

**SURVIVAL OF THE ALPINE MARMOT (*Marmota marmota* L.):
A CAPTURE-RECAPTURE STUDY
ВЫЖИВАЕМОСТЬ АЛЬПИЙСКОГО СУРКА (*Marmota marmota* L.):
ИЗУЧЕНИЕ МЕТОДОМ ПОВТОРНЫХ ОТЛОВОВ
SURVIE CHEZ LA MARMOTTE ALPINE (*Marmota marmota* L.):
ÉTUDE PAR CAPTURE-RECAPTURE**

E. Farand, D. Allainé, J. Coulon
Э. Фаранд, Д. Аллан, Ж. Кулон

Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude (UMR 5553)
Bat. 403, Université Claude Bernard Lyon I 43, Bd du 11 Novembre 1918
69 622 VILLEURBANNE Cedex - FRANCE
Лаборатория биологии горных популяций (UMR 5553),
Университет Клода Бернара, Лион I – Франция

Abstract

We used Capture-Recapture models to study survival rates variations of the monogamous Alpine marmot (*Marmota marmota* L.) in the valley of la Sassiére (french Alps, 2350 m elevation). Using a seven years dataset (1990 to 1996), we tested biological hypotheses in order to know which factors are involved in population survival rates variations. We used specific factors (sex and age) and environmental ones (annual variations). In agreement with evolutionary model predictions, we found no sex effect on survival rates variations. On the contrary, the lack of age effect was surprising as age-structured mortality is the rule among mammals. We suggest that either a too small sample size or the effect of social thermoregulation could explain this result. Annual survival rates variations are important and positively correlated with winter snowdepth (Likelihood Ratio Test, $p = 0.003$). Environment is very sharp in the valley of la Sassiére: we suggest that burrow thermal insulation during hibernation may be a major factor of annual survival.

Key-words: survival, sex, age, environmental variations, *Marmota marmota*.

Резюме

Мы использовали метод повторного отлова для изучения изменений выживаемости моногамного альпийского сурка (*Marmota marmota* L.) в долине la Sassiére (французские Альпы, 2350 м н.у.м.). Используя данные за 7 лет (1990-96), мы проверили биологические гипотезы о факторах, влияющих на изменения выживаемости популяции. Мы использовали признаки вида (пол, возраст) и окружающей среды (ежегодные изменения). В согласии с предсказаниями эволюционной модели, мы не нашли влияния пола на выживание. Напротив, отсутствие влияния возраста было сюрпризом, поскольку зависимость смертности от возраста - правило для млекопитающих. Мы предлагаем, что такой результат может объясняться или слишком малым размером выборки или влиянием социальной терморегуляции. Ежегодные изменения выживаемости существенны и положительно коррелируют с глубиной снежного покрова зимой (вероятностный тест LRT, $p = 0.003$). Окружающая среда в долине la Sassiére очень сурова: мы предлагаем, что тепловая изоляция нор в течение спячки может быть главным фактором ежегодного выживания.

Ключевые слова: выживание, пол, возраст, изменения окружающей среды, *Marmota marmota*.

Résumé

Nous avons utilisé des modèles de Capture-Recapture pour étudier les variations des taux de survies de la marmotte alpine (*Marmota marmota*, L.), une espèce monogame, dans le vallon de la Sassiére (Alpes françaises, 2350 m d'altitude). Grâce à un jeu de données couvrant 7 années (de 1990 à 1996), nous avons testé différentes hypothèses biologiques. Notre but était de déterminer quels facteurs interviennent dans les variations des taux de survie dans cette population. Nous avons utilisé des facteurs spécifiques (âge et sexe) et environnementaux (variations annuelles). Conformément aux prédictions des modèles évolutifs, nous ne trouvons pas de rôle du sexe dans les variations de survie. A l'inverse, l'absence d'effet de l'âge était inattendu, car la structuration de la mortalité par l'âge est la règle chez les mammifères. Nous supposons soit que notre échantillon est trop petit, soit que la thermorégulation sociale pourrait expliquer ce résultat. Les variations annuelles des taux de survie sont important et corrélés positivement avec l'enneigement hivernal (Likelihood Ratio Test, $p = 0.003$). L'environnement est très rude à la Sassiére : nous suggérons que l'isolation thermique des terriers pendant l'hibernation pourrait être un facteur majeur de la survie annuelle.

Mots clés : survie, sexe, âge, variations environnementales, *Marmota marmota*.

Introduction

To understand the functioning of a population, it is essential to analyse its dynamic. Population dynamics analysis is based on three main vital rates according to age classes: survival by sex, breeding success of females, and proportion of breeding females (Caswell 1989). Until now, a critical step of the analysis was to get reliable estimates of survival rates. During the 80s, theoretical development of capture-recapture models has provided a powerful and flexible tool to estimate them (Burnham et al. 1987, Clobert et al. 1987, Lebreton et al. 1992). Beyond estimations, they allow us to investigate the causes of survival variations. Thus, we can try to understand the role of ecological and evolutionary processes in population dynamics. Using recent developments of capture-recapture models, we investigated the role of sex, age, and year in variations of survival rates of the Alpine Marmot (*Marmota marmota* L.).

The Alpine marmot is presumably monogamous (Arnold 1990, Perrin et al. 1993, but see Gossens et al. 1997). Sexual selection should be far weaker than in polygynous species such as ungulates or seals (Clinton & Le Boeuf 1993). As a consequence, no sexual dimorphism exists between adults and no sex effect on survival rates is expected.

It has been argued that the first hibernation is a critical stage for the Alpine marmot (Arnold 1988, 1990). Furthermore, the survival rates of 2- and 3-year olds, which are mostly dispersers, should be lower than the rate of other adults. Consequently we expected that survival would be age-dependent. Marmots face sharp climatic conditions that are highly variable from year to year. Thus, we expected that survival rates were year dependent. Among climatic factors, we focused on the influence of the winter snow cover, a key factor in the mountain environment. Snow cover provides soil with a thermic insulation (Ozenda 1985), but it is a factor limiting food resources during spring also (Van Vuren & Armitage 1991).

Methods

Capture-recapture models have been first created during the 60's to answer about population size questions (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965), and later oriented to study survival rates variations (Burnham et al. 1987, Lebreton et al. 1992). This kind of model relies on the capture history of marked individuals. Knowing individual history allows to distinguish between capturability and survival rates (see Fig. 1 for an example). As capturability was considered here as a nuisance parameter, we focused on survival.

To model survival and recapture probabilities, we followed the 4 steps recommended by Lebreton et al. (1992) in the "analysis of variance philosophy". We started from a global model, complex and compatible with our biological knowledges. Step by step, we selected a more parsimonious model using Akaike's Information Criteria (AIC) to limit formal tests (Akaike 1973). We tested the most important biological questions by comparing this model with neighboring ones using Likelihood Ratio Test (LRT). Finally we obtained maximum likelihood estimates of models parameters with estimates of their confidence intervals. Analysis were performed with the software SURGE (Lebreton et al. 1992).

Results

Dataset selection

The population of la Sassi re (in Savoie, french Alps) is situated at about 2400 meters high. It has been studied since 1990. The captures occur each year from april to july. Animals are individually marked with ear-tags and electronic devices. A seven-year dataset (from 90 to 96) represents 864 captures corresponding to 341 individuals. In this dataset we only selected the groups captured each year, among them we considered only individuals first captured as young of the year. The sample was thus reduced to 132 marmots (71 males and 61 females).

Modeling

The global model defines survival and capturability as a function of the 3 studied factors (Sex, Age and Year) and their interactions. We modeled first the capturability parameters comparing 14 models and then focused on survival rates. During that phase, we compared 50 models, eliminating one term at a time (see Table 1 for a summary). The factor "Sex" was eliminated. We investigated variations between juveniles, yearlings, 2-year old, and more than 3-year old, using several combinations of "Age" classes. But none was significant. The factor "Year" was the only significant one.

HOLARCTIC MARMOTS AS A FACTOR OF BIODIVERSITY
E. Farand et al. SURVIVAL OF THE ALPINE MARMOT ...

Table 1.

Summary of the modeling of survival rates of Alpine marmots (*Marmota marmota* L.)
in la Sassi re from 1990 to 1996 as a function of Age, Sex and Year.

Survival	Capturability	np	DEV	AIC	Note
a * t * s	a*t*s	72	226.8812	370.88	Global model
a * t * s	ca2*s	46	239.7187	331.72	Capturability reduced
a * t	ca2*s	25	253.4112	303.41	
a * s	ca2*s	16	266.4132	298.41	
t * s	ca2*s	16	259.5082	291.51	
a	ca2*s	10	269.6644	289.66	
t	ca2*s	10	264.6665	284.67	Time effect is more important then age or sex effect
s	ca2*s	6	275.3266	287.33	
w * sp	ca2*s	8	267.0529	283.05	Snow effect
w	ca2*s	6	268.9413	280.94	Winter snow effect is more important than spring one
sp	ca2*s	6	272.5522	285.55	
w(l/m/i)	ca2*s	7	266.6404	280.64	
w(l+m/i)	ca2*s	6	268.4914	280.49	
w(l/m+i)	ca2*s	6	266.7276	278.73	Most parsimonious model
Constant	ca2*s	5	275.5080	285.51	

For each model we give the expression of survival and of capturability as function of factors studied, the number of estimable parameter (np), the deviance (DEV), the Akaike's Information Criteria (AIC, the lower, the more parsimonious the model is). Notation of factors: a: Age, t: Year, s: Sex, ca2: 2-Age classes (yearling and 3-year old versus older), w: snow depth during winter (from 1/12 to 31/3), sp: snow depth during spring (from 1/4 to 30/4), (l/m/i): 3 classes of snow cover (little, medium and important). The models including age classes in survival are not presented here because they were not more parsimonious than models without age classes.

The effect of snow conditions was investigated using measures of snow depth during 2 periods: "Hibernation" (from the 1/12 to the 31/03) and "Emergence" (from 1/04 to 30/04). In each period, we distinguished 3 classes of snow depth: little, medium or important. Only "Hibernation" was significantly correlated with survival variations, and it could be reduced to only 2 classes: little vs important or medium snow depth.

The parsimonious model considered capturability as a function of 2 age classes and sex, and survival as function of 2 classes of snow depth.

Testing biological hypotheses

To confirm these results we tested our hypotheses with LRT tests (Table 2), adding or subtracting factors to the parsimonious model. Under null hypothesis, the simplest model is expected to be sufficient to describe the data. Neither "Sex" ($p = 0.570$), nor "Age" ($p = 0.571$), nor "Age" classes ($p = 0.702$) were significant factors. The effect of spring snow cover was weak compared to winter one ("Emergence" snow effect $p = 0.668$). And winter snow effect was highly significant (no "Hibernation" snow effect $p = 0.003$).

Estimates

The last step was to estimate survival rates. Survival rate was equal to 0.86 (ranging from 0.75 to 0.92) when the snow cover was medium or important, and equal to 0.66 (ranging from 0.56 to 0.75) when it was thin (Fig. 2).

Table 2.

Results of Likelihood Ratio Tests (LRT) used to investigate the role of different factors.

Survival in model 1	Survival in model 2	Chi square value	df	p	Biological sence of the comparison
w(l/m+i)	t	2.0611	4	0.7245	Year to year variations are correlated with the importance of winter snow cover
w(l/m+i)	w(l/m+i)*a	6.679	8	0.5716	Age factor has no significant effect
w(l/m+i)	w(l/m+i)*ca2	0.7067	2	0.7023	2-age classes has no significant effect
w(l/m+i)	w(l/m+i)*s	1.1221	2	0.5706	Sex factor has no significant effect
constant	w(l/m+i)	8.7803	1	0.0030	Winter snow cover has a significant effect

The LRT compares 2 nested models when the simpler model is a particular case of a more complex one. Under null hypothesis, the simplest model is expected to be sufficient to describe the data. In all the comparisons presented, we used the more parsimonious model of capturability (capturability = $f(ca2*s)$, see Table 1 for factors notation). The model 1 (the simplest) is nested in the model 2 (the more complex).

Discussion

The survival rate of Alpine marmots did not vary with sex or age, but vary from year to year, as a function of snow cover during marmots hibernation. The lack of sex effect is consistent with theoretical predictions of evolutionary models, since sexual selection is supposed to be low in this monogamous species.

On the contrary, the lack of age (or age classes) effect is quite surprising. The putative sensitivity of juveniles to the first hibernation did not point out. Our results support the hypothesis of a social thermoregulation that would reduce juveniles' mortality (Arnold 1988). However, we expected an apparent survival rate decreasing in 2- and 3-year old. Indeed they are mostly dispersers, and thus considered as dead if they leave the study site. Using radio-track, Van Vuren and Armitage (1994) found a decrease in the real survival rate in *M. flaviventris*. As there is no evidence of a sample bias, we suggest either that dispersal does not affect survival, or that the sample size is too small.

Obviously, year effect is the main cause of variation of survival rates. Is the snow cover a right explanation? The mortality during hibernation is cited as a limiting factor for marmot populations (Barash 1989). During hibernation, burrow temperature should be a major parameter: marmots body temperature falls down about 4°C, which is the average soil temperature at 1 meter depth. The snow cover acts probably as a very important insulation which limits variations of soil temperature. This argument does not exclude effects of other environmental parameters such as precipitation levels during spring and summer, but we did not have yet reliable data about summer conditions.

The values of annual survival rate are consistent with the life history traits of the Alpine marmot and are in agreement with results for other species (for *M. vancouverensis* see Bryant 1996, for *M. flaviventris* Van Vuren and Armitage 1994). It will be now possible to model accurately the population dynamic of La Sassi re according to specific and environmental parameters.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Akaike H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. in *International Symposium on Information Theory. Second edition.* ed. B.N. Petran & F. Csaki, pp. 267-281. Budapest, Hungary, Akademiai Kiado.
- Arnold W. 1988. Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Comparative Physiology*, 158 B: 151-156.
- Arnold W. 1990. The evolution of marmot sociality: II Costs and benefits of joint hibernation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 239-246.
- Barash D.P. 1989. *Marmots: Social Behaviour and Ecology* Stanford, Stanford University Press.
- Bryant A.A. 1996. Reproduction and persistence of Vancouver Island marmots (*Marmota vancouverensis*) in natural logged habitats. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 678-687.
- Burnham K.P., D.R. Anderson, G.C. White, C. Brownie & K.H. Pollock. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society, Monograph*, 5: 1-437.
- Caswell H. 1989. *Matrix Population Models*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associated Inc. Publ.
- Clinton W.I. & B.J. Le Boeuf. 1993. Sexual selection effects on male life history and pattern of male mortality. *Ecology*, 74: 1884-1892.
- Clobert J., J.D. Lebreton & D. Allainé. 1987. A general approach to survival rate estimation by recaptures or resightings of marked birds. *Ardea*, 75: 133-142.
- Cormack R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, 51: 429-438.
- Goosens B., L. Graziani, L. Waits, E. Farand, S. Magnolon, J. Coulon, M.-C. Bel, P. Taberlet & D. Allainé. 1998. Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Submitted
- Jolly G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic model. *Biometrika*, 52: 225-247.
- Lebreton J.-D., K.P. Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.
- Ozenda P. 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Paris, Masson.
- Perrin C., D. Allainé & M. LeBerre. 1993. Socio-spatial organization activity distribution of the Alpine Marmot (*Marmota marmota*): preliminary results. *Ethology*, 93: 21-30.
- Seber G.A. 1965. A note on multiple recapture census. *Biometrika*, 52: 249-259.
- VanVuren D. & K.B. Armitage. 1991. Duration of snow cover and its influence on life-history variation in yellow-bellied marmots. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 1755-1758.
- VanVuren, D. & K.B. Armitage. 1994. Survival of Dispersing and Philopatric Yellow-Bellied Marmots - What Is the Cost of Dispersal? *Oikos*, 69: 179-181.

FIGURES / РИСУНКИ

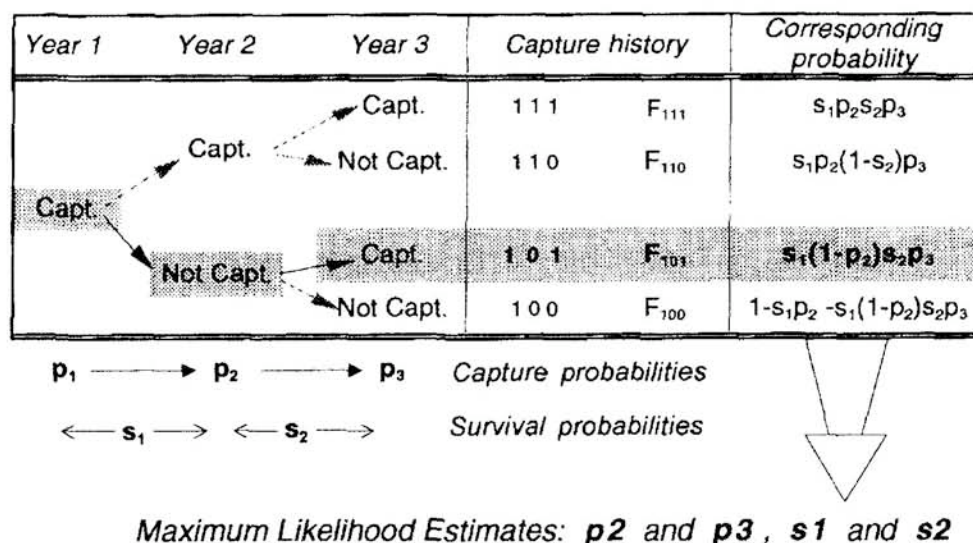


Fig. 1. Principles of the capture-recapture models presented in a 3-year example. The capture histories of individuals allows to differentiate capturability from survival probability. Probability of the different capture histories, which follows a multinomial distribution, is a function of capture and survival rates. Estimates of the parameters and of their confidence interval are computed using the method Maximum Likelihood. They are asymptotically unbiased, normally distributed, and of minimum variance among them (Lebreton et al. 1992).

Рис. 1. Принципы модели повторных отловов на примере 3-х лет. История отловов позволяет отделить уловистость от вероятности выживаемости. Вероятность различных отловов, имеющая полимодальное распределение, является функцией вылова и нормы выживаемости. Параметры и их доверительные интервалы рассчитаны с использованием метода максимальной вероятности. Они не соответствуют ассимптотической кривой, нормально распределены и характеризуются минимальной дисперсией между собой (Lebreton et al., 1992).

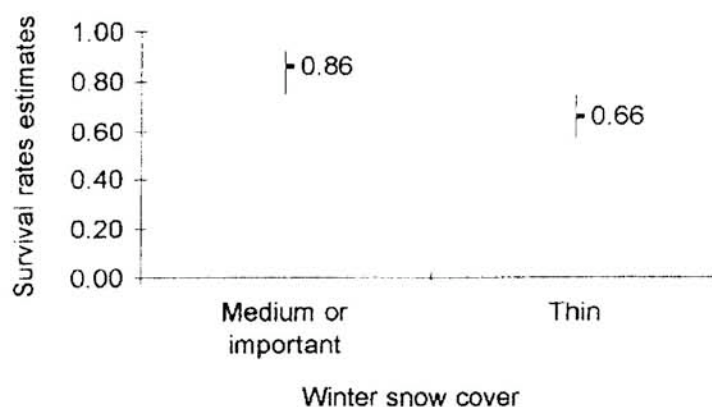


Fig. 2. Estimates of survival rates of Alpine Marmots (*Marmota marmota*) according to the model: survival is function of $w(l/m+i)$ and capture is function of $ca2*s$ (for notation detail, see Table 1). The survival The 95% confidence interval of the estimates is represented. It is asymmetric because of logistic transformation of estimates in modeling.

Рис. 2. Вычисления нормы выживаемости европейского сурка (*Marmota marmota*) в соответствии с моделью: выживаемость является функцией $w(l/m+i)$, а отлов является функцией $ca2*s$ (детали см. в табл. 1). Выживаемость вычислена с доверительным интервалом 95%. Ассиметрия объясняется логистическим преобразованием вычисляемой модели.

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

Введение

Чтобы понять функционирование популяции, необходимо прежде всего проанализировать ее динамику. Анализ популяционной динамики основан на трех основных жизненных свойствах, соответствующих возрастным классам: выживаемость пола, репродуктивный успех самок и соотношение размножающихся самок (Caswell, 1989). До сих пор критическим порогом анализа было установление истинной нормы выживаемости. В 80-е годы теоретическое развитие моделей повторных отловов предусматривало для этого мощный и подвижный рабочий инструмент (Burnham et al., 1987; Clobert et al., 1987; Lebreton et al., 1992). Позже было признано, что причины выживаемости изменчивы. Таким образом, через динамику популяций мы можем попытаться понять часть экологического и эволюционного процессов. Используя современное развитие моделей повторных отловов, мы исследовали роль пола, возраста и года в изменениях нормы выживаемости у альпийского сурка (*Marmota marmota* L.).

Европейский сурок предположительно является моногамным видом (Arnold, 1990; Perrin et al., 1993; но см. также Gossens et al., 1997). Половой отбор в этом случае должен быть более слабым, чем у полигамных видов, таких, например, как копытные и тюлени (Clinton, Le Boeuf, 1993). Как следствие, это сопровождается отсутствием полового диморфизма среди взрослых животных и, как можно ожидать, отсутствием влияния полового эффекта на норму выживаемости.

Предполагалось, что первая спячка является критической стадией для европейского сурка (Arnold, 1988, 1990). Более того, норма выживаемости двух- и трехлетних животных, которые в основном расселяются, должна быть иной, чем взрослых. В результате мы приходим к выводу, что выживаемость зависит от возраста.

Сурки сталкиваются с очень широким диапазоном климатических условий, которые сильно изменчивы от года к году. Таким образом, мы приходим к выводу о многолетней зависимости нормы выживаемости. Среди климатических факторов мы выделяем здесь влияние снежного покрова, который в горных условиях оказывается ключевым фактором. Снежный покров является для почвы термоизоляцией (Ozenda, 1985), но в то же время ограничивает весной доступ к пищевым ресурсам (Van Vuren, Armitage, 1991).

Методика

В 60-х годах модели повторных отловов впервые ответили на вопросы, связанные с размерами популяций (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965), а позже были ориентированы на изучение изменений нормы выживаемости (Burnham et al., 1987; Lebreton et al., 1992). Этот тип моделей основан на истории отлова меченных животных. Знание индивидуальной истории дает возможность устанавливать различия между уловистостью и нормой выживаемости (см., например, рис. 1). Уловистость выступает здесь как параметр, мешающий определению выживаемости.

Для установления соответствия между моделью выживаемости и вероятностью повторного отлова, мы придерживались 4 ступеней, рекомендованных Lebreton et al. (1992) в "анализе философии вариантов". Мы начинали с обобщенной модели, опираясь на комплекс наших биологических знаний. Шаг за шагом мы отбирали более частную модель, используя информацию, которую предоставляет критерий Akaike (AIC) для ограничения формальных тестов (Akaike, 1973). Мы проверили ответы на наиболее важные биологические вопросы, чтобы сравнить эту модель с родственной, используя вероятностный тест (LRT). Наконец, мы получили максимальные значения вероятности для параметров модели с вычислением их доверительных интервалов. Для статистического анализа использована компьютерная программа SURGE (Lebreton et al., 1992).

СУРКИ ГОЛАРКТИКИ КАК ФАКТОР БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Э. Фаранд и др. ВЫЖИВАЕМОСТЬ АЛЬПИЙСКОГО СУРКА ...

Результаты

Выбор данных

Популяция Ля Сассье (la Sassiére) (в Савойе, Французские Альпы) обитает на высоте около 2400 метров. Работа начата в 1990 г. Животных отлавливали каждый год с апреля по июль. Сурков индивидуально метили ушными метками и электронными устройствами. За семь лет (с 90-го по 96-й) произведено 864 отлова, соответствующих 341 особи. В эти сборы вошли только группы, отлавливаемые каждый год, за исключением молодых, пойманных в первый год. В результате выборка была сокращена до 132 сурков (71 самец и 61 самка).

Моделирование

Обобщенная модель описывает выживаемость и уловистость как функцию трех изучаемых факторов (пол, возраст и год) и их взаимодействия. Мы смоделировали первые параметры уловистости, сравнивая 14 моделей и затем сосредоточив внимание на норме выживаемости. В этой фазе мы сравнили 50 моделей, соответствующих определенному времени (см. табл. 1). Был отобран фактор "пол". Мы исследовали изменения между молодыми, годовиками, двухлетками и сурками старше 3-х лет, используя несколько комбинаций класса "возраст". Но ни в одном случае не было получено достоверных различий. Достоверным оказался только фактор "год".

Таблица 1.

Обобщенная модель нормы выживаемости европейского сурка (*Marmota marmota* L.) в Ла Сассье (La Sassiére) с 1990 по 1996 гг. как функция возраста, пола и года.

Выжива- емость	Уловистость	np	DEV	AIC	Примечания
a * t * s	a*t*s	72	226.8812	370.88	Обобщенная модель
a * t * s	ca2*s	46	239.7187	331.72	Ограниченная уловистость
a * t	ca2*s	25	253.4112	303.41	
a * s	ca2*s	16	266.4132	298.41	
t * s	ca2*s	16	259.5082	291.51	
a	ca2*s	10	269.6644	289.66	
t	ca2*s	10	264.6665	284.67	Временной эффект более важен, чем эффект возраста или пола
s	ca2*s	6	275.3266	287.33	
w * sp	ca2*s	8	267.0529	283.05	Влияние снежного покрова
w	ca2*s	6	268.9413	280.94	Зимой снежный покров оказывает большее влияние, чем весной
sp	ca2*s	6	272.5522	285.55	
w(l/m/i)	ca2*s	7	266.6404	280.64	
w(l+m/i)	ca2*s	6	268.4914	280.49	
w(l/m+i)	ca2*s	6	266.7276	278.73	Наиболее точная модель
Постоянная	ca2*s	5	275.5080	285.51	

Для каждой модели мы даем выражение выживаемости и уловистости как функции изученных факторов, число вычисляемого параметра (np), отклонение (DEV), критерий Акаика (Akaike's Information Criteria, AIC, более низкое значение критерия соответствует большей точности модели). Условные обозначения факторов: a: Возраст, t: Год, s: Пол, ca2: 2-возрастные классы (годовики и трехлетки по отношению к более старшим), w: глубина снежного покрова зимой (с 1 декабря по 31 марта), sp: глубина снежного покрова весной (с 1 апреля по 30 апреля), (l/m/i): 3 класса снежного покрова (малый, средний и значительный). Модели, включающие возрастные классы в выживаемости не представлены здесь, так как они не более точны, чем модели без возрастных классов.

HOLARCTIC MARMOTS AS A FACTOR OF BIODIVERSITY

E. Farand et al. SURVIVAL OF THE ALPINE MARMOT ...

Влияние состояния снежного покрова исследовано с использованием глубины снега за 2 периода: "спячки" (с 1 декабря по 31 марта) и "выхода на поверхность" (с 1 апреля по 30 апреля). В каждом периоде мы выделяли 3 класса глубины снега: малая, средняя и значительная. Только период "спячка" достоверно коррелировал с изменениями выживаемости, что можно было привести всего к двум классам: малая глубина по отношению к значительной или средняя глубина снега.

Частная модель, объясняет уловистость как функцию двух возрастных классов и пола, а выживаемость - как функцию двух классов снежного покрова.

Проверка биологических гипотез

Чтобы согласовать эти результаты, мы проверили наши гипотезы с LRT тестами (табл. 2), добавляя или исключая факторы в частной модели. При нулевой гипотезе самая простая ожидаемая модель должна быть достаточной, чтобы описать данные. Ни "пол" ($p = 0.570$), ни "возраст" ($p = 0.571$), ни классы "возраста" ($p = 0.702$) не были достоверными факторами. Влияние весеннего снежного покрова было незначительным по сравнению с зимним снежным покровом (эффект снежного покрова в период "выход на поверхность", $p = 0.668$). А зимний снежный эффект был достоверно самым высоким (эффект снежного покрова в период "спячка", $p = 0.003$).

Таблица 2.

Результаты теста на вероятность (Likelihood Ratio Tests, LRT), используемого для изучения роли различных факторов.

Выживаемость в модели 1	Выживаемость в модели 2	Хи-квадрат	df	p	Биологическое значение сравнения
$w(l/m+i)$	t	2.0611	4	0.7245	Год от года изменения коррелировали со значительным снежным покровом
$w(l/m+i)$	$w(l/m+i)*a$	6.679	8	0.5716	Фактор возраста не имел достоверного влияния
$w(l/m+i)$	$w(l/m+i)*ca$ 2	0.7067	2	0.7023	Двухвозрастные классы не имели достоверного влияния
$w(l/m+i)$	$w(l/m+i)*s$	1.1221	2	0.5706	Фактор пола не имел достоверного влияния
Постоянная	$w(l/m+i)$	8.7803	1	0.0030	Зимний снежный покров имел достоверное влияние

LRT сравнивает две однородные модели, когда более простая модель является частным случаем более сложной. При нулевой гипотезе самая простая модель должна быть достаточной, чтобы описать данные. Во всех представленных здесь сравнениях мы используем более точную модель уловистости (уловистость = $f(ca2*s)$, см. табл.1, где указаны обозначения факторов). Модель 1 (самая простая) однородна с моделью 2 (наиболее сложной).

Оценки

Последней ступенью анализа было оценивание нормы выживаемости. Норма выживаемости была равна 0.86 (менялась от 0.75 до 0.92), когда снежный покров был средним и значительным, и 0.66 (менялась от 0.56 до 0.75), когда он был тонким (рис. 2).

Обсуждение

Норма выживаемости европейских сурков не меняется с полом или возрастом, но меняется от года к году, как функция снежного покрова во время спячки сурков. Отсутствие полового эффекта согласуется с теоретическими предсказаниями эволюционных моделей, так как половой отбор предположительно должен быть низким у моногамных видов.

С другой стороны, отсутствие возрастного эффекта (или эффекта возрастных классов) оказалось неожиданным. Предполагаемая чувствительность молодых к первой спячке не подтвердилась. Наши результаты подтверждают гипотезу о социальной терморегуляции, которая сокращает ювенильную смертность (Arnold, 1988). Однако, мы надеялись на очевидное снижение нормы выживаемости среди сурков в возрасте 2-х и 3-х лет. Действительно, в большинстве своем они входят в группу расселяющейся части популяции, поэтому естественно было предположить их повышенную смертность на изучаемой территории. Используя радиотропление, Van Vuren и Armitage (1994) обнаружили пониженную норму выживаемости у *Marmota flaviventris*. Не испытывая предубеждения, мы подтвердили, что либо расселение не влияет на выживаемость, либо объем наблюдений недостаточен.

Очевидно, что годовой эффект является главной причиной изменений нормы выживаемости. Действительно ли снежный покров оказывает решающее влияние? Смертность во время спячки рассматривалась как ограничивающий фактор в популяции сурков (Barash, 1989). Во время спячки температура в норе должна быть главным параметром: температура тела сурков понижается во время спячки до 4 град. по Цельсию, что соответствует средней температуре почвы на глубине 1 м. Снежный покров действует, вероятно, как очень мощный изолирующий слой, который ограничивает изменения температуры почвы. Этот аргумент не включает влияния других параметров окружающей среды, таких как уровень осадков весной и летом, но у нас нет достаточных данных о летних условиях.

Годовая норма смертности в жизненном цикле европейского сурка согласуется с таковой у других видов (для *Marmota vancouverensis* см. Bryant, 1996; *Marmota flaviventris* - Van Vuren, Armitage, 1994). Модель популяционной динамики в la Sassiére хорошо соответствует специфике (вида) и параметрам окружающей среды.