

**SOCIAL INTERACTIONS AS A PROXIMAL FACTOR
IN THE NATAL DISPERSAL
OF THE ALPINE MARMOT (*MARMOTA MARMOTA*)**
**СОЦИАЛЬНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КАК
НЕПОСРЕДСТВЕННЫЙ ФАКТОР НАТАЛЬНОГО РАССЕЛЕНИЯ
У АЛЬПИЙСКОГО СУРКА (*MARMOTA MARMOTA*)**
**ETUDE DES FACTEURS PROXIMAUX RESPONSABLES DE LA DISPERSION
NATALE CHEZ LA MARMOTTE ALPINE (*MARMOTA MARMOTA*)**

S. Magnolon, J. Coulon & D. Allainé
С. Магнолон, Ж. Кулон, Д. Аллан

Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude (UMR CNRS 5553)
UCB- LYON 1 69622 VILLEURBANNE FRANCE
Лаборатория биологии горных популяций, Лион, Франция

Abstract

The Alpine Marmot lives in familial groups: a pair of reproductive dominant adults and subordinates. To reach dominant status and reproduce, a subordinate has to evict the dominant of its group or to disperse. Several hypotheses have already been proposed to explain natal dispersal. Among them, the social behaviour can be involved as a factor. Anderson 1989 proposed 2 hypotheses: Dominants govern the dispersal of the subordinates, to maximise their own fitness (Resident fitness hypothesis); subordinates behave in their own interests (Emigrant fitness hypothesis). In the French Alps, over 13000 social interactions between marmots belonging to the same familial group were recorded, in many groups, during ad libitum observations. Interactions between dominants and their subordinates were analysed here. Dispersal patterns seem not only to depend on the behaviour of the dominants but also on what subordinates intend to do. In this case, it seems that both hypotheses could be applied for Alpine Marmots.

Key-words: Dispersal, Social, Behaviour, Marmota.

Резюме

Альпийский сурок живет в семейных группах: пара репродуктивных доминирующих взрослых и подчиненные. Чтобы достичь статуса доминанта и размножаться, подчиненные должны выселить доминантов из группы или расселяться. Ряд гипотез, объясняющих натальное расселение, уже был предложен. В т.ч. социальное поведение может быть вовлечено как фактор. Anderson (1989) предложил 2 гипотезы: доминанты управляют расселением подчиненных, чтобы максимизировать собственное соответствие (гипотеза соответствия резидентов); подчиненные ведут себя в их собственных интересах (гипотеза соответствия эмигрантов). Во Французских Альпах было зарегистрировано более чем 13000 социальных взаимодействий между сурками, принадлежащими к той же самой семейной группе, для многих групп, в течение наблюдений ad libitum. Взаимодействия между доминантами и подчиненными были проанализированы. Модели расселения, кажется, не только зависят от поведения доминантов, но также и от намерений подчиненных. В данном случае, видимо, обе гипотезы можно было бы приложить к альпийскому сурку.

Ключевые слова: Расселение, социальность, поведение, сурки.

Résumé

La marmotte alpine vit en groupe familial, formé d'un couple d'animaux dominants et reproducteurs et de subordonnés. Pour atteindre un statut de dominant et se reproduire, un subordonné doit, soit évincer le dominant de son groupe, soit se disperser. Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer la dispersion natale. Parmi elles, le comportement social a été étudié comme facteur de causalité, et Anderson 1989 a proposé 2 hypothèses: Les dominants contrôlent la dispersion de leurs subordonnés, de façon à maximiser leur propre fitness (Resident fitness hypothesis); les subordonnés agissent dans leur propre intérêt (Emigrant fitness hypothesis). Dans les Alpes françaises, plus de 13000 interactions sociales ont été enregistrées entre marmottes appartenant au même groupe, dans plusieurs groupes au cours d'observations ad libitum. Les interactions entre dominants et subordonnés ont été retenus pour les analyses. Il ressort que les patterns de dispersion trouvés semblent dépendre non seulement du comportement des dominants mais aussi de celui des subordonnés. Dans ce cas, il semblerait que les 2 hypothèses soient applicables chez la marmotte alpine.

Mots-clés : Dispersion, Social, Comportement, Marmota.

Introduction

The alpine marmot lives in familial groups, including a pair of dominant reproductive adults and their subordinates from successive litters. Usually dominants are the only individuals that can reproduce in their group. To reproduce, and hence to get resident status, a subordinate has to evict the dominant of its group or leave its territory to find and become resident in another place. Because alpine marmots become sexually mature at two-years-old, an important dispersal rate is expected for this age-class. Nevertheless, many marmots delay their dispersal up to three or four-years-old.

Several hypotheses have already been proposed to explain natal dispersal. Among them, four main factors were tested as proximal causes of this event: social behavior (Anderson 1989), testosterone level (Arnold & Dittami 1997), space use, and body weight (Arnold 1990). Preliminary results of the analysis of one factor, social behavior, are summed up here.

Methods

Field study was performed in the reserve of la Grande Sassi re, Vanoise National Park, French Alps, at a mean altitude of 2350m. Observations were made on marmots individually identified by systematic visual marking (ear tags and fur dye). Family groups observed consisted of the adult pair and at least two subordinates liable to disperse.

All interactions within the familial group were recorded according to twelve different behaviors that are grouped into four general classes: aggression, play, avoidance, and amicable relationships. Since 1995, dispersers belonging to eight family groups were studied and more than 13000 interactions were recorded during *ad libitum* observations.

Results and discussion

Because the first objective was to determine behavioral patterns characterizing dispersers, a correspondance analysis was made, pooling behaviors performed by each animal during all observation periods (Fig. 1, 2). The first axis partitions dominants, characterized by aggressive behaviors, from subordinates, mainly non-aggressive.

The second axis explains 22.6% of the variance and corresponds to a gradient of social integration. All non-dispersers are distinguished by play and amicable behaviors. Some dispersers behave like non-dispersers. In contrast, a second group of dispersers is characterized by a high proportion of avoidance behaviors. Hence, it seems that two behavioral patterns can be defined for dispersers.

Further to this result, we investigated whether the behavioral profiles of the two kinds of dispersers might be a consequences of the behavior of the dominants toward them. Chi-square tests were performed (Table 1). The expected level of conflict or amicable behavior was determined by pooling all amicable or conflict behaviors received by all the subordinates of a group and dividing the total by the number of subordinates.

Roughly, several classes can be distinguished, according to the high or low rate of aggressivity of the dominants. Among dispersers, some of them are significantly in conflict with their dominants, whereas others are not. Here again, two types of dispersers were found.

Consequently, when the results of correspondance analysis and of Chi-square tests are combined, four different dispersal patterns appear:

- (1) Subordinates that do not clash with dominants and seem to cut off with familiars.
- (2) Dispersers that are in conflict with residents and show a strong avoidance behavior. They probably only try to escape from this excessive aggressivity. Otherwise, this aggressivity may prevent them from behaving cohesively with the rest of the family. Therefore, this low social integration seems more forced than self-determined.
- (3) Dominants that fight with subordinates more than expected, whereas the latter show the same pattern as non-dispersers. This shows that the subordinate is likely to stay and that residents try to chase it.
- (4) Dispersers that are well integrated in their familial group and nevertheless, leave the natal area.

Thus, many dispersal patterns exist, which not only depend on the behavior of the dominants, but also on what subordinates intend to do. These patterns result from a compromise between the strategy of the dispersers and the one of the residents. In this case, it seems that the Resident Fitness Hypothesis and the Emigrant Fitness Hypothesis (Anderson 1989) could be applied for this species.

Table 1.

Dominants' social behaviours toward subordinates

Subordinate	Social status	Conflict	Amicable
6	D	+	-
7	D	+	-
R	D	+	-
NE	D	=	=
DI	D	=	=
NB	D	=	=
P	D	=	=
Z	D	-	=
2C	ND	=	=
E	ND	=	=
F	ND	=	=
7C	ND	=	=
O	ND	=	=
Q	ND	=	=
2I	ND	=	=
FI	ND	=	=
B	ND	=	=
X	ND	=	=
A	ND	=	=

+ : More than expected
- : Less than expected
= : Not different from expected
D : Disperser
ND : Non disperser

Otherwise, even if all the aggressed subordinates leave their natal site, aggressivity by residents is not necessary to induce dispersal. Indeed, some marmots disperse even though they are well accepted and apparently integrated in their group. The quality of social interactions alone is not sufficient to explain natal dispersal.

Conclusion

A better understanding of natal dispersal will be possible once behavioral strategies of dispersers and dominants are better defined. Moreover, other information will have to be considered, such as the kinship between the dominant pair and its subordinates, the date of the dispersers' departure during the active season, the presence of a new litter in the group, and intrasexual competition.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Anderson P.K. 1989. Dispersal in rodents: a resident fitness hypothesis. *Am. Soc. Mammal. spec. publ.* 9: 1-140.
Arnold W. 1990. The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 239-246.
Arnold W. & J. Dittami. 1997. Reproductive suppression in alpine marmots. *Anim. Behav.* 53:53-66.

FIGURES / РИСУНКИ

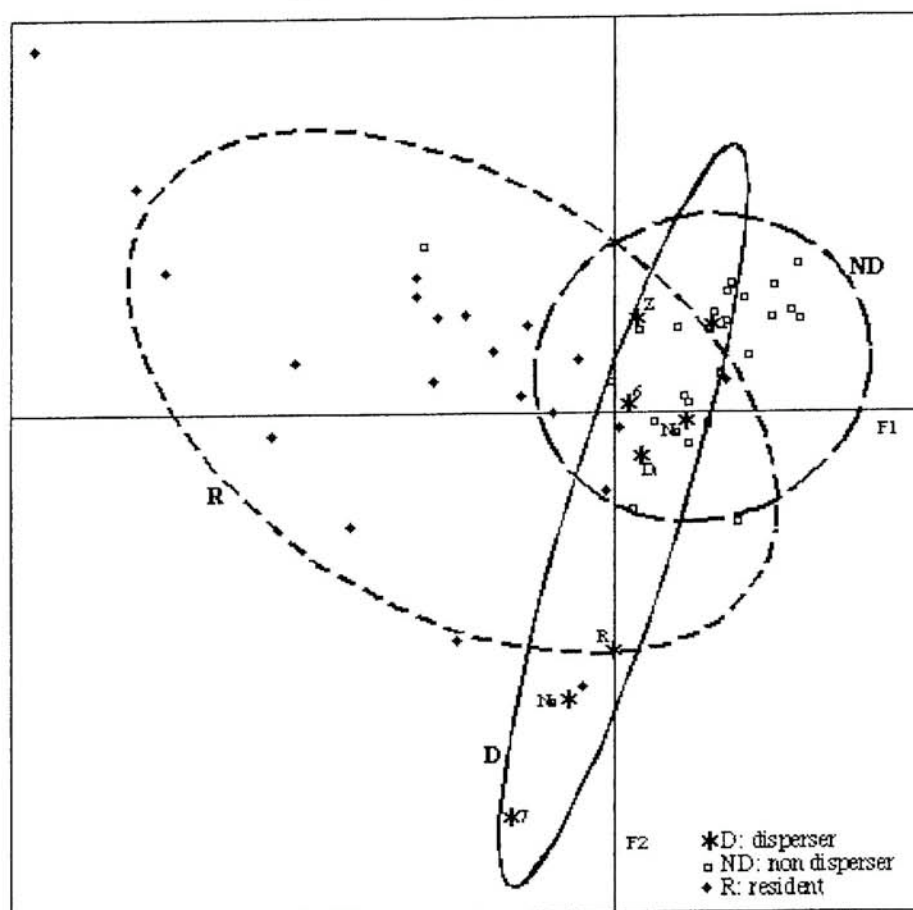


Fig. 1. Correspondance analysis: Behavioural patterns.

Рис. 1. Анализ соответствия: Поведенческие особенности.

D: расселяющееся животное, ND: нерасселяющееся животное, R: резидент

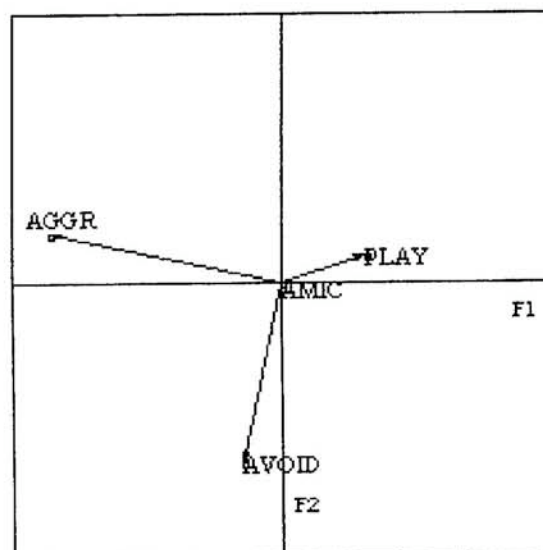


Fig. 2. Variables map in F1 F2 plane

Рис. 2. График переменных в F1 F2 проекции

AGGR: агрессивность
AMIC: дружелюбное поведение
AVOID: избегание
PLAY: игра

Translated into Russian by A.A. Nikol'skii
Перевод на русский язык А.А. Никольского

Введение

Альпийский сурок живет семейными группами, включая доминантную размножающуюся пару и подчиненных из их последовательных выводков.

Обычно доминантами являются только те, кто может размножаться в этой группе. Чтобы размножаться и следовательно, получить статус резидента, подчиненный изгоняет доминанта из его группы или покидает свою территорию, чтобы найти другое место, в котором он может утвердиться как резидент. Когда сурки достигают половой зрелости в возрасте двух лет, важной для этого возрастного класса становится скорость расселения. Тем не менее, многие сурки откладывают свое расселение до возраста 3 или 4 лет.

Предложено уже несколько гипотез для объясненияnatalного* расселения. Среди них были проверены четыре главных фактора: социальное поведение (Anderson, 1989), уровень тестостерона (Arnold, Dittami, 1997), использование пространства и вес тела (Arnold, 1990). В данной работе подведены предварительные итоги влияния одного из этих факторов, социального поведения.

Методика

Полевая работа проводилась в резервате la Grande Sassiere на территории национального парка Vanoise во Французских Альпах на высоте 2350 м. Наблюдения проводились над индивидуально мечеными сурками (использовали ушные метки и краситель для меха). Наблюдаемые семейные группы состояли из взрослой пары и по крайней мере двух подчиненных, предназначенных к расселению.

Все взаимодействия внутри семейной группы регистрировались по 12 различным поведенческим реакциям, которые подразделялись на 4 основные класса: агрессия, игра, избегание и дружелюбные взаимоотношения.

С 1995 г. были изучены расселяющиеся животные, принадлежавшие к восьми группам, а общее число зарегистрированных взаимодействий составило более 13000.

Результаты и обсуждение

Первая стоящая перед нами задача, состояла в том, чтобы определить поведение, характеризующее расселяющихся животных, для чего был проведен соответствующий анализ групп поведенческих реакций каждого животного за весь период наблюдений (рис. 1, 2).

Первая ось дает возможность отделить доминантов, характеризующихся агрессивным поведением, от подчиненных, характеризующихся в основном неагрессивным поведением. Вторая ось объясняет 22.60% вариантов и соответствует градиенту социальной интеграции. Все кто не расселяются, отличаются игровым и дружелюбным поведением. Одна часть из тех животных, кто расселяются, вела себя подобно тем, кто не расселяется. Напротив, другая часть характеризовалась высокой долей отсутствия контактов.

Отсюда, кажется, следует, что расселяющимся животным могут быть свойственны два типа поведенческих реакций.

В развитие этих результатов мы исследовали, могут ли два типа поведенческих особенностей расселяющихся животных влиять на последующее доминантное поведение.

Был использован критерий хи-квадрат (табл. 1). Приблизительно могут быть выделены несколько классов, в соответствии с высоким или низким уровнем агрессивности доминантов. Среди тех, кто расселяется, у некоторых они достоверны в конфликтах с доминантами, в то время как у других - нет.

Здесь мы опять обнаруживаем два типа расселяющихся животных. В результате, когда был проведен соответствующий анализ и проверка на хи-квадрат, мы получили четыре класса поведенческих комплексов, свойственных расселяющимся животным:

- Подчиненные, которые не конфликтуют с доминантами и кажется, избегают конфликтов с близкими знакомыми.

* Примечание пер.: natalное расселение - расселение животных из участка территории, на котором они родились.

- Расселяющиеся животные, которые конфликтуют с резидентами и явно демонстрируют поведение избегания. Они вероятно только пытаются избежать излишней агрессивности. Однако эта низкая социальная интеграция выглядит скорее навязанной, чем добровольной.
- Доминанты, атакующие подчиненного, более ожидаемы, но позже они показывают то же поведение, что и нерасселяющиеся животные. Это подтверждает, что подчиненное животное намеревается остаться и что резидент пытается прогнать его.
- Расселяющиеся животные, хорошо интегрированные в семейные группы, все-таки покидаютnatalную территорию.

Итак, существует множество форм расселения, которые не только основаны на поведении доминантов, но также и на намерениях подчиненных. Эти особенности вытекают из сравнения между стратегиями расселяющихся животных и резидентов. В этом случае кажется, что гипотеза соответствия резидента и эмигранта (Anderson, 1989) могла бы быть приложима к этому виду.

Таблица 1.

Социальное поведение доминантов по отношению к подчиненным

Подчиненный	Социальный статус	Конфликт	Дружелюбие
6	D	+	-
7	D	+	-
R	D	+	-
NE	D	=	=
DI	D	=	=
NB	D	=	=
P	D	=	=
Z	D	-	=
2C	ND	=	=
E	ND	=	=
F	ND	=	=
7C	ND	=	=
O	ND	=	=
Q	ND	=	=
2I	ND	=	=
FI	ND	=	=
B	ND	=	=
X	ND	=	=
A	ND	=	=

+	: более, чем ожидалось
-	: менее, чем ожидалось
=	: как и ожидалось
D	: расселяющийся
ND	: не расселяющийся

Даже если все агрессивные подчиненные особи покинут свой natalный участок, агрессивность резидента не обязательно, чтобы вызвать расселение. Действительно, некоторые сурки расселяются, хотя они хорошо интегрированы в группе. Только качества социальных взаимодействий недостаточно для объяснения natalного расселения.

Заключение

Лучшее понимание natalного расселения возможно на основе понимания поведенческой стратегии расселяющихся животных и характеристики резидентов. Более того, необходима и другая информация, такая как: родственные отношения между парой доминантов и подчиненных им животных; данные о перемещении расселяющихся животных во время активного периода; присутствие нового выводка в группе; внутривидовая конкуренция.