



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



Ecologie et répartition de la marmotte de l'Himalaya (Rodentia, Sciuridae, *Marmota himalayana* Hodgson, 1841) en République Populaire de Chine

Alexander A. Nikol'skii*, Wang Chi*, Elena Vanisova* et Raymond Ramousse

* Université russe de l'amitié des peuples (RUDN University), Podolskoé chaussée, 8/5, Moscou, Russie, 115093. Correspondance E. Vanisova. vanhelen@mail.ru

Résumé. – Une revue de la distribution et de l'écologie de la marmotte de l'Himalaya (*Marmota himalayana* Hodgson, 1841) sur le territoire de la République Populaire de Chine est réalisée en utilisant la littérature en chinois. En Chine, la marmotte himalayenne habite le plateau du Qinghai-Tibet depuis la limite supérieure des arbres jusqu'à la ligne de neige aux altitudes de 1800 à 5670 m. En raison de l'élévation des montagnes, l'espèce pénètre loin au sud, dans l'Himalaya, presque au 27° N. La progression la marmotte de l'Himalaya au nord est entravée par les déserts de l'Asie centrale. La plus grande densité de la population de cette marmotte s'observe dans la partie inférieure des pentes de la plaine des basses terres. La marmotte de l'Himalaya se nourrit principalement des parties végétatives de nombreuses espèces de céréales (Gramineae), de carex (Cyperaceae), de légumineuses (Fabaceae), de sarrasin (Polygonaceae) et de rosacée (Rosaceae). Elle gravite à proximité des établissements humains, où le pâturage du bétail favorise le renouvellement constant des pousses apicales des plantes que les marmottes mangent. La plus grande activité au sol est observée en juillet-août, la plus faible en septembre. La plus grande activité quotidienne a été observée 3 heures après le lever du soleil et 4 heures avant le coucher du soleil. La famille comprend un mâle et une femelle adultes, des jeunes d'un an et de deux ans. Les terriers de la marmotte himalayenne sont de deux types : permanents et temporaires. La température de l'air dans les terriers varie de 1° C à 7° C, l'humidité relative de l'air est proche de 100 %. Les marmottes entrent en hibernation dans la troisième décade d'octobre. L'hibernation dure 5-8 mois. Après la sortie d'hibernation, des marmottes s'accouplent. La grossesse des femelles dure 30-35 jours. La portée comprend 4-6 marmottons.

La marmotte de l'Himalaya est l'un des composants actifs des foyers naturels de la peste, ce qui est particulièrement important pour la Chine dans le cadre de l'exploitation du chemin de fer Qinghai-Tibet.

Mots-clés. – Marmotte de l'Himalaya, République Populaire de Chine, distribution, écologie, plateau du Qinghai-Tibet.

Ecology and distribution of the Himalayan marmot (Rodentia, Sciuridae, *Marmota himalayana* Hodgson, 1841) in the People's Republic of China

Abstract. – Review of the distribution and ecology of the *Marmota himalayana* in the People's Republic of China. In China, the Himalayan marmot inhabits the Qinghai-Tibet Highlands, from the upper boundary of the forest and up to the snow line at altitudes from 1800 to 5670 m. Due to the elevation of the mountains, the species penetrates far to the south, in the Himalayas, almost at 27° N. Its progression to the north is hampered by the deserts of Central Asia. The highest population density of this marmot is observed at the bottom of the slopes. The Himalayan marmot feeds mainly on the vegetative parts of many species of cereals, sedges, legumes, knotweed and rose families. The greatest daily activity was observed 3 hours after sunrise and 4 hours before sunset. The family includes one adult male and one adult female,

some yearlings and two year old. The burrows of the Himalayan marmot are of two types: permanent and temporary. The air temperature in the burrows varies from 1° C to 7° C, the relative humidity of the air is close to 100 %. Hibernation begins in the third decade of October and lasts 5-8 months. After hibernation, marmots mate. The pregnancy of the females lasts 30-35 days. There are 4-6 cubs in the litter.

The Himalayan marmot is one of the active components of the natural foci of the plague, which is particularly important for China in the context of the Qinghai-Tibet Railway.

Keywords. – Himalayan marmot (*Marmota himalayana*), People's Republic of China, distribution, ecology, Qinghai-Tibet Highlands.

INTRODUCTION

Compte tenu du petit nombre de publications en russe consacrées à la marmotte de l'Himalaya, et de l'intérêt traditionnellement élevé pour l'étude des marmottes en Russie et dans certains pays voisins, notre rapport, en utilisant la littérature en chinois, fait la synthèse sur la distribution et l'écologie de la marmotte de l'Himalaya en Chine. L'intérêt constant pour l'écologie des marmottes s'explique par leur influence puissante sur les écosystèmes, leur vaste distribution et leur grande importance pratique, surtout du fait de leur participation active au maintien d'un foyer naturel de la peste dans les zones densément peuplées d'Asie centrale.

La marmotte de l'Himalaya est l'un des composants les plus importants du foyer d'Asie centrale de la peste. La zone de répartition de cette marmotte coïncide avec celle du microbe de la peste (SUNTSOV & SUNTSOVA, 2006), microbe isolé pour la première fois en 1954 dans la province du Qinghai (DZI SHULI, 1988 ; WANG ZHIJUN, 1992). D'autres études ont montré que les porteurs de l'agent causal de la peste sont communs chez la marmotte de l'Himalaya. En général, il s'agit de trois types de puces : *Callopsylla dolabris*, *Oropsylla silantiewi*, *Rhadinopsylla ralipsyllali* (WANG ZHIJUN, 1992).

Ces dernières années, en Chine, l'étude de l'écologie de la marmotte de l'Himalaya a été particulièrement importante dans le cadre de la construction du chemin de fer Qinghai-Tibet. L'exploitation de l'autoroute trans-tibétaine augmente considérablement le risque de contact humain avec les rongeurs et leurs puces porteuses de la bactérie de la peste *Yersinia pestis* affectant les populations de rongeurs et l'Homme (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009). Ainsi, depuis les années 1990, non seulement des épizooties de peste ont été régulièrement enregistrées dans les colonies des marmottes de l'Himalaya, mais aussi des cas de peste chez l'homme (LUO XINZHI & HAI RONG, 2010).

En utilisant les informations disponibles dans la littérature scientifique chinoise sur la marmotte de l'Himalaya, nous avons pu distinguer dans notre revue des articles tels que : la distribution de la marmotte himalayenne en Chine, ses habitats, l'organisation et l'utilisation des terriers, la nutrition, la reproduction, les activités saisonnière et quotidienne, y compris l'activité liée à l'hibernation et la mue. Il a été utile de comparer certaines caractéristiques de l'écologie de la marmotte de l'Himalaya avec les caractéristiques écologiques d'autres espèces de marmottes d'Eurasie.

La marmotte de l'Himalaya dans son habitat naturel (au Népal) est représentée sur la Fig.1.



Figure 1. Marmotte de l'Himalaya près du terrier sur un pâturage de bétail. Le massif montagneux du Manaslu (Népal central), à 3 530 m d'altitude (Ph. A.A. Nikol'skii, fin avril 2004).

DISTRIBUTION

Décrivant la répartition de la marmotte de l'Himalaya, nous nous référons, entre autres, aux provinces chinoises concernées. Mais en raison de l'échelle limitée de la carte (Fig. 2), nous n'avons pas décrit les limites des provinces. Comme option de compromis, nous avons identifié les centres administratifs des provinces et la ville de Lijiang, dont le voisinage est la limite sud de l'aire de répartition de la marmotte de l'Himalaya en Chine. À la première mention des provinces, leurs centres administratifs sont indiqués entre parenthèses.

Bien que la marmotte soit appelée «himalayenne», elle devrait s'appeler «thibétaine» du fait de sa distribution : la majeure partie de son aire de répartition se trouvant au Tibet (au sens large de ce toponyme, YUSOV, 1958), seules des populations marginales pénètrent dans l'Himalaya (NIKOL'SKII & ULAK, 2005).

L'espèce comprend deux sous-espèces : *M. himalayana himalayana* Hodgson, 1841 et *M. h. robusta* Milne-Edwards, 1871 (GROMOV *et al.*, 1965). *M. h. himalayana* est répartie dans la partie sud de la Région autonome du Tibet, Xizang (Lhassa) et *M. h. robusta* se trouve dans la province du Qinghai (Xining), dans la Région autonome du Tibet, à l'ouest de la province du Sichuan (Chengdu), dans les provinces du Yunnan (Kunming), du Gansu (Lanzhou) et dans la Région autonome ouïgoure du Xinjiang (Ouroumtsi) (HOFFMANN *et al.*, 2010).

En Chine, la marmotte himalayenne habite le plateau du Qinghai-Tibet et ses zones adjacentes (Fig. 2) à l'est jusqu'au sud de la province du Gansu et jusqu'à l'ouest de la province du Sichuan, au sud jusqu'au Tibet et jusqu'au nord-ouest de la province du Yunnan, et au nord jusqu'au nord du système des chaînes Qilianshan

dans la province du Gansu (MENG DEJUN, 1996). Le plateau du Qinghai-Tibet n'est pas seulement la partie principale de l'aire de répartition de la marmotte de l'Himalaya, mais, selon ZHAO ZHONGSHI (1982), le centre d'origine de l'espèce.

La marmotte de l'Himalaya habite de nombreuses chaînes de montagnes chinoises telles que Kunlun, Bayankara Ula, Amne Machin, Arkatag, Altyn tag, Karakorum dans la Région autonome du Tibet, Nanshan dans la province du Gansu, Hengduanshan (montagnes sino-tibétaines) au nord-ouest de la province du Sichuan et des massifs montagneux Dechen, Shangri-La, Lijiang au nord-ouest de la province du Yunnan (ZHAO ZHONGSHI, 1982). Les limites sud de la zone de répartition de la marmotte himalayenne se sont étendues à la frontière du Tibet avec l'Himalaya et aux versants sud du massif montagneux du Karakorum au Cachemire (WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983).

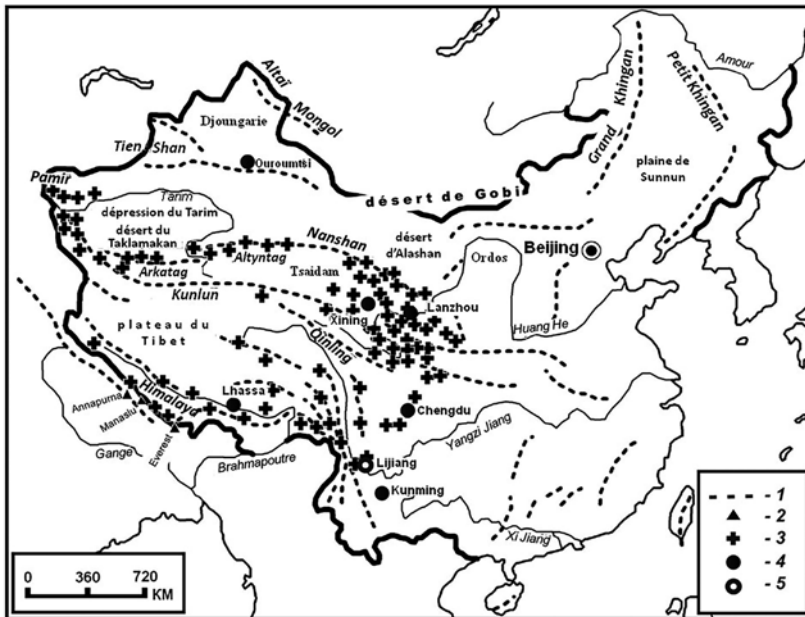


Figure 2. Répartition de la marmotte de l'Himalaya sur le territoire de la République Populaire de Chine (selon NIKOL'SKII *et al.*, 2014). Les détails de la répartition de la marmotte de l'Himalaya, sur la base desquels la carte a été établie, ont été publiés dans HOFFMANN *et al.*, 2010.

- 1 – Systèmes de montagne ;
- 2 – Sommets de montagne ;
- 3 – Répartition de la marmotte de l'Himalaya ;
- 4 – Centres administratifs des provinces ;
- 5 – Ville de Lijiang dont le voisinage est la limite sud de l'aire de répartition de la marmotte himalayenne en Chine.

La répartition des espèces de marmottes de montagne est limitée par le rapport entre la latitude géographique des montagnes et leur altitude. L'altitude élevée des montagnes permet à la marmotte himalayenne de pénétrer loin au sud (NIKOL'SKII & ULAK, 2005). Dans la région de Hengduanshan, y compris la partie orientale du Tibet, l'ouest de la province du Sichuan (Lixian, Litang) et l'ouest de la province du Yunnan

(Shangri-La, Lijiang), l'aire de répartition de la marmotte de l'Himalaya atteint 27°15' - 29°20' N et 98°25' - 100°25' E. Elle s'étend du Paléarctique à la région indo-malaise (ZHAO ZHONGSHI, 1982). C'est le seul cas de pénétration de marmottes eurasiennes au-delà du Paléarctique. La limite sud de la marmotte himalayenne en Chine se trouve aux environs de la ville de Lijiang dans la province du Yunnan (27°15' N).

La progression de l'espèce vers le sud est favorisée par les hautes montagnes sino-tibétaines (Hengduanshan). Dans cette zone, à une latitude de 27°06' N, la limite des arbres s'élève à 4200 m, au-dessus desquels se trouvent des arbustes et des prairies alpines, ce qui permet aux marmottes de s'installer entre 4200 et 4800 m au-dessus du niveau de la mer jusqu'au glacier de Yulong Xueshan. Ce glacier, le plus haut des glaciers du sud de la Chine, atteint une hauteur de 5596 m (ZHAO ZHONGSHI, 1982). Ainsi, les limites sud de la distribution de la marmotte de l'Himalaya, tant dans l'Himalaya que dans les montagnes sino-tibétaines, atteignent près de 27° N.

La limite nord de l'aire de répartition de la marmotte de l'Himalaya est formée par les crêtes montagneuses de Kunlun, Altyn tag et Qilianshan. Ces crêtes sont des corridors écologiques entre les déserts du Taklamakan, de Gobi et d'Alashan au nord et la plaine désertique de haute montagne Tsaidam, située à une altitude de 2000-3000 m les chaînes Altyn tag, Nanshan et Kunlun (Fig. 2) (NIKOL'SKII *et al.*, 2014).

Les barrières qui limitent l'expansion de l'aire de répartition de la marmotte de l'Himalaya au nord et au nord-ouest sont les déserts plats de l'Asie centrale. Leurs extensions énormes sur le territoire chinois sont insurmontables pour les marmottes (NIKOL'SKII *et al.*, 2014). Ces déserts s'étendent d'ouest en est sur plusieurs milliers de kilomètres : la dépression du Tarim, y compris l'un des plus grands déserts du monde (le désert du Taklamakan), et aussi les déserts d'Alashan, de Gobi, d'Ordos, le plateau de loess.

L'expansion de l'aire de répartition de la marmotte de l'Himalaya à l'ouest est limitée par les sommets couverts de glaciers, et les rivières. Les sommets de Muztagata (7546 m) et de Chogori (8611 m), situés sur la rive orientale du cours supérieur de la rivière Yarkend, constituent sa frontière occidentale. Ces deux sommets, ainsi que le fleuve Yarkand, affluent du Tarim, représentent une barrière séparant les aires de répartition de la marmotte de l'Himalaya et celle de la marmotte rouge, ou à longue queue (*M. caudata*).

Selon LIAO LIFU (comm. pers.), il existe une petite zone de chevauchement des marmottes de l'Himalaya et des marmottes rouges, dans le sud-ouest de la dépression du Tarim (à Tedon, Tashkurgan, coordonnées géographiques 37°68' N, 76°21' E), mais on ne connaît pas de colonies communes à ces deux espèces.

Dans la Région autonome ouïgoure du Xinjiang, la marmotte de l'Himalaya est présente dans les montagnes de Kunlun depuis le cours supérieur de la rivière Yadigar, à l'est. Elle est absente à l'ouest, sur le versant nord de Kunlun, du fait de la barrière formée par la rivière Yadigar. Les montagnes qui se trouvent sur la rive droite (est) du cours supérieur de la rivière Yadigar forment ainsi la limite ouest de l'aire de répartition de la marmotte de l'Himalaya (WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983).

HABITATS

Dans l'aire de répartition en Chine, la marmotte de l'Himalaya se trouve de la limite supérieure des forêts à la ligne de neige de 1800 à 5670 m d'altitude (WANG ZHIJUN, 1992 ; HOFFMANN *et al.*, 2010). NIKOL'SKII & ULAK (2005) avaient signalé que la limite inférieure de présence de la marmotte himalayenne ne descendait pas en dessous de 3000 m, ce qui est vrai pour le Népal, mais ne correspond pas aux particularités de la Chine.

Dans la Région autonome du Tibet (Xizang) et dans la province du Qinghai, les marmottes habitent des prairies alpines et montagneuses avec des buissons, principalement à une altitude de 3750 à 5200 m, atteignant parfois 5670 m. Outre les déserts du nord-ouest et certaines zones forestières du sud, les marmottes sont réparties dans presque toute la région. Ici, selon l'habitat, la densité de population des marmottes varie considérablement, de 8 à 114 individus par km² (XIE YAN & SMITH, 2009 ; HOFFMANN *et al.*, 2010).

Dans les montagnes de Kunlun, les marmottes sont communes de 3300 à 4300 m d'altitude. Mais les habitats les plus propices sont concentrés dans une ceinture de steppe étroite, de 3500 à 4100 m, où prédominent des colonies de type bandelette ou ruban, disposées en plusieurs niveaux le long du réseau de drainage (BIBIKOV, 1967). Dans ces colonies, la densité de la population atteint 10 ± 20 individus par km². À une altitude de 2500 à 2800 m, les marmottes sont occasionnellement trouvées dans de petites localités dispersées (ZHAO ZHONGSHI, 1982).

Dans la province du Gansu, dans la partie orientale des chaînes systémiques de Qilianshan (Nanshan), les marmottes préfèrent s'installer à des altitudes allant de 3000 à 3500 m. Au-dessous de 3200 m et au-dessus de 3500 m d'altitude, le nombre de terriers diminue. Le choix de l'habitat est influencé par l'angle d'inclinaison de la pente. L'optimum de la pente est de 5° à 15° d'inclinaison. À mesure que l'angle d'inclinaison de la pente augmente, le nombre de terriers diminue (DAI SHI-MEI *et al.*, 2008).

La marmotte himalayenne occupe le plus souvent les prairies avec une herbe fine et des arbustes. Dans la plupart de ses habitats, les carex, l'égopode podagraire (*Aegopodium podagraria*) et l'herbe à plumes (*Stipa*) sont communs. Lorsque la steppe des prés devient une steppe sèche ou déserte, la densité de la population de marmottes diminue. Si les arbustes sont absents dans ces habitats arides sur le versant nord des montagnes, mais si les espèces de *Clethra sp.* et la potentille frutescente (*Potentilla fruticosa*) sont bien développées, le nombre de marmottes augmente à nouveau (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

D'autres auteurs notent que la marmotte de l'Himalaya occupe des habitats relativement arides et des paysages ouverts (WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983 ; KHAN CHONGXUAN, 2005 ; HOFFMANN *et al.*, 2010). Sur le plateau du Qinghai-Tibet, elle vit souvent dans des vallées de haute montagne, où elle préfère les pentes ensoleillées et bien chauffées. Mais, la plus grande densité de la population de marmottes s'observe dans la plaine des basses terres, dans la partie inférieure des pentes chauffées. Sur les terrasses et les vallées des rivières, les marmottes sont moins présentes (WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983).

Dans les années 1960, la superficie occupée par les marmottes de l'Himalaya sur le plateau du nord-ouest de la Chine était très élevée, mais dans les années 1990, les habitats convenables ont été considérablement réduits. La transformation anthropogénique du paysage et le développement de la chasse aux marmottes les ont déplacés des habitats ouverts des steppes des prés à la périphérie des prairies de steppe forestière et des prairies avec des arbustes (LEE DOSHOW, 1995).

DAI SHI-MEI *et al.* (2008) distinguent des facteurs géographiques et écologiques influençant la distribution des marmottes dans la province du Gansu. Les principaux facteurs géographiques, selon leurs observations, sont l'altitude, l'inclinaison de la pente et la latitude. Les facteurs écologiques, tels que la hauteur de la couverture végétale et la biomasse aérienne, ont un effet conjoint avec les facteurs géographiques énumérés ci-dessus. La plus forte densité de terriers par unité de surface a été enregistrée dans les habitats, où la hauteur de la couverture herbeuse est de 10-15 cm et la biomasse aérienne dépasse 150 g par m². Une hauteur de la couverture herbeuse supérieure à 15 cm est défavorable à la détection par les marmottes de leurs prédateurs, ce qui réduit le nombre de terriers par unité de surface (DAI SHI-MEI *et al.*, 2008).

La proximité des habitations humaines, des routes et des terres agricoles attire les marmottes (Fig. 3). La fréquence des terriers diminue avec l'éloignement des habitations humaines et des routes (DAI SHI-MEI *et al.*, 2008).



Figure 3. Les terriers de la marmotte de l'Himalaya sur le plateau du Nord-Ouest dans la province du Qinghai (République Populaire de Chine), altitude : 3100 m.

A – Les entrées des terriers, des tertres de terre rejetée hors des terriers, des sentiers entre les entrées du terrier – les éléments stables principaux, les attracteurs essentiels du champ biologique de signaux dans la colonie des marmottes ;

B – Au premier plan, l'entrée du terrier de la marmotte de l'Himalaya ; à l'arrière-plan, la route et les terres agricoles régulièrement utilisées par les gens sont visibles ;

Les deux images montrent des traces de pâturage du bétail (Ph. A.A. Nikol'skii, août 2012)

Au Népal voisin (Fig. 1), comme en Chine, les marmottes tolèrent également la présence humaine (NIKOL'SKII & ULAK, 2006). L'attraction des marmottes de l'Himalaya par les habitations humaines est probablement liée au pâturage. Le pâturage favorise le renouvellement constant des pousses apicales des plantes consommées par les marmottes. Auparavant, nous avions suggéré que la marmotte de l'Himalaya partageait jadis des pâturages avec des yaks (*Poephagus mutus*), qui étaient non seulement communs mais aussi nombreux au Tibet (PRZHEVALSKY, 1946), dans la partie principale de l'aire de répartition de la marmotte de l'Himalaya. Actuellement, la place du yak sauvage est occupée par du bétail, y compris des yaks domestiques, dont le mode de vie diffère peu du mode de vie de leurs ancêtres sauvages (NIKOL'SKII & ULAK, 2006).

L'attraction des marmottes par les paysages anthropisés augmente le risque de contact entre les marmottes et leurs puces, d'une part, et l'homme, d'autre part, augmentant ainsi le risque de peste humaine, ce qui préoccupe beaucoup le service médical chinois (LUO XINOZHI & HAI RONG, 2010).

TERRIERS

Une colonie de la marmotte himalayenne réunit plusieurs familles. La famille comprend un mâle et une femelle adultes, des jeunes d'un an et de deux ans. Chaque famille occupe son territoire, avec un terrier principal séparé, permanent et plus compliqué. Les jeunes animaux se dispersent après leur maturité sexuelle (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

Les terriers des marmottes de l'Himalaya sont de deux types : permanents ou temporaires. Les terriers permanents sont divisés en terriers d'hivernage et terriers d'été. Ces derniers sont des terriers de portée, dans lesquels les femelles élèvent leur progéniture.

La profondeur des terriers, leur structure et la dynamique saisonnière de leur utilisation par les marmottes de l'Himalaya sont liées, entre autres, à la position du pergélisol enfoui dans l'une des couches du sol. Sur le plateau du Qinghai-Tibet, où les terriers de marmottes pénètrent dans les 4 horizons du sol, la couche supérieure est représentée par un sol de steppe légèrement alcalin, en dessous le sol jaune, suivi d'une troisième couche de sable pur et enfin d'une quatrième couche de sable et d'argile. Le pergélisol est concentré dans la troisième couche à une profondeur d'environ 2 à 2,5 m (Tableau I) (WANG ZHIJUN, 1992).

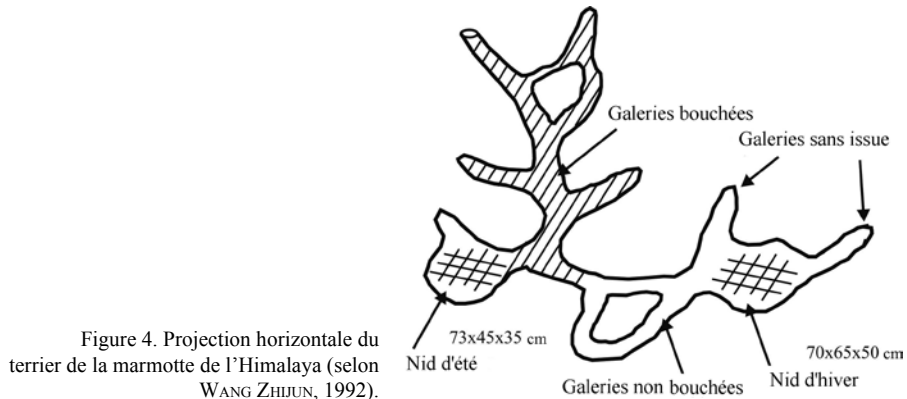
Sol	Numéro de couche				
	1	2	3		4
Composition	Terre noire	Terre jaune	Sables purs		Mélange de sable et d'argile
Épaisseur, centimètres	60	80	100		plus de 100
			40	60	
Caractéristique	Tunnels complexes des terriers			Couche du pergélisol	Chambres d'hibernation

Tableau I. Structure du sol d'un terrier de la marmotte de l'Himalaya (selon WANG ZHIJUN, 1992).

Les marmottes creusent des galeries au-dessus ou au-dessous du sol gelé (saisonnièrement ou permanent). La couche du pergélisol dans l'Himalaya est relativement mince (moins de 1 m d'épaisseur, puisque c'était la périphérie de la dernière glaciation mondiale) et située principalement à 2 ou 3 m de la surface. La marmotte de l'Himalaya peut pénétrer au-dessous de la fine couche du pergélisol pour trouver des conditions plus favorables, au-delà de tous les sols gelés. C'est pourquoi les chambres de la marmotte de l'Himalaya se situent à de grandes profondeurs, généralement à plus de 3 m. Toutes les chambres de nidification situées au-dessus du pergélisol atteignent généralement des profondeurs de 1,5-3,0 m, parfois jusqu'à 4,0 m. Les chambres de nidification en dessous de cette couche de pergélisol sont situées à une profondeur de 1,5 à 6-7 m, et la chambre d'hivernage peut être encore

plus profonde (WANG ZHIJUN, 1992 ; KHAN CHONGXUAN, 2005 ; JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009). Les auteurs ne précisent pas la profondeur de cette chambre d'hivernage, mais YUSOV (1958, p. 152), repris par BANNIKOV *et al.* (1964), remarque que la marmotte de l'Himalaya, qu'il appelle la «tibétaine», passe l'hiver dans des terriers «jusqu'à 10 m et plus profonds», ce qui probablement n'est pas vrai.

Selon les observations de WANG ZHIJUN (1992), les terriers permanents typiques du plateau du Qinghai-Tibet ont généralement deux chambres de nidification : d'hiver et d'été (Fig. 4). Le premier virage de l'entrée se situe à une profondeur de 100 à 140 cm et le volume des chambres de nidification est d'environ 0,23 m³.



Selon d'autres observations (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009), jusqu'à 5 chambres de nidification sont situées dans un terrier d'hivernage, le volume de chacune d'entre elles étant d'environ 0,0875 m³ (0,5 x 0,5 x 0,35 m). Une galerie semi-circulaire en coupe transversale descend de l'entrée à un angle de 15 à 45°. Ayant atteint une profondeur de 0,5 m, elle s'aligne progressivement parallèlement à la surface du sol. La dernière remarque est très importante – une diminution de l'angle de la pente ralentit le transfert de chaleur par la convection, rendant le régime de température du terrier plus stable, moins dépendant des fluctuations de température de l'atmosphère proche de la surface (NIKOL'SKII & KHUTORSKOY, 2001).

Dans les hautes terres, où le sol gèle généralement de manière saisonnière, les terriers des marmottes se trouvent sous ce sol gelé (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

Le diamètre de l'entrée du terrier est de 18-20 cm, celui du tunnel est de 20-23 cm (WANG ZHIJUN, 1992), mais les terriers d'hibernation, les plus fréquemment et les plus longtemps utilisés, ont un diamètre d'entrée beaucoup plus grand, en moyenne de 38,1 cm (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

Tous les tunnels menant à l'extérieur sont fermés pour l'hiver par des bouchons de terre. Pour sortir du terrier après l'hibernation, les marmottes creusent une nouvelle galerie. La longueur des tunnels obstrués est de 1,5-2 m, rarement de 3 m. Le nombre d'entrées anciennes dans le terrier varie de 7 à 15, ces entrées sont reliées par des sentiers (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

Les terriers anciens, utilisés par de nombreuses générations de marmottes, forment une matrice d'éléments stables (NAUMOV *et al.*, 1981) du champ biologique

de signaux, où les attracteurs principaux (éléments stables du champ) sont les entrées, les tertres de terre rejetée hors des terriers et les sentiers. Ces éléments spécifiques des paysages habités par les marmottes (VANISOVA, 2015) sont, bien sûr, caractéristiques des colonies de la marmotte himalayenne (Fig. 3A).

La longueur des galeries dans les terriers de la marmotte himalayenne est de 7 à 12 m et leur longueur totale atteint 10 à 30 m. Il n'y a ni latrines spécialement construites ni garde-manger dans les terriers. Comme latrines, les marmottes utilisent des impasses (WANG ZHIJUN, 1992 ; KHAN CHONGXUAN, 2005 ; JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

La profondeur des petits terriers d'été ne dépasse pas 1-2 m (KHAN CHONGXUAN, 2005 ; JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009). KHAN CHONGXUAN (2005) les appelle «terriers temporaires». Ils sont situés sous une plate-forme piétinée près des terriers permanents et présentent une ou deux entrées. Typiquement, les terriers d'été ont une petite chambre, et 1-2 entrées ; ils sont facilement reconnaissables à la petite taille des tertres de terre rejetée hors des terriers. La litière dans les chambres d'été se compose de plantes fraîches. Les terriers temporaires peuvent être reconstruits dans un terrier de portée. En automne, les marmottes les quittent ou les transforment en terrier d'hivernage (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

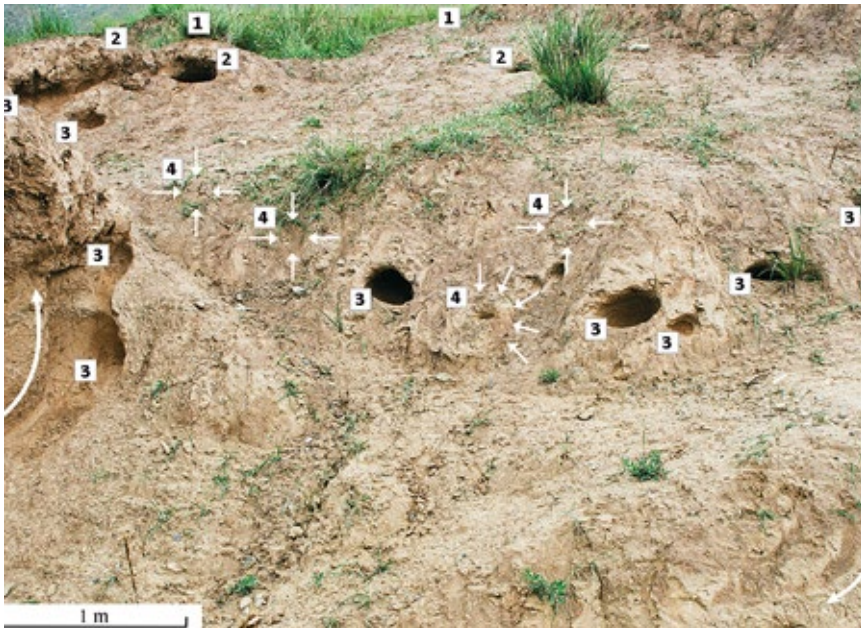


Figure 5. Section du terrier de la marmotte de l'Himalaya, formée à la suite de l'effondrement de la pente. Plateau nord-ouest dans la province du Qinghai (République Populaire de Chine), altitude : 3100 m.

- 1 – Butanes (tertres de terre formés par les rejets de terre hors du terrier) ;
 - 2 – Entrées des terriers ;
 - 3 – Tunnels à l'intérieur du terrier ouverts à la suite de l'effondrement ;
 - 4 – Les flèches indiquent les limites des bouchons de terre dans les tunnels ; la flèche incurvée à gauche est la trajectoire le long du tunnel ouvert par l'effondrement du terrier
- (Ph. A.A. Nikol'skii, août 2012).

En 2014, sur le plateau nord-ouest de la province du Qinghai, nous avons réussi à prendre une photo de l’affleurement du terrier formé par l’effondrement de la pente (Fig. 5). La photo montre que le terrier est ancien et est creusé dans une terre fine de plus de 4 m d’épaisseur, les galeries se situent au même niveau, à une profondeur de 1 à 2 m de la surface. Les nombreuses traces de bouchons indiquent qu’un autre niveau de tunnels est sous-jacent. Ce que confirme un tunnel ouvert par l’effondrement qui s’étend dans la profondeur du terrier sous un grand angle. À en juger par la fraîcheur des traces, ce terrier permanent de nid est utilisé à ce jour par les marmottes comme un terrier de portée ou comme un terrier d’hivernage. La photo (Fig. 5) montre que le lœss constitue la partie la plus importante de l’affleurement. Le lœss est commun dans la région de nos observations à la périphérie occidentale du bassin de Lanzhou et plus à l’est, où s’étend le plateau de lœss (PAVLINOV, 1959, p. 56).

L’une des propriétés caractéristiques des lœss est leur tendance à une décohésion verticale (KRIGER, 1965, p. 95). Des traces de cette désagrégation sont clairement visibles sur notre photo – le long de toute la surface de l’affleurement, à l’exception de l’horizon humique supérieur, les surfaces lissées du sol indiquent l’interface entre les couches verticales le long desquelles l’effondrement de la pente s’est passé. C’est la décohésion verticale qui donne un aspect caractéristique au paysage dans les endroits où les sols de lœss sont répartis (PAVLINOV, 1959 ; KRIGER, 1965). Cette désagrégation des lœss constitue une menace constante de destruction des terriers des marmottes, limitant ainsi leur distribution.

Précédemment, (NIKOL’SII *et al.*, 2014) ont montré qu’en Chine, une barrière puissante et infranchissable (les déserts plats de l’Asie centrale) sépare les aires de répartition des marmottes rouge (*M. caudata*), grise (*M. baibacina*) et de Sibérie (*M. sibirica*) de celle de la marmotte himalayenne. L’effondrement du terrier de la marmotte de l’Himalaya, situé dans la limite nord-est de son aire de répartition, suggère que sa propagation vers l’est est entravée par les propriétés du sol : les sols lœsseux et leur tendance à écaillage vertical menacent constamment de destruction des terriers de marmottes.

Les marmottes de l’Himalaya, en creusant leurs terriers sur les pentes des montagnes, dans les vallées et le long des berges des cours d’eau, évitent les eaux souterraines (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009). En règle générale, les terriers sont situés sur des pentes bien réchauffées, où la neige ne se maintient pas longtemps et où les habitats sont plus secs (WANG ZHIJUN, 1992).

Pendant l’hiver, les marmottes hibernent dans des conditions de microclimat relativement stable. Selon WANG ZHIJUN (1992), la stabilité du microclimat dans les terriers de marmottes dépend de nombreux facteurs, tels que le diamètre et la longueur des galeries, la profondeur du terrier et les propriétés du sol.

Nous ajoutons que les chambres de nidification, surtout d’hivernation, se trouvent à la profondeur de la couche thermoneutre, où ne pénètrent pas, ou presque plus, les variations de température de l’atmosphère de surface (NIKOL’SII & KHUTORSKOY, 2001 ; NIKOL’SII *et al.*, 2005). La grande profondeur des terriers de la marmotte de l’Himalaya correspond tout à fait à cette condition, la plus importante du régime de température des terriers. L’hivernation de la marmotte à tête noire (*M. camtschatica*) dans la région de Verkhoysk (KAPITONOV, 1978, voir ci-dessous) est un exemple rare

d'une spécialisation unique à la vie en dehors de la couche thermoneutre. Dans cette région, la couche thermoneutre se trouve dans le sol de pergélisol.

Le microclimat stable dans les terriers de la marmotte himalayenne est caractérisé par une humidité relative élevée et une température relativement basse mais stable (WANG ZHIJUN, 1992). Toute l'année, la température dans les terriers est supérieure à 0 °C, mais dépasse rarement 10 °C. Généralement, la température varie de 1 °C à 7 °C et l'humidité est proche de 100 % (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

Selon les observations de WANG SHUCHUN (1988), si l'humidité relative de l'air dans une chambre de nidification d'hiver inhabitée atteint 100 %, l'humidité dans la chambre habitée est inférieure, entre 85 % à 90 %. L'amplitude de la température moyenne mensuelle dans la chambre de nidification d'hiver est inférieure à 1 °C. En été, la température moyenne dans les terriers d'hibernation plus profonds, est d'environ 7 °C et dans les terriers d'été de 9,3 °C. L'augmentation du nombre de marmottes dans les terriers habités entraîne l'élévation de la température de l'air dans ces terriers d'environ 1 °C par individu.

Comme la marmotte de l'Himalaya, d'autres espèces de marmottes ont des adaptations stables pour éviter les sols gelés (BELOVEZHETS, 2015). Ces adaptations peuvent être différentes selon la genèse, l'épaisseur et la profondeur du pergélisol.

Ainsi, chez la marmotte rouge, les chambres d'hibernation sont en dessous de la couche de sol gelé saisonnièrement. Dans la population de la vallée de l'Alaï, le sol gèle à une profondeur de 2,5 m et les chambres d'hiver sont à une profondeur de 3,6 m. KIZILOV et BERENDYAEV (1978) donnent des exemples similaires pour d'autres populations de marmottes rouges, où le sol gelé moins profondément s'accompagne d'un emplacement moins profond des chambres d'hivernage. Dans ce cas, nous parlons de la congélation saisonnière du sol. La marmotte rouge ne rencontrant pas le pergélisol, traces de la dernière glaciation mondiale dans sa zone d'habitat, elle peut organiser ses chambres à une large gamme de profondeurs en dessous du sol gelé saisonnièrement.

Une autre stratégie visant à éviter le gel est utilisée par les marmottes à tête noire dans les montagnes du Kharaulakh (environ de 70° N) à l'embouchure de la rivière Lena. Si les marmottes de l'Himalaya et les marmottes rouges creusent des terriers profonds sous le sol gelé saisonnièrement, la marmotte à tête noire fait de petits terriers d'hivernage en dessous du sol gelé saisonnièrement et mais au-dessus du pergélisol, qui est proche de la surface du sol et dont l'importante épaisseur empêche le creusement par la marmotte à tête noire. Dans la région de Verkhoyansk, la puissance de la couche de terre fine au-dessus de la chambre de nidification des marmottes est seulement 0,25 à 0,61 m (moyenne 0,47 m) et la température du sol à cette profondeur s'abaisse à -14 °C, -16 °C, même à -22 °C. Dans la crête du Kharaulakh, l'épaisseur du pergélisol atteint 450-600 m, et la profondeur du dégel saisonnier, à partir de fin mai - début juin et jusqu'à mi-septembre, est seulement 0,3-1,4 m (KOREYSHA, 1989). La marmotte à tête noire réchauffe la chambre d'hivernage avec un lit de nidification épais, dont le poids atteint de 9 à 12 kg, saupoudrant la surface du terrier avec des pierres concassées (KAPITONOV, 1978). La marmotte de l'Himalaya, d'après les observations de WANG ZHIJUN (1992), fait pour l'hiver de petites réserves de «foin», environ de 6 kg, dont une partie au printemps se transforme en paille et dont l'autre partie est consommée par les marmottes.

Les exemples ci-dessus nous permettent de distinguer 3 stratégies différentes d'évitement du sol gelé par les marmottes. La marmotte de l'Himalaya creuse des chambres d'hivernage sous la couche de sol gelé saisonnièrement et/ou du pergélisol peu épais. La marmotte rouge fait des chambres d'hivernage sous la congélation saisonnière du sol. La marmotte à tête noire construit des terriers d'hiver de faible profondeur sur une couche de pergélisol de plusieurs mètres, hibernant dans un sol gelé de façon saisonnière dans une chambre isolée thermiquement. Il est possible que la marmotte de Sibérie (*M. sibirica*) passe également l'hibernation en sol gelé (SUNTSOV & SUNTSOVA, 2006). Ces adaptations diverses constantes des marmottes pour éviter la congélation indiquent indirectement un lien de longue date entre les ancêtres des marmottes modernes et les paysages, qui se caractérisaient par une couche épaisse de terre fine, compliquées par le gel saisonnier du sol ou le pergélisol.

NUTRITION

La marmotte de l'Himalaya se nourrit principalement de parties végétatives de plantes herbacées, mais mange aussi des racines et des graines. Son régime alimentaire comprend principalement des céréales et des carex, ainsi que de légumineuses, de plants de sarrasin et de rosacées (HOFFMANN *et al.*, 2010). Les marmottes ne boivent pas d'eau, mais au début de la journée, elles mangent de l'herbe avec la rosée du matin (KHAN CHONGXUAN, 2005). Comme d'autres espèces de marmottes (BIBIKOV, 1967 ; DAVYDOV, 1974 ; TOKARSKY, 1997 ; RONKIN & SAVCHENKO, 2000), la marmotte de l'Himalaya se nourrit sur les pâturages où paît le bétail, maintenant les plantes fourragères en état de croissance. À proximité de l'homme, les marmottes paissent souvent sur les cultures agricoles (WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983).

La composition du fourrage pour la marmotte de l'Himalaya dépend de la disponibilité saisonnière et locale de la nourriture. Au début du printemps, lors de la sortie d'hibernation, les marmottes ne mangent presque pas, dépensant les restes de graisse accumulée à partir de l'automne. À cette époque, elles se nourrissent principalement de carex et d'herbe à coton (*Eriophorum*). La stipe pourpre (*Stipa purpurea*), les potentilles frutescente (*Potentilla fruticosa*) et chinoise (*Potentilla chinensis*), la renouée capitée (*Polygonum capitatum*) ont également été trouvées dans l'estomac des marmottes (KHAN CHONGXUAN, 2005).

En été, les marmottes mangent beaucoup. Le poids de l'estomac après le repas atteint 500 g et, en termes de contenu cellulaire, la consommation d'herbe fraîche par tête atteint 1500 g par jour (KHAN CHONGXUAN, 2005).

Les marmottes se nourrissent sur le territoire familial, ne s'éloignant pas du terrier de plus de 350 m. Les marmottes ne se nourrissent pas plus de 2 heures chaque fois. Le rayon d'activité au sol varie selon la saison, plus important en juillet-août, plus faible en septembre (WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983 ; JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009). Les marmottes adultes s'éloignent du terrier plus que les jeunes, et les mâles plus que les femelles (JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009).

REPRODUCTION

Les marmottes atteignent leur maturité sexuelle le troisième été, à l'âge de deux ans, mais ne se reproduisent qu'à l'âge de trois ans (KHAN CHONGXUAN, 2005).

Sur le plateau du Qinghai-Tibet, les marmottes sortent de l'hibernation hivernale à la mi-avril et commencent immédiatement à s'accoupler (WANG ZHIJUN, 1992). La grossesse dure 30-35 jours. Les naissances ont lieu à la mi-mai. L'alimentation au lait maternel dure environ cinq semaines. Le nombre de femelles participant à la reproduction est proche de 50 % de leur nombre total dans la population. La taille moyenne d'une portée est de 4 à 6 petits par femelle. Les jeunes apparaissent en surface trois semaines après la naissance, généralement au cours de la deuxième décennie de juin.

RYTHMES D'ACTIVITÉ. HIBERNATION

Pour éviter la répétition, nous avons jugé opportun de combiner la description des rythmes d'activité des marmottes de l'Himalaya avec les particularités de leur hibernation (début, fin, durée).

La principale activité hors-terrier des marmottes de l'Himalaya se produit au cours des 3 premières heures après le lever du soleil et 4 heures avant le coucher du soleil. L'activité des marmottes est affectée par les conditions météorologiques. Durant les pluies fortes, par temps froid et venteux, en particulier avec la neige, l'activité des marmottes est réduite et elles peuvent ne pas sortir de toute la journée (JIANG ZHI-YONG, LI JING-ZHONG, 2009).

En prévision de l'hibernation, dans les première-deuxième décades de septembre, les marmottes augmentent la fréquence des séjours en surface. Elles rejettent la vieille litière et les pierres hors des terriers, amènent de l'herbe dans le terrier en la tenant avec leurs dents, obstruent les entrées, n'en laissant peu à peu qu'une seule. Mais de la troisième décennie de septembre à début octobre, les habitants du terrier apparaissent de moins en moins en surface. À ce moment, les marmottes ne se nourrissent pas et défèquent, quittant leurs terriers entre 11 et 15 heures pour s'exposer au soleil. Dans la troisième décennie d'octobre, les marmottes, poussant le sol de l'intérieur du terrier, bloquent la dernière entrée avec un bouchon de terre. Pendant la longue période d'hibernation, les familles se rassemblent dans la chambre de nidification des terriers d'hibernation, où elles font de petites réserves de nourriture. En général, au centre de la chambre de nidification se trouve un tas de foin, à côté duquel se trouve un foin émietté dans lequel dorment les marmottes. Au début de l'hibernation, les marmottes mangent du foin laissé dans la chambre de nidification (WANG ZHIJUN, 1992).

Une seule famille hiberne habituellement dans un terrier. Mais il y a des cas où, plusieurs familles ont passé l'hiver dans un seul terrier. Les individus malades hibernent séparément des autres (KHAN CHONGXUAN, 2005). Pendant l'hibernation, les adultes, en présence de marmottons, sont couchés à plat dans la chambre de nidification recouvrant les marmottons qui se trouvent entre eux. En l'absence de jeunes marmottes, les adultes sont étroitement enroulés sur eux-mêmes, leur museau face à la queue (KHAN CHONGXUAN, 2005). Cette pose est caractéristique probablement pour toutes les espèces de marmottes pendant l'hibernation (BIBIKOV, 1967).

Les marmottes de l'Himalaya sont réveillées lorsque la température de l'air est supérieure à 5 °C (on ne connaît pas l'existence de réveils périodiques). La sortie commence deux semaines avant l'apparition de la verdure (CHEN HONGIAN, 2005).

L'activité saisonnière est largement associée aux différences de rythmes saisonniers dans des populations géographiques différentes. Par exemple, sur le versant nord du massif montagneux de Kunlun (chaîne de montagnes dont l'extrémité occidentale se situe près de la frontière entre la République populaire de Chine et l'Inde, puis qui longe la limite des provinces du Xinjiang et du Tibet et se prolonge à l'est dans celle du Qinghai, Fig. 2), dans les pâturages d'hiver, les marmottes commencent à sortir de l'hibernation à la fin mars et dans les pâturages d'été, à la fin avril. L'hibernation dans les pâturages d'hiver commence fin octobre et dans les pâturages d'été, fin septembre (WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983).

Sur le plateau du Qinghai-Tibet, dans les différentes populations géographiques de marmottes, les termes de la fin et du début de l'hibernation varient de 15 jours (CHEN HONGIAN, 2005).

Selon les observations de KHAN CHONGXUAN (2005), les marmottes commencent à hiberner après l'apparition de la première couleur jaune sur les plantes. À ce moment, la température de l'air approche de 0 °C. En septembre, elles achèvent l'accumulation des stocks de graisse. La préparation à l'hibernation (réparation des abris, changement de litière) commence dans la deuxième décennie de septembre et l'hibernation dans la troisième décennie d'octobre. Les marmottes bloquent les entrées internes par un bouchon de terre et d'excréments. À la fin mai et au début juin, débute la dispersion des animaux (Tableau II).

Saison	Activité
Fin mars	Sortie de l'hibernation dans les pâturages d'hiver
	Les marmottes ne se dispersent pas
Fin avril	Sortie de l'hibernation dans les pâturages d'été
	Les marmottes ne s'installent pas
Troisième décennie de mai	Les marmottes s'installent
	L'activité au sol augmente
	Rayon d'activité au sol est de 200 à 300 m
	Activité alimentaire faible (une fois toutes les 5-10 minutes)
	Reproduction
Après la troisième décennie de juin	Augmentation de l'activité alimentaire
	Augmentation du rayon d'activité au sol
Juillet-août	Accumulation de graisse
	La plus grande activité au sol
Deuxième et troisième décennies de septembre	Préparation à l'hibernation
Fin septembre	Début de l'hibernation dans les pâturages d'été
Fin octobre	Début de l'hibernation dans les pâturages d'hiver

Tableau II. Activité saisonnière de la marmotte de l'Himalaya (selon KHAN CHONGXUAN, 2005).

Précédemment SUNTSOV & SUNTSOVA (2006, p. 122) ont écrit : « Contrairement à d'autres espèces, la marmotte de Sibérie organise des bouchons d'hivernage à partir d'un mélange spécialement préparé de gravier et de matières fécales accumulées dans des impasses-latrines ». C'est une affirmation erronée. Non seulement la marmotte de Sibérie et sa voisine géographique, la marmotte de l'Himalaya utilisent des excréments pour préparer les bouchons, ainsi que la marmotte de steppe (*M. bobak*) (MASHKIN, 1997). Par contre, les marmottes grise (*M. baibacina*) (BIBIKOV, 1967) et rouge (KIZILOV & SEMENOVA, 1967) ne les utilisent pas.

D'après les observations de WANG ZHIJUN (1992), le poids corporel des marmottes adultes avant l'hibernation atteint 10 kg et ne dépasse pas 3 à 4 kg à la fin de l'hibernation. Pendant l'hibernation, la fréquence cardiaque est de 20 battements par minute et la fréquence respiratoire est de 14 par minute. Cependant, 20 minutes après la sortie des marmottes des terriers de nidification, la fréquence du rythme cardiaque atteint 62 battements et la respiration, 22 à 28 cycles par minute. Si, pendant l'hibernation, on retire les marmottes des terriers d'hivernage, elles se réveillent 5 minutes après, mais ne se réveillent complètement que 25 minutes après.

MUE

Les marmottes de l'Himalaya muent une fois par an. La mue commence fin mai. Après la sortie d'hibernation, les extrémités des poils s'usent, l'ancienne fourrure se ternit et acquiert une teinte grisâtre. La chute des poils commence à partir du dos et progresse vers les côtés et la croupe, couvrant systématiquement la tête, la queue et les pattes. Au début de la mue, la racine des poils s'amincit progressivement et, à la fin du mois de juin, les poils tombent en masse. Simultanément à la chute des vieux poils, de nouveaux poussent. La mue se termine dans les dix premiers jours d'août. La nouvelle fourrure prend un aspect frais et devient lisse. La fourrure des marmottes de l'Himalaya a des nuances différentes suivant les saisons. La fourrure de printemps est plus légère, jaunâtre et, en automne, elle s'assombrit et acquiert une teinte bleutée (KHAN CHONGXUAN, 2005).

CONCLUSION

Quatre espèces de marmottes vivent en Chine. Outre la marmotte de l'Himalaya, il s'agit de la marmotte rouge, la marmotte grise et la marmotte de Sibérie. Toutes ces espèces, contrairement à la marmotte de l'Himalaya, sont représentées par des populations marginales (NIKOL'SKII *et al.*, 2014).

La marmotte rouge habite les parties occidentales de la province du Xinjiang (Djoungarie, Fig. 2) dans les comtés d'Ulugchat, d'Akt et de Tashkurgan. Elle vit ici sur les contreforts méridionaux du Tien Shan oriental, sur les crêtes du Karakorum, dans le nord-ouest de Kunlun et dans les hautes terres du Pamir oriental (WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983).

La marmotte grise, en Chine, pénètre dans la partie nord-ouest de la Région autonome ouïgoure du Xinjiang. Son aire de répartition est divisée en trois parties indépendantes situées dans le Tien Shan oriental, les montagnes de Djoungarie (montagnes occidentales de la dépression de Djoungarie, Fig. 2) et sur les contreforts de l'Altaï mongol (WAN SIBO & YANG GANYUN, 1983 ; MA YUN *et al.*, 1987).

La marmotte de Sibérie est répartie dans les steppes sèches du nord-est et du centre de la Mongolie Intérieure (Désert de Gobi et Grand Khingal, Fig. 2) (DENG YONGFENG, 1986).

Les facteurs principaux qui limitent la prolifération de toutes les espèces de marmotte sont la présence d'une épaisse couche de terre fine, nécessaire pour l'organisation des terriers profonds (KOBLOV, 1941), et de vastes espaces ouverts, couvert de végétation herbacée. Cela peut être une prairie steppe, une steppe, une steppe sèche et même un semi-désert dont la mosaïque est largement représentée dans les systèmes montagneux en Chine (YUSOV, 1958). L'importance de l'érosion en montagne offre aux marmottes des accumulations de sédiments propices à l'installation de terriers dans une large gamme d'altitude (NIKOL'SKII & ULAK, 2006).

En utilisant les connaissances accumulées dans la littérature chinoise, nous avons proposé un schéma de la distribution à haute altitude des marmottes en Chine (Fig. 6) (WANG CHI, 2016).

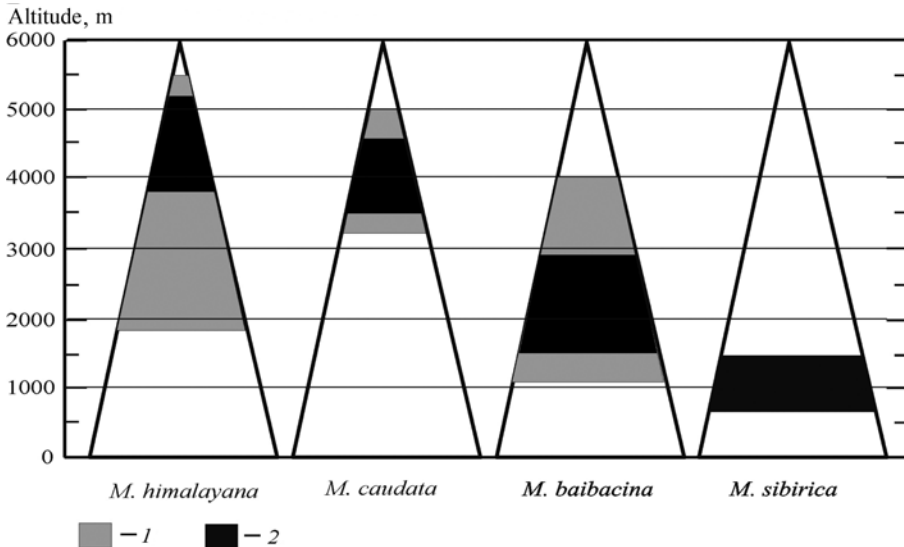


Figure 6. Schéma de la distribution altitudinale des marmottes en Chine.

1 – Distribution en altitude des marmottes ;

2 – Altitudes préférées par les marmottes.

Pour la réalisation du schéma, nous avons utilisé les publications suivantes : ZHAO ZHONGSHI, 1982 ; WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983 ; DENG YONGFENG, 1986 ; MA YUN *et al.*, 1987 ; WANG ZHIJUN, 1992 ; DAI SHI-MEI *et al.*, 2008 ; HOFFMANN *et al.*, 2010.

Selon les observations des spécialistes (ZHAO ZHONGSHI, 1982 ; WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983 ; DENG YONGFENG, 1986 ; MA YUN *et al.*, 1987 ; WANG ZHIJUN, 1992 ; DAI SHI-MEI *et al.*, 2008 ; HOFFMANN *et al.*, 2010), les habitats optimaux des marmottes de la Chine diffèrent par la gamme d'altitudes : la marmotte de l'Himalaya préfère les altitudes comprises entre 3800 et 5200 m, la marmotte rouge, celles de

3500 à 4500 m, la marmotte grise, celles de 1500 à 3000 m et la marmotte de Sibérie, celles de 800 à 1100 m d'altitude. La distribution verticale des espèces est due à la fois à des raisons historiques de la formation de l'aire de distribution de chacune des quatre espèces et à la spécificité de l'interaction des facteurs écologiques : comme l'altitude et la latitude, la climatologie régionale ainsi que l'exposition des pentes subissant l'influence du transfert aérien de chaleur et d'humidité.

La marmotte himalayenne, qui habite les montagnes les plus hautes de la planète, a pu pénétrer loin au sud (jusqu'à 27° N) en raison de la position élevée de l'étage nival et son habitat au Tibet est devenu possible en grande partie à cause du fait que ce pays montagneux très élevé se trouve dans l'«ombre de pluie» (sans pluie) de l'Himalaya. L'Himalaya, qui s'étend sur plus de 1 000 km, protège le Tibet de la longue et puissante mousson venant en été de l'océan Indien (Yusov, 1958).

En résumé, nous pouvons distinguer les caractéristiques suivantes de l'écologie et du mode de vie, spécifiques pour la marmotte de l'Himalaya :

1. Les limites sud de la distribution de la marmotte de l'Himalaya sont la limite sud de la distribution du genre *Marmota*. Atteignant presque 27° N, cette espèce s'étend du Paléarctique à la région indo-malaise.

2. La marmotte de l'Himalaya est l'espèce la plus montagnieuse des marmottes de la faune mondiale. Ses colonies atteignent l'étage nival, au-dessus de 5500 m.

3. La marmotte de l'Himalaya occupe la plus grande échelle d'altitudes parmi les marmottes de la faune mondiale (de 1800 à 5670 m).

4. La profondeur, la structure et la dynamique saisonnière de l'utilisation des terriers par les marmottes de l'Himalaya sont associées à la répartition du pergélisol et de la congélation saisonnière sur le plateau du Qinghai-Tibet.

Remerciements. – Nous remercions nos collègues chinois Su Jianping et Zhang Tountzo de l'Institut de biologie du plateau nord-ouest de l'Académie des Sciences de Chine (ville de Xining), pour leur aide dans l'organisation des observations sur le terrain sur le plateau du Qinghai-Tibet et pour leur aide dans la sélection de la littérature en chinois. Nous remercions le personnel du Centre de prévention et de contrôle des maladies au Xinjiang, Liao Lifu et Xu Bin pour leurs rapports personnels sur la distribution et l'écologie des marmottes en Chine. Nous remercions T.Yu. Lisitsyna pour l'aide dans le travail sur le manuscrit de notre article. Nous remercions Anton A. Nikolskij pour une photographie de la marmotte de l'Himalaya dans son habitat naturel au Népal et Dominique Allainé pour ses critiques qui ont permis d'améliorer le manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BANNIKOV A.G., KRZHIZHANOVSKIY O.L. & PANFILOV D.V. [Банников А.Г., Кржижановский О.Л., Панфилов Д.В.], 1964. Животный мир [Monde animal. Animal world]. Физическая география Китая [Géographie physique de la Chine. Physical Geography of China] (отв. ред. В.Т. Зайчиков. Eds. V.T. Zajchikov), М., Мысль [Publishing house «Mysl'», Moscow] : 429-500. [rus.]
- BELOVEZHETS K.I. [Беловежец К.И.], 2015. Разнообразие температурного режима нор сурков (*Marmota*) в объеме мировой фауны [Variété du régime de température des terriers des marmottes (*Marmota*) dans le volume de la faune mondiale. Variety of temperature mode of marmots' (*Marmota*) burrows

- in the volume of world fauna]. *Сурки Евразии. Экология и практическое значение* [Marmottes d'Eurasie. *Ecologie et valeur pratique*. Marmots of Eurasia. *Ecology and practical value*, Материалы 11 Международного совещания по суркам специалистов стран бывшего СССР [Matériaux de la Réunion internationale des spécialistes sur les marmottes de l'ex-URSS] (пос. Родники, Раменский район, Московская обл., Россия, 11–15 марта 2015 г. village Rodniki, district de Ramensky, région de Moscou, Russie, 11-15 mars 2015). (отв. ред. О.В. Брандлер. Eds. O.V. Brandler). М., Териологическое общество РАН [Theriological Society of the Russian Academy of Sciences, Moscow] : 11–12. [rus.]
- ВІВІКОВ Д.І. [БИБИКОВ Д.И.], 1967. Горные сурки Средней Азии и Казахстана [Marmottes montagneuses d'Asie Centrale et du Kazakhstan. *Mountain marmots of Central Asia and Kazakhstan*]. М., Наука [Publishing house «Nauka», Moscow], 199 p. [rus.]
- CHEN HONGJIAN, 2005. Report on the activities of the Himalayan marmot on the surface in Guinan of the Qinghai Province in 2004. *Endemic Diseases Bulletin*, 20 (4) : 45-46. [chin.]
- DAI SHI-MEI, LIU FA-YANG & YAN XUE-BING, 2008. Habitat selection by *Marmota himalayana* in the eastern Qilian Mountains. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2 (1) : 125-130. [chin.]
- DAVYDOV G.S. [ДАВЫДОВ Г.С.], 1974. Млекопитающие (Зайцеобразные. Суслики. Сурки) [Mammifères (Lagomorphes. Écureuils terrestres. Marmottes). Mammals (Lagomorphs. Ground squirrels. Marmots)]. Фауна Таджикской ССР [Faune de la RSS Tadjike. Fauna of the Tajik SSR], 20, 258 p. Душанбе, ДОНИШ [DONISH, Dushanbe]. 258 p.
- DENG YONGFENG, 1986. Characteristics of the spread of the Mongolian marmot in the western steppes of Hulun-Buira and analysis of the natural focus of plague [Caractéristiques de la distribution de la marmotte de Sibérie dans les steppes occidentales de Hulun-Buira et analyse du foyer naturel de la peste]. *Endemic Diseases Bulletin*, N°2 : 99-105. [chin.]
- DZI SHULI, 1988. *Plague [Peste]*. Publishing house «Public health», Beijing. 235 p. [chin.]
- GROMOV I.M., ВІВІКОВ Д.І., КАЛАБУХОВ І.І. & МЕЙЕР М.Н. [ГРОМОВ И.М., БИБИКОВ Д.И., КАЛАБУХОВ И.И., МЕЙЕР М.Н.], 1965. Наземные белычи (Marmotinae) [Écureuils terrestres (Marmotinae). Ground squirrels (Marmotinae)]. Фауна СССР. Млекопитающие [Faune de l'URSS. *Mammifères. The fauna of the USSR. Mammals*], М.-Л., Наука [Publishing house «Nauka», Moscow-Leningrad]. 467 p. [rus.]
- HOFFMANN R.S., LUNDE D., MACKINNON J., WILSON DON E. & WOZENCRAFT W.C., 2010. *Guide to the Mammals of China*. Smith A.T., Yan Xie (eds.). Princeton, Princeton University Press, 576 p. [angl.]
- JIANG ZHI-YONG & LI JING-ZHONG, 2009. The ecology study on *Marmota himalayana* of the Qinghai-Tibet railway. *China Journal Control Endemic Diethes diseases*, 24 (5) : 321-323. [chin.]
- КАРПІТОНОВ В.І. [КАПИТОНОВ В.И.], 1978. Черноголодный сурок [Marmotte à tête noire. Black-capped marmot]. Сурки. Распространение и экология [Marmottes. Distribution et écologie. Marmots. Distribution and ecology], отв. ред. Р.П. Зимина. Eds. R.P. Zimina. М., Наука [Publishing house «Nauka», Moscow], 178-209. [rus.]
- KHAN CHONGXUAN, 2005. *Rodents of China's agriculture and forestry and scientific management*. Yangling, Northwest Agricultural and Forestry, University. 441 p. [chin.]
- KIZILOV V.A. & BERENDYAEV S.A. [КИЗИЛОВ В.А., БЕРЕДЯЕВ С.А.], 1978. Красный сурок. Киргизия [Marmotte rouge. Kirghizistan. Golden marmot. Kyrgyzstan]. Сурки. Распространение и экология [Marmottes. Distribution et écologie. Marmots. Distribution and ecology], отв. ред. Р.П. Зимина. Eds. R.P. Zimina. М., Наука [Publishing house «Nauka», Moscow], 79-117. [rus.]
- KIZILOV V.A. & SEMENOVA N.I. [КИЗИЛОВ В.А., СЕМЕНОВА Н.И.], 1987. О зимней спячке красного сурка [À propos de l'hibernation de la marmotte rouge. About hibernation of the golden marmot]. Ресурсы фауны сурков СССР [Ressources de la faune des marmottes de l'URSS. USSR marmot fauna resources]. Материалы совещания 27-29 марта 1967 г. [Proceedings of the meeting on 27-29 March 1967], отв. ред. Р.П. Зимина, Д.И. Бибилов. Eds. R.P. Zimina, D.I. Bibikov. М., Наука [Publishing house «Nauka», Moscow], 39-40. [rus.]
- KOBLIV G.A. [КОБЛОВ Г.А.], 1941. Мощность мелкозема как фактор, влияющий на распределение грызунов в горных условиях [Etendue de la terre fine, facteur influençant la distribution des rongeurs dans les conditions montagneuses. Thickness of fine earth spread, as a factor influencing the distribution of rodents in mountain conditions]. Природа [Nature], N°3 : 86-88. [rus.]
- KOREYSNA M.M. [КОРЕЙША М.М.], 1989. Геокриология СССР. Восточная Сибирь и Дальний Восток [Géocryologie de l'URSS. Sibérie orientale et l'Extrême-Orient. *Geocryology of the USSR. Eastern Siberia and the Far East*]. (гл. ред. Э.Д. Ершов. Eds. E.D. Ershov). М., Недра [Publishing house «Nedra», Moscow], 184-200. [rus.]

- KRIGER N.I. [КРИГЕР Н.И.], 1965. Леесс, его свойства и связь с географической средой [Loess, ses propriétés et sa connexion avec l'environnement géographique. Loess, his characteristics and relation to geographical environment]. М., Hayka [Publishing house «Nauka», Moscow], 296 p. [rus.]
- LEE DOSHOW, 1995. Monitoring of the marmots' habitats. *Journal of Medical Pest Control* (China), N° 2, 190 p. [chin.]
- LUO XINOZHI & HAI RONG, 2010. An overview of the epidemiological characteristics of *Marmota himalayana* plague on Qinghai-Tibet plateau. *China Journal Vector Biology and Control*, 21 (4) : 394- 398. [chin.]
- MA YUN, WANG FENGGUI, JIN SHANKE & LEE SAHUA, 1987. *Glires (Rodents and Lagomorphs) of Northern Xinjiang and their zoogeographical distribution*. Publ. by Science Press, Beijing. 274 p. [chin.]
- MASHKIN V.I. [МАШКИН В.И.], 1997. *Европейский байбак: экология, сохранение и использование [Marmotte de steppes européenne : l'écologie, la conservation et l'utilisation. European baibak: ecology, conservation and use]*. Киров, Кировская областная типография [Kirov regional printing house, Kirov], 160 p. [rus.]
- MENG DEJUN, 1996. Исследование вида и распространения сурков в Китае [Etude de l'espèce et de la distribution des marmottes en Chine. Study of the species and distribution of marmots in China]. *Journal of Economic Animal* (China) (3) : 16-19. [chin.]
- NAUMOV N.P., GOLTSMAN M.E., KRUCHENKOVA E.P., OVSYANIKOV N.G., POPOV S.V. & SMIRIN V.M. [НАУМОВ Н.П., ГОЛЬЦМАН М.Е., КРУЧЕНКОВА Е.П., ОВСЯНИКОВ Н.Г., ПОПОВ С.В., СМИРИН В.М.], 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности [Comportement social du renard arctique sur l'île de Medny. Facteurs déterminant le mode d'activité spatio-temporel. Social behavior of polar fox on Mednyi Island. The key factors of time spatial activity]. Вопросы териологии. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих [Questions of theriology. Ecology, Population Structure and Intraspecific Communications between Mammals]. М., Наука [Publishing house «Nauka», Moscow, 31-75. [rus.]
- NIKOL'SKII A.A., BELOVEZHETS K.I., RONKIN V.I. & KHUTORSKOY M.D. [Никольский А.А., Беловежеч К.И., Ронкин В.И., Хуторской М.Д.], 2005. Математическая модель температурного режима нор млекопитающих на примере нор степного сурка (*Marmota bobak* Müll., 1776) [Modèle mathématique du régime de température des terriers chez les mammifères par l'exemple du terrier de la marmotte de steppes (*Marmota bobak* Müll., 1776). Mathematical model of the temperature regime in mammalian burrows by the example of the steppe marmot' burrow (*Marmota bobak* Müll., 1776)]. Доклады Академии Наук [Doklady Biological Sciences], 403 (5) : 713-714. [rus.]
- NIKOL'SKII A.A. & KHUTORSKOY M.D. [Никольский А.А., Хуторской М.Д.], 2001. Тепловые характеристики нор млекопитающих в летний период (на примере нор степного сурка) [Caractéristiques thermiques des terriers des mammifères en été (par l'exemple du terrier de la marmotte de steppes). Thermal characteristics of mammalian burrows during the summer period (by the example of the steppe marmot' burrow)]. Доклады Академии Наук [Doklady Biological Sciences], 378 (1) : 138-141. [rus.]
- NIKOL'SKII A.A., RUMIANTSEV V.YU. & WANG CHI [Никольский А.А., Румянцев В.Ю., Ван Чи], 2014. Экологические преграды, лимитирующие расширение ареала сурков в Китае [Barrières environnementales qui limitent l'expansion de la marmotte en Chine. Ecological barriers limiting expansion of the area of marmots in China]. Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности [Bulletin of Peoples' Friendship University of Russia], 1 : 5-14. [rus.]
- NIKOL'SKII A.A. & ULAK A. [Никольский А.А., Улак А.], 2005. Об ареале гималайского сурка (*Marmota himalayana*, Rodentia, Sciuridae) в Непале как южном пределе распространения рода *Marmota* [À propos de l'aire de répartition de la marmotte himalayenne (*Marmota himalayana*, Rodentia, Sciuridae) au Népal comme de la limite sud de la répartition du genre *Marmota*. On a range of *Marmota himalayana* (Rodentia, Sciuridae) in Nepal as the southernmost border of its distribution]. Зоологический журнал [Biology Bulletin], 84 (2) : 282-284. [rus.]
- NIKOL'SKII A.A. & ULAK A., 2006. Key factors determining the ecological niche of the Himalayan Marmot, *Marmota himalayana* Hodgson (1841). *Russian Journal of Ecology*, 37 (1) : 50-56. [angl.]
- NIKOL'SKII A.A. & WANG CHI [Никольский А.А., Ван Чи], 2018. Распространение и экология гималайского сурка (Rodentia, Sciuridae, *Marmota himalayana* Hodgson 1841) в Китайской Народной Республике [Distribution and ecology of the Himalyan marmot (Rodentia, Sciuridae, *Marmota himalayana* Hodgson, 1841) in the People's Republic of China (English)]. *Proceedings of*

- the 7th international conference on the genus *Marmota* "Marmots of the Old and New World", 13-17 August, 2018. Eds. Yansanjav Adiya, Brandler Oleg, Badamjav Lkhagvasuren, Gankhuyag Gantulga, Davie Hannah, Sodnompil Batdorj, Enkhbat Undrakhbayar. Ulaanbaatar Mongolia. Narud Design LLC : 213-234.
- PAVLINOV V.N. [ПАВЛИНОВ В.Н.], 1959. Некоторые данные о генезисе китайских лёссов [Quelques données sur la genèse du loess chinois. Some data on the genesis of Chinese loess]. Комиссия по изучению четвертичного периода. XIV. Лёссы Северного Китая [Commission for the study of the Quaternary period. XIV. Loesses of Northern China]. АН СССР, Москва [AS USSR Publ., Moscow], 54-79. [rus.]
- PRZHEVALSKY N.M. [ПРЖЕВАЛЬСКИЙ Н.М.], 1946. Монголия и страна тангутов [Mongolie et le pays de Tangut. Mongolia and the country of Tangut]. М., ОГИЗ [OGIZ, Moscow], 333 p. [rus.]
- RONKIN V.I. & SAVCHENKO G.A. [РОНКИН В.И., САВЧЕНКО Г.А.], 2000. Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка, *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) от структуры растительного покрова [Dépendance de l'adéquation de l'habitat pour la marmotte de steppes, *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) de la structure de la couverture végétale. Dependence of habitat suitability for steppe marmot, *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) on the structure of vegetation cover]. Зоологический журнал [Biology Bulletin], 79 (10) : 1229-1234. [rus.]
- SUNTSOV V.V. & SUNTSOVA N.I. [СУНЦОВ В.В., СУНЦОВА Н.И.], 2006. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты) [Peste. L'origine et l'évolution du système épizootique (aspects écologiques, géographiques et sociaux). Origin and evolution of the epizootic system (ecological, geographical and social aspects)]. Издательство КМК, Москва [Publishing house KMK, Moscow], 274 p. [rus.]
- ТОКАРСКИЙ В.А. [ТОКАРСКИЙ В.А.], 1997. Байбак и другие виды рода сурки [Marmotte de steppes et autres espèces de marmottes. Baibak and other species of marmots]. Харьков: Харьковский национальный университет [Kharkiv National University publ., Kharkov]. 304 p. [rus.]
- VANISOVA E.A. [ВАНИСОВА Е.А.], 2015. Видовая специфика стабильных элементов биологического сигнального поля сурков [Spécificité d'espèce des éléments stables du champ biologique de signaux des marmottes. Species specificity of stable elements in the biological signal field of Marmots]. Сурки Евразии. Экология и практическое значение [Marmotte d'Eurasie. Ecologie et valeur pratique. Marmots of Eurasia. Ecology and practical value]. Материалы 11 Международного совещания по суркам специалистов стран бывшего СССР [Matériaux de la Réunion internationale des spécialistes sur les marmottes de l'ex-URSS] (пос. Родники, Раменский район, Московская обл., Россия, 11–15 марта 2015 г. village Rodniki, district de Ramensky, région de Moscou, Russie, 11-15 mars 2015). (отв. ред. О.В. Брандлер. Eds. O.V. Brandler). М., Териологическое общество РАН [Theriological Society of the Russian Academy of Sciences, Moscow] : 24-28. [rus.]
- WANG CHI [ВАН ЧИ], 2016. Распространение, экология и звуковая сигнализация сурков Китайской Народной Республики [Distribution, écologie et alarme sonore des marmottes de la République Populaire de Chine. Distribution, ecology and sound alarm calls of marmots of the People's Republic of China]. Автореф. дис. ... канд. биол. наук [Thèse pour le degré de candidat des sciences biologiques. Thesis for the degree of candidate of the biological sciences]. М., Российский университет дружбы народов [Peoples' Friendship University of Russia, Moscow]. 25 p. [rus.]
- WANG SHUCHUN, 1988. Progress on plague research [Progrès de la recherche sur la peste]. Publishing House «Environmental science», Beijing, 280-283. [chin.]
- WANG SIBO & YANG GANYUN, 1983. Rodent Fauna of Xinjiang. Xinjiang People's Publishing House, Wulumuqi, 218 p. [chin.]
- WANG ZHIJUN, 1992. Ecological observations of the Himalayan marmot during hibernation [Observations écologiques de la marmotte de l'Himalaya pendant l'hibernation]. Endemic Diseases Bulletin, 4 : 51-55 [chin.]
- XIE YAN, SMITH A.T., 2009. Guide to the Mammals of China. Hunan, Image Publishing, 57-67 [chin.]
- YUSOV B.V. [ЮСОВ Б.В.], 1958. Тибет [Tibet]. М., Гос. изд-во геогр. л-ры [State Publishing of Geographic Literature, Moscow], 223 p. [rus.]
- ZHAO ZHONGSHI, 1982. Distribution of Marmots on Xinjiang. Chinese Journal of Zoology, 3 : 23-25. [chin.]

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Gérard KECK

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 90 Fascicule 3-4 mars - avril 2021

SOMMAIRE

Christians J.F. – <i>Utricularia brennensis</i> Gatignol & Zunino (Lentibulariaceae) dans le centre-est de la France	61-78
Maglio M. – Contribution à la connaissance de <i>Pinguicula arvetii</i> Genty (Lentibulariaceae) dans les Alpes sud-occidentales italiennes	79-93
Nikol'skii A.A. et al. – Ecologie et répartition de la marmotte de l'Himalaya (Rodentia, Sciuridae, <i>Marmota himalayana</i> Hodgson, 1841) en République Populaire de Chine	94-114
Claude J. – Philip Withers (1954-2020)	115-126

Couverture : Monte Mongioie (2631 m), dans les Alpes ligures, où l'on a découvert
une importante station de *Pinguicula arvetii*. Crédit : M. Maglio

CONTENTS

Christians J.F. – <i>Utricularia brennensis</i> Gatignol & Zunino (Lentibulariaceae) in the central-east of France	61-78
Maglio M. – Contribution to the knowledge of <i>Pinguicula arvetii</i> Genty (Lentibulariaceae) in the south-western Italian Alps	79-93
Nikol'skii A.A. et al. – Ecology and distribution of the Himalayan marmot (Rodentia, Sciuridae, <i>Marmota himalayana</i> Hodgson, 1841) in the People's Republic of China	94-114
Claude J. – Philip Withers (1954-2020)	115-126

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 – N° d'inscription à la CPPAP : 0724G85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

Imprimé en France • Dépôt légal : Février 2021

Copyright © 2021 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.