Biology*. **1987**, Vol. 129, pp. 139-140.
- James, W. H.** Parental hormone levels and the possibility that some mammalian sex ratio are adaptive. *Journal of Theoretical Biology*. **1989a**, Vol. 140, pp. 39-40.
- James, W. H.** Parental hormone levels and mammalian sex ratios at birth. *Journal of Theoretical Biology*, **1989b**, Vol. 139, pp. 59-67.
- James, W. H.** The hypothesized hormonal control of mammalian sex ratio at birth-a second update. *Journal of Theoretical Biology*. **1992**, Vol. 155, pp. 121-128.
- James, W. H.** Continuing confusion. *Nature, London*, **1993**, Vol. 365, pp. 8.
- James, W. H.** Evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels at the time of conception. *Journal of Theoretical Biology*. **1996**, Vol. 180, pp. 271-286.
- James, W. H.** Sex ratio, coital rate, hormones and time of fertilization within the cycle. *Annals of Human Biology*, **1997a**, Vol. 24, pp. 403-409.
- James, W. H.** A potential mechanism for sex ratio variation in mammals. *Journal of Theoretical Biology*. **1997b**, Vol. 189, pp. 253-255.
- James, W. H.** Hypotheses on mammalian sex ratio variation at birth. *Journal of Theoretical Biology*. **1998**, Vol. 192, pp. 113-116.
- Janin, A.** Le statut juridique de la marmotte en France. In: *3ème journée d'étude sur la Marmotte alpine* (Ramousse, R. & Le Berre, M., Ed.), **1995**, pp. 57-58, Lyon.
- Jennions, M. D. et Macdonald, D. W.** Cooperative Breeding in Mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **1994**, Vol. 9, pp. 89-93.
- Johannsen, W.** Elemente der exakten Erblichkeitslehre. - Jena., Gustav Fisher, **1909**

K

- Kleiman, D. G.** Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, **1977**, Vol. 52, pp. 39-69.
- Knapton, R. W.** Parental investment: The problem of currency. *Canadian Journal of Zoology*, **1984**, Vol. 62, pp. 2673-2674.
- Koenig, W. D., Pitelka, F. A., Carmen, W. J., Mumme, R. L. et Stanback, M. T.** The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quarterly Review of Biology*, **1992**, Vol. 67, pp. 111-150.
- Koenig, W. D. et Walters, J. R.** Sex-ratio selection in species with helpers at the nest: The repayment model revisited. *The American Naturalist*, **1999**, Vol. 153, pp. 124-130.
- Koepl, J. W. et Hoffmann, R. S.** Comparative postnatal growth of four ground squirrel species. *Journal of Mammalogy*, **1981**, Vol. 62, pp. 41-57.
- Kojala, I. et Eloranta E.** Influences of maternal body weight, age and parity on sex ratio in semidomesticated reindeer (*Rangifer t. tarandus*). **1989**, *Evolution*, Vol. **43**, pp. 1331-1336.
- Kolman, W. A.** The mechanism of natural selection for the sex ratio. *The American Naturalist*, **1960**, Vol. 94, pp. 373-377.
- Komdeur, J.** Experimental Evidence for Helping and Hindering by Previous Offspring in the Cooperative-Breeding Seychelles Warbler *Acrocephalus sechellensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1994**, Vol. 34, pp. 175-186.
- Komdeur, J.** Facultative sex ratio bias in the offspring of Seychelles warblers. *Proceeding Royal Society of London, B*, **1996**, Vol. 263, pp. 661-666.
- Komdeur, J.** Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature*, **1997**, Vol. 385, pp. 522-525.
- Kovacs, K. M. et Lavigne, D. M.** Maternal investment and neonatal growth in phocid seals. *Journal of Animal Ecology*, **1986**, Vol. 55, pp. 1035-1051.
- Krackow, S.** Sex ratio manipulation in wild house mice: the effect of fetal resorption in relation to the mode of reproduction, *Biology of Reproduction*, **1992**, Vol. 47, pp. 541-548.
- Krackow, S.** Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biological Reviews*, **1995**, Vol. 70, pp. 225-241.
- Krackow, S. et Burgoyne P. S.** Timing of mating, developmental asynchrony and the sex ratio in mice. *Physiology and Behavior*, **1998**, Vol. 63, pp. 81-84.
- Kratochvil, J.** *Marmota marmota latirostris* Ssp Nova. *Zoologicke Listy*, **1961**, pp. 289-304.
- Kucera, T. E.** Adaptive variation in sex ratios of offspring in nutritionally stressed mule deer. *Journal of Mammalogy*, **1991**, Vol. 72, pp. 745-749.

L

- Larsson, K.** Inheritance of body size in the Barnacle Goose under different environmental conditions. *Journal of Evolutionary Biology*, **1993**, Vol. 6, pp. 195-208.
- Lavigne, D. M., Stewart, R. E. et Fletcher, F.** Changes in composition and energy content of harp seal milk during lactation. *Physiological Zoology*, **1982**, Vol. 55, pp. 1-9.
- Lee, P. C. et Moss, C. J.** Early maternal investment in male and female African elephant calves. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1986**, Vol. 18, pp. 353-361.
- Leigh, E. G. J.** Sex ratio and differential mortality between the sexes. *The American Naturalist*, **1970**, Vol. 104, pp. 205-210.
- Leimar, O.** Life-history analysis of the Trivers and Willard sex-ratio problem. *Behavioural Ecology*, **1996**, Vol. 7, pp. 316-325.
- L'encyclopédie Larousse du monde Animal.** La marmotte, Éditions Larousse, **1993**.
- Lessells, C. M. et Avery, M. I.** Sex ratio selection in species with helpers at the nest: some extensions of the repayment model. *The American Naturalist*, **1987**, Vol. 129, pp. 610-620.
- Levenson, H.** Sciurid growth rates: some corrections and additions. *Journal of Mammalogy*, **1979**, Vol. 60, pp. 232-235.
- Lewis, D.** Male sterility in natural population of hermaphrodite plants. *New Phytologist*, **1941**, Vol. 40, pp. 50-63.
- Ligon, J. D. et Ligon, S. H.** Female-biased sex ratio at hatching in the green woodhoopoe. *The Auk*, **1990**, Vol. 107, pp. 765-771.
- Lindström, J.** Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, **1999**, Vol. 14, pp. 343-348.
- Lloyd, P. H. et Rasa, O. A. E.** Status, reproductive success and fitness in Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1989**, Vol. 25, pp. 411-420.

M-N-O

- Magnani, Y., Cruveille, M.-H., Chayron, L. et Collard, P.** Entre Léman et Méditerranée : tétras, bartavelle, lièvre variable et marmotte. *Bulletin Mensuelle de l'Office Nationale de la Chasse*, **1990**, pp. 7-15.
- Magnolon, S.** La dispersion natale chez la Marmotte Alpine (*Marmota marmota*). Modalités et effets de quelques facteurs proximaux. *PhD Thesis*, **1999**, Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude. Université Tour, Tour.
- Mann, C. S., Macchi, E. et Janeau, G.** Alpine marmot (*Marmota marmota* L.). *Journal of Mountain Ecology*, **1993**, Vol. 1, pp. 17-30.
- Maynard-Smith, J.** Optimization theory in evolution. *Annual revue of Ecology and Systematics*, **1978**, Vol. 9, pp. 31-56.
- Maynard-Smith, J.** Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour*, **1977**, Vol. 25, pp. 1-9.
- Maynard-Smith, J.** A new theory of sexual investment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1980**, Vol. 7, pp. 247-251.
- Maynard-Smith, J. et Ridpath, M. G.** Wife sharing in the Tasmanian native hen *Tribonyx mortierii* : a case of kin selection. *The American Naturalist*, **1972**, Vol. 106, pp. 447-452.
- McArthur, R. A.** Ecological consequences of natural selection. In: *Theoretical and Mathematical Biology* **1965**, (Waterman, T. H. & Morowitz, H. J., Eds.), pp. 388-397. Blaisdell, New York.
- McCullagh, P. et Nelder, J. A.** Generalized linear models. - (2nd Ed.), New York., Chapman & Hall., **1989**.
- McFarland Symington, M.** Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys : when daughters disperse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1987**, Vol. 20, pp. 421-425.
- McGinley, M. A.** The adaptive value of male-biased sex ratios among stressed animals. *The American Naturalist*, **1984**, Vol. 124, pp. 597-599.
- McGraw, J. B. et Caswell, H.** Estimation of individual fitness from life-history data. *The American Naturalist*, **1996**, Vol. 147, pp 47-64.
- McLean, I. G.** Paternal Behaviour and killing of young in Arctic ground squirrels. *Animal Behaviour*, **1983**, Vol. 31, pp. 32-44.
- McShea, W. J. et Madison, D. M.** Sex ratio shifts within litters of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1986**, Vol. 18, pp. 431-436.
- Mech, D. L.** Disproportionate sex ratios in wolf pups. *Journal of Wildlife Management*, **1975**, Vol. 39, pp. 737-740.
- Michener, G. R.** Infanticide in ground squirrels. *Animal Behaviour*, **1982**, Vol. 30, pp. 936-937.
- Michener, G. R.** Kin identification, matriarchies, and the evolution of sociality in ground dwelling sciurids. In: *Advances in the study of behavior* **1983**, (Eisenberg, J.F. & Kleiman, G., Ed.), Vol. 7, pp. 528-572. Spec. Publ. AM. Soc. Mammal.

- Millar, J. S.** Tactics of energy partitioning in breeding *Peromyscus*. *Canadian Journal of Zoology*, **1975**, Vol. 53, pp. 967-976.
- Murray, B. G. J.** Population dynamics, genetics change and the measurement of fitness. *Oikos*, **1990**, Vol. 59, pp. 189-199.
- Myers, J. H.** Sex ratio adjustment under food stress : maximization of quality or numbers of offspring ? *The American Naturalist*, **1978**, Vol. 112, pp. 381-388.

P-Q

- Packer, C. et Pusey, A. E.** Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *The American Naturalist*, **1983**, Vol. 121, pp. 716-728.
- Partridge, L.** Measuring reproductive costs. *Trends in Ecology and Evolution*, **1992**, Vol. 7, pp. 99-100.
- Partridge, L. et Harvey, P. H.** Costs of reproduction. *Nature*, **1985**, Vol. 316, pp. 20.
- Payne, P. R. et Wheeler, E. F.** Growth of the foetus. *Nature*, **1967**, Vol. 215, pp. 849-850.
- Peaker, M. et Taylor, E.** Sex ratio and litter size in the guinea pig. *Journal of Reproduction and Fertility*, **1996**, Vol. 108, pp. 63-67.
- Péladeau, N.** Simstat for Windows. **1997**.
- Perrin, C.** Organisation socio-spatiale et distribution des activités chez la Marmotte Alpine (*Marmota marmota* Linné 1758). *PhD Thesis*, **1993**, Université Paris VII, Paris.
- Perrin, C., Allainé, D. et Le Berre, M.** Male intrusion and infanticide in alpine marmots. *Mammalia*, **1992**, Vol. 58, pp. 150-153
- Perrin, C., Allainé, D. et Le Berre, M.** Socio-spatial organization activity distribution of the Alpine Marmot (*Marmota marmota*): preliminary results. *Ethology*, **1993**, Vol. 93, pp. 21-30.
- Pickering, S. P.** Aspects of behavioural Ecology of feral goats (*Capra domestic*). *PhD Thesis*. **1983**, University of Durhan.
- Pierotti, R.** Infanticide versus adoption : an intergenerational conflict. *The American Naturalist*, **1991**, Vol. 138, pp. 1140-1158.
- Pigozzi, G.** The den system of the Alpine marmot (*Marmota marmota marmota*) in the National Park of Stelvio, Northern Italy. *Z Säugetierkunde*. **1984**, Vol. 49, pp. 13-21.
- Pratt, N. C. et Lisk, R. D.** Role of progesterone in mediating stress-related litter deficits in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, **1991**, Vol. 92, pp. 139-146.
- Pruett-jones, S. G. et Lewis, M. G.** Sex ratio and habitat limitations promote delayed dispersal in superb fairy-wrens. *Nature*, **1990**, Vol. 348, pp. 541-542.
- Psenner, H.** Neues vom Murmeltier *Marmota m. marmota* Linnée 1758. *Säugetierkundl. Mitteilungen*. **1957**, Vol. 5, pp. 4-10.

R

- Rabenold, K. N.** Campylorhynchus wrens: the ecology of delayed dispersal and cooperation in the Venezuelan savanna. *In: Cooperative breeding in birds: long term studies of ecology and behaviour* **1990**, (Stacey, P. B. & Koenig, W. D., Eds.), pp. 159-196. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ramousse, R. et Le Berre, M.** Management of Alpine Marmot populations. *Oecologia Montana*, **1993**, pp. 23-29.
- Reyer, H. U.** Investment and relatedness: a cost / benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher *Ceryle rudis*. *Animal Behaviour*, **1984**, Vol. 32, pp. 1163-1178.
- Reyer, H. U.** Breeder-helper-interactions in the Pied Kingfisher reflect the costs and benefits of cooperative breeding. *Behaviour*, **1986**, Vol. 96, pp. 277-303.
- Reznick, D.** Costs of reproduction: An evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, **1985**, Vol. 44, pp. 257-267.
- Richards, F. J.** A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botanic*, **1959**, Vol. 10, pp. 290-300.
- Richner, H.** The growth dynamics of sexually dimorphic birds and Fisher's sex ratio theory : does sex-specific growth contribute to balanced sex ratios. *Functional Ecology*, **1991**, Vol. 5, pp. 19-29.
- Robbins, C. T. et Robbins, B. L.** Fetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. *The American Naturalist*, **1979**, Vol. 114, pp. 101-116.
- Robertson, A., Hiraiwa-Hasegawa, M., Albon, S. D. et Clutton-Brock, T. H.** Early growth and sucking behaviour of Soay sheep in a fluctuating population. *Journal of Zoology (London)*, **1992**, Vol. 227, pp. 661-671.
- Rosenheim, J. A., Nonacs, P. et Mangel, M.** Sex ratios and multifaceted parental investment. *The American Naturalist*, **1996**, Vol. 148, pp. 501-535.
- Russel, E. et Rowley, I.** Paternships in promiscuous splendid fairy-wrens. *In: Paternships in birds. The Study of monogamy* **1996**, (Black, J. M., Ed.), pp. 162-173. Oxford University Press, Oxford.
- Rutberg, A. T.** Lactation and fetal sex-ratios in American bison. *The American Naturalist*, **1986**, Vol. 127, pp. 89-94.

S

- Sadleir, R. M. F. S.** The ecology of reproduction in wild and domestic mammals. Methuen (London), **1969**.
- Sargent, R. C. et Gross, M. R.** Parental investment decision rules and the concorde fallacy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1985**, Vol. 17, pp. 43-45.
- Shaw, R. F.** The theoretical genetics of the sex ratio. *Genetics*, **1958**, Vol. 43, pp. 149-163.
- Shaw, R. F. et Mohler, J. D.** The selective significance of the sex ratio. *The American Naturalist*, **1953**, Vol. 87, pp. 337-342.
- Sherman, P. W.** Infanticide in ground squirrels. *Animals Behaviour*, **1982**, Vol. 30, pp. 938.
- Sherrod, P. H.** NLREG. **1992-1995**, Nashville.
- Sibly, R. M.** What evolution maximizes. *Functional Ecology*, **1989**, Vol. 3, pp. 129-135.
- Sibly, R. M. et Calow, P.** Physiological ecology of animals: an evolutionary approach. **1986**, Oxford., Blackwel Scientific Publication
- Silk, J. B.** Local resource competition and facultative adjustment of sex ratio in relation to competitive abilities. *The American Naturalist*, **1983**, Vol. 121, pp. 56-66.
- Silk, J. B.** Local resource competition and the evolution of male biased sex ratios. *Journal of Theoretical Biology*, **1984**, Vol. 108, pp. 203-213.
- Silk, J. B., Clark-Wheatley, C. B., Rodman, P. S. et Samuel, A.** Differential reproductive success and facultative adjustment of sex ratios among captive female bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Animal Behaviour*, **1981**, Vol. 29, pp. 1101-1120.
- Simpson, M. J. A., Simpson, A., Hooley, J. et Zunz, M.** Interbirth intervals in rhesus monkeys vary with sex of infant and early rejecting behaviour of mothers. *Nature*, **1981**, Vol. 290, pp. 49-51.
- Simpson, M. J. A. et Simpson, A. E.** Birth sex ratio and social rank in rhesus monkey mothers. *Nature*, **1982**, Vol. 300, pp. 440-441.
- Smith, C. C. et Fretwell, S. D.** The optimum balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, **1974**, Vol. 108, pp. 499-506.
- Solomon, N. G. et French, J. A.** The study of Mammalian cooperative breeding. In: *Cooperative breeding in mammals* **1997**, (Solomon, N. G. & French, J. A., Eds.), Vol. 1, pp. 1-10. Cambridge University Press.
- StatSoft France** STATISTICA pour Windows [Manuel de Programmation], **1996**, StatSoft France
- Stearns, S. C.** Life-History tactics : a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, **1976**, Vol. 51, pp. 3-47.
- Stearns, S. C.** *The evolution of life histories*. **1992**, Oxford., Oxford University Press, pp. 224.
- Stewart, R.E.A. et Lavigne, D. M.** Energy transfer and female condition in nursing harp seals *Phoca groenlandica*. *Holarctic Ecology*, **1984**, Vol. 7, pp. 182-194.
- Stewart, R. E. A.** Energetics of age-specific reproductive effort in female harp seals, *Phoca groenlandica*. *Journal of Zoology*, London, **1986**, Vol. 208, pp. 503-517.

T

- Taylor, P. D.** Intra-sex and inter-sex sibling interactions as sex ratio determinants. *Nature*, **1981**, Vol. 291, pp. 64-66.
- Taylor, P. D.** Inclusive fitness models with two sexes. *Journal of Theoretical Population Biology*, **1988**, Vol. 34, pp. 145-168.
- Taylor, P. D. et Sauer, A.** The selective advantage of sex ratio homeostasis. *The American Naturalist*, **1980**, Vol. 116, pp. 305-310.
- Thessing, A. et Ekman, J.** Selection of the genetical and environmental components of tarsal growth in juvenile willow tits (*Parus montanus*). *Journal of Evolutionary Biology*, **1994**, Vol. 7, pp. 713-726.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. et Olivier, J. M.** ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **1997**, Vol. 7, pp. 75-83.
- Thomas, W. K. et Martin, S. L.** A recent Origin of marmots. *Molecular physiology and evolution*, **1993**, Vol. 2, pp. 330-336.
- Toro, M. A.** Altruism and the sex ratio. *Journal of Theoretical Biology*, **1982**, Vol. 95, pp. 305-311.
- Trivers, R. L.** Parental investment and sexual selection. In: Sexual selection and the descent of man **1972**, (Campbell, B., Ed.), pp. 136-179. Aldine and Atherton, Chicago.
- Trivers, R. L.** Parent-Offspring conflict. *Journal of American Zoology*, **1974**, Vol. 14, pp. 249-264.
- Trivers, R. L.** *Social evolution*. **1985**, Santa Cruz., Benjamin & Cummings Publishing Company, Inc, pp. 340
- Trivers, R. L. et Willard, D. E.** Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, **1973**, Vol. 179, pp. 90-91.
- Trotureau, A.** Premières observations botaniques après l'arrêt du pacage des transhumants dans le vallon de la Sassièrè. *Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise*, **1976**, Vol. VII, pp. 101-105.

U-V-W-X-Y-Z

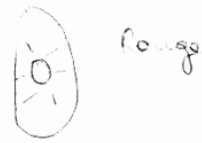
- Van Vuren, D. et Armitage, K. B.** Duration of snow cover and its influence of life-history variation in yellow-bellied marmots. *Canadian Journal of Zoology*, **1990**, Vol. 69, pp. 1755-1758.
- Van Vuren, D. et Armitage, K. B.** Survival of dispersing and philopatric yellow-bellied marmots: what is the cost of dispersal? *Oikos*, **1994**, Vol. 69, pp. 179-181.
- Verhencamp, S. L.** A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour*, **1983**, Vol. 31, pp. 667-682.
- Verme, L. J.** Reproductive patterns of white-tailed deer related to nutritional plane. *Journal of Wildlife Management*, **1969**, Vol. 33, pp. 881-887.
- Verme, L. J. et Ozoga J. J.** Sex ratio of white-tailed deer and the oestrus cycle. *Journal of Wildlife Management*, **1981**, Vol. 45, pp. 710-715.
- Verner, J.** Selection for the sex ratio. *The American Naturalist*, **1965**, Vol. 99, pp. 419-422.
- Viljoen, S. et Du Toit, H. C.** Postnatal development and growth of southern African tree squirrels in the genera *Funisciurus* and *Paraxerus*. *Journal of Mammalogy*, **1985**, Vol. 66, pp. 119-127.
- Wickler, W. et Seibt, U.** Monogamy: an ambiguous concept. In: *Mate choice* **1985**, (Bateson, P., Ed.), pp. 33-49.
- Wiebe, K. L. et Bortolotti, G. R.** Facultative sex ratio manipulation in American kestrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1992**, Vol. 30, pp. 379-386.
- Wieser, R.** Les Marmottes. - Lausanne., Payot, **1983**, 9. pp. 63, Atlas visuel Payot, Série : Comment vivent-ils ?
- Williams, G.** The question of adaptative sex ratio in outcrossed vertebrates. In: *Proceeding of the Royal Society of London*, **1979**, Vol. 205, pp. 567-580.
- Williams, G. C.** *Adaptation and Natural selection: a Critique of some Current Evolutionary Thought*, Princeton, New Jersey., Princeton University Press, **1966a**, pp. 307
- Williams, G. C.** Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, **1966b**, Vol. 100, pp. 687-690.
- Wittenberger, J. F. et Tilson, R. L.** The evolution of monogamy : hypotheses and evidence. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **1980**, Vol. 11, pp. 197-232.
- Wright, D. D., Ryser, J. T. et Kiltie, R. A.** First-cohort advantage hypothesis: A new twist on facultative sex ratio adjustment. *American Naturalist*, **1995**, Vol. 145, pp. 133-145.
- Zelenka, G.** Observation sur l'écologie de la marmotte des Alpes. *Terre et Vie*, **1965**, Vol. 112, pp. 238-256.
- Zimina, R. P. et Gerasimov, I. P.** The periglacial expansion of marmots (*Marmota*) in middle Europe during late Pleistocene. *Journal of Mammalogy*, **1973**, Vol. 54, pp. 327-340.
- Zullinger, E. M., Ricklefs, R. E. et Reford, K. H.** Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. *Journal of Mammalogy*, **1984**, Vol. 65, pp. 607-636.

ANNEXES I : EXEMPLE DE FICHE DE RELEVÉS BIOMÉTRIQUES

Marmottes de la SASSIÈRE

N° Capture : 30

(Capture - Biométrie - Marquage)

Piège :	Boîte 2P	☒	Collet		Arnold		Mains		GROUPES : <u>G</u> -----	Heure : <u>15h30</u>			
Classe d'Age :	M		Y		2 ans		>=3 ans		Autre	☒ 6A			
Sexe :			Mâle				Femelle	☒					
Date :									Marques	Plastique : N°	Oreille :	Couleur :	
D.A.G.(mm) :										Métal : N°	Oreille :		
Longueur T+C (cm) :										Transpondeur n° :	37 - 5041		
Masse corporelle (g) :										Dessin de la Teinture :			
L. Patte post. (mm)										Prélèvements : Poils et crottes sont à prendre systématiquement			
L. Patte ant. (mm)									Prise de sang :	Oui	Non	Vermifugé Oui	Non
L. Tibia (mm) :									Date de prélèvement des Phéromones :				
L. Cubitus (mm) :									Etat :	Gestante	Allaitante	☒ ?	Scrotal
Larg. tête zygomatique(mm) :									Observations : <u>Télines apparentes</u>				
Larg. du bassin (mm) :													
Long. mandibules (mm) :													
Long. incisives sup. (mm) :													
Long/ incisives inf. (mm) :													

**ANNEXES II :
DIMORPHISME SEXUEL DES
ORGANES GÉNITAUX EXTERNES
À LA NAISSANCE**



