

Premières données sur le régime alimentaire de la marmotte alpine (*Marmota marmota*) en France

par S. MASSEMIN¹, C. GIBAUT¹, R. RAMOUSSE¹, A. BUTET²

¹ Laboratoire de socio-écologie et d'éco-éthologie, UCBL,
43, boulevard du 11 Novembre-1918, F 69100 Villeurbanne, France

² Université de Rennes-I, Muséum national d'Histoire naturelle,
Laboratoire d'évolution des systèmes naturels et modifiés, URA 1853 « Ecobio » du CNRS,
avenue du Général-Leclerc, F 35042 Rennes Cédex, France.

Summary. — A preliminary study of the diet of 3 groups of alpine marmots has been carried out in the Savoie region (France). Food composition was studied by the identification of plant epidermis remnants in faeces. Dicots were prevalent over grasses in the diet. The general composition of the diet was similar in the three groups but peculiar feeding behaviours can be associated with specific environmental features of each group. During the whole period of activity, flowers were predominant over vegetative parts and seeds. The ingestion of animal preys has not been confirmed by the analysis of droppings. The diet showed low diversity for a rodent living in an environment rich in plants. Only 1 or 2 plant species provided a large part of the nutritional needs. The marmot exerts an active selection on vegetation since plant organs eaten belong mostly to plants with a poor ground cover, irregularly distributed over its own territory and often distant from the main burrow. The three groups of marmots exhibited an active behaviour in searching supplemental mineral supplies.

Résumé. — Cette première étude du régime alimentaire a été réalisée en Savoie (France) sur trois groupes de marmottes alpines à partir d'une analyse coprologique. Les dicotylédones sont mieux représentées dans le régime que les graminées. Il apparaît une similitude dans la structure générale du régime des trois groupes, mais des comportements propres à chacun des groupes sont à mettre en relation avec l'environnement végétal dans lequel ils évoluent. Sur l'ensemble de la période d'activité, ce sont généralement les fleurs qui prédominent sur les parties végétatives et les graines. L'ingestion de proies animales n'a pu être confirmée au travers des analyses coprologiques. Le régime apparaît peu diversifié pour un rongeur vivant dans un environnement floristique riche. En effet, une à deux espèces végétales couvrent une grande partie des besoins nutritionnels. La marmotte opère par ailleurs une sélection sur la végétation puisque les organes consommés appartiennent le plus souvent à des plantes à faible taux de recouvrement, distribuées irrégulièrement sur le domaine vital et souvent éloignées du terrier principal. Pour chacun des groupes étudiés, on observe une recherche active d'éléments minéraux en complément de la nourriture ingérée.

INTRODUCTION

Alors que les différentes espèces de marmottes américaines et russes ont été abondamment étudiées sur le plan sociobiologique et sur l'utilisation des ressources alimentaires (Armitage 1979, Barash 1989, Carey 1985, Del Moral 1984, Frase et Armitage 1989, Holmes 1984, Ronkin et Tokarsky 1990), les travaux sur la marmotte alpine (*Marmota marmota*) traitent essentiellement de son organisation sociale (Pigozzi 1984, Mann et Janeau 1988, Arnold 1990, Perrin *et al.* 1993). Hormis quelques informations fournies par Couturier (1964), l'alimentation de la marmotte alpine n'a jamais été abordée. On considère généralement que son alimentation est basée sur les graminées alpines comme c'est le cas pour certaines espèces américaines (Del Moral 1984).

En Europe, cette marmotte occupe des milieux extrêmes, caractérisés par une altitude élevée, des températures hivernales basses et la présence de neige 5 à 6 mois par an. L'accumulation de réserves lipidiques au cours de la saison estivale et l'hibernation constituent alors une réponse adaptative à ces fortes contraintes écologiques. Dans ce contexte, la survie des individus impose, entre autres, l'utilisation d'une alimentation adéquate au cours d'une courte période d'activité annuelle. De surcroît, la pression anthropique (chasse, agriculture et surtout développement d'infrastructures touristiques) tend à réduire l'espace occupé par ces animaux. Malgré un taux de reproduction important, des mesures de protection sont nécessaires dans certains départements pour assurer la pérennité de l'espèce. Sans que l'on sache pourquoi, la marmotte reste très localisée et les nombreuses réintroductions dans divers sites français ont le plus souvent réussi mais sans grand essaimage. Cet article n'a pas pour ambition de déterminer les facteurs régissant le succès des populations, mais seulement de contribuer à l'écologie de cette espèce. Cette première étude sur les modalités d'utilisation des ressources trophiques s'inscrit dans cette démarche.

Nous nous sommes fixés comme objectif de décrire le régime alimentaire de trois groupes sociaux stables, au cours d'un cycle annuel d'activité, par une méthode n'introduisant pas de perturbation du groupe : l'analyse microscopique des fèces (Butet 1985, 1987). La sélectivité trophique a également été abordée au travers des relations existant entre consommation et disponibilité des espèces végétales à l'intérieur de l'espace utilisé par chacun des groupes étudiés.

SITE D'ÉTUDE

Notre milieu d'étude se situe dans la Haute-Tarentaise (Savoie), sur la commune de Tignes, dans la réserve naturelle de la Grande Sassière (Parc national de la Vanoise, 45°30'N, 7°E, France). Les domaines vitaux des groupes familiaux étudiés sont localisés dans le vallon de la Sassière à une altitude de 2 340 m. La réserve possède une végétation appartenant aux étages alpins et subalpins. Elle se caractérise par des pelouses thermophiles subalpines (Gensac et Rothe 1974) accessibles aux marmottes de mai jusqu'au début du mois d'octobre. Ce site d'étude a été choisi en raison de la présence constante de trois groupes stables de marmottes. Le groupe A est composé de 12 individus regroupant des jeunes de l'année et des adultes de plus de 2 ans. Le domaine

exploité par ce groupe était de l'ordre de 4,5 ha. Le groupe B est composé de 6 individus, tous adultes ou subadultes occupant un domaine de 2,1 ha. Le groupe C compte 10 individus dont 4 marmottons et occupe un domaine de 1,8 ha. Notons que le mode de vie sédentaire et social de la marmotte alpine permet d'estimer la surface du domaine vital d'un groupe familial à partir du polygone défini par l'ensemble des positions extrêmes des divers individus du groupe (Perrin *et al.* 1993).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons utilisé l'analyse coprologique déjà testée sur divers mammifères phytophages (Chapuis 1980, Butet 1985, 1987) et sur les marmottes du nouveau monde (Carey 1985, Frase et Armitage 1989). La collecte des fèces a eu lieu dans les latrines communes. Cet échantillonnage n'autorise qu'une analyse globale du régime du groupe et ne permet pas de différencier d'éventuelles variations de régime entre sexes ou entre les différentes classes d'âge. Les collectes des échantillons ont eu lieu de juillet à septembre 1993 puis en mai et juin 1994 pour les groupes B et C, et uniquement de juillet à septembre 1991 pour le groupe A à cause de l'enneigement important sur ce site. L'analyse du régime alimentaire, pour chacun des groupes, est basée sur un échantillon minimal de 10 crottes fraîches collectées chaque mois et sur le dénombrement de 400 fragments épidermiques dans cet échantillon, conformément aux tests de validation de la méthode sur des espèces animales voisines (Chapuis 1980, Butet 1985). Les divers constituants alimentaires sont identifiés à l'aide d'un catalogue de référence des structures épidermiques des différentes plantes présentes sur le domaine exploité. Les résultats sont exprimés en abondance relative de chaque catégorie alimentaire après dénombrement de leurs épidermes caractéristiques. En fonction de la spécificité des structures épidermiques rencontrées, l'identification des composantes du régime se fait au niveau des familles végétales, des espèces végétales ou des organes végétaux.

La comparaison des constituants alimentaires trouvés dans les fèces des trois groupes a été réalisée au moyen de deux indices synthétiques : le coefficient de communauté de Sorensen (Gounot 1969) mesurant le degré de similitude qualitative des régimes, et l'indice de recouvrement de Squires (1982) prenant en compte l'abondance relative des items alimentaires dans le régime. Ces deux indices peuvent être exprimés en pourcentages, 0 % correspondant à des régimes totalement différents et 100 % à des régimes totalement identiques. Un recouvrement supérieur à 60 % est considéré comme significatif (Brown et Lieberman 1973). Le taux de recouvrement moyen (Braun-Blanquet et Pavillard 1928) des dicotylédones a été estimé sur l'ensemble des domaines exploités par les groupes de marmottes. Les relations entre les restes identifiables dans les fèces et la disponibilité des ressources ont été quantifiées à l'aide du coefficient de corrélation de rang de Spearman. Cette relation n'a pas pu être établie pour les graminées difficilement identifiables spécifiquement d'après leurs fragments épidermiques dans les fèces. Par ailleurs, les déterminations spécifiques particulièrement difficiles dans le cas du groupe A avaient été abandonnées.

La présence importante de petits graviers incorporés aux fèces nous a incités à prendre en considération ce comportement particulier de la marmotte et à le quantifier. Ce comportement peut satisfaire soit des besoins mécaniques de la digestion, ou participer au recouvrement des besoins minéraux de la marmotte. Pour chacun des groupes

et à chaque saison, nous avons évalué la teneur minérale totale des fèces (apports végétaux et graviers confondus) à partir d'échantillons frais de 5 grammes de fèces. Les échantillons sont desséchés à l'étuve (110 °C) pendant 2 heures pour estimer leur poids sec, puis sont portés à 700 °C pendant 4 heures dans un four à moufle afin de détruire toute la matière organique. Le taux de cendres totales (graviers et cendres végétales) peut alors être estimé par différence de poids. Sachant que la teneur minérale moyenne des fèces des herbivores est de 2 à 6 % (Mattson 1980) nous pourrions, par différence, avoir une estimation quantitative de cet excédent minéral lié à l'ingestion des graviers au cours du cycle annuel.

RÉSULTATS

Analyse globale du régime. – La composition globale du régime alimentaire de la marmotte (Fig. 1) montre que les dicotylédones (56,4 à 85,5 % selon les groupes) sont toujours plus consommées que les monocotylédones (9,7 à 32,1 %). On constate également une importante consommation des fleurs de dicotylédones (33,5 à 52,3 %), toujours supérieure à la consommation des parties végétatives de ces mêmes dicotylédones (15 à 41,4 %). Cette prédominance ne se vérifie pas pour les monocotylédones représentées essentiellement par les graminées pour lesquelles ce sont les parties végétatives (3,9 à 20,8 %) qui dominent légèrement sur les inflorescences (4,4 à 11,3 %). Les graines sont peu représentées dans le régime des marmottes (1,8 à 7,8 %). Le regroupement des épidermes sans distinction des classes végétales (dicotylédones-monocotylé-

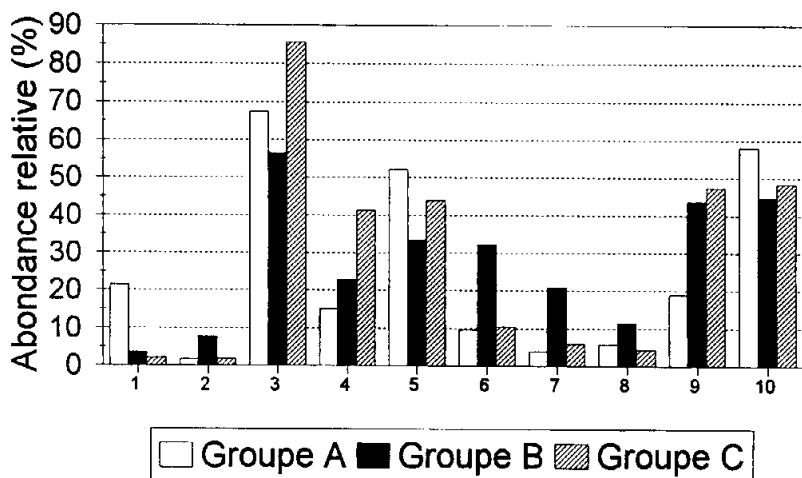


Fig. 1. – Importance relative des principales composantes du régime alimentaire des trois groupes de marmottes. Dix composantes du régime sont distinguées : 1-Indéterminés, 2-Graines diverses, 3-Dicotylédones diverses, 4-Parties végétatives des dicotylédones, 5-Fleurs des dicotylédones, 6-Monocotylédones diverses, 7-Parties végétatives des monocotylédones, 8-Inflorescence des monocotylédones, 9-Parties végétatives des plantes, 10-Fleurs des dicotylédones et inflorescences des graminées.

donc) mais selon les organes végétaux, montre une nette prédominance des fleurs et inflorescences sur les parties végétatives. Nous devons toutefois signaler au sein du groupe A une plus grande part d'épidermes indéterminés dont un type, issu manifestement d'une dicotylédone, n'a pu être attribué à la consommation de fleurs ou de parties végétatives.

Variations saisonnières. — Nous avons rassemblé sur la figure 2 les variations saisonnières de la consommation des principales catégories alimentaires par chacun des groupes. Un synchronisme saisonnier apparaît dans la consommation des diverses ressources par les trois groupes. Les monocotylédones (graminées principalement) montrent une importance relative assez forte dans le régime à la sortie d'hibernation, mais dès le mois de juin, lors de la floraison, ce sont les dicotylédones qui constituent la principale ressource alimentaire.

La consommation des organes floraux (fleurs et inflorescence) est maximale en juin et juillet alors que la consommation des parties végétatives des plantes prédomine en début et en fin de saison d'activité des marmottes, lorsque les parties florales ne sont pas ou plus consommables. Les graines peu abondantes dans le régime apparaissent principalement en août dans le régime des trois groupes. Une part plus importante de fragments épidermiques n'a pu être identifiée pour le groupe A.

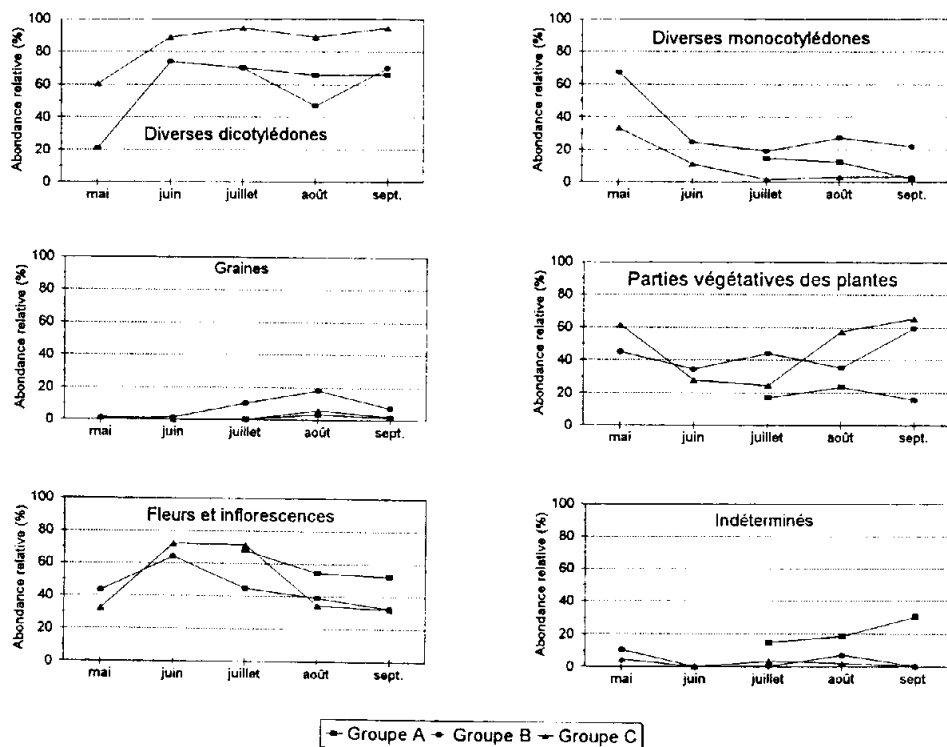


Fig. 2. — Variations saisonnières de quelques composantes du régime alimentaire des trois groupes de marmottes.

TABLEAU 1. Variations saisonnières de la consommation des espèces végétales par les trois groupes de marmottes (A, B et C). Les monocotylédones n'ont pas été distinguées spécifiquement dans le cas du groupe A. La partie droite du tableau fournit la disponibilité moyenne des espèces végétales (graminées exceptées) pour chacun des groupes de marmottes ainsi que la consommation moyenne annuelle de ces espèces tous organes confondus (Parties végétatives et organes reproducteurs).

		Mai		Juin		Juillet		Août		Septembre		Disp	Moy	Disp	Moy	Disp	Moy
		B	C	B	C	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
<i>Anthyllis sp.</i>	P.V.	5.0	43.0	4.5	14.0		5.5	8.0	49.0	27.5	48.0	0.0	0.0	0.6	13.3	1.2	53.8
	Fleurs	2.0	5.0	1.0	33.0		7.5	1.5	17.0	4.0	15.0						
<i>Hypericum sp.</i>	Fleurs						1.5					0.0	0.0	0.2	0.3	0.0	0.1
<i>Minuartia sp.</i>	P.V.			0.5					0.5	0.5		0.0	0.0	1.2	2.9	0.4	0.1
	Fleurs			13.5													
<i>Homogyne alpina</i>	P.V.			3.0		6.0		4.0		3.0		0.0	0.0	0.6	3.2	0.0	0.0
<i>Tussilago farfara</i>	P.V.							1.5		6.5		1.0	0.0	2.8	1.6	0.0	0.0
<i>Crepis rhaetica</i>	Fleurs					2.5						2.0	0.8	0.8	0.0	0.6	0.0
<i>Hieracium sp.</i>	P.V.			0.5	1.5	9.0	0.5	1.0		2.5	1.5	1.5	0.0	1.0	6.5	1.2	0.8
	Fleurs			2.5				9.5	0.5								
<i>D. Erysimum sp.</i>	P.V.				0.5	2.0						2.0	0.0	2.2	0.6	1.6	0.2
	Fleurs							1.0	0.5								
<i>C. Draba aizoides</i>	P.V.	1.0			0.5							2.0	0.0	0.6	0.3	1.2	0.8
	Fleurs	0.5			3.5												
<i>T. Helianth. grandifl.</i>	Fleurs					11.3		3.3		3.3		2.5	5.9	0.6	0.0	0.6	0.0
<i>Y. Astragalus sp.</i>	P.V.					12.3		14.5	1.0	14.3		1.0	13.7	0.4	0.0	1.8	1.6
	Fleurs						7.0										
<i>F. Lotus alpinus</i>	P.V.								0.5		2.5	2.0	0.0	1.4	0.2	0.8	0.9
	Fleurs							1.0	1.5								
<i>O. Oxytropis sp.</i>	P.V.			4.5		2.0	6.5	1.0		2.5	7.0	2.0	9.0	1.4	1.5	2.2	5.1
	Fleurs					1.8	6.0	10.8	0.5	14.5	3.0						
<i>E. Gentiana verna</i>	P.V.					0.5						2.0	0.0	2.6	0.2	0.6	0.5
	Fleurs			2.5				0.5									
<i>Thymus serpyllum</i>	P.V.	1.0			0.3			0.3		0.5		1.0	0.3	1.8	0.2	1.2	0.2
	Fleurs			1.0													
<i>Parnassia palustris</i>	P.V.					2.0						1.0	0.0	1.4	0.4	0.0	0.0
<i>Polygonum viviparum</i>	P.V.			1.0								3.0	0.0	2.2	0.2	2.2	0.0
<i>Alchemilla sp.</i>	P.V.					2.5				0.5		1.5	0.0	2.0	0.8	0.0	0.0
	Fleurs					1.0											
<i>Potentilla crantzii</i>	P.V.			5.0		0.3	3.0	1.5	1.0	0.3		2.5	0.7	1.0	2.1	1.2	0.9
	Fleurs			3.0	0.5		1.0		1.5								
<i>Veronica sp.</i>	P.V.						0.5	5.0			1.5	2.0	0.0	0.6	0.3	0.6	1.3
	Fleurs			1.0													
<i>Pedicularis gyroflexa</i>	Fleurs					6.0				0.3		2.0	2.1	1.6	0.0	0.0	0.0
<i>Dico. ind.</i>	P.V.		0.5			1.0	2.5	2.0	4.5	3.5	2.0		0.3		1.2		1.8
	Fleurs	12.5	11.0	37.5	28.5	34.9	20.0	18.0	35.5	16.5	12.5	33.0	16.5	17.0	34.5	20.6	17.4
M																	
<i>O. Anthoxanthum odorat.</i>	P.V.	6.5	3.0	6.5	1.0	1.0	0.5	1.5		0.5	0.5	0.0		3.2		1.0	
<i>N. Poa alpina</i>	P.V.	4.5	3.5	4.5	2.5			1.5			0.5	0.0		2.1		1.3	
<i>O. Avena sp.</i>	P.V.	2.5	4.0	3.0	2.0	1.0		5.5		0.5		0.0		2.5		1.2	
<i>C. Trisetum sp.</i>	P.V.		1.0			0.5						0.0		0.1		0.2	
<i>O. Deschampsia cespitos</i>	P.V.		0.5			0.5		0.5			1.0	0.0		0.2		0.3	
<i>T. Briza media</i>	P.V.	2.0				1.5						0.0		0.7		0.0	
<i>Y. Festuca sp.</i>	P.V.	4.0		1.5				5.0				0.0		1.8		0.3	
<i>L. Phleum alpinum</i>	P.V.					1.0						0.0		0.2		0.0	
<i>E. Nardus stricta</i>	P.V.					1.0		1.0				0.0		0.4		0.0	
<i>D. Juncus sp.</i>	P.V.			0.5		0.5		1.5		1.0		0.0		0.7		0.0	
<i>O. Carex sp.</i>	P.V.	9.0	2.0	1.0		1.0		2.0	1.0	2.0	0.5	0.0		3.0		0.7	
<i>N. Mono. indét.</i>	P.V.	10.5	3.0	4.5		3.3	4.0	7.5	1.5	0.5	0.8	3.8		5.9		1.0	
E																	
	Inflo.	28.5	16.5	4.5	4.0	11.3	7.0	4.8	7.5	1.5	1.3	9.0	5.8	11.3		4.4	
S																	
Graines diverses		1.0	1.5	1.5		0.5	10.5	3.3	18.5	6.0	1.5	7.5	2.0	1.8	7.8	2.0	
Indéterminés		10.5	4.5			14.9	0.5	18.8	7.0	2.0	30.5	0.5	0.5	21.4	3.7	2.1	

Variations inter-groupes. – Les trois groupes étudiés montrent de fortes similitudes dans la consommation des 10 principales composantes du régime (Fig. 1). Les distributions d'abondance de ces diverses composantes du régime sont significativement corrélées (Tab. 2).

TABEAU 2. — Consommation comparée des 10 catégories alimentaires mentionnées à la figure 1 par les trois groupes de marmottes. La comparaison est basée sur les rangs d'abondance des 10 catégories alimentaires dans chacun des groupes.

	Consommation en A	Consommation en B
Consommation en B	0,69**	
Consommation en C	0,78***	0,97***

** = $p < 0,05$, *** = $p < 0,01$ (corrélation de rang de Spearman)

Une analyse détaillée de la consommation des diverses espèces végétales est fournie dans le tableau 1. Le nombre d'espèces végétales entrant dans la composition du régime est assez restreint comparé à la richesse végétale présente à l'intérieur du domaine vital. Le site d'étude est caractérisé par la présence de plus de 70 taxons végétaux identifiés de façon précise. Parmi les dicotylédones, sur l'ensemble de la période d'activité, seulement 7 taxons ont pu être identifiés dans le régime du groupe A, 17 dans le groupe B et 13 dans le groupe C. Les graminées sont, quant à elles, représentées par 11 taxons dans le groupe B et 7 dans le groupe C. Les distinctions spécifiques des graminées n'ont pas été faites pour le groupe A pour des raisons déjà évoquées précédemment. Chacun des groupes montre une spécialisation sur quelques espèces représentatives du régime. C'est le cas des genres *Astragalus* et *Oxytropis* pour le groupe A et du genre *Anthyllis* pour les groupes B et C. La part des graminées et des fleurs de dicotylédones non identifiées spécifiquement doit toutefois nous laisser critique sur le nombre d'espèces végétales importantes pour chaque groupe de marmottes. Nous devons encore faire observer que de nombreux taxons sont représentés par des fleurs et donc consommés sur une période très courte en relation avec la phénologie de la floraison et ne constituent donc pas des ressources permanentes, ce qui restreint leur contribution moyenne annuelle au régime alimentaire.

TABEAU 3. — Corrélation entre les disponibilités des dicotylédones dans chacun des groupes de marmottes. Seules les dicotylédones répertoriées dans le régime d'au moins un des groupes de marmottes sont prises en compte.

	Disponibilité en A	Disponibilité en B
Disponibilité en B	0,256 NS	
Disponibilité en C	0,407 NS	- 0,004 NS

NS = Non significatif (corrélation de rang de Spearman)

Bien que la plupart des espèces de dicotylédones répertoriées dans le régime soient communes aux trois sites, leur disponibilité varie d'un site à l'autre et ne montre jamais de corrélation significative dans leur rang d'abondance (Tab. 3). Ceci pourrait expliquer en partie les différences de régimes observées sur les trois sites. En effet si, comme nous l'avons déjà précisé, les régimes des trois groupes montrent des similitudes de structures (organes consommés) et des variations saisonnières assez synchrones, ils se différencient nettement par leur composition spécifique (Tab. 1).

La relation entre disponibilité et consommation des dicotylédones (Tab. 4) n'est toutefois significative que pour le groupe C, tendant à prouver une influence de l'abon-

TABLEAU 4. – Relation disponibilité-consommation des dicotylédones pour chacun des trois groupes de marmottes.

	Disponibilité en A	Disponibilité en B	Disponibilité en C
Consommation en A	0.303 NS		
Consommation en B		- 0.003 NS	
Consommation en C			0.623***

*** = $p < 0.01$ NS = Non significatif (corrélation de rang de Spearman)

dance des espèces sur les choix alimentaires des marmottes de ce groupe. En revanche cette relation n'est pas significative pour les groupes A et B et indique une grande sélectivité des marmottes de ces deux groupes.

Dans le tableau 5, nous avons comparé la consommation moyenne des dicotylédones par les trois groupes à l'aide de l'indice de communauté des listes de Sorensen et l'indice de recouvrement de Squires. Les régimes des groupes B et C sont les plus ressemblants par les espèces qu'ils ont en commun mais se démarquent toujours par le degré de consommation de ces espèces. Le groupe A se distingue nettement des deux autres.

TABLEAU 5. – Comparaison à l'aide de deux indices synthétiques des régimes alimentaires des trois groupes de marmottes pris deux à deux. La comparaison n'est effectuée que sur la consommation des dicotylédones.

Groupes	A/B	A/C	B/C
Indice de communauté de Sorensen (%)	25	40	80
Indice de recouvrement (%)	2.4	7.6	18.1

Teneur minérale des fèces. – Nous avons reporté à la figure 3 les variations mensuelles des teneurs en cendres totales dans les fèces des marmottes de chacun des trois groupes. Ces teneurs en cendres totales sont très élevées (12 % à 62 %). Ces valeurs témoignent d'un apport minéral extra-végétal allant de 6 à 56 % si l'on se réfère aux teneurs moyennes normales chez les herbivores en provenance de la végétation consommée (6 % maximum d'après Mattson 1980). Ces valeurs confirment l'importance de l'ingestion de graviers et de sable par la marmotte, déjà perceptibles à l'œil nu lors des analyses coprologiques. Les valeurs montrent des fluctuations saisonnières importantes difficilement interprétables et qui semblent dépendre en grande partie de la taille des graviers ingérés. À l'observation directe nous avons constaté la présence de graviers dont les tailles allaient de 0,1 cm à 1 cm. On peut supposer que la marmotte ingère activement ces éléments minéraux en léchant des zones sableuses du sol.

DISCUSSION

Cette étude fournit les premiers éléments de réflexion sur l'utilisation des ressources végétales par la marmotte alpine. Le caractère graminivore et insectivore, empiriquement avancé, sur la base de comparaisons avec d'autres espèces de marmottes

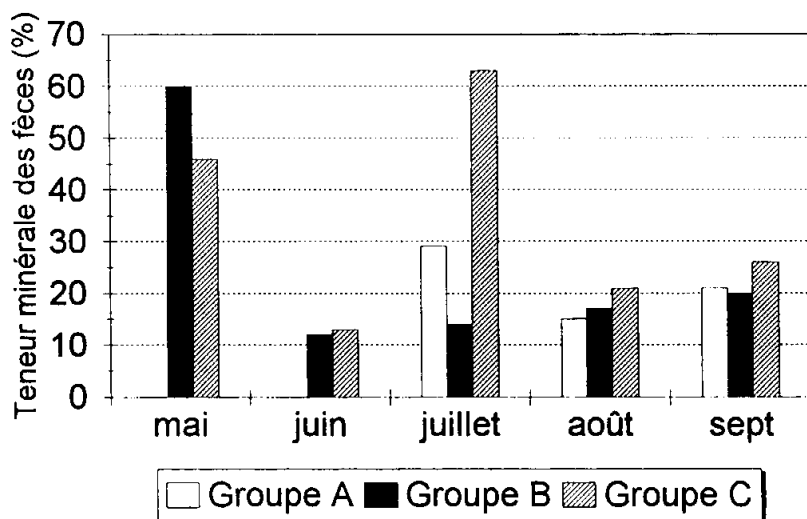


Fig. 3. Variations saisonnières des teneurs minérales des fèces des trois groupes de marmottes.

ou encore d'observations ponctuelles des comportements alimentaires et des milieux qu'elle fréquente, s'avère erroné. Bien que des données anciennes (Gianini 1925, Hamilton 1934) sur d'autres espèces de marmottes fassent état d'une consommation importante des graminées et de divers arthropodes (punaises, escargots, orthoptères et chenilles), nous n'avons pas observé au travers de l'analyse coprologique de tels comportements. Notre étude préliminaire montre que ce rongeur consomme principalement des dicotylédones et est nettement florivore.

Les variations saisonnières semblent plus refléter l'opportunisme de la marmotte face à la phénologie végétale que des réponses comportementales à des contraintes nutritionnelles. La consommation maximale d'organes floraux apparaît en juin-juillet quand les plantes sont en pleine floraison, et celle des parties végétatives surtout en début et en fin de saison correspondant aux phases maximales d'appétence (croissance et regain automnal). Indépendamment de ces contraintes phénologiques, on relève une forte sélectivité sur les espèces. La comparaison du régime alimentaire des trois groupes fait ressortir l'importance de certaines espèces végétales dans le régime de ce rongeur.

Nous avons observé le choix d'un nombre réduit d'organes végétaux sur des espèces végétales parfois de faible disponibilité. Nous avons pu constater également que ces ressources étaient souvent éloignées des zones d'activités principales. Ces espèces « fondamentales » ne sont d'ailleurs pas forcément les mêmes d'un groupe à l'autre. Elles assurent en tout cas une couverture importante des besoins nutritionnels au cours du cycle d'activité.

La comparaison avec la littérature montre que son régime se rapproche de certaines autres espèces du genre, comme la marmotte à ventre jaune de Californie (*Marmota flaviventris*) (Carey 1985) et la marmotte hirsute (*Marmota caligata*) (Hansen 1975, in Barash 1989). En définitive il semble y avoir une grande homogénéité des

stratégies alimentaires au sein du genre (Del Moral 1984, Barash 1989, Frase et Armitage 1989) dont la caractéristique majeure réside dans l'étroitesse du spectre alimentaire et la sélectivité trophique.

La sélectivité de la marmotte alpine semble s'opérer principalement sur les organes floraux qui sont hautement assimilables et concentrent certains nutriments (Mattson 1980). Ce comportement est révélateur d'une recherche active d'éléments nutritifs spécifiques. Il semble néanmoins que les stratégies alimentaires basées sur la sélection d'organes hautement nutritifs (graines, proies animales), observables chez certains rongeurs comme le mulot sylvestre (Butet 1986, 1990), ne soient pas indispensables à la marmotte pour assurer le stockage des réserves énergétiques nécessaires à l'hibernation.

Cette première étude du régime alimentaire a permis également de révéler l'importance de l'ingestion de cailloux. Cette recherche active est probablement à mettre en relation avec des besoins minéraux importants chez la marmotte bien que la taille importante de certains éléments plaide plus pour un rôle mécanique dans la digestion. Cette particularité, à notre avis peu commune chez les rongeurs, serait intéressante à approfondir.

En conclusion, la faible amplitude du spectre alimentaire en rapport avec la diversité du milieu exploité tend à démontrer que la marmotte alpine peut couvrir ses besoins métaboliques pour la reproduction et l'hibernation à partir d'un nombre réduit d'espèces végétales. Des apports minéraux extra-végétaux, plus ou moins importants, existent néanmoins. Il serait par ailleurs utile d'analyser la qualité nutritive des diverses ressources ingérées pour mieux comprendre si des contraintes d'ordre nutritionnel peuvent être à l'origine de la raréfaction ou l'échec d'implantation de certaines populations de marmottes sur des sites d'apparence propice.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié du soutien financier du Ministère français de l'Environnement (contrat EGPN). Il a pu se dérouler grâce à l'aide active de l'Administration et des agents du Parc national de la Vanoise.

BIBLIOGRAPHIE

- ARMITAGE, K.B., 1979. — Food selectivity by yellow-bellied marmots. *Mammalia*, 60 : 628-629.
- ARNOLD, W., 1990. — The evolution of marmot sociality: why disperse late? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27 : 229-237.
- BARASH, D.P., 1989. — *Marmots: social behavior and ecology*. Stanford University Press : 1-360.
- BRUN-BLANQUET, J. and J. PAVILLARD, 1928. — *Vocabulaire de sociologie végétale*. Comm. SIGMA, 217 : 1-23.
- BROWN, J.H. and G.A. LIEBERMAN, 1973. — Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54 : 788-797.
- BUTET, A., 1985. — Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique des fèces. *Mammalia*, 49 : 455-483.

- BUTET, A., 1986. – Stratégie d'utilisation des ressources et déterminisme des choix alimentaires d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L.) : l'approche énergétique. *Acta Oecol. Oecol. Gener.*, 7 : 243-262.
- BUTET, A., 1987. – L'analyse microscopique des fèces : une technique non perturbante d'étude des régimes alimentaires des mammifères phytophages. *Arvicola*, 4 : 32-37.
- BUTET, A., 1990. – Teneurs azotées des ressources et choix trophiques du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) dans un système oligotrophe. *Can. J. Zool.*, 68 : 26-31.
- CAREY, H.V., 1985. – Nutritional ecology of yellow-bellied marmots in the white mountains of California. *Holarctic Ecology*, 8 : 259-264.
- CHAPUIS, J.L., 1980. – Méthode d'étude du régime alimentaire du lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus* L.), par l'analyse micrographique des fèces. *Rev. Ecol., Terre et Vie*, 34 : 159-198.
- COUTURIER, M., 1964. – *Le gibier des montagnes françaises*. Arthaud, Grenoble : 137-189.
- DEL MORAL, R., 1984. – The impact of the olympic marmot on subalpine vegetation structure. *Amer. J. Bot.*, 71 : 1228-1236.
- FRASE, B.A. and K.B. ARMITAGE, 1989. – Yellow-bellied marmots are generalist herbivores. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1 : 353-366.
- GENSAC, P. and B. ROITHE, 1974. – Carte de la végétation de la réserve de la Grande Sassière. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*. Chambéry, 5 : 77-103.
- GIANINI, C., 1925. – Tree climbing and insect eating woodchucks. *J. Mammal.*, 6 : 281-282.
- GOUNOT, M., 1969. – *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Ed. Masson et Cie, Paris, 314 p.
- HAMILTON, W.B. JR., 1934. – The life history of the rufescent woodchuck, *Marmota monax rufescens* Howell. *Ann. Carnegie Museum*, 23 : 85-178.
- HOLMES, W.G., 1984. – Predation risk and foraging behavior of the hoary marmot in Alaska. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 15 : 293-301.
- MANN, C. et G. JANEAU, 1988. – Occupation de l'espace, structure sociale et dynamique d'une population de marmottes des Alpes (*Marmota marmota*). *Gibier Faune Sauvage*, 5 : 427-445.
- MATISON, W.J., 1980. – Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11 : 119-161.
- PERRIN, C., D. ALLAINE and M. LE BERRE, 1993. – Socio-spatial organisation and activity distribution of the Alpine marmot, *Marmota marmota*. Preliminary results. *Ethology*, 93 : 21-30.
- PIGOZZI, G., 1984. – The den system of the Alpine Marmot in the National Park of Stevio, northern Italy. *Z. Säugetierk.*, 49 : 13-21.
- RONKIN, V. and V. TOKARSKY, 1990. – Qualitative and quantitative assessment of feeding habits of bobak, *Marmota bobak*, and long-tailed marmot, *M. caudata* (Rodentia, Sciuridae) in captivity. *Zool. J.*, 72 : 63-100.
- SQUIRES, V.R., 1982. – Dietary overlap between sheep, cattle and goats when grazing in common. *J. Range Manage.*, 35 : 116-119.