
**LE MARQUAGE JUGAL CHEZ LA MARMOTTE ALPINE : ASPECTS
COMPORTEMENTAUX.**

Marie-Claude BEL & Jacques COULON

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

Résumé : Le comportement de marquage de la marmotte alpine a été étudié dans le milieu naturel dans la réserve de la Sassièr (PNV, Savoie). Les résultats montrent que le taux horaire de marquage diminue régulièrement de Mai à Juillet. Tout au long de la saison, ce sont les adultes dominants reproducteurs qui présentent le taux horaire le plus élevé, les subordonnés de 2 ans ou plus marquent beaucoup moins. Nous n'avons pas observé de différences significatives en relation avec le sexe de l'émetteur. Chez les adultes dominants, le taux de marquage augmente avec la taille du territoire, chacun d'eux marquant environ 30 à 35% de la surface territoriale. Les marques olfactives sont déposées de manière prépondérante sur les terriers principaux mais aussi, par les adultes exclusivement, sur les limites territoriales. Les sites de marquage communs au mâle et à la femelle dominants représentent 13% de la surface du territoire. Il existe donc une complémentarité entre les deux membres du couple résident dont le marquage cumulé couvre 51% du territoire. Ces résultats, ainsi que le surmarquage systématique des marques étrangères observé lors de tests olfactifs, confirment le rôle du marquage dans la défense territoriale chez la marmotte alpine. Les autres fonctions sont également discutées.

Mots clés : *Marmota marmota*, marquage chimique, comportement sur le terrain, défense du territoire.

Abstract: Marking behaviour by cheek-rubbing in the Alpine marmot: field behavioural study. Scent-marking behaviour was studied in the Alpine marmot in the Natural Reserve of the Sassièr (PNV, Savoie). The marking rate by hour (MRH) decreased regularly from May to July in all animals. All over the active season, dominant adults marked much more than subordinates ($\geq$ 2-year-old). No significant difference was observed between dominant males and females. The MRH of the dominant pairs increased with the territory size, each of them marked about 30 to 35% of the territory area. The main burrow systems were the most marked sites by all the group members. Dominant adults also marked boundaries more than the central zone of the territory. Members of the dominant pair did not mark the same sites, so a complementary was observed between them. Together they marked about 51% of the territory area. These results, and the systematic over marking of foreign marks we observed in other studies, show the role of scent-marking in territorial defence in the Alpine marmot. Some other functions were also discussed. **Key-words :** *Marmota marmota*, scent-marking behaviour, field study, territorial defence..

La communication chimique, par les odeurs, est utilisée par la très grande majorité des espèces animales. Elle se caractérise par la persistance, plus ou moins prolongée, du signal émis au delà de l'instant de l'émission, ou rémanence.

Parmi ses diverses modalités, l'une est très répandue chez les mammifères et consiste à " marquer ", c'est à dire déposer sur un substrat matériel le produit de sécrétion de glandes variées, soit directement soit par l'intermédiaire des déchets organiques tels l'urine.

En 1968, Ewer définit le marquage comme une action motrice consistant à déposer des signaux chimiques sur des objets présents dans l'environnement, sur des congénères (allomarquage) ou sur soi-même (automarquage). Un arsenal très varié de sources glandulaires permet aux espèces de pratiquer cela et les formes de marquage seront aussi diversifiées que le sont la localisation des glandes impliquées, elles-mêmes extraordinairement variables d'un groupe taxonomique à un autre.

Les fonctions invoquées sont elles aussi multiples. Le marquage interviendrait lors de la reproduction, participerait au maintien de la cohésion sociale, faciliterait l'orientation et la familiarisation de l'animal dans son environnement habituel (domaine vital), contribuerait à la gestion défensive et au balisage du territoire défini comme la partie du domaine vital défendu contre toute intrusion étrangère. L'odeur de marquage serait aussi susceptible de transmettre des informations sur l'émetteur (âge, sexe, statut reproducteur et/ou social, identité de groupe ou même individuelle).

Chez la marmotte alpine, une glande jugale située entre l'oeil et l'oreille permet le dépôt de la substance de marquage sur le sol (entrées de terriers), les rochers ou tout objet présent sur le territoire familial (Perrin, 1993, Bel et al., 1995, Bel et Coulon, 1996). L'étude de ce comportement bien observable a permis de développer deux axes de recherche :

- 1 - l'étude du comportement de marquage dans le milieu naturel,
- 2 - l'étude du message chimique et de la composition de la substance de marquage.

Ce dernier point a fait l'objet d'un rapport antérieur (Bel et Coulon, 1996). Nous nous proposons de développer ci-dessous le premier point.

OBJECTIFS ET MÉTHODES

Le comportement de marquage peut être considéré comme un investissement en temps et en énergie (essentiellement motrice) pour l'animal qui l'exécute. Nous n'avons pas cherché à quantifier l'énergie ainsi mise en jeu mais plutôt à étudier l'influence des certains paramètres :

- quelle est l'évolution du marquage au cours de la saison ?
- quelle est la contribution des différents membres du groupe familial ?
- quelle est l'influence de la taille du territoire ?

Dans la mesure où l'animal a intérêt à minimiser l'investissement dans le marquage au profit d'autres activités primordiales telles la détection des prédateurs ou la prise alimentaire, existe-t-il une stratégie spatiale de marquage :

- existence de zones privilégiées pour marquer, si oui par qui ?
- importance du recouvrement odorant entre les divers membres du groupe.

L'étude a été menée sur le site de la Sassièr (Parc de la Vanoise, Savoie) de 1993 à 1996. Plus de 400 marmottes différentes appartenant à 15 groupes familiaux ont été capturées depuis 1990. Le sexe et l'âge des membres de chaque groupe sont connus ainsi que leur statut social. Les animaux sont identifiables à distance à l'aide de marques auriculaires colorées et ou de teintures capillaires personnalisées.

Dans chacun des groupes suivis, le territoire a été cartographié à l'aide de mesures directes sur le terrain, complétées par un relevé en photographie aérienne. Une maille de 10x10 mètres est ensuite superposée au plan du territoire et les traits les plus visibles (gros blocs rocheux par exemple) y sont reportés ainsi que l'emplacement des terriers principaux ou accessoires.

Pour un groupe donné, chaque animal de 2 ans ou plus, est suivi à tour de rôle pendant une heure (focal animal sampling). Ce suivi est répété 10 fois au cours des sessions d'observation. Les animaux de 1 an ou les jeunes de l'année n'ont pas été suivis, leur taux de marquage étant très faible ou nul (Coulon et al., 1993)

Au total, 30 individus appartenant à 8 groupes différents ont été suivis : 10 mâles adultes dominants, 11 femelles dominantes, 4 mâles et 5 femelles subordonnés de 2 ans ou plus. En plus de 330 heures d'observation, le dépôt de plus de 6000 marques a pu ainsi être relevé et reporté sur les plans territoriaux, donnant un bilan de la répartition spatiale des marques. En outre, un taux horaire de marquage a été calculé pour chaque animal étudié à l'aide de la formule suivante : Taux horaire = nombre total de marques / durée totale d'observation.

RÉSULTATS

Le taux horaire de marquage

Au cours de la saison le taux de marquage diminue régulièrement de Mai à Juillet (figure 1). Des études antérieures (Coulon et al., 1993; Bel et al., 1995) avaient montré que cette diminution se poursuit jusqu'en Septembre.

Quelle que soit la période considérée, le taux de marquage est prépondérant chez les adultes reproducteurs (figure 2). Les subordonnés de deux ans marquent eux-mêmes plus que les yearlings (Coulon et al., 1993). Il est à noter que seuls les membres du couple résident effectuent régulièrement et au moins quotidiennement, des " circuits de marquage " de longue durée (maximum observé 51 minutes) consacrés presque exclusivement à marquer systématiquement de nombreux sites à l'intérieur mais surtout aux limites de leur domaine.

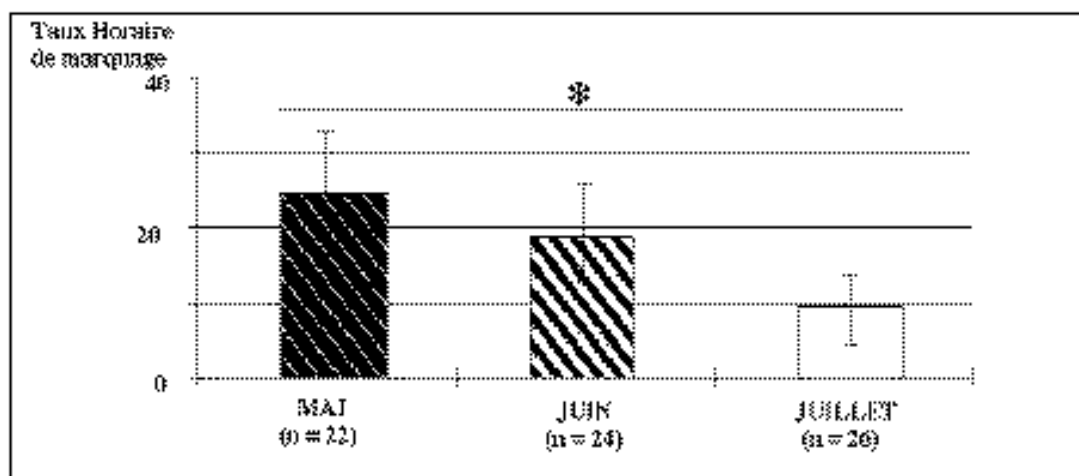


Figure 2 : Effet du statut social sur l'activité de marquage.

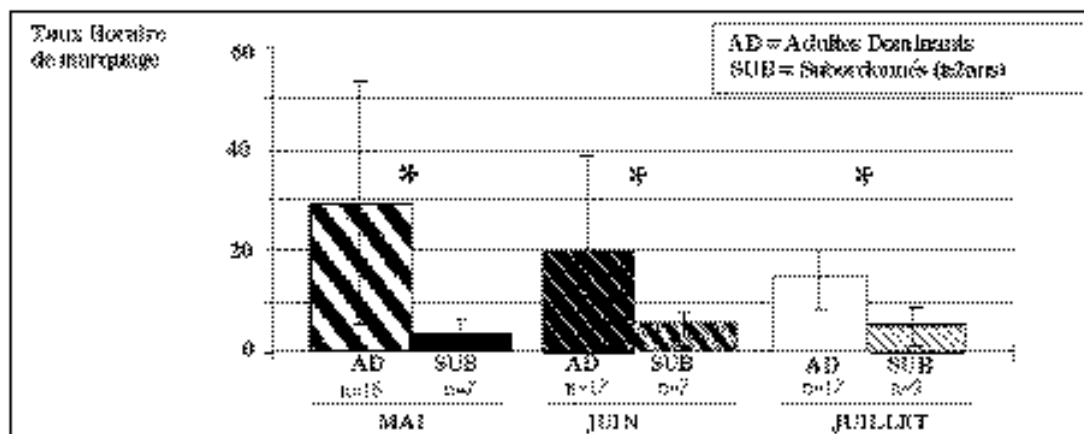


Figure 2 : Effet du statut social sur l'activité de marquage.

L'effet sexe, calculé sur les seuls adultes dominants n'est pas significatif (figure 3). En réalité, les mâles dominants semblent contribuer davantage que les femelles en début de saison mais la différence n'est pas significative peut-être par suite d'un effectif trop faible en individus.

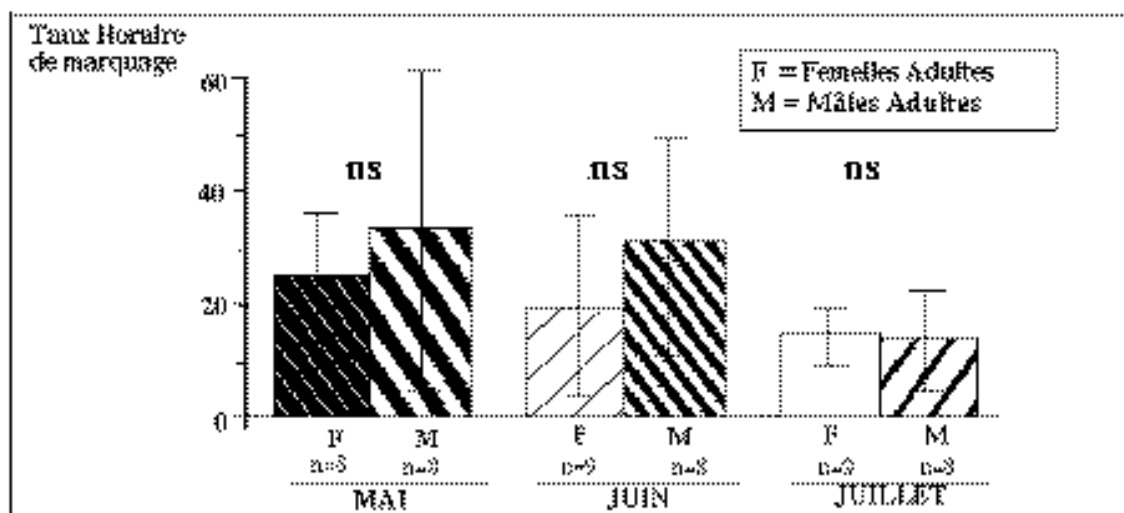


Figure 3 : Effet du sexe sur l'activité de marquage

Le taux horaire de marquage est d'autant plus important que la taille du territoire augmente (figure 4). Cet effet est très net en Juin puis s'affaiblit. De la même manière, en début de saison au moins, l'effet taille du territoire affecte davantage le taux horaire des mâles que celui des femelles.

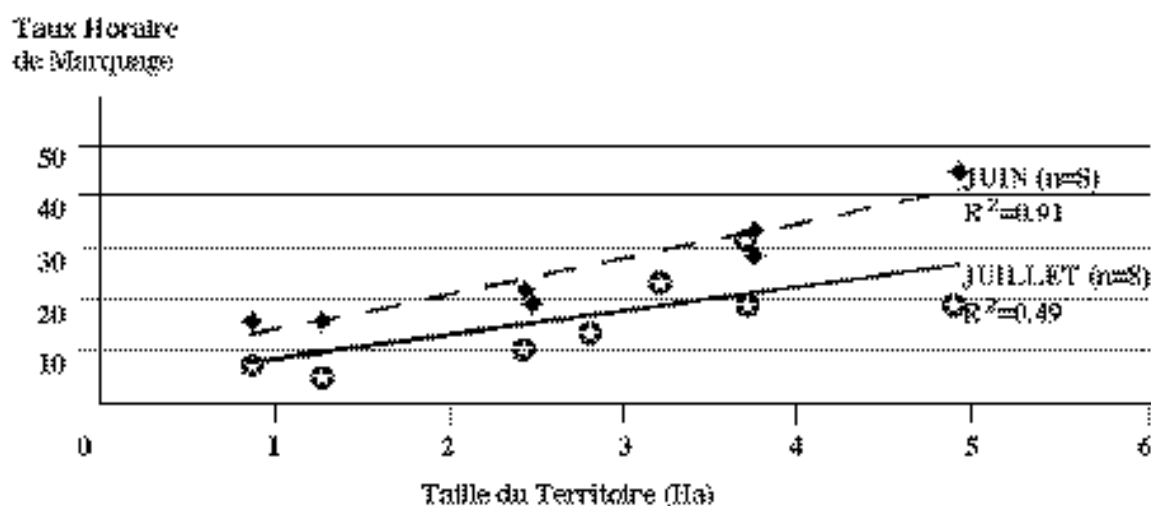


Figure 4. Effet de la taille du territoire sur l'activité de marquage du couple.

La distribution spatiale des marques.

Les adultes marquent chacun environ 35% de la surface territoriale totale, alors que la contribution de l'ensemble des subordonnés varie de 10 à 25%, fonction de leur nombre.

Le couple adulte marque globalement de 43 à 76 % du territoire (médiane : 51%).

Nous avons cherché à préciser le recouvrement spatial des zones marquées par chacun des membres du groupe en calculant la surface en % des emplacements (mailles) de marquage communs à différents " couples " d'individus du groupe. Il apparaît que 13 % des sites sont communs au mâle dominant et à la femelle dominante. Les sites marqués exclusivement par les seuls subordonnés représentent de 2 à 9% seulement de la surface totale.

Pour répondre à la question de l'existence de zones privilégiées de marquage, chaque territoire a été divisé en trois parties : une zone périphérique frontalière constituée d'une bande interne de 20 mètres à partir de la limite territoriale, une zone des terriers principaux incluant les mailles où se situent les entrées et une marge de 10 mètres autour de ces mailles, une zone restante dite centrale. L'hypothèse testée est celle d'une équirépartition des marques proportionnelle à la surface des zones délimitées. La distribution observée est comparée à la distribution théorique par des tests du χ^2 .

Pour tous les adultes suivis la distribution spatiale observée s'écarte totalement de la distribution théorique. Tous les tests sont significatifs ($p < 0,0001$). Il apparaît que ceci résulte d'un très fort excès de marques déposées sur les zones des terriers principaux. Chez les subordonnés cette tendance existe aussi mais moins systématiquement. L'effet " terrier principal " est si fort qu'il masque tout autre effet et ne permet pas de comparer zone centrale et zone périphérique.

Les tests ont donc été repris en éliminant la zone des terriers des comparaisons. La zone périphérique est alors marquée significativement plus chez une majorité d'adultes, les autres se partageant les

autres stratégies (Tableau I). Par contre ceci n'est pas vérifié pour les subordonnés. Il est intéressant de signaler que dans 8 groupes sur 10, au moins un des deux adultes adopte la stratégie de marquage prédominant sur la zone frontalière.

TYPE DE MARQUAGE	NOMBRE D'INDIVIDUS	REPARTITION			
		Mâles		Femelles	
		Ad	Sub	Ad	Sub
	n=13	60%	25%	54,5%	0%
	n=8	20%	75%	18,2%	25%
	n=8	20%	0%	27,3%	75%

Tableau I : Localisation des marques dans le territoire.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Un premier point apparaît clairement : le marquage prépondérant de la part du couple adulte résident. Des faits comparables ont été relevés chez la marmotte à ventre jaune (Brady, 1997), la marmotte dorée (Blumstein et Henderson, 1996). Chez la marmotte arctique (*M. broweri*, Rausch et Bridgens, 1989), en outre, la glande de marquage ne semble pleinement fonctionnelle qu'à l'âge de deux ans. Par contre, tous les individus semblent marquer de façon comparable chez la marmotte commune (Walro et al., 1983) dont le développement est nettement plus rapide. Il est tentant de relier ceci à la maturité sexuelle mais on doit remarquer qu'un effet " statut social " est certainement impliqué également, comme cela est attesté chez de très nombreuses espèces de Mammifères. Dans cette perspective, le marquage faible des subordonnés pourrait être le résultat d'une inhibition physiologique par les dominants ou bien d'une dissuasion à marquer abondamment pour ne pas susciter de réactions agressives de la part des dominants, comme ceci a été proposé par Gosling (1982) ou Hurst (1990).

Un deuxième point est la diminution au cours de la saison active, également signalée par Lenti-Boero (1995) et retrouvée par Barash (1989) chez *Marmota olympus*. Chez de nombreuses espèces, l'intensité de marquage est corrélée à la période de reproduction. En particulier chez la marmotte alpine, le taux de testostérone diminue fortement chez les mâles dès le mois de Juin (observations personnelles) ou Juillet en captivité (Saboureau et Lacroix, 1995). Toutefois cela n'explique pas la diminution observée chez les femelles, dont les variations hormonales, sur le long terme, dépendent essentiellement de la

présence ou non de la gestation. Or, nous n'avons pas trouvé de différences entre femelles gestantes et non gestantes.

On pourrait aussi penser à la nécessité de renouveler les marques territoriales en début de saison, suite à une longue période d'hibernation et d'enneigement du territoire dont le balisage a certainement été effacé. Des observations faites sur le castor au sortir de l'hiver vont dans ce sens (Hodgon, 1978 in Rosell et al., 1998). Les observations anecdotiques d'une recrudescence du marquage de la part d'un nouveau résident après éviction de l'ancien occupant (Lenti-Boero, 1995) témoignent aussi de cette nécessité de tout résident à baliser son territoire par ses propres marques. Au sortir de l'hibernation, il s'agirait de signaler par des marques fraîches l'occupation des lieux, lors d'un changement de résident, le résultat serait de substituer l'odeur du nouvel occupant à celle de l'ancien évincé.

Nous avons noté une corrélation positive entre taille du territoire et taux horaire de marquage. Gorman (1990) a argumenté sur cet aspect en remarquant que chez les hyènes, une rupture de stratégie se produit lorsque la taille du territoire est telle que le marquage des bordures devient trop coûteux car la distance à parcourir est trop grande. En ce cas, un marquage de densité croissante en direction du centre est réalisé. Chez la marmotte, un tel seuil n'est pas atteint sur notre site d'étude. Même les plus grands territoires étudiés continuent d'être marqués de la même façon. Il se peut que les variations observées de la surface ne soient pas suffisantes pour révéler un mécanisme comparable, mais de toute façon, l'augmentation de l'activité de marquage avec la taille du domaine vital illustre clairement le fait que le marquage est un comportement coûteux par le temps et l'énergie qu'il nécessite. Dans ces conditions, on peut s'attendre à l'existence d'une stratégie de marquage optimisée eu égard à l'objectif poursuivi.

Il semble exister une certaine complémentarité entre le mâle et la femelle adulte dont le recouvrement des sites marqués est relativement faible (13%). Ceci permet au couple dominant de répartir les marques sur environ 51% de la surface territoriale totale pour un investissement moindre de chacun des partenaires.

De la même façon, le marquage prépondérant aux frontières permet d'économiser l'investissement pour une efficacité satisfaisante. Le territoire est marqué sur ses limites permettant à tout intrus d'être immédiatement informé de son occupation. Un mécanisme de comparaison de l'odeur des marques avec celle du résident pourra alors intervenir en cas de rencontre, conformément à l'hypothèse de Gosling (1982).

La faible contribution spatiale des subordonnés est à remarquer. En fait ceux-ci marquent peu et surtout les terriers principaux, dont le taux de marquage est considérable de la part de tous les membres du groupe familial.

En conclusion, localisation des marques, participation majoritaire du couple dominant, taux maximum en début de saison alors que le balisage est probablement inexistant, ainsi que le recouvrement systématique des marques étrangères (Bel et al., 1995, Bel et Coulon, 1996) vont clairement dans le sens d'une fonction de défense territorial du marquage chimique chez la marmotte alpine. Le marquage mixte surabondant sur les terriers principaux, où les marmottes passent beaucoup de temps, et lieu des premières explorations de la part des marmottons émergeant pour la première fois du terrier de mise bas, pourrait assurer d'autres rôles tels que le renforcement de la cohésion sociale entre tous les membres du groupe familial, la familiarisation avec le domaine familial chez les marmottons, leur permettant ensuite de s'orienter dans le reste du territoire grâce à la détection d'odeurs familières.

BIBLIOGRAPHIE

- BARASH, D.P. 1989. *Marmots : social behavior and ecology*. Stanford University Press, Stanford, California.
- BEL, M.-C., PORTERET, C. & COULON, J. 1995. Scent deposition by cheek-rubbing in the Alpine marmot (*Marmota marmota*) in the French Alps. *Can. J. Zool.*, 73 (11) : 2065-2071.
- BLUMSTEIN, D.T. & HENDERSON, S.J. 1996. Cheek-rubbing in golden marmots (*Marmota caudata aurea*). *J. Zool. Lond.*, 238 : 113-123.
- BRADY, K.M. 1997. *Scent-marking in the yellow-bellied marmot* (*Marmota flaviventris*). Master thesis, University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- COULON, J., PORTERET, C. & LE BERRE, M. 1994. Scent-marking by cheek-rubbing in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Pol. Ecol. Stud.*, 20 (3-4) : 311-315.
- EWER, R.F. 1968. *Ethology of mammals*. Logo Press Ltd., London.
- GORMAN, M.L. 1990. Scent marking strategies in mammals. *Revue Suisse Zool.*, 97 (1) : 3-29.
- GOSLING, L.M. 1982. A reassessment of the function of scent marking in territories. *Z. Tierpsychol.*, 60 : 89-118.
- HURST, J.L. 1990. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. I. Communication between males. *Anim. Behav.*, 40 : 209-222.
- LENTI-BOERO, D. 1995. Scent deposition behaviour in Alpine marmots (*Marmota marmota* L.) : its role in territorial defence and social communication. *Ethology*, 100 (1) : 26-38.
- PERRIN, C. 1993. *Organisation socio-spatiale et distribution des activités chez la marmotte alpine* (*Marmota marmota* Linné 1758). Thèse de Doctorat, Université Paris VII, Paris.
- RAUSCH, R.L. & BRIDGENS, J.G. 1989. Structure and function of sudoriferous facial glands in Nearctic marmots, *Marmota* spp. (Rodentia: Sciuridae). *Ann. Anz.*, 223 (5/6) : 265-282.
- ROSELL, F., BERGAN, F. & PARKER, H. 1997. Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*). *J. Chem. Ecol.*, 23 (3) : 673-689.
- SABOUREAU, M. & LACROIX, A. 1995. Seasonal endocrine profiles in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Ibex* (J.M.E.), 2 : 42.
- WALRO, J.M., MEIER, P.T. & SVENDSEN, G.E. 1983. Anatomy and histology of the scent glands associated with the oral angle in woodchucks. *J. Mammal.*, 64 (4) : 701-703.