

N° d'ordre 182-98

Année 1998

THÈSE

présentée

devant l'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON I -

pour l'obtention

du DIPLÔME DE DOCTORAT

(arrêté du 30 mars 1992)

par

Marie-Claude BEL

soutenue le 23 Octobre 1998

LE MARQUAGE JUGAL CHEZ LA MARMOTTE ALPINE
(*Marmota marmota*, Linné 1758) :
ASPECTS ÉCO-ÉTHOLOGIQUES ET
ÉTUDE DU SYSTÈME DE COMMUNICATION CHIMIQUE

JURY :

M. H. BARRÉ	Professeur à l'Université LYON I	Président
M. D. MÜLLER-SCHWARZE	Professeur à l'Université de SYRACUSE	Rapporteur
M. J.L. CLÉMENT	Professeur à l'Université d'Aix-Marseille	Rapporteur
M. P. GOUAT	Maître de Conférences à l'Université PARIS XIII	Examineur
M. D. ALLAINÉ	Maître de Conférences à l'Université LYON I	Examineur
M. J. COULON	Maître de Conférences à l'Université LYON I	Directeur de thèse

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse a demandé la contribution éclairée d'un grand nombre de personnes qu'il m'a été permis de rencontrer au cours des cinq dernières années, et sans lesquelles l'évolution et la maturation de ce manuscrit n'auraient certainement pas abouti à ce qu'il est aujourd'hui. MERCI A TOUS.

Je tiens ici à remercier tout d'abord les rapporteurs et membres du jury de ma thèse :

* L'investissement personnel du professeur Jean-Luc Clément dans ce travail est immense : il m'a ouvert les portes de son laboratoire et a dirigé jusqu'à ce jour le programme d'analyses chimiques de la substance de marquage des marmottes alpines. Nos nombreuses discussions m'ont non seulement orientée dans les multiples tentatives d'analyse effectuées en laboratoire, mais ont également grandement contribué aux choix de protocoles expérimentaux sur le terrain. Ses multiples compétences scientifiques, sa perpétuelle bonne humeur et ses encouragements enthousiastes ont souvent été à l'origine de mon acharnement à décoder les difficiles signaux chimiques utilisés par les marmottes. Je lui suis par ailleurs particulièrement reconnaissante de m'avoir permis de participer à deux cycles de conférences internationales « Jacques Monod » en 1994 et en 1997.

* Je suis extrêmement honorée de la participation à ce jury du professeur Dietland Müller-Schwarze de l'Université de Syracuse (New-York) : la qualité et la quantité impressionnantes de ses travaux sur l'écologie chimique du castor nord-américain ainsi que de plusieurs cervidés ont constitué un modèle de travail exceptionnel tout au long de mon doctorat. Notre rencontre à l'occasion de la conférence Jacques Monod de 1997 fut pour moi l'occasion d'estimer davantage cet éminent chercheur : sa disponibilité, sa gentillesse et ses remarques judicieuses sur mon travail de recherche ont constitué une étape importante dans l'élaboration d'un article ainsi que dans la rédaction de ce manuscrit. Il m'a tout particulièrement conforté dans l'idée que la recherche des mécanismes de communication chimique chez un mammifère peut être menée à bien tout en respectant au mieux l'intégrité des individus étudiés, dans leur milieu naturel.

* Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à monsieur le professeur Hervé Barré pour m'avoir accueilli e au sein de sa formation doctorale où j'ai reçu des enseignements aussi diversifiés que passionnants, ainsi que pour avoir accepté de présider mon jury de thèse. J'ai pu mesurer à quel point la marmotte alpine s'avère une espèce adaptée à un environnement extrême, et j'ai également appris que le chercheur doit s'adapter aux conditions de son modèle biologique s'il veut parvenir à un résultat!

* Je voudrais également remercier monsieur Patrick Gouat pour avoir spontanément accepté de jeter un regard éclairé sur ce manuscrit. Je lui suis reconnaissante d'avoir bien voulu juger de mon travail en sa qualité d'éthologue "mammifériste", s'intéressant qui plus est aux capacités de reconnaissance par les odeurs chez de proches cousins des marmottes!

* Que Dominique Allainé trouve ici l'expression de toute ma reconnaissance, ma sympathie et mon estime. Dès 1995, il a accepté la responsabilité du projet scientifique de biologie des populations et éco-éthologie de la marmotte alpine. Je lui suis gré d'avoir toujours pris volontiers de son temps pour discuter de divers aspects de ma problématique, et de m'éclairer en particulier sur certains choix de traitements statistiques. Je le remercie sincèrement de m'avoir permis de me rendre en Russie (Ha! la Russie...) en Août 1997, avec mes chers collègues, pour la 3^e Conférence Internationale sur les Marmottes.

* J'ai appris le métier de la recherche fondamentale, et ses diverses facettes, sous la direction de Jacques Coulon, et je voudrais ici lui dire combien je le remercie de m'avoir proposé le sujet de cette thèse. En 5 ans de travaux effectués sous sa tutelle, il m'a transmis un grand savoir et a su -me semble-t-il- me communiquer sa grande rigueur scientifique et son honnêteté intellectuelle. Sa direction scientifique me fut très agréable: il m'a toujours laissé la liberté d'aller au devant de mes initiatives, tout en restant très disponible et toujours prêt à répondre à mes nombreuses questions. Tout le monde n'a pas cette chance.

* Toutes mes pensées amicales vont à l'équipe du Laboratoire de Communication Chimique, du CNRS de Marseille ; j'y ai reçu un accueil toujours plus chaleureux, au cours de mes nombreux séjours, où je fus rebaptisée "Miss Marmotte"! Merci en particulier aux éminentes chercheuses Anne-Geneviève Bagnères-Urbany et Marielle Renucci pour leur hospitalité sans égal. Je dois à Leam Sreng de m'avoir patiemment initiée aux techniques de chromatographie, ainsi qu'aux analyses histologiques de la glande de marquage ; sa gentillesse et sa réflexion sur la recherche fondamentale m'ont beaucoup aidé. Je dois à Anne -Geneviève de m'avoir inculqué les bases de la Spectrométrie de Masse, et d'avoir suivi de près mon labeur dans ce domaine. Merci également à

Georges Dusticier pour son assistance technique aux analyses GC-MS. Je suis heureuse d'avoir pu aider Marielle et Alain à démarrer un programme de recherche des récepteurs olfactifs présents chez la marmotte alpine.

* Le travail de terrain est certainement une phase de mon doctorat que j'ai affectionnée tout spécialement. Il est des jours où le soleil illumine le vallon et vient réchauffer les observateurs stationnés à l'affût de quelque comportement "marmottesque" d'un intérêt supérieur. Il est des jours où les marmottes procèdent à des marquages odorants d'une beauté rare, et où elle se prêtent volontiers à nos jeux de capture, et à nos petites expériences. Il en est de nombreux autres. Chacun de ces moments, je les ai partagés avec mes collègues "marmotteux" de la Sassièrre: Séverine, Laurent et Marie-Pierre, sans oublier Cathy. Sans leur optimisme, leur gaieté et leur soutien j'aurais peut-être déjà renoncé 10 fois. Sans que nous n'ayons "marmotté" sur le même site, je n'oublie pas non plus Etienne. De collègues, ils sont devenus mes amis: j'ai pour eux une profonde estime.

* Entre 1993 et 1997, j'ai sans relâche rendu visite aux familles de marmottes du vallon de la Sassièrre; j'en garde un souvenir impérissable, en particulier de notre 'mascotte' JP qui a fondé son groupe à l'emplacement du chalet qui fut notre refuge. Je leur demande pardon pour les avoir par moment perturbées par des captures régulières mais inoffensives, par un marquage par teinture du pelage et par boucles d'oreille leur conférant une élégance certaine, par des prises de sang parfois malhabiles mais jamais dramatiques, enfin par des rasages de près et des pressions de glande temporale répétées. Tout cela n'a pas été vain: MERCI.

* Qui dit travail de terrain dit terrain: c'est la base de toute mon étude, mais aussi celle de toute notre équipe de recherche. La marmotte étant longévive, et l'accumulation de données -comportementales ou autres- étant elle-même 'chronovore', les résultats qui se trouvent dans ce manuscrit n'ont pu être mis en évidence que grâce à de nombreuses années d'étude de la même population, c'est-à-dire celle de la réserve naturelle de la Sassièrre, qui se trouve gérée par le Parc National de la Vanoise. Je tiens à remercier l'ensemble des personnels dirigeants d'avoir toléré notre présence sur ce site entre 1990 et 1997; j'ai pris plaisir à rencontrer les gardes du secteur et à échanger de nombreuses discussions passionnées sur la faune et la flore de la région. Je regrette sincèrement cependant que cette collaboration ne puisse être poursuivie, le Parc National de la Vanoise ayant parfois d'autres priorités que la protection des scientifiques! Un grand merci à Patrick Folliet, responsable très actif de la communication au PNV, pour son aide et sa collaboration. Christophe Gotti est sans doute un garde-photographe hors pair, en qui j'ai trouvé un ami sincère et généreux: merci pour toutes ces photos et diapos splendides qui illustrent si bien notre activité de terrain.

* Je garde une pensée amicale pour nos étudiants stagiaires de terrain: Stéphanie, Romain et plus récemment Marion. J'ai passé de très agréables moments en leur compagnie, et les remercie d'avoir gracieusement contribué à recueillir des informations cruciales sur ces chères marmottes.

J'ai d'autre part eu la chance d'assister au tournage du film de vulgarisation scientifique « Jacques et les marmottes » durant l'été 1993, et il me reste un souvenir ému de ma rencontre avec trois personnages étonnants autant que sympathiques: Jean-Yves Collet, Philippe Barbeau et Antoine de Maximy. Vive les soirées au Chalet du Lac, et les après-midi pluvieux où nous écoutions leurs récits passionnants tout en buvant la santé des marmottes!!

* Grâce à la fusion de nos deux équipes instaurée depuis 1995, il m'a été donné de rencontrer à maintes fois l'équipe grenobloise du Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude. Je remercie le professeur Jean Bouvet d'avoir su diriger efficacement cette équipe, malgré les difficultés certaines dues à l'éloignement spatial de nous autres "satellites lyonnais"... J'ai une pensée amicale pour Elisabeth Gaillard qui a su gérer avec acharnement nos frais divers, et nos allées et venues, grâce à des manoeuvres comptables expertes! Je n'oublie pas Benoît Goossens, tout jeune docteur ès génétique moléculaire de marmottes, qui poursuit sa carrière outre-Manche: bravo! Guy Lempérière a su me conseiller quant à la façon d'aborder les questions d'écologie chimique: je tiens à le remercier ainsi que Christian Malosse pour leur précieuse contribution en tant que spécialistes sur ce sujet.

* J'ai beaucoup apprécié la convivialité du voisinage de notre équipe avec celle du Laboratoire de Socioécologie et de Conservation, enseignants-chercheurs comme étudiants; je n'oublie pas que son directeur Michel Le Berre a initié le projet "Dynamique de l'occupation de l'espace par la marmotte alpine" (contrats EGPN du Ministère de l'Environnement, et PIREN du CNRS) qui a permis de financer une partie de ce travail; je lui suis reconnaissante de m'avoir permis de participer à la deuxième Conférence Internationale sur les marmottes, en 1994.

* Par dessus tout, je dois à André et Bernadette BEL, mes parents, d'avoir pu réaliser le parcours qui m'a mené jusqu'au doctorat. Ils m'ont communiqué leur honnêteté, leur amour du travail bien fait durant tant d'années, -j'en compte bientôt 27- je les remercie particulièrement de m'avoir accordé leur confiance et leur soutien inconditionnel durant toutes ces années estudiantines, et aussi d'en avoir supporté le coût matériel!! Les moments les plus importants et les plus intenses se vivent en famille, je le crois. Je tiens à exprimer toute ma tendresse à mes chers parents, grands-parents, mais aussi à Pascale+Christophe+Pauline, à Dominique, et aux jumeaux Nicolas et Caroline.

* Habitée que je suis à une famille nombreuse, j'ai eu la grande joie de trouver dès mon arrivée à Lyon, voilà 10 ans, une seconde famille. Ma deuxième maman s'appelle Ginette, et ma 4^e soeur Valérie!! Merci de m'avoir adoptée... et de m'avoir fait connaître tant d'ami(e)s, de René à Frank! Et 10 ans, comme 27, ne peuvent se résumer ici (tant mieux car la thèse est déjà assez longue!)

* J'ai la chance d'avoir de nombreux amis, rencontrés au fil du temps et de mes petites expériences... David et Myriam, Marion et Gilles, Géraldeline et Bertrand, Laurent, Florence+Serge+Jules (et merci pour les têtes de marmotte), Caroune, +++.... cela fait tant de bien de se retrouver!!

Table des Matières

Introduction Générale	3
1 - BIOLOGIE DE L'ESPECE ETUDIEE	3
11 - SYSTEMATIQUE	3
12 - ORGANISATION SOCIALE	3
14 - CYCLE BIOLOGIQUE	4
2 - POPULATION SUIVIE ET SITE D'ETUDE	5
21 - LE VALLON DE LA SASSIERE : NOTRE SITE D'ETUDE	5
22 - LA POPULATION ETUDIEE	6
23 - CAPTURE ET MARQUAGE DES MARMOTTES	6
Première Partie : Le Comportement de Marquage Jugal de la Marmotte Alpine	
I - 1 - Introduction	9
I - 2 - Matériel et Méthodes	17
121 – LE COMPORTEMENT DE MARQUAGE JUGAL	17
122 - PRISE DE DONNEES	17
1221 - Equipement	17
1222 - Protocole d'observation	18
1223 - Groupes familiaux et individus suivis : bilan (tableau 1)	18
123 - TRAITEMENT DES DONNEES	20
1231 - Emplacement des territoires et taille des domaines vitaux	20
1232 - Analyse quantitative : investissement dans le marquage	21
<i>Taux de marquage</i>	21
<i>Temps consacré au marquage</i>	21
<i>a) Bilan individuel</i>	21
<i>b) Distribution d'effectifs observés</i>	22
<i>Influence de la taille du domaine vital</i>	22
<i>Influence de la présence de subordonnés</i>	22
<i>Autres paramètres</i>	23
1233 - Analyse spatiale : localisation des marques	23
<i>Partition des domaines vitaux selon trois zones</i>	23
<i>Distribution des marques sur les trois zones</i>	23
<i>Recouvrement spatial des marques par les différents membres d'un groupe</i>	23
<i>a) Evaluation de la surface couverte globalement par les marques du couple adulte</i>	24
<i>b) Comparaison des sites de marquage des deux partenaires</i>	24
<i>c) Comparaison des sites de marquage des adultes et des subordonnés</i>	25
I - 3 - Résultats	26
131 - RESULTATS PRELIMINAIRES	26
1311 - Effet période	26
1312 - Effet de l'âge des individus	26
132 - L'ACTIVITE DE MARQUAGE	26

1321 - L'investissement dans le marquage	26
_ <i>Temps consacré au marquage et taux horaire individuel: étude comparative pour les différents groupes familiaux</i>	26
_ <i>Durée d'une séquence de marquage selon la catégorie sociale et le sexe des individus</i>	28
_ <i>Taux de marquage et taille du domaine vital</i>	28
_ <i>Taux de marquage des dominants et présence de subordonnés</i>	31
1322 - Paramètres déterminants de l'activité de marquage	32
_ <i>Effets du sexe et du statut social sur l'activité de marquage</i>	32
a) - <i>Etude du taux horaire individuel de marquage par mois</i>	32
b) - <i>Etude du taux horaire individuel corrigé pour la taille du domaine vital</i>	33
_ <i>Effet de la présence d'une portée émergente l'année du suivi</i>	34
133 - LOCALISATION DES MARQUES : TACTIQUES DE MARQUAGE	35
1331 - Partition des domaines vitaux selon trois zones : les terriers principaux, la zone centrale et la frontière	35
1332 - Distribution aléatoire des marques sur le domaine vital?	36
1333 - Recouvrement spatial des marques par les différents membres d'un groupe	40
_ <i>Ensemble du domaine vital</i>	41
a) <i>Recouvrement spatial des marques du couple adulte</i>	41
b) <i>Contribution des subordonnés</i>	41
c) <i>Succession à la dominance</i>	42
d) <i>Influence de la taille du domaine vital</i>	42
_ <i>Zone frontalière</i>	45
a) <i>Influence de la taille du domaine vital</i>	45
b) <i>Quelle stratégie de surmarquage aux frontières pour le couple adulte?</i>	46
I - 4 - Discussion	48
141 - LE COMPORTEMENT DE MARQUAGE	48
1411 - Mesures de l'activité de marquage	48
1412 - Les circuits de marquage	48
142 - FACTEURS DE VARIABILITE DE L'ACTIVITE DE MARQUAGE	50
1421 - Effet de l'âge des individus : marquage et maturité sexuelle	50
1422 - Effet du statut social	51
1423 - L'effet du sexe des individus	52
1424 - L'ancienneté à la tête du groupe familial	52
1425 - L'avancée dans la saison d'activité	53
_ <i>Diminution générale de l'activité</i>	53
_ <i>Contrôle endocrinien</i>	53
_ <i>Facteur social: le risque d'intrusion</i>	55
_ <i>L'hibernation et l'enneigement</i>	56
143 - STRATEGIES DE MARQUAGE : POUR UN INVESTISSEMENT OPTIMAL ?	56
1431 - Le marquage jugal est une activité coûteuse	56
1432- Répartition de l'activité de marquage au sein du groupe familial	57
_ <i>Adultes mâles et femelles: stratégies individuelle ou de couple?</i>	57
_ <i>Effet du nombre de membres sur le niveau individuel de marquage</i>	58
1433 - Corrélation entre taux de marquage et taille du territoire	58
1434 - Ajustement selon les besoins de défense territoriale et de communication chimique intra-groupe	60
_ <i>Localisation des marques</i>	60

Deuxième Partie : Le système de Communication Chimique Intra - Spécifique de la Marmotte Alpine

II - 1 - INTRODUCTION	64
211 - BILAN DES CONNAISSANCES	64
2111 - La production de signaux chimiques : multiplicité de leurs origines	64
2112 - Structure des signaux chimiques répertoriés chez les mammifères	65
_ <i>Développements conceptuels</i>	65
a) <i>Phéromone ou signal chimique ('chemosignal') ?</i>	65
b) <i>Classification des signaux selon le nombre et le mode d'interaction des composés</i>	66
c) <i>L'information chimique est-elle fonction de la composition qualitative ou quantitative du mélange?</i>	68
] Signal et concentration	68
] Signal et qualité	69
d) <i>Odeur-image ou système phéromonal?</i>	69
e) <i>L'odeur individuelle</i>	69
_ <i>Propriétés des signaux</i>	70
a) <i>La famille chimique</i>	70
b) <i>La volatilité et la persistance (ou rémanence) des signaux chimiques</i>	71
2113 - Facteurs de variabilité des signaux chimiques	72
_ <i>Le déterminisme génétique</i>	72
_ <i>La régulation endocrinienne</i>	74
_ <i>La microflore et le parasitisme</i>	75
_ <i>Le régime alimentaire</i>	76
2114 - Concepts méthodologiques développés pour analyser les signaux chimiques	77
_ <i>Le test comportemental</i>	77
_ <i>Analyses chimiques seules</i>	79
_ <i>Stratégie mixte de recherche guidée par la réponse ("response-guided strategy", Albone, 1984)</i>	80
_ <i>Stratégie de recherche de l'image chimique</i>	81
_ <i>Méthodes d'analyse des profils chimiques complexes</i>	84
a) <i>Méthodes visuelles (non statistiques)</i>	84
b) <i>Méthodes statistiques</i>	84
] tests univariés	84
] tests multivariés	85
212 - OBJECTIFS POURSUIVIS	86

II - 2 - ASPECTS METHODOLOGIQUES: étude conjointe des comportements et de la signalisation chimique de la marmotte alpine. 88

221 - TRAVAIL DE TERRAIN	88
2211 - Protocole général d'un test comportemental	88
2212 - Le test biologique ('Bioassay')	89
2213 - Méthode de collecte directe des sécrétions	89
2214 - Fractionnement de la substance de marquage	90
_ <i>Extraction partielle par solubilisation différentielle</i>	90
a) <i>Première méthode</i>	90
b) <i>Deuxième méthode</i>	90
_ <i>Chromatographie sur mini-colonnes 'Sep-Pack'</i>	91
_ <i>Fractionnement-piégeage sur GC à colonne remplie</i>	91
2215 - Bilan des différents tests olfactifs	92
2216 - Analyse de données	93
222 - TRAVAIL DE LABORATOIRE	94
2221 - Analyses chimiques	94
_ <i>Méthodes de prélèvement des échantillons</i>	94
a) <i>Première méthode</i>	94
b) <i>Deuxième méthode</i>	94
_ <i>La Chromatographie en Phase Gazeuse (GC)</i>	95
_ <i>Le fractionnement - piégeage</i>	96
_ <i>La Spectrométrie de Masse (GC-MS)</i>	97
a) <i>Principe</i>	97
b) <i>Protocole 'injection liquide'</i>	98
c) <i>Protocole 'injection solide'</i>	98
_ <i>Analyse des profils chimiques</i>	98
2222 - Analyse de la glande de marquage	99
_ <i>Observations macroscopiques</i>	99
_ <i>Analyse au microscope photonique (Martoja & Martoja-Pierson, 1967)</i>	99

II - 3 - RESULTATS 100

231 - ELABORATION D'UN TEST BIOLOGIQUE ("BIOASSAY")	100
2311 - Probabilité de marquage	100
2312 - Intensité de marquage	101
2313 - Durée de flairage	101
232 - LOCALISATION DE L'ÉMISSION DE LA SUBSTANCE DE MARQUAGE	101
2321 - Observations préliminaires	101
2322 - Tests olfactifs	102
2323 - Etude de la glande de marquage	102
_ <i>La zone glandulaire : observations macroscopiques</i>	102
_ <i>Le tissu glandulaire : histologie</i>	103
233 - CARACTERISATION CHIMIQUE DE LA SUBSTANCE DE MARQUAGE	105
2331 - Tests Olfactifs	105
_ <i>Extraits partiels par solubilisation différentielle</i>	105
_ <i>Fractionnement à l'aide de mini-colonnes de chromatographie en phase liquide</i>	106
_ <i>Fractionnement par chromatographie en phase gazeuse à colonne remplie</i>	106
2332 - Analyse chimique : résultats préliminaires	107

_ Aspect général des profils chimiques des sécrétions temporales individuelles	107
_ Détermination chimique : premiers résultat	s 108
2333 - Analyse de la variabilité des profils chimiques	111
_ Contrôle préliminaire de la variabilité de profil observée sur deux échantillons provenant du même animal	111
_ Comparaison de profils du même animal prélevés à différentes périodes	111
_ Profils chimiques comparés d'échantillons provenant de différents mâles	113
_ Profils chimiques comparés d'échantillons provenant de différentes femelles	113
_ Profils chimiques comparés des mâles et des femelles	113
2334 - La question de la régulation de la production de signaux chimiques : exemple de Babar	117
2335 - La question de la volatilité des signaux : ordre aléatoire de flairage des tubes Témoin et Marqué?	118
234 - FACTEURS DE VARIATION DE LA REPONSE COMPORTEMENTALE LORS DES TESTS OLFACTIFS	119
2341 - Variable Intensité de Marquage "IM" : Influence des facteurs 'Série', 'Date', 'Statut' et 'Familiér'	120
2342 - Variable Durée de flairage "DF" : Influence des facteurs 'Série', 'Date', 'Statut' et 'Fam'	122
2343 - Effet du sexe de l'individu testé sur l'IM et la DF	123
_ Variable mesurée : Intensité de marquage	123
_ Variable mesurée : Durée de flairage	123
2344 - Effet du sexe de l'auteur de la marque et celui de l'individu testé sur l'IM et la DF	124
_ Variable mesurée : Intensité de marquage	124
_ Variable mesurée : Durée de flairage	124
2345 - Influence de la période sur l'occurrence de marquage des tests olfactifs	125
2346 - Bilan : analyse graphique	126
_ Intensité de marquage	126
_ Durée de flairage	131

II - 4 - DISCUSSION **135**

241 - TEST BIOLOGIQUE	135
242 - DUREE DE FLAIRAGE : COMPORTEMENT NON SPECIFIQUE DONC CONTROVERSE	137
243 - LA GLANDE DE MARQUAGE	139
244 - CARACTERISATION DU SIGNAL CHIMIQUE	141
245 - COMMENT INTERVIENT L'EFFET LIE A LA PERIODE DE L'ANNEE SUR LES REPONSES AUX TESTS OLFACTIFS?	145
246 - QUELLE PEUT ETRE LA STRUCTURE DES SIGNAUX CHIMIQUES DEPOSES DANS LES MARQUES TEMPORALES?	146

Discussion Générale

III - 1 - FONCTIONS REMPLIES PAR LE MARQUAGE JUGAL CHEZ LA MARMOTTE	145
311 - FONCTION TERRITORIALE	145
3111 - Mécanismes du système de marquage	145
_ <i>Modèle de la barrière olfactive ("Scent fence Hypothesis")</i>	145
_ <i>Modèle de Comparaison des Odeurs ("Scent Matching Hypothesis")</i>	145
3112 - Quel mécanisme pour la marmotte alpine?	147
312 - REGULATION DE L'ORGANISATION SOCIALE DU GROUPE FAMILIAL	148
3121 - Expression de la dominance	148
3122 - Le marquage des subordonnés	149
_ <i>Cas des subordonnés immatures</i>	149
_ <i>Cas des subordonnés matures</i>	150
3123 - Cohésion du groupe	150
313 - LE MARQUAGE ET LA REPRODUCTION (PERIODE DE LA RECEPTIVITE SEXUELLE)	151
314 - LE MARQUAGE PERMET-IL A L'ANIMAL D'AUGMENTER SA CONFIANCE?	152
315 - FAMILIARISATION ET/OU ORIENTATION DANS LE DOMAINE VITAL	153
III - 2 - LA TERRITORIALITE: UN ACCES PRORITAIRE AUX RESSOURCES	155
321 - QUEL NIVEAU D'ACCES A LA REPRODUCTION SELON LE STATUT TERRITORIAL ?	155
322 - AUTRES RESSOURCES VITALES: LE SYSTEME TERRITORIAL AMELIORE LA SURVIE	157
III - 3 - La communication chimique par les marques jugales (=temporales)	159
331 - PROPRIETES DES SIGNAUX CHIMIQUES PRESENTS DANS LES MARQUES TEMPORALE	159
332 - QUEL MECANISME PERMET AUX MARMOTTES DE DISCRIMINER ODEURS DE GROUPE ET ODEURS ETRANGERES?	161
333 - QUEL(S) ORGANE(S) CHIMIOSENSORIELS IMPLIQUES DANS LA RECEPTION DES SIGNAUX PRESENTS DANS LES MARQUES TEMPORALES ?	163

Références Bibliographiques	167
------------------------------------	------------

Annexes	186
----------------	------------

Table des Figures	
--------------------------	--

Liste des Tableaux	
---------------------------	--

*The study presented here deals with knowledge of chemical communication system in a mammal : the Alpine marmot *Marmota marmota* ; it also aims to bring a functional interpretation of the scent-marking behaviour allowing such a communication among individuals of this species. This way of communicating relies on physical signals rather than energetic ones (like visual or acoustic communication) (Stoddart, 1990). The Alpine marmot represents one ideal model to investigate that subject, for numerous reasons :*

- *It is a rodent : various aspects of chemocommunication have been well documented for a few years, and many species belonging to this order were studied. The great contribution of this kind of communication is generally admitted among rodents ; however, field studies are scarce, due to their overall small body size and to their frequent nocturnal activity rhythm.*
- *Alpine marmots are one of the tallest burrowing rodents encountered (an adult weighs about 4 to 6 kg according to the season, its body length sizes around 50cm without the tail). All the more, they are diurnal, they inhabit open grasslands, and they are territorial : they fulfill conditions required for a field study.*
- *Alpine marmots can communicate through scent-marking (by cheek rubbing) ; scent marks are deposited throughout their home ranges. We will focus on that conspicuous and unambiguous behaviour ;*
- *Our work is part of a general study of a population biology program on marmots ; this enabled us to collect numerous data on the population used here, for it is known since 1990, by means of trapping and marking methods, as well as field observations. Its socio-spatial organization (Perrin, 1993) and other related works were of a precious help ;*
- *Parallel to the field work, we could start chemical (and histological) analyses in laboratory.*

*Two main parts will be developed here (Parts I and II) ; each of them containing a bibliographic synthesis and the main objectives pursued, followed by methodological aspects, results and an appropriate discussion. First (**Introduction**), we will briefly describe the species *Marmota marmota* and the main traits characterizing it ; then, a presentation of the study site and of the population will be made. In the **first part**, we analyze scent-marking behaviour performed by individually identified animals. Various trends of that behaviour will be reviewed to measure the relative contribution of different members of social groups in that task and to show what kind of strategies happen in the localization of the scent marks in the*

*territories. In the **second part**, we present for the first time a characterization of the intraspecific chemical communication system in the Alpine marmot. We use an interdisciplinary approach to start a study of chemosignals mediated by scent marks : both ethological (field tests) and chemical (chemical composition of the marking substance). Finally, the main functions of cheek-rubbing behaviour will be discussed, and compared to other mammal species. Economic consequences of the territorial system are also discussed in relation with the scent marking behaviour. We suggest some hypotheses concerning mechanisms underlying chemical communication in this species (**Part III**).*

Introduction Générale :

Matériel biologique et Site d'étude

1 - BIOLOGIE DE L'ESPECE ETUDIEE

11 - SYSTÉMATIQUE

Embranchement:	VERTEBRES
Classe:	Mammifères
Ordre:	Rongeurs
Famille:	Sciuridés
Tribu:	Marmotini
Genre:	<i>Marmota</i>
Espèce:	<i>marmota</i>
Sous-espèce:	<i>marmota</i>

La marmotte alpine est un rongeur de grande taille et diurne, appartenant à la famille des Sciuridés. La tribu des Marmotini regroupe le genre *Marmota* (Blumenbach, 1779), ainsi que les chiens de prairie *Cynomys* et les spermophiles *Spermophilus* ; ce sont tous des écureuils terrestres (“ground dwelling squirrels”). L'évolution des marmottes est retracée par Perrin (1993); une phylogénie récente de la tribu, basée sur des données moléculaires recoupées avec des données paléontologiques, est fournie par Giboulet *et al.*, (1997b). Il existe 14 espèces du genre *Marmota* ; leur répartition mondiale est exclusive à l'hémisphère nord, et décrite par Barash (1989). Six espèces de marmottes sont présentes en Amérique du nord (*M. broweri*; *M. caligata*; *M. flaviventris*; *M. monax*; *M. olympus* et *M. vancouverensis*), les 8 autres se répartissant sur le continent eurasiatique (*M. marmota*; *M. bobak*; *M. menzbieri*; *M. caudata*; *M. baibacina*; *M. sibirica*; *M. himalayana*; *M. camtschatica*). La marmotte alpine (sous-espèce *marmota*) occupe essentiellement et de façon exclusive l'arc alpin, mais on la trouve également dans le massif pyrénéen depuis une trentaine d'années (Herrero *et al.*, 1994), ainsi que dans le massif central, où elle a été introduite (Ramousse *et al.*, 1993). La sous-espèce *M. m. latirostris* (Kratochvil, 1961) occupe quant à elle les monts Tatras de la Slovaquie et de la Pologne (Gasiénica Byrcyn, 1997).

12 - ORGANISATION SOCIALE

La socialité est définie par Armitage (1981) comme une formation en groupe où les membres d'une population de différentes structures d'âge et de sexe partagent le même espace, c'est-à-dire qu'ils possèdent des domaines vitaux très recouvrants, communiquent les uns avec les autres, et ont des comportements interactifs de type cohésif. La marmotte alpine possède un indice de complexité sociale des plus élevés chez les sciuridés terrestres (Blumstein et Armitage ; 1997b). L'unité sociale est le groupe familial, dont les membres partagent un domaine vital commun, faisant office de territoire permanent (Perrin, 1993). La monogamie sociale est généralement observée dans cette espèce, alors que son système d'appariement semble régulièrement dévier de la monogamie stricte (Goossens, 1998). Chaque groupe territorial est composé d'un unique couple adulte dominant, éventuellement entouré de descendants issus de plusieurs portées successives, qui possèdent un statut de subordonnés. Ceux-ci commencent à se disperser à partir de leur maturité sexuelle (deux ans), mais peuvent rester dans leur groupe natal jusqu'à trois ou quatre ans (Arnold, 1990a); plus rarement, ils peuvent accéder à la dominance directement dans leur groupe natal pour s'y reproduire (Magnolon, comm. pers.). Les interactions au sein de chaque groupe sont majoritairement cohésives, les interactions entre résidents et voisins territoriaux ou intrus étant plus rares et de nature principalement agonistique (Perrin, 1993), ce qui caractérise leur territorialité (Armitage, 1974).

13 - HABITAT ET HIBERNATION: ADAPTATION AU FROID

Les différentes espèces de marmottes occupent les milieux ouverts et froids, soit à des latitudes élevées (dont *M. broweri* et *M. camtschatica*), soit à des altitudes élevées (dont *M. himalayana*, *M. menzbieri*, *M. caudata*, *M. flaviventris*, *M. caligata* ou *M. marmota*); elles doivent faire face à des hivers particulièrement rudes, où la nourriture est quasi absente pour ces herbivores stricts. Toutes ont adopté la stratégie d'adaptation au froid qu'est l'hibernation: cette période est caractérisée par une régulation de la température corporelle qui est abaissée à environ 7°C (jusqu'à 4.5°C) pour *M. marmota*; cette chute réversible (la température corporelle se stabilise à 38°C en période active) permet de réduire les dépenses énergétiques nécessaires au maintien d'un métabolisme qui devient trop coûteux pendant l'hiver (voir Cochet, 1996).

La marmotte alpine vit entre 800 et 3200m d'altitude (Forster, 1975) avec toutefois un *preferendum* entre 1400 et 2700m (selon Grimod *et al.*, 1991), variable selon les populations : entre 2200 et 2500m pour une population du val d'Aoste, au nord de l'Italie (Grimod *et al.*, 1991) ou entre 1800 et 2400m dans les Pyrénées (Herrero *et al.*, 1994); elle occupe donc les étages alpin et subalpin.

Elle hiberne durant environ 6 mois par an (7 mois pour la sous-espèce *M. m. latirostris*, Gasienica Byrcyn, 1997), entre mi-octobre et mi-avril ; cette durée peut fluctuer avec l'altitude. Cet état est régulièrement entrecoupé de phases de réveils brefs, pendant lesquels le métabolisme et la température corporelle augmentent brutalement: ce phénomène coûteux en énergie est commun à tous les hibernants et on lui attribue deux types de fonctions: les hibernants s'acquitteraient ainsi de leur dette en sommeil, ou reconstitueraient leur stock de composés neurochimiques (voir Cochet, 1996).

Plusieurs facteurs concourent à une meilleure survie hivernale: la condition physique des individus à l'entrée en hibernation, en particulier le stock de graisses accumulés au cours de la saison d'activité: les marmottes adultes perdent en effet en moyenne 1/3 de leur masse corporelle (jusqu'à la moitié pour certains subadultes, Couturier, 1964 *in* Perrin, 1993), essentiellement de tissu adipeux blanc (Cochet, 1996). Un second facteur, la thermorégulation sociale, est défini par Arnold (1990b): la survie hivernale serait facilitée par une hibernation en groupe, qui aurait pour conséquence un refroidissement plus lent de l'hibernaculum, aidé par les réveils périodiques d'un plus grand nombre d'animaux adultes et sub-adultes. L'inertie thermique résulterait essentiellement aux juvéniles, qui ont pu accumuler relativement moins de graisses que leurs aînés. En outre, selon l'auteur, la synchronisation des réveils des adultes et sub-adultes avec ceux des juvéniles n'existerait que pour les animaux apparentés (ou familiaux) aux juvéniles en question.

14 - CYCLE BIOLOGIQUE

La reproduction a lieu une seule fois par an, ce qui est courant chez des espèces fortement soumises à des contraintes extérieures et dans les 15 premiers jours suivant la sortie d'hibernation. La réceptivité de chaque femelle ne dépasse pas un jour (Müller-Using, 1957 ; voir Perrin, 1993). Le délai entre sortie d'hibernation et reproduction semble invariant, en dépit des variations relatives constatées dans les dates de sortie des groupes familiaux selon l'exposition de leur domaine vital (Allainé *et al.*, 1998). Elle concerne principalement le mâle et la femelle adultes dominants de chaque groupe, mais peut occasionnellement impliquer d'autres mâles géniteurs (Goossens *et al.*, 1996 ; 1998). Une seule portée annuelle par groupe est généralement constatée, sauf exception (Goossens, 1998). De plus, la reproduction ne réussit pas tous les ans ; Barash (1976) parle d'une reproduction biennale, mais dans la population de la Sassièrè, celle-ci aurait plutôt lieu 2 ans sur 3 (Coulon, comm. pers.). La durée de gestation est d'environ 30 jours (33 à 34 jours selon Psenner, 1957 *in* Perrin, 1993) ; la naissance a lieu au terrier (souvent dans un système principal de terriers) ; les jeunes

naissent aveugles, glabres et totalement immatures. Ils restent dans le nid et y sont allaités pendant une quarantaine de jours (Wieser, 1983 *in* Perrin, 1993), au cours desquels ils acquièrent les principales facultés locomotrices et sensorielles (Graziani, comm. pers.). Leur masse corporelle est décuplée, et leur pelage est entièrement formé lorsqu'ils émergent pour la première fois hors du terrier : cette date coïncide avec le début du sevrage. La taille moyenne d'une portée à l'émergence est de 4 marmottons (de 2 à 6).

2 - POPULATION SUIVIE ET SITE D'ETUDE

21 - LE VALLON DE LA SASSIÈRE : NOTRE SITE D'ÉTUDE

Cette étude a été réalisée sur des groupes familiaux appartenant à la population de marmottes alpines de la Sassièrè ; celle-ci est installée dans un vallon d'altitude (le fond de vallée est situé en moyenne à 2350m) qui a été classé en Réserve Naturelle en 1973 et géré depuis par le Parc National de la Vanoise. Ce site (45°29'N, 6°59'E) appartient à la commune de Tignes (Savoie) ; la réserve culmine à 3747m au Nord (aiguille de la Grande Sassièrè) et à 3602m à l'Est (pointe de la Tsanteleina), la liaison entre ces deux sommets forme la frontière franco-italienne, au delà de laquelle se trouve le Parc National du Grand Paradis.

Cette zone de haute montagne est caractérisée par un climat contrasté, avec une température moyenne n'excédant pas 15°C en été et chutant en dessous de zéro durant la longue période hivernale. Les précipitations, essentiellement sous forme de neige durant l'hiver et une partie du printemps, sont plutôt abondantes à cette époque, mais une variabilité annuelle assez importante a toutefois été observée (Farand, comm. pers.). Le fond de vallée est régulièrement parcouru par des vents dominants orientés selon un axe Est-Ouest.

Conformément à son altitude élevée, le vallon de la Sassièrè présente un couvert végétal de type alpin, avec un paysage entièrement ouvert ; une pelouse alpine très diversifiée recouvre le fond de vallée ainsi que les versants adret (exposés au Sud) et ubac (Nord). La zone particulièrement étudiée comprend trois catégories de groupements végétaux : les hydroséries (glières et tourbières), les pelouses thermophiles alpines et les groupements subalpins (d'après Gensac et Rothé, 1974 ; voir Perrin, 1993 : figure 11). Les nombreux torrents de montagne affluant des sommets alentours charrient une quantité considérable d'alluvions, et creusent des lits importants, surtout au moment de la fonte des neiges (Rolin, comm. pers.) ; ils se jettent dans le torrent principal de fond de vallée qui lui-même relie deux barrages hydroélectriques. La roche mère, fréquemment apparente au niveau des versants pentus, est essentiellement constituée de schistes lustrés, ainsi que de quartzites (versant ubac) ; au Sud-Est de la réserve, toutefois, les marbres chloriteux sont dominants (Gensac et Rothé, 1974).

Le peuplement faunistique de la réserve est lui aussi très diversifié, et des invertébrés aux vertébrés supérieurs, de très nombreux ordres y sont représentés (liste non exhaustive : voir Perrin, 1993) ; citons notamment la présence régulière de l'aigle royal *Aquila chrysaetos* et du renard roux *Vulpes vulpes*, tous deux prédateurs de la marmotte alpine. La partie aval du vallon est occupée par des troupeaux transhumants durant la période estivale (vaches et chèvres).

22 - LA POPULATION ÉTUDIÉE

Les groupes familiaux ayant fait l'objet de cette étude ont été observés entre 1993 et 1997; ils appartiennent à une population qui est connue depuis 1990, par le biais de captures-marquage-recaptures systématiques et d'observations directes effectuées sur un nombre croissant de territoires, occupant actuellement environ une quarantaine d'hectares. Ces territoires sont contigus, et sont situés au cœur de la réserve: actuellement, 15 groupes familiaux sont suivis très régulièrement, dont 6 sont établis en fond de vallée (groupes A, B, C, E, I, FAC), 6 sont exposés en adret (groupes D, F, G, N, Chalet, P) et 3 en ubac (J, O, R/S). La figure 1 schématise la disposition relative de quelques-uns de ces territoires, en situant les terriers principaux de chacun sur un plan de la réserve naturelle. Cette population fait par ailleurs l'objet d'une étude de dynamique des populations: il semble que celle-ci soit stationnaire (Allainé, comm. pers.)

23 - CAPTURE ET MARQUAGE DES MARMOTTES

427 individus différents ont été capturés et marqués entre 1990 et 1997; la plupart ont fait l'objet de plusieurs recaptures, soit pendant la même année, soit sur plusieurs années consécutives. La technique de capture employée nécessitait l'usage de pièges-boîtes de type Tomahawk à deux portes (plus efficaces que les pièges-boîtes à une porte décrits dans Perrin, 1993). Il s'agit d'une cage parallélépipédique allongée (1mx25cmx25cm) constituée d'une grille très résistante; une palette-déclencheur est située au centre du piège, au sol, et reliée par un système de tiges d'acier aux deux portes, elles-mêmes munies de contre-portes qui se mettent en place après leur chute sous leur propre poids, empêchant l'animal de ressortir. La méthode est non traumatisante mais exige une surveillance régulière des pièges tendus (toutes les 1/2 heures environ): en effet, il arrive que l'animal pris au piège subisse un stress important (un cas de mort par entérotaxémie; Callait, comm. pers.), ou encore subisse un rayonnement solaire tel qu'il ne parvient plus à réguler sa température corporelle (Farand, comm.pers.).

Deux utilisations différentes ont été faites de tels pièges: le piégeage "à la volontaire", d'une part, consiste à installer les pièges au sol, sur des sentiers empruntés et généralement aux abords des terriers principaux; un appât (principalement du pissenlit *Taraxacum officinalis*) est placé sur la palette et doit attirer la marmotte à l'intérieur du piège. La seconde méthode est inspirée d'Arnold et collaborateurs (Frey-Roos, comm. pers.), elle consiste à insérer une partie du piège à l'intérieur de l'ouverture d'un terrier dans lequel un animal est rentré, en ayant soin toutefois de laisser les deux portes ouvertes et libres de se refermer au passage de l'animal; Il faut veiller à obturer toutes les autres entrées de terrier susceptibles de communiquer avec l'entrée piégée; il n'est pas nécessaire d'appâter, puisque l'on force l'animal à ressortir par le piège. Cette méthode est certes plus laborieuse (aménagement de l'entrée, fermeture des autres terriers, ajustement du piège...), mais elle s'avère être plus efficace que la première méthode décrite à mesure que s'avance la saison d'activité: il a déjà été remarqué une diminution de l'efficacité de ce type de piégeage chez cette espèce comme dans chez d'autres marmottes (voir Perrin, 1993).

La difficulté de piéger à partir du mois de juillet pose de réels problèmes pour la poursuite des observations, lorsque des individus non capturés s'installent dans les groupes suivis ou que des individus perdent leurs marques visuelles, ce qui n'est hélas pas rare. Il semblerait que les adultes soient particulièrement réfractaires au piégeage après une première capture au cours de la saison active. Ils développent une grande méfiance à l'égard des pièges, certains parvenant à contourner le déclencheur du piège en effectuant une savante marche arrière avant d'appuyer sur la palette: ils reproduisent ce comportement de chaque côté du piège, et le pillent sans se faire prendre! Les yearlings et les marmottons sont plus aisément recapturables.

Quoi qu'il en soit, une fois capturée, chaque marmotte est anesthésiée (Zoletil 100, 0.15ml/kg), puis manipulée : nous effectuons un marquage visuel, à l'aide de marques auriculaires métalliques numérotées, que nous posons à chaque oreille ; l'une d'elles est doublée d'une marque plastique de couleur, ce qui permet de reconnaître l'animal à distance, selon une combinaison unique, parmi les membres de son groupe social. L'usage de colliers colorés adaptés de sangles d'alpinisme a rapidement été abandonné, par manque de souplesse en dépit des précautions prises pour tenir compte de l'accroissement saisonnier du cou des animaux. Nous avons procédé à des teintures du pelage, en employant de la teinture capillaire noire ammoniacuée, trouvée dans le commerce : des sigles (lettres, chiffres, signes divers...) ont été dessinés sur le dos des animaux ; ces marques aisées à déterminer, partaient généralement en un mois, quelquefois moins (à l'approche de la mue, en juillet). Afin de marquer chacun de façon pérenne, un transpondeur (puce électronique de marque TIRIS jusqu'en 1994, puis TROVAN) était injecté entre les omoplates, au niveau sous-cutané.

A chaque capture, plusieurs données étaient collectées : des mesures biométriques précises étaient pratiquées (masse corporelle, mesures squelettiques), des poils étaient prélevés pour une étude génétique (Goossens, 1998), ou encore des crottes -fréquemment laissées dans le piège- étaient destinées à une analyse parasitologique (Callait, données non publiées). Des prélèvements sanguins étaient pratiqués pour déterminer la condition hormonale des individus de deux ans et plus (Magnolon, données non publiées) ; enfin, les captures étaient l'occasion d'observer et de collecter des sécrétions glandulaires faciales (cette étude, §2213).

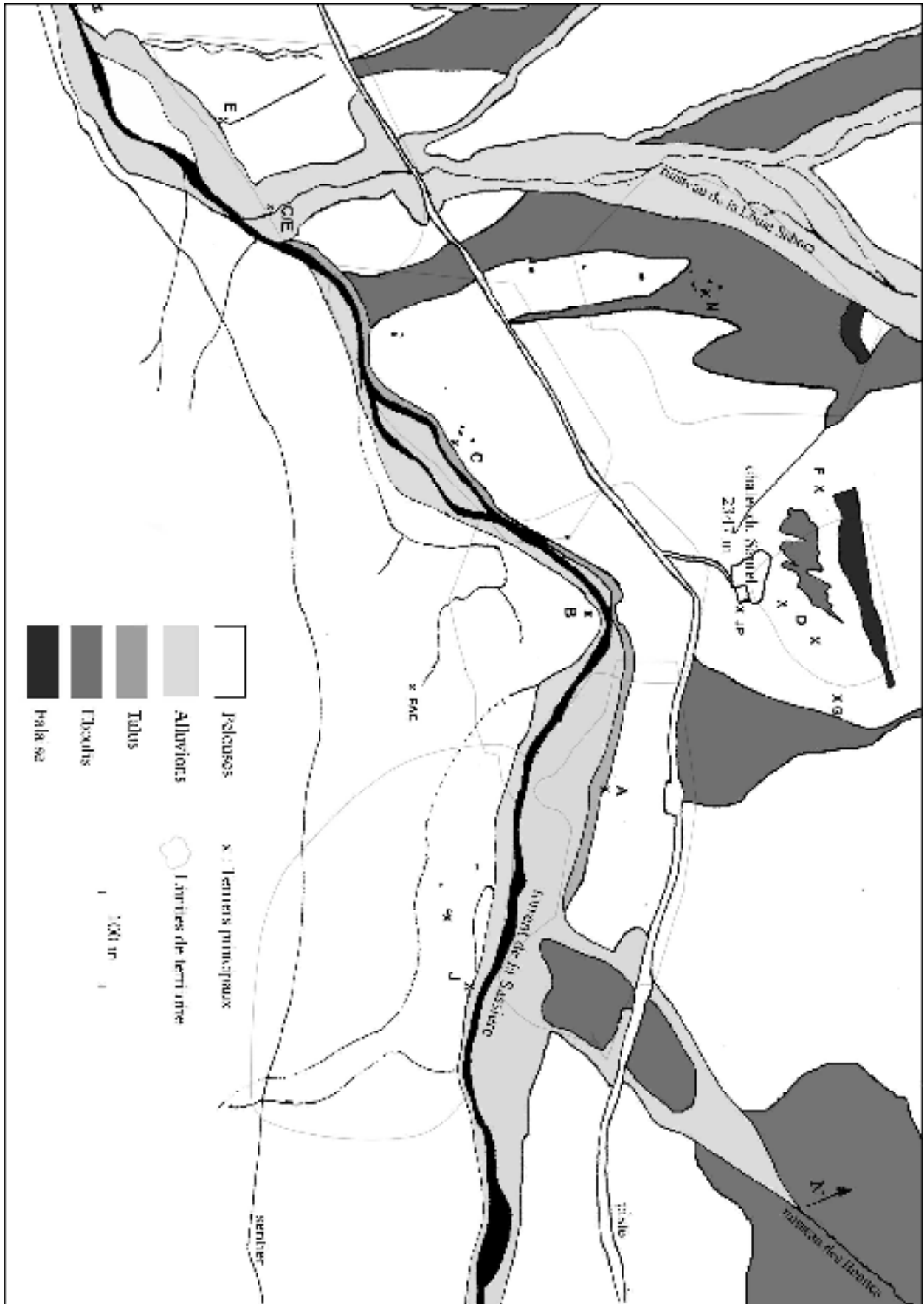


Figure 1 : Cartographie des groupes familiaux présents sur la zone d'étude. Echelle : 1cm = 40m.

Première Partie :

Le Comportement de Marquage Jugal

de la Marmotte Alpine

I - 1 - Introduction

La communication animale est définie par les actes qui préparent ou organisent, à distance ou à proximité, une relation qui assure et éventuellement modifie le déroulement d'une ou de plusieurs fonctions auxquelles participent au moins deux organismes, pas nécessairement de la même espèce. Ces actes mettent en jeu des signaux, ou ce qui en tient lieu, des indices, qui émanent d'un organisme émetteur et sont adaptés à la fois au milieu où ils sont produits et aux potentialités perceptives de l'organisme récepteur. La réaction -réponse de celui-ci est l'expression tangible de la réussite de l'acte de communication (Leroy, 1986).

La communication par les odeurs, ou encore communication chimique, est considérée comme un mode de communication primitif par rapport à l'ensemble des moyens sensoriels disponibles (Stoddart, 1990 ; Feistner, 1991), bien qu'elle soit encore utilisée par le plus grand nombre des espèces animales actuelles, des organismes les plus simples jusqu'aux mammifères. Bien que des signaux puissent permettre une certaine forme de communication inter-spécifique, souvent unilatérale, comme dans le cas d'une relation prédateur-proie (Kiesecker *et al.*, 1996 ; Li *et al.*, 1997 ; Burwash *et al.*, 1998), mais pas seulement (Paquet, 1991), la plupart des signaux odorants produits sont considérés comme étant impliqués dans la communication intra-spécifique.

Chez les mammifères, les signaux chimiques peuvent être transmis directement d'un individu à l'autre, au cours d'une rencontre, grâce à la présence sur le corps de l'animal émetteur de substances odorantes qu'il a lui-même excrétées ou sécrétées par le biais d'un système glandulaire généralement multiple et très développé. Cependant, dès les premières observations du comportement animal, il est très vite apparu dans diverses espèces de mammifères que les individus avaient développé, sous des formes variées, un comportement ritualisé : le marquage odorant. Son rapport essentiel à la communication chimique est généralement admis ou démontré : selon Ewer (1968), le marquage est une action motorisée consistant à déposer des signaux chimiques sur des objets présents dans l'environnement ou sur des congénères. Ces signaux peuvent être émis par des sources odorantes variées, de nature glandulaire (Johnson, 1973) ou non. On distingue trois modes de marquage différents :

- l'auto-marquage ('self-marking') est un comportement fréquemment rencontré chez les ongulés, notamment pendant la période du rut ou lors de situations agonistiques, et consiste pour les mâles à adopter des postures spéciales leur permettant d'uriner sur leurs membres inférieurs ("rub urinating", Müller-Schwarze, 1971), ou à disperser leur urine par de violentes secousses corporelles ('thrash urinating', Bowyer et Kitchen, 1987), ou encore à se rouler au sol à l'endroit de leur excrétion urinaire mélangée à la boue ("wallowing", Bowyer et Kitchen, 1987). L'auto-marquage peut également provenir d'un frottement particulier (marquage frontal du cerf à queue noire, Müller-Schwarze, 1971) ou d'un toilettage de l'animal qui permet de disséminer sur sa toison les produits d'une glande localisée (*Castor canadensis*, Walro et Svendsen, 1982; *Microtus pennsylvanicus*, Ferkin *et al.*, 1996). Ce comportement favorise la mise à disposition des signaux propres à un individu envers tout autre congénère, lors d'une éventuelle rencontre.

- Une deuxième forme de marquage odorant, appelée allo-marquage, consiste à couvrir un congénère de ses marques ; la forme de marquage par l'urine semble courante chez les rongeurs et les lagomorphes (Kleiman, 1971 in Johnson, 1973). Ce type de marquage peut être rencontré entre deux partenaires sexuels, il contribuerait à augmenter la confiance de l'individu marqueur envers son partenaire en lui attribuant une odeur familière (Mykytowycz, 1965). Il peut également se produire entre une mère et ses petits (Wallace *et al.*, 1973), ou plus généralement entre différents membres d'un même groupe social (lors de toilettages mutuels).

- Le dernier type de marquage connu est le marquage d'objets et de supports présents dans l'environnement de l'animal. Ce comportement s'est retrouvé particulièrement bien adapté aux espèces territoriales (voir Verberne et Leyhausen, 1975), pour lesquelles il est indispensable de signaler l'occupation d'une zone qu'elles défendent contre les rivaux de la même espèce (Noble, 1939, *in* Perrin, 1993 ; Ralls, 1971). Le marquage territorial implique que les marques sont utilisées pour identifier un territoire (Ralls, 1971) lequel peut correspondre à tout ou partie du domaine vital ; un domaine vital est défini comme une surface correspondant à un site que l'animal parcourt à la recherche de nourriture (Burt, 1943, *in* Perrin, 1993). Il convient de préciser ici que toutes les espèces animales territoriales n'ont pas recours au marquage odorant (mais peuvent utiliser des signaux accoustiques, visuels (Vilà *et al.*, 1994) ou mécaniques tels que les vibrations au sol (*Dipodomys spectabilis*, Randall, 1994 ; *Spalax ehrenbergi*, Heth et Todrank, 1997)), de même que le marquage odorant peut être employé par des espèces non territoriales (Ralls, 1971 ; Johnson, 1973).

Ewer (1968) postule que l'emplacement des glandes de marquage sur le corps est stratégique, et permet de maximiser la probabilité de transférer leurs productions selon les habitudes des individus et leur habitat. Inspirés par cette hypothèse, Kivett *et al.* (1976) ont observé l'équipement glandulaire chez plusieurs espèces d'écureuils terrestres (*Spermophilus* sp.), ainsi que les comportements de marquage associés. Remarquant l'adéquation entre la situation d'une glande donnée et l'aisance du mouvement de marquage produit pour en déposer les sécrétions, ils ont proposé le schéma évolutif suivant : certains types de marquage actif et orienté ont pu se développer à partir d'un mouvement naturel, initialement dépourvu de sens communicatif et appartenant plutôt à la catégorie des comportements de 'confort'. Le transfert passif de substances a pu être progressivement mis à profit pour développer un mode de communication indirect, pour finalement conduire les individus à reproduire 'activement' le mouvement de marquage. Ils suggèrent ainsi que les glandes dorsales de certains spermophiles sont très bien adaptées à un mode de marquage du substrat, alors que les glandes faciales dont ils sont pourvus peuvent à la fois être utilisées directement lors d'interactions sociales, et servir au marquage du substrat. Ferron (1977) estime qu'avec la socialisation des espèces, certaines régions corporelles ont été de plus en plus sollicitées pour servir les relations sociales ; les glandes bucco-jugales appartiennent à cette catégorie. L'auteur suggère même qu'au cours de cette évolution, les individus ont eu tendance à abandonner le système de marquage actif avec ces zones corporelles pour adopter un mode de transmission plus direct rendu possible par les reniflements inter-individuels.

Face à ce mode de communication des plus difficiles d'approche car un des moins développés chez l'être humain, il a fallu développer des méthodes d'investigation variées pour tenter de répondre à la question du rôle exact du comportement de marquage et de son fonctionnement au sein de différentes espèces.

Les premiers travaux sont essentiellement descriptifs, et concernent le plus souvent des animaux en captivité ou domestiqués, qui présentent l'avantage d'être accessibles et peu effarouchés par la présence humaine (Verberne et Leyhausen, 1975 ; Bekoff, 1979). Des analyses morpho-anatomiques ont ainsi permis de préciser l'origine glandulaire ou non des substances déposées par le marquage (Quay, 1959 ; Mykytowycz, 1965 ; Kivett, 1978 ; Svendsen, 1978 ; Walro et Svendsen, 1982) ou de décrire les structures impliquées dans la détection des signaux chimiques (Planel, 1951). Par ailleurs, les premières descriptions précises des comportements de marquage sont rapportées chez la marmotte alpine (Müller-Using, 1956 ; Köenig, 1957).

Par la suite, les connaissances sur le fonctionnement du marquage odorant et ses déterminismes ont connu un développement important avec l'arrivée de l'éthologie expérimentale. Cette discipline est basée sur l'observation et l'expérimentation d'individus placés et maintenus en captivité : les rongeurs furent un modèle biologique de choix, de par leur petite taille et leur acclimatation relative à ces conditions de vie. Elle offre la possibilité de manipuler et donc de contrôler le plus grand nombre de facteurs possibles, environnementaux (rythme circadien, température, régime alimentaire...), physiologiques (ablations de glandes, de gonades, d'organes de réception (Baran et Glickman, 1970 ; Whitsett et Thiessen, 1972 ; Wallace *et al.*, 1973 ; Johnston, 1975b ; Flannelly et Thor, 1976)) ou sociaux (interactions avec divers congénères, dans différents contextes (Nyby *et al.*, 1970 ; Yahr, 1977)). Mais l'observation d'individus en captivité est aussi l'occasion de mener à bien des observations minutieuses (Verberne et Leyhausen, 1975), et d'établir des relations entre le comportement observé et divers paramètres mesurés parallèlement, tel que le niveau d'activité glandulaire chez des animaux dont on connaît les caractéristiques majeures. Ces observations peuvent être réalisées chez des rongeurs (Thiessen *et al.*, 1969 ; Steiner, 1974 ; Johnston, 1975a) comme chez des ongulés (Müller-Schwarze, 1971 ; 1972), et sont complémentaires de méthodes plus invasives. Il s'agit là de méthodes inférentielles, utilisées pour déduire les motivations d'un acte tel que le marquage ; Ralls (1971) souligne deux procédures permettant d'y parvenir :

(1) il convient d'établir une corrélation entre l'acte de marquage et une ou plusieurs situations stimulantes qui sont également à l'origine d'un état motivationnel connu ;

(2) ou il s'agit d'établir des relations entre l'acte de marquage et un autre acte, lequel se produit de façon simultanée et qui lui résulte d'un état motivationnel connu. L'auteur illustre son propos par l'exemple de la corrélation temporelle entre le marquage intensif et la prédisposition d'un animal à être agressif.

Par la suite s'est développée une approche des fonctions liées au marquage odorant s'appuyant sur un protocole plus démonstratif. Pour une espèce donnée, la première étape consiste à formuler ou reprendre une hypothèse théorique sur une fonction supposée du marquage. La clé de la méthode consiste alors à en déduire une ou plusieurs prédictions présentant l'avantage d'être testables auprès des individus, par la mise en oeuvre d'observations dirigées ou d'expérimentations simples. Cette procédure a été largement utilisée pour explorer les diverses fonctions et mécanismes du marquage et constitue actuellement une des principales méthodes d'investigation en éthologie (Gosling, 1982 ; 1990 ; Gorman, 1984 ; Hurst, 1987 ; 1990a ; 1993 ; Houlihan, 1989 ; Halloran et Bekoff, 1995).

Bien sûr, le fait de travailler sur des individus isolés de leur milieu naturel, et dont on ne connaît pas la biologie ni l'écologie, présente le risque de fausser la plupart des situations de marquage (manque de stimulations induisant le marquage spontané), et donc de ne pouvoir interpréter les fonctions réellement remplies par cette activité (Johnson, 1973 ; Verberne et Leyhausen, 1975). La méthode consistant à expérimenter en conditions de semi-captivité (enclos de grande taille ; animaux parqués à plusieurs pour laisser se développer des relations sociales...) des animaux capturés dans leur milieu naturel constitue une étape intermédiaire qui est utilisée pour des petits rongeurs (souris, *Mus musculus domesticus* Hurst, 1993, écureuil *Glaucomys sabrinus*, Ferron, 1983) et même de petits carnivores (*Mustela erminea* et *Mustela nivalis*, Erlinge *et al.*, 1982). Cependant, le problème de l'interprétation fonctionnelle du marquage tel qu'il est employé en milieu naturel subsiste. Les travaux entrepris sur les populations naturelles de l'espèce correspondante apparaissent alors comme nécessaires à la formulation d'hypothèses cohérentes. Les premières observations en milieu naturel se développent, comme chez les marmottes (*Marmota flaviventris*, Armitage, 1962 ; *Marmota*

marmota, Zelenka, 1965) les lapins *Oryctolagus cuniculus* (Mykytowycz et Gambale, 1969) ou chez les castors *Castor canadensis* (Aleksiuk, 1968), et consistent en des observations de populations dont plusieurs individus sont connus par le biais de captures et de marquage. Des informations sont alors apportées quant aux types d'organisation spatiale des individus, aux rythmes biologiques et particularités de chaque espèce, et fournissent des informations complémentaires aux analyses de laboratoire. Mech et Peters (1977) soulignent la difficulté mais aussi la nécessité d'étudier le comportement de marquage au sein de populations naturelles ; ils préconisent l'alternance complémentaire des études en conditions naturelles et en conditions de captivité.

Le choix de l'espèce apparaît critique pour entreprendre une étude *in natura*. En effet, bon nombre de mammifères ne se prêtent pas à une observation aisée de leurs comportements ; Mech et Peters (1977) citent 4 sortes de difficultés :

(1) beaucoup d'espèces sont nocturnes, ou alors trop farouches vis-à-vis de l'observateur ;

(2) la relation avec des paramètres biologiques connus est souvent impossible en raison de l'absence de renseignements sur l'animal observé ;

(3) l'animal ne peut être suivi, ses déplacements étant trop rapides, sur une trop grande distance, ou encore dans un milieu inaccessible à l'Homme, ou à la topographie accidentée ;

(4) les marques ne sont pas visibles (et donc n'autorisent pas une analyse indirecte).

Par ailleurs, nous pouvons encore énumérer d'autres contraintes empêchant également le suivi comportemental des animaux :

(5) les espèces sont souterraines (la taupe, le rat-taupe) ;

(6) Les individus évoluent dans un domaine vital trop vaste pour permettre une observation à l'échelle humaine (comme les grands carnivores) ;

(7) l'espèce occupe un milieu trop fermé pour autoriser une vue d'ensemble de la trajectoire des individus (les cervidés, les primates).

Face à l'existence de ces multiples obstacles, des méthodes ont été mises au point pour chaque situation afin de permettre une approche cohérente du comportement de marquage dans un contexte naturel. Lorsque l'espèce étudiée ne permet pas une observation immédiate des animaux, la principale technique consiste à analyser de manière indirecte le comportement de marquage, grâce à la visibilité des marques en elles-mêmes, ou à celle de comportements étroitement associés au marquage odorant. Les fèces sont une des marques les plus apparentes, et servent à analyser le marquage de nombreuses espèces dont les loups *Canis lupus* (Vilà *et al.*, 1994), les lapins qui ont la particularité de produire des crottes en tas ("dung hills" ; Mykytowycz et Gambale, 1969) et les blaireaux *Meles meles* qui concentrent leurs fèces dans des latrines (Roper *et al.*, 1993). L'avantage de l'étude des fèces est que leur aspect est bien souvent caractéristique de l'espèce, tout au moins dans un milieu donné ; de plus, il est souvent aisé d'estimer globalement l'âge du dépôt d'après leur simple aspect et la présence de coprophages. L'urine est un marqueur beaucoup moins aisé à repérer ; toutefois, les traces laissées par les animaux deviennent évidentes s'ils les produisent sur un couvert neigeux (coyote *Canis latrans*, Gese et Ruff, 1997) ; Desjardins *et al.* (1973) proposent un dispositif de repérage des motifs d'urine de souris grâce à leur détectabilité aux rayons ultraviolet ; Hurst (1987) détecte quant à elle les traces urinaires des souris par la présence de poussière environnante qui s'est logée sélectivement sur les traces humides. Les autres traces apparentes, telles que les griffures sur l'écorce des arbres par les félinés (Smith *et al.*, 1989 ; Feldman, 1994) ou grattages au sol, peuvent encore être utilisées comme témoins de l'acte de marquage, si toutefois des observations directes ont établi l'association entre les deux comportements. Les constructions élaborées des castors, destinées à recevoir exclusivement des marques odorantes, sont des monticules de boue émergés imprégnés d'une

forte odeur perceptible à l'échelle humaine : ils facilitent l'étude indirecte du marquage chez cette espèce comme méthode prépondérante (Rosell et Nolet, 1997 ; Rosell *et al.*, 1998) ou complémentaire d'observations crépusculaires directes (Müller -Schwarze et Houlihan, 1991 ; Schulte *et al.*, 1994). Enfin, une méthode d'enregistrement automatique des marques a été mise au point chez des gerbilles (Probst, 1992) sur le principe de l'écart thermique induit par le frottement de l'animal contre un piquet muni de capteurs.

L'ensemble de ces analyses indirectes permet de connaître précisément les emplacements et quantités de marques effectuées par des individus qu'il est impossible de suivre par des méthodes directes. Toutefois, à elles seules, elles ne permettent souvent pas d'attribuer de façon précise les marques à un individu, surtout si les domaines vitaux se recouvrent entre plusieurs animaux ou si l'espèce est sociale. Un suivi individuel peut alors être un moyen de résoudre ce problème ; un suivi radio-téléométrique peut être utilisé conjointement, afin d'établir un rapprochement entre les marques rencontrées et leur auteur probable (Smith *et al.*, 1989 ; Roper *et al.*, 1993 ; Vilà *et al.*, 1994). Une autre méthode, le marquage d'appât ("bait marking"), a été utilisée chez le blaireau pour résoudre la question de l'appartenance des latrines situées en bordure de territoires contigus (Roper *et al.*, 1993).

Cependant, l'opportunité de procéder à des observations directes des individus d'une espèce donnée dans leur milieu naturel constitue le meilleur moyen de répondre à un grand nombre de questions concernant les fonctions réellement imputables au marquage odorant. Grâce à divers protocoles d'échantillonnage de données comportementales (tels que ceux décrits par Altmann, 1973), il est possible de collecter des données spatiales, temporelles ou encore quantitatives sur le comportement de marquage, et de mettre en relation le marquage et son contexte général (Armitage, 1976 ; Ouellet et Ferron, 1988). Or, les écureuils terrestres (tribu des *Marmotini*, *Sciuridae*), dont les marmottes font partie, sont parmi les mammifères les plus aisés à observer : ce sont des rongeurs de taille relativement grande, inféodés aux milieux ouverts situés à des latitudes ou altitudes élevées ; ils sont diurnes et sont généralement relativement peu mobiles car dotés d'une organisation spatiale territoriale. Ils sont donc particulièrement accessibles aux observations à distance et leurs divers comportements ont fait l'objet d'un nombre croissant de travaux durant ces dernières années, chez les spermophiles (*Spermophilus lateralis*, Ferron, 1977 ; *S. columbianus*, Hare, 1994 ; *S. beecheyi*, Hersek et Owings, 1994) comme chez les marmottes (*Marmota marmota*, Arnold, 1990a ; 1990b ; Perrin *et al.*, 1993a ; 1993b ; 1994 ; Coulon *et al.*, 1994 ; 1995 ; Lenti-Boero, 1995 ; Goossens *et al.*, 1996 ; Massemin *et al.*, 1996 ; Allainé *et al.*, 1998 ; *M. flaviventris*, Salsbury et Armitage, 1994a ; Armitage *et al.*, 1996 ; Lenihan et Van Vuren, 1996 ; Blumstein et Armitage, 1997a ; *M. monax*, Ouellet et Ferron, 1988 ; Meier, 1991 ; Swihart, 1991 ; *M. caudata*, Blumstein et Henderson, 1996 ; Blumstein, 1997 ; *M. caligata* ; Taulman, 1990).

De l'ensemble de ces approches, et à l'issue de l'étude d'un grand nombre d'espèces de mammifères (rongeurs, carnivores, ongulés, primates...), il est apparu que le marquage pouvait revêtir de multiples aspects, de par la diversité des structures productrices de substances odorantes, non seulement selon les espèces mais également pour un même individu ; les fonctions principales de ces comportements sont classables en quatre grandes catégories : (i) le marquage joue un rôle dans la reproduction, (ii) le marquage participe et contribue à l'organisation sociale, (iii) le marquage favorise la perception de l'environnement, et (iv) le marquage joue un rôle dans la défense du territoire. Chaque catégorie se décline selon plusieurs aspects précis des fonctions qui ont été la plupart du temps supposées ou déduites chez divers mammifères :

(i) le marquage pourrait donc contribuer à la reproduction en attirant le partenaire sexuel (Thiessen *et al.*, 1970), en stimulant les accouplements (Bruce, 1966 *in* Gosling, 1982),

ou simplement en fournissant des indications sur l'état reproducteur de l'animal (Hébert et Prescott, 1983 ; Hurst, 1990a). Les marques urinaires ont été étudiées chez de petits rongeurs pour leurs capacités à induire la synchronisation de l'œstrus chez des femelles (Kennaugh *et al.*, 1977, *in* Bowyer et Kitchen, 1987), ou encore à stimuler ou retarder la maturité sexuelle chez les juvéniles en fonction des conditions sociales (agissant comme un régulateur de population, Aleksyuk, 1968) (Vandenbergh et Coppola, 1986, *in* Hurst, 1989 ; Jemiolo *et al.*, 1986). Le marquage pourrait plus généralement constituer un outil "honnête" dans la compétition intra-sexuelle (Miller *et al.*, 1987 ; Gosling, 1990 ; Gosling et McKay, 1990 ; Palanza *et al.*, 1996 ; Johnston *et al.*, 1997a ; 1997b).

(ii) Le marquage pourrait également contribuer à maintenir l'organisation sociale. Pour les espèces établies en groupes sociaux et dotées d'une ou plusieurs formes de marquage, il est généralement observé qu'un marquage intense caractérise les individus dominants (Ralls, 1971). Chez les marmottes à ventre jaune *M. flaviventris*, l'expression de la dominance apparaît comme un trait caractéristique du marquage jugal (Armitage, 1962 ; 1976 ; Brady, 1997), de même que chez *M. olympus* (Barash, 1973), *M. caudata aurea* (Blumstein et Henderson, 1996) ou encore *M. marmota* (Lenti-Boero, 1993 ; 1995). L'espèce la moins sociale du genre, *M. monax*, posséderait tout de même dans ses marques des informations précisant le statut social, et servirait aux individus les détectant de connaître leur position hiérarchique relative, avant la rencontre physique (Hébert et Barrette, 1989), mais une étude sur des populations naturelles (Meier, 1991) ne semble pas confirmer cette hypothèse faite sur des marmottes en captivité.

Par ailleurs, chez une espèce non territoriale, nocturne et grégaire comme le rongeur hystricomorphe *Geocapromys ingrahami*, le marquage faciliterait le rapprochement des congénères (Howe, 1974) ; le même rôle est suggéré pour les groupes de primates *Mandrillus sphinx* (Feistner, 1991).

(iii) Le marquage contribuerait à augmenter la perception du milieu environnant des individus effectuant un marquage du substrat : les marques pourraient faciliter l'orientation de l'animal dans son domaine vital (Howe, 1974 ; Franklin, 1980 ; Hébert et Prescott, 1983 ; Heth et Todrank, 1997) ou le familiariser avec certaines structures nouvelles (Johnson, 1973) ou stratégiques telles que les terriers pour les marmottes (Ouellet et Ferron, 1988 ; Taulman, 1990) ou les sites de nourriture (*Castor canadensis*, Welsh et Müller-Schwarze, 1989 ; *Glaucomys sabrinus*, Ferron, 1983 ; *Spalax ehrenbergi*, Heth et Todrank, 1997 ; Canidés, Gese et Ruff, 1997). La perception de l'âge de leur déposition pourrait s'avérer utile pour l'utilisation de l'espace chez des individus cherchant à éviter leurs congénères, en évaluant par exemple la fréquentation d'un passage (Clapperton, 1989).

(iv) Chez des espèces territoriales, certaines formes de marquage peuvent jouer un rôle prépondérant dans la défense de l'accès aux ressources présentes (Houlihan, 1989 ; Rosell et Nolet, 1997 ; Lenti-Boero, 1995). Le fait d'installer dans le territoire un 'champ olfactif optimal' (Eisenberg et Kleiman, 1972) aurait pour effet d'augmenter la confiance du résident à l'intérieur de la zone marquée (Ewer, 1968 ; Armitage, 1976 ; Bekoff, 1979) ou rassureraient les subordonnés dans un groupe social (Hébert et Prescott, 1983). Certains auteurs estiment que l'efficacité du marquage odorant réside dans la répulsion qu'il induit chez les intrus potentiels ; les marques odorantes suffiraient donc à dissuader l'intrusion dans les territoires signalés car équivalentes à une menace d'agression (Müller-Schwarze et Heckman, 1980 ; Richardson, 1993), et freineraient en conséquence l'installation de nouveaux individus sur des zones expérimentalement marquées (Welsh et Müller-Schwarze, 1989). Or, vu le nombre d'espèces chez qui le marquage ne constitue pas une barrière olfactive (n'empêchant pas les intrusions), Gosling (1982) présente un nouveau mécanisme hypothétique du système de marquage territorial ("Scent Matching Hypothesis") : l'intrus pénétrant dans un territoire rencontre et mémorise des marques déposées ; c'est en rencontrant

un congénère qu'il compare son odeur avec ces marques mémorisées: si elles correspondent, l'individu rencontré est assimilé au propriétaire du territoire et l'intrus fuit en général prématurément ; dans l'autre cas, l'intrus peut poursuivre son chemin. Le marquage réduirait donc le coût associé à la défense territoriale (Gosling, 1982 ; Gorman, 1984), en permettant à l'intrus d'évaluer les gains et les pertes occasionnés lors d'une rencontre agonistique avec l'émetteur des marques (assimilé au propriétaire du territoire visité) ; le résident territorial doit être enclin à « l'escalade agonistique » en raison des nombreuses ressources en jeu (territoire, partenaire sexuel, progéniture), ce qui n'est pas le cas de l'intrus (Gorman, 1990). Mais une résurgence de l'hypothèse des marques fonctionnant comme outil « d'intimidation de l'intrus » est proposée par Richardson (1993). L'auteur remet en effet en question l'efficacité du modèle de comparaison d'odeurs précédemment cité, pour de nombreuses espèces territoriales (en particulier les grands carnivores), devant la difficulté pour les résidents d'assurer une présence –nécessaire pour que la comparaison d'odeurs puisse avoir lieu, pour défendre son territoire- en tous points de son territoire ; le problème se pose pour les individus détenteurs de très grands territoires, où pour des populations dans lesquelles le risque d'intrusion est élevé.

Finalement, le marquage d'un lieu pourrait communiquer la densité de la population présente (Wynne-Edwards, 1962 *in* Müller-Schwarze, 1992). Aleksasuk (1968) propose que la mise en place de la territorialité, grâce au système de marquage territorial, permette une régulation de la population, en évitant que celle-ci n'atteigne le stade où la nourriture devient le facteur limitant de sa croissance. L'activité de marquage chez le castor nord-américain augmente en effet avec la densité de la population ou la proximité des colonies (Butler et Butler, 1979; Müller-Schwarze et Heckman, 1980; Müller-Schwarze et Houlihan, 1991).

Quelles que soient les hypothèses générales déjà formulées pour un ensemble d'espèces, il est nécessaire de procéder à une nouvelle investigation du comportement de marquage pour chaque nouvelle espèce étudiée. Celle-ci possède en effet ses potentialités et contraintes phylétiques qui conditionnent en grande partie son dispositif comportemental. De plus, une étude du milieu dans lequel évoluent ses populations est utile pour engager une discussion concernant l'interprétation fonctionnelle des comportements observés, en rapport avec les paramètres environnementaux.

Dans un premier temps, nous envisagerons l'analyse du comportement de marquage jugal comme une activité représentant un investissement temporel et énergétique de la part des marmottes ; l'examen du contexte du marquage laisse en effet apparaître l'existence de circuits de marquages, longues séquences ininterrompues d'actes de marquage et de déplacements dans l'ensemble du territoire. En analysant les facteurs de variabilité les plus influents sur le taux de marquage individuel -une étude préliminaire ayant établi la significativité de la période de l'année ainsi que de l'âge des individus sur le niveau de l'activité de marquage (Bel *et al.*, 1995)-, nous rechercherons l'influence du sexe et du statut social des individus suivis, en restreignant nos observations aux individus matures sexuellement (deux ans et plus). Nous tenterons de répondre aux questions suivantes:(1) Quelle est la participation des subordonnés au marquage de leur territoire ? (2) Le taux de marquage est-il corrélé à la taille du territoire ? (3) Le marquage est-il une activité 'sacrifiable' au profit d'un investissement dans la reproduction?

Dans un deuxième temps, nous nous intéresserons à la localisation des marques dans le territoire. L'emplacement des marques de chaque individu dans son territoire est-il aléatoire ou est-il effectué de façon plus 'stratégique' ? Afin de répondre à cette question, nous pourrions comparer la distribution des marques observée dans trois zones (définies comme le système de terriers principal, la zone centrale et la zone périphérique), et une distribution théorique basée sur la proportionnalité du marquage selon la surface respective de chaque zone. Les stratégies développées sont-elles caractéristiques d'une catégorie sociale, ou d'un sexe ? Existe-t-il une stratégie de couple ?

La troisième partie de l'étude concerne l'analyse du recouvrement spatial des marques entre le mâle et la femelle adulte de chaque groupe familial, ainsi qu'entre subordonnés et dominants. Nous estimerons ainsi la stratégie du couple adulte dans le partage des zones 'à marquer' et nous observerons son évolution en fonction de la taille du domaine vital ; nous pourrions évaluer l'aide apportée en ce sens par les membres subordonnés au couple adulte.

A partir des résultats obtenus, nous discuterons de l'utilisation parcimonieuse des marques témoignant de leur qualité de ressource limitée. La diversité des influences constatées permet d'envisager quelles sont les fonctions essentielles remplies par le marquage, particulièrement le double rôle de signalisation territoriale (plutôt destinée aux intrus éventuels) et de régulation de l'organisation sociale du groupe lui-même. Plus généralement, nous dresserons le bilan d'un tel système territorial -dont la maintenance est assurée au moins en partie par le marquage odorant- et de ses avantages en termes de survie et de succès reproducteur des individus territoriaux.

I - 2 - Matériel et Méthodes

121 – LE COMPORTEMENT DE MARQUAGE JUGAL

Les premières observations de marquage jugal chez la marmotte alpine sont décrites par Müller-Using (1956), Koenig (1957) et Münsch (1958), qui observent des individus en captivité ou semi-domestiqués procéder à un frottement répété de leurs joues sur divers substrats, et qu'ils décrivent comme associé à un état général d'excitation. Le comportement de marquage jugal consiste en un mouvement ample, effectué par contact et pression sur le substrat d'une zone allant de l'extrémité du museau jusqu'au niveau de la ligne œil-oreille, parfois même un peu au delà. Ce frottement est souvent répété à l'identique ou de façon bilatérale sur un même emplacement du domaine vital: il s'agit d'une séquence de marquage jugal.

Des observations préliminaires (Coulon *et al.*, 1994; Bel *et al.*, 1995) sur des individus dans leur milieu naturel font état de séquences de marquage se déroulant dans un contexte essentiellement locomoteur et exploratoire; en outre, un comportement de grattage du sol avec les membres antérieurs est régulièrement associé avec l'activité de marquage en elle-même. Une séquence prolongée de frottements jugaux associés à un grattage du sol, le tout en alternance avec des déplacements dans le territoire, constitue ce que nous appelons un circuit de marquage. La durée indicative de tels circuits, lorsqu'ils sont complets et non interrompus par un dérangement extérieur (touristique, ou du à l'arrivée d'un prédateur), peut atteindre une heure. Ces circuits semblent différents de ce que Lenti-Boero (1992) appelle la marche signalisée par les mouvements de queue ("Tail Flagging Walk"): l'auteur désigne en effet par ce terme le déplacement de marmottes alpines, dans leur domaine vital, associé à un mouvement de queue latéral, la queue étant particulièrement rigide et horizontale, dans l'axe de la colonne vertébrale. Cette marche est également l'objet d'un marquage jugal et de grattages du sol; cependant, elle n'a été observée qu'en de très rares occasions. Les circuits ne requièrent pas un tel mouvement de queue et sont quant à eux observés quotidiennement.

122 - PRISE DE DONNEES

1221 - Equipement

L'ensemble des données traitées dans cette étude a été collecté entre le mois de juillet 1993 et le mois de juin 1997 sur 10 groupes familiaux. Tous les individus de ces groupes étaient connus grâce à un effort de capture et de marquage visuel, ainsi que par des observations complémentaires de l'organisation sociale au sein des groupes.

Afin d'éviter de perturber les animaux tout en réalisant des observations précises, notre poste d'observation -fixe pour chaque groupe- était distant d'environ une centaine de mètres de leur groupe. Nous avons à disposition une instrumentation optique composée d'une paire de jumelles (10x50), d'une lunette d'approche (Kowa munie d'un zoom x11-33, puis Optolyth TBS-65 munie d'un zoom x20-60) montée sur un pied léger. Concernant la prise de données du comportement de marquage naturel, nous avons créé un schéma précis de la topographie du territoire de chaque groupe étudié, incluant le plus grand nombre possible de repères fixes. Sur chaque plan ont également été reportés en détail le nombre et l'emplacement des sorties de terriers appartenant ou non au système principal de terriers. Par des mesures au topofil, et utilisant une photographie aérienne du site, nous avons apporté une correction de la perspective du plan, afin de l'utiliser pour enregistrer le comportement de marquage de tous les individus suivis.

1222 - Protocole d'observation

Les observations ont été basées sur la méthode de suivi par focalisation sur les animaux ("Focal Animal Sampling", Altmann, 1973). Cette méthode consiste à observer chaque animal sur l'ensemble des groupes à tour de rôle, selon des sessions dont la durée est à fixer en fonction de l'espèce et du type d'activité que l'on désire enregistrer. Ici, la session unitaire choisie est d'une heure ; chaque session est assortie de la date et de l'heure du début et de fin de l'observation, ainsi que de l'identité de l'individu suivi. Durant chaque session, un animal est suivi de façon continue, ses déplacements sont notés par une trace au crayon sur le plan restituant le plus fidèlement possible sa trajectoire dans son territoire.

Parallèlement, nous reportons sur le plan le nombre de marques déposées par l'animal ainsi que leur emplacement, par le dessin d'un trait court et transversal de la trajectoire de l'animal. Etant donné que le marquage se déroule fréquemment selon des séquences ininterrompues de frottements jugaux bilatéraux dont le nombre est apparu variable selon la séquence, nous avons jugé préférable de reporter le nombre exact de ces frottements au lieu de ne retenir que les séquences de marquage des individus.

Plusieurs sessions d'observations sont répétées sur un même animal ; elles sont réparties de façon homogène au cours de la journée (sont exclus les moments de la journée où aucune activité n'est constatée ; Perrin *et al.*, 1993a) et au cours de la première moitié de la saison d'activité (d'Avril à juillet). Cet échantillonnage homogène d'un animal à l'autre autorise les comparaisons inter-individuelles en minimisant le biais causé par d'éventuelles variations, quotidiennes ou saisonnières, de l'activité de marquage.

1223 - Groupes familiaux et individus suivis : bilan (tableau 1)

Entre 1993 et 1996, nos observations du comportement de marquage se sont portées sur les individus de 8 territoires différents (A, B, C, D, E, C/E, J, N). La composition de ces groupes familiaux, pour chaque année étudiée, est donnée dans le tableau 1. Pour chaque individu, nous avons projeté d'obtenir une base de 10 heures de suivi, selon 10 sessions d'une heure. Nous avons également tenté de rassembler ces observations au cours d'une seule saison d'activité, de façon à éviter de subir l'influence éventuelle des changements de composition des groupes, fréquemment rencontrés d'une année sur l'autre.

Cependant, un certain nombre de marmottes n'a pu être suivi selon ces principes : c'est le cas des groupes D, E et J, pour lesquels nous avons été contraint d'étaler la collecte de 10 heures de suivi sur chacun des 6 individus adultes dominants entre le mois de juillet 1993 et le mois de juin 1994. Heureusement, entre ces deux saisons d'activité, 5 individus sur les 6 sont restés à la tête de leur groupe (seul le mâle adulte du groupe J a changé entre 1993 et 1994).

Deux autres marmottes n'ont pu être suivies sur la base de 10 heures, car elles sont parties de leur groupe avant la fin de la période planifiée pour leur suivi : c'est le cas du mâle de 3 ans du groupe B (F6-11C9), qui s'est dispersé en juillet 1995, et de la première femelle adulte (1C-D2DE) du groupe N, qui a été destituée à la fin du mois de juin 1996 par la seconde femelle adulte (10-BE0A).

Les territoires B et C ont quant à eux été étudiés pendant deux années consécutives (1995 et 1996). A l'inverse des groupes D, E et J, des changements radicaux se sont opérés sur leur composition, en particulier au niveau de la dominance ; ces bouleversements sont consécutifs à une disparition hivernale importante des individus adultes et subordonnés (matures et immatures). Ainsi, dans le groupe C, la disparition (ou la marginalisation) de tous les individus de 1995 a permis l'installation d'un nouveau couple. Le mâle dominant du groupe B (61-DE95) a conservé son statut entre 1995 et 1996, mais la disparition de la femelle adulte (16-EF99) a permis l'accession à la dominance de la femelle "1C-D741" au printemps 1996. Tous les autres individus ont disparu du groupe en 1996.

Tableau 1 : Composition des groupes familiaux étudiés, selon l'année du suivi

Statut/âge	Sexe	Groupe A	Groupe B	Groupe B	Groupe C	Groupe C	Groupe D		Groupe E		Groupe J		Groupe C/E	Groupe N
		(1995)	(1995)	(1996)	(1995)	(1996)	(1993)	(1994)	(1993)	(1994)	(1993)	(1994)	(1996)	(1996)
Adultes	Mâle	F6-13FB	61-DE95	61-DE95	10-B3E1	10-BF09	77728	77728	163648	163648	77758	165697	10-BC09	0D-E6EB
	Femelle	96-4DA1	16-EF99	1C-D741	F5-EE8C	10-BBDA	77710	77710	165695	1165695	F6-06DF	F6-06DF	63-339C	1C-D2DE
Subordonnés 3 ans et +	Mâle		F6-11C9											
	Femelle		64-FFFA 1C-D741		1B-OE85 65-0143			77719	77719		61-CE5B	61-CE5B		10-B379
Subordonnés 2 ans	Mâle	61-CC14			10-B36B		77724 S8054OG				77709	F5-3B54 23-1A8C		1A-195E 10-B167
	Femelle				63-300C 10-B379		S8095OD				77722	97-5C57 10-AE89		
Yearlings			4				3	4	3		4			
Marmottons		5	3				4	2	4		5	5		
Effectif total		8	12	2	7	2	9	11	7	6	14	12	2	6

Les individus sont représentés par leur numéro de transpondeur unique (ou à défaut par leur n° de barrette métallique), sauf pour les yearlings et les marmottons, pour lesquels seul l'effectif est indiqué.

En **gras** sont les individus ayant fait l'objet d'un suivi pour leur activité de marquage

Par conséquent, nous avons considéré comme 4 groupes différents les groupes "B 1995", "B 1996", "C 1995" et "C 1996". Cela explique pourquoi les deux individus "61-DE95" et "1C-D741" ont fait l'objet de deux campagnes d'échantillonnage indépendantes, chacune totalisant le minimum prévu de 10 heures.

Cette étude portant sur deux territoires, chacun occupé successivement par un groupe de composition particulièrement différente par le nombre de ses membres, présente l'intérêt de pouvoir appréhender les éventuelles variations d'utilisation d'un même espace, liées à la composition sociale. A titre d'exemple, il est également intéressant de disposer des données de marquage d'un même individu selon qu'il soit subordonné ou dominant dans son groupe (femelle 1C-D741).

123 - TRAITEMENT DES DONNEES

1231 - Emplacement des territoires et taille des domaines vitaux

L'emplacement des différents groupes étudiés est présenté de façon schématique dans la figure 1.

L'évaluation de la taille du domaine vital de chaque groupe a pu être réalisée non seulement d'après la localisation des emplacements réguliers des marques déposées par les membres, adultes et subordonnés, mais aussi par leur niveau de présence. En effet, nous avons à disposition le tracé continu du trajet effectué par chaque individu au cours de son suivi, ce qui permet d'avoir une idée précise de l'étendue de la zone occupée. Dans la plupart des situations rencontrées, la taille du domaine vital correspond à la limite des emplacements de marquage réguliers ; cependant l'étude des présences peut se révéler utile dans le cas où certains individus utiliseraient régulièrement une zone externe ne faisant pas l'objet d'un marquage régulier. Nous n'avons pas pu mettre en œuvre de méthode basée sur des scan permettant de noter à heure fixe l'emplacement de tous les individus d'un même groupe, c'est pourquoi nous n'avons pas pu utiliser de méthode usuelle de mesure de la taille des domaines vitaux (polygones convexes minimums, noyaux de Kernel : voir Hansteen *et al.*, 1997). Les limites des domaines sont fixées là où aucune présence n'est plus notée, et nous excluons du domaine les excursions effectuées par un seul animal et de façon unique par rapport à l'ensemble de ses trajets (excursions rares).

La taille des différents domaines vitaux est donnée dans le tableau 2. Il apparaît une variabilité importante entre les différents territoires, le plus petit étant le groupe D, qui est plus de 6 fois plus petit que le territoire de J, le plus grand des groupes étudiés. La valeur médiane est de 2.97 hectares, et seuls les groupes D et C/E font figure de petits domaines. Il convient de noter qu'en 1996, les individus du groupe C/E sont en voie d'installation, et créent un espace défendu et exclusif autrefois parcouru par le groupe C et le groupe E ; de satellites, ils deviennent en 1996 des résidents territoriaux. Parallèlement, le territoire de C voit une diminution d'un tiers de sa taille de 1995, ce qui peut être expliqué à la fois par la diminution de l'effectif du groupe, mais aussi par cette création en 1996 du groupe C/E. Le territoire de B, quant à lui, est également réduit d'un peu plus d'un tiers de sa surface ; là, nous n'avons pas noté de création de territoire adjacent. La cause intrinsèque de la diminution de ce domaine ne peut ici être attribuée qu'à la réduction de l'effectif du groupe (de 9 individus -sans compter les marmottons- à 2 individus).

Tableau 2 : Taille des domaines vitaux (hectares) des différents groupes étudiés

Groupe	A	B 1995	B 1996	C 1995	C 1996	D	E	J	C/E	N
Taille	3.17	3.67	2.41	3.70	2.38	0.80	2.76	4.96	1.19	3.69

1232 - Analyse quantitative : investissement dans le marquage

_ Taux de marquage

Nous disposons pour chaque individu du nombre de marques qu'il a déposées dans son domaine vital ainsi que de la durée exacte des observations effectuées ; nous pouvons donc calculer un taux horaire de marquage par individu selon le rapport :

$$\text{Taux horaire individuel de marquage} = \frac{N_T M}{D} * 60$$

$N_T M$: le nombre total de marques effectuées par l'individu ; D est sa durée d'observation en minutes

Or, étant donné l'influence significative de l'avancée dans la saison sur la probabilité de marquage, trouvée au cours d'une étude préliminaire (Bel *et al.*, 1995), nous avons distingué les observations individuelles selon le mois où elles ont été pratiquées. Ainsi, pour chacune des 30 marmottes étudiées, un bilan précis a été établi concernant la durée d'observation et le nombre de marques enregistré pendant les mois d'Avril à août ; il est présenté en Annexe 1. La grande majorité des observations s'est déroulée entre les mois de mai à juillet inclus ; quelques heures d'observation sont toutefois recensées durant le mois d'Avril et le mois d'août, ce pour quelques individus. En réalité, ces observations se sont déroulées à partir du 20 Avril, et n'ont jamais dépassé le 8 août ; pour cette raison, et également parce que l'effet saison apparaît surtout marqué entre les mois de juin et juillet, nous avons choisi d'inclure les données d'avril dans l'échantillon de mai, et les données d'août dans celui de juillet.

_ Temps consacré au marquage

Au cours du suivi de chaque individu, nous nous sommes intéressés au temps consacré exclusivement à cette activité, sous forme de circuits de marquage. Dans cette perspective, nous avons limité le recensement aux séquences de marquage ayant dépassé la durée d'une minute, ceci afin d'éviter de recueillir les marques trop isolées ne représentant pas un effort exclusivement dirigé vers le marquage du territoire. Le terme de circuit de marquage doit être employé avec précaution, sachant qu'il est difficile de considérer comme tel une séquence de marquage n'excédant pas quelques minutes ; la mesure que nous effectuons correspond donc plus justement aux séquences de marquage, qui représentent la plupart du temps des portions de circuits de marquage. A la fin de chaque session d'observation, cette durée est cumulée. De façon générale pourtant, il est rare d'observer beaucoup plus d'une séquence de marquage au cours d'une session ; nous pouvons donc globalement assimiler cette valeur comme la durée d'une séquence de marquage.

a) Bilan individuel

Il nous est possible de dresser un bilan individuel du budget temps alloué au marquage, s'exprimant en nombre de minutes par heure d'observation de chaque individu. Cette mesure, de même que le taux horaire individuel, vise à fournir un outil d'évaluation de l'investissement dans le marquage, mais ne prétend pas servir d'indice brut, étant donné que l'échantillonnage a lui-même été biaisé en faveur des moments de la journée où une activité générale importante est notée. En revanche, nous avons veillé à échantillonner tous les individus de façon équivalente (à diverses périodes choisies de la journée), ce qui autorise l'utilisation de cet indice pour effectuer des comparaisons entre les différents individus. La précaution prise d'échantillonner de façon homogène tous les individus par rapport à l'heure de la journée est cruciale pour procéder à des comparaisons individuelles et étudier l'effet de divers facteurs, étant donné qu'il est fort probable que les individus ne s'investissent pas

uniformément dans le marquage tout au long de la journée. Malheureusement, la durée allouée au marquage n'a pu être relevée pour les premiers individus suivis, ceux des groupes D, E et J.

b) Distribution d'effectifs observés

Ici, il s'agit d'avoir une idée plus générale de la durée d'une séquence de marquage. Or, nous avons à disposition toutes les durées de marquage observées sur l'ensemble des sessions ; nous choisissons de répartir ces sessions selon trois catégories d'individus (les mâles adultes, les femelles adultes et les individus subordonnés) et dans chacune de ces catégories, selon des classes de durée : ces classes vont de 0 à plus de 30 minutes, avec un pas de 5 minutes, excepté la première classe : "0 minutes" signifie qu'aucune séquence de marquage n'a été observée pour la session en question ; la dernière classe regroupe quant à elle les séquences de marquage de 30 minutes et plus. Indépendamment de ces classes, une valeur médiane de la durée d'une séquence de marquage est calculée pour chaque catégorie d'individus.

Etant donné que le nombre de sessions n'est pas identique entre les trois catégories d'individus, nous travaillons avec des distributions d'effectifs relatives, ceci afin de permettre une comparaison directe de la répartition des durées des séquences de marquage entre les différentes catégories d'individus.

_ Influence de la taille du domaine vital

La surface des domaines vitaux étant très variable dans notre échantillon, il nous a paru intéressant d'évaluer l'effet d'une telle variable sur l'activité de marquage des mâles et femelles adultes résidents. Nous avons procédé au calcul d'une régression linéaire simple du taux horaire mensuel individuel sur la taille du territoire occupé par les individus. Pour chaque mois, deux droites ont été mesurées, une pour chaque sexe, chaque point du nuage représentant un individu.

Toutefois, le mois de mai a été exclu de l'analyse. En effet, la mesure de la taille des domaines est évaluée globalement, sur les trois mois de la période d'activité étudiée ; elle tient compte des mouvements des individus sur l'ensemble de la surface accessible. Or au mois de mai, certains territoires sont encore partiellement enneigés. Si la neige n'empêche pas les individus d'atteindre les différents points de leur domaine, elle ne leur permet pas de marquer (observations personnelles). Par ailleurs cet enneigement printanier est très variable selon les groupes : les groupes situés sur les versants d'adret sont généralement déneigés avant les groupes de fonds de vallée, ou encore d'ubac, quoique de nombreux groupes échappent à la règle. Par conséquent, en l'absence de mesures rigoureuses, nous avons restreint l'analyse aux mois de juin et de juillet, traités de façon indépendante.

_ Influence de la présence de subordonnés.

Outre la taille du domaine vital, le nombre de membres dans chaque groupe est lui aussi très variable, allant du couple adulte seul (groupes B-96, C-95, C/E) au couple entouré d'un grand nombre de subordonnés (B-95, C-95, D, J). Nous avons cherché à connaître l'effet de la présence particulière d'individus subordonnés matures (deux ans et plus), sur l'activité de marquage des dominants. Etant donné la taille limitée de l'échantillon (mâles et femelles séparés), nous n'avons pu entreprendre de régression à deux dimensions, en tenant compte à la fois de la taille du domaine et du nombre de ces individus ; nous avons simplement procédé à l'examen des résidus de la régression simple (taux/taille), et regroupé les points (individus) en trois catégories : ceux qui ne possèdent aucun subordonné, ceux qui en ont un seul et les autres.

_ Autres paramètres

Les trois effets du sexe des individus, de leur statut social (dominant/subordonné) et de la présence/absence d'une portée dans le groupe d'appartenance l'année du suivi ont été étudiés sur le taux horaire mensuel individuel de marquage, pour les mois de mai, juin et de juillet. La taille des échantillons n'excédant pas 26 individus, nous avons procédé à l'analyse des facteurs pris deux à deux ; nous avons testé la significativité de ces facteurs et de leurs interactions en utilisant les modèles linéaires généralisés, où les valeurs théoriques sont estimées d'après la loi normale.

1233 - Analyse spatiale : localisation des marques

_ Partition des domaines vitaux selon trois zones

Suite à l'évaluation des dimensions et des limites des domaines vitaux des 10 groupes, dont les adultes résidents et quelques uns de leurs subordonnés ont fait l'objet d'un suivi, nous disposons d'un plan de chaque domaine à l'échelle et quadrillé selon une maille de 100 m². La première zone définie est celle des terriers principaux, lesquels forment en général un système regroupé dans l'espace ; il est toutefois possible d'en trouver deux relativement distants l'un de l'autre dans le même territoire. Ils sont répertoriés comme tels car, à la différence des autres terriers, ils sont fréquentés par l'ensemble des membres du groupe, qui y passent généralement la nuit, ainsi qu'une partie de la journée lorsqu'ils adoptent un rythme bimodal. Nous incluons dans la zone des terriers principaux les carrés possédant les sorties principales de terriers, ainsi qu'une marge de 10 mètres de large autour de ces carrés.

La deuxième zone délimitée est celle de la frontière : nous avons choisi de prendre en compte, à partir du domaine vital défini par les limites de présence régulière, une bande rentrante de 20 mètres de large soit une épaisseur de 2 carrés sur la grille. Cette mesure, certes arbitraire, constitue un compromis permettant de procéder de la même façon pour les petits et les grands territoires, en créant notamment une bande suffisamment fine pour ne pas englober les petits domaines dans la zone frontière. Cette méthode unitaire présente l'avantage de permettre des comparaisons entre divers groupes (voir Annexe 2).

_ Distribution des marques sur les trois zones

Nous avons ici rassemblé sur une grille l'ensemble des marques effectuées par chaque animal au cours des 10 heures de suivi individuel. Nous pouvons estimer, outre l'emplacement des marques, leur concentration en certains points du domaine. Afin de savoir si le marquage est généralement effectué de manière aléatoire ou non, nous avons procédé à une analyse comparative du marquage individuel dans les trois zones définies dans le domaine vital. Nous supposons que le marquage est aléatoire s'il est proportionnel à la surface de chacune de ces trois zones. Pour chaque individu, cette hypothèse est testée par le critère du χ^2 . Un test significatif mène à la conclusion que l'individu ne marque pas son domaine au hasard ; l'examen des contributions au test, de même que le sens de la variation entre valeur observée et valeur attendue permettent finalement de connaître les zones délaissées par l'individu et celles qui sont privilégiées.

_ Recouvrement spatial des marques par les différents membres d'un groupe

Pour étudier plus précisément le comportement de marquage à l'intérieur d'un groupe familial, nous avons recensé la proportion de la surface du domaine recouverte de façon exclusive ou non par les marques de divers membres du groupe. Nous avons évalué la part de la surface du territoire faisant l'objet d'un marquage par plusieurs individus, que nous appelons les "sites mixtes" (par opposition avec les sites "exclusifs", qui ne sont marqués que par l'un des deux adultes du couple).

Tous les individus d'un même groupe ont été suivis d'après un plan unique, où la topographie et les particularités du terrain sont schématisées avec précision ; nous avons reporté la totalité des marques de chaque individu sur une grille de ce plan du territoire dont la maille unitaire est de 100 m². Nous disposons donc de grilles équivalentes pour tous les membres du groupe. Une évaluation précise de l'étendue du marquage peut donc être calculée pour chaque individu comme le rapport du nombre de carrés ayant reçu au moins une marque, sur le nombre total de carrés que compte le domaine vital considéré. Ainsi, pour la comparaison de deux individus, nous sommes à même de recenser la part du domaine vital recouverte à la fois par l'un et l'autre individu (nombre de carrés possédant au moins un marquage dans les deux grilles/nombre de carrés du domaine), ou encore la part couverte exclusivement par l'un puis l'autre, enfin le nombre de carrés vierges de marques dans l'un et l'autre des plans individuels. Ce protocole analytique repose sur une approximation : lorsqu'un même carré d'une grille est marqué par plusieurs membres du groupe, nous supposons qu'ils ont marqué le même site, et ce carré compte parmi les sites 'mixtes' (alors qu'en réalité, dans un carré de 10x10 m, il reste encore une probabilité pour que les deux individus aient marqué deux sites proches mais distincts). Si en revanche un carré n'est marqué que par un individu, la probabilité est grande pour que ce site soit effectivement exclusif par rapport au marquage ; il reste en effet une probabilité d'avoir fait des erreurs de jugement dans l'assignation de certaines marques dans des carrés voisins ; cependant ce risque d'erreur est homogène pour l'ensemble des groupes suivis.

a) Evaluation de la surface couverte globalement par les marques du couple adulte

Afin de comparer l'étendue relative des surfaces couvertes par le couple adulte dans différents groupes, nous avons calculé la proportion de la surface totale couverte par les marques du couple adulte comme suit :

$$\% \text{surface marquée par le couple adulte} = \frac{\text{commun} + \text{mâle} + \text{femelle}}{\text{totalDV}}$$

-commun = nombre de carrés doublement marqués

-mâle = nombre de carrés marqués exclusivement par le mâle

-femelle = nombre de carrés marqués exclusivement par la femelle

-totalDV = nombre de carrés total du domaine

b) Comparaison des sites de marquage des deux partenaires

La proportion de sites exclusivement marqués par l'un ou l'autre des partenaires, de même que la fraction doublement marquée, a été évaluée, ainsi que leur évolution en fonction de la taille du domaine vital. Dans le cas particulier du groupe N, où se sont succédées deux femelles adultes à la dominance, nous avons choisi de ne représenter que le recouvrement spatial du mâle adulte avec la première femelle adulte (n°1C-D2DE), étant donné que la majeure partie des observations du mâle s'est déroulée simultanément aux observations de cette femelle.

c) Comparaison des sites de marquage des adultes et des subordonnés

Parmi les 10 familles observées, 3 ne sont constituées que du couple adulte ; cependant, pour les 7 groupes pourvus de subordonnés, nous n'avons pas toujours pu recenser l'activité de marquage des subordonnés. Seuls 4 groupes (A, B-95, C-95 et N) ont fait l'objet d'une étude comparative des dominants et des subordonnés. Malgré l'hétérogénéité du nombre de subordonnés présents et suivis (1, 3, 2 et 2, respectivement dans les groupes sus-cités), nous avons considéré dans leur ensemble les marques de l'ensemble des subordonnés dans leur groupe. La même procédure de comparaison transversale a été effectuée pour comparer les grilles des adultes et la grille des subordonnés. Nous pouvons ainsi mesurer précisément la surface qui a fait l'objet d'un marquage exclusif de la part des subordonnés (nombre carrés exclusivement marqués par un ou plusieurs subordonnés/nombre de carrés du domaine vital), afin d'évaluer leur contribution au marquage du territoire.

I - 3 - Résultats

131 - RESULTATS PRELIMINAIRES

Une analyse préliminaire a porté sur l'observation de l'activité de marquage de 17 individus différents dont 7 individus âgés de trois ans et plus, 6 individus de deux ans et 4 yearlings ; basée sur la méthode de "Focal Animal Sampling" où les sessions d'observations duraient 10 minutes, et étaient répétées sur chaque individu suivi (voir Bel *et al.*, 1995). Le calcul du taux de marquage (nombre de marques/10 min. d'obs.) a été établi pour chaque individu suivi, et pour chaque mois de la saison d'activité - de mai à septembre.

Cette étude a révélé deux influences significatives : la période de l'année, ainsi que l'âge des individus.

1311 - Effet période

L'influence de la période de l'année sur le taux de marquage a été testée sur les individus ayant fait l'objet d'un suivi régulier entre mai et Septembre. Un test de Friedman a montré son influence significative globale (ddl=11 ; $\chi_r^2=30.77$; $p<0.01^{**}$), à savoir qu'une diminution du marquage est observée au fur et à mesure de l'avancée dans la saison. Lorsque les mois sont comparés deux à deux (test de Wilcoxon bilatéral), les résultats sont les suivants :

- de mai à juin : pas de différence significative (n=16 ; $p>0.05$) ;
- de juin à juillet : diminution significative (n=12 ; $p<0.02^*$)
- de juillet à août : diminution significative (n=11 ; $p=0.013$)
- de juillet à Septembre : il y a encore une chute de l'activité de marquage qui néanmoins se maintient à un niveau non nul (n=12 ; $p<0.02^*$)

1312 - Effet de l'âge des individus

Avec les trois classes d'âge considérées (3 ans et plus ; 2 ans ; yearling), et compte tenu de l'évolution saisonnière, le test de Kruskal-Wallis a indiqué un effet significatif de l'âge des individus (hormis pour le mois de Septembre : ddl=2 ; $H=4.42$; $p>0.10$) allant dans le sens d'une augmentation de l'activité de marquage avec l'âge (mai : ddl=2 ; $H=11.5$; $p<0.01^{**}$; juin : ddl=2 ; $H=13.5$; $p<0.01^{**}$; juillet : ddl=2 ; $H=6.6$; $p<0.05^*$; août : ddl=2 ; $H=7.3$; $p<0.05^*$).

132 - L'ACTIVITE DE MARQUAGE

1321 - L'investissement dans le marquage

Temps consacré au marquage et taux horaire individuel: étude comparative pour les différents groupes familiaux

L'investissement dans le marquage a été évalué pour chaque individu par le calcul de deux paramètres : le taux horaire de marquage et le temps consacré exclusivement au marquage (voir §1222). Ici, nous présentons ces deux indices calculés pour chaque individu sur l'ensemble de la période s'étalant de mai à juillet.

Comme l'indique la similitude apparente des figures 2 et 3, les deux indices suivent un parallélisme rigoureux suivant les individus. Ainsi, les individus consacrant le moins de temps au marquage (à travers des séquences de marquage durant au minimum une minute) sont également les individus qui produisent le moins de marques ; il n'y a pas de stratégie alternative, qui aurait pu consister chez certaines catégories d'individus en un dépôt de marques régulier au milieu de diverses autres activités, telles que l'affouragement ou les interactions sociales.

D'autre part, l'examen comparatif des différents individus laisse déjà apparaître une prépondérance générale du marquage par les adultes territoriaux, aux dépens des subordonnés (tous âgés d'au moins deux ans). Il convient également de noter la tendance, au sein du couple dominant, à la supériorité du mâle sur la femelle, laquelle est évidente pour le groupe C-1995 ainsi que le groupe B-1995.

Cependant, il apparaît une grande variabilité de l'investissement dans le marquage d'un groupe à l'autre, particulièrement en ce qui concerne les adultes dominants : le couple installé sur le territoire C/E semble investir de façon minimale dans le marquage, alors que les plus gros investissements sont rencontrés dans les groupes C-1995, B-1995 et J. Par ailleurs, sur le territoire de C, le couple dominant de 1995 présente une asymétrie énorme alors que le couple de 1996 montre une équivalence d'investissement. Finalement, la nouvelle femelle adulte du groupe B de 1996 montre une équivalence d'investissement. Enfin, la nouvelle femelle adulte du groupe B de 1996 s'investit beaucoup plus que la femelle précédente ; il est surprenant de constater qu'étant subordonnée dans le groupe B en 1995, son investissement dans le marquage était alors quasiment nul.

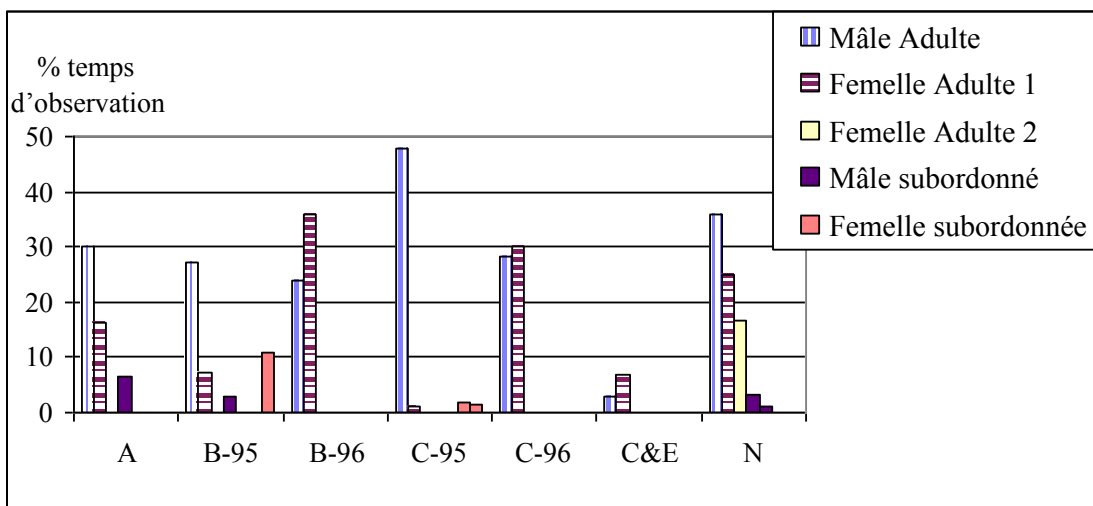


Figure 2 : Temps consacré au marquage : bilan individuel

Les individus sont regroupés selon leur groupe d'appartenance (en abscisses), leur sexe et leur statut social

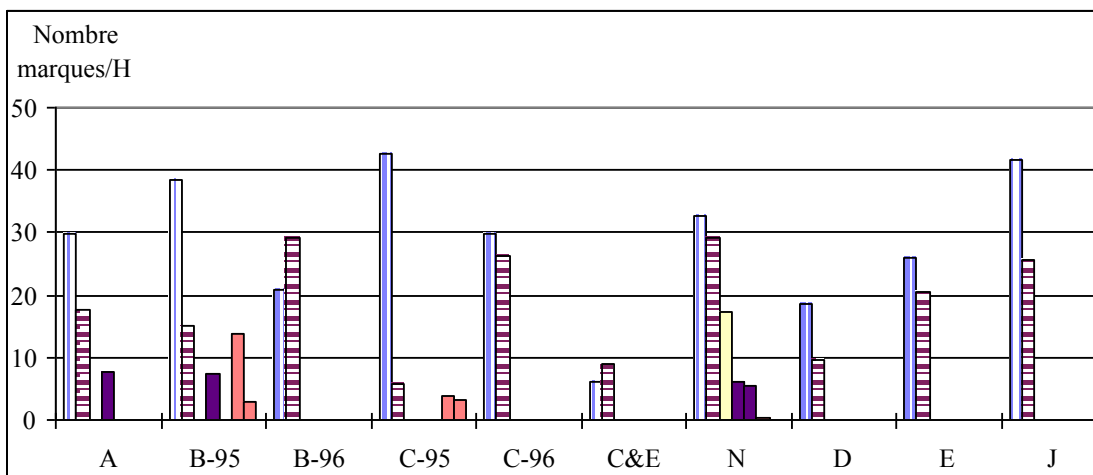


Figure 3 : Taux horaire individuel de marquage (même légende que pour la figure 2)

_ *Durée d'une séquence de marquage selon la catégorie sociale et le sexe des individus*

La valeur médiane de la durée d'une séquence de marquage a été calculée pour les trois catégories d'individus suivantes : ainsi, les mâles adultes (n=8) consacrent 14 minutes par session d'observation (une heure) exclusivement au marquage de leur territoire (mini-maxi : 0-50 minutes) ; cette valeur médiane est de 7 minutes (0-51 minutes) pour les femelles adultes (n=9) et de 0 minutes (0-23 minutes) pour les subordonnés (n=8).

Les distributions d'effectifs relatifs cumulés pour chacune des trois catégories d'individus sont présentés en fonction des classes de durée de séquence de marquage, en figure 4. L'examen de cette figure permet là encore de constater une nette différence entre adultes dominants et subordonnés : 71% des sessions d'observations des subordonnés ne contiennent aucune séquence de marquage, alors qu'une telle absence n'est constatée que dans 18% et 27% des cas chez les mâles et les femelles adultes, respectivement. En outre, l'essentiel des séquences de marquage des subordonnés durent moins de 5 minutes, alors que la distribution des mâles et femelles adultes est beaucoup plus régulière sur l'ensemble des classes de durée déterminées.

Nous remarquons également une répartition des mâles selon des durées de séquence de marquage légèrement supérieures à celle des femelles adultes, comme cela s'annonçait au vu des valeurs médianes présentées ci-dessus. Les mâles adultes auraient donc tendance à marquer selon des circuits de marquage plus longs que les femelles adultes.

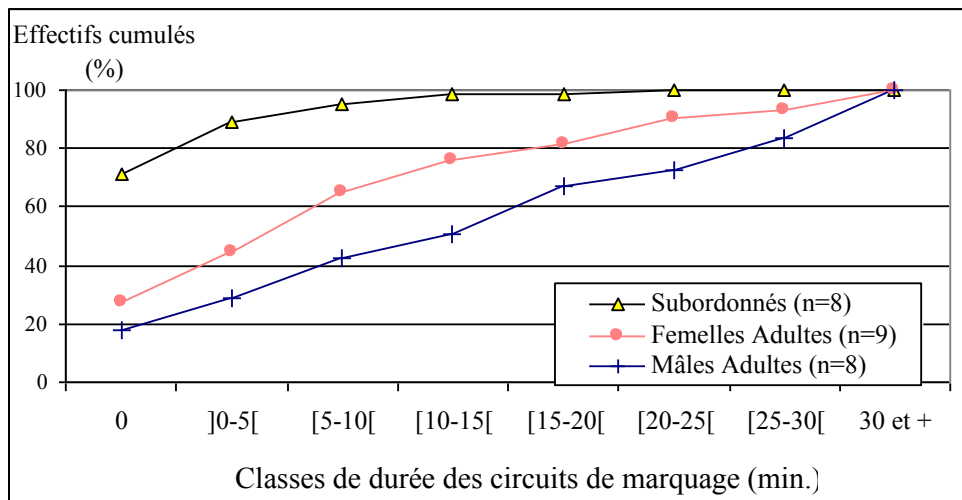


Figure 4 : Distribution cumulée des fréquences relatives en fonction de la durée des circuits de marquage et selon la catégorie sociale des marmottes

_ *Taux de marquage et taille du domaine vital*

Etant donné la grande variabilité apparente de l'investissement de marquage entre les groupes, dont un des facteurs peut être la taille du domaine vital (voir tableau 2), nous nous sommes intéressés au rapport existant entre le taux de marquage et la dimension du domaine vital, pour chaque individu suivi.

La figure 5a représente le comportement de marquage des adultes observés pendant le mois de juin. Nous observons une nette tendance des mâles à marquer proportionnellement à la taille de leur domaine vital, en notant une évolution positive dont la relation est linéaire ; ainsi, la taille du domaine vital s'avère être un facteur expliquant dans une large mesure ($R^2=0.95$) les variations observées entre les différents mâles adultes.

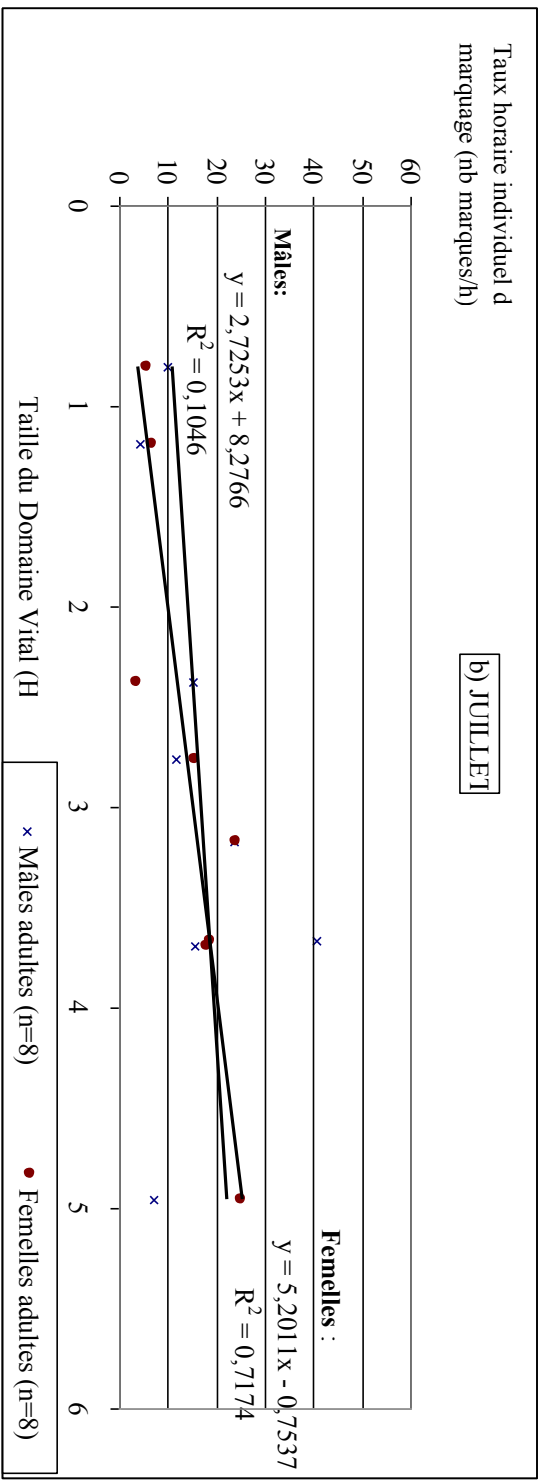
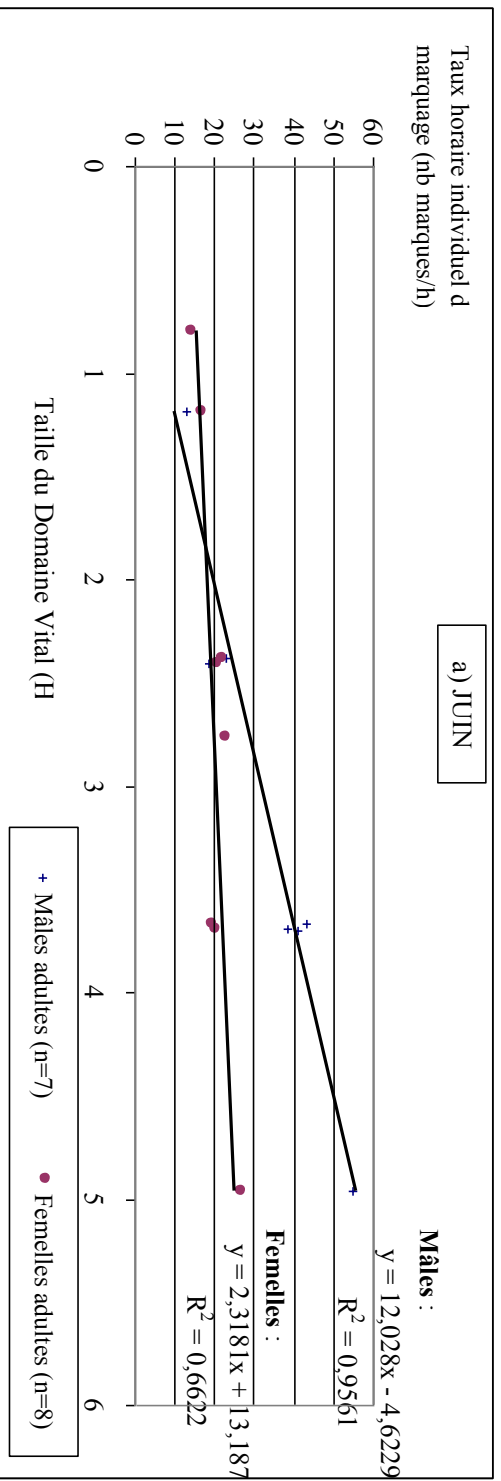


Figure 5 : Relations entre l'investissement dans le marquage (taux horaire individuel) des mâles et femelles dominants, en fonction de la taille de leur domaine vital (chaque point représente un individu différent)

Chez les femelles, bien que la relation semble linéaire, le coefficient de détermination est plus faible ($R^2=0.66$), de même que la pente : les femelles n'augmentent que faiblement leur investissement dans le marquage à mesure qu'elles occupent des domaines plus vastes. En résumé pour le mois de juin, dans notre échantillon, plus la taille du domaine vital augmente, plus l'écart augmente entre le taux de marquage des deux membres du couple adulte, au profit du mâle adulte. L'asymétrie déjà rencontrée précédemment serait donc elle aussi fortement conditionnée par la dimension du domaine vital occupé. Nous avons testé la différence des pentes entre mâles et femelles pour le mois de juin : elle est hautement significative (test t, $p<0.0001$).

Pour le mois de juillet (figure 5b et tableau 3) la relation de proportionnalité ne semble plus respectée chez les mâles adultes, où une grande variabilité résiduelle est visible ($R^2=0.10$). Les femelles semblent quant à elles ne pas avoir modulé leur investissement dans le marquage, observant toujours une évolution linéaire selon une pente positive. La symétrie de la relation entre mâle et femelle d'un même couple semble plus aléatoire, au regard de la dimension des domaines vitaux. Les pentes des deux droites ne sont plus significativement différentes (test t ; $p=0.52$).

Afin de considérer l'évolution globale de l'activité de marquage des deux membres adultes résidents de chaque groupe en fonction de la taille de leur domaine vital, nous avons calculé un taux horaire commun, appelé taux de couple ; huit couples ont pu être ainsi mesurés pour les mois de juin et de juillet. Comme indiqué dans la figure 6 et le tableau 3, il existe une très bonne corrélation positive entre le taux de couple et la taille du territoire pour le mois de juin ($R^2=0.91$), corrélation toujours positive mais un peu réduite en juillet ($R^2=0.49$). Les deux droites de régression ont une pente équivalente (test t : $p=0.27$) : même en période de plus faible activité de marquage, la dimension du territoire conditionne encore le marquage, de la même façon que pour les autres périodes. Nous vérifions également le décrochement de l'activité de marquage lors du passage de juin à juillet.

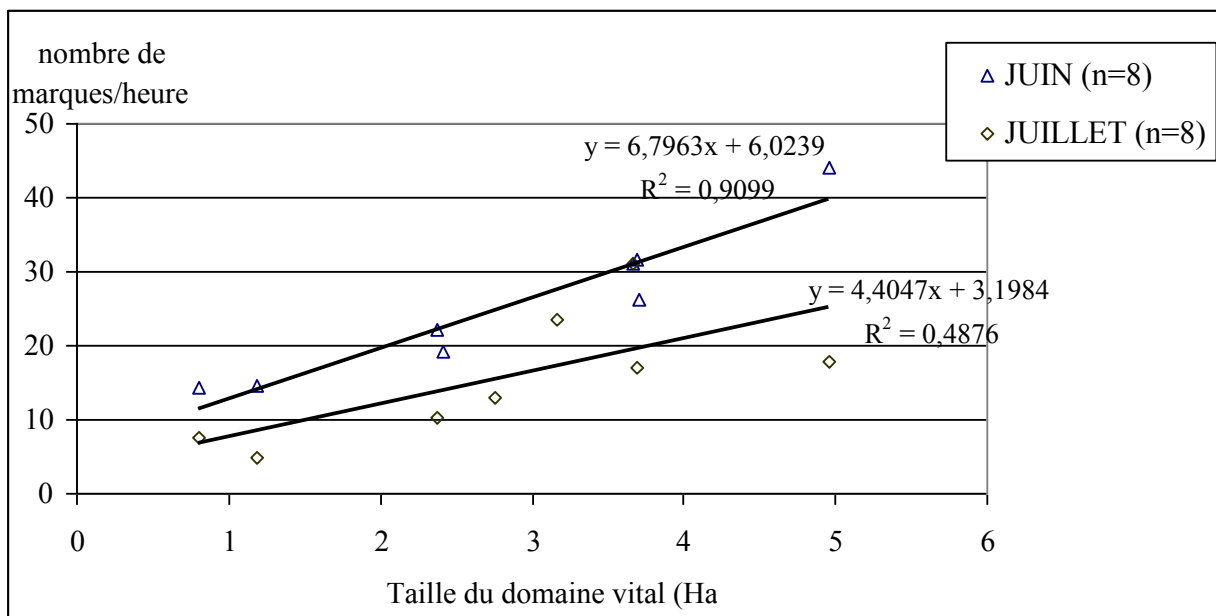


Figure 6 : Evolution du taux horaire de marquage global des couples résidents en fonction de la taille de leur domaine vital

Tableau 3 : Corrélation entre le taux horaire de marquage des mâles/des femelles/ du couple adulte et la taille du domaine vital : résultats des tests pour le mois de juin et de juillet

		r	t observé	ddl	p
JUN	Mâle Adulte	0.9778	10.44	6	0.0001***
	Femelle Adulte	0.8138	03.43	6	0.0140**
	Couple	0.9539	07.78	6	0.0002***
JUILLET	Mâle Adulte	0.3234	00.84	6	0.4346 ns
	Femelle Adulte	0.8470	03.90	6	0.0080**
	Couple	0.6983	02.39	6	0.0540*

_ Taux de marquage des dominants et présence de subordonnés

Parmi l'ensemble des groupes étudiés, outre la grande variabilité de la taille des territoires, il existe un autre paramètre sujet à variation : il s'agit du nombre d'individus membres du groupe. En effet, comme l'indique le tableau 1, la composition des groupes varie du seul couple adulte dominants au groupe familial réunissant les individus subordonnés, généralement natifs du groupe et issus de plusieurs portées successives. Les couples isolés correspondent aux groupes B-1996, C-1996, C/E ; hormis ces trois groupes, tous les autres possèdent chacun une constitution quasi unique dans le nombre et l'âge des divers individus subordonnés, qui s'échelonnent des marmottons jusqu'à des subordonnés âgés de 4 ans.

Nous avons formulé l'hypothèse que l'activité de marquage du couple adulte dominant pourrait être influencée par la présence et le nombre des individus subordonnés, particulièrement ceux ayant atteint leur maturité sexuelle, soit tous les individus âgés d'au moins deux ans. Pourtant, les subordonnés matures ne semblent pas contribuer au marquage du territoire suffisant pour produire un allègement compensatoire de la tâche des dominants (voir figures 2, 3 et 4) ; en revanche, ils pourraient constituer une ressource intéressante au regard de la défense du territoire, et leur simple présence sur le territoire pourrait constituer une stratégie alternative de celle du marquage, si celui-ci est vu sous l'angle de sa fonction territoriale (de tels subordonnés pourraient alors être considérés comme des "helpers" (Arnold, 1990a ; 1990b) au moins du point de vue de la défense territoriale).

Sachant l'effet de la période de l'année, d'une part, et celui de la taille du domaine vital, d'autre part, nous avons choisi d'observer les valeurs résiduelles des taux horaires obtenues par la régression du taux de marquage sur la taille du domaine vital ; nous avons distingué le cas des mâles et des femelles, étudiés sur les mois de juin et juillet. Les paramètres des droites de régression sont en figure 5a et b, et les résidus de ces 4 droites sont présentés ci-après (figure 7).

L'examen des résidus présente l'avantage de pouvoir s'affranchir de l'effet lié à la taille des domaines vitaux pour élucider un second effet potentiel. Or, notre hypothèse ne semble pas être vérifiée s'il on en juge par l'absence d'une relation entre valeurs résiduelles du taux de marquage et appartenance ou non à une 'famille nombreuse'. Ainsi, de fortes valeurs résiduelles positives sont observées chez des adultes entourés de nombreux subordonnés (juin : femelle de J, mâles de B-1995 et de C-1995 ; juillet : mâle de B-1995), comme chez des adultes isolés (juin : femelle de C-1996, de B-1996, mâle de C/E). Les valeurs résiduelles faibles, négatives sont elles aussi obtenues chez des adultes entourés ou seuls.

Par ailleurs, il semblerait d'après la figure 7 que la taille du domaine vital soit positivement corrélée avec le nombre de subordonnés d'au moins deux ans (excepté pour le groupe D en juillet 1993).

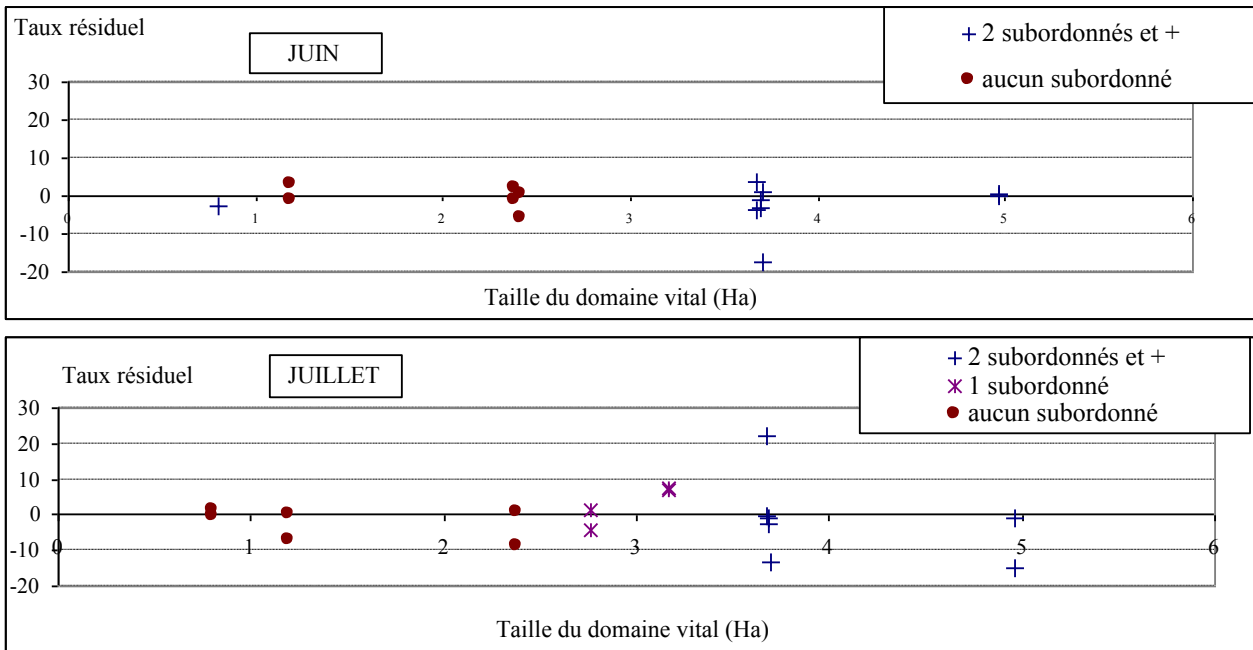


Figure 7 : Taux horaires résiduels de marquage

1322 - Paramètres déterminants de l'activité de marquage

L'unité de la session d'observation étant l'heure, nous avons choisi de calculer un taux horaire de marquage individuel, pour les mois de mai, juin et juillet ; les résultats sont consignés en Annexe 1.

Effets du sexe et du statut social sur l'activité de marquage

a) - Etude du taux horaire individuel de marquage par mois

Nous avons cherché à tester les différences d'activité de marquage entre individus de sexe et de statut social différent ; nous avons en effet décelé (figure 3) une tendance des dominants à marquer plus intensément leur domaine que leurs subordonnés, ainsi qu'une légère prédominance des mâles sur leur femelle. Ces deux effets ont été évalués sur la variable taux horaire individuel de marquage, calculée pour les trois mois d'observation (mai, juin et juillet), afin de tenir compte de l'effet lié à la période de l'année.

- MAI (n=22)

Modèle	Déviante	ddl	F	p
(1) $\lambda = \mu + \text{statut} + \text{sexe} + \text{statut.sexe}$	2167.0	18	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{statut} + \text{sexe}$	2254.0	19		
(2) contre (1) : effet de l'interaction statut.sexe			0.72	0.41
(3) $\lambda = \mu + \text{statut}$	2549	20		
(3) contre (2) : effet du sexe			2.49	0.13
(4) $\lambda = \mu$	5188.0	21		
(4) contre (3) : effet du statut			20.71	<0.0002

Le modèle retenu est donc :

$$\lambda = \mu + \text{statut}$$

- JUIN (n=24)

Modèle	Déviante	ddl	F	p
(1) $\lambda = \mu + \text{statut} + \text{sexe} + \text{statut.sexe}$	2105	20	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{statut} + \text{sexe}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction statut.sexe	2461.0	21	3.38	0.081
(3) $\lambda = \mu + \text{statut}$ (3) contre (2) : effet du sexe	2898.0	22	3.73	0.067
(4) $\lambda = \mu$ (4) contre (3) : effet du statut	4360.0	23	11.95	0.0024

Le modèle retenu est donc :

$$\lambda = \mu + \text{statut}$$

- JUILLET (n=26)

Modèle	Déviante	ddl	F	p
(1) $\lambda = \mu + \text{statut} + \text{sexe} + \text{statut.sexe}$	1572	22	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{statut} + \text{sexe}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction statut.sexe	1605	23	0.46	0.504
(3) $\lambda = \mu + \text{statut}$ (3) contre (2) : effet du sexe	1744	24	1.99	0.172
(4) $\lambda = \mu$ (4) contre (3) : effet du statut	2116	25	5.12	0.033

Le modèle retenu est donc :

$$\lambda = \mu + \text{statut}$$

Tableau 4 : Valeurs moyennes des taux horaires selon le statut social et le mois de l'année :

	Adultes	Subordonnés
Mai	30.17 (12.52) n=16*	4.24 (2.60) n=6
Juin	24.29 (12.38) n=17	7.12 (6.44) n=7
Juillet	14.39 (09.49) n=17	6.44 (4.85) n=9

* : moyenne (écart-type de l'échantillon), n=taille de l'échantillon

Pour l'ensemble des mois étudiés, seul le statut social a une influence significative sur le taux horaire de marquage ; nous notons cependant un effet du sexe à la limite de la significativité pour le mois de juin, qui va dans le sens d'une supériorité des mâles dans le marquage à cette époque comme déjà observé dans les figures 3 et 5a. Les valeurs moyennes indiquent donc bien une prépondérance de l'activité de marquage du couple adulte sur les subordonnés en âge de se reproduire, et cette supériorité se maintient en dépit de la diminution générale d'activité se produisant entre juin et juillet (tableau 4).

b) - Etude du taux horaire individuel corrigé pour la taille du domaine vital

Nous avons auparavant constaté une influence de la taille du domaine vital des adultes sur leur taux horaire de marquage (voir figures 6 et 7). Or, l'analyse qui précède n'a pas tenu compte de cet effet taille ; celui-ci pourrait être à l'origine d'une augmentation 'parasite' de la variance à l'intérieur des classes des deux facteurs contrôlés. Alors que l'effet "statut social" semble suffisamment fort pour se révéler significatif, l'effet "sexe" peut en réalité exister mais masqué par le biais que constitue l'effet taille du domaine. Nous avons donc repris une analyse de l'effet du sexe en calculant un indice correspondant au taux horaire individuel corrigé par rapport à la taille du territoire de chaque individu, uniquement pour les marmottes adultes. Nous testons cet indice par le test non paramétrique de Mann-Whitney. Nous ne

retenons pour l'analyse que les données des mois de juin et juillet, en raison du problème de l'enneigement hétérogène qui subsiste encore au mois de mai dans divers groupes familiaux, qui est susceptible d'affecter l'utilisation du domaine vital des résidents. Le tableau suivant regroupe les deux analyses sur les deux mois étudiés ; aucun test n'apparaît significatif, cependant l'examen des rangs indique qu'au mois de juin se profile une tendance des mâles à marquer plus abondamment que les femelles adultes, qui disparaît ensuite.

Tableau 5 : Effet "sexe" sur l'indice de marquage individuel et par hectare des individus dominants

	JUIN	JUILLET
n	17	17
Rang moyen des mâles	11.38	9.81
Rang moyen des femelles	6.89	8.28
U	17.0	29.5
Z	-1.83	-0.63
p (bilatéral)	0.067	0.531
significativité	ns	ns

Effet de la présence d'une portée émergente l'année du suivi

Si la reproduction a lieu une seule fois par an, elle n'aboutit pas systématiquement à l'émergence d'une portée tous les ans dans tous les groupes familiaux. Nous le constatons parmi les groupes que nous avons suivis (tableau 1). La recherche de l'effet lié à la présence d'une portée à l'émergence permet de connaître dans quelle mesure l'effort de marquage des adultes reproducteurs est accru lorsqu'une telle ressource existe dans le territoire. Nous avons donc classé les groupes en deux catégories selon qu'ils aient eu ou non une portée à l'émergence l'année du suivi ; les tentatives échouées de reproduction ont été classées comme absence de portée, sans possibilité de distinction plus subtile, les juvéniles éventuellement morts avant l'émergence (environ 40 jours après la naissance) n'ayant pu être détectés.

Seuls les adultes ont fait l'objet de l'analyse suivante, dans laquelle les effets du sexe et de la portée ont été testés sur leur taux horaire mensuel de marquage.

- MAI (n=16)

Modèle	Déviante	ddl	F	p
(1) $\lambda = \mu + \text{sexe} + \text{portée} + \text{portée.sexe}$	1578.0	12	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{sexe} + \text{portée}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction statut.sexe	1752.0	13	1.32	0.272
(3) $\lambda = \mu + \text{sexe}$ (3) contre (2) : effet de la portée	2127.0	14	2.78	0.119
(4) $\lambda = \mu$ (4) contre (3) : effet du sexe	2508.0	15	2.51	0.136

Le modèle retenu est donc :

$$\lambda = \mu$$

- JUIN (n=17)

Modèle	Déviante	ddl	F	p
(1) $\lambda=\mu+\text{sexe}+\text{portée}+\text{portée.sexe}$	1550.0	13	-	-
(2) $\lambda=\mu+\text{sexe}+\text{portée}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction portée.sexe	1651.1	14	0.85	0.374
(3) $\lambda=\mu+\text{sexe}$ (3) contre (2) : effet de la portée	1837.0	15	1.58	0.230
(4) $\lambda=\mu$ (4) contre (3) : effet du sexe	2607.0	16	6.29	0.024

Le modèle retenu est donc :

$$\lambda=\mu+\text{sexe}$$

- JUILLET (n=17)

Modèle	Déviante	ddl	F	p
(1) $\lambda=\mu+\text{sexe}+\text{portée}+\text{portée.sexe}$	1214.0	13	-	-
(2) $\lambda=\mu+\text{sexe}+\text{portée}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction portée.sexe	1220.0	14	0.06	0.804
(3) $\lambda=\mu+\text{sexe}$ (3) contre (2) : effet de la portée	1494.0	15	3.14	0.098
(4) $\lambda=\mu$ (4) contre (3) : effet du sexe	1532.0	16	0.38	0.546

Le modèle retenu est donc :

$$\lambda=\mu$$

Aucun effet de la présence d'une portée à l'émergence n'est observable sur aucun mois de l'année étudié ; les adultes ne semblent donc pas moduler leur activité de marquage selon qu'ils aient ou non à défendre leur progéniture. Dans cette deuxième analyse, en revanche, l'effet du sexe apparaît significatif pour le mois de juin, les valeurs moyennes pour les mâles étant 31.43 marques par heure (n=8, écart-type de l'échantillon=13.93), les femelles n'atteignant en moyenne que 17.95 marques par heure (n=9 ; écart-type de l'échantillon=5.63).

133 - LOCALISATION DES MARQUES : TACTIQUES DE MARQUAGE**1331 - Partition des domaines vitaux selon trois zones : les terriers principaux, la zone centrale et la frontière**

Nous avons défini pour chaque groupe les trois zones de leur domaine vital, à savoir la zone des terriers principaux, la zone frontalière et la zone centrale. La surface relative que représente la zone des terriers principaux est minoritaire sur la surface totale (valeur médiane, 4.8%, minimum observé : 2.4% - maximum observé 7.0%) ; tandis que la zone centrale s'étend sur une surface relative médiane de 47.6% (35.0% - 63.5%), de même que la frontière (47.6% ; 33.2% - 58.7%). Par ailleurs, il semble que la zone frontière ait tendance à diminuer légèrement avec l'augmentation du domaine, selon la régression linéaire ($R^2=0.60$; figure 8). Cette diminution se fait surtout aux dépens de la zone centrale ; cette relation est en réalité le résultat de la méthode employée pour délimiter les zones (voir §1223) : on ne définit pas la frontière en proportion de la taille du domaine vital, mais bien selon une bande d'épaisseur fixe, assimilable à un périmètre alors que nous observons son évolution en rapport avec une surface (même si celle-ci n'est pas rigoureusement géométrique).

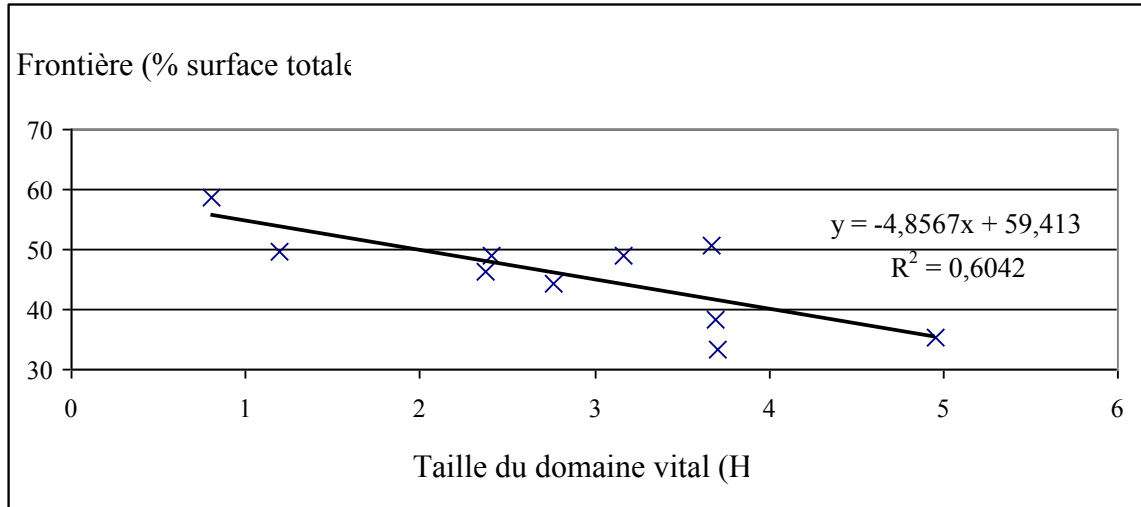


Figure 8 : Proportion de la zone frontière relativement à la surface du territoire

1332 - Distribution aléatoire des marques sur le domaine vital?

Nous avons utilisé la définition précédente des trois zones relativement à leur surface pour évaluer l'existence de tactiques générales de marquage pour chacun des 29 individus suivis (la femelle de 3 ans du groupe N a été exclue de l'analyse du fait de son activité sub-nulle de marquage). Partant de l'hypothèse nulle que les individus déposaient leurs marques de façon aléatoire dans l'ensemble de leur domaine, nous avons pu mettre en œuvre une série de tests de χ^2 (voir §1223). Pour chaque individu, nous avons recensé le nombre de marques qu'il a déposées dans chaque zone, puis nous avons recalculé l'effectif théorique attendu sous H_0 , et enfin calculé une contribution au test pour chacune des trois zones du domaine. Toutes ces données, de même que le résultat des tests, sont regroupées dans le tableau 6 ci-après.

A la suite de ce test, il apparaît que 27 individus sur 29 effectuent un marquage dirigé, préférentiel de certaines zones ; les deux individus échappant à la règle sont deux subordonnés (une femelle de trois ans du groupe C-1995 et un mâle de deux ans du groupe N) totalisant un marquage global plutôt faible.

Parmi les 27 individus restants (dont 21 adultes et 6 subordonnés), l'examen des contributions au χ^2 indiquent que la zone des terriers principaux est principalement responsable de la significativité des tests : la totalité des marmottes observées concentrent en effet leurs marques à proximité des terriers les plus fréquentés par le groupe. En moyenne 22.1% des marques sont déposés sur les terriers principaux (e.t.=9.9, n=29) et dans les environs immédiats, qui ne constituent que 4.73% de la surface du domaine vital (e.t.=1.53 ; n=10).

Tableau 6 : Localisation des marques dans chacune des trois zones définies dans les domaines vitaux : Résultats des tests du χ^2

(1) : **nombre de marques observé** (effectif théorique) *contribution au χ^2*

a) Mâles Subordonnés

Groupe	Individu	Terriers	Frontières	Zone centrale	p
A (1995)	Mâle 2 ans	18 (02.55) 93.5	34 (28.4) 1.12	06 (27.1) 16.4	<0.0001
B (1995)	Mâle 3 ans	08 (03.4) 6.31	34 (33.0) 0.03	23 (28.6) 1.12	=0.0239
N (1996)	Mâle 2 ans (10-B167)	05 (03.4) 1.07	12 (18.5) 3.47	31 (26.2) 1.77	0.14
N (1996)	Mâle 2 ans (1A-195E)	15 (4.76) 22.0	18 (26.8) 2.6	35 (37.06) 0.11	<0.0001

b) Mâles adultes

Groupe	Individu	Terriers	Frontières	Zone centrale	p
A (1995)	Mâle Adulte	52 ₍₁₎ (11.62) 140.4	185 (129.1) 24.2	27 (123.3) 75.2	<0.0001
B (1995)	Mâle Adulte	85 (23.5) 160.90	271 (229.2) 7.64	96 (199.3) 53.57	<0.0001
B (1996)	Mâle Adulte	130 (18.8) 657.27	95 (137.5) 13.13	57 (125.7) 37.56	<0.0001
C (1995)	Mâle Adulte	82 (14.6) 311.57	101 (146.7) 14.30	259 (280.7) 1.67	<0.0001
C (1996)	Mâle Adulte	80 (22.3) 148.94	131 (187.6) 17.06	195 (196.1) 0.01	<0.0001
D (1993/94)	Mâle Adulte	32 (12.3) 31.28	96 (115.1) 03.15	68 (68.6) 0.005	<0.0001
E (1993/94)	Mâle Adulte	41 (10.3) 91.07	221 (139.3) 47.94	51 (163.4) 77.31	<0.0001
C/E (1996)	Mâle Adulte	18 (02.7) 88.82	23 (38.7) 6.36	37 (36.7) 0.003	<0.0001
N (1996)	Mâle Adulte	53 (25.69) 29.03	159 (141.3) 2.22	155 (200.0) 10.13	<0.0001
J (1993/94)	Mâle Adulte	99 (12.4) 607.32	232 (181.8) 13.86	184 (320.8) 58.37	<0.0001

c) Femelles subordonnées

Groupe	Individu	Terriers	Frontières	Zone centrale	p
B (1995)	Femelle 3 ans (64-FFFA)	65 (07.5) 437.88	32 (73.5) 23.44	48 (02.55) 93.5	<0.0001
B (1995)	Femelle 3 ans (1C-D741)	07 (01.5) 21.11	05 (14.2) 5.96	16 (12.3) 1.08	<0.0001
C (1995)	Femelle 4 ans	07 (1.3) 25.36	10 (12.9) 0.67	22 (24.8) 0.31	<0.0001
C (1995)	Femelle 3 ans	02 (1.4) 0.24	14 (14.3) 0.01	27 (27.3) 0.003	=0.88

d) Femelles Adultes

Groupe	Individu	Terriers	Frontières	Zone centrale	p
A (1995)	Femelle Adulte	42 (08.93) <i>122.4</i>	126 (99.3) <i>7.2</i>	35 (94.8) <i>37.7</i>	<0.0001
B (1995)	Femelle Adulte	57 (08.1) <i>294.63</i>	69 (79.1) <i>1.29</i>	30 (68.8) <i>21.88</i>	<0.0001
B (1996)	Femelle Adulte	109 (24.15) <i>298.12</i>	167 (176.5) <i>0.51</i>	86 (161.4) <i>35.2</i>	<0.0001
C (1995)	Femelle Adulte	26 (2.41) <i>231.02</i>	12 (24.2) <i>6.18</i>	35 (46.4) <i>2.78</i>	<0.0001
C (1996)	Femelle Adulte	70 (20.3) <i>121.73</i>	166 (170.5) <i>0.12</i>	133 (178.2) <i>11.48</i>	<0.0001
D (1993/94)	Femelle Adulte	19 (06.1) <i>27.18</i>	47 (56.9) <i>1.73</i>	31 (34.0) <i>0.26</i>	<0.0001
E (1993/94)	Femelle Adulte	16 (09.9) <i>3.76</i>	182 (133.5) <i>17.62</i>	102 (156.6) <i>19.04</i>	<0.0001
C/E (1996)	Femelle Adulte	24 (04.5) <i>85.78</i>	75 (65.0) <i>1.55</i>	32 (61.6) <i>14.20</i>	<0.0001
N (1996)	Femelle Adulte (1C-D2DE)	62 (14.14) <i>162.0</i>	44 (77.8) <i>14.7</i>	96 (110.1) <i>1.8</i>	<0.0001
N (1996)	Femelle Adulte (10-BEOA)	39 (13.23) <i>50.2</i>	69 (72.8) <i>0.2</i>	81 (103.0) <i>4.7</i>	<0.0001
J (1993/94)	Femelle Adulte	78 (06.9) <i>728.10</i>	50 (102.0) <i>26.52</i>	161 (180.1) <i>2.01</i>	<0.0001

Une telle prépondérance de la zone des terriers a pour effet de masquer la situation de marquage envers les deux zones restantes, c'est pourquoi une nouvelle analyse a été entreprise, en éliminant totalement les terriers principaux dans le calcul des surfaces relatives comme dans le décompte des marques, et en éliminant les individus (2 subordonnés) qui marquent l'ensemble de leur domaine vital proportionnellement à la surface des 3 zones. Ainsi, nous avons recalculé les surfaces relatives des zones frontière et centrale, et procédé à une nouvelle série de tests du χ^2 sur 27 individus. Les résultats sont présentés dans le tableau 7. Une représentation schématique des résultats (Annexe 2) permet de visualiser les différents domaines vitaux tracés à la même échelle, et de considérer plus aisément les stratégies de marquage des individus étudiés.

Nous distinguons 3 types de marquage : les marquages proportionnels à la surface respective de la zone frontière et centrale (6/27 individus), les marquages prépondérants en zone frontalière (13/27 individus) et enfin les marquages prépondérants en zone centrale (8/27 individus). Nous trouvons des dominants et des subordonnés dans chaque stratégie ; cependant, il est intéressant de constater que parmi les 13 individus marquant plus leurs frontières que la zone centrale, 12 (92%) sont des adultes dominants. Les subordonnés se répartissent plus équitablement selon les deux stratégies restantes (4 marquent de façon aléatoire -en réintégrant les deux subordonnés marquant aléatoirement leur domaine vital- et 3 privilégient la zone centrale).

Une majorité de dominants effectue un marquage prépondérant en zone frontalière (57%, 12/21) à proportion égale de mâles et de femelles. Or, si on élimine les adultes des deux plus petits domaines vitaux, soit D et C/E, pour lesquels nous avons vu que la méthode de délimitation des zones employée favorisait la proportion relative de surface classée en zone

frontière, la proportion d'adultes concentrant leurs marques aux frontières passe à 64.7% (11/17).

Parmi les adultes, nous trouvons autant de mâles que de femelles dans chacune des trois stratégies, mais il n'y a pas particulièrement une homogénéité dans la stratégie d'un couple : 6 couples sur 10 voient les deux partenaires marquer de la même façon, dont 4 marquent leurs frontières plus abondamment que la zone centrale. Il est en revanche intéressant de constater que sur l'ensemble des 10 couples observés, 8 possèdent au minimum un des partenaires doté d'une stratégie de marquage prépondérant en zone frontalière. Les deux couples faisant exception sont le groupe D, où les deux partenaires marquent équitablement les deux zones, et le groupe C-95 où la zone centrale est privilégiée par les marques des deux partenaires sexuels.

Tableau 7 : Localisation des marques dans la Zone Frontière et la Zone Centrale (terriers principaux exclus) : Résultats des tests du χ^2

(1) : nombre de marques observé (effectif théorique) contribution au χ^2

a) Subordonnés Mâles

Groupe	Individu	Frontières	Zone centrale	p
A (1995)	Mâle 2 ans	34 (20.5) 8.93	06 (19.6) 9.36	<0.0001
B (1995)	Mâle 3 ans	34 (30.4) 0.42	23 (26.6) 0.48	=0.3443
N (1996)	Mâle 2 ans (1A-195E)	18 (21.9) 0.71	35 (31.1) 0.50	=0.27

b) Mâles adultes

Groupe	Individu	Frontières	Zone centrale	p
A (1995)	Mâle Adulte	185 ₍₁₎ (108.5) 53.9	27 (103.5) 56.5	<0.0001
B (1995)	Mâle Adulte	271 (196.0) 28.72	96 (171.0) 32.91	<0.0001
B (1996)	Mâle Adulte	95 (79.4) 3.06	57 (72.6) 3.36	=0.011
C (1995)	Mâle Adulte	101 (176.0) 32.00	259 (184.0) 30.61	<0.0001
C (1996)	Mâle Adulte	131 (159.4) 5.06	195 (166.6) 4.85	=0.0016
D (1993/94)	Mâle Adulte	96 (102.8) 0.45	68 (61.2) 0.76	=0.2702
E (1993/94)	Mâle Adulte	221 (125.4) 72.90	51 (146.6) 62.35	<0.0001
C/E (1996)	Mâle Adulte	23 (29.3) 1.37	37 (30.7) 1.31	=0.1016
N (1996)	Mâle Adulte	159 (130.0) 6.47	155 (184) 4.57	<0.001
J (1993/94)	Mâle Adulte	232 (150.6) 44.01	184 (265.4) 24.97	<0.0001

c) Subordonnées femelles

Groupe	Individu	Frontières	Zone centrale	p
B (1995)	Femelle 3 ans (64-FFFA)	32 (42.7) 2.69	48 (37.3) 3.08	=0.0163
B (1995)	Femelle 3 ans (1C-D741)	05 (11.2) 3.44	16 (09.8) 3.95	=0.0066
C (1995)	Femelle 4 ans	10 (15.6) 2.04	22 (16.4) 1.95	=0.0458

d) Femelles Adultes

Groupe	Individu	Frontières	Zone centrale	p
A (1995)	Femelle Adulte	126 (82.4) 23.03	35 (78.6) 24.16	<0.0001
B (1995)	Femelle Adulte	69 (52.9) 4.92	30 (46.1) 5.64	=0.0012
B (1996)	Femelle Adulte	167 (132.1) 9.10	86 (120.9) 10.05	<0.0001
C (1995)	Femelle Adulte	12 (23.0) 5.25	35 (24.0) 5.02	=0.0014
C (1996)	Femelle Adulte	166 (146.2) 2.68	133 (152.8) 2.56	=0.022
D (1993/94)	Femelle Adulte	47 (48.9) 0.07	31 (29.1) 0.12	=0.6554
E (1993/94)	Femelle Adulte	182 (130.9) 19.93	102 (153.1) 17.04	<0.0001
C/E (1996)	Femelle Adulte	75 (52.3) 9.83	32 (54.7) 9.41	<0.0001
J (1993/94)	Femelle Adulte	50 (76.4) 9.11	161 (134.6) 5.17	=0.00016
N (1996)	Femelle Adulte (1C-D2DE)	44 (58.0) 3.36	96 (82.0) 2.37	=0.017
N (1996)	Femelle Adulte (10-BEOA)	69 (62.1) 0.77	81 (87.9) 0.54	=0.25

1333 - Recouvrement spatial des marques par les différents membres d'un groupe

L'étude précédente a permis de constater l'équivalence de répartition du mâle et de la femelle adultes dans les différentes tactiques de marquage des trois zones générales que constituent les terriers, la zone centrale et la frontière du territoire, sans pour autant qu'il y ait uniformité de la stratégie au sein de chaque couple. Ici, nous cherchons à connaître plus précisément dans quelle mesure les emplacements de marquage sont communs au mâle et à la femelle, pour les différents couples observés, indépendamment de la concentration relative des marques de chacun. Les deux partenaires privilégient-ils la formation d'odeurs mixtes par un surmarquage préférentiel, ou au contraire se partagent-ils le territoire pour mener à bien la tâche du marquage? Enfin, quelle est la contribution des subordonnés dans le marquage du territoire? De ces questions dépend le renforcement -ou l'invalidation- d'hypothèses concernant les fonctions liées au marquage jugal de la marmotte alpine.

_ Ensemble du domaine vital

a) Recouvrement spatial des marques du couple adulte

Tableau 8 : Part (%) de la surface totale du domaine marquée par le mâle et/ou la femelle adultes : valeurs médianes (mini-maxi)

% surface couverte par au moins un adulte	51.5%	(43.0-76.3)	n=10
% surface couverte par le mâle et la femelle adultes	13.4%	(06.2-25.0)	n=10
% surface couverte par le mâle adulte	35.2%	(29.4-61.3)	n=10
% surface couverte par la femelle adulte	31.2%	(10.5-47.1)	n=10
Proportion de sites mâles en commun avec sites femelles	37.9%	(16.1-53.2)	n=10
Proportion de sites femelles en commun avec sites mâles	46.4%	(39.1-62.5)	n=10

Nous constatons d'après les valeurs médianes calculées sur l'ensemble des 10 couples observés que le mâle et la femelle distribuent leurs marques sur une surface équivalente : ainsi, environ un tiers du territoire est recouvert par les marques du mâle comme par celles de la femelle. Cependant, le taux de recouvrement n'atteint pas le même rapport, puisque seuls 13.4% des domaines vitaux sont l'objet d'un marquage mixte. Ce marquage mixte constitue en valeur médiane 27.9% de la surface marquée par l'un ou l'autre des partenaires, dans chaque groupe ; cela signifie qu'environ 3/4 de la surface marquée l'est de façon exclusive par l'un ou l'autre des deux membres du couple. Ce chiffre important révèle l'absence d'une stratégie qui viserait à privilégier les sites de marquage communs, et autorise plutôt l'hypothèse d'une complémentarité des deux individus du couple dans la tâche du balisage odorant. Du reste, cette complémentarité permet globalement aux adultes de couvrir en moyenne plus de la moitié de leur domaine vital ; ce chiffre varie selon les groupes de 43% à 76.3% du domaine.

Afin d'évaluer une éventuelle asymétrie des deux partenaires, nous avons calculé pour chaque sexe le pourcentage de leurs emplacements de marquage qui correspondent à des sites de marquage du sexe opposé ; sur l'ensemble des 10 couples étudiés, il apparaît en moyenne que 50.3% (± 9.8) des sites de marquage des femelles sont également des sites de marquage des mâles, alors que seulement 38.1% (± 11.3) des emplacements de marquage des mâles sont également des sites de marquage des femelles. Il y aurait une tendance pour les femelles à marquer les marques des mâles, dans une plus grande mesure que les mâles ne recouvrent les marques des femelles.

b) Contribution des subordonnés

La participation des subordonnés a été évaluée dans 4 groupes (A, B-95, C-95 et N), et leur contribution dans le recouvrement spatial du territoire mesurée. Les résultats sont regroupés dans le tableau suivant.

Tableau 9 : Part (en %) de la surface totale des domaines vitaux marquée par le couple adulte, puis exclusivement par les subordonnés et enfin par l'ensemble.

Groupe	A	B-95	C-95	N
Taille du domaine vital (Ha)	3.17	3.70	3.67	3.69
Nombre de subordonnés suivis	1	3	2	2
% surface totale marquée par le couple adulte	53.0%	50.0%	43.3%	43.9%
% surface totale marquée par les subordonnés du groupe	10.1%	26.1%	12.2%	17.6%
% surface totale marquée <u>exclusivement</u> par les subordonnés	02.2%	09.3%	05.7%	05.4%
% surface totale couverte par l'ensemble des marques	55.2%	59.7%	48.6%	49.3%

La surface couverte exclusivement par l'ensemble des subordonnés d'un groupe (non par les adultes) varie de 2.2% à 9.3% ; cette surface, tout comme la surface totale marquée par les subordonnés, semble assez bien corrélée au nombre de subordonnés suivis dans chaque groupe ; l'apport médian d'un subordonné (âgé d'au moins deux ans) dans le marquage est de 8.8% de la surface totale de son domaine, alors que son apport exclusif n'est que de 2.8%. Cet apport est plutôt négligeable devant la contribution du couple adulte, mais peut finir par devenir intéressant dans les familles possédant beaucoup de subordonnés matures. La couverture de marquage de ces groupes est augmentée de 5.3% (valeur médiane) par la contribution des subordonnés. Par ailleurs, les subordonnés distribuent leurs marques à raison de 66.4% (valeurs mini-maxi : 53.3%-78%) en moyenne sur des sites marqués par au moins un adulte du groupe, contre 33.6% sur des sites vierges. Ce recouvrement apparaît plus élevé que celui des marques de la femelle adulte sur les sites de marquage du mâle adulte et inversement (50.3% et 38.3% respectivement).

c) Succession à la dominance

Le nouveau résident, non encore familier du domaine vital, place-t-il particulièrement ses marques aux emplacements de son prédécesseur, qu'il vient d'évincer? Ou encore, dépose-t-il ses marques de la même façon que son partenaire sexuel, plus ancien dans le groupe et donc plus familier des limites de son domaine? Nous ne disposons malheureusement que d'un cas répondant à une situation d'éviction au cours d'une saison active, apparue dans un des groupes que nous étions en train de suivre : le cas de la femelle adulte du groupe N (n°1C-D2DE) évincée en juin 1996 par la femelle n°10-BEOA. Nous disposons de la localisation des marques de chacune des femelles adultes, ainsi que de celle du mâle adulte.

Il apparaît que sur 134 sites recouverts de marques femelles, seuls 34 (26%) sont communs aux deux femelles. La nouvelle arrivante ne dispose que 42% de ses sites de marquage sur ceux de la première femelle ; celles-ci ont une dispersion de marques équivalente par ailleurs (83 et 81 sites pour la première et la deuxième femelle, respectivement). Cet exemple va plutôt à l'encontre de l'hypothèse selon laquelle le nouvel arrivant calquerait son marquage sur celui de ses prédécesseurs pour accélérer sa familiarisation du domaine.

Par ailleurs, 60.2% de ses sites de marquage de la deuxième femelle adulte correspondent à des sites de marquage du mâle adulte déjà en place. Ce chiffre la situe parmi les valeurs les plus élevées trouvées chez les autres femelles (moyenne 50.3% ±9.8). Par conséquent, la femelle nouvellement installée a tendance à diriger ses marques vers les emplacements de marquage du mâle adulte, bien que ce choix reste dans la gamme des autres femelles déjà en place.

d) Influence de la taille du domaine vital

Nous avons cherché à connaître l'effet éventuel de la taille du territoire sur la surface globale couverte par les marques du couple, pour les 10 couples suivis. La figure 9 indique deux choses : tout d'abord il apparaît d'après la figure 9a une augmentation linéaire significative du nombre brut des sites marqués avec l'augmentation du domaine vital ($R^2=0.88$) ; cette évolution est parallèle à l'accroissement du niveau de marquage (figure 6). Cependant, cet effort ne semble pas être en mesure de maintenir une proportion constante des sites marqués dans l'ensemble du territoire (figure 9b) : une corrélation plutôt négative entre les deux variables est observée, ce qui signifie que les grands territoires ont tendance à posséder une surface marquée proportionnellement moins grande que les petits territoires. Il semble que le couple C/E (d'abscisse 1.19 Ha) constitue un point anormalement faible compte-tenu de l'évolution de l'ensemble des autres points, bien que le nombre brut de ses sites de marquage soit 'normal'. Le groupe C/E est en réalité un groupe dont le territoire est en

cours de création, c'est pourquoi il peut être en marge des autres groupes. En l'éliminant du calcul de la droite de régression, l'ajustement du modèle linéaire s'en trouve nettement amélioré ($R^2=0.71$), et la pente de la droite accentuée. Par conséquent, les individus occupant de grands territoires sont susceptibles de marquer de façon plus sélective des sites, dont on peut supposer qu'ils soient plus stratégiques que les sites non marqués.

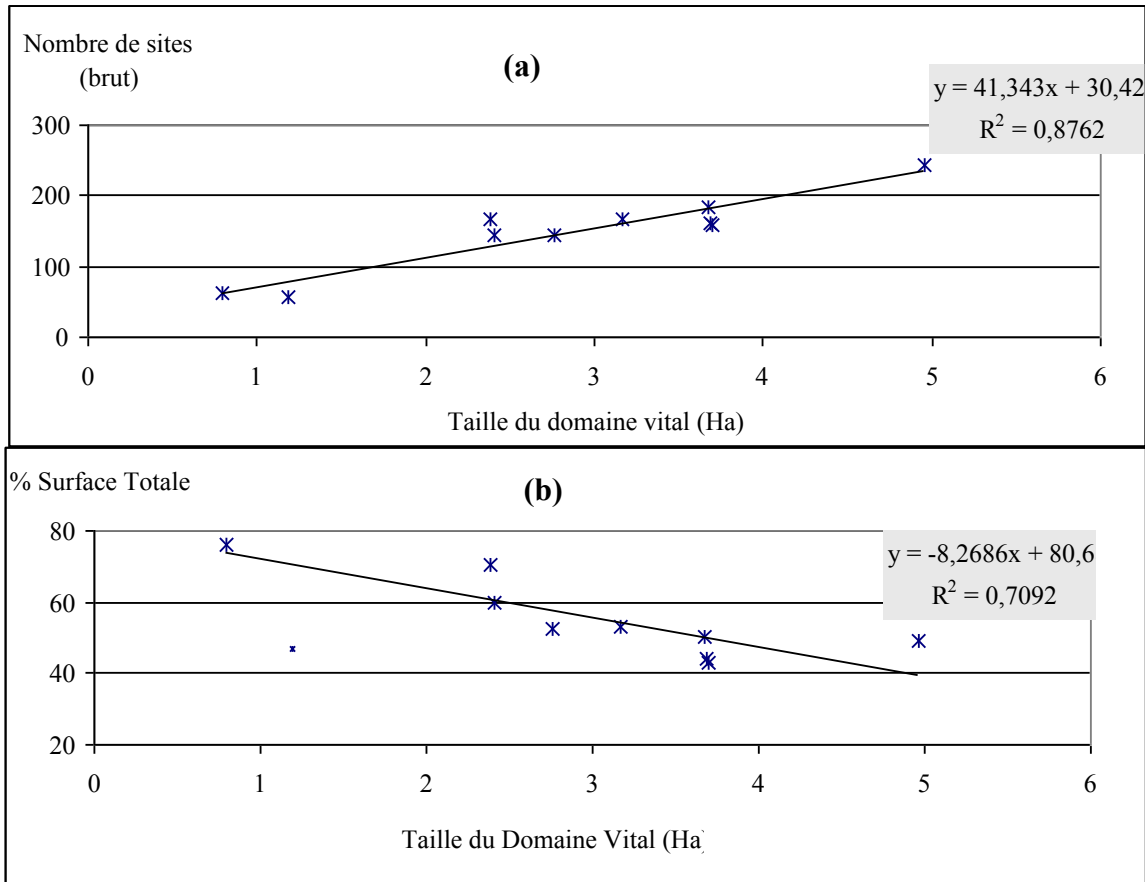


Figure 9 : Evolution de la **surface totale** marquée par les adultes en fonction de la taille de leur domaine vital (a) : nombre de sites bruts ; (b) : Proportion relative à la surface du domaine (ici, la régression est calculée sans tenir compte du point d'abscisse 1.19 Ha)

Nous avons vu pour la localisation des marques que dans un même groupe les deux partenaires n'adoptaient pas forcément la même stratégie dans la concentration de leurs marques. Il s'agit maintenant d'évaluer l'évolution de leur contribution individuelle dans le recouvrement spatial en fonction de la taille du domaine vital. Il semble d'après la figure 10 que les femelles adultes subissent une chute de la proportion de la surface marquée similaire à celle observée pour le couple ($R^2=0.39$). Les mâles quant à eux, semblent beaucoup moins sensibles à l'effet taille de leur domaine ; la pente de leur droite de régression est proche de l'horizontale, et le coefficient de détermination est également plus faible ($R^2=0.15$). Ils s'investissent dans l'activité de marquage, nous l'avons vu précédemment, de façon croissante à mesure qu'ils occupent un territoire de taille croissante. Cet effort est peut-être destiné à maintenir une proportion équivalente de surface couverte de balises odorantes quel que soit la dimension de leur domaine.

La part de surface marquée doublement semble évoluer selon un niveau intermédiaire entre celui des mâles et celui des femelles, ce qui est normal si aucune stratégie particulière n'existe pour maintenir un taux particulier de sites mixtes. Une autre approche de

l'investissement des deux partenaires dans le marquage mixte est représenté en figure 11, où il apparaît chez les femelles une part constante de leur marquage des sites mixtes (50% environ des sites marqués par elles), alors que les mâles diminuent cette part allouée aux sites mixtes à mesure qu'ils occupent des domaines vitaux plus vastes.

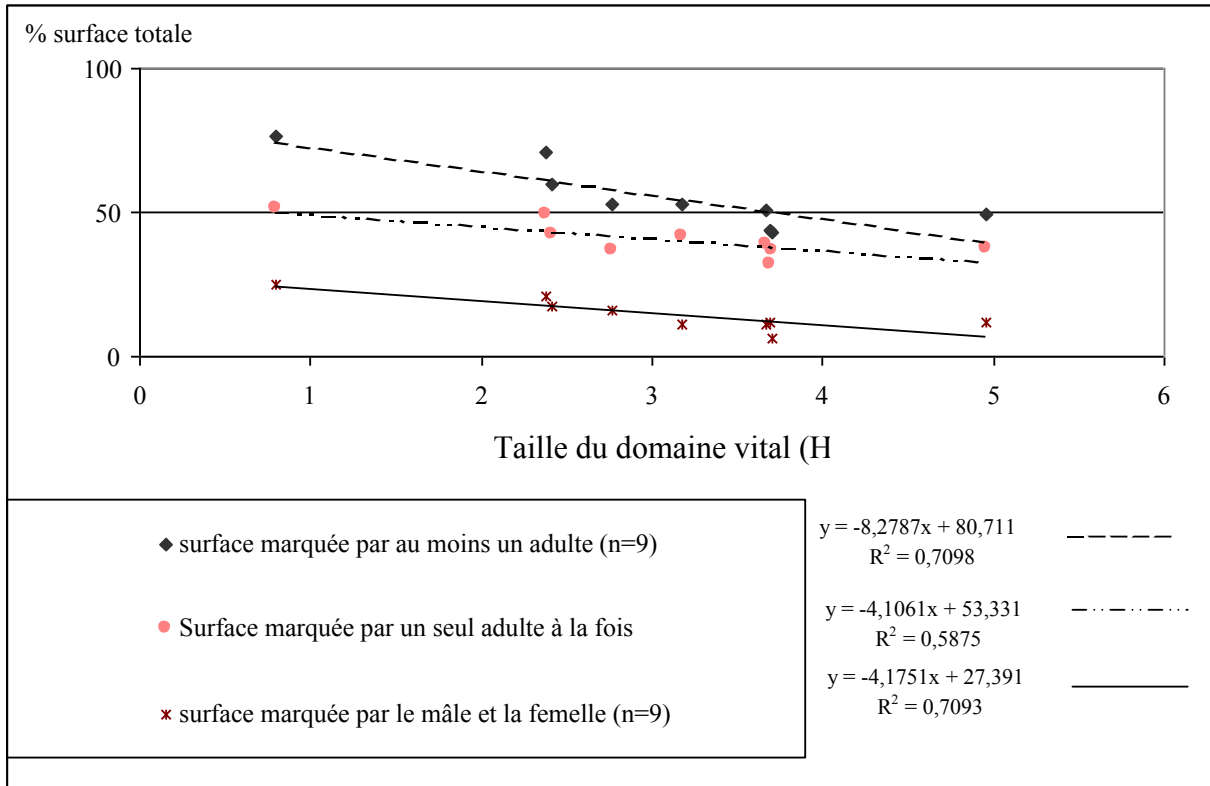


Figure 10 : Marquage de l'ensemble du domaine : évolution en fonction de la taille du domaine vital de la part (%) marquée de façon globale (mâle et/ou femelle), par un seul des deux adultes à la fois (marquage exclusif) et par les deux adultes à la fois (marquage mixte). (le groupe C/E n'est pas pris en compte)

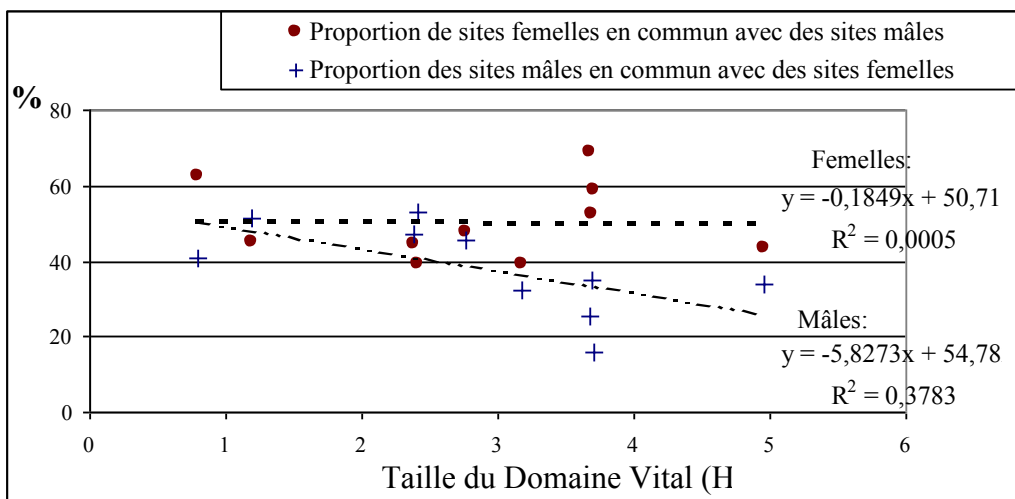


Figure 11 : part respective de la surface marquée en des sites mixtes par le mâle et par la femelle adultes.

_ Zone frontalière

Cette partie du domaine vital a particulièrement retenu notre attention pour poursuivre l'analyse de la dispersion spatiale des marques par le couple adulte. En effet, si le marquage est impliqué dans la défense territoriale -et il semble que cela soit le cas chez la marmotte alpine- une hypothèse établie par Gosling (1982) stipule que le marquage devrait être effectué là où les risques d'intrusion sont les plus grands, de façon à maximiser leurs chances d'être détectées par les intrus.

Nous nous attendons par conséquent à observer en moyenne une plus grande proportion de surface couverte par les marques à la frontière, par comparaison avec l'ensemble du territoire. Or, ce rapport est de 51.5% pour l'ensemble (valeur médiane ; tableau 8) ; il est de 62.1% s'il on restreint l'analyse à la zone frontière (tableau 10). La surface frontalière serait donc un peu plus marquée que l'ensemble du territoire, mais la variabilité est énorme d'un groupe à l'autre, ce qui amène à la prudence pour interpréter ces deux chiffres.

Tableau 10 : Part (%) de la surface de la **zone frontalière** marquée par le mâle et/ou la femelle adultes : valeurs médianes (mini-maxi)

% surface couverte par au moins un adulte	62.1%	(35.0-76.6)	n=10
% surface couverte par le mâle et la femelle adultes	12.6%	(0.8-17.1)	n=10
% surface couverte par le mâle adulte	41.9%	(30.5-59.6)	n=10
% surface couverte par la femelle adulte	34.5%	(04.9-50.0)	n=10
Proportion de sites mâles en commun avec sites femelles	33.6%	(02.6-58.3)	n=10
Proportion de sites femelles en commun avec sites mâles	44.8%	(16.7-82.1)	n=10

a) Influence de la taille du domaine vital

La figure 12 ci-après indique que la proportion de surface frontalière couverte par les marques, à l'image de l'ensemble du territoire, tend à décroître avec l'augmentation de la taille du domaine vital, même si ces deux variables sont moins bien corrélées pour la frontière ($R^2=0.25$) que pour l'ensemble du domaine. La part de frontière marquée ne varie donc pas simplement selon la taille du domaine vital, mais selon d'autres facteurs tels que la diversité des stratégies de localisation des marques selon les 3 zones (voir § 1332). Les grands domaines vitaux laisseront donc relativement plus de zones libres de marques, y compris au niveau des frontières, et ce malgré un nombre brut de sites de marquages croissant.

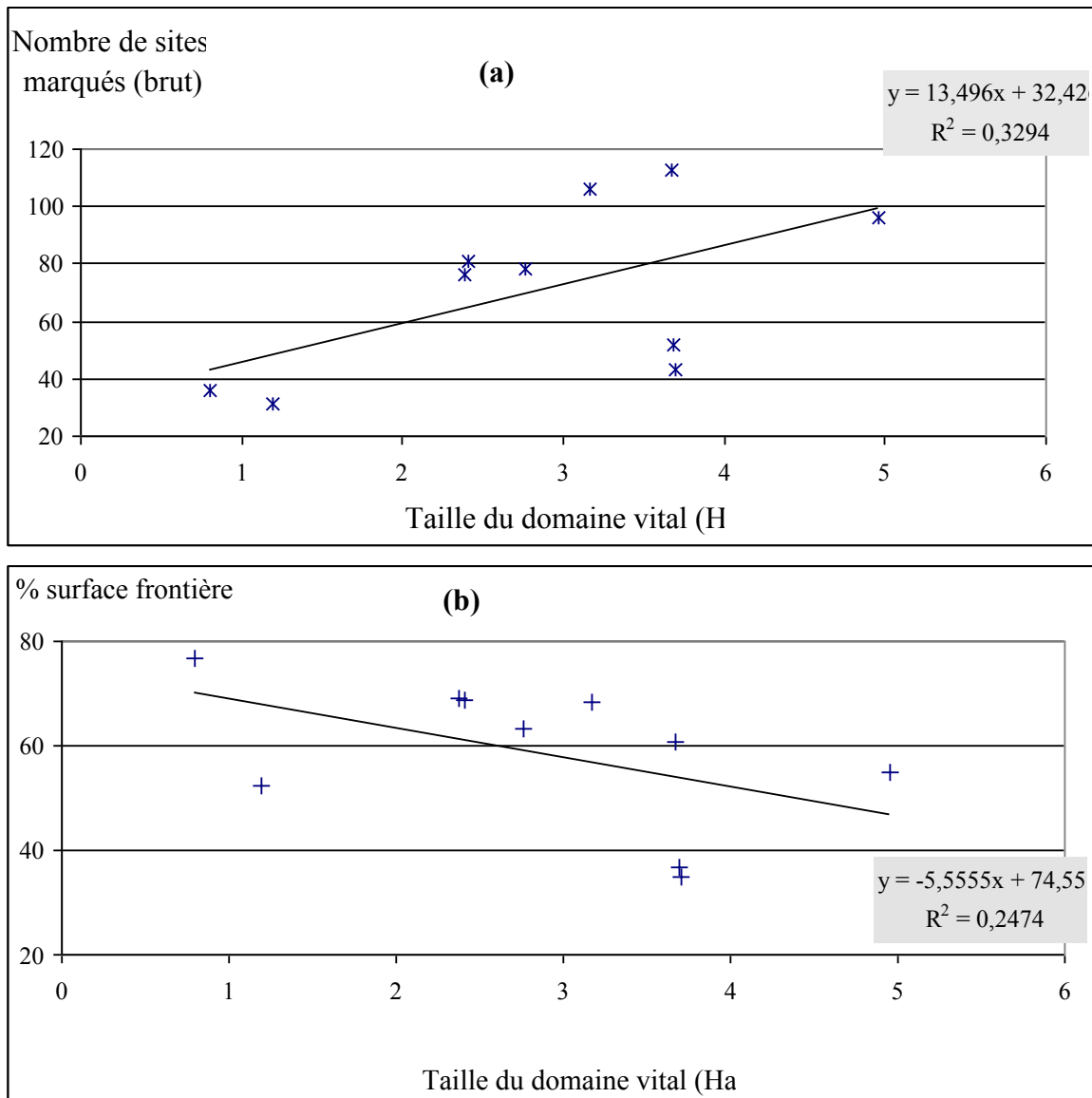


Figure 12 : Evolution de la **surface frontalière** marquée par les adultes en fonction de la taille de leur domaine vital (a) : nombre de sites bruts ; (b) : Proportion relative à la surface de la frontière

b) Quelle stratégie de surmarquage aux frontières pour le couple adulte?

Nous avons cherché à évaluer la proportion relative des sites de marquage mixtes et de marquage exclusif au niveau de la zone frontière, comme nous l'avons déjà fait pour l'ensemble du territoire. Comme indiqué respectivement dans les tableaux 8 et 10, 13.4% de la surface totale du territoire est l'objet d'un marquage mixte, et une valeur similaire est trouvée pour la frontière (12.6%, valeurs médianes). En revanche, la part de la surface totale occupée par des sites exclusifs de marquage n'est que de 38.3% pour l'ensemble du territoire, alors qu'elle s'élève à hauteur de 47.4% en zone frontalière. Les frontières apparaissent donc comme un lieu où est accentué le partage de la tâche de marquage et la partition géographique de la zone à marquer, sans que les sites mixtes en soient altérés : ceci est expliqué par une légère recrudescence du marquage observée en zone frontalière.

Concernant l'évolution de ces proportions avec la taille du domaine vital, la figure 13 illustre l'évolution de ces rapports au niveau des frontières. Il apparaît une évolution similaire à celle observée pour l'ensemble du domaine vital (figure 10) ; comme nous l'avons déjà remarqué, la surface marquée globalement par le couple adulte n'est pas maintenue à un taux constant, indépendant de la taille du domaine. Les animaux ne déploient donc pas de stratégie particulière en cette zone limitrophe, bien qu'ils tendent en moyenne à marquer plus, et de façon plus exclusive, la frontière que dans l'ensemble du territoire.

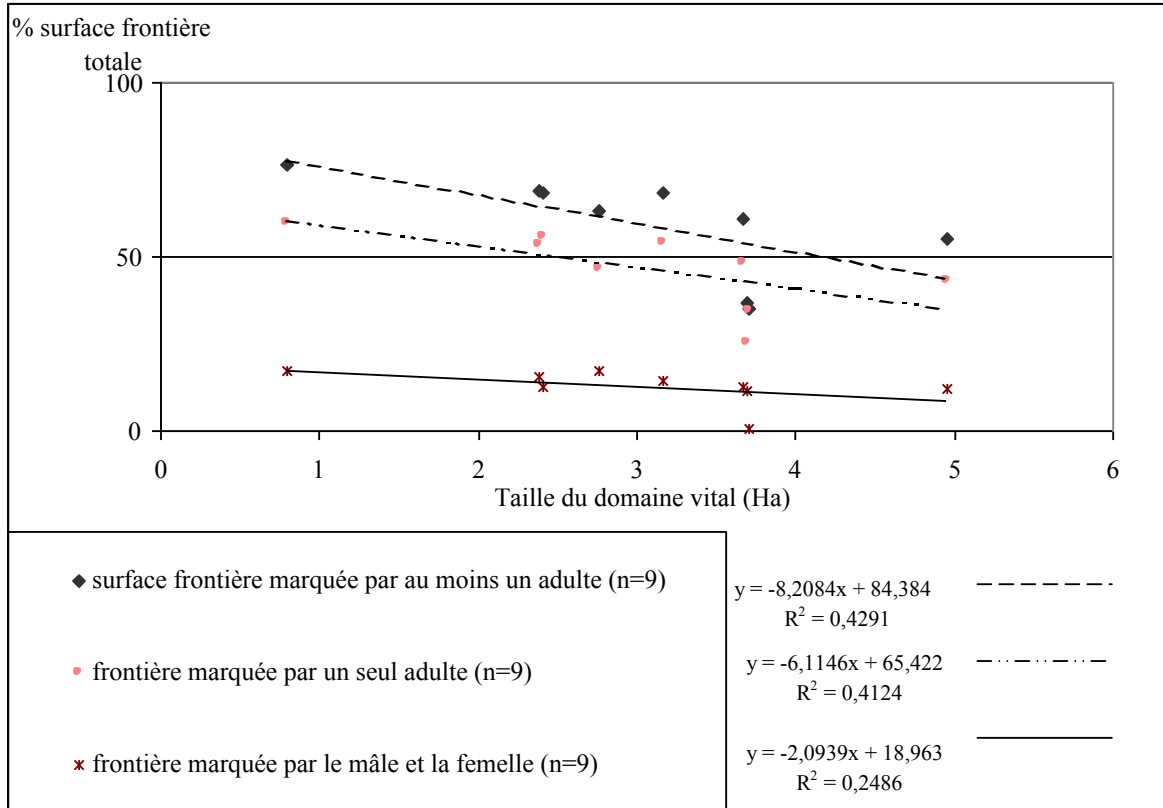


Figure 13 : Marquage aux **frontières** : évolution en fonction de la taille du domaine vital de la part (%) de surface marquée globalement, de la surface exclusive et mixte. (le groupe C/E n'est pas pris en compte)

I - 4 - Discussion

141 - LE COMPORTEMENT DE MARQUAGE

1411 - Mesures de l'activité de marquage

Dans cette étude, le taux de marquage a été calculé d'après le nombre de frottements effectués sur des substrats variés par un même animal durant une certaine période. D'autres auteurs tels que Lenti-Boero (1995) chez la marmotte alpine ou Blumstein et Henderson (1996) chez la marmotte dorée (*M. caudata aurea*), procèdent uniquement au décompte des séquences de marquage, une séquence étant définie comme un ensemble de marques effectuées de façon ininterrompue sur un même substrat. Malgré l'existence de telles successions de marquage chez la marmotte alpine, il nous semble que le nombre exact de frottements est en réalité mieux représentatif de l'intensité de l'activité spontanée, où à chaque frottement correspond une quantité de substance de marquage déposée. Il est par conséquent proportionnel de l'effort fourni à travers la quantité de dépôt. De plus, ce calcul permet d'établir des comparaisons inter-individuelles, en tenant compte des cas où la structure de la séquence de marquage serait différente d'un individu à l'autre : deux individus pourraient ainsi avoir le même nombre de séquences, sans pour autant déposer la même quantité de marques odorantes ; le premier pourrait marquer son domaine de façon très discontinue, en des séquences courtes et entrecoupées d'activités diverses (fourragement, interactions sociales, ...), alors que le deuxième effectuerait des circuits de marquage plus longs. C'est d'ailleurs pour cela que taux horaire de marquage et pourcentage de temps consacré au marquage sont deux variables parallèles.

Quant au pourcentage de temps consacré au marquage, il ne doit pas être pris comme une valeur absolue de référence, car l'ensemble de la période diurne n'a pas été couverte de façon homogène (peu d'observations entre 12h et 14h). En effet, nous avons concentré nos observations sur la période d'émergence des marmottes, depuis leur sortie matinale jusqu'à l'arrêt (ou la régression) de leurs activités sociales et territoriales ; le passage au rythme bimodal observé à partir du mois de juin (Perrin, 1993) justifie la pause de milieu de journée ; nous avons cependant procédé de la même façon pour l'ensemble des individus suivis. De nombreuses études du comportement de marquage s'adaptent également au rythme d'activité des animaux étudiés, telles que différentes espèces de marmottes (Armitage, 1974 ; Ouellet et Ferron, 1988 ; Brady, 1997), et le castor nord-américain (Müller-Schwarze *et al.*, 1983).

1412 - Les circuits de marquage

Nous avons tenté d'évaluer la durée des circuits de marquage de différentes catégories de marmottes (adultes mâles et femelles, subordonnés) par le biais de la mesure de la durée des séquences ininterrompues de marquage observées au cours des sessions d'observations ; il est apparu que les mâles adultes effectuaient des séquences médianes de 14 minutes sur une heure de suivi, alors que les femelles marquaient selon une séquence de 7 minutes et que les subordonnés n'effectuaient aucune séquence dépassant la durée d'une minute (médiane=0). Or, deux aspects liés à cette méthode conduisent à penser que la durée médiane obtenue est une sous-estimation de la véritable durée des circuits de marquage. Premièrement, le caractère aléatoire du choix des individus suivis à tour de rôle conduit régulièrement à débiter une session alors que l'animal est en train d'effectuer son circuit, ou à terminer l'observation alors que le circuit n'est pas achevé. Des observations qualitatives poursuivies au delà de ce temps indiquent régulièrement la prolongation du circuit de marquage durant plus d'une heure, si les individus n'étaient pas perturbés par un danger (prédateur) ou un dérangement touristique. La deuxième explication est une évidence : une session d'observation d'une heure peut au mieux déceler des circuits de marquage d'une durée équivalente. Au cours d'une analyse préliminaire

du marquage (Bel *et al.*, 1995), la méthode employée était basée sur des sessions d'observation par focalisation sur les animaux de 10 minutes : cette méthode, si elle est équivalente à celle utilisée dans la présente étude en ce qui concerne l'évaluation du taux de marquage (tableau 1 (Bel *et al.*, 1995, p. 2067) et tableau 4,, ne peut produire une estimation identique de la durée moyenne des séquences de marquage. Parallèlement chez la marmotte alpine, Lenti-Boero (1992) fait le constat que les séquences de marquage atteignent fréquemment 15 minutes (et "parfois au delà"), mais cette valeur est également celle de la session d'observation choisie ; la mesure réelle de la durée des circuits de marquage est là aussi sous-estimée. En examinant précisément les résultats obtenus, la durée maximale des circuits que nous avons pu enregistrer en une heure de suivi est de 50 minutes pour des mâles et des femelles adultes. Il apparaît que le choix du protocole de suivi est primordial pour approcher cette mesure, et à l'évidence, le suivi d'une heure semble plus adapté dans ce cas précis ; nous pourrions même envisager de reprendre une série d'observations basées sur la focalisation sur chaque animal pendant deux ou trois heures.

Toutefois, les différences observées selon les catégories d'individus sont vraisemblablement proportionnelles aux véritables durées de circuits de marquage, car la méthode a été appliquée rigoureusement de la même façon pour l'ensemble des individus suivis. Par conséquent, nous suspectons les mâles adultes de produire les circuits de marquage les plus longs, les femelles adultes morcelant probablement un peu plus leur activité de marquage, sans que cela remette pour autant en question l'existence de circuits de marquage dans cette catégorie d'individus. La production de circuits de marquage semble en revanche un trait caractéristique du couple adulte dominant : les individus subordonnés marquent très peu et nous supposons qu'ils produisent leurs marques dans un contexte différent de l'activité locomotrice et exploratoire.

Le marquage des adultes dominants se situe-t-il toujours dans un contexte de circuit de marquage? L'analyse de la localisation spatiale des marques a permis de constater que les terriers principaux sont toujours marqués de façon intense ; la frontière qui est une zone largement plus étendue, est également intensément marquée, parfois plus que la zone centrale. S'il est vraisemblable que les zones périphériques sont marquées principalement au cours de circuits de marquage, il n'en va pas de même pour la zone des terriers principaux, qui est supposée être la plus fréquentée par l'ensemble des individus : le marquage à cet endroit pourrait être effectué au début ou à la fin d'un circuit de marquage, ou encore de façon indéterminée, au sein de diverses activités situées aux abords des terriers (toilettage mutuel, jeux, repos...). Une situation intermédiaire pourrait exister pour la zone centrale, qui est un passage obligé pour accéder à la frontière, à ce titre marquée pendant un circuit de marquage, mais qui constitue aussi une zone principale d'affouragement (Perrin, 1993) : là, un marquage plus morcelé, en de courtes séquences de marquage, peut également se produire, entrecoupé de séquences d'affouragement. Afin de tester cette hypothèse de l'hétérogénéité du contexte de marquage selon la zone du territoire, nous pourrions évaluer la relation entre l'intensité de marquage et le temps passé dans chaque zone. Il faudrait en plus de la méthode du "Focal Animal Sampling", procéder à des scans pour noter l'emplacement des individus du territoire selon une fréquence à définir, et ainsi quantifier précisément l'utilisation de l'espace.

142 - FACTEURS DE VARIABILITE DE L'ACTIVITE DE MARQUAGE

1421 - Effet de l'âge des individus : marquage et maturité sexuelle

Nous avons dans une étude préliminaire établi un effet significatif global de l'âge des marmottes sur leur taux de marquage, lequel augmente à mesure que les marmottes vieillissent (Bel *et al.*, 1995). Nous avons alors distingué quatre classes d'âge : les marmottons (nés dans l'année du suivi), les individus de 1 an, les individus de deux ans, et les individus de trois ans et plus. Or, la marmotte atteint sa maturité sexuelle dès l'âge de deux ans (voir Perrin, 1993) ; les marmottons et les yearlings sont donc sexuellement immatures. Le marquage de ces individus a rarement été observé dans la population de la Sassièrè et reste tout à fait anecdotique. Lenti-Boero (1992) a elle aussi remarqué qu'excepté les juvéniles, les individus matures et immatures marquaient, bien qu'à des niveaux très différents. Chez la marmotte à ventre jaune des Rocheuses, le faible taux de marquage des juvéniles et yearlings a été d'abord supposé (Armitage, 1976) puis confirmé (Brady, 1997). Les jeunes marmottes dorées de l'Himalaya ont elles aussi tendance à marquer moins que leurs aînées (Blumstein et Henderson, 1996) ; cela ne semble pas être le cas de la marmotte commune, chez qui les individus de tout âge participent au marquage (Walro *et al.*, 1983). L'analyse d'une telle évolution du marquage avec l'âge est également rapportée chez les souris (Drickamer, 1995), les chevreuils (Johansson et Liberg 1996), le cerf de Virginie (Miller *et al.*, 1987) ; ces derniers auteurs précisent que la maturité physiologique et comportementale est un des facteurs déterminants de l'activité de marquage chez cette espèce. Pour le castor, cette hypothèse ne semble pas suffisante : une étude histologique des sacs à castoreum révèle en effet que la maturité des structures tissulaires est atteinte dès l'âge de 5 mois, mais le comportement de marquage n'intervient que bien plus tard (Walro et Svendsen, 1982). Quelquefois également, la maturité sexuelle n'est pas requise pour la fonctionnalité de certaines glandes : Ordinola *et al.* (1997) le constatent pour la glande inguinale de lapins immatures, même s'ils possèdent une faible activité de marquage. Il s'agit donc en réalité de distinguer la capacité à marquer de l'activité réelle de marquage.

Chez les marmottes arctiques *Marmota. broweri*, toutefois, l'histologie des glandes faciales indique la présence de structures glandulaires déjà en place au stade juvénile, mais visiblement dépourvues d'activité (Rausch et Bridgens, 1989) ; l'apparition de gouttelettes de sécrétion dans les canaux glandulaires est très progressive, et selon les auteurs la glande n'atteint ses capacités complètes qu'à l'âge de deux ans. Le cas de la marmotte alpine, s'il est similaire au cas précédent, permettrait d'interpréter l'absence de marquage par les immatures sexuels comme une immaturité fonctionnelle de la glande de marquage. Nos observations sur des animaux anesthésiés tendent à confirmer cette hypothèse, car la zone temporale des marmottons et des yearlings (au moins dans la première moitié de la saison active) ne semble pas sécréter de substance de marquage, par rapport aux individus âgés de deux ans et plus.

En revanche, une inaptitude neuromotrice des jeunes à fournir un mouvement de marquage jugal semble exclue, étant donné que de rares observations ont tout de même permis d'observer l'apparition d'un tel mouvement chez des marmottons peu après leur émergence du terrier natal (2 mois, Graziani, comm. Pers. ; 4 mois, Koenig, 1957).

1422 - Effet du statut social

Dans cette étude, l'activité de marquage est apparue varier de manière importante parmi les individus matures sexuellement (2 ans et plus) : les individus dominants marquaient beaucoup plus que leurs subordonnés (cette hiérarchie étant déduite de l'analyse des interactions sociales au sein du groupe familial). De plus, l'effet du statut social reste significatif en dépit de la diminution générale du taux de marquage observée au cours de la saison d'activité. Ce phénomène est particulièrement bien illustré par la situation d'une femelle (n°1C-D741), qui dans son groupe natal passe du statut de subordonnée (à l'âge de trois ans) présentant un taux de marquage quasi nul, à la dominance du groupe au printemps suivant : son taux de marquage dépasse alors même celui du mâle adulte de son groupe. L'âge ne semble pas influencer le niveau de marquage à partir du moment où les individus ont atteint leur maturité sexuelle (même si le dominant est fréquemment le plus âgé relativement aux autres membres du groupe).

De nombreuses espèces sont connues pour avoir un taux de marquage témoignant du rang social des individus ; la différence de marquage entre dominants et subordonnés est souvent constatée dans un seul des sexes : chez les mâles (le cerf élaphe (Bowyer et Kitchen, 1987), le cerf de Virginie (Miller *et al.*, 1987), le chevreuil (Johansson et Liberg, 1996) la vigogne (Franklin, 1980), la souris (Desjardins *et al.*, 1973 ; Drickamer, 1995)), ou chez les femelles (la marmotte à ventre jaune (Brady, 1997) ; la martre *Martes martes* (deMonte et Roeder ; 1993)). Quelquefois, il s'agit d'une prépondérance générale liée à la dominance, lorsque le comportement de marquage existe dans les deux sexes (marmotte alpine (Lenti-Boero, 1995) ; marmotte dorée (Blumstein et Henderdson, 1996) ; capybara (Herrera et MacDonald, 1994)). Aucune corrélation n'existe en revanche chez la marmotte commune entre taux de marquage et statut social (Hébert et Prescott, 1983) ; il apparaît toutefois que ces individus captifs se comportent différemment en termes de surmarquage : les subordonnés surmarquent plus souvent les marques de dominants que l'inverse. Ce résultat ne nous paraît pas refléter la situation de marmottes alpines en milieu naturel : si c'était le cas, un surmarquage très important des subordonnés serait attendu du fait du grand nombre de marques déposées par les dominants.

Le marquage pourrait être très intense au moment de l'établissement de relations hiérarchiques, comme cela a été observé expérimentalement chez les mâles de genette *Genetta genetta* (Roeder, 1978). Cela expliquerait la recrudescence très ponctuelle du taux de marquage d'un individu s'installant à la dominance d'un groupe.

Le faible niveau de marquage des marmottes subordonnées pourrait être influencé par le taux élevé de marquage des dominants, agissant comme un inhibiteur physiologique (comme chez la souris, Novotny *et al.*, 1990). Une deuxième hypothèse est que les subordonnés sont simplement dissuadés par la réaction agressive des dominants détectant 'trop' de marques leur appartenant dans le domaine vital (Gosling, 1982 ; Hurst, 1990a). Dans notre étude, la première hypothèse pourrait être corroborée par le constat suivant : alors que les dominants diminuent significativement leur marquage au cours de la saison, le taux de marquage des juvéniles stagne, et tend même à augmenter chez certains individus (voir Annexe 1) ; la même évolution a été enregistrée chez la marmotte dorée (Blumstein et Henderson, 1996). Ce phénomène correspond à une levée d'inhibition. En ce qui concerne la deuxième hypothèse, nous n'avons pas mesuré la réaction des dominants face à une marque d'un subordonné du groupe ; il serait intéressant de le faire en procédant à des tests olfactifs similaires à ceux présentés dans le chapitre III. Stralendorff (1987) rapporte le cas de tupaïas qui ont régressé d'un statut dominant à subordonné : parallèlement, leur taux de marquage a chuté brutalement. Le taux de marquage apparaît donc réversible, conditionné par le statut. Nous n'avons pas eu l'occasion de le tester chez la marmotte, étant donné que les dominants

destitués ne restent pas dans leur groupe, mais en sont chassés. Nous avons observé quelques individus erratiques à la suite d'une telle exclusion : leur activité de marquage apparaît très faible.

1423 - L'effet du sexe des individus

Contrairement aux observations de Koenig (1957), qui avait observé une prépondérance générale des mâles dans le marquage, nous n'avons pas mis en évidence une telle asymétrie entre mâles et femelles, chez les dominants comme chez les subordonnés. Cela confirme les travaux de Lenti-Boero (1995) et une étude préliminaire (Bel *et al.*, 1995). Lenti-Boero observe toutefois une supériorité significative des mâles au mois de juillet, que nous ne retrouvons pas (§1322(a)). Chez les individus dominants, en analysant la situation au sein de chaque couple, d'après le taux horaire individuel global calculé sur l'ensemble de la période d'observation (mai à juillet), nous constatons cependant une légère supériorité du niveau de marquage du mâle sur la femelle, dans 8 couples sur 10 (figure 3). Cette tendance provient vraisemblablement du mois de juin, au cours duquel les mâles apparaissent beaucoup plus sensibles que les femelles adultes à la taille de leur territoire (figure 5a), ce qui n'est plus le cas en juillet (figure 5b). En comparant ces deux figures, il apparaît que les femelles adultes ne modifient pas leur sensibilité vis-à-vis de la taille du territoire entre les mois de juin et de juillet ($R^2=0.66$ et $R^2=0.72$ respectivement) ; il n'en va pas de même pour les mâles, dont l'activité de marquage indique une variabilité élevée, très bien expliquée par les variations de taille du territoire en juin ($R^2=0.96$) et très peu en juillet ($R^2=0.10$). Cette différence ne peut être mise sur le compte d'un échantillonnage hétérogène, car le protocole d'observation est le même pour les mâles et les femelles ; il est vrai que la taille de notre échantillon est limitée (8 mâles et 8 femelles différentes), et donc beaucoup plus sensible à des comportements marginaux. A ce titre, c'est surtout le cas du mâle du groupe J qui semble responsable de la mauvaise corrélation observée chez les mâles en juillet (figure 5b).

1424 - L'ancienneté à la tête du groupe familial

Nous avons constaté un marquage élevé des individus dominants qui répartissent leurs marques dans l'ensemble de leur domaine vital. Or, du fait d'une certaine rémanence des marques odorantes une fois déposées, le marquage régulier des dominants en place sert probablement au renforcement de l'environnement odorant par un renouvellement des marques (Leroy, 1986). Il n'en va pas de même pour un animal tout juste arrivé à la dominance d'un groupe familial : qu'il provienne de ce même groupe (en tant que subordonné) ou qu'il soit dispersant, il doit faire face à un domaine vital non encore imprégné –ou trop faiblement- de ses propres marques. Il est donc raisonnable de penser que pour pallier ce déficit, l'animal déploie une intense activité de marquage, ceci au moins dans les premiers jours de son installation. C'est ce qu'observent Heth et Todrank (1997) chez le rat -taupe, Smith *et al.* (1989) chez le tigre, et même Lenti-Boero (1995) chez la marmotte alpine. Nos observations qualitatives confirment cette tendance : l'arrivée de mâles comme de femelles à la dominance des groupes s'accompagne toujours d'une activité de marquage frénétique, et également de démonstration visuelle évidente, quelquefois d'agressivité, envers les autres membres du groupe. Toutefois, nos données ne sont pas suffisantes pour mettre en valeur un tel phénomène (une seule succession a été suivie au cours d'une même saison d'activité, dans le groupe N), et bien que nous ayons connaissance de l'ancienneté de chaque dominant dans les groupes que nous avons suivis, la considération du taux de marquage par mois d'activité peut masquer, en le diluant, un phénomène vraisemblablement ponctuel. D'autre part, à la sortie d'hibernation, que les individus soient anciens ou arrivés l'automne précédent, il est probable que le domaine soit lessivé de toute marque antérieure (enneigement, sol détrempé à la fonte des neiges, marques anciennes) ; à cette période, il est

possible que le niveau de marquage représente une activité d'établissement et non de simple renouvellement de l'environnement odorant.

1425 - L'avancée dans la saison d'activité

Depuis la sortie d'hibernation jusqu'à la fin de la saison d'activité, nous avons mis en évidence la tendance significative globale d'une diminution de l'activité de marquage jugal chez tous les individus, mâles et femelles, résidant dans leurs territoires (Bel *et al.*, 1995). Plus précisément, il existe un net décrochement du taux de marquage entre les mois de juin et de juillet, puis une nouvelle chute de marquage entre juillet et Septembre ; l'entrée en hibernation est située aux alentours de mi-octobre pour la population du vallon de la Sassièrre. Nous manquons de données pour les deux semaines suivant la sortie d'hibernation, soit les 15 derniers jours d'avril, du aux contraintes de terrain : en effet, il nous est nécessaire de renouveler un effort de capture systématique dès la sortie d'hibernation, afin de rétablir le marquage visuel nécessaire à l'identification individuelle des marmottes qui seront ensuite observées. Cette session de capture est également particulièrement importante pour faire un état des lieux des groupes familiaux, pour en recenser les membres et évaluer la mortalité hivernale. En revanche, de nombreuses observations suggèrent que l'activité de marquage est au moins équivalente à celle du mois de mai, en ce qui concerne les individus adultes reproducteurs. La diminution de l'intensité de marquage est observée chez les mâles comme chez les femelles, et est surtout marquée chez le couple adulte reproducteur. Une telle périodicité de l'activité de marquage a déjà été rapportée par Barash (1989) qui note chez *Marmota olympus* une chute particulière du marquage des mâles et femelles entre juin et août. Lenti-Boero (1995) a constaté une diminution du taux de marquage chez les marmottes alpines mâles entre les mois de juin et de septembre, sans pour autant de noter de diminution généralisée à l'ensemble des individus.

_ Diminution générale de l'activité

La chute du taux de marquage pourrait être liée au déclin général de l'ensemble des activités de nature sociale, agonistique ou non, observé chez la marmotte alpine comme chez de nombreux écureuils terrestres (voir Perrin *et al.*, 1993b). Parallèlement, les activités d'affouragement augmentent pour culminer au mois d'août, puis chuter jusqu'à l'entrée en hibernation (Perrin *et al.*, 1993a). Le déclin de l'activité de marquage au mois de septembre pourrait aller de pair avec la nécessité croissante de diminuer le coût énergétique de diverses activités en vue de la préparation de l'hibernation à venir (Perrin *et al.*, 1993a ; 1993b). Cependant, ceci n'explique pas la régression constatée à partir de juillet.

_ Contrôle endocrinien

L'intensité de marquage apparaît corrélée à la période de reproduction, laquelle débute dès la fin de l'hibernation, jusqu'à la première sortie des jeunes de l'année, correspondant à leur sevrage. Koenig (1957) avait déjà observé une telle tendance chez les marmottes alpines. Une telle corrélation entre période de forte activité sexuelle, reproductrice et taux de marquage élevé est couramment rencontrée, et est particulièrement mise en évidence chez les espèces dont la reproduction a un caractère saisonnier. C'est le cas des marmottes communes (Hébert et Prescott, 1983), des marmottes à ventre jaune (Brady, 1997), des mâles du cerf à queue noire *Odocoileus hemionus columbianus* (Müller-Schwarze, 1971), des mâles du chevreuil *Capreolus capreolus* (Johansson et Liberg, 1996), du furet *Mustela furo* (Clapperton, 1989), des chats mâles (Feldman, 1994).

Chez les mâles, de nombreux travaux ont permis de relier l'activité de marquage à l'état hormonal, et particulièrement le taux de testostérone sanguin de l'individu marqueur (voir Halpin, 1985 ; Miller *et al.*, 1987 ; Gonzalez-Mariscal *et al.*, 1992 ; Stoddart, 1994),

suggérant une stimulation endocrinienne directe. D'autres travaux ont permis d'évaluer l'influence du niveau hormonal sur l'activation glandulaire sécrétrice : Herrera (1992, *in* Herrera et McDonald, 1994) a montré une corrélation positive entre la taille des testicules et la taille de la glande de marquage (museau) chez les mâles de capybaras *Hydrochaeris hydrochaeris*. Chez plusieurs marmottes néarctiques, Rausch et Bridgens (1989) ont mis en évidence l'effet activateur des hormones sexuelles sur l'activité sécrétrice des deux glandes faciales. Ordinola *et al.* (1997), cependant, observent chez des lapins immatures le développement et la fonctionnalité de certaines glandes, qui ne semblent donc pas gouvernées par le taux d'hormones sexuelles ; Gonzalez-Mariscal *et al.* (1992) ont auparavant démontré qu'un taux très faible d'hormones sexuelles, présent chez les femelles dès le stade sub-adulte, suffisait à induire le comportement de marquage, ce qui expliquait l'apparition précoce de ce comportement, avant même l'apparition du comportement sexuel des femelles.

L'activité de marquage des mâles peut également être stimulée, indirectement, en réponse à la détection de marques déposées par des conspécifiques possédant un taux de testostérone élevé (*Tupaia belangeri*, Stralendorff, 1986). Cette communication intra-sexuelle pourrait exister chez la marmotte, étant donné que les mâles territoriaux voisins possèdent des zones communes de marquage, où ils peuvent éventuellement échanger des signaux en relation avec leur condition hormonale, ce qui peut avoir comme effet de stimuler leur activité de marquage immédiate (en bordure de territoire) ou même différée (extension de l'activité de marquage à l'ensemble du territoire).

D'autre part, la stimulation du marquage des mâles peut être observée en réponse à des marques provenant de femelles réceptives sexuellement : chez le hutia *Geocapromys ingrahami* (Howe, 1974), le lapin (Soares et Diamond, 1982), la souris (Wolff et Powell, 1984) ou le tigre *Panthera tigris* (Smith *et al.*, 1989) ; les auteurs concluent généralement à une forme d'avertissement sexuel destiné aux mâles et présent dans les marques de femelles en œstrus. Une telle stimulation n'a pu être constatée dans notre étude, étant donné que la période de réceptivité sexuelle des femelles est très brève (une journée selon Müller-Using, 1957) et se produit peu après la sortie d'hibernation (Couturier, 1964 *in* Perrin, 1993). En outre, de la diminution lente du taux de marquage des mâles, nous pouvons conclure que celui-ci ne constitue pas uniquement une réponse à l'avertissement sexuel des femelles, auquel cas la réponse devrait diminuer aussitôt qu'ait cessé la période de réceptivité sexuelle.

Les marmottes alpines mâles, tout comme les mâles de marmotte commune (Bronson, 1964), subissent une chute de leur niveau de testostérone à partir de juillet jusqu'au mois de septembre, chute particulièrement sensible chez les adultes (Saboureau et Lacroix, 1995). Il y aurait donc bien une influence hormonale directe sur le niveau de marquage des mâles. S'il est admis chez les mâles que le niveau d'androgènes agit comme un régulateur du comportement de marquage, la situation des femelles chez qui on observe une activité de marquage est quelque peu différente. En effet, l'influence hormonale existe de façon marquée et cyclique à travers l'alternance de période d'œstrus, de pré-œstrus (période précédant la réceptivité sexuelle) et de di-œstrus (non réceptivité sexuelle). Là encore, chez certaines espèces, la périodicité de marquage est en relation avec le niveau des hormones stéroïdiennes ovariennes (*Oryctolagus cuniculus*, Gonzalez-Mariscal *et al.*, 1992).

Il semble toutefois y avoir une certaine hétérogénéité des résultats selon l'espèce considérée. Il a été montré chez plusieurs espèces une relation entre le taux de marquage des femelles et différentes phases du cycle de reproduction. Ainsi, chez la souris domestique (Wolff et Powell, 1984 ; Hurst, 1990a ; Drickamer, 1995) et le lapin (Soares et Diamond, 1982 ; Hudson *et al.*, 1990), le marquage est maximal au moment de l'œstrus ; il est en revanche maximal en pré-œstrus (et considéré comme annonciateur de l'œstrus) chez le prosimien *Galago crassicaudatus* (Clark, 1982a) ou le tigre (Smith *et al.*, 1989). Le marquage peut aussi fluctuer en fonction de l'accouplement (inhibition du marquage dans les deux sexes

chez le lapin, Gonzalez-Mariscal *et al.*, 1997), de la gestation (augmentation du marquage, Halpin, 1985 ; Drickamer, 1995), ou encore de la construction du nid (gerbille de Mongolie, Wallace *et al.*, 1973). Selon les espèces, l'activité de marquage serait soit stimulée par la progestérone (exemples précédents), soit inhibée (Soares et Diamond, 1982 ; Hudson *et al.*, 1990). La prolactine est aussi supposée activer le marquage (Halpin, 1985 ; Wallace *et al.*, 1973 ; Drickamer, 1995).

Chez la marmotte alpine, le sevrage des jeunes coïncide avec une chute de l'activité de marquage dans les deux sexes. Cependant, la reproduction annuelle non systématique dans les groupes familiaux nous a permis de conclure à l'absence d'effet significatif des hormones ovariennes par comparaison entre les femelles s'étant reproduit avec succès de celles qui n'ont pas tenté ou réussi à se reproduire, et ce pour les trois mois testés : mai (gestation), juin (lactation) et juillet (sevrage). L'absence d'un tel effet pourrait être causée par une mauvaise évaluation de la qualité reproductrice des adultes dans les différents groupes : l'attribution du statut 'reproducteur' à un adulte donné repose en effet sur l'observation d'une portée à l'émergence dans son groupe, ce qui peut minimiser le nombre réel de couples ayant tenté de se reproduire. Pour améliorer cette analyse, nous pourrions tenir compte de l'observation des tétines des femelles allaitantes, ainsi que de l'évaluation de l'état hormonal. Nos résultats proviennent, il est vrai, d'un échantillonnage limité à 10 couples, mais confortent ceux de Lenti-Boero (1995), qui suggère une influence mineure des hormones ovariennes, ou en tout cas masquée par l'existence d'autres facteurs prépondérants sur le taux de marquage.

Dans le cas de la marmotte, la situation du marquage jugal n'est toutefois pas assimilable à un comportement exclusivement produit durant la période d'activité sexuelle, et bien que réduite, l'activité de marquage reste non nulle durant tout le reste de l'année, jusqu'à l'entrée en hibernation. Par conséquent l'influence endocrinienne ne peut suffire pour influencer l'occurrence d'un tel comportement. Cela ne remet pas en cause la présence dans les marques jugales d'informations propres à la condition reproductrice des individus pendant la courte période de réceptivité sexuelle, mais il est difficile de le mettre en évidence à travers l'observation d'animaux dans leur milieu naturel.

_ Facteur social: le risque d'intrusion

Lorsque le marquage possède un caractère saisonnier, sans que sa périodicité corresponde exactement à la période de reproduction, il est possible de rechercher l'influence d'un autre facteur, affectant de façon saisonnière l'activité de marquage. Les travaux effectués sur le castor nord-américain *Castor canadensis* et le castor eurasiatique *C. fiber*, ont permis d'établir une corrélation positive entre le taux de marquage et la période de dispersion natale, laquelle est concentrée au mois de mai (Molini *et al.*, 1980 in Rosell *et al.*, 1998), alors qu'une mauvaise relation existe avec la période de reproduction (Butler et Butler, 1979 ; Rosell et Nolet, 1997 ; Rosell *et al.*, 1998). Chez ces espèces pourvues d'un système territorial, les risques d'intrusion sont liés essentiellement à la présence d'individus erratiques, en transit ou en dispersion (Arnold, 1990a) ; le caractère saisonnier de la dispersion aboutit à une menace d'intrusion inégalement répartie dans le temps. Chez le ragondin *Myocastor coypu*, le marquage odorant possède une période également parallèle à celle du nombre de compétiteurs potentiels (Gosling et Wright, 1994). La période la plus propice à la dispersion chez la marmotte à ventre jaune est observée en juin et juillet (Salsbury et Armitage, 1994a) ; cette période est également l'occasion pour les mâles territoriaux d'avoir une activité maximale de défense de leurs femelles (Salsbury et Armitage, 1995).

La dispersion natale de la marmotte alpine semble culminer en tout début de saison pour les individus subordonnés âgés de trois ans ; les marmottes de deux ans, moins sujettes à la dispersion, se dispersent plus régulièrement sur la saison active (Magnolon, comm. pers.) ;

il est donc possible que le pic de dispersion des trois ans soit perçu par les résidents comme une menace importante d'intrusion ; le fait d'observer un marquage d'autant plus élevé que le risque d'intrusion est grand confère d'ailleurs au marquage une fonction de défense territoriale (voir Discussion Générale, §311). D'autre part, le risque d'être remplacé à la dominance d'un groupe ne dépend pas que du moment précis où les subordonnés quittent leur territoire natal. En effet, des observations parallèles semblent indiquer que chez les individus dispersés, la période transitoire peut se prolonger pendant toute la saison d'activité, et même au delà.

— L'hibernation et l'enneigement

Sur des territoires enneigés ou gelés, il est en général impossible d'effectuer un marquage odorant traditionnel ; c'est devant cette observation que Hodgdon (1978, *in* Rosell *et al.*, 1998) propose une hypothèse alternative pour expliquer la recrudescence du marquage au sortir de l'hiver chez le castor. La prise en glace des sites de marquage serait, selon l'auteur, responsable d'un 'effet-retard' qui trouverait une compensation dans un marquage intensif au moment de la déprise des glaces, puis se rétablirait par la suite à un niveau de maintenance.

Cette hypothèse est intéressante dans la situation de la marmotte alpine, dont on sait qu'elle déserte la surface terrestre durant six mois entiers pour hiberner pendant l'hiver, période durant laquelle une importante couche neigeuse couvre généralement la totalité des territoires. L'absence prolongée d'un renforcement des marques, allant de pair avec une dégradation probable des marques effectuées avant l'hiver (encore accentuée par l'eau qui ruisselle lors de la fonte des neiges) peut aboutir, à la sortie d'hibernation, à un territoire dont la surface est totalement dépourvue d'empreintes olfactives. Nous suggérons que la marmotte alpine développe particulièrement son activité de marquage en tout début de saison de manière à rétablir cette empreinte sur l'ensemble de son domaine. Cette explication, tout comme le lien avec la dispersion, se base sur la nécessité pour les marmottes de marquer plus intensément en certaines périodes ; elle n'est pas incompatible avec l'influence de l'état hormonal.

143 - STRATEGIES DE MARQUAGE : POUR UN INVESTISSEMENT OPTIMAL?

1431 - Le marquage jugal est une activité coûteuse

Les marques odorantes permettant une signalétique chimique sont déposées dans le milieu, souvent au prix d'une dépense de temps et d'énergie importantes (Gosling et Wright, 1994). Le marquage jugal de la marmotte alpine, du moins pour les adultes, semble répondre à cette définition. En effet, le temps consacré exclusivement à cette activité est en moyenne de 28% du temps d'observation chez les mâles adultes et de 17.4% pour les femelles (d'après la figure 2). Il est vrai que nous avons choisi de travailler pendant les heures d'activité des marmottes en nous adaptant à leurs périodes émergées uniquement ; toutefois, il est possible d'avoir échantillonné une activité de marquage moyenne, compte-tenu des longues périodes d'observation pendant lesquelles les marmottes s'alimentent.

Si nous évaluons la situation en début de saison active, l'investissement dans l'activité de marquage est à son niveau maximal : les marmottes sortent de six mois de jeûne absolu où les adultes ont perdu environ un tiers de leur masse (Cochet, 1996) ; ceux-ci sont en pleine activité reproductrice et leur période quotidienne émergée est encore limitée. C'est là que leur taux de marquage horaire est maximal (comme l'est probablement aussi le temps consacré au marquage, qui peut cette fois dépasser la valeur calculée ci-dessus).

Le budget énergétique consacré au marquage n'a pas été évalué selon la quantité estimée de sécrétion glandulaire (voir §232), produite lors de chaque frottement, mais le coût physiologique de production d'une marque ne doit pas être négligé dans l'évaluation de l'investissement dans le marquage. Gorman (1990) a fait un tel calcul pour les hyènes brunes

Hyaena brunnea, et a estimé que les marques produites par un individu en un an représentait l'équivalent de 40% de sa masse corporelle! Le rat-taupe *Spalax ehrenbergi* marque son territoire à l'urine ; il s'avère que ce mode de marquage est coûteux et doit être utilisé avec parcimonie, du fait de l'adaptation de l'espèce à un milieu semi-aride (Heth et Todrank, 1997) ; le marquage à l'urine est d'ailleurs beaucoup plus utilisé chez une espèce voisine, inféodée aux milieux tempérés. Les auteurs constatent en outre que les individus utilisent une autre forme de signalement territorial : les vibrations produites par des coups de tête répétés contre la paroi.

Chez la marmotte alpine, les marques jugales semblent constituer une ressource également limitée, au vu du temps consacré au marquage, lequel doit en conséquence être effectué de façon stratégique (Gorman, 1990), et son niveau ajusté en fonction des besoins. L'examen des variations du marquage, de son intensité ou de sa distribution spatiale, en relation avec certains paramètres mesurables, nous permettent de rechercher les situations les plus exigeantes en matière de marquage (et d'en déduire les fonctions principales), et témoignent de l'optimisation du système de marquage.

1432- Répartition de l'activité de marquage au sein du groupe familial

Le genre *Marmota* regroupe des espèces dont la socialité se situe entre l'espèce solitaire (*Marmota monax*) et l'espèce socialement monogame établie en groupes familiaux permanents, : la marmotte alpine se situe à ce plus haut niveau de socialité (Michener, 1983 ; Giboulet *et al.* 1997a ; voir Perrin, 1993). La dominance est très bien définie à l'intérieur des groupes, d'après l'observation de l'asymétrie existant dans les nombreuses interactions sociales entre les membres du groupe (Perrin, 1993). Le marquage jugal en est le reflet.

— Adultes mâles et femelles: stratégies individuelle ou de couple?

Nous avons vu que le niveau de marquage des mâles et des femelles adultes était élevé et trouvé équivalent au cours des trois mois étudiés. Cependant, une asymétrie croissante est observée au profit des mâles à mesure que la taille du domaine vital occupé augmente, surtout pour le mois de juin. Ce sont donc surtout les mâles adultes qui prennent en charge le coût que représente une extension du territoire, pendant cette période. Il est possible que les femelles n'aient pas la capacité d'investir plus qu'elles ne le font déjà dans les petits territoires, et que l'activité des mâles doive compenser cet investissement limité des femelles d'autant plus que le territoire est grand. Cette hypothèse de complémentarité suppose au préalable la capacité de chacun des deux partenaires à évaluer le niveau d'activité du conjoint pour marquer en conséquence, selon les besoins (assimilés à la taille du domaine vital). Nous supposons que les individus sont capables de détecter la quantité de marques déposée par le congénère et d'agir en conséquence. Le taux de marquage du couple calculé en fonction de la taille du domaine vital indique ainsi une sensibilité globale similaire entre les mois de juin et de juillet (deux droites de régression de pente équivalente), en dépit de la diminution générale de l'activité de marquage entre ces deux mois.

Cette complémentarité du mâle et de la femelle adultes peut également être déduite de l'analyse du taux de recouvrement spatial (§1333). Sur l'ensemble des sites marqués par l'un des deux partenaires -ce qui représente environ la moitié de la surface du domaine-, les 3/4 le sont de façon exclusive (valeur médiane calculée sur l'ensemble des groupes). Ce résultat pourrait exprimer une motivation des deux individus à étaler leurs marques sur le plus grand espace possible ; le 1/4 restant comprend les terriers principaux bien sûr, mais aussi les terriers secondaires de même que les principales aspérités topographiques du domaine (rochers proéminents).

– *Effet du nombre de membres sur le niveau individuel de marquage*

Nous avons observé un taux de marquage des adultes dominants apparemment indépendant du nombre de subordonnés matures dans le groupe ; ces résultats confirment les travaux de Lenti-Boero (1995). Le même phénomène est observé chez le castor eurasiatique (Rosell et Nolet, 1997). L'hypothèse d'une compensation due à un effectif important du groupe -par distribution de la tâche- ne peut donc être retenue. Certes, il aurait été utile de calculer une régression multiple du taux horaire de marquage sur la taille du domaine et le nombre de subordonnés ; malheureusement nous ne disposons pas d'un échantillon suffisamment grand (10 couples d'adultes dominants) pour effectuer ce genre de traitement. Ce résultat est expliqué par le faible niveau général de marquage des subordonnés, et il ne remet pas en question le coût significatif du marquage pour les adultes.

1433 - Corrélation entre taux de marquage et taille du territoire

Dans son étude sur la population de marmottes analysée ici, Perrin (1993) constate une variabilité importante de la dimensions des domaines vitaux d'un territoire à l'autre ; nos observations sur un plus grand nombre de groupes confirment ses résultats (de 0.8 ha pour le groupe D à 4.96 ha pour le groupe J).

Or, lorsqu'un territoire est maintenu de façon permanente, comme c'est le cas ici, ses dimensions doivent constituer un compromis entre la disponibilité des ressources présentes qui doit suffire à assurer la survie des membres du groupe, et la capacité défensive de ce territoire par ses propriétaires. Un indice de cette capacité est calculé par Mitani et Rodman (1979, *in* Lawes et Henzi, 1995) : la capacité à défendre un territoire est proportionnelle à la distance qui peut être parcourue en un jour par les individus, et inversement proportionnelle à la surface défendue.

Si la capacité défensive est considérée comme une simple fonction de la capacité des individus à s'investir dans le marquage, et si nous partons du principe que tous les individus territoriaux ont sensiblement la même aptitude à se déplacer, nous observons chez les adultes dominants une réduction de cette capacité à mesure que le territoire augmente, ce qui est conforme au modèle théorique ci-dessus (et ce malgré un investissement accru dans cette activité ; voir figure 9b).

Chez *Proteles cristatus* (Richardson, 1991), le pourcentage de sites marqués diminue également avec l'extension des territoires, mais l'auteur observe une asymptote horizontale témoignant d'une densité minimale nécessaire pour que le marquage reste efficace dans la maintenance territoriale. Nous n'observons pas chez la marmotte un tel seuil liminaire, peut-être à cause de la petite taille de notre échantillon; ceci suggère tout de même qu'elles pourraient encore avoir un territoire plus vaste que le plus grand observé dans nos groupes (4.96 ha) sans remettre en cause l'efficacité de leur marquage dans la défense territoriale. Il semblerait que dans une population de marmottes alpines voisine, située à une altitude semblable, les domaines vitaux puissent atteindre des dimensions encore supérieures (Semenov, comm. pers.).

Les dimensions des territoires au sein d'une même espèce peuvent varier :

1)- en augmentant avec le nombre d'individus présents dans le groupe, s'il s'agit d'une espèce sociale (Armitage, 1974 ; Hockey et Boobyer, 1994 ; Herrera et MacDonald, 1994).

Nos résultats ne sont certes pas suffisants pour établir de tendance générale, mais nous avons indirectement constaté une possible corrélation positive entre le nombre de subordonnés de deux ans et la taille du territoire dans lequel ils évoluent (figure 7). En outre, la réduction de territoire du groupe B (un tiers) ne peut s'expliquer que par une réduction radicale de l'effectif du groupe (d'un total de 12 en 1995 à 2 en 1996!) ;

2)- selon la condition physique des individus territoriaux à qui revient la défense du territoire : nous n'avons pas personnellement effectué de recherche sur la variabilité de condition physique des divers adultes connus, mais il serait envisageable d'accéder à un indice de condition physique tenant à la fois compte de la taille (composante squelettique de la masse) et de la présence de graisse indicative de la qualité des marmottes à tout moment de la saison d'activité (Allainé, comm. pers.) ;

3)- selon l'évolution générale des besoins des membres

Perrin (1993, p. 178) constate la réduction de l'utilisation de l'espace à l'approche de l'hibernation, qui devient plus centrée autour des terriers principaux. Cette diminution est compatible avec une réduction des besoins nutritionnels environ un mois avant l'entrée en hibernation, n'empêchant pas pour autant les marmottes de poursuivre leur gain de poids (voir Perrin, 1993). Il serait intéressant de vérifier si une diminution de la surface marquée se produit en septembre, parallèlement à la diminution de l'activité de marquage que nous avons constatée. L'hypothèse alternative, peu probable en réalité, serait pour les marmottes de conserver le même espace vital jusqu'à la fin de la saison d'activité, quitte à distribuer un nombre -réduit- de marques de façon privilégiée et plus marquée en zone périphérique (cas du castor eurasiatique *Castor fiber*, Rosell *et al.*, 1998) ;

4)- selon la pression imposée par les besoins des territoires voisins : les groupes étant juxtaposés les uns aux autres dans cette population doivent représenter une contrainte non négligeable de la fluctuation des domaines vitaux ;

5) les territoires défendus varient d'autant plus que le milieu est hétérogène en ressources ; la marmotte alpine apparaît comme un herbivore relativement sélectif par rapport à la diversité spécifique trouvée dans la pelouse alpine du vallon de la Sassièr (Massemin *et al.*, 1996). De plus, les divers groupements végétaux présents apparaissent comme une mosaïque morcelant le vallon (voir Perrin, 1993, p.61), sur laquelle se superposent les territoires observés. Il conviendrait d'établir l'influence d'une telle hétérogénéité de milieu sur la taille des territoires rencontrés.

Les fluctuations des territoires seront tout de même réduites par l'existence de ressources limitantes, tels que les terriers principaux, qui sont évidemment fixes et dont la construction, très lente, n'autorise pas la création spontanée de territoires, qui se ferait par morcellement de territoires pré-existants. Malgré la rareté des créations de territoires observée (deux groupes suivis entre 1993 et 1998, dont C/E, ont aménagé des terriers existants), nous avons montré une plasticité importante de la taille de deux territoires d'une année à l'autre (réduction d'un tiers de la surface des groupes B et C de 1995 à 1996). A notre connaissance, aucune étude n'avait jusqu'à présent indiqué une telle plasticité de taille pour un même territoire géographique; la plupart des travaux concluant à la stabilité au cours du temps de la taille d'un même territoire géographique chez les marmottes alpines (Zelenka, 1965 ; Naef-Danzer, 1985 *in* Perrin, 1993).

1434 - Ajustement selon les besoins de défense territoriale et de communication chimique intra-groupe

Une argumentation des deux catégories de fonctions remplies par le marquage jugal que sont la défense territoriale et la communication chimique interne au groupe social sera présentée en chapitre 41. Nous faisons ici l'hypothèse qu'elles existent, et qu'elles nécessitent le développement de deux modes de marquage différents. Nous allons particulièrement en discuter au vu des stratégies de localisation spatiale des marques et de leur recouvrement spatial.

_ Localisation des marques

Sous l'hypothèse d'une fonction territoriale du marquage odorant, Gosling (1982) prédit que le propriétaire d'un territoire devrait suivre une stratégie de marquage telle que les marques soient déposées principalement là où les risques d'intrusion sont les plus grands.

Or, lorsqu'un territoire possède des zones qui s'avèrent inégalement exposées à l'intrusion, il est possible de savoir dans quelle mesure le marquage est optimisé par l'animal en prédisant que dans tous les cas le nombre de marques sera ajusté au risque d'intrusion et localisé en conséquence. Ces zones peuvent correspondre aux frontières des territoires (par exemple chez le blaireau *Meles meles* (Pigozzi, 1990 ; Roper *et al.*, 1993), ou le castor eurasiatique *Castor fiber*, (Rosell *et al.*, 1998)), mais pas seulement (Gorman, 1984) : alors qu'un marquage réduit est attendu au niveau de zones périphériques pourvues d'obstacles topographiques majeurs en certains de leurs points, ou non recouvrantes de territoires voisins (Richardson, 1991 ; Lenti-Boero, 1995), il devrait être accentué en des zones plus internes lorsque celles-ci possèdent quelques routes d'accès obligatoires et donc stratégiques (Feldman, 1994 ; Gosling et Wright, 1994). Il est également possible d'avoir une stratégie mixte de marquage prépondérant à la fois en bordure et le long de sentiers obligatoirement fréquentés (Smith *et al.*, 1989).

Selon l'espèce et son mode de marquage, d'une part, et selon les milieux dans lesquels ses populations évoluent, les patrons de marquage peuvent varier pour s'adapter à chaque situation : cette hypothèse est bien illustrée par Gorman (1990) qui a analysé le comportement de deux espèces de hyènes (*Crocuta crocuta* et *Hyaena brunnea*). La stratégie de localisation des marques est adaptée à la nécessité pour les animaux de posséder des territoires suffisamment grands pour y trouver les ressources vitales, tout en modulant l'emplacement des marques de telle façon qu'elles restent efficaces pour être détectables aisément sans que leur coût ne devienne insurmontable. Ainsi, lorsque les domaines vitaux sont très étendus du fait des ressources faibles et dispersées, les hyènes délaissent le marquage en bordure de territoire ("Boundary Marking Strategy") pour un système de marquage graduellement plus intense à mesure que l'on s'approche du centre du territoire ("Hinterland Marking Strategy").

Dans la population de marmottes alpines de la Sassièrè, nous avons montré que le marquage était effectué de façon prépondérante en zone frontière, cette stratégie étant utilisée par au moins un adulte du couple dominant dans 8 couples sur 10. Cela confirme l'hypothèse d'une stratégie ciblée dans l'avertissement précoce aux intrus de l'occupation d'un territoire. De ce point de vue, l'investissement des ces individus semble donc optimisé. Toutefois, la topographie des domaines vitaux et leur juxtaposition plutôt homogènes ne nous permettent pas d'évaluer l'optimisation du marquage telle qu'observée par Lenti-Boero (1995), qui constate 'l'absence' de marquage aux frontières non partagées par un autre groupe. S'il est vrai que quelques-uns des groupes que nous avons suivis possèdent bien une frontière naturelle constituée par le torrent de fond de vallée, il est autrement plus délicat de qualifier cette frontière de barrière topographique infranchissable, au vu des traversées volontaires effectuées à la nage par les marmottes de part et d'autre du torrent.

Nous avons par ailleurs trouvé que sur 21 adultes, 4 ne marquaient pas différemment les zones frontières de la zone centrale, et 5 marquaient au contraire plus les zones centrales ; il semble donc y avoir co-existence de plusieurs modes de marquage. Cette diversité pourrait traduire l'importance éventuelle des marques pour une communication plus interne au groupe familial. La nécessité de remplir les deux rôles à la fois peut aboutir à un **équilibre** dans le marquage des zones frontière et centrale. Cependant, la diversité des besoins relatifs en matière de défense territoriale et/ou de communication chimique entre les membres du groupe peut expliquer les stratégies variables constatées d'un groupe à l'autre. Le groupe C-95 est de ce point de vue une exception, car il est le seul dont le couple marque plus abondamment la zone centrale que la frontière. Or, ce groupe est constitué par un nombre relativement important de résidents matures (7 individus de deux ans et plus), et de plus il occupe un domaine relativement grand (3.7 Ha). D'autre part, ce groupe présente un dimorphisme sexuel des plus élevés quant à l'activité de marquage (le mâle effectuant l'essentiel des marques), ce qui est conforme au modèle attendu pour les grands territoires (figure 5). Parallèlement, le groupe J lui est comparable de par la taille de son domaine vital et le nombre de ses membres. Pourtant, dans ce groupe le mâle adulte s'investit plus dans le marquage des frontières de son territoire que du centre, à l'inverse du mâle de C-95 (les deux femelles adultes ont quant à elles une stratégie similaire). Or, la divergence de stratégie entre les deux mâles peut résulter des relations entre dominants et subordonnés à l'intérieur des deux groupes. Il existe en effet une forte intolérance du mâle adulte de C-95 vis-à-vis du seul mâle subordonné mature, un mâle de deux ans (n° 10-B36B), qui se traduit par de fréquentes agressions ouvertes de la part du mâle adulte (Magnolon, comm. pers.). Dans le groupe J, bien qu'il y ait également la présence d'un mâle subordonné de deux ans en 1993 (n°77709), et de deux mâles de deux ans en 1994 (n°F5-3B54 et 23-1A8C), nous n'avons pas observé une telle fréquence d'agressions. Le fait que le mâle adulte de C-95 dépose plus de marques à l'intérieur de son domaine que ne le fait le mâle de J pourrait traduire la nécessité pour le premier d'affirmer sa dominance, à travers son agressivité mais aussi son comportement de marquage, les deux comportements étant fréquemment associés (Hurst, 1987 ; Brady, 1997 ; mais voir Lenti-Boero, 1995). Le comportement de marquage dans ce contexte particulier pourrait à la fois servir de signal visuel fort et de signal chimique en tant que tel (Baran et Glickman, 1970 ; Armitage, 1976 ; Bekoff, 1979).

Recouvrement spatial

Remarque préliminaire

L'intérêt de la méthode utilisée pour étudier le recouvrement spatial des marques est d'obtenir une évaluation fine de la surface marquée ou non, par un ou plusieurs individus d'un même groupe. Or, sa fiabilité est conditionnée par la capacité d'assigner de façon sûre l'observation d'un dépôt jugal dans un carré de la grille, c'est-à-dire de pouvoir atteindre une précision de l'ordre de 10 mètres dans le positionnement de la marque dans un carré de 100 m². Nous ne pouvons être complètement sûrs d'avoir toujours placé exactement l'emplacement d'une marque dans le bon carré, car nous n'avons pas pu mettre en place la grille concrètement sur le territoire des marmottes étudiées. En effet, la mise en place réelle de piquets qui délimiteraient chaque coin des carrés altérerait le comportement spontané de marquage : la marmotte affectionne particulièrement le marquage d'objets proéminents tels que des pieux de bois. Il est donc possible que deux marques distantes d'un ou deux mètres, mais situées de part et d'autre d'une frontière théorique entre deux carrés, ne soient pas comptabilisées séparément ; à l'inverse, deux marques distantes d'environ 10 mètres mais théoriquement dans le même carré peuvent être attribuées à tort à deux carrés voisins. Cependant, le nombre d'heures d'observations passées dans chaque groupe, toujours à partir

du même point de vue, nous a permis de connaître précisément la topographie du site, et d'associer de façon homogène les repères visuels avec leur emplacement sur le plan. Notre souci d'uniformité pour chaque session d'observation du même individu ou de plusieurs membres du groupe a certainement eu pour effet de réduire la marge d'erreur et de la rendre équivalente entre tous les individus.

En outre, l'évaluation du surmarquage s'effectue d'après le cumul des 10 heures de suivi individuel, qui peuvent s'étaler sur les trois mois étudiés (mai à juillet). Or, l'action de surmarquer peut revêtir une connotation de succession de marquage par deux individus dans un laps de temps plutôt court. Ainsi, à l'intérieur de meutes de coyotes *Canis latrans*, Gese et Ruff (1997) enregistrent comme 'double marquage' les marques effectuées par deux animaux se succédant sur un même site dans un intervalle de 10 à 15 secondes ; ils observent plusieurs animaux en même temps, ce que nous n'avons pas fait. Nous avons néanmoins pu constater l'existence d'un tel comportement engageant deux individus adultes du même groupe, voire de deux voisins territoriaux (comme chez *M. flaviventris*, Armitage, 1976). L'analyse faite ici concerne plus généralement la dispersion vs la concentration des marques des deux partenaires sexuels dans chaque groupe ; nous induisons de ce point de vue un biais résultant en une estimation par excès du pourcentage de sites mixtes, et donc par défaut de la proportion des sites exclusifs (marqués par un seul adulte). Comme l'indiquent Roper *et al.* (1993), le surmarquage se fait d'autant plus que le site de marquage est récemment utilisé ; nous n'avons pas pu le tester dans cette étude.

Analyse des résultats obtenus

Sur l'ensemble des groupes étudiés, nous avons recensé en moyenne une cinquantaine de sites de marquage (=carrés de 100m²) par hectare de territoire. Ce chiffre apparaît énorme comparé aux 15 sites de marquage observés dans chaque groupe de marmottes à ventre jaune (Brady, 1997). L'auteur remarque en revanche un marquage mixte généralisé pour ces sites, et utilisés par un grand nombre de membres du groupe social. Ces surmarquages apparaissent jouer un rôle interne au groupe, et Brady suggère que c'est un moyen de maintenir la familiarité entre ces individus. Nos résultats diffèrent essentiellement dans le grand nombre de sites marqués, contre une plus faible part de marquages mixtes. En effet, en moyenne, seuls 13.4% de la surface du domaine vital familial est recouverte à la fois par les mâles et les femelles adultes. Pris individuellement, chaque adulte couvre environ un tiers de cette même surface (tableau 8). Or, ce taux de recouvrement pourrait être simplement le reflet d'une utilisation commune du domaine restreinte à cette proportion du domaine global. Il semble que tel n'est pas le cas, comme Perrin (1993) l'a démontré par la mesure de domaines vitaux individuels : le recouvrement spatial, en termes de présence, du mâle et de la femelle adultes, varie entre 56% et 95% de leurs domaines vitaux respectifs. Nous supposons que de telles valeurs sont comparables à celles des groupes que nous avons suivis. Par conséquent, il y a une tendance du couple adulte à déposer séparément ses marques en limitant leur recouvrement spatial. Cette stratégie pourrait permettre aux résidents d'élargir du mieux possible la répartition de l'empreinte odorante d'au moins un membre du groupe, quel qu'en soit le sexe. Celui-ci ne tiendrait ici qu'une place secondaire, et une certaine équivalence de la significativité des marques mâle et femelle peut être envisagée : Richardson (1991) constate même chez *Proteles cristatus* une interchangeabilité des marques mâles et femelles, et une stricte équivalence dans leur signification territoriale.

Cette stratégie serait donc particulièrement efficace pour dresser un réseau odorant détectable rapidement par tout individu traversant le territoire. Globalement, la stratégie du couple permet d'obtenir un nombre de sites marqués correspondant à plus de la moitié de la surface totale du territoire (51.5% en valeur médiane, tableau 8). Il est intéressant de constater que ce chiffre s'élève à 62.1% si l'analyse est effectuée seulement au niveau des frontières, ce

qui suggère tout de même la mise en place de moyens permettant d'augmenter encore plus cette couverture odorante sur les sites limitrophes, qui sont les premiers à être rencontrés par les intrus, et sont régulièrement parcourus par les voisins.

Par ailleurs, le recouvrement spatial (proportion de sites marqués de façon mixte) diminue à mesure qu'augmente la taille du territoire. Même si cette diminution peut permettre en contrepartie d'améliorer la part du territoire globalement marquée, elle ne semble pas être suffisante pour maintenir un pourcentage de surface marquée constant et indépendant de la taille du territoire. En effet, cette diminution relative se fait parallèlement à celle de la part de surface globale marquée, qu'il s'agisse du territoire tout entier ou seulement de la zone frontière (figures 10 et 13). Les marmottes semblent par conséquent ne pas pouvoir assurer le même 'maillage' odorant selon la taille de leur territoire, malgré la croissance de l'investissement brut évidente (figures 9a et 12a). Cela indique une fois encore que l'activité de marquage est limitée.

La partie du domaine recouverte de façon commune par les individus du groupe comporte assurément le terrier principal, siège d'un marquage familial. C'est un lieu propice aux nombreuses interactions sociales du groupe, et qui n'accueille que très rarement d'individu étranger au groupe. Le surmarquage se fait donc de façon privilégiée sur les sites très fréquentés et réservés aux membres du groupe : il peut y revêtir une importance particulière, ou simplement être une conséquence de l'intérêt plus général de tous les membres à marquer cet endroit stratégique.

Chez le blaireau, l'étude de la fréquentation des latrines par divers individus territoriaux indique que le surmarquage se fait préférentiellement dans les latrines situées en zone limitrophe, par des individus voisins territoriaux, et dans une moindre mesure dans les latrines centrales (Roper *et al.*, 1993) ; les auteurs en déduisent que le rôle du surmarquage est plus important pour la communication inter-groupe que pour les membres d'un même groupe social. Il aurait été intéressant de comparer ici la part relative des sites mixtes et vérifier leur utilisation par des individus de deux groupes contigus ; il est vraisemblable que le taux de surmarquage soit important entre individus voisins, du fait du taux de recouvrement des territoires (12%, Perrin, 1993), de la signification territoriale des marques jugales (pour assurer le mécanisme de comparaison d'odeurs, Gosling, 1982) et de l'importance potentielle de posséder une marque placée au-dessus des autres, comme chez le hamster (Johnston *et al.*, 1997a ; 1997b).

Deuxième Partie :

Le système de Communication Chimique

Intra - Spécifique de la Marmotte Alpine

II - 1 - INTRODUCTION

211 - BILAN DES CONNAISSANCES

2111 - La production de signaux chimiques : multiplicité de leurs origines

Les premières observations du comportement de marquage chez les mammifères, couplées aux études anatomo-histologiques, ont permis de mettre à jour la relation entre l'équipement glandulaire impliqué dans le mouvement de marquage et l'émission de signaux chimiques variés. Ainsi, la plupart des espèces ont à leur disposition un grand nombre de sources odorantes d'origine glandulaire, dont elles se servent dans le marquage de leur milieu ou de leurs congénères. Ainsi, citons le cas de nombre de petits rongeurs pourvus d'une glande sur leurs flancs (*Arvicola terrestris*, Stoddart et al., 1975, *Mesocricetus auratus*, Johnston 1975b; Johnston et al., 1994, *Crossidura russula*, Cantoni et al., 1996); de très nombreuses espèces possèdent sur l'ensemble de leur corps des glandes sudoripares dont ils se servent pour marquer dans un mouvement corporel global (*Mustela erminea* et *M. nivalis*, Erlinge et al., 1982, *M. Furo*, Clapperton, 1989). La tête est généralement pourvue de glandes diverses, qui sont utilisées dans le marquage: il peut s'agir de la glande frontale du cerf à queue noire (Müller-Schwarze, 1971), la glande antéorbitale de la gazelle de Thompson *Gazellus thompsoni* (Gosling, 1986b), la glande sub-auriculaire de l'antilope américaine *Antilocapra americana* (Müller-Schwarze et al., 1974). La glande du menton (ou submandibulaire) est connue chez le lapin *Oryctolagus cuniculus* pour être impliquée dans la forme principale de leur marquage (Mykytowycz, 1965, Soares et Diamond, 1982), mais un tel marquage est également décrit chez le furet (Clapperton, 1989) et la gerbille *Meriones unguiculatus* (Ralls, 1971). Enfin, le marquage jugal est décrit chez un grand nombre de sciuridés (Koenig, 1957; Ferron, 1983; Armitage, 1976; Lenti-Boero, 1995; Blumstein et Henderson, 1996) et quelques félidés (Smith et al., 1989; Feldman, 1994).

Mais toutes les glandes supposées impliquées dans la communication chimique intra-spécifique ne sont pas forcément impliquées dans un marquage actif du substrat. Certaines font l'objet d'un marquage passif, comme les glandes interdigitales des cervidés (*Odocoileus virginianus*, Quay, 1959; Gassett et al., 1996; *Rangifer tarandus*, Brundin et al., 1979; Andresson et al., 1979; *Odocoileus hemionus columbianus*, Wood et al., 1995), ou les glandes pédales, sudoripares, d'un grand nombre de mammifères dont des sciuridés (Kivett, 1978; Ad'Ya, 1994); l'existence de ces glandes est suggérée chez la marmotte alpine (Lenti-Boero, 1995). Le toilettage ritualisé des hamsters nains (*Phodopus*) permet l'incorporation, sur les pattes de l'individu, de la majorité des signaux produits par l'ensemble des sources odorantes; lorsqu'il se déplace, il dépose ainsi une odeur individuelle globale unique (Wynne-Edwards, 1992). La glande sudoripaire palmaire est l'une des nombreuses glandes décrites chez le lémurien, *Lemur catta* (Ramsay et Giller, 1996). Par leur simple déplacement, tous ces individus produisent une trace odorante susceptible de signaler plusieurs informations à l'auteur des marques lui-même ou à ses congénères.

Par ailleurs, les animaux peuvent libérer des sécrétions directement dans l'air ambiant, produisant des signaux volatiles: c'est le cas des sécrétions glandulaires anales de nombreuses espèces de marmottes, qui sont extrudées dans des situations conflictuelles ou de stress (*M. monax*, Haslett, 1973; *M. marmota*, Koenig, 1957; Lenti-Boero, 1995). Les glandes métatarsales de *O. hemionus columbianus* libèrent probablement des phéromones d'alarme dans l'air ambiant, tandis que les glandes tarsales permettent la communication directe entre congénères lors de flairages mutuels (Müller-Schwarze, 1971). Le lémurien *Lemur catta* enduit sa queue de sécrétions glandulaires antébrachiales, qui sont diffusées par agitation de la queue lors d'interactions agonistiques (Kappeler, 1990).

Il convient également de préciser l'existence de poches, invaginations tégumentaires, non glandulaires en elles-mêmes mais qui recueillent et accumulent les produits de glandes: c'est le cas des sacs anaux du furet (Clapperton, 1989) et des sacs à castoreum du castor canadien ou européen (Svendsen et Huntsman, 1988).

Enfin, les signaux chimiques peuvent être transmis par les voies excrétrices; de très nombreux mammifères sont supposés marquer leur domaine vital à l'urine, ou aux faeces (Canidés, Vilà *et al.*, 1994, antilopes africaines, Gosling, 1986b, la souris, Gosling et MacKay, 1990). Le marquage à l'urine peut être effectué de façon exclusive ou impliquer les sécrétions de certaines glandes, telles que les glandes anales (marquage par pulvérisation d'urine chez les félins "urine spraying", Smith *et al.*, 1989; Passanisi et McDonald, 1990) la glande tarsale chez les cervidés, (urine mélangée aux sécrétions, "rub -urinating", Miller *et al.*, 1998), la glande préputiale de la taupe *Talpa europaea* (s'ouvre dans l'urètre, Gorman, 1990), les sécrétions circumgénétales et suprapubiennes chez les femelles (*Saguinus fuscicollis*, Belcher *et al.*, 1986).

2112 - Structure des signaux chimiques répertoriés chez les mammifères

_ Développements conceptuels

a) Phéromone ou signal chimique ('chemosignal') ?

La communication chimique implique l'émission dans le milieu extérieur d'une ou plusieurs substances sécrétées par un organisme ; ces substances forment alors un ou plusieurs signaux qui sont détectés et décodés par un second organisme, à l'aide de son système de réception chémosensoriel ; ces signaux ont pour effet de déclencher chez le récepteur une ou plusieurs réactions spécifiques. Le terme de phéromone, décrit la première fois en 1959 par Karlson et Butenandt (*in* Leroy, 1986), désigne un tel signal dans un contexte de communication chimique intra-spécifique. Terme initialement décrit chez les organismes invertébrés, puis transposé aux travaux sur la communication chimique des vertébrés, il a fait l'objet d'une classification en deux groupes majeurs : les phéromones de déclenchement ('releaser' ou encore 'signalling pheromone') qui produisent chez le récepteur une modification de l'activité motrice (comportementale) à relativement court-terme, alors que les phéromones d'induction ('primer pheromones') activent les systèmes endocriniens ou neuro-endocriniens (réponse physiologique) à plus long-terme.

Exemples de composés isolés de type 'Phéromone'

Plusieurs travaux ont permis d'établir l'activité phéromonale de composés individuels : ils peuvent être impliqués dans la reproduction en tant que phéromone sexuelle mâle (*Sus scrofa* ; Signoret 1970, *in* Bronson, 1971) ou femelle (*Elephas maximus* ; Rasmussen *et al.*, 1997) ; deux phéromones d'induction et de déclenchement ont été déterminées chez des souris mâles (Novotny *et al.*, 1986) qui accélèrent l'oestrus des femelles (Jemiolo *et al.*, 1985) tout en stimulant l'agressivité entre les mâles (Novotny *et al.*, 1985). Parallèlement, l'urine de souris adultes établies en groupes denses se charge d'une phéromone retardant la puberté chez les juvéniles mâles et femelles ; cette phéromone contribue donc à la régulation de la reproduction (Jemiolo *et al.*, 1994). Des composés isolés pourvus d'une activité plus générale dans la communication intraspécifique ont également été déterminés (*Odocoileus hemionus columbianus* ; Brownlee *et al.*, 1969 ; Müller-Schwarze, 1971 ; *Meriones unguiculatus*, Thiessen *et al.*, 1974))

En réalité, les premières études sur les systèmes de communication chimique (terme 'semiochemistry' précisé par Albone en 1984) des mammifères font rapidement état de la multiplicité des signaux échangés au sein d'une même espèce, dont les individus sont dotés de capacités d'intégration d'une grande complexité. La définition du terme doit alors être revue devant le constat que des signaux chimiques élaborés puissent être échangés sans pour autant induire systématiquement une réaction comportementale ou physiologique. Müller-Schwarze (1977) suggère chez les mammifères l'abandon pur et simple du terme 'phéromone', ou alors la création d'une troisième catégorie de phéromone (en plus des 'releaser' et 'primer'), caractérisée par une faible spécificité, et capable de moduler le comportement animal à long terme : les **phéromones informatives**. Divers travaux laissent supposer ou mettent en effet en évidence l'existence dans les sécrétions d'informations sur le sexe (Epple, 1978 ; Schwende *et al.*, 1986 ; Ferkin et Johnston, 1995b), le statut social (Hébert et Barrette, 1989 ; Novotny *et al.*, 1990), le statut reproducteur des individus émetteurs (Hébert et Prescott, 1983 ; Belcher *et al.*, 1986 ; Ferkin et Johnston, 1995a). De plus, la plasticité comportementale, ainsi que l'influence de l'expérience et la maturité chez un mammifère remettent en question l'obtention de réactions stéréotypées en réponse à un signal chimique donné. C'est pourquoi, se basant sur les études effectuées chez les rongeurs, Bronson (1971) préconise de restreindre, chez les mammifères, l'utilisation du terme phéromone aux situations où il est trouvé une molécule (ou un ensemble limité de molécules) induisant une réponse liée à une fonction biologique précise (et non à une réponse comportementale). L'auteur n'inclut donc pas dans cette définition le bouquet odorant susceptible d'être responsable du phénomène de discrimination olfactive, voire d'identification individuelle. Les travaux de Beauchamp *et al.* (1976) se situent également parmi les premiers remettant en question l'adéquation de l'emploi du terme 'phéromone' appliqué aux signaux chimiques des mammifères. Ces signaux, selon les auteurs, seraient plutôt codés par un ensemble de composés, et différeraient des composés pourvus individuellement d'une activité phéromonale. Singer (1991), reprenant l'idée de Bronson, suggère de réserver le terme de phéromone à une classe à part de composés biologiquement actifs ayant une fonction de régulation, en excluant les signaux permettant le transfert d'information. Selon lui, les phéromones ne devraient pas nécessairement être considérées comme une sous-classe d'odeurs sociales ; en revanche, elles doivent inclure les molécules non volatiles perçues au moyen d'un système indépendant du système olfactif principal, l'organe voméronasal (voir § 333). Giannetti (1994) regroupe sous le nom de facteurs sémiouchimiques ce qu'elle définit comme "des odorants capables de motiver, déclencher, guider, réguler (tout à la fois ou séparément) une conduite, voire une simple séquence comportementale, chez un individu de la même espèce ou chez des individus d'espèce différente".

Devant la difficulté évidente de définir une appellation face à l'ensemble des composés chimiques produisant soit un effet sémiouchimique, nous réserverons le terme plus général de signal chimique -de préférence à celui de phéromone- dans le domaine de la communication chimique des mammifères, et plus particulièrement dans cette étude, aux signaux échangés au cours du marquage jugal et destinés à la communication intraspécifique.

b) Classification des signaux selon le nombre et le mode d'interaction des composés

Sachant que tout signal chimique est formé par une seule molécule, ou par un mélange, certains travaux ont tenté de démontrer de quelle façon intervenait chaque molécule du mélange dans le signal. Müller-Schwarze *et al.* (1986) proposent une vision synthétique des concepts développés au sujet des différentes interactions possibles entre les composés qui, une fois réunis, produisent le signal ; ils proposent 4 types d'interaction : inhibitrice, additive, synergique et redondante.

(1) Un mélange moléculaire peut produire une activité biologique globale inférieure à la somme des effets de chaque composé pris individuellement : il s'agit d'une interaction inhibitrice ;

(2) si l'effet global produit correspond à la somme des effets individuels (Stralendorff, 1987) ; le mélange est de type additif ;

(3) les mélanges de type synergique, dans lesquels l'activité globale restituée est supérieure à la somme des effets individuels. Dans cette catégorie, l'intensité de la synergie varie graduellement selon les signaux : une situation extrême -ou 'Gestalt'- est décrite comme le cas où aucun composé pris isolément n'est actif, et où seul le regroupement donne un signal. Ce dernier concept, holiste, dans lequel un signal ne peut être pertinent que si l'animal parvient à le considérer dans son ensemble, se rapproche de "l'image chimique" ou "odeur-image". Ce concept, synthétisé par Albone (1984), s'oppose à l'idée préexistante que les mammifères produisent des sécrétions complexes, dans lesquelles seul un nombre limité de substances -phéromones-, seraient incluses dans un mélange moléculaire inerte. Des trois formes d'interaction citées jusque là, celle-ci semble la plus couramment rencontrée ; quelques travaux ont démontré son existence dans l'urine de souris (Novotny *et al.*, 1985 ; Jemiolo *et al.*, 1986), dans les marques territoriales déposées par le castor nord-américain (Müller-Schwarze, 1992 ; Schulte *et al.*, 1994), ou encore dans les sécrétions glandulaires circumgénitale et suprapubienne du tamarin *Saguinus fuscicollis* (Smith III *et al.*, 1985 ; Belcher *et al.* 1986).

Qu'il s'agisse d'interactions additives ou synergiques, l'activité biologique de mélanges chimiques qui constituent des sécrétions naturelles vérifie fréquemment l'hypothèse de l'odeur sociale (Müller-Schwarze, 1992 ; Schulte *et al.*, 1994 ; 1995). Cette hypothèse s'apparente à une vision holiste du système de communication chimique, et a été inspirée des travaux sur le castor nord-américain. Elle précise que les mélanges chimiques sont plus actifs que les composés isolés, et les mélanges sont d'autant plus actifs qu'ils contiennent un nombre important de composés. Plus le message est complet, plus la réponse doit être longue, complète et élaborée : celle-ci doit être le reflet de la détection d'un signal constitué par l'ensemble des composés du mélange naturel.

(4) L'examen de certains signaux chimiques de mammifères, et plus généralement l'étude de l'ensemble des modes de communication animale ont conduit Müller-Schwarze (1992) à formuler le concept de la redondance des signaux. Appliquée au seul domaine de la communication chimique, elle postule qu'il existe des situations où plusieurs composés produisent le même effet ; ils sont considérés comme interchangeable. Cette redondance assurerait en réalité le fonctionnement correct d'une signalisation importante, maintenue même en l'absence accidentelle ou périodique de certains composés. Un tel système de sécurité ('Backup system') s'avérerait courant chez les vertébrés : Müller-Schwarze le qualifie de stratégie adaptative issue de pressions de sélection, qui est primordiale dans les situations suivantes :

- lors d'un changement de régime alimentaire (lorsque celui-ci influence une certaine catégorie de molécules participant au signal) ;
- lorsque les facteurs environnementaux freinent la diffusion d'une certaine catégorie de molécules ;
- pour assurer une empreinte olfactive précoce basée sur des profils parentaux sujets à variation.

Une des propriétés de tels composés redondants, décrite par Schulte *et al.* (1994), est de rendre le signal plus clair et par-là même augmenter leur détectabilité (Krebs et Dawkins,

1984) et donc leur capacité à induire une réponse, sans pour autant affecter le caractère complet de la réponse, ni son intensité.

Ce concept est déjà illustré par Bronson (1971), qui a constaté que les cerfs flairaient et léchaient de la même façon diverses lactones de la sécrétion glandulaire tarsale de congénères. Cette redondance est encore retrouvée dans l'urine de souris femelles (Novotny *et al.* 1985), ou de tupaïas mâles (Stralendorff, 1987). La redondance peut encore exister au niveau des organes récepteurs de signaux : elle a été démontrée chez le hamster pour l'organe voméronasal et le système olfactif principal (Meredith, 1980). Elle peut enfin concerner l'effet de diverses substances corporelles d'un même individu ; ainsi, l'information sexuelle d'une espèce de hamster (*Phodopus campbelli*) est transmise par quatre sources odorantes différentes : les sécrétions buccales, l'urine, la sécrétion ventrale et les sécrétions vaginales (Lai *et al.*, 1996). Cependant, les auteurs estiment qu'une vue d'ensemble de ces 4 sécrétions apporte une information plus détaillée, plus précise de l'état reproducteur des femelles ("across odor code"), par rapport à la perception de sécrétions isolées, situant leur fonctionnement à la limite de l'effet synergique.

En marge de ces interactions, il a été démontré le rôle complémentaire de certaines molécules émises dans une même source odorante : chez le hamster doré *Mesocricetus auratus*, deux composés des sécrétions vaginales provoquent successivement l'attraction du mâle (Singer *et al.*, 1976) puis la copulation (Singer *et al.*, 1992). Müller-Schwarze et Houlihan (1991) suggèrent que le castoreum contienne à la fois des signaux volatiles destinés à attirer l'attention des congénères, et d'autres molécules, plus lourdes, qui pourraient prendre le relais pour transmettre à courte distance des informations concernant le sexe, l'âge ou encore le statut social de l'émetteur de la marque.

c) *L'information chimique est-elle fonction de la composition qualitative ou quantitative du mélange?*

] Signal et concentration

La communication chimique animale, dans son ensemble, fonctionne à l'aide de signaux qui n'ont valeur de signal, dans une situation spécifique donnée, que s'ils sont composés des bonnes molécules présentes en bonne quantité. L'effet dose-dépendant semble usuellement admis dans la régulation des phénomènes biologiques ; de même, la signification d'une molécule ou d'un mélange chimique doit varier selon leur concentration. Par exemple, il a été démontré chez la mouche du fruit, *Grapholitha molesta*, qu'une molécule volatile donnée n'avait valeur de phéromone sexuelle que dans une certaine gamme de concentration, inefficace hors de cet intervalle (Kuenen et Baker, 1982 ; Baker, 1989). Cette règle s'applique probablement aux mammifères.

Par ailleurs, dans le cas des signaux complexes, la signification d'un mélange chimique pourrait être étroitement liée à la concentration relative de chaque molécule, des variations quantitatives -plutôt que qualitatives - du profil chimique pouvant la modifier ou l'annuler, (Goodrich *et al.*, 1986). Schwende *et al.* (1986) suggèrent que chez la souris, les proportions relatives des nombreux composés volatils d'urine reflètent une information sur l'identité individuelle et sur le génome. Ce concept, appelé "effet bouquet", rejoint celui de l'image chimique pour proposer un mécanisme rendant possible la communication intra-spécifique, sous la condition que les individus puissent détecter de subtiles variations de profils chimiques, et en tirer différentes informations. Un tel modèle conviendrait à la complexité apparente des signaux échangés au sein des espèces de mammifères, où une même source peut produire des substances contenant un grand nombre d'informations.

] Signal et qualité

Une hypothèse alternative, issue de travaux basés soit sur des tests comportementaux, soit sur des analyses chimiques, postule que dans une espèce donnée, des sécrétions individuelles recèlent des signaux caractérisés par une composition chimique qualitative particulière. Ainsi, Voznessenskaya *et al.* (1992) suggèrent que des rats ont la capacité de discriminer des odeurs de congénères individuelles, par la perception simultanée d'au plus 4 ou 5 molécules différentes ; les variations inter-individuelles pourraient être engendrées par la variation (de type présence/absence) d'un seul composé ; ce système suppose la capacité de l'espèce à produire globalement un nombre indéterminé de composés différents. Cantoni *et al.* (1996) ont comptabilisé dans les sécrétions des flancs de différentes musaraignes mâles, *Crossidura russula*, une cinquantaine de composés volatils en moyenne par individu ; un total de 215 molécules différentes est obtenu sur les 33 individus, mais une très faible proportion est commune à tous les mâles étudiés. Cet exemple peut illustrer l'importance des variations qualitatives dans la formation de différents signaux, bien qu'aucune étude comportementale n'indique les fonctions remplies par une telle sécrétion. Les travaux de Ma et Klemm (1997) suggèrent également l'existence dans l'urine de jument d'une odeur caractéristique de l'œstrus ou du dioestrus, liée à la variation relative de concentration de 14 molécules volatiles.

d) Odeur-image ou système phéromonal?

Globalement, il semblerait donc que les signaux chimiques des mammifères puissent correspondre pour les uns à un modèle de fonctionnement de type phéromonal, et que pour d'autres types de signaux, le concept de l'image-odeur prédomine. D'après l'étude des composés volatils urinaires de souris, Schwende *et al.* (1986) suggèrent la possibilité pour un composé (ou un nombre limité de composés) d'être principalement responsable d'un phénomène biologique donné, pendant que les autres molécules du mélange fournissent un contexte odorant adéquat permettant une bonne transmission du message. Albone (1984) précise lui-même que des tâches spécifiques peuvent être accomplies par certains composés spécifiques. Novotny *et al.* (1990) mettent en garde contre une adhésion totale à l'un ou l'autre des concepts, en illustrant leur propos par la mise en évidence de l'existence des deux types de fonctionnement à l'intérieur d'une même sécrétion. Ceci exige la mise au point de diverses méthodes d'approche du système de communication chimique, chacune permettant de découvrir une facette de la panoplie de signaux que s'échangent les individus de l'espèce étudiée.

Le modèle d'un système de communication de multiples informations chimiques a été clairement démontré chez plusieurs espèces d'insectes sociaux, dont les termites (Clément et Bagnères, 1998). Il repose sur la signature chimique présente sur la cuticule, composée d'un mélange de nombreux hydrocarbures synthétisés par chaque insecte, et dont différentes échelles de variations quantitatives fournissent aux congénères des informations précises relatives à l'espèce, la colonie, la caste, le statut reproducteur ou encore le stade de maturité sexuelle. Cet exemple illustre par ailleurs la complexité déjà grande du système de communication chimique présent chez des invertébrés, et présume de la difficulté de décoder de tels signaux chez des vertébrés supérieurs.

e) L'odeur individuelle

La théorie a jusqu'ici sous-entendu que tout signal échangé se devait de coder un nombre défini de paramètres biologiques caractéristiques de l'animal émetteur. Or, Schulte *et al.* (1995) proposent l'approche alternative qu'une empreinte individuelle puisse permettre simplement la reconnaissance individuelle, sans forcément présenter une liste de caractéristiques propres à l'animal (mais voir Halpin, 1986 sur le problème posé par ce concept). Le fait que chaque individu d'une espèce donnée posséderait une odeur individuelle

perceptible comme telle par ses congénères a été largement documenté chez divers mammifères : les chiens de prairie *Cynomys ludovicianus* (Loughry et Lazari, 1994), le tatou à neuf bandes *Dasyurus novemcinctus* (Loughry et McDonough, 1994) le caviomorphe *Cavia aperea* (Martin et Beauchamp, 1982), le hamster doré *Mesocricetus auratus* (Johnston et Jernigan, 1994) ou le hamster Djungarien, *Phodopus campbelli* (Vasilieva et Sokolov, 1994) ainsi que divers primates tels que *Galago crassicaudatus* (Clark, 1982b) *Saguinus fuscicollis* (Belcher *et al.*, 1986) *Callithrix jacchus* (Smith *et al.*, 1997). Quelques auteurs mettent en évidence l'existence dans certaines sécrétions de plusieurs types d'information en relation avec l'état de l'individu, en plus de la caractérisation individuelle (Goodrich et Mykytowycz, 1972 ; Meaney, 1987 ; Belcher *et al.*, 1986).

Propriétés des signaux

a) La famille chimique

Nous l'avons vu, les signaux chimiques des mammifères tendent à être complexes, produits par des glandes ou des organes dont la diversité est énorme, et codant pour de multiples catégories de signaux, d'informations. Ce constat permet de supposer l'existence d'une grande diversité chimique, soit à l'intérieur d'une même substance signal, soit parmi les différentes substances sémiologiques émanant d'un même animal ; d'une espèce à l'autre, la spécificité d'action de telles substances laisse également imaginer une autre dimension de variabilité du message.

Les travaux entrepris pour appréhender la connaissance des structures chimiques de divers signaux nécessitent des analyses chimiques appropriées. Or, la profusion de familles moléculaires présente dans ces substances apparaît souvent impressionnante.

Une première approche possible s'apparente à la "stratégie de recherche de l'image chimique", voir § 2114). Cette stratégie est notamment illustrée par l'ensemble des travaux de Burger et collaborateurs portant sur des sécrétions glandulaires de diverses espèces d'antilopes. Ils ont analysé ces sécrétions le plus complètement possible, en les choisissant parce qu'elles sont supposées impliquées dans une forme de communication chimique de l'espèce étudiée. Ainsi, leurs analyses ont porté depuis la sécrétion de la glande pédale de la damalisque *Damaliscus dorcas dorcas* (Burger *et al.*, 1976) jusqu'aux glandes préorbitales du céphalophe de Grimm *Sylvicapra grimmia* (Burger *et al.*, 1988 ; 1990), du céphalophe du Natal *Cephalophus natalensis* (Burger *et al.*, 1988), de l'ourébi *Ourebia ourebi* (Mo *et al.*, 1995), du grysbok *Raphicerus melanotis* (Burger *et al.*, 1996) ou encore de l'oréotrague *Oreotragus oreotragus* (Burger *et al.*, 1997). Dans chaque espèce, plusieurs dizaines de composés sont trouvés et déterminés, appartenant à diverses familles chimiques : les alcanes, alcools, aldéhydes, cétones, esters, formates, acétates, lactones, mais aussi des sulfides et thiazoles (c'est-à-dire des composés soufrés généralement très odorants). Les composés de chaque famille peuvent être ou non ramifiés, saturés, à longue chaîne.

Par ailleurs, l'analyse des composés volatiles du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), présents dans les sécrétions de leur glande interdigitale (Gassett *et al.*, 1996) ou frontale (Gassett *et al.*, 1997) révèle la présence de classes de composés aussi divers que les cétones, les esters, les arènes, alcanes, acides aliphatiques, aldéhydes, molécules à noyau pyrrol, des terpènes et alcools terpéniques ou encore des phénols.

D'autres travaux ont démontré l'implication de certaines classes de composés dans la communication chimique de quelques espèces (par la mise en œuvre d'une "stratégie orientée par la réponse", voir § 2114). Ainsi, l'aversion des rats face à l'urine de congénères est due à la fraction lipidique (composée de cholestérol, d'acides gras, d'esters de cholestérol et de triglycérides) des sécrétions de la glande de coagulation qui se mêlent à l'urine lors de son excrétion (Gawienowski *et al.*, 1982). Chez le castor, un mélange de composés phénoliques et neutres suffit à restituer l'activité biologique trouvée dans le castoreum, alors que les acides carboxyliques et les amines sont inactifs (Svendsen et Huntsman, 1988). L'urine des tupaïas (*Tupaia belangeri*) possède un signal territorial qui est uniquement lié à la fraction lipophile basique contenant majoritairement des alkylpyrazines (Stralendorff, 1987). L'urine de souris adultes femelles groupées recèle entre autres un mélange de cétones, d'acétates et de pyrazines suffisantes pour induire un retard de la puberté chez les plus jeunes (Jemiolo *et al.*, 1986). Communes à plusieurs espèces de mammifères, les molécules stéroïdiennes présentes dans de nombreuses sécrétions corporelles (salive, sperme, glande sudoripare axillaire) sont suspectées d'activité phéromonale, dérivées du métabolisme hormonal et impliquées dans la reproduction (Signoret, 1990 ; Gower, 1990, Rennie *et al.*, 1990 ; Zeng *et al.*, 1996) ou plus généralement dans la stimulation du marquage odorant (Gonzalez-Mariscal *et al.*, 1992).

Ces travaux démontrent ou suggèrent la multiplicité potentielle des signaux véhiculés chez divers mammifères, mais restent énigmatiques vis-à-vis du mécanisme par lequel tout ou partie de ces composés formant un mélange hautement complexe sont utilisés par l'animal comme informations ou phéromones.

b) La volatilité et la persistance (ou rémanence) des signaux chimiques

La volatilité d'un signal chimique qualifie sa capacité à être diffusé dans le milieu aérien à partir d'une source odorante. Cette propriété conditionne son mode d'émission, de transmission, jusqu'à son mode de réception. Par conséquent, les séquences comportementales des individus émetteurs et récepteurs de tels signaux peuvent témoigner de leur volatilité.

Or, compte tenu de la complexité des sécrétions et des choix obligatoirement opérés sur les classes de composés analysés par le choix des appareils de mesure, la plupart des travaux sur la communication chimique chez les mammifères s'est attachée à la description des composés volatiles émanant des sécrétions corporelles. La restriction de l'analyse à cette catégorie de molécules peut ne pas être arbitraire si elle peut être justifiée par des observations comportementales précises -expérimentales ou non- au cours desquelles il apparaît un système de détection des signaux basé sur l'olfaction, à travers diverses formes de flairage à distance (Belcher *et al.*, 1990).

Par ailleurs, plusieurs travaux ont démontré le rôle d'organes chimiosensoriels autres que le système olfactif principal dans la réception des signaux chimiques, tel que l'organe voméronasal : il a ainsi été démontré que des composés non volatils transmis par un liquide pouvaient parvenir jusqu'aux récepteurs chimiosensoriels de cet organe (Wysocki *et al.*, 1980 ; 1985 ; Clancy *et al.*, 1984). Chez le hamster doré, une protéine extracellulaire de 20 kDa, l'aphrodisine (de la famille des lipocalycines) est impliquée dans l'excitation sexuelle des mâles, lorsqu'ils léchent la région génitale de femelles réceptives (Singer, 1991). Des composés lourds peuvent donc entrer dans la constitution des signaux chimiques.

Face à la coexistence des composés de volatilité très variable rencontrés dans une même source, certains auteurs ont supposé une fonctionnalité complémentaire. Ainsi, Aberts (1992, *in* Schulte *et al.*, 1994) a repris l'hypothèse que les composés plus volatils puissent attirer l'attention des congénères vers la source, alors que les molécules plus lourdes transmettent une information plus complète et plus détaillée.

La persistance (ou rémanence) d'un signal une fois émis, a été mise en évidence dans de nombreux systèmes de marquage odorant. Wellington *et al.*, (1981) fait l'hypothèse d'un lien direct entre rémanence et fonction du signal. Le constat d'une rémanence des signaux de hamsters ou de souris atteignant 40 jours au delà de leur émission permet aux auteurs de suggérer l'existence d'une sélection évolutive en faveur de composés de plus en plus lourds et plus complexes, afin de communiquer des informations elles-mêmes de plus en plus complexes, nécessaires chez des êtres aussi évolués. D'autre part, une évolution des espèces vers une vie plus sociale et hors du sol pourrait avoir fait régresser la communication chimique véhiculée par des molécules volatiles sur de longues distances au profit de l'utilisation de composés plus lourds (Beauchamp *et al.*, 1980). Cette hypothèse est renforcée par l'observation de fréquents comportements de léchage, d'ingestion, de flairage par contact de la source, chez des caviidés, qui permet la détection des molécules non volatiles.

Albone *et al.* (1986) suggèrent deux autres fonctions, plus indirectes, liées aux composés non volatils produits dans certaines sécrétions : premièrement, les molécules non volatiles pourraient servir de précurseurs biochimiques des signaux (eux-mêmes supposés volatils). Un tel mécanisme pourrait avoir évolué de façon à permettre une production plus régulière, où l'activation des signaux se ferait lors de l'émission de la sécrétion sous forme d'un dépôt dans le milieu environnant, et leur permettrait d'avoir une plus grande rémanence.

Le deuxième mécanisme proposé attribue aux composés non volatils un rôle essentiel d'association avec les molécules signal, elles-mêmes supposées volatiles. Une telle association a été démontrée, dans l'urine de souris, entre des composés volatils et des protéines synthétisées sous le contrôle du Complexe Majeur d'Histocompatibilité, où les molécules volatiles seules constituent le signal (Singer *et al.*, 1993). Les protéines urinaires majeures (MUPs) de la souris, elles aussi membres de la famille des lipocalycines, se lient spécifiquement dans l'urine à deux phéromones volatiles, une thiazole et une brévicomine (Bacchini *et al.*, 1991 ; Robertson *et al.*, 1993). L'identité structurelle des protéines présentes dans la muqueuse olfactive de lapins ("odorant binding proteins, OBPs") et de certaines "MUPs" confirme leur rôle de ligand spécifique de certains signaux volatils, et suggère l'existence de fortes contraintes de sélection de leur site de fixation (Garibotti *et al.*, 1997).

Une telle association dans la source sémiochimique accroît la rémanence des signaux volatils ; cependant leur libération est également modulée par le substrat sur lequel ils sont déposés, par les propriétés physico-chimiques des composés volatils de même que par l'hygrométrie ambiante (Regnier et Goodwin, 1977).

2113 - Facteurs de variabilité des signaux chimiques

Dans une revue de synthèse sur la sémiochimie des mammifères, Albone (1990) recense cinq facteurs susceptibles de modifier la source d'un signal : génétique, hormonal, bactérien, alimentaire et environnemental.

_ Le déterminisme génétique

L'effet du génome sur la production de signaux chimiques a été largement étudié chez les rongeurs, par diverses méthodes, de façon à proposer ces hypothèses quant à son mécanisme d'action, et de manière à évaluer les conséquences que cela engendre. Tout d'abord, les études ont concerné l'analyse des variations de profil chimique de sécrétions et ont mis en évidence l'effet lié à la distance génétique des individus. Ainsi, les variations de la sécrétions glandulaire flancale du campagnol *Arvicola terrestris* sont significatives d'une famille à l'autre, tous les individus recevant la même alimentation par ailleurs ; "the most likely factor influencing secretion quality is the gene pool of the population" (Stoddart, 1975). L'urine de souris semble elle-même varier sous les effets de facteurs génétiques

(Novotny *et al.*, 1980) ; ces variations sont d'ordre quantitatives, tout au moins pour ce qui est des molécules volatiles (Schwende *et al.*, 1984a). Entre différentes populations naturelles de musaraignes *Crossidura russula*, Cantoni *et al.* (1996) ont relevé des variations de composition des sécrétions flancales, qu'ils supposent être dues à la distance génétique.

L'effet du génome sur les signaux peut également être appréhendé expérimentalement, par des analyses comportementales. En manipulant à la naissance des portées de spermophiles de Richardson *Spermophilus richardsonii*, de manière à échanger entre deux familles non parentes la moitié des juvéniles, Davies (1982) affirme l'importance liée à la proximité génétique dans les capacités de discrimination des jeunes, indépendamment de l'effet lié à la familiarité habituelle des odeurs d'apparentés. Une expérience similaire effectuée sur des spermophiles de Colombie *Spermophilus columbianus* mène Hare et Murie (1996) à la conclusion que la discrimination des marques n'est pas modulée par cette parenté génétique, mais bien par un processus de familiarisation. Chez le castor, Sun et Müller-Schwarze (1997) ont montré la capacité d'individus adultes à distinguer les sécrétions glandulaires anales de juvéniles apparentés et non apparentés, aucun des deux groupes ne leur étant familier. Le castoreum, lui, ne permet pas cette discrimination. Les auteurs estiment que c'est grâce à la plus grande constance chimique de la sécrétion anale (par rapport au castoreum qui est soumis à des variations saisonnières, et environnementales) que l'apparentement génétique est perceptible. Ils démontrent que le mécanisme sous-jacent est basé sur la comparaison de phénotype ("Phenotype Matching") : par ce processus, un animal peut apprendre à reconnaître un nombre limité de composés ('marqueurs') qui forment un système référentiel de la parenté génétique. Par la suite, soumis à un choix de marques individuelles, il est capable de classer ces différents individus, par comparaison entre les caractéristiques de chacun et ce référentiel. L'avantage de la phase d'apprentissage réside dans la possibilité, même pour les membres du groupe qui ne seraient pas apparentés aux jeunes du groupe social (par exemple un nouveau partenaire sexuel immigrant), de discriminer quels jeunes sont issus génétiquement de leur partenaire.

Chez la souris, Beauchamp *et al.* (1986) ont mis en évidence le rôle primordial (mais non exclusif) du Complexe Majeur d'Histocompatibilité (MHC) dans la discriminabilité entre apparentés et non-apparentés. Un biais dans le système d'appariement a en effet été démontré chez des souris congéniques, en constatant l'accouplement préférentiel entre individus différant uniquement par leur MHC (Yamazaki *et al.*, 1976). Une telle capacité discriminatoire permettant une sélection du partenaire sur une base génétique a de grandes conséquences évolutives. Le MHC est par ailleurs déjà connu pour contrôler le système immunitaire, et constitue une interface entre l'organisme et les signaux de nature chimique lui parvenant du milieu extérieur. "Si on devait désigner un système génétique permettant à un organisme d'évaluer la parentèle, le MHC serait le meilleur. En effet, il s'agit d'un locus multi-allélique des plus variables, sujet à des taux de mutation élevés ; les gènes fournissent à l'animal un signal chimique caractéristique de son génotype" (Beauchamp *et al.*, 1986).

En ce qui concerne le principe d'action du MHC sur la production d'odeurs caractéristiques, une hypothèse est que les gènes du MHC sont à l'origine d'un métabolisme particulier qui est restitué dans les sécrétions urinaires (Beauchamp *et al.*, 1986). Singh *et al.* (1990) précisent chez le rat l'interaction entre la population bactérienne commensale et le système immunitaire individuel aboutissant à la formation d'un profil urinaire individuel. Brown et Schellinck (1992) soulignent également l'importance du régime alimentaire, en plus des micro-organismes et du MHC. Le rôle primordial du MHC serait toutefois indirect, permettant de sélectionner une gamme spécifique de molécules volatiles (Singer *et al.*, 1993).

— *La régulation endocrinienne*

L'influence de l'état endocrinien sur la communication chimique intra-spécifique peut revêtir diverses formes. L'une d'elles concerne les modifications de composition chimique de certaines sécrétions corporelles, et dont les variations sont supposées ou démontrées comme perceptibles par des congénères.

Un grand nombre de travaux concerne la mise en évidence de telles variations en rapport avec la période de reproduction (voir §2114, "analyses chimiques seules"). Chez les mâles adultes, les effets de la dominance hiérarchique -corrélée positivement avec le niveau de testostérone- se retrouvent dans plusieurs sources odorantes, une des plus étudiée étant l'urine : chez la souris (Albone *et al.*, 1986 ; Novotny *et al.*, 1986 ; Schwende *et al.*, 1986), le loup (Raymer *et al.*, 1986) ou le cerf de Virginie (Miller *et al.*, 1998). En effet, l'urine permet d'expulser les déchets du métabolisme, lequel se révèle influençable par les changements hormonaux. Elle peut également être un fluide véhiculant certaines sécrétions glandulaires soumises à régulation hormonale, telle que la glande de coagulation du rat (Gawienowski *et al.*, 1982). Le comportement spécifique de marquage par l'urine des chats mâles pendant la reproduction permet d'inclure les sécrétions glandulaires anales potentiellement porteuses de signaux (Feldman, 1994).

Mais l'état hormonal peut également affecter d'autres types de sécrétion corporelle chez les mâles, tels que les sécrétions huileuses sur la toison des boucs du Cachemire (Hillbrick et Tucker, 1996a), les sécrétions anales du loup (Raymer *et al.*, 1985) ou la glande des flancs des musaraignes (Cantoni *et al.*, 1996).

Quant aux femelles, elles sont particulièrement soumises aux fluctuations hormonales en rapport avec leur cycle œstrien ; la période de l'œstrus agit sur de nombreuses sécrétions, dont le mucus cervico-vaginal des bovins (Klemm *et al.*, 1987 ; Rivard et Klemm, 1989 ; Ma *et al.*, 1995), du cerf de Virginie (Jemiolo *et al.*, 1995), du hamster djungarien *Phodopus campbelli* (Lai *et al.*, 1996). L'urine a également été étudiée pour ses variations cycliques corrélées à la réceptivité sexuelle comme cela a été montré chez l'éléphant d'Asie *Elephas maximus* (Rasmussen *et al.*, 1997), les souris (*Mus musculus*, Sipos *et al.*, 1995 ; *Peromyscus californicus*, Jemiolo *et al.*, 1994). D'autres fluides corporels sont modulés par l'état hormonal, tels que le sérum, le lait et les sécrétions de la glande vulvaire des bovins (Rivard et Klemm, 1989 ; Klemm, 1994), les substances buccales et la glande ventrale des femelles de hamster djungarien (Lai *et al.*, 1996), ou encore la glande de Harder du hamster doré *Mesocricetus auratus* (Sokolov *et al.*, 1994).

Autres que les hormones sexuelles, des modifications endocriniennes peuvent communiquer différentes situations. Les phéromones d'alarme en sont un exemple ; leur existence est supposée dans les sécrétions glandulaires anales de la marmotte commune *Marmota monax* (Haslett, 1973) ainsi que dans les sécrétions métatarsales des cerfs à queue noire *Odocoileus hemionus columbianus* et des cerfs de Virginie *Odocoileus virginianus* (Müller-Schwarze 1971 ; 1977 ; 1980). Chez le cochon domestique, des substances aversives sont également communiquées aux congénères par l'urine (Vieuille-Thomas et Signoret, 1992). Les auteurs s'appuient sur les observations comportementales des animaux placés en situation de stress. Or, cette situation induit un bouleversement hormonal avec notamment l'augmentation brutale de la teneur en catécholamines. La communication d'une situation d'alarme doit pouvoir être rapide, sinon immédiate ; c'est pourquoi une fonction des hormones de stress est probablement de libérer des signaux, plutôt que de les synthétiser. Il n'en va pas de même pour les substances aversives, qui peuvent être communiquées aux congénères même à distance de l'événement traumatique et en l'absence de l'individu stressé (Vieuille-Thomas et Signoret, 1992).

Enfin, il convient de ne pas négliger l'influence de l'état hormonal sur les capacités de réception des signaux chimiques, bien que cet aspect n'ait été que peu étudié. C'est en tous cas une hypothèse retenue chez l'écureuil palmé *Funambulus palmarum* par Alexander et Bhaskaran (1992), et qui mériterait d'être approfondie chez de nombreuses espèces.

La microflore et le parasitisme

Chez, les mammifères, l'existence de populations microbiennes a souvent été démontrée dans de nombreuses parties du corps. Les bactéries notamment en occupent les diverses cavités et poches (Walro et Svendsen, 1982). La diversité de cette microflore, à travers les propriétés d'aérobie ou d'anaérobie, facultatives ou non, sont déterminantes pour le choix de leur milieu nutritif, et pour les métabolites secondaires utilisés et transformés. L'hypothèse selon laquelle ces populations, internes aux individus, seraient responsables, ou du moins impliquées dans la formation de certains signaux, ou d'informations chimiques, a été l'objet d'un certain nombre d'études. Albone (1984) postule que "les substances intervenant dans la communication chimique doivent provenir d'une source suffisamment stable dans le temps et suffisamment sensibles à certains paramètres biologiques pour pouvoir être utilisés par les mammifères. Or, les modifications chimiques issues des bactéries répondent à cette condition".

Si le profil bactérien peut être une caractéristique de l'espèce (Wellington *et al.*, 1979), il peut également varier au sein d'une même espèce et donc se destiner à jouer un rôle dans la communication intra-spécifique. Les individus sociaux, établis en groupes territoriaux, pourraient posséder une population bactérienne commensale commune, à la suite d'infection croisée, et donc influencer l'homogénéité des odeurs des membres pour produire une odeur caractéristique du groupe (Albone, 1984). Une structure non glandulaire bien décrite est celle des sacs à castors, connue d'une part pour abriter une population bactérienne importante chez les castors (Walro et Svendsen, 1982 ; Svendsen et Hunstman, 1988), et d'autre part pour être responsable de la production de signaux contenus dans les marques territoriales (voir travaux de Müller-Schwarze et collaborateurs) ; là encore, un rôle décisif paraît être rempli par la présence de cette microflore.

Par ailleurs, des corrélations entre le profil bactérien et le profil chimique de sécrétions animales ont été mises en évidence : ainsi, par traitement antibiotique chez le loup, Raymer *et al.* (1985) ont noté la disparition de deux composés présents normalement dans les sécrétions anales. Chez l'homme, le dérivé stéroïdien 5α -androsténone trouvé au niveau des aisselles est en réalité un métabolite androgène produit par les glandes sudoripares et transformé par la population bactérienne commensale (Gower, 1990). Cependant, la faible diversité trouvée dans la population bactérienne des sacs anaux du renard roux *Vulpes vulpes* (Ware et Godsen, 1980) ne suffit pas à expliquer par ce seul paramètre la diversité chimique observée (Albone et Perry, 1975). C'est également un paramètre nécessaire mais insuffisant pour coder les signaux fonctionnels issus de la poche inguinale du lapin de Garenne (Merritt *et al.*, 1982).

L'influence des bactéries peut également se situer au niveau de l'activation des marques odorantes, une fois déposées dans l'environnement (Goodrich *et al.*, 1986). Il faudrait donc ne pas se limiter à la considération des bactéries commensales.

L'hypothèse synthétique d'un mécanisme interactif (cité précédemment), dans lequel facteurs génétiques et environnementaux sont nécessaires à la formation des odeurs individuelles, a été proposée ou revisitée par Singh *et al.* (1990), Pearse-Pratt *et al.* (1992), Brown *et al.* (1990) et Brown et Schellinck (1992).

_ Le régime alimentaire

La composition chimique de plusieurs sécrétions animales se révèle étroitement liée à la qualité du régime alimentaire. Il est généralement admis que de nombreuses molécules participant à la communication chimique seraient des métabolites secondaires issus du tube digestif, qui pourraient être récupérés par l'organisme et concentrés dans certaines structures sécrétrices (glandulaires ou non) pour y être éventuellement transformées puis sécrétées. Chez le castor, Tang *et al.* (1993) ont établi une corrélation entre certains composés retrouvés dans la fraction phénolique du castoreum (monoterpènes oxygénés), et des composés majoritaires, incomplètement métabolisés, de végétaux ligneux ingérés. Quelques travaux considèrent les variations de composition chimique de la substance impliquée, en contrôlant expérimentalement le régime alimentaire d'animaux domestiques ou maintenus en captivité. Ainsi, les profils volatiles urinaires de la vache semblent plus influencés par la qualité du régime alimentaire que par le cycle sexuel (Albone *et al.*, 1986). Pendant la saison de reproduction, la toison du bouc du Cachemire est imprégnée de sécrétions de nature lipidique ; or, la composition et la quantité d'acides gras semblent inféodés à la qualité du régime alimentaire (Hillbrick et Tucker, 1996b). Par conséquent, les auteurs font l'hypothèse qu'une bonne nutrition augmente le succès reproducteur des mâles en augmentant les chances de déclencher l'ovulation des femelles.

D'autres travaux mettent en évidence, par des tests comportementaux, les capacités de discrimination par les individus d'une espèce donnée de diverses odeurs. Skeen et Thiessen (1977) démontrent la préférence de jeunes gerbilles pour des odeurs corporelles d'individus ayant un régime alimentaire similaire au leur. Chez la souris, l'attraction des juvéniles pour l'odeur du nid de la mère semble dépendre de son régime alimentaire, plus que de son MHC. Lors de tests olfactifs trans-spécifiques, Brown *et al.* (1996) démontrent que des rats parviennent à discriminer deux odeurs de souris ne différant que par leur régime alimentaire, mieux qu'ils ne le font entre des odeurs de souris non congéniques nourries de la même façon. Enfin, les campagnols des champs parviennent à détecter chez leur congénères les variations de contenu protéique du régime alimentaire, dans chacune de ces trois sources corporelles différentes : sécrétion anogénitale, urine et faeces ; une telle capacité peut être mise à profit pour sélectionner un partenaire sexuel de bonne qualité (Ferkin *et al.*, 1997).

Un autre aspect du régime alimentaire est illustré par l'étude de Galef Jr (1986). Il montre que les rats sont capables d'exploiter des indices relatifs à la nourriture ingérée par un autre rat, au moyen d'une information transmise passivement et présente dans les signaux odorants ; ces indices lui permettent à la fois de savoir quoi manger et où trouver la nourriture. De plus, ces signaux s'avèrent différents de l'odeur de la nourriture elle-même. Il semble que chez les rats, les processus d'ingestion, de digestion et de respiration produisent des sous-produits odorants ayant valeur de signaux relatifs à l'identification du régime, qui orientent les congénères dans leur comportement alimentaire futur. Ces résultats attirent l'attention sur l'importance possible de l'extraction d'information, complémentaire à l'émission de signaux formalisés, dans la communication chez les vertébrés.

2114 - Concepts méthodologiques développés pour analyser les signaux chimiques

– *Le test comportemental*

Cette méthode est basée sur la réaction différentielle (comportementale ou physiologique) d'individus soumis à une série de substances appartenant à des conspécifiques et modulées par un ou plusieurs facteurs contrôlés par l'expérimentateur. Classiquement, la **présentation simultanée d'odeurs deux à deux** permet l'analyse comparée directe de la fréquence, la durée ou encore l'amplitude des réactions caractéristiques vis-à-vis des deux sources. Lorsque l'on conclut à une différence significative, on fait l'hypothèse que si l'individu est à même de distinguer les deux odeurs, celles-ci contiennent une information chimique permettant sinon la reconnaissance, du moins la discrimination de diverses modalités d'un facteur. Cette méthode a permis à Sun et Müller-Schwarze (1997) de mettre en évidence la capacité de castors adultes à discriminer les sécrétions glandulaires anales de juvéniles apparentés de celles de juvéniles non apparentés, indépendamment de leur degré de familiarité ; le lémurien à queue annelée *Lemur catta* est capable de distinguer les marques de son propre groupe social de marques étrangères (Ramsay et Giller, 1996).

Quelques travaux utilisent également des tests discriminatoires avec présentation d'un seul stimulus à la fois et comparaison de scores comportementaux variés d'un même animal vis-à-vis de ces stimuli successivement évalués (Belcher *et al.*, 1986).

Une autre procédure expérimentale, la **technique d'habituation-déshabituaton**, permet également d'évaluer la capacité d'individus testés à discriminer plusieurs odeurs (voir Gregg et Thiessen, 1981 ; Halpin 1986 ; Clark, 1982 ; Brown *et al.*, 1990). Cette technique est utilisée quand les individus soumis à un choix simultané ne montrent pas de variation comportementale significative. Elle consiste en la présentation successive de différents stimuli, chacun présenté de façon répétitive envers un même animal testé. Ces répétitions ont pour effet de diminuer progressivement l'intensité de la réponse de l'individu testé (habituation) ; à ce stade, un nouveau stimulus est présenté ; différant du premier par un certain nombre de paramètres biologiques connus. Si l'animal réagit à nouveau fortement, c'est qu'il parvient à distinguer ce stimulus du précédent. L'expérimentateur déduit l'existence, dans la substance testée, d'une information chimique concernant le paramètre biologique à l'origine de cette différence. Au cas où aucune variation de l'intensité de réponse n'apparaît, on conclut à l'incapacité pour l'animal de discriminer entre les deux odeurs. Cette méthode a permis de vérifier l'influence de diverses régions du Complexe Majeur d'Histocompatibilité (MHC) de rats sur l'odeur individuelle de leur urine (Brown *et al.*, 1990).

Une dernière technique, utilisable uniquement sur des individus en captivité (à l'égal de la méthode précédente), consiste à **entraîner** un certain nombre d'individus à apprendre et reconnaître une odeur individuelle donnée au moyen d'un système de **récompense** (Singer *et al.*, 1993). Une fois cette étape franchie, les individus sont soumis à un choix entre l'odeur apprise et une odeur différente selon un ou plusieurs critères contrôlés ; si le choix de l'odeur apprise est systématique, il démontre la capacité des individus à discriminer les deux sources odorantes et permet de conclure quant à la présence dans la substance testée d'un signal relatif au facteur de variabilité.

Les tests biologiques chez les mammifères peuvent se présenter sous de multiples aspects, et s'adaptent généralement aux particularités morfo-anatomiques de chaque espèce étudiée. Par exemple, la recherche des phéromones sexuelles chez des espèces capables de produire le comportement caractéristique du flehmen utilise précisément ce comportement dans des tests olfactifs (Crump *et al.*, 1984 chez *Odocoileus hemionus columbianus*). Chez l'éléphant d'Asie, Rasmussen *et al.* (1997) mesurent un niveau de référence basé sur la fréquence moyenne de flehmen effectués par les mâles en réponse à la détection de 500 ml

d'urine de femelle en pré-ovulation (dont on est sûr de la présence de la phéromone). Ils testent ensuite l'activité de diverses fractions et mélanges synthétiques par rapport à cette valeur de référence. La recherche des signaux émis par les femelles et stimulant l'activité sexuelle est également basée sur les comportements d'approche et de tentative de monte par les mâles ; Rivard et Klemm (1989) établissent chez les bovins un test biologique constitué d'une quinzaine de comportements des mâles, dont l'attrance pour les substances corporelles ainsi que plusieurs réponses consécutives de préparation sexuelle, intervenant selon une séquence spécifique et stéréotypée.

Le test biologique est également intimement lié à la fonction remplie par le signal étudié : les phéromones d'alarme du cerf mulot (Müller-Schwarze, 1980) sont recherchées en testant l'effet de sécrétions métatarsales sur l'interruption de la prise alimentaire, les différentes postures d'alerte et les déplacements en va-et-vient des individus testés.

La mise au point d'un test biologique particulièrement sophistiqué est illustrée par l'ensemble des travaux concernant l'étude des signaux chimiques déposés lors du marquage territorial du castor canadien, étude appliquée uniquement sur des populations naturelles. Le castor est un rongeur territorial et hautement social ; les adultes procèdent au marquage de leur domaine vital en fabriquant des monticules à partir de boue transportée hors de l'eau et accumulée sur la berge ou émergeant de la rivière. Ils l'enfourchent ensuite et y déposent un mélange de castoreum et de sécrétions glandulaires anales. Une procédure expérimentale préliminaire est développée par Butler et Butler (1979) qui recherchent la présence dans le castoreum de signaux relatifs au sexe de l'individu émetteur ; leur test consiste en une présentation simultanée de deux monticules artificiels dont un est neutre et l'autre porteur de castoreum ; ils enregistrent alors les réactions de flairage et de marquage des résidents envers chacun des monticules, qui leur permettent de supposer l'existence de tels signaux. Müller-Schwarze *et al.* (1983) présentent un seul stimulus alternativement, monticule odorant (pourvu de castoreum commercial) ou monticule neutre (contrôle). Ceci leur a permis de déterminer une séquence comportementale caractéristique de la détection du castoreum : les castors passent plus de temps autour de ces monticules odorants que sur des monticules neutres, battent de la queue plus fréquemment, effectuent des visites terrestres plus longues et plus fréquentes ; une fois à terre, ils flairent, grattent, quelquefois détruisent les monticules odorants, et finissent par les enfourcher pour les surmarquer. Müller-Schwarze *et al.* (1986) entreprennent alors de vérifier l'origine des substances responsables d'une telle activité biologique, et de tester des fractions chimiques du castoreum : le test biologique est constitué par le nombre de visites terrestres, ainsi que du temps total passé à terre. Par la suite, Houlihan (1989) va jusqu'à tester des composés isolés de cette sécrétion ; pour cela, il considère 5 réponses différentes, sélectionnées pour leur aptitude à différencier les monticules marqués des monticules neutres : les visites terrestres et la séquence comportementale décrite initialement, de même que les réponses nocturnes effectuées en dehors de la période du test constituent les seules réponses spécifiques du test. Un niveau général de l'activité des substances testées est établi au moyen de 'scores' exprimant l'induction des comportements (présence/absence), ou leur intensité (fréquence et durée).

C'est malgré tout la durée totale passée à terre qui reste la variable la plus discriminante (Müller-Schwarze et Houlihan, 1991). Schulte *et al.* (1994) reprennent les séquences comportementales précédemment citées en les envisageant selon trois critères : la proportion des tests engendrant chaque comportement (critère d'inductibilité "elicitation"), le degré de complexité de la réponse lors de la visite terrestre (tient compte du nombre de comportements observés dans cette séquence ; "completeness"), et enfin l'intensité de chaque comportement de par leur durée et leur fréquence d'apparition ("strength"). D'autre part, ils établissent une échelle de référence allant d'un indice de réponse minimale (obtenu pour des

monticules neutres) à l'indice maximal lors de la présentation du castoreum entier. Ils parviennent à classer l'activité biologique des différentes fractions sur cette échelle. Une analyse multivariée permet d'appréhender l'ensemble des facettes considérées pour chaque comportement, et fournit un premier axe résumant 75% de la variabilité totale, directement interprétable en terme d'activité biologique (Schulte *et al.*, 1995).

– *Analyses chimiques seules*

Les premières analyses chimiques de substances naturelles de mammifères ont été réalisées dans le but de servir la chimie des parfums (analyses du castoreum chez le castor, Lederer, 1946, 1950). Par la suite, l'appareillage et les technologies permettant d'atteindre une sensibilité et une puissance croissantes, la discipline s'est considérablement développée, révélant son intérêt dans la contribution à la compréhension de la communication chimique.

Ainsi, de nombreuses substances sécrétées ou excrétées par un organisme, et dont l'activité phéromonale a auparavant été montrée ou du moins suspectée, ont fait l'objet d'analyses chimiques. Toutefois, toute recherche analytique d'une sécrétion est sélective, car orientée sur un nombre restreint de classes de composés, et contrainte par le protocole de collecte de la substance, ainsi que par les diverses manipulations préliminaires à la préparation des échantillons. Ainsi, une recherche globale de la composition chimique de la sécrétion oculaire blanche du rongeur *Aplodontia rufa* a permis d'évaluer les teneurs en protéines, en lipides et en hydrocarbures, chacune de ces catégories faisant l'objet d'un protocole d'extraction particulier (Hackmann *et al.*, 1990).

Le choix d'un appareillage doit être fait en fonction de la classe des composés à analyser, chacun possédant ses propres caractéristiques et donc également ses limites (Albone 1984). Sachant notamment que la quantité relative des composés dans un mélange n'est pas souvent corrélée à leur perceptibilité (ou propriété organoleptique), il faut tenir compte de la sensibilité de l'appareil, qui ne permet pas toujours de détecter les composés minoritaires dans le mélange, malgré leur présence et leur importance.

Une méthode généralement adoptée en chimie des substances biologiquement actives consiste en la recherche restreinte aux molécules du mélange les plus variables entre différentes catégories d'échantillons. De telles variations peuvent être corrélées au **sexe** des individus, comme cela a été démontré dans les sécrétions de la glande de poitrine du galago, *Galago crassicaudatus* (Crewe *et al.*, 1979), dans l'urine de souris (Schwende *et al.*, 1986) ou de tupaïa *Tupaia belangeri* (Stralendorff, 1987). Ces variations peuvent également être liées au niveau de maturité sexuelle, ou à la **position hiérarchique** des individus (urine de souris, Novotny *et al.*, 1990 ; sécrétion inter-digitale du cariacou, Gassett *et al.*, 1996, ou sécrétion frontale Gassett *et al.*, 1997). Enfin, la variation de la concentration relative de composés chimiques peut encore être liée à la **période** à laquelle les échantillons sont prélevés.

Les premiers travaux postulent que si des variations de profil chimique sont constatées, il est alors légitime de considérer que l'information véhiculée varie au moins autant (Stoddart *et al.*, 1975), hypothèse qui est fortement discutable. En revanche la découverte de tels composés "inhabituels", permet souvent de suspecter leur responsabilité ou contribution à la formation du signal (Schwende *et al.*, 1986) ; cette position, plus récente, est également plus nuancée.

L'utilisation de cette méthode s'est avérée particulièrement adaptée à l'étude des signaux chimiques impliqués dans le processus de **lareproduction**. Beaucoup de travaux relatifs à la recherche de phéromones sexuelles chez les mammifères ont utilisé la saisonnalité naturelle de la production de tels signaux, ou encore le lien apparemment très étroit entre cette production et le niveau hormonal des individus, pour effectuer une analyse comparée rigoureuse des profils chimiques. L'alternance naturelle des différentes phases du cycle œstrien permet de rechercher la spécificité chimique de sécrétions produites pendant le pré-œstrus (sécrétions vaginales de vache, Ma *et al.*, 1995) ou de l'œstrus (urine et sécrétions vaginales de femelles *Odocoileus virginianus*, Jemiolo *et al.* 1995 ; urine de jument, Ma et Klemm, 1997 ; urine de chienne, Schultz *et al.*, 1985). Une saisonnalité marquée de la reproduction, corrélée à celle des taux de testostérone chez les mâles reproducteurs, permet également de rechercher les molécules hormone-dépendantes (*Odocoileus virginianus*, Miller *et al.*, 1998 ; urine de renard *Vulpes vulpes*, Bailey *et al.*, 1980).

Cette recherche peut également être expérimentale : il est en effet possible d'analyser le contenu chimique d'une substance émise -et surtout ses variations- par un individu dont on contrôle et on module le taux hormonal. Ainsi, Raymer *et al.* (1986) ont effectué une analyse comparée du profil chimique des composés volatils de l'urine de loup (*Canis lupus*), entre des individus intacts, castrés, ou castrés à qui l'on administre des injections intra-musculaires d'hormone sexuelle (testostérone, progestérone, ou œstrogènes). Une expérience similaire a été conduite chez les boucs du Cachemire *Capra hircus laniger* (Hillbrick *et al.* 1995) et chez les souris mâles (Schwende *et al.*, 1986)

Quels que soient la méthode employée et la performance de l'outil analytique utilisé, une analyse chimique ne remplace à l'évidence pas la perception des signaux chimiques par les organismes vivants. Ainsi, une complémentarité entre deux disciplines, l'éco-éthologie et la chimie des phéromones, s'avère plus que jamais nécessaire à l'étude des systèmes de communication chimique intra-spécifiques.

Stratégie mixte de recherche guidée par la réponse ("response-guided strategy", Albone, 1984)

Une définition précise du test biologique ("bioassay"), tel qu'il est employé dans cette méthode, est donnée par O'Connell (1977) : il s'agit d'une procédure visant à utiliser une réponse comportementale ou physiologique unique afin d'évaluer les étapes progressives issues du fractionnement chimique, qui conduit à l'isolement et à l'identification des composés actifs impliqués dans le système de communication chimique d'un animal. Müller-Schwarze (1977) recommande une observation préalable et très complète des comportements animaux dans leur contexte social : "Our first concern should be how biologically sound a bioassay will be, and not how practical."

Développée à l'origine sur l'étude des systèmes de communication chimique des insectes, la stratégie orientée par la réponse ("response-guided strategy") est une méthode adaptée au cas des mammifères et largement décrite par Albone (1984 ; 1990 ; Albone *et al.*, 1986). Elle consiste en une étude sémio-chimique ayant recours à un test biologique simple et fiable qui guide, à travers des applications répétées, le chimiste vers les composés biologiquement actifs, à la suite de fractionnements successifs d'une substance (considérée comme un mélange sémio-chimique). Ces composés isolés grâce à leur activité biologique peuvent ensuite être identifiés. L'étape ultime consiste à reproduire le mélange actif par une synthèse de tous ses composants, afin de vérifier la détermination chimique et surtout de tester son activité biologique attendue comme similaire au mélange naturel. Dès 1974, Müller-Schwarze et ses collaborateurs effectuent une telle démarche afin de tester l'activité biologique de huit composés synthétiques, isolés ou mélangés, déterminés dans la sécrétion

subauriculaire de mâles de l'antilope américaine *Antilocapra americana* ; ils obtiennent l'activité majoritaire d'une molécule, l'acide isovalérique. Dans le même temps, une phéromone de marquage est isolée par Thiessen *et al.* (1974) chez la gerbille de Mongolie *Meriones unguiculatus* en employant la stratégie orientée par la réponse : il s'agit de l'acide phénylacétique, trouvé dans les sécrétions glandulaires ventrales.

Il est toutefois de nombreuses situations où les signaux chimiques ne se prêtent pas à un tel système de recherche ; ainsi, par exemple lorsqu'intervient un grand nombre de molécules dans la formation d'un signal, l'activité biologique mesurée risque de chuter précocement dès les tout premiers fractionnements. Cependant, cette méthode a été appliquée sur un grand nombre de sécrétions dans la majorité des espèces de mammifères dont le système de communication chimique a été étudié ; le tableau 11 en est une illustration

._ Stratégie de recherche de l'image chimique

Quelles sont les stratégies permettant l'étude de ces signaux d'une grande complexité? Albone (1984 ; 1990) développe la stratégie de recherche de l'image chimique. Au lieu de supposer que tout mammifère produit, au milieu d'un ensemble de composés dépourvus de signification, un petit nombre de substances induisant des réponses comportementales caractéristiques chez un individu de la même espèce (concept de phéromone) il développe une approche alternative holiste considérant la nature de l'image chimique présentée par un animal dans son ensemble. L'ambition de cette stratégie est de décrire les images chimiques telles qu'elles sont perçues par l'animal. Auparavant, Beauchamp *et al.* (1976) avaient suspecté l'absence probable de signification d'une molécule isolée du mélange chimique au même titre que celle d'une note de musique tirée d'une partition. Les travaux avancés sur le système de communication chimique du castor nord-américain concluent aussi à un fonctionnement du type 'odeur-image', aussi Müller-Schwarze *et al.* (1986) préconisent-ils d'utiliser la stratégie de recherche d'une image chimique.

Cependant, cette ambitieuse stratégie de recherche se trouve confrontée à l'impossibilité d'accéder d'une part à la totalité de la composition chimique de toute substance, et d'autre part au signal perçu par l'animal. A ce titre, Natynczuk et Albone (1992) fournissent deux définitions précises de la signalisation chimique autorisant la communication chimique entre deux animaux, selon que l'on considère la perception de ces signaux ('image chimique') ou leur mise à disposition dans le milieu ('information chimique'). Ainsi, dans la mesure où l'environnement chimique est profilé et organisé, il contient des **informations chimiques**, mises à disposition et décodables par les individus les rencontrant. **L'image chimique** est une information chimique perçue par un organisme c'est-à-dire assimilée, intégrée dans les centres nerveux supérieurs, à laquelle il peut répondre.

L'existence d'un premier décalage entre production et perception semble donc admise. Cependant, alors que la recherche analytique se penche sur l'information chimique contenue dans diverses sécrétions animales, un deuxième décalage apparaît, car toute analyse chimique est condamnée à être limitée par le degré de résolution, de sensibilité et de sélectivité des outils analytiques utilisés, et par les orientations et les choix de l'analyste sur la classe de composés à analyser. Au vu de ce double obstacle, il serait donc fortuit que l'information chimique résultant de l'analyse corresponde à sa signification sémiochimique (Albone, 1984 ; Natynczuk et Albone, 1992). En proposant une analyse des systèmes d'information complexes, Beecher (1989) insiste lui aussi sur le fait que ce système de signature n'implique pas automatiquement l'extraction par un individu récepteur de toute l'information contenue, extraction exhaustive peu probable compte-tenu de la recherche généralement sélective d'une petite fraction de l'information (telles que l'identification du degré d'appareillage, ou de la réceptivité sexuelle d'un congénère).

Tableau 11 : Travaux ayant eu recours à la stratégie orientée par la réponse, sur des signaux chimiques de mammifères

Auteurs	Espèce étudiée	Substance analysée	Test biologique	Composés Actifs
Müller-Schwarze, 1971	Cerf à queue noire <i>Odocoileus hemionus columbianus</i>	Sécrétion glandulaire tarsale	Durée de flairage + Durée de léchage	Fraction contenant le composé majeur cis-4-hydrododec-6-enoic
Thiessen <i>et al.</i> , 1974	Gerbille de Mongolie <i>Meriones unguiculatus</i>	Sécrétion glandulaire ventrale	Conditionnement et aversion	Acide Phénylacétique
Crump <i>et al.</i> , 1984	Cerf à queue noire <i>Odocoileus hemionus columbianus</i>	Urine de femelles en œstrus	Taux et durée du flehmen	
Singer <i>et al.</i> , 1984	Hamster doré <i>Mesocricetus auratus</i>	Sécrétion vaginale	Réponse copulatoire du mâle	Composés non volatiles
Katsir <i>et Crewe</i> , 1980	Galago <i>Galago crassicaudatus</i>	Sécrétion de la glande poitrinaire		
Smith III <i>et al.</i> , 1985	Galago <i>Galago crassicaudatus</i>	Sécrétions circumgénétales	Discrimination du sexe de l'émetteur des marques	Mélange actif synergique de squalène, d'esters d'acide butyrique et de composés plus volatils.
Belcher <i>et al.</i> , 1986				
Goodrich <i>et al.</i> , 1986	Souris <i>Mus musculus</i>	Sécrétions de glandes anales	Variations du rythme cardiaque	18 composés majeurs (de famille moléculaire diverse)
Jemiolo <i>et al.</i> , 1986	Souris <i>Mus musculus</i>	Urine de femelles adultes groupées	Retard physiologique de la puberté	Mélange de 6 composés majeurs (3 cétones, 2 acétates, 1 pyrazine)
Jemiolo <i>et al.</i> , 1994b	Souris	Urine de femelles adultes groupées	Retard physiologique de la puberté	2,5-diméthylpyrazine
Wilson, 1980	Renard roux <i>Vulpes vulpes</i>	Sécrétion Anale	Comportement de marquage	Iso-pent-3-enyl sulfide + phényléthyl méthyl sulfide
Klemm <i>et al.</i> , 1987	Vache	Urine	Comportement sexuel du mâle	3-méthyl-butyl méthyl sulfide
Stralendorf, 1987	Tupaia <i>Tupaia belangeri</i>	Mucus cervico-vaginal pendant l'œstrus		6 composés différents
		Urine mâle	Surmarquage par 'cinning'	Fraction lipophile basique (sous-fractions I et III)

Tableau 11 (suite)

Auteurs	Espèce étudiée	Substance analysée	Test biologique	Composés Actifs
Singer, 1991	Hamster <i>Mesocricetus auratus</i>	Sécrétion vaginale de femelles en œstrus	Comportement sexuel du mâle	Aphrodisine (protéine de la famille des lipocalycines) + <i>ligand volatil(?)</i>
Singer <i>et al.</i> , 1993	Souris <i>Mus musculus</i>	Urine	Souris entraînées à détecter et choisir une odeur donnée	Volatils associés dans l'urine aux protéines issues du MHC
Müller-Schwarze <i>et al.</i> , 1986	Castor nord-américain <i>Castor canadensis</i>	Castoreum	Nombre de visites terrestres + durée de la visite	Mélange (redondance)
Svendensen et Huntsman, 1988	Castor nord-américain <i>Castor canadensis</i>	Castoreum		Fraction neutre et phénolique active
Houlihan, 1989	Castor nord-américain <i>Castor canadensis</i>	Castoreum		4 composés isolés (Acétophénone ; 1,2-benzènediol ; 4-méthoxyphénol ; p-éthylphénol)
Müller-Schwarze et Houlihan, 1991	Castor nord-américain <i>Castor canadensis</i>	Castoreum Sécrétion anale		26 composés ayant un effet comparable au castoreum
Schulte <i>et al.</i> , 1994	Castor nord-américain <i>Castor canadensis</i>	Castoreum	Probabilité de Flairage + Nombre de visites terrestres (3 critères d'activité)	Mélange de 26 composés (14 phénoliques et 12 neutres) actif
Signoret, 1990	Sanglier <i>Sus scrofa</i>	salive mâle (Pheromone sexuelle)	Comportement sexuel mâle	16-androstènes
Rasmussen <i>et al.</i> , 1997	Elephant d'Asie <i>Elephas maximus</i>	Urine femelle (Pheromone sexuelle)	Taux de flehmen	Un composé unique (Z)-7-dodecen-1-yl Acetate

Parce que les organes sensoriels d'un animal ne détectent pas et ne répondent pas aux mélanges chimiques de la même manière que le ferait une procédure analytique quelconque, il est très peu probable que l'image chimique perçue par un animal ressemble au profil d'une source sémi chimique produite par une procédure analytique donnée. Par exemple, il est maintenant bien connu que des composés minoritaires d'un mélange peuvent être perçus de façon dominante, qualitativement. C'est pourquoi il existe des lacunes entre les informations chimique, analytique et sémi chimique, qui restent à explorer.

Finalement, Novotny *et al.* (1990) mettent en garde contre une adhésion totale à l'une ou l'autre des deux stratégies, et Schulte *et al.* (1995) suggèrent que les concepts concernant la composition d'un message chimique (un composé -une phéromone- induit une réponse spécifique vs concept de l'odeur-image) ne soient pas mutuellement exclusifs. Ainsi, une sécrétion chez un mammifère social pourrait être considérée comme une image chimique, tout en contenant des phéromones fonctionnelles. Dans le même esprit, les travaux de Belcher *et al.* (1986) sur le système de communication du tamarin *Saguinus fuscicollis* les conduisent à proposer l'hypothèse que les signaux relatifs au sexe et à la sous-espèce, présents dans les sécrétions circumgénitales, pourraient être transmis sous la forme de profils chimiques élaborés représentant une image chimique ; toutefois, ils procèdent à une recherche des principaux composants du signal, comme ils le feraient de phrases-clés au milieu d'un texte général.

_ Méthodes d'analyse des profils chimiques complexes

a) Méthodes visuelles (non statistiques)

De simples observations de variations de concentration relative de divers composés volatils d'urine de loup sont effectuées par Raymer *et al.* (1986), qui modulent expérimentalement les niveaux hormonaux d'individus captifs afin que chaque animal soit son propre témoin ; ils concluent à une variation nette de 17 pics sur 77. Sur le même principe, Hillbrick *et al.* (1995) constatent les variations quantitatives apparentes de 37 acides gras déterminés présents sur la toison de chèvres du Cachemire, d'après leur concentration relative moyenne. Pour que cette technique porte ses fruits, il faut qu'elle soit appliquée à des sécrétions comportant soit un nombre limité de molécules, soit que les variations soit d'une grande ampleur et ciblée sur quelques pics apparaissant majoritaires au moins dans quelques catégories.

b) Méthodes statistiques

] tests univariés

Stoddart *et al.* (1975) ont mené l'analyse chimique des glandes des flancs d'*Arvicola terrestris*, et se sont concentrés sur les variations de composition chimique selon le sexe, la famille, la population d'origine et le statut reproducteur de chaque individu. Ils ont démontré l'existence d'un effet 'sexe' en comparant les valeurs moyennes de chacun des pics présents dans la sécrétion. Un exemple plus récent d'analyse univariée est décrit par Ma et Klemm (1997), Miller *et al.* (1998) ou encore Gassett *et al.* (1996 ; 1997) : ces derniers recherchent l'effet du statut social sur la variabilité de la composition chimique de sécrétions du cerf de Virginie. Chacun des 40 pics trouvés a fait l'objet d'un test indépendant, le seuil de significativité étant choisi à $p=0.10$. Le problème posé par cette méthode est que plus le nombre de pics dans un mélange est grand, moins les tests univariés sont puissants : la répétition d'un grand nombre de ces tests augmente énormément le risque d'erreur ce qui conduit à fausser les conclusions biologiques.

] tests multivariés

Selon Natynczuk et Albone (1992), les méthodes multivariées permettent la comparaison d'échantillons dont on suppose que la variabilité puisse provenir de diverses causes ; de telles techniques semblent plus appropriées que les méthodes univariées pour l'analyse de matériel sémi chimique, en particulier parce qu'il pourrait avoir justement de multiples origines.

L'analyse discriminante (ou "Computerized pattern recognition", Smith III *et al.*, 1985) a été développée pour étudier les systèmes de communication chimique complexes ; cette méthode permet la comparaison de profils chimiques individuels incluant de nombreuses molécules. Elle permet de prédire l'appartenance de sécrétions issues de donneurs inconnus à diverses catégories (tels que le sexe et la sous-espèce chez le tamarin). Elle nécessite toutefois une grande quantité préalable d'échantillons en provenance d'individus connus exactement, ce qui permet de sélectionner les 'descripteurs' les mieux à même de séparer les divers groupes (mâles *vs* femelles ; une sous-espèce *vs* une deuxième) ; c'est alors qu'un second lot d'échantillons inconnus, est classé selon les critères de l'analyse. Plus grand est le taux de classification correcte de ce lot, plus grande est la probabilité qu'il existe une relation directe entre la concentration relative des composés impliqués dans l'analyse discriminante et leur rôle dans le signalement des paramètres biologiques étudiés (sexe, sous-espèce).

L'Analyse en Composantes Principales (ACP) : Smith III *et al.* (1985) préconisent l'emploi d'une telle technique lorsque l'on dispose d'un échantillonnage trop petit pour utiliser la méthode prédictive précédente. Les premiers axes principaux formés par les variables indépendantes recalculées restituent en général la majorité de la variabilité totale ; après avoir interprété leur significativité, il s'agit d'évaluer la séparation des profils selon des groupes relatifs à certains paramètres biologiques. Ainsi, les chromatogrammes aux profils similaires peuvent être regroupés selon des critères biologiques importants tels que la sous-espèce (Smith III *et al.*, 1985), l'âge, le sexe, le statut reproducteur ; on peut alors supposer que de telles informations chimiques sont codées par la substance analysée (Natynczuk et Albone, 1992).

Par une modélisation sur simulation de profils multivariés, Beecher (1989) souligne les avantages et inconvénients respectifs de l'analyse discriminante et de l'ACP, et introduit l'approche de la théorie de l'information ("information theory approach") comme une mesure de la capacité d'informations contenues dans certains types de signaux.

L'Analyse Factorielle des correspondances (AFC) Alors qu'avec l'ACP, les facteurs principaux sont des combinaisons linéaires des variables (composés) permettant la projection d'objets (individus) dans l'espace de ces variables, l'AFC permet le calcul de facteurs en tant que combinaisons linéaires à la fois des variables et des objets et donc autorisent la projection simultanée dans l'espace des variables et des objets. Dans le cadre de l'analyse de profils chimiques individuels, l'avantage de l'AFC, selon Cantoni *et al.* (1996), réside dans la possibilité de visualiser et de mesurer les relations entre individus, d'une part, entre les pics ou encore entre individus et molécules. Il s'agit donc de méthodes visuelles multivariées ; d'autre part, afin de tester une différence statistique entre des profils de sécrétion flancale de deux populations différentes de musaraignes *Crossidura russula*, les auteurs appliquent le test de Mantel (voir détails dans Cantoni *et al.*, 1996).

212 - OBJECTIFS POURSUIVIS

Afin d'analyser le mécanisme par lequel les marmottes alpines laissent à disposition de leurs congénères des informations regardant divers aspects de leur identité, de leur qualité de résidentes, et de percer l'énigme d'une telle signalétique, efficace même en l'absence de l'émetteur, nous avons établi une expérimentation sur les individus d'une population naturelle, et mis en place une stratégie de 'recherche orientée par la réponse' (Albone, 1984) afin d'isoler de la substance de marquage les composés susceptibles d'être impliqués dans la formation des signaux chimiques et d'en déterminer la structure. Il s'agit de la première étude relative à l'écologie chimique chez un sciuridé, c'est-à-dire une analyse éco-éthologique couplée à une analyse chimique des substances impliquées dans la communication chimique.

La communication par les odeurs, ou plus généralement par les signaux chimiques, au vu de son importance dans un grand nombre d'espèces animales, a fait l'objet d'un nombre d'études croissant, et on recense une hausse particulièrement récente de la mise en œuvre de techniques analytiques adaptées au cas des mammifères. Au sein des espèces du genre *Marmota*, les travaux ont tout d'abord porté sur une description détaillée du comportement de marquage (*M. marmota* : Koenig, 1957 ; Barash, 1976 ; *M. flaviventris* : Armitage 1974 ; 1976) ; puis l'étude de la relation entre ce comportement et son contexte général a permis de soulever de nombreuses hypothèses quant à la fonction dans la communication intraspécifique (*M. marmota*, Lenti-Boero, 1992 ; 1995 ; *M. caligata* : Taulman, 1990 ; *M. monax* : Haslett, 1973 ; Ouellet et Ferron, 1988). Plus récemment, la quête des informations contenues dans les sécrétions corporelles, échangées ou transmises indirectement, a conduit à la mise en place de tests comportementaux, menés soit sur des individus maintenus en captivité *M. caligata*, Barash, 1989 ; *M. monax* : Hébert et Prescott, 1983 ; Hébert et Barrette, 1989) soit sur des individus dans leur milieu naturel : chez la marmotte commune *M. monax* (Meier, 1991) ; la marmotte alpine *M. marmota* (Coulon *et al.*, 1994), la marmotte dorée *M. caudata aurea* (Blumstein et Henderson, 1996) et la marmotte à ventre jaune *M. vancouverensis* (Brady, 1997).

La première étape de cette stratégie de recherche a donc consisté en l'élaboration d'un test expérimental -ou test olfactif- visant à provoquer la réaction de marmottes territoriales face à des marques étrangères à leur groupe et situées expérimentalement au cœur de leur domaine vital. A l'issue d'un grand nombre de ces tests, au cours desquels un choix entre un support marqué et un support témoin (de contrôle) était systématiquement proposé aux marmottes, nous avons recherché quelles variables comportementales s'avéraient statistiquement caractéristiques de la détection de ces marques étrangères. Ces variables devaient alors constituer notre 'test biologique'.

Munis de ce test, nous avons entrepris la vérification de l'origine exacte de la substance de marquage, en testant des sécrétions corporelles isolées au moyen d'une méthode de collecte directe sur les animaux capturés. Nous discutons ensuite l'hypothèse émise par Rausch et Rausch (1971), puis reprise récemment par Rausch et Bridgens (1989) et Blumstein et Henderson (1996), selon laquelle l'ensemble des espèces du genre *Marmota* sont pourvues de deux types de glandes faciales, l'une temporale, l'autre commissurale, toutes deux fonctionnelles et impliquées dans la communication chimique directe ou indirecte selon les espèces. De plus, nous avons procédé à une détermination histologique de la zone émettrice des signaux, pour en confirmer la structure glandulaire, comme cela a déjà été reporté chez d'autres espèces de marmottes néarctiques et paléarctiques (Rausch et Bridgens, 1989 ; Ad'Ya, 1994).

Conformément à la stratégie adoptée, nous avons alors entrepris de connaître l'activité biologique de certaines fractions isolées du dépôt de marquage. A ce stade, nous avons dû adapter un protocole méthodologique permettant d'effectuer sur des individus en milieu naturel des tests olfactifs d'extraits partiels et de fractions de marques jugales, couplés à diverses procédures d'extraction et de fractionnement, qui ont pu être réalisées soit sur le terrain soit en laboratoire.

Il nous a ensuite été possible d'initier d'une part une démarche de détermination chimique, afin de connaître la composition chimique des marques odorantes ; puis nous avons dans un deuxième temps tenté d'évaluer les variations quantitatives des composants du mélange, afin de pouvoir discuter de la nature et des propriétés des signaux chimiques mis en évidence lors des tests.

En supplément, nous avons entrepris une recherche des informations potentiellement disponibles dans les marques jugales, d'après l'analyse de la variabilité des réponses comportementales obtenues selon la marque testée, dont on a mesuré quelques paramètres biologiques inhérents à l'individu l'ayant émis, tels que leur statut social, leur sexe ou encore le degré de familiarité qui les relie aux individus testés.

II – 2 – ASPECTS METHODOLOGIQUES: étude conjointe des comportements et de la signalisation chimique de la marmotte alpine.

221 - TRAVAIL DE TERRAIN

2211 - Protocole général d'un test comportemental

Un test olfactif consiste en la présentation simultanée de deux piquets de bois (40cm long.x2cm Ø), chacun entièrement recouvert d'un tube à essai en verre Pyrex (200x24 mm) ; ces deux piquets sont plantés à une distance relative de 50 cm environ, de part et d'autre de l'entrée d'un terrier principal appartenant à un groupe familial donné. L'un des deux tubes (tube Marqué) a été précédemment recouvert de marques jugales (tout ou partie, voir § suivants) d'une ou plusieurs marmottes étrangères au groupe testé ; le second est systématiquement propre, vierge, il constitue le tube Témoin. La session d'observation commence depuis un emplacement éloigné de 150 à 200 mètres du groupe testé, pour minimiser le dérangement susceptible d'influencer les comportements de ces animaux sauvages. A l'aide d'une paire de jumelles et d'une lunette d'approche, mais aussi d'un matériel de prise de notes et d'un dictaphone, et enfin d'un chronomètre, la date, l'heure de début du test et l'ensemble des réactions des marmottes résidentes relatives au dispositif expérimental sont enregistrées. Le test est interrompu dès qu'un individu a marqué l'un des deux tubes et quitté la zone expérimentale (sinon les conditions du test s'en trouveraient modifiées, ce qui rendrait difficile l'interprétation des réponses comportementales subséquentes) ; dans tous les autres cas, le test est poursuivi durant deux heures. Si au bout de ce laps de temps aucun individu ne s'est présenté ni n'a réagi par rapport aux tubes, le test est considéré comme nul et ne peut être pris en compte dans les analyses.

Afin d'éviter une trop grande méfiance des marmottes, et donc une altération de leur comportement vis-à-vis du dispositif expérimental en tant que tel, nous avons pris la précaution d'installer sur le même emplacement un dispositif similaire (piquet + tube) au minimum deux jours précédant le test olfactif. Chez d'autres espèces de marmottes étudiées dans leur milieu naturel, certains auteurs placent leur dispositif expérimental au minimum une semaine à l'avance (chez la marmotte commune *Marmota monax*, Meier, 1991 et chez la marmotte dorée *Marmota caudata aurea*, Blumstein et Henderson, 1996). Dans la population de marmottes alpines étudiées ici, nous constatons régulièrement que des tubes propres placés deux jours auparavant ont généralement été marqués par les marmottes résidentes, le marquage jugal laissant sur le verre la trace évidente d'un mucus jaunâtre et portant une odeur caractéristique.

Enfin, nous n'avons jamais effectué plus d'un test par jour dans chaque groupe familial, pour éviter une dérive éventuelle des réactions de marmottes, causée par le phénomène d'habituation (voir Müller-Schwarze, 1971 et Svendsen et Huntsman, 1988). Tous les tests olfactifs ont été effectués aux moments de la journée où les marmottes avaient la plus grande probabilité de se trouver confrontées aux tubes, soit principalement au sortir du terrier. Les marmottes adoptant progressivement un rythme bimodal au fur et à mesure de l'avancée de la saison active (Perrin *et al.*, 1993a, 1993b), il a été possible d'effectuer journalièrement un test en début de matinée, et un test lors de la reprise d'activité dans l'après-midi, les horaires fluctuant avec le rythme des marmottes. Un maximum de quatre tests par jour a pu être réalisé, compte-tenu de la durée généralement importante de chaque test.

La position relative droite ou gauche de chaque tube est alternée de manière aléatoire. Les tubes à essai en attente d'être testés sont enveloppés dans des feuilles d'aluminium, ce qui les protège de la lumière et aussi des pollutions éventuelles liés à leur manipulation ; ils sont soit immédiatement utilisés, ou stockés à -5°C pendant une courte période. Chaque type de test (voir les différentes catégories dans le tableau 12) est reproduit avec un minimum de dix expérimentations, constituant un échantillon pouvant faire l'objet d'un traitement statistique. La majorité des tests a été effectuée dans huit groupes familiaux dont la totalité des membres est connue, chacun étant reconnaissable par ses marques visuelles ; tous les tests se sont tenus pendant la première moitié de la saison active des marmottes, soit de mi-avril à la fin du mois de juillet ; c'est en effet durant cette période que l'activité de marquage est la plus forte (voir Bel *et al.*, 1995), et que les tests semblent le plus efficaces, même si nous avons noté une baisse sensible de leur taux de réussite à partir de la mi-juillet.

2212 - Le test biologique ('Bioassay')

Il s'agit du point de départ de toute une série de tests conditionnés par l'obtention, dans cette série préliminaire, d'un ensemble de variables comportementales caractéristiques de la détection par les marmottes de marques étrangères à leur groupe.

Pour cela, nous avons effectué une série de tests (série "Brut") dans lesquels le tube Marqué avait été placé deux jours auparavant dans un autre groupe que le groupe testé, où il avait été naturellement marqué par un ou plusieurs de ses membres. Nous sommes donc sûrs que ce tube possède toutes les caractéristiques des marques rencontrées dans le groupe donneur.

Ainsi, dès qu'une marmotte s'approche des piquets, son identité exacte est notée, ainsi qu'une description exhaustive de ses déplacements (mouvement de recul, pas saccadés, fuite, va-et-vient au terrier,...), postures (surveillance, alerte, repos), comportements de flairage, grattage et marquage des environs immédiats. Cependant seuls deux comportements peuvent être mesurés sans ambiguïté : il s'agit de la durée de flairage des tubes, mesurée comme le temps passé (en secondes) par la marmotte à rester le museau au contact de chaque tube. Le deuxième comportement est celui de marquage des piquets, dont on peut évaluer l'occurrence sur chaque tube, ainsi que l'intensité, par le nombre de mouvements de marquage antéro-postérieurs effectués sur chacun.

2213 - Méthode de collecte directe des sécrétions

Dès 1995, nous avons entrepris de tester de quelle(s) origine(s) étaient issues les marques -communément appelées jugales- déposées par les marmottes sur leur territoire. C'est pourquoi nous avons mis en place une collecte de sécrétions directement sur les animaux capturés et anesthésiés. La zone temporale a fait l'objet de tests olfactifs et d'analyse chimique en parallèle (voir §2221 b). Parmi les individus capturés, seules les marmottes âgées de deux ans et plus étaient échantillonnées, les individus immatures n'ayant pas ou peu de sécrétion apparente. Une large zone située entre les yeux et les oreilles, allant vers la joue et remontant un peu au-dessus de l'œil était délicatement rasée à l'aide d'une lame de scalpel neuve. Cette zone était alors doucement pressée entre pouce et index, selon un massage progressif tentant de reproduire le mouvement naturel de marquage. Un ou plusieurs tubes à essai propres étaient appliqués par frottement sur la zone temporale dès que des gouttes de sécrétion apparaissaient, puis ils étaient individuellement enveloppés dans des feuilles d'aluminium, pour être soit immédiatement utilisés dans des tests olfactifs soit stockés à -5°C en attendant d'être testés. Comme il était aisé de connaître l'identité de l'émetteur de la sécrétion, deux séries de tests ont pu être mises en place, nommées respectivement 'Brut mâle' et 'Brut femelle', relativement au sexe des individus donneurs de la sécrétion.

Cas particulier de Babar

Au mois de septembre 1996, un individu mâle adulte a été capturé dans un groupe familial voisin de ceux étudiés ici, pour les besoins d'une autre étude. Il a ainsi hiberné dans une cage de type clapier, seul, et à son réveil, il a été maintenu en captivité jusqu'en juin 1997 ; pendant cette période, il a été nourri *ad libitum* avec des feuilles et des fleurs de pissenlit frais (*Taraxacum officinalis*), refusant quasiment systématiquement le granulé pour rongeurs domestiques qu'on lui proposait (Callait, comm. pers.). Sur cet animal en conditions sociale, alimentaire et territoriale pour le moins altérées, des prélèvements de sécrétion temporale ont été menés à bien au début du mois de mai, sur le modèle précédent, afin de procéder à une série de tests olfactifs ('Mâle captif' ou encore 'Babar') sur le terrain. Aucune collecte de sécrétion temporale préliminaire n'a pu être réalisée sur cet animal avant sa captivité

2214 - Fractionnement de la substance de marquage

_ Extraction partielle par solubilisation différentielle

Les marques jugales naturelles déposées sur les tubes à essai par un ou plusieurs membres d'un groupe familial connu ont fait l'objet d'une première étape de fragmentation ; celle-ci est basée sur le principe que divers constituants de la substance doivent avoir des affinités sélectives différentes selon le solvant choisi : l'éthanol, le dichlorométhane et le pentane, et se distinguant essentiellement par leur polarité décroissante.

a) Première méthode

Sur un tube porteur de marques fraîchement recueillies, environ 10 ml d'un des trois solvants (de qualité pure, pour analyses) est versé lentement, traversant la zone de dépôt : la partie solubilisée de la marque est récupérée dans un bécher propre, puis déposée à nouveau goutte après goutte, jusqu'à évaporation complète du solvant, sur un nouveau tube à essai propre. Ce dernier est utilisé en tant que tube Marqué dans les 24 heures suivant la redéposition. Un même tube porteur de marques brutes ne peut être utilisé que dans une seule extraction ; une fois utilisé, il est nettoyé puis rincé soigneusement. Cette précaution vise à éviter le problème de la perte d'activité biologique potentiellement liée à la concentration relative des divers constituants. Trois séries de tests sont alors réalisées, nommées 'Extrait EtOH' pour les extractions partielles à l'éthanol, 'Extrait Dichlo' pour les extractions au Dichlorométhane, et 'Extrait Pent' pour les extraits au Pentane.

b) Deuxième méthode

Une légère amélioration a été rapidement apportée au protocole d'extraction précédent, en vue d'optimiser la solubilisation partielle dans un volume de solvant minimal. Le tube porteur de la marque brute est cette fois encastré dans un second tube conçu sur mesure pour s'adapter au diamètre externe du premier dont les 2/3 supérieurs trempent dans moins de 5 ml de solvant. La durée de trempage est portée à 20 minutes, après quoi l'extrait solubilisé est redéposé de la même manière que pour la première méthode sur un tube vierge. Les résultats des tests olfactifs sont regroupés avec ceux de la première méthode.

_ Chromatographie sur mini-colonnes 'Sep-Pack'

Il s'agit d'une seconde étape dans le fractionnement de la substance de marquage, qui consiste à séparer par une technique de chromatographie liquide les extraits partiels qui se sont avérés actifs. Des mini-colonnes (Sep-Pack, Millipore®) remplies d'une phase solide constituée de silice (phase polaire) sont utilisées dans une manipulation sur le terrain selon le protocole suivant :

- on conditionne la mini-colonne en la rinçant avec 4 fois son volume (1.5 ml) de solvant apolaire (pentane) ;
- on injecte un volume d'un extrait partiel actif : il y a liaison des composés présentant le plus d'affinité pour la phase solide soit les composés les plus polaires ;
- la première élution est effectuée avec 4 volumes de pentane ; à ce stade, seuls les composés les moins polaires sont élués, et cela forme la première fraction. Celle-ci est l'objet d'une série de tests olfactifs appelée "Fraction Polaire-".
- 4 volumes d'éthanol -solvant entrant en compétition avec la phase solide- sont ensuite injectés la mini-colonne, ce qui constitue la deuxième et dernière élution ; la fraction la plus polaire est restituée, et sera testée isolément (série "Fraction Polaire +").
- Par mesure de précaution ces fractions sont à nouveau mélangées à l'issue du fractionnement, afin que le mélange soit lui aussi testé en tant que contrôle : la série de tests correspondante est appelée "Mélange".

_ Fractionnement-piégeage sur GC à colonne remplie

Les extraits partiellement solubilisés dans de l'éthanol ont été amenés en laboratoire, où ils ont subi un fractionnement rigoureux en deux fractions (voir §22213). Une fois fractionnés, les échantillons ont été remis en solution, et redéposés sur des tubes à essai propres afin d'être testés isolément (Séries 'Fraction 1' et 'Fraction 2'). Une série de tests de contrôle de la fraction entière, manipulée de la même façon, a également été effectuée (Série 'Fraction entière').

2215 - Bilan des différents tests olfactifs

Au total, 16 catégories de marques différentes ont fait l'objet d'autant de séries différentes de tests olfactifs ; elles sont regroupées et résumées dans le tableau suivant.

Tableau 12 : Bilan des tests olfactifs effectués entre 1993 et 1997 inclus

Nom de la Série	Méthode utilisée :	Nombre de tests non nuls	Nombre de tests retenus (intensité de marquage)	Nombre de tests retenus (durée de flairage)
BRUT	Marques naturelles	43	13	15
BRUT MALE	Sécrétion temporale	21	16	19
BRUT FEMELLE	Sécrétion temporale	14	11	14
MALE CAPTIF	Sécrétion temporale	22	16	21
EXTRAIT ETOH	Solubilisation différentielle dans l'éthanol	29	11	28
EXTRAIT DICHLO	Solubilisation différentielle dans le dichlorométhane	19	8	10
EXTRAIT PENT	Solubilisation différentielle dans le pentane	32	8	29
ETOH PUR	Ethanol seul	11	4	9
DICHLO PUR	Dichlorométhane seul	10	5	8
PENT PUR	Pentane seul	7	6	5
FRACTION ENT	GC colonne remplie	18	10	15
FRACTION 1	GC colonne remplie	9	6	8
FRACTION 2	GC colonne remplie	10	4	7
POLAIRE+	Mini-colonnes	7	Non testé	6
POLAIRE-	Mini-colonnes	7	Non testé	Non testé
MELANGE	Mini-colonnes	19	7	16

Le nombre de tests non nuls recense uniquement les sessions où il y a eu approche au contact des piquets par un ou plusieurs résidents, et flairage d'au moins un des deux tubes à essai. Tant qu'il n'y a pas de marquage de la part d'un résident, le test se poursuit et autorise donc un second résident à se présenter sur l'emplacement du test : le comportement de ce deuxième individu est à nouveau enregistré, indépendamment du premier. Le caractère a priori aléatoire du nombre d'individus testés au cours d'une même session d'observation, dans un groupe donné, explique la majorité des variations constatées du nombre de tests non nuls dans les différentes séries.

Le nombre de tests retenus pour l'analyse statistique de chaque variable (intensité de marquage ou durée de flairage) correspond au nombre de tests non nuls moins les tests où un individu a eu la même réponse comportementale vis-à-vis des deux tubes. Le faible effectif observé pour la durée de flairage de la série 'Brut' est lié au fait que cette variable n'a pas été enregistrée dans les premiers tests olfactifs.

2216 - Analyse de données

Concernant la mise au point du test biologique, nous avons utilisé principalement des tests statistiques non paramétriques sur les variables de probabilité de marquage, d'intensité de marquage et de durée de flairage. La probabilité de marquage a été exprimée sous la forme du nombre de tests dans lesquels il y a eu ou non marquage du tube Témoin et du tube Marqué ; ces effectifs ont permis d'utiliser le test unilatéral du χ^2 , avec comme hypothèse nulle que les marmottes ont une tendance équivalente à marquer le tube Témoin ou le tube Marqué ; l'hypothèse alternative est inspirée d'une prédiction de Gosling (1982) : les marmottes résidentes ont tendance à annuler ou à remplacer par leur propre odeur toute marque étrangère située sur leur territoire. Le test de Wilcoxon pour séries appariées a été employé pour les deux autres variables, en considérant que chaque ligne du test correspond à la réponse d'un même individu envers les deux tubes, soumis à une situation de choix ; là encore, on fait l'hypothèse nulle que l'ensemble des individus se comporte de la même façon vis-à-vis des deux tubes.

Afin d'évaluer le degré de volatilité que possède la substance de marquage, nous avons pour chaque série de test relevé quel tube (Témoin ou Marqué) avait été flairé en premier par les marmottes résidentes ; puis dans chaque série de tests nous avons dressé le bilan du nombre de tests où l'approche s'est faite en premier sur le tube Marqué/Témoin. Le caractère aléatoire de cette variable a été testé par un test bilatéral du χ^2 .

Finalement, l'étude de la variabilité de la réponse des marmottes résidentes selon divers critères a été réalisée par une analyse multifactorielle à l'aide des modèles linéaires généralisés (logiciel GLIM, Baker et Nelder, 1978). Pour cela, les deux variables intensité de marquage et durée de flairage ont été transformées de la façon suivante : à chaque test la différence d'amplitude de la réaction entre le tube Marqué et le tube Témoin est calculée. Les facteurs dont on désire tester l'influence sur la réaction des marmottes, et qui ont donc été pris en compte dans la modélisation sont : la série du test olfactif, la période à laquelle le test a été effectué, le sexe de l'auteur de la marque testée, celui de l'individu testé, son statut social ou encore le degré de familiarité entre l'individu donneur de l'odeur et l'individu testé. (voir § 234#).

Pour chaque variable, nous construisons un modèle additif basé sur la loi normale, comportant outre la moyenne générale μ de la variable, l'ensemble des effets des facteurs considérés à travers leurs différentes modalités, ainsi que toutes les interactions doubles, triples et au delà entre ces différents facteurs. Ce modèle est dit complet, c'est lui qui explique le mieux les variations de la variable étudiée : il est assorti d'une déviance minimale. L'étape suivante consiste à tester un à un, dans une analyse descendante pas à pas, chaque terme du modèle par sa soustraction au modèle complet précédent. Le test de Fischer est appliqué pour comparer les variances de deux modèles consécutifs ; s'il s'avère significatif, cela implique que le facteur (ou l'interaction entre plusieurs facteurs) explique pour une part non négligeable les variations de la variable ; dans ce cas, le modèle le plus complet des deux est retenu ; en cas de non significativité, inversement, c'est le modèle le plus simple qui peut être conservé. Une analyse consécutive est alors entreprise en soustrayant à nouveau un effet au modèle précédent retenu. Il est d'usage de tester en premier l'effet des interactions multiples, avant de chercher à soustraire les facteurs simples.

222 - TRAVAIL DE LABORATOIRE

2221 - Analyses chimiques

Nous avons mis en place un protocole de collecte d'échantillons sur le terrain compatible avec les outils d'analyse que sont le Chromatographe en Phase Gazeuse (GC) et le Spectromètre de Masse couplé au Chromatographe en Phase Gazeuse (GC-MS). De nombreuses contraintes sont apparues, inhérentes d'une part à la situation géographique éloignée du site d'étude et du laboratoire ainsi qu'à un équipement minimum de collecte et de stockage des échantillons sur le site, d'autre part. En outre, la période de collecte d'échantillons a été volontairement restreinte aux trois premiers mois d'activité des marmottes (de la sortie d'hibernation jusqu'à fin Juillet), en raison de la forte activité de marquage démontrée pendant cette période. Cette contrainte supplémentaire n'a autorisé généralement qu'une navette par an entre le terrain et le laboratoire, de 1994 à 1996 inclus. Sachant que la vitesse de mise au point d'une méthode de collecte adaptée à l'analyse de sécrétions de marmottes est précisément liée au nombre de navettes, seuls les échantillons collectés à partir de 1995 ont pu être pris en compte dans les résultats.

*_ Méthodes de prélèvement des échantillons**a) Première méthode*

En 1994, la première collecte de substance de marquage s'est faite parallèlement à la série de tests olfactifs sur les extraits partiels à l'aide de solvants. Ainsi, les marques jugales déposées sur les tubes à essai par un ou plusieurs membres d'un groupe familial étaient solubilisées partiellement à l'aide d'un des trois solvants (Ethanol, Dichlorométhane ou Pentane), les tubes à essai étant plongés durant environ 20 minutes dans 5ml de solvant. Une quantité d'environ 3 ml étant réservée pour les tests olfactifs, les 2ml restants étaient conservés dans une fiole Wheaton et stockés à -5°C. Pour l'analyse chimique par chromatographie gazeuse, il s'est révélé nécessaire de concentrer tous les échantillons sous flux d'azote, de façon très importante. L'inconvénient majeur de cette méthode était d'une part le mode de récupération en lui-même des marques, autorisant le dépôt sur les tubes de sécrétions de marquage, certes, mais également celui de terre, d'herbes, et de pollution incontrôlée (les tubes n'étaient pas surveillés lorsqu'ils étaient mis à marquer pendant 48H dans un groupe). D'autre part, la concentration sous azote produisait en général une saturation de pics de pollutions qui compromettrait fortement toute répétabilité des analyses. Aucun résultat d'analyse n'a pu être utilisé avec cette méthode préliminaire.

b) Deuxième méthode

Cette méthode est basée sur la collecte de sécrétions temporales directement sur les animaux capturés et anesthésiés (voir §2213#). Au moment où quelques gouttes de sécrétion apparaissaient à la surface de la peau rasée, un microcapillaire en verre de capacité 4µl, tenu avec une pince à épiler propre, était appliqué. Une fois rempli, celui-ci était conditionné de deux manières différentes, dans le but de procéder à deux types d'analyse chimique :

- certains microcapillaires étaient placés à l'intérieur d'une fiole conique à usage unique de contenance 100µl environ et de capacité maximale de 4 microcapillaires. Lorsque celle-ci était remplie, l'un des solvants purs (l'éthanol) était ajouté, et le tout conservé à -5°C. Ces fioles individuelles étaient destinés à une analyse au GC et au GC-MS par la technique d'injection liquide ;
- une autre partie des microcapillaires contenant la sécrétion temporaire de l'individu échantillonné était encapsulé hermétiquement, tel quel, dans un cylindre (clos sous la flamme) : celui-ci devait faire l'objet d'une analyse chimique par injection solide au GC-

MS. Sur chaque échantillon étaient relevés l'identité de l'animal donneur (groupe familial, sexe, âge, statut social) et la date de prélèvement.

Cette deuxième méthode s'est avérée pertinente pour analyser une partie de la substance de marquage, permettant d'éviter l'échantillonnage de pollutions diverses (prélèvement à la source), de concentrer suffisamment la collecte pour éviter une concentration sous azote ultérieure trop importante. Elle offre enfin l'avantage de connaître avec exactitude l'identité de l'émetteur, autorisant une analyse de la variabilité interindividuelle des profils chimiques.

Entre 1995 et 1997, l'utilisation de cette méthode a permis de collecter 96 échantillons individuels répartis comme suit :

Sexe	Qualité de l'échantillon	Nombre d'échantillons
Femelle	Extrait à l'Ethanol	25
Femelle	Extrait au Dichlorométhane	11
Mâle	Extrait à l'Ethanol	39
Mâle	Extrait au Dichlorométhane	13
Femelle	Injection solide	01
Mâle	Injection solide	07

_ La Chromatographie en Phase Gazeuse (GC)

La chromatographie, dans sa définition la plus générale, est un procédé basé sur la partition différentielle de solutés (composés que l'on désire séparer) entre deux phases : l'une est stationnaire, l'autre est dite mobile (gazeuse ou liquide). Plus précisément, le principe de la chromatographie gazeuse est fondé sur l'adsorption différentielle sur une phase solide stationnaire de molécules entrant dans la composition d'un mélange que l'on désire séparer. L'affinité relative des composés pour cette phase dépend principalement de ses caractéristiques physico-chimiques, variables selon le type de colonnes (polaire/apolaire). La restitution des composés adsorbés se fait alors progressivement, grâce à la phase mobile et la hausse de température.

Pour l'ensemble des analyses effectuées ici, nous avons utilisé un GC (Delsi Nermag 200, couplé à un intégrateur Enica 31) à colonne capillaire apolaire (long. 25m, Ø int. 0.25mm, Ø ext. 0.39mm), pourvue d'une phase solide, un film (épaisseur 0.12µm) PS-089-OH (Petrarch Systems, Bristol, Pennsylvania), qui est un copolymère composé de silanol (95%) et de diméthyl-diphénylsiloxane (5%). Le GC est également équipé d'un détecteur à ionisation de flamme (FID), et d'un injecteur en mode Split/Splitless ; les paramètres de l'appareil ont été réglés comme suit :

- Gaz vecteur : Hélium, vitesse linéaire de 28.6cm/sec à 40°C
- Température de l'injecteur : 250°C
- Température du détecteur : 300°C
- Température de sécurité : 325°C
- Durée du split : 15 secondes (temps entre l'injection et la fermeture de la vanne, permet à l'ensemble des composés d'être propulsés à l'entrée de la colonne).
- Programmation du four : T1=60°C ; D1=15 sec. ; P1=10°C/min. ; D2=0 sec. ; P2=5°C/min. ; T3=310°C ; D3=20min.

Limites de la technique analytique

Une analyse par chromatographie en phase gazeuse permet de dénombrer différentes molécules volatiles contenues dans un mélange, qui apparaissent comme des pics sur un chromatogramme. Quelquefois cependant, il arrive qu'un même pic corresponde à plusieurs molécules ; il s'agit en général d'isomères stéréochimiques. D'autre part, lorsque deux pics ne sont pas nettement séparés à leur base, il faut essayer d'adapter le programme de chauffe de façon à ralentir la vitesse d'élution, modifier les paramètres de l'intégrateur. Or, le choix de l'outil et de la méthode analytique oriente la recherche de la composition d'un mélange. La méthode que nous avons utilisée, la chromatographie en phase gazeuse, réside dans son seuil de sensibilité relativement élevé. Cependant, elle impose d'injecter une solution (1 µl de solvant + soluté), ce qui a pour effet d'enregistrer un "pic solvant" en tout début d'élution, lequel pic sature l'intégrateur pendant plusieurs secondes. Ce pic peut souvent masquer l'élution des tout premiers composés, de volatilité proche de celle du solvant, donc de masse moléculaire très faible ; ceux-ci ne peuvent donc être détectés. Les composés trop lourds, d'autre part, ne peuvent être élués par la colonne ; on admet généralement qu'au delà de 40 atomes de carbone, les molécules ne sont plus détectées. Ainsi, parmi les molécules organiques ne sont pas éluées en GC les phospholipides, les glycoprotéines, protéines, gros acides gras, etc. La dernière catégorie de molécules non détectable en GC est composée des molécules qui ne sont solubles que dans l'eau ou le méthanol : pour séparer ceux-là, une chromatographie en phase liquide (type HPLC) est nécessaire (Bagnères, comm. Pers.).

_Le fractionnement - piégeage

Il s'agit d'une technique permettant non seulement la séparation de composés d'un mélange par élution différentielle, mais aussi la récupération de ceux-ci au sortir de la colonne. Il s'agit d'une technique fréquemment employée pour récupérer des fractions, ou composés uniques, afin de tester leur activité biologique propre au cours de tests olfactifs.

Alors qu'avec un GC à colonne capillaire, la quantité maximale de solvant injectable est limitée à 1 ou 2 µl, et que la totalité des composés élués est brûlée au Détecteur à Ionisation de Flamme (FID) afin de produire le signal traduit par un pic sur papier, l'utilisation d'un GC à colonne remplie permet à une plus grande quantité de solvant- et donc de molécules- d'être injectée ; seuls 20% des composés sont destinés au FID alors que 80% sont récupérés à la sortie de la colonne. Là, les composés isolés sont piégés car récupérés dans un tube capillaire en verre (18cm long. x 1mm Ø int.) maintenu dans de la carboglace. Le tube capillaire est remplacé par un tube neuf autant de fois que le nombre de fractions désiré. Le Chromatographe (Girdel 300) était équipé d'une colonne (2m x 3mm) apolaire, remplie par une phase solide (3% CP-Sil5 Chromosorb phase). La vitesse linéaire du gaz vecteur utilisé, l'azote, était réglée à une pression de 2 bars.

Nous avons procédé au fractionnement et au piégeage en deux parties d'échantillons individuels et de groupe extraits à l'éthanol (14 échantillons). La température de la colonne était programmée de 60°C à 210°C (limite supérieure d'utilisation de la colonne) à une vitesse de 5°C/min. Chaque échantillon préalablement concentré sous azote (50 µl environ) était co-injecté avec un standard synthétique (étalon interne), le n-dodécane (PM 170), choisi comme séparateur des deux fractions, car son élution ne semblait pas coïncider avec celle d'un composé 'marmotte' particulier. Afin de ne pas l'inclure dans le piégeage, le premier capillaire était déconnecté de la colonne environ 10 secondes avant son élution, et le deuxième capillaire remis 10 secondes après. Chaque capillaire était rincé par pipetage répété dans un volume d'éthanol (1 ml) contenu dans une fiole Wheaton, et les fioles conservées à -5°C jusqu'à ce qu'elles soient utilisées dans les deux séries de tests olfactifs 'Fraction 1' et 'Fraction 2'. La série de tests 'Fraction Entière' a utilisé la totalité des composés élués de la colonne remplie, selon le même protocole (18 échantillons).

*_ La Spectrométrie de Masse (GC-MS)**a) Principe*

Nous avons utilisé un GC (HP5890 série II) à colonne capillaire apolaire (CPSil5WCOT, Chrompack, long. 25m, Ø int. 0.25mm, épaisseur de la phase solide 0.13µm) couplé à un Spectromètre de masse (HP MS Engine 5989A), le système étant contrôlé par le logiciel informatique Chemstation HP-UX. Le principe de la spectrométrie de masse par impact électronique (EI) est présenté ici (sur le même appareillage, il est également possible de traiter les échantillons par ionisation chimique (CI)). La figure 14 schématise les différentes étapes de l'analyse.

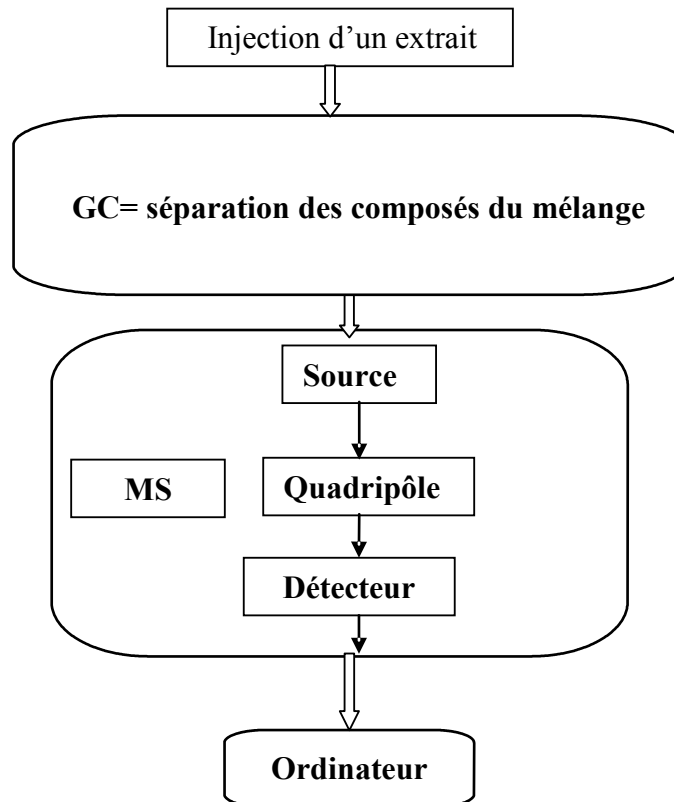


Figure 14 : Schématisation des étapes subies par un échantillon analysé par GC-MS

Les composés sont élués différenciellement, et sortent de la colonne successivement. Là, au lieu d'être détectés par ionisation de flamme, ils pénètrent dans la source, première partie du spectromètre de masse. Ils y subissent une ionisation par bombardement électronique à 70 eV ; la fragmentation est progressive, et produit une gamme d'ions caractéristiques de la molécule bombardée. Le faisceau est alors concentré au moyen de trois lentilles électroniques. Ces ions sont ensuite envoyés dans un quadripôle, qui oriente chacun selon son rapport masse/charge : les masses sont séparées. Il faut noter qu'à ce stade, une perte de fragments très importante est occasionnée (999/1000 environ). Cela explique en partie la nécessité d'avoir des échantillons beaucoup plus concentrés que pour une analyse simple au GC. La dernière étape est le passage des fragments ionisés dans un photomultiplicateur, qui amplifie le signal de chaque particule (paramètre d'amplification modulable à volonté au cours du temps, correspondant à un réglage de la sensibilité du multiplicateur). Finalement, le logiciel Chemstation reconstitue un pic pour chaque molécule

désintégrée, dont la surface est proportionnelle à sa présence relative dans le mélange : il apparaît un Chromatogramme reconstitué pour l'ensemble des molécules éluées (Total Ion Chromatogram, **TIC**). De plus, au cours de l'analyse l'ensemble des ions reçus est scanné selon un rythme choisi (environ 1 scan/sec.) ; chaque scan produit un spectre de masse.

Au total, nous obtenons un TIC sur lequel nous pouvons connaître les composés (pics) par leur quantité relative, leur temps de rétention ainsi que par leur spectre de masse. Une détermination chimique peut alors être entreprise pour chaque pic, en comparant d'une part son spectre de masse (caractérisé par ses ions majoritaires et par le pic de l'ion moléculaire) avec ceux d'une librairie intégrée dans l'ordinateur (recherche automatique des spectres de masse connus les plus probables), et en pratiquant d'autre part une recherche manuelle à l'aide d'atlas et d'articles publiés sur le sujet. Cependant, le mode d'ionisation par impact électronique (EI) ne permet pas souvent de détecter le poids moléculaire, le bombardement détruisant presque toujours tous les ions moléculaires ; néanmoins, il est possible de connaître les structures majoritaires, la famille chimique et les ramifications du composé analysé d'après le seul examen des ions majoritaires.

b) Protocole 'injection liquide'

Le détail des paramètres de spectrométrie de masse figure en Annexe 3. Parmi l'ensemble des analyses, seules celles concernant les échantillons récoltés à partir de juin 1995 (avec le changement de méthode) ont été conservées. Au total, 23 analyses différentes ont été retenues (voir Annexe 4), dont 8 concernaient des sécrétions temporales femelles (4 analyses individuelles, 4 analyses sur des groupes) et 15 mâles (12 individuelles, et 3 de groupe). Ces échantillons avaient été solubilisés dans de l'éthanol pur, et concentrés sous azote. La programmation du GC allait de 35°C (3 min) à 320°C (5 min) à une vitesse de 8°C/min (durée totale : 43.62 min.).

c) Protocole 'injection solide'

Dans le but d'analyser une plus grande part de la sécrétion temporelle de marmotte, en l'absence d'analyse préliminaire publiée sur cette sécrétion, un protocole d'injection solide a été adapté en GC-MS. Dans ce but, la collecte de sécrétions avait été légèrement modifiée (voir § précédents). L'injecteur classique du GC a ici été remplacé par un système permettant l'introduction d'une capsule, capillaire scellé contenant lui-même les microcapillaires remplis de sécrétion ; un piston rigide était alors activé, brisant net la capsule, et libérant son contenu dans l'injecteur ; le programme de chauffe était immédiatement déclenché. Les paramètres de la machine sont inchangés par ailleurs. Ainsi, 7 GC-MS ont été réalisées avec cette méthode, dont 2 échantillons de femelles, et 5 de mâles.

_ Analyse des profils chimiques

Dans un premier temps nous avons voulu déterminer le plus précisément possible la qualité du mélange chimique présent dans des extraits solubilisés des sécrétions de marquage. Pour cela, nous avons travaillé sur les résultats obtenus à la suite des injections liquides au Spectromètre de Masse (GC-MS). Nous avons retenu notre attention uniquement sur les pics dont les spectres indiquent qu'ils sont en commun dans la plupart des échantillons.

Dans un deuxième temps, nous avons entrepris d'observer les variations de proportions relatives des pics les plus couramment rencontrés. Pour cela, nous avons vérifié leur identité et calculé pour chacun sa présence relative dans le mélange individuel, en mesurant le rapport entre sa surface d'intégration et la surface totale des pics pris en compte. En particulier, l'injection de deux échantillons prélevés dans les mêmes conditions sur le même individu, sur laquelle aucune variation de profil n'est attendue, nous permet de mesurer la marge d'erreur

résultant probablement d'un ensemble de manipulations des échantillons depuis la collecte sur le terrain jusqu'à leur injection dans l'appareil. Une telle évaluation préalable a permis de juger de la variabilité des profils inter-individuels, et de discuter de l'exclusivité de quelques pics chez certaines catégories d'individus.

2222 - Analyse de la glande de marquage

Observations macroscopiques

Chaque animal capturé est anesthésié, identifié : s'il est âgé de deux ans ou plus, il est rasé sur un côté pris au hasard ; de légères pressions au niveau de la zone temporale nous permettent d'évaluer son activité sécrétrice.

Analyse au microscope photonique (Martoja & Martoja-Pierson, 1967)

On dispose de deux tissus différents prélevés sur un individu adulte trouvé mort en 1995 et conservés dans du liquide de Bouin (solution aqueuse saturée d'acide picrique) : un tissu cutané provenant de la zone d'émission de la substance de marquage (glande orbitale (Blumstein & Henderson, 1996) ou faciale (Rausch & Bridgens, 1989)), et un tissu cutané témoin supposé non glandulaire prélevé au niveau de l'abdomen.

Les échantillons sont rincés plusieurs fois dans de l'éthanol 95°. La surface de la peau est rasée au mieux. Un morceau de chacun des deux tissus est découpé puis inclus sous vide dans de la paraffine. A ce stade, les échantillons peuvent être conservés dans une étuve à 60°C jusqu'au moment de la préparation des blocs de coupe. La pièce est orientée convenablement dans un moule en vue de la coupe au microtome. L'ensemble est délicatement plongé dans un bain d'eau froide, afin d'accélérer le processus de solidification de la paraffine, et éviter la cristallisation de la paraffine (si le refroidissement est trop lent) ; le phénomène de vitrification peut également nuire à la préparation (refroidissement trop rapide). Les blocs ainsi formés sont alors démoulés et taillés au scalpel selon une découpe trapézoïdale la plus ajustée possible, de manière à installer le plus grand nombre possible de coupes sur les lames. La découpe en série se fait au microtome (épaisseur de la coupe : 7 µm). Les coupes sériées sont montées sur lames auparavant recouvertes d'une solution de gélatine et installées sur platine chauffante.

Les lames, déparaffinées, sont alors colorées selon la méthode du Trichrome de Masson, variante de Goldner (Martoja & Martoja-Pierson, 1967), puis déshydratées et montées dans le baume du Canada.

Cette méthode permet de colorer les noyaux cellulaires en noir, les cellules musculaires en rouge, les cellules sécrétrices en rose (cytoplasmes acidophiles et nucléoles), et les fibres collagènes ainsi que le tissu conjonctif en vert. Les coupes ont été dessinées d'après observation directe au microscope photonique et d'après des photographies noir et blanc et diapositives couleur.

II - 3 - RESULTATS

231 - ELABORATION D'UN TEST BIOLOGIQUE ("BIOASSAY")

A l'issue des 50 tests olfactifs validés de la série 'Brut', où ont été testées des marques brutes, naturellement déposées par des individus étrangers aux groupes testés, nous avons recherché quels comportements pouvaient être retenus sans ambiguïté pour caractériser la détection de telles marques par les résidents. Pour une analyse rigoureuse, nous avons besoin de présenter simultanément au tube porteur de la marque un tube neutre, permettant de mesurer une amplitude des comportements.

Or, de tous les comportements enregistrés lors des tests, seuls deux peuvent être attribuables de façon certaine à la détection de la marque étrangère : le flairage des tubes, dont la durée exprime l'intensité de l'investigation olfactive et donc de l'intérêt porté à chacun des tubes, et le surmarquage qu'il est possible d'évaluer soit par son occurrence, soit par son intensité.

2311 - Probabilité de marquage

L'occurrence du marquage, c'est-à-dire l'aptitude des marmottes à marquer les tubes, a été mesurée par le calcul du nombre de tests ayant donné lieu au marquage du tube Marqué et du tube Témoin, respectivement. La question étant de savoir si le tube Marqué est plus souvent marqué que le tube Témoin, nous avons procédé à un test du χ^2 sur la table de contingence suivante :

	Nombre de tests avec marquage	Nombre de tests sans marquage	Total
Tube Témoin	08 (10.5)*	42 (39.5)	50
Tube Marqué	13 (10.5)	37 (39.5)	50
Total	21	79	100

* effectifs observés (effectifs théoriques calculés sous Ho)

Il n'apparaît aucune différence significative entre les deux tubes ($\chi^2=1.51$; ddl=1 ; p=0.22), par conséquent les marmottes n'effectuent pas un marquage systématiquement plus fréquent sur le tube porteur de la marque.

Par ailleurs, l'activité de marquage des tubes par les marmottes résidentes a été mesurée comme le nombre de tests ayant donné lieu au marquage d'au moins un des deux tubes, quel qu'il soit. Ainsi, sur l'ensemble des 50 tests, seuls 15 (30%) ont vu leurs tubes marqués ; or, comme l'indique le tableau suivant, l'essentiel des tests de la série "Brut" a du être réalisé au mois de Juillet, donc c'est surtout à cette époque qu'une faible participation au marquage des piquets a été observée. Il sera intéressant d'approfondir l'analyse de l'influence éventuelle de la période pour l'ensemble des tests olfactifs effectués (voir §234#)

	Mai	Juin	Juillet	Total
Nombre de tests avec marquage d'au moins un tube	3	2	10	15
Nombre total de tests	5	4	41	50

Quoi qu'il en soit, l'occurrence du marquage ne peut être retenue comme un élément de référence dans le test biologique, car elle ne permet pas de discriminer le tube neutre du tube porteur de la marque étrangère.

2312 - Intensité de marquage

La comparaison du nombre de mouvements de marquage sur chacun des deux tubes, lors de la série de tests "Brut", a pu être réalisée par un test de rangs de Wilcoxon pour séries appariées. Conformément à l'hypothèse de Gosling (1982) dérivée du concept de 'scent matching hypothesis', nous formulons l'hypothèse que toute marque étrangère présente sur le territoire d'une marmotte pousse celle-ci à l'éliminer ou à la remplacer par sa propre odeur. Cette hypothèse sert d'alternative (Ha) à l'hypothèse nulle (Ho) qui ne prédit aucune différence dans le comportement de chaque individu entre le tube neutre et le tube porteur de la marque ; par conséquent, les probabilités seront exprimées pour un test unilatéral. Le test révèle cette fois-ci une forte tendance des marmottes à marquer plus abondamment le tube Marqué que le Témoin (n=13 ; T=7.5 ; p=0.0038**). On peut remarquer que la taille de l'échantillon est réduite, car le test statistique ne tient pas compte des cas où les marmottes ont marqué autant l'un et l'autre tubes. L'hypothèse de Gosling est ici retenue, et nous fournit un élément décisif du test biologique, en révélant un comportement qui par son intensité caractérise la détection de marques étrangères par les résidents.

2313 - Durée de flairage

Le temps mis par les marmottes à flairer chacun de deux tubes présentés dans la série de tests "Brut" a lui aussi été mesuré par un test des rangs de Wilcoxon unilatéral ; il en ressort que l'investigation olfactive des marmottes est plus longue au niveau du tube Marqué que du tube Témoin (n=15 ; T=30 ; p=0.043*).

Ce deuxième trait caractéristique accompagne donc l'intensité de marquage pour former le test biologique dont nous allons nous servir pour guider nos recherches successivement sur les structures corporelles précisément responsables de la formation des marques, puis sur les éléments chimiques contribuant à la constitution du signal.

232 - LOCALISATION DE L'EMISSION DE LA SUBSTANCE DE MARQUAGE

2321 - Observations préliminaires

Le marquage jugal ('cheek rubbing') est un terme général qui s'applique en réalité à la description du marquage 'facial' dans l'ensemble des espèces du genre *Marmota* (Ad'Ya, 1994 ; Coulon et al., 1994 ; Blumstein et Henderson, 1996 ; Brady, 1997) et même des Sciuridés (Ferron, 1983 ; Halloran et Bekoff, 1995). Les marmottes alpines, lorsqu'elles marquent leur domaine vital, appliquent souvent la zone temporale sur des substrats variés ; cependant, comme il a été régulièrement observé au cours des tests olfactifs précédents, il n'est pas rare de les voir appliquer également la zone périorale, frottant leurs lèvres dans un mouvement antéro-postérieur ample. Koenig (1957), d'après des observations de marmotte alpine en semi-liberté, ou domestiquées, présente la glande temporale comme l'origine des marques, mais rapporte également l'observation régulière du deuxième type de frottement impliquant la zone de commissure des lèvres. Elle suggère alors l'existence potentielle d'une deuxième glande impliquée dans le marquage. Un tel comportement a été décrit chez de nombreux spermophiles et bien schématisé par Steiner (1974, figure 1). Chez la marmotte alpine, l'observation du comportement seule ne permet donc pas de certifier l'identité de l'organe, ou les organes, responsable(s) de la production des signaux chimiques contenus dans les marques.

2322 - Tests olfactifs

Afin d'éclaircir le rôle de la zone glandulaire temporale, nous avons procédé à une série de tests olfactifs dans lesquels le tube Marqué était recouvert par la sécrétion temporale d'un individu à la fois ; la procédure de collecte de ces sécrétions est décrite précédemment. Dans cinq groupes familiaux, 34 test olfactifs ont ainsi été réalisés de façon répétée, dont 21 avec la sécrétion d'individus mâles et 14 avec des sécrétions femelles. Les différences de comportement entre les tubes Marqué et Témoin ont été évaluées d'après notre test biologique. Il est apparu que quel que soit le sexe de l'individu à l'origine de la sécrétion, les marmottes résidentes ont réagi de façon similaire envers les sécrétions prélevées et envers les marques brutes naturelles (test de Wilcoxon unilatéral : intensité de marquage : $n=27$; $T=28$; $p<0.0001$; durée de flairage : $n=33$; $T=39.5$; $p<0.0001$). Les sécrétions isolées et fraîchement recueillies chez des individus extérieurs au groupe testé suffisent donc pour stimuler l'investigation olfactive et le surmarquage préférentiel du tube Marqué, au même titre que des marques étrangères complètes. Nous n'avons pas testé d'autres sécrétions faciales, l'analyse préalable des produits de la zone commissurale n'ayant révélé aucun composé appréciable (Clément, comm. pers.).

2323 - Etude de la glande de marquage

_ La zone glandulaire : observations macroscopiques

Outre les observations du comportement de marquage, nous avons pu observer les sécrétions faciales de marmottes de tout sexe et de tout âge lors de leur capture, après les avoir anesthésiées. En rasant un côté de la zone temporale, et en y effectuant de légères pressions manuelles, il est apparu de fines gouttelettes très odorantes, émanant de plus d'une trentaine de pores non associés directement avec un poil ou une vibrisse ; une sécrétion particulièrement abondante a été notée à proximité de l'oreille. La zone couverte par de tels pores s'étend, selon le schéma présenté en figure 15, 1 ou 2 cm au-dessus de la ligne œil - oreille, jusqu'en-dessous de l'œil. La pigmentation de toute la zone est particulièrement foncée, notamment chez les individus matures. Des observations effectuées avant le rasage sur des individus dont on a également évalué l'activité de marquage indiquent que les individus dotés d'une activité de marquage importante ont une densité pileuse de la zone temporale généralement plus faible (et quelquefois glabre) que les individus plus jeunes, ou les subordonnés, qui marquent peu. Au toucher, il semble que leur peau soit plus calleuse, comme durcie sous l'effet du marquage répété sur des supports rugueux tels que les nombreuses pierres et rochers présents sur leur territoire. L'activité sécrétrice semble corrélée positivement avec l'âge des marmottes, sur lesquelles de réelles gouttes de sécrétion n'étaient visibles qu'à partir de deux ans. Cependant les individus plus jeunes (marmottons ou yearling) possèdent généralement une forte odeur caractéristique de ces sécrétions.

Figure 15 : Distribution des pores sécréteurs de la glande temporale chez une marmotte alpine adulte (la flèche indique une des ouvertures)

Le tissu glandulaire : histologie

La zone temporale révèle une structure glandulaire s'apparentant fortement aux glandes temporales d'autres espèces de marmottes (*M. broweri* ; *M. caligata* ou *M. monax* : voir Rausch et Bridgens, 1989). Trois coupes transversales (perpendiculaires à la surface cutanée) sont présentées en figure 16. Il s'agit d'une glande cutanée exocrine, située dans le derme, d'une profondeur allant jusqu'à 3 mm environ. Elle est constituée par le regroupement d'un grand nombre de lobules glandulaires spécialisés, colorés en rose par le trichrome de Masson, dont la lumière centrale s'ouvre sur des conduits qui s'anastomosent alors pour converger vers la surface de la peau au niveau des pores sécréteurs. Ces lobules sont entourés de tissu conjonctif, et on remarque une couche inférieure de cellules myoépithéliales. Ces structures coexistent avec des bulbes pileux, mais ne semblent pas y être directement reliées, comme il semble que cela soit le cas pour la glande périorale des marmottes nord américaines, notamment de la marmotte commune (Walro *et al.*, 1983). Nous n'avons pas non plus mis en évidence chez les marmottes alpines étudiées de glande sébacée au niveau temporal.

Figure 16 : Trois coupes transversales de la glande temporale de marmotte alpine.
a : CT d'un conduit excréteur s'ouvrant sur la peau (do), entouré de tissu conjonctif (ct) et contenant des sécrétions glandulaires (gs). Echelle : 1 cm = 100 μ m.
b : CT de la glande exocrine multilobulaire. Echelle : 1 cm = 100 μ m.
c : Détail d'un lobule composé de cellules glandulaires (gc) convergeant autour de la lumière centrale (L). Echelle : 1cm = 25 μ m

233 - CARACTERISATION CHIMIQUE DE LA SUBSTANCE DE MARQUAGE

2331 - Tests Olfactifs

Extractions partielles par solubilisation différentielle

Suite à l'obtention d'un test fiable d'après les marques brutes et les sécrétions temporales isolées, nous avons entrepris un fractionnement progressif de la substance de marquage, conformément à la stratégie orientée par la réponse. Dans une première étape, trois extraits partiels ont été obtenus par solubilisation différentielle des marques dans trois solvants de polarité croissante : le pentane, le dichlorométhane et l'éthanol. Cela a donné lieu à la réalisation de trois séries de tests différentes nommées "Extrait à l'Éthanol", "Extrait au Dichlorométhane" et "Extrait au Pentane". En parallèle, des tests de contrôle ont été effectués en soumettant les marmottes à un choix entre un tube témoin et un tube sur lequel a été déposé et évaporé successivement chacun des trois solvants purs. Le tableau 13 regroupe les tests de Wilcoxon pratiqués sur les deux variables du test biologique, où est comparé le comportement de chaque individu testé par rapport aux tubes Témoin et Marqué. Ces tests sont effectués avec comme hypothèse alternative, opposée à l'hypothèse nulle, que les marmottes ont une tendance à flairer plus longuement et à marquer plus abondamment le tube Marqué que le tube Témoin. Il est par conséquent légitime de travailler à l'aide d'un test unilatéral.

Tableau 13 : Activité biologique des Extraits Partiels : Résultats des tests de Wilcoxon

Série du test	Intensité de marquage			Durée de flairage		
	n	T	p	n	T	p
Extrait à l'Éthanol	n=11	T=3.0	p=0.0035 ₍₁₎	n=28	T=125.5	p=0.0385
Ethanol pur	n=4	T=2.0	p=0.1284	n=9	T=13.0	p=0.1292
Extrait au Dichlorométhane	n=8	T=9.0	p=0.1012	n=10	T=18.0	p=0.1657
Dichlorométhane pur	n=8	T=11.0	p=0.1623	n=8	T=11.0	p=0.1623
Extrait au Pentane	n=9	T=21.0	p=0.4276	n=29	T=166.5	p=0.1344
Pentane pur	n=5	T=5.5	p=0.2904	n=5	T=5.5	p=0.2904

(1) : Les probabilités sont données pour des tests unilatéraux et corrigées pour les égalités (*:p<0.05 ; **: p<0.01)

Malgré la différence du nombre de tests validés dans les six séries de tests, il apparaît que seuls les extraits partiels à l'éthanol stimulent les réponses de flairage et de marquage, au même titre que la sécrétion complète. Ce fractionnement préliminaire a été effectué directement sur le terrain, il est issu d'une méthode simple qui n'exclut pas un recouvrement chimique partiel des trois extraits ; malgré cela, il semble que ce soient les composés les plus polaires qui renferment la partie active déterminante de la substance de marquage.

_ Fractionnement à l'aide de mini-colonnes de chromatographie en phase liquide

Ce résultat justifie la poursuite du fractionnement uniquement sur les extraits à l'éthanol. Pour cela, nous avons dans un premier temps utilisé un protocole applicable sur le terrain -avantage non négligeable-, à l'aide de mini-colonnes de chromatographie liquide (voir § 2214, b)). Nous séparé les extraits en deux parties ayant donné lieu à deux séries de tests ("Polaire+" et "Polaire-") ; une série de contrôle ("mélange") a été testée en les mélangeant à nouveau. Le tableau 14 résume les résultats statistiques obtenus, selon le même principe que pour les extraits partiels.

Tableau 14 : Fractionnement à l'aide des mini-colonnes de chromatographie liquide

Série du test	Intensité de marquage		Durée de flairage	
Mélange des deux fractions	n=8 T=17.5 p=0.4276 ₍₁₎	ns	n=16 T=50.5 p=0.1811	ns
Fraction Polaire+	Sur 7 tests validés, 4 n'ont induit aucun comportement de marquage	-	n=6 T=4.0 p=0.0841	ns
Fraction Polaire-	Sur 7 tests validés, 5 n'ont induit aucun comportement de marquage	-	n=5 T=3 p=0.1114	ns

(1) : le test est unilatéral et les probabilités sont corrigées pour les égalités

Il faut rappeler que les tailles d'échantillons sont en général plus grandes que celles données dans le tableau, cependant le test de Wilcoxon ne peut tenir compte de tous les tests où le comportement a été le même envers les deux tubes.

Ces trois séries de tests sont caractérisées par un faible pourcentage des réponses de marquage chez les individus résidents (3 tests sur 7 pour la série "Polaire+", 2/7 pour la série "Polaire-" et 8/19 pour la série "Mélange") : la plupart des tests olfactifs n'a en effet été conservée que parce qu'ils avaient été flairés. Par ailleurs, il est étonnant de constater que le mélange des deux fractions semble avoir déjà perdu son activité biologique ; à ce stade, il est inutile de considérer le résultat qu'obtiennent les deux fractions isolément. Une explication possible de la perte d'activité du mélange serait que des composés déterminants dans la formation d'un signal chimique pertinent n'ont pas été élués, ou du moins pas en quantité suffisante, même par l'éthanol, dans les mini-colonnes : il pourrait s'agir de molécules ayant trop d'affinité avec la phase solide, soit des composés très polaires. Etant donné qu'aucune analyse chimique n'a pu être effectuée pour vérifier la composition chimique de chaque fraction obtenue avec cette méthode, la question reste ouverte. Quoi qu'il en soit, il apparaît que la mini-chromatographie de terrain, telle qu'elle a été employée ici, ne s'avère pas adaptée au fractionnement des marques temporelles de marmotte.

_ Fractionnement par chromatographie en phase gazeuse à colonne remplie

Nous avons utilisé la technique du fractionnement-piégeage en laboratoire (voir § 22213) sur de nombreux extraits partiels à l'éthanol collectés sur le terrain. Les deux fractions non recouvrantes des échantillons ont été évaluées pour leur activité biologique respective (séries de tests "Fraction 1" et "Fraction 2"). Afin de nous assurer que la perte éventuelle des fractions n'était pas due aux étapes successives de manipulation des échantillons (évaporation, stockage, vieillissement) nous avons également récupéré la fraction totale éluée de la colonne et l'avons testé en tant que série de contrôle (série "Fraction Entière").

Tableau 15 : Fractionnement-piégeage par chromatographie gazeuse

Série du test	Intensité de marquage			Durée de flairage		
Fraction Entière	n=10 T=2.5	p=0.005	**	n=15 T=28.5	p=0.0366	*
Fraction 1	n=6 T=10.0	p=0.4578 ₍₁₎	ns	n=8 T=17.0	p=0.4441	ns
Fraction 2	n=4 T=3.0	p=0.2288	ns	n=7 T=8.0	p=0.1530	ns

(1) : le test est unilatéral et les probabilités sont corrigées pour les égalités

Malgré un nombre de manipulations des échantillons plus important et un délai plus long entre leur collecte et leur test sur le terrain, cette méthode a permis d'attester de l'activité biologique de la fraction entièrement éluée de la colonne apolaire remplie (Tableau 15). C'est probablement lors du partage en deux de cette fraction qu'il se produit une perte d'activité biologique, révélée par les tests olfactifs des Fractions 1 et 2 isolées. Ce résultat indique qu'un fonctionnement de type synergique doit exister, nécessitant la présence simultanée de composés chimiques appartenant à la première fraction éluée (la plus volatile) ainsi qu'à la seconde fraction constituée de molécules de poids moléculaire plus élevé. La figure 17 illustre la composition chimique des fractions 1 et 2 telles qu'elles ont été séparées, et les pics numérotés correspondent à des molécules dont l'identité est proposée en analyse préliminaire dans le tableau 17.

2332 - Analyse chimique : résultats préliminaires

Aspect général des profils chimiques des sécrétions temporales individuelles

Bien que la plupart des profils possède plus d'une trentaine de pics, l'analyse a été restreinte aux pics communs au plus grand nombre d'échantillons individuels. Le tableau 16 présente un bilan des échantillons dont les analyses au GC-MS ont pu être retenues. Toutes les analyses antérieures à 1996 sont inutilisables, soit du fait de la première méthode d'échantillonnage inadaptée pour ce genre d'analyse chimique, soit du fait d'une détérioration accidentelle irrémédiable de fichiers informatiques (échantillons de 1995).

Tableau 16 : Bilan des échantillons analysés avec succès au GC-MS

Nom du fichier	Solvant	Individu	N° transpondeur	Groupe d'origine	Date de prélèvement
Mcbb96-1d	Dichlorométhane	Mélange femelles	-	-	Printemps 1996
Mcbb96-2d	Ethanol	Mélange Mâles	-	-	Printemps 1996
Mcbb96-3d	Ethanol	Mélange Mâles	-	-	Printemps 1996
Mcbb96-4d	Ethanol	Mâle Adulte	11-3BC3	D	Avril 1996
Mcb697-2d	Ethanol	Mâle Captif	Babar	La Butte	8 mai 1997
Mcb697-bd	Ethanol	Mâle Captif	Babar	La Butte	8 mai 1997
Mcb697-9d	Ethanol	Mâle Adulte	61-D872	Chalet	13 Mai 1997
Mcb697-ad	Ethanol	Mâle 2 ans	17-0143	FAC	10 Mai 1997
Mcb697-cd	Ethanol	Mâle Adulte	C-F825	B	9 Mai 1997
Mcb697-dd	Ethanol	Mâle Adulte	F7-7B49	T	9 Mai 1997
Mcb697-ed	Ethanol	Mâle Adulte	11-3BC3	D	12 Mai 1997
Mcb697-4d	Ethanol	Femelle Adulte	1C-D741	B	15 Avril 1997
Mcb697-6d	Ethanol	Femelle Adulte	1C-D741	B	15 Avril 1997
Mcb697-7d	Ethanol	Femelle Adulte	17-0091	P4	18 Avril 1997

Mcb697-8d	Ethanol	Femelle Adulte	D-F53F	I	14 Avril 1997
-----------	---------	----------------	--------	---	---------------

— Détermination chimique : premiers résultats

D'après l'examen des échantillons cités dans le tableau 15, nous avons sélectionné 16 pics pour leur constance et pour la netteté (et la reproductibilité) de leur spectre de masse. Ces pics ont donc été numérotés de 1 à 16 et peuvent toutefois ne pas apparaître dans certains échantillons. Un TIC caractéristique est présenté en figure 17, les autres figurent en Annexe 4. Sur ce TIC, comme sur les autres, il apparaît des pics supplémentaires non numérotés : il peut s'agir de pics répertoriés comme étant des pollutions, ou encore du squalène, composé majeur des sécrétions de type sébum (Regnier et Goodwin, 1977). Le plus souvent, cependant, il s'agit de composés n'appartenant qu'à un ou deux échantillons. La représentation du chromatogramme (reconstitué par totalisation d'ions, ou TIC) est divisée en deux parties, qui correspondent aux Fractions 1 et 2, isolées après élution successive lors du fractionnement-piégeage afin d'être testées séparément.

Le spectre de masse caractéristique de chacun des 16 pics est présenté en Annexe 5. Le tableau 17 résume les résultats obtenus, et fournit une détermination indicative de l'identité de chaque pic. En effet, une détermination complète inclurait une étape supplémentaire consistant en la synthèse des composés chimiques présumés d'après l'étude massique, et en l'injection de tels composés dans le spectromètre de masse, avec le même programme de chauffe et les mêmes paramètres, afin de vérifier l'adéquation entre le spectre de masse des composés naturels et synthétiques.

Néanmoins, la Fraction 1, correspondant aux molécules de plus faible poids moléculaire, se caractérise par la présence de petits alcools, et d'alcane généralement ramifiés. De plus, il faut noter la présence d'une petite cétone, déterminée comme étant 4-Hydroxy-4-Méthyl-2-Pentanone ; elle est présente dans les glandes anales de *Tapinoma simrothi pheonicium* par Hefetz et Lloyd (1983) ainsi que dans certaines plantes (Finidori-Logli *et al.*, 1996). La molécule soufrée de benzèneméthanethiol (pic n°4) est également présente systématiquement dans les échantillons analysés, en quantité plus importante que le dialcool (2,4-nonadien-1-ol, pic n°5), qui forme un pic souvent peu visible et double : il s'agit vraisemblablement de deux isomères stéréochimiques. Dans la Fraction 2, on trouve essentiellement des acides et des esters, en abondance variable (dont les pics 12, 13, 14 et 15). Une deuxième molécule soufrée apparaît peu après la 16^e minute, déterminée comme une 2-Ethylamino-2-(2-Thienyl)-Cyclohexanone ; il est intéressant de constater la présence à la 22^e minute d'une molécule certainement très odorante, le Musc Ambrette (pic n°11). Finalement, la dernière molécule systématiquement éluee, commune à tous les échantillons, correspond au cholestérol (pic n°16).

Tableau 17 : Bilan des 16 pics déterminés selon leur temps de rétention et leur spectre de masse caractéristique

* Pour chaque composé, on attribue une valeur de 100 à l'ion majoritaire de masse 41, la quantité des autres ions étant mesurée en proportion de l'ion majoritaire.

Pic N°	Temps de rétention (RT)	Ions Majoritaires du Spectre de Masse (m/z)	Identification Préliminaire (non confirmée)
1	5,726	41(100)* ; 56(75) ; 57(73) ; 55(29) ; 70(29) ; 105(4)	Trimethyl-Butanol ou Dimethyl-Pentanol
2	5,997	43(100) ; 59(67) ; 101(23) ; 58(34)	4-Hydroxy-4-methyl, 2-Pentanone
3	6,809	41(100) ; 69(65) ; 71(29) ; 86(24) ; 75(16) ; 87(9) ; 120(3)	Alcool
4	7,851	91(100) ; 124(31) ; 65(24) ; 51(13)	Benzèneméthanol
5	10,081	41(100) ; 55(64) ; 67(49) ; 83(41) ; 122(4) ; 140(5) ; 69(24) ; 70(24) ; 84(29) ; 65(11) ; 79(27)	2,4 Nonadien-1-ol
6	12,956	43(100) ; 41(82) ; 57(69) ; 60(56) ; 87(60) ; 111(22) ; 129(16) ; 185(5)	2 Propenoic Acid, 2-(Pentylamino)
7	13,456	57(100) ; 43(71) ; 41(67) ; 56(53) ; 55(27) ; 70(53) ; 71(49)	3,4 Dimethyl -undécane (ou -dodécane)
8	14,706	43(100) ; 87(41) ; 41(38) ; 71(24) ; 111(20) ; 129(16) ; 55(11)	2 Propenoic Acid, 2-(Hexanylamino)
9	15,102	43(100) ; 71(78) ; 70(76) ; 41(56) ; 55(35) ; 57(33)	Alcane ramifié
10	16,769	166(100) ; 110(65) ; 195(38) ; 97(33) ; 123(33) ; 162(35) ; 215(2) ; 264(2)	2-(ethylamino)-2-(2-Thienyl)-Cyclohexanone
11	22,52	57(100) ; 41(55) ; 60(20) ; 71(18) ; 73(31) ; 76(11) ; 89(20) ; 91(11) ; 119(5) ; 132(4) ; 145(4) ; 253(19)	Musk Ambrette : 1-(1.1) diméthyl, 2-méthoxy, 4-méthyl, 3.5-dinitrobenzène
12	23,312	43(100) ; 41(55) ; 55(76) ; 67(35) ; 71(16) ; 81(52) ; 82(71) ; 83(31) ; 99(48) ; 117(6) ; 142(4) ; 219(2)	Ester d'Acide hexanoïque
13	23,77	43(100) ; 41(55) ; 57(64) ; 60(45) ; 71(78) ; 73(27) ; 76(11) ; 89(28) ; 104(5) ; 130(4) ; 159(3)	Ester d'Acide Butanoïque
14	24,146	43(100) ; 41(70) ; 55(75) ; 54(33) ; 67(28) ; 69(24) ; 71(35) ; 82(64) ; 83(22) ; 99(52) ; 112(4) ; 117(8) ; 142(4) ; 202(2)	Ester d'Acide hexanoïque
15	24,896	43(100) ; 71(98) ; 41(31) ; 55(16) ; 57(13) ; 60(20) ; 70(12) ; 73(29) ; 75(12) ; 89(31) ; 104(8) ; 131(5) ; 159(5) ;	Methyl ethyl Ester d'Acide Butanoïque
16	33,181	386(100) ; 301(73) ; 275(73) ; 213(60) ; 107(60)	Cholesterol (3 β -Cholest-5-en-3-ol)

Figure 17 : Extrait éthanolique des sécrétions temporales d'un mâle adulte : Chromatogramme par totalisation et spectrométrie de masse (GC-MS). Visualisation des fractions 1 et 2 telles qu'elles ont été scindées par la technique de fractionnement. Les pics numérotés sont ceux qui ont été trouvés le plus fréquemment dans les échantillons analysés ; les pics "p" correspondent vraisemblablement à des produits de dégradation ou à des impuretés.

2333 - Analyse de la variabilité des profils chimiques

Malgré l'importance possible des variations qualitatives du mélange chimique que constitue la sécrétion temporelle des individus adultes dans la formation de signaux relatifs à la territorialité, nous avons choisi d'observer le profil individuel formé par les 16 pics les plus couramment détectés, et de comparer ces profils entre diverses catégories d'individus.

L'unité surfacique de chaque pic donnée par l'ordinateur n'est pas connue, mais cela importe peu puisque seule la représentativité de chaque pic par rapport aux autres est prise en compte. Il est en effet impossible d'évaluer les différences de concentrations brutes entre échantillons individuels, du fait de la collecte variable de sécrétions et la concentration sous azote variable selon l'échantillon.

_ Contrôle préliminaire de la variabilité de profil observée sur deux échantillons provenant du même animal

En mesurant la proportion relative de chacun des 16 pics sélectionnés, issus des analyses au GC-MS, nous avons entrepris dans un premier temps d'observer la variabilité résiduelle existant entre deux échantillons prélevés simultanément sur la femelle adulte du groupe B (n°transpondeur 1C-D741). Ces mesures parallèles sont présentées en figure 18. D'après cet exemple, il ressort que la présence-absence des pics est conservée (on ne retrouve les pics 12, 14 et 15 dans aucun des deux profils), de même que la qualité majoritaire-minoritaire des pics. Il semble toutefois exister pour les pics majoritaires n°1 et n°13 un écart sensible, qui du fait du mode de calcul de pourcentage est vraisemblablement à l'origine des écarts mineurs reperçutés sur les composés restants. Il s'agit donc de comparer maintenant les échantillons inter-individuels, ou prélevés à distance sur un même individu, en tenant essentiellement compte de la présence-absence des produits et de leur qualité majoritaire ou non.

_ Comparaison de profils du même animal prélevés à différentes périodes

Nous avons ainsi réussi à collecter, par le biais de sessions de capture répétées d'année en année sur les mêmes groupes, deux échantillons collectés sur le même animal à une année d'intervalle : il s'agit du mâle adulte n°11-3BC3, dont les prélèvements ont été menés respectivement en Avril 96 et en Mai 1997, période de forte activité de marquage. La comparaison des deux profils basés sur les 16 pics sélectionnés est illustrée par la figure 19. Les principales variations sont observées pour le pic 2 (majoritaire puis absent), le pic 11 (de l'état de trace à l'état majoritaire), le pic 13 (de majoritaire à principal) et enfin le pic 14 (présent en proportion moyenne puis disparaît). Les autres écarts semblent négligeables, et sans doute dus essentiellement aux écarts les plus importants. Par conséquent, ce deuxième exemple illustre la variabilité plus grande qu'il est possible d'observer sur un même animal étudié ; là, il est important de préciser qu'entre les deux périodes d'échantillonnage, le statut de cet animal a changé : en 1996, il est le mâle dominant du groupe D, alors que en début de saison active de l'année 1997, il est destitué, et exclus du groupe ; lors du 2^e échantillonnage, il est erratique, en marge du groupe D. Sa condition physique est alors très diminuée, et il sera même retrouvé mort quelques jours plus tard. Malgré l'importance probable de ce changement de situation, il est impossible d'établir un lien précis avec les variations de profil chimique observées. Il conviendrait pour cela de multiplier les individus sur lesquels sont effectuées les collectes à des dates différentes.

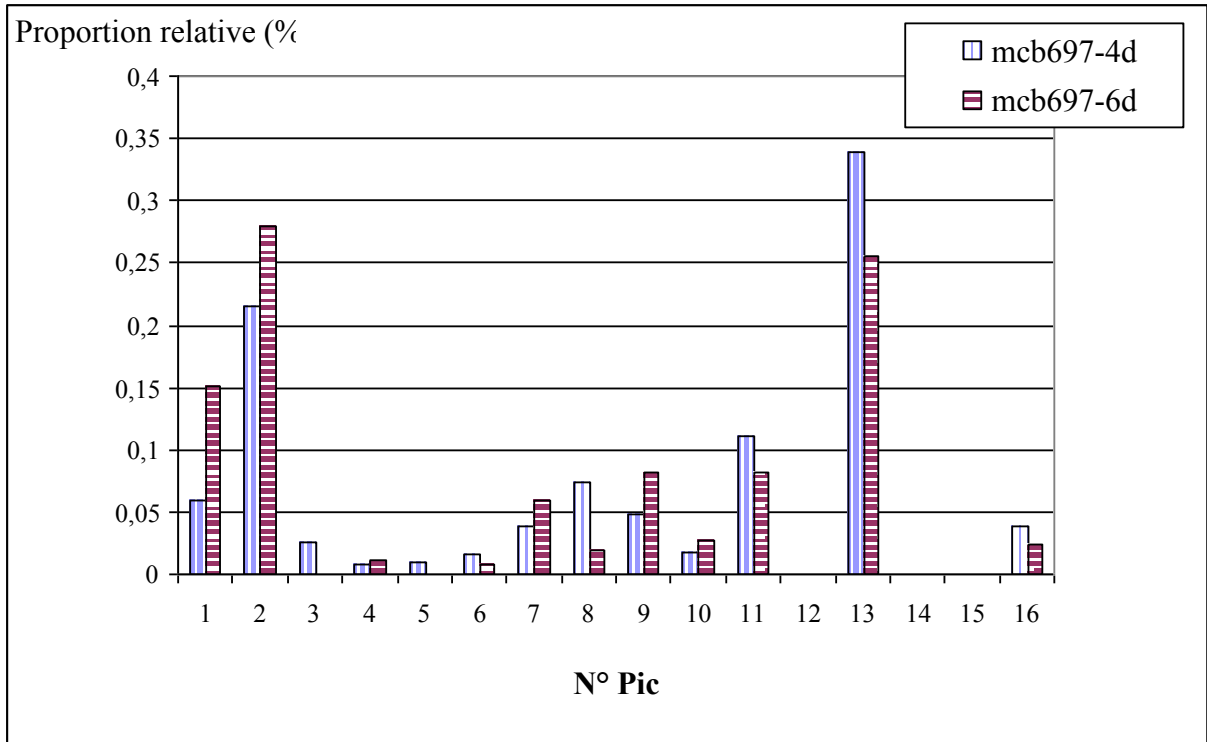


Figure 18 : Comparaison des profils de deux échantillons prélevés simultanément sur la femelle adulte 1C-D741

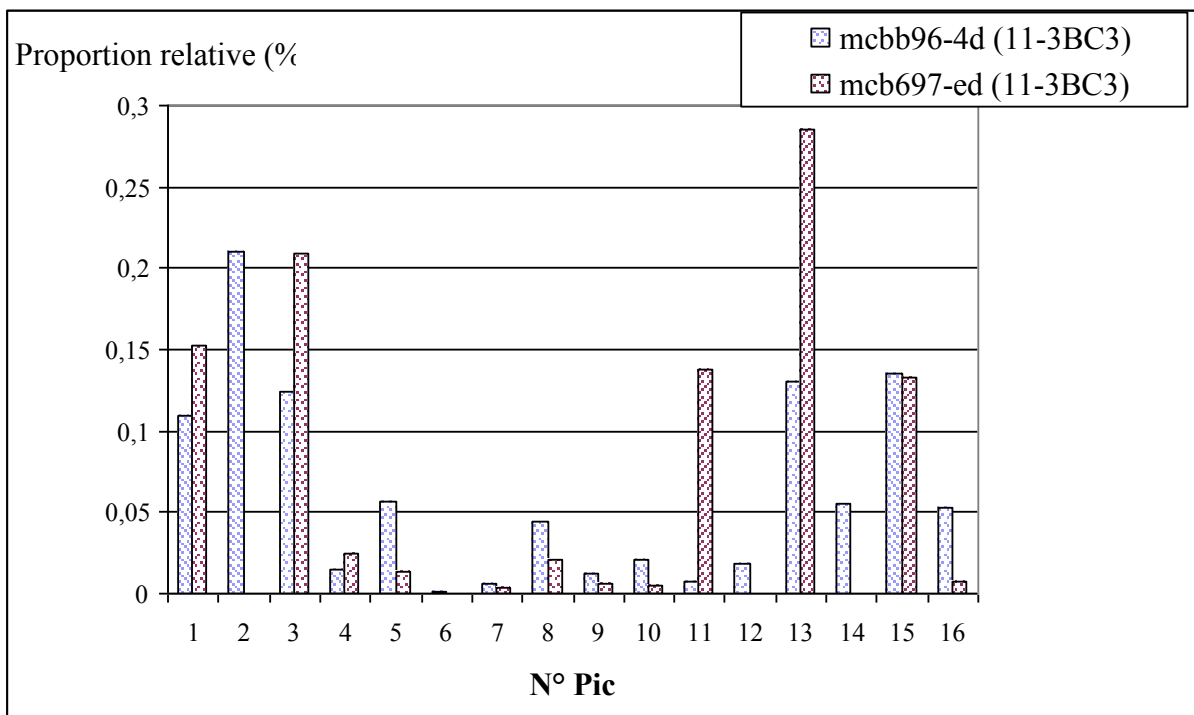


Figure 19 : Comparaison des profils du mâle Adulte (11-3BC3) échantillonné en Avril 1996 (mcb96-4d) et en Mai 1997 (mcb697-ed)

_ Profils chimiques comparés d'échantillons provenant de différents mâles (Figure 20)

Globalement, il semble y avoir une homogénéité relative de la représentativité (absence, minoritaire, majoritaire) des pics considérés. Cependant, le mélange de plusieurs extraits éthanoliques de mâles, prélevés et analysés en 1996, et donc totalement distincts des autres échantillons de mâles analysés ici, se distingue de tous les autres en ce sens qu'il est le seul à posséder la totalité des pics. Ainsi, il possède de façon exclusive les pics 2 (en quantité non négligeable), 12 et 14 ; en conséquence, il est normal de voir modifiées les concentrations des pics restants ; cette variabilité peut être due réellement à la présence unique de ces composés dans au moins des échantillons du mélange ; toutefois, elle peut être artéfactuelle.

Le pic 3, bien qu'il soit présent dans l'ensemble des échantillons, voit sa représentativité varier de 6% à plus de 40% du total des pics considérés. Les pics restants sont plus homogènes.

Il est intéressant de placer le profil chimique de Babar, le mâle adulte captif dont on a montré l'inactivité biologique des sécrétions temporales, parallèlement aux autres profils, tous issus de mâles vivant dans leurs groupes familiaux, dont les sécrétions ont globalement montré une forte significativité biologique. Il est ainsi surprenant de constater que l'extrait éthanolique de cet individu ne se démarque pas fondamentalement des autres profils mâles. On note toutefois l'absence du pic 15, absence également relevée dans les sécrétions d'un mâle adulte dominant non captif ("JP").

_ Profils chimiques comparés d'échantillons provenant de différentes femelles (Figure 21)

A l'égal du cas des mâles, il apparaît que le mélange de sécrétions femelles, lui aussi collecté et analysé en 1996, est caractérisé par une diversité moléculaire plus grande, le seul à recenser les pics n°14 et n°15. La prudence s'impose dans l'interprétation d'une telle variabilité, peut-être là encore artéfactuelle.

Si l'on considère les trois échantillons individuels, il convient de remarquer que la femelle adulte du groupe P4 se distingue des deux autres par une faible diversité moléculaire ; elle ne possède pas les pics n° 1 à 5, ni les pics n° 8 à 10, que l'on observe en quantité non négligeable mais minoritaires (à l'exception des pics 1 et 2) dans les autres profils.

_ Profils chimiques comparés des mâles et des femelles

En comparant l'allure des deux histogrammes analysés précédemment, il semble que certains composés soient exclusivement présents chez les mâles ; c'est le cas du pic n°4 déterminé comme étant le benzène-méthanthiol (bien qu'il soit tout de même trouvé minoritaire dans un échantillon femelle), du pic n°5 (2,4-Nonadien-1-ol) et du pic n°15 (Méthyl Ethyl ester d'acide Butanoïque). Dans une moindre mesure, le pic n°3 est rare chez les femelles alors qu'il est systématiquement présent dans l'ensemble des échantillons mâles. En revanche, la situation inverse (molécules exclusivement femelles) n'est pas observée dans notre analyse. Au vu de ces résultats, certes établis d'après un nombre restreint d'individus, il semble les femelles soient pourvues d'une diversité moléculaire moins grande que les mâles, tout au moins dans la fraction éthanolique de leurs sécrétions temporales ; aucune différence d'activité biologique n'est cependant observée parmi ces échantillons. L'hypothèse que cette différence soit perçue comme telle par les individus n'est pas vérifiée, mais elle pourrait constituer une base de la discrimination de l'identité sexuelle via les marques déposées sur le terrain. Il convient d'observer un plus grand nombre de profils individuels avant de généraliser ce résultat.

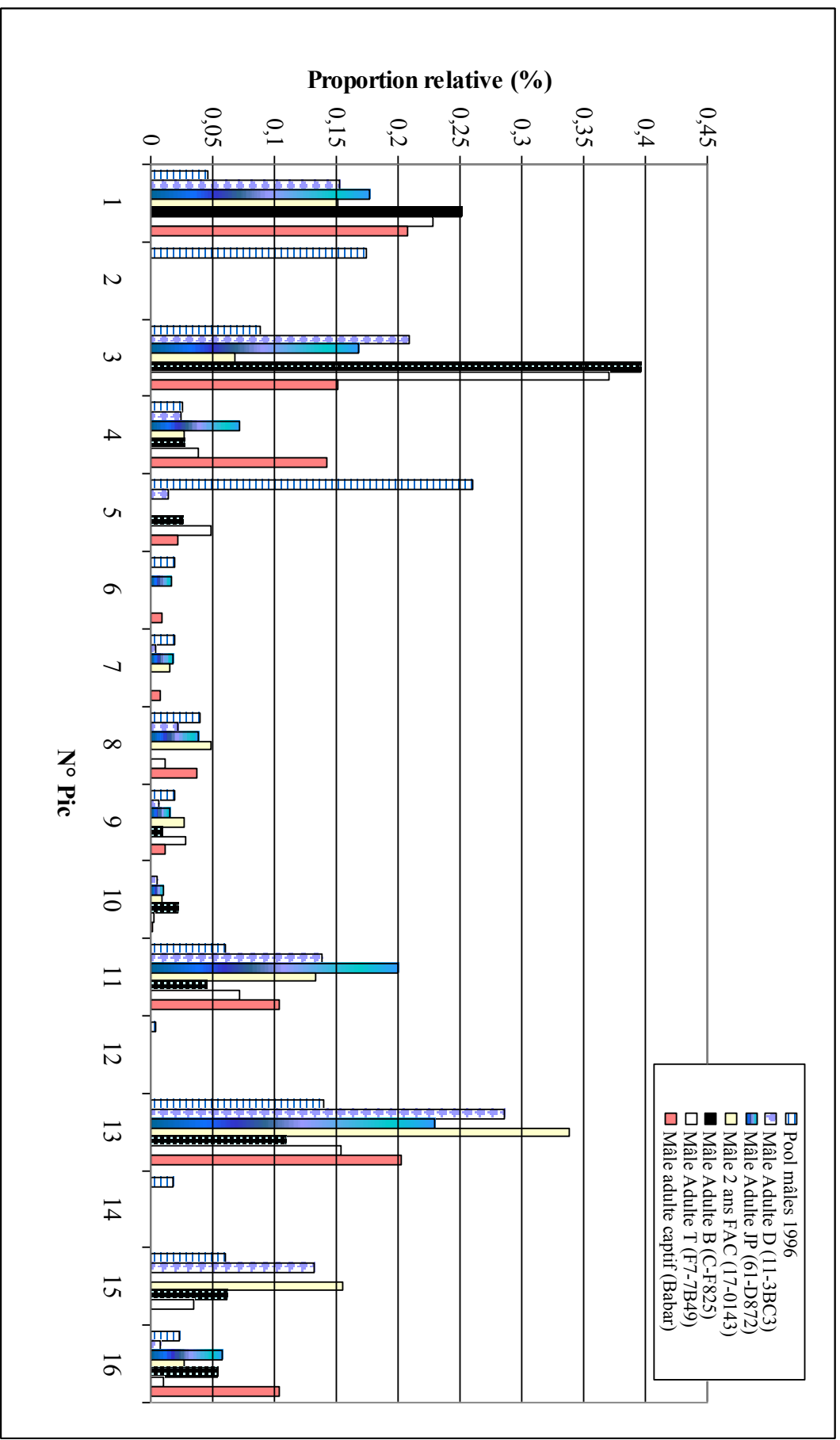


Figure 20 : Profils chimiques comparés des mâles (6 échantillons individuels et un mélange de plusieurs mâles distincts)

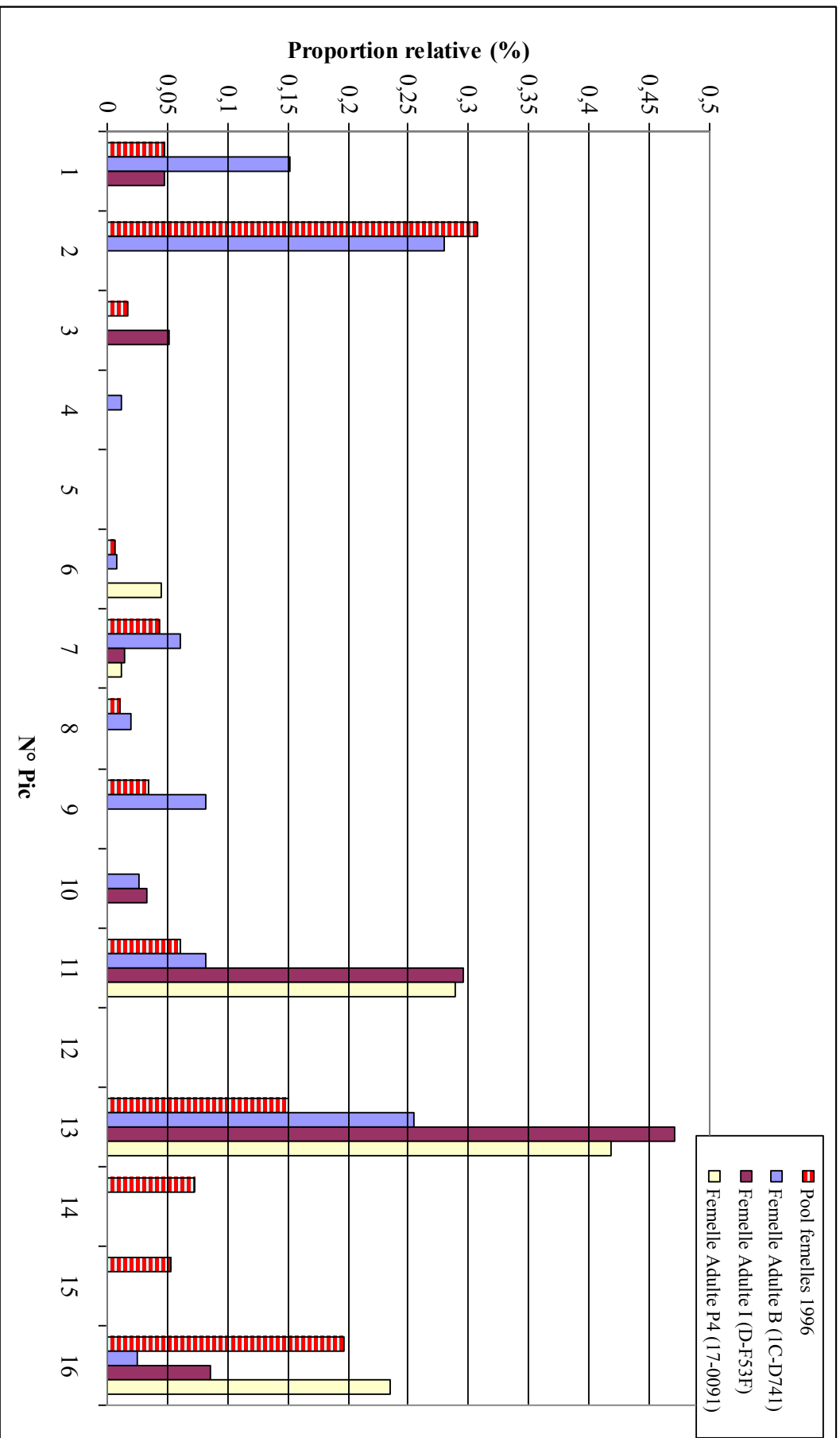


Figure 21 : Profils chimiques comparés des femelles (3 échantillons individuels et un mélange de femelles différentes des échantillons individuels)

Pour conclure sur cette tentative d'analyse quantitative des profils chimiques individuels, il subsiste une difficulté générale à relier la variabilité d'une certaine catégorie de substances avec un fonctionnement potentiel de la signalisation chimique au sein de l'espèce. En effet, même en ne conservant que les pics les plus couramment rencontrés, nous observons une variabilité quantitative énorme entre les différents échantillons qui peut s'exprimer jusqu'à l'absence de certaines molécules chez quelques individus. Nous suspectons par conséquent l'existence d'un bouquet odorant propre à chaque individu et qui plus est susceptible de varier pour un même individu selon les circonstances.

2334 - La question de la régulation de la production de signaux chimiques : exemple de Babar

Babar est, rappelons-le, un mâle adulte issu d'un groupe territorial voisin des groupes suivis (groupe de 'La Butte') capturé en septembre 1996 et mis en captivité jusqu'au mois de juin 97 (où il a été relâché au cours d'un programme de réintroduction géré par l'Office National de la Chasse). Ses sécrétions temporales ont pu être recueillies pendant la première semaine de mai 1997, à la fois pour être testées sur le terrain et pour être analysées en laboratoire (voir § 2213#). A l'époque de cette collecte, cet individu avait alors passé un peu plus de 7 mois dans un clapier constitué de deux chambres reliées par un passage cylindrique, l'une maintenue dans le noir complet, équipée de foin, l'autre étant soumise au rythme nyctéméral normal, où Babar pouvait s'alimenter et s'abreuver. Seul tout au long de sa captivité, il ne choisissait de s'alimenter la plupart du temps qu'avec des feuilles et fleurs de pissenlit frais. Ses sécrétions temporales ont fait l'objet de 22 tests validés dans cinq groupes familiaux de la population de la Sassièrre (A, C, E, N et Chalet), entre le 9 mai et le 27 juin 1997.

Or, le test biologique indique l'absence de réponse caractéristique des marmottes territoriales vis-à-vis de cette sécrétion, contrairement aux autres sécrétions temporales (voir §2321#). L'intensité de marquage n'a pas été trouvée significativement différente entre le tube Marqué et le Témoin (test de Wilcoxon unilatéral : $n=16$; $Z=-5.523$; $p=0.6011$ valeurs corrigées pour les ex-aequo), de même que la durée de flairage (test de Wilcoxon unilatéral : $n=21$; $Z=-1.585$; $p=0.06$). Par ailleurs, selon le simple odorat humain, Babar avait au mois de mai 1997 déjà perdu son odeur "de marmotte" caractéristique, qu'il possédait lors de sa capture (Octobre 1996). Bien sûr, le test -même répété- d'un unique individu doit se garder d'interprétation généraliste, et la probabilité existe que Babar soit doté d'une anomalie indépendante des autres conditions environnementales et sociales le distinguant de ses congénères. Nous n'avons hélas pas pu récolter ni tester sa sécrétion temporale avant sa capture, qui puisse servir de référence. Cependant, une mise en captivité dans des conditions similaires de six femelles adultes entre le mois de mai et la fin du mois de juillet 1996 avait conduit à constater, un mois après le début de leur séjour, cette perte de propriété organoleptique qui caractérise habituellement les sécrétions temporales de l'ensemble des animaux capturés sur le terrain. Or, cette perte d'odeur ne semble pas corrélée à une perte d'activité sécrétrice ; la sécrétion de gouttelettes en quantité normale a pu être vérifiée chez Babar ainsi que chez deux des femelles captives. Par conséquent, nous formulons l'hypothèse que ce sont bien les conditions de captivité qui sont responsables de la perte de significativité biologique constatée chez Babar, et qu'il doit exister un mécanisme de régulation de la production de signaux dépendant soit de l'alimentation de l'individu, soit des stimulations d'origine sociale et leurs conséquences sur la physiologie de ces individus si sociaux, les deux origines n'étant pas mutuellement exclusives.

2335 - La question de la volatilité des signaux : ordre aléatoire de flairage des tubes Témoin et Marqué?

Une caractéristique essentielle souvent abordée dans l'étude des systèmes de communication chimique est le degré de volatilité du signal. C'est en effet de ce paramètre que dépendent les comportements d'investigation, de détection du signal et aussi de réponse ; il détermine également quels systèmes chimiosensoriels sont mis en jeu.

C'est pourquoi dans cette étude, nous avons cherché à déterminer si lors des tests olfactifs les marmottes résidentes avaient une tendance affirmée à s'intéresser en premier à l'un des deux tubes présentés (tube Marqué (M) ou tube Témoin (T)). Le raisonnement est le suivant : dans le cas où le signal (ou une partie des signaux) relatif(s) à la territorialité est volatile, les marmottes, placées dans une situation de choix et situées dans un rayon de quelques mètres, auront tendance à s'orienter dès la première approche vers le tube Marqué ; dans le cas où la détection du signal nécessite le contact entre la source et le museau, le premier tube flairé est aléatoirement le tube Marqué ou le Témoin.

Nous avons recensé le nombre de tests -classés d'après leur série respective- ayant donné lieu à un premier flairage sur le tube Marqué ou sur le tube Témoin (Tableau 18).

Tableau 18 : Répartition du nombre de tests olfactifs en fonction de la nature Témoin/Marqué du premier tube flairé

Type de test	Nombre de tests où le 1er tube flairé est le <u>Témoin</u>	Nombre de tests où le 1er tube flairé est le <u>Marqué</u>	Total
Brut mâle *	9	12	21
Brut femelle	5	9	14
Brut	22	29	51
Captif	12	9	21
Etoh	4	7	11
Dichlo	4	6	10
Pentane	4	2	6
Extrait Etoh	9	23	32
Extrait Dichlo	7	7	14
Extrait Pentane	16	15	31
Fraction Entière	5	12	17
Fraction 1	4	3	7
Fraction 2	6	4	10
Mélange Seppack	11	13	24
Apolaire Seppack	3	6	9
Polaire Seppack	3	3	6

* **en gras** sont figurés les séries de tests "actifs", c'est-à-dire ceux pour lesquels le test biologique s'est avéré significatif.

Nous avons montré précédemment que suite à l'élaboration du test biologique, il a été possible de distinguer deux types de tests :

- d'une part les tests "actifs" c'est-à-dire induisant un marquage plus abondant ainsi qu'une investigation olfactive plus poussée sur le tube marqué ; il s'agit des catégories "Brut", "Brut mâle", "Brut femelle", "Extraits à l'éthanol" et "Fraction Entière" (en gras dans le Tableau 18)

- d'autre part les tests inactifs, n'induisant pas de réponse particulière sur le tube marqué, ni au niveau du flairage ni au niveau du marquage ; nous considérons que dans ces tests, le tube Marqué ne possède pas de signal relatif à la territorialité.

Du fait de cette différence fondamentale entre les tests, il nous a semblé judicieux de considérer séparément les deux catégories de tests, et de cumuler les effectifs à l'intérieur de chaque catégorie et pour chaque modalité Témoin/Marqué, afin de pouvoir procéder à deux tests du χ^2 . Contre l'hypothèse nulle d'un premier flairage aléatoire, la catégorie des tests 'actifs' produit un résultat significatif ($n=135$; $\chi^2_{\text{obs}}=9.074$; $p<0.003$) : les marmottes ont ici tendance à s'approcher en premier du tube Marqué (85 tests observés sur 135). Ce n'est pas le cas des tests 'inactifs', où l'approche est bien aléatoire ($n=149$, $\chi^2_{\text{obs}}=0.007$; $p=0.93$).

234 - FACTEURS DE VARIATION DE LA RÉPONSE COMPORTEMENTALE LORS DES TESTS OLFRACTIFS

Nous avons cherché à évaluer l'influence de plusieurs facteurs contrôlés et celle de leurs interactions sur les variations de deux variables : l'intensité de marquage et la durée de flairage, toutes deux faisant partie du test biologique (voir §231#), et mesurées comme la différence du nombre de marquages (/de la durée de flairage) entre le tube marqué et le tube témoin, pour chaque test. Une influence significative de ces paramètres biologiques sur les variations de cette variable témoignerait d'une capacité des marmottes à distinguer dans les substances de marquage testées des informations ou signaux relatifs à ces paramètres. Parmi ceux-ci, nous en avons retenu six, que nous avons pu mesurer lors de chaque test :

- (1)- le type de marque odorante (facteur 'Ser', 7 modalités) : nous avons testé des marques brutes (de 4 types : marques brutes de groupe, sécrétions temporales individuelles de mâles ou de femelles, sécrétions temporales d'un individu captif) et des extraits partiels (3 solvants différents). Nous avons volontairement limité le nombre de modalités de ce facteur, et n'avons donc pas inclus les séries effectuées avec les fractions, ou avec les solvants purs ; ces séries, de même que les autres, feront l'objet de tests non paramétriques particuliers ;
- (2)- la période de l'année où ont été réalisés les tests (facteur 'Dat', 3 modalités) : début de saison jusqu'à la fin du mois de mai, le mois de juin, enfin le mois de juillet et au delà (là encore, nous avons limité à trois modalités pour ne pas compliquer trop les modèles) ;
- (3)- le statut social des individus testés (facteur 'Stat', 2 modalités : dominant/subordonné) ;
- (4)- le degré de familiarité (facteur 'Fam') entre la marque proposée (dont on connaît exactement le groupe d'origine) et l'individu testé ; on considérera comme étrangère toute marque provenant d'un groupe n'ayant aucune frontière commune avec le groupe testé (situé à au moins un groupe d'écart). Bien sûr tous les groupes échantillonnés ou testés proviennent de la même population, ce qui fait qu'il existe toujours un risque que l'individu testé ait déjà rencontré l'odeur que l'on teste comme étrangère.⁽¹⁾
- (5)- le sexe des individus testés ;
- (6)- le sexe des auteurs des marques testées.

Pour chaque variable, nous avons utilisé une analyse multivariée à l'aide des Modèles Linéaires Généralisés.

2341 - Variable Intensité de Marquage "IM" : Influence des facteurs 'Série', 'Date', 'Statut' et 'Familier'

Taille de l'échantillon : n= 178

Modèle	Déviante	ddl	Fobs	p
(1) Modèle complet : $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam} + \text{Ser.Dat.Stat} + \text{Ser.Dat.Fam} + \text{Ser.Stat.Fam} + \text{Dat.Stat.Fam}$	481.1	130	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam} + \text{Ser.Dat.Stat} + \text{Ser.Dat.Fam} + \text{Ser.Stat.Fam}$ (2) contre (1) effet de l'interaction Dat.Stat.Fam	491.3	131	2.76	0.099
(3) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam} + \text{Ser.Dat.Stat} + \text{Ser.Dat.Fam}$ (3) contre (2) effet de l'interaction Ser.Stat.Fam	501.6	135	0.69	0.60
(4) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam} + \text{Ser.Dat.Stat}$ (4) contre (3) effet de l'interaction Ser.Dat.Fam	509.0	138	0.66	0.58
(5) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam}$ (5) contre (4) effet de l'interaction Ser.Dat.Stat	514.3	141	0.48	0.70
(6) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam}$ (6) contre (5) effet de l'interaction Stat.Fam	515.0	142	0.19	0.66
(7) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat}$ (7) contre (6) effet de l'interaction Dat.Fam	535.3	144	2.80	0.06
(8) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam}$ (8) contre (7) effet de l'interaction Dat.Stat	543.8	146	1.14	0.32
(9) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat}$ (9) contre (8) effet de l'interaction Ser.Fam	560.8	152	0.76	0.60
(10) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat}$ (10) contre (9) effet de l'interaction Ser.Stat	578.6	158	0.80	0.57
(11) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam}$ (11) contre (10) effet de l'interaction Ser.Dat	701.8	167	3.74	0.0003
(12) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Ser.Dat}$ (12) contre (10) effet du facteur Fam	582.5	159	1.06	0.30
(13) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Ser.Dat}$ (13) contre (12) effet du facteur Stat	600.5	160	4.91	<0.0001
(14) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Stat} + \text{Ser.Dat}$ (14) contre (12) effet du facteur Dat	582.5	159	imp.	-
(15) $\lambda = \mu + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Ser.Dat}$ (15) contre (14) effet du facteur Ser	582.5	159	imp.	-
(16) $\lambda = \mu$ Modèle constant	811.1	177	-	-
(17) $\lambda = \mu + \text{Ser}$ (17) contre (16) effet de Ser	754.5	171	2.14	0.05
(18) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat}$ (18) contre (17) effet de Dat	731.1	169	2.70	0.07

Dans cette analyse descendante pas à pas, l'effet de toutes les interactions possibles, excepté celle des facteurs 'Série' et 'Date', est négligeable par rapport au modèle complet, ce qui permet de simplifier le modèle valide ; cependant, les modèles (14) et (15) n'ont pu être calculés, les effets des facteurs simples 'Date' et 'Série' n'ont donc pas pu être testés. C'est pour cette raison qu'une partie de l'étude a été réalisée en analyse ascendante, testant l'effet des deux facteurs successivement par rapport au modèle constant (le plus simple) : les modèles (17) et (18) indiquent un effet significatif marqué pour le facteur 'Série', ainsi que le facteur 'Statut', alors que l'effet 'Date' n'est pas significatif (bien que p soit proche de 0.05) ; on vérifie une fois encore l'effet hautement significatif de l'interaction des deux facteurs 'Ser.Dat'. Le modèle conservé est donc :

$$\lambda = \mu + \text{ser} + \text{dat} + \text{stat} + \text{ser.dat}$$

(I)

Le tableau 19 donne les valeurs moyennes de la variable estimées par le modèle, calculées pour chacune des situations dépendant des trois facteurs retenus, et de leur interaction.

Tableau 19 : Valeurs moyennes de la différence de marquage entre les tubes Marqué et Témoin estimées par le modèle

		MAI (dat1)	JUIN (dat2)	JUILLET (dat3)
BRUT (ser1)	Adulte (stat1)	4.333	1.660	0.668
	Subordonné (stat2)	3.843	1.170	0.178
BRUT MALE (ser2)	Adulte (stat1)	-0.073	3.000	1.996
	Subordonné (stat2)	-0.563	2.510	1.506
BRUT FEMELLE (ser3)	Adulte (stat1)	0.997	4.000	5.000
	Subordonné (stat2)	0.507	3.510	4.510
BABAR (ser4)	Adulte (stat1)	0.342	0.167	-3.323*
	Subordonné (stat2)	-0.148	-0.323	-3.813*
EXTRAIT PENT (ser5)	Adulte (stat1)	0.495	0.354	-3.170*
	Subordonné (stat2)	0.005	-0.136	-3.660*
EXTRAIT DICHLO (ser6)	Adulte (stat1)	0.317	0.867	-3.348*
	Subordonné (stat2)	0.173	0.377	-3.838*
EXTRAIT ETOH (ser7)	Adulte (stat1)	0.571	1.053	-1.340
	Subordonné (stat2)	0.081	0.563	-1.830

Globalement, l'amplitude de la réaction de marquage par les marmottes résidentes est fonction du caractère entier ou non de la marque, du statut social de l'individu testé et de la période à laquelle les différentes séries ont été réalisées ; en revanche, nous n'avons pas mis en évidence d'influence du caractère familial de la marque, ce qui signifie que la réaction de tout individu territorial est constante face à une marque odorante n'appartenant pas au groupe, quelque soit sa provenance.

2342 - Variable Durée de flairage "DF" : Influence des facteurs 'Série', 'Date', 'Statut' et 'Fam'

Taille de l'échantillon : n=148

Modèle	Déviance	ddl	Fobs	p
(1) Modèle complet : $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam} + \text{Ser.Dat.Stat} + \text{Ser.Dat.Fam} + \text{Ser.Stat.Fam} + \text{Dat.Stat.Fam}$	6784	100	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam} + \text{Ser.Dat.Stat} + \text{Ser.Dat.Fam} + \text{Ser.Stat.Fam}$ (2) contre (1) effet de l'interaction Dat.Stat.Fam	6785	101	0.02	0.90
(3) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam} + \text{Ser.Dat.Stat} + \text{Ser.Dat.Fam}$ (3) contre (2) effet de l'interaction Ser.Stat.Fam	6978	103	1.44	0.24
(4) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam} + \text{Ser.Dat.Stat}$ (4) contre (3) effet de l'interaction Ser.Dat.Fam	6979	104	0.01	0.92
(5) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam} + \text{Stat.Fam}$ (5) contre (4) effet de l'interaction Ser.Dat.Stat	6987	106	0.06	0.94
(6) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat} + \text{Dat.Fam}$ (6) contre (5) effet de l'interaction Stat.Fam	7068	107	1.23	0.27
(7) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam} + \text{Dat.Stat}$ (7) contre (6) effet de l'interaction Dat.Fam	7124	109	0.42	0.66
(8) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat} + \text{Ser.Fam}$ (8) contre (7) effet de l'interaction Dat.Stat	7150	112	0.13	0.94
(9) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat} + \text{Ser.Stat}$ (9) contre (8) effet de l'interaction Ser.Fam	7409	117	0.81	0.54
(10) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam} + \text{Ser.Dat}$ (10) contre (9) effet de l'interaction Ser.Stat	8164	123	1.99	0.07
(11) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Fam}$ (11) contre (10) effet de l'interaction Ser.Dat	8510	134	0.47	0.91
(12) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat}$ (12) contre (11) effet du facteur Fam	8530	135	0.31	0.58
(13) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat}$ (13) contre (12) effet du facteur Stat	8663	136	2.10	0.15
(14) $\lambda = \mu + \text{Ser}$ (14) contre (13) effet du facteur Dat	8901	141	0.75	0.59
(15) $\lambda = \mu$ (15) contre (14) effet du facteur Ser	10090	147	3.14	0.006

Concernant la durée de flairage des tubes, celle-ci n'apparaît modulée que par un seul facteur significatif, le type de test présenté ; le modèle retenu est donc :

$$\lambda = \mu + \text{ser}$$

(II)

Tableau 20 : Valeurs moyennes de l'amplitude de flairage entre les tubes Marqué et Témoin estimées par le modèle théorique

BRUT (ser1)	1.167
BRUT MALE (ser2)	5.111
BRUT FEMELLE (ser3)	7.679
BABAR (ser4)	3.114
EXTRAIT DICHLO (ser5)	0.773
EXTRAIT PENT (ser6)	-2.727
EXTRAIT ETOH (ser7)	3.409

Les valeurs estimées par le modèle sont présentées dans le tableau 20. Les individus territoriaux effectuent donc une investigation olfactive des tubes à essai indépendamment de la période de l'année où le test est présenté, de leur statut social, ou du fait qu'il s'agisse d'une marque voisine au groupe/familière ou éloignée/non familière.

2343 - Effet du sexe de l'individu testé sur l'IM et la DF

Nous procédons ici à une analyse de l'effet du sexe des individus testés sur l'intensité de marquage (puis sur la durée de flairage) -facteur 'Sex', en comparant le modèle validé précédemment pour chaque variable avec des modèles plus complets par soustractions successives du facteur sexe seul ou en interaction avec les effets préexistants.

Variable mesurée : Intensité de marquage

Taille de l'échantillon : n= 170

Modèle	Déviance	ddl	Fobs	p
(1) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Ser} \cdot \text{Dat} + \text{Sex} + \text{Sex} \cdot \text{Ser} + \text{Sex} \cdot \text{Stat} + \text{Sex} \cdot \text{Dat} + \text{Sex} \cdot \text{Ser} \cdot \text{Dat}$	787.5	127	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Ser} \cdot \text{Dat} + \text{Sex} + \text{Sex} \cdot \text{Ser} + \text{Sex} \cdot \text{Stat} + \text{Sex} \cdot \text{Dat}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction Sex.Ser.Dat	824.4	133	0.99	0.43
(3) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Ser} \cdot \text{Dat} + \text{Sex} + \text{Sex} \cdot \text{Dat} + \text{Sex} \cdot \text{Stat}$ (3) contre (2) : effet de l'interaction Sex.Ser	831.8	139	0.20	0.98
(4) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Ser} \cdot \text{Dat} + \text{Sex} + \text{Sex} \cdot \text{Stat}$ (4) contre (3) : effet de l'interaction Sex.Dat	843.0	144	0.37	0.87
(5) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Ser} \cdot \text{Dat} + \text{Sex}$ (5) contre (4) : effet de l'interaction Sex.Stat	845.5	145	0.43	0.51
(6) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Dat} + \text{Stat} + \text{Ser} \cdot \text{Dat}$ (6) contre (5) : effet du facteur Sex	850.6	146	0.87	0.35
(7) $\lambda = \mu$ (7) contre (6) : effet du modèle retenu en (I)	1109	169	1.93	0.010

Variable mesurée : Durée de flairage

Taille de l'échantillon : n= 145

Modèle	Déviance	ddl	Fobs	p
(1) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Sex} + \text{Ser} \cdot \text{Sex}$	7708	131	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{Ser} + \text{Sex}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction Ser.Sex	8140	137	1.22	0.30
(3) $\lambda = \mu + \text{Ser}$ (3) contre (2) : effet du facteur Sex	8190	138	0.84	0.36
(4) $\lambda = \mu$	9597	144		

(4) contre (3) : effet du facteur Ser			3.95	0.001
---------------------------------------	--	--	------	--------------

L'effet du sexe des individus n'est donc pas significatif, ni seul, ni en interaction avec les autres effets significatifs, quelle que soit la variable mesurée.

2344 - Effet du sexe de l'auteur de la marque et celui de l'individu testé sur l'IM et la DF

- Nous avons pu classer les réponses de marquage selon quatre catégories différentes :
- Réponse des mâles vis-à-vis de marques mâles
 - Réponse des mâles vis-à-vis de marques femelles
 - Réponse des femelles vis-à-vis de marques femelles
 - Réponse des femelles vis-à-vis de marques mâles

Cependant, nous avons restreint l'échantillon aux seules catégories de tests 'Brut mâle' et 'Brut femelle', étant donné que ce sont les seuls tests où est parfaitement connu l'individu émetteur de la marque. La taille de l'échantillon est donc réduite à n=34. Deux facteurs (sexe de l'auteur de la marque= 'SexA' et sexe de l'individu testé 'SexT') et leur interaction sont testés sur la variable intensité de marquage (amplitude de marquage entre le tube Marqué et le tube Témoin) et durée de flairage.

Variable mesurée : Intensité de marquage

Taille de l'échantillon : n= 34

Modèle	Déviante	ddl	Fobs	p
(1) $\lambda = \mu + \text{SexT} + \text{SexA} + \text{SexA} \cdot \text{SexT}$	361.2	30	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{SexT} + \text{SexA}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction SexA.SexT	366.2	31	0.42	0.52
(3) $\lambda = \mu + \text{SexT}$ (3) contre (2) : effet du facteur SexA	366.5	32	0.03	0.86
(4) $\lambda = \mu$ (4) contre (3) : effet du facteur SexT	367.8	33	0.11	0.74

Variable mesurée : Durée de flairage

Taille de l'échantillon : n= 34

Modèle	Déviante	ddl	Fobs	p
(1) $\lambda = \mu + \text{SexT} + \text{SexA} + \text{SexA} \cdot \text{SexT}$	1990	30	-	-
(2) $\lambda = \mu + \text{SexT} + \text{SexA}$ (2) contre (1) : effet de l'interaction SexA.SexT	2030	31	0.60	0.44
(3) $\lambda = \mu + \text{SexT}$ (3) contre (2) : effet du facteur SexA	2098	32	1.04	0.32
(4) $\lambda = \mu$ (4) contre (3) : effet du facteur SexT	2178	33	1.22	0.28

La réponse de flairage comme celle de marquage, lors des tests olfactifs mettant les résidents territoriaux en présence d'une sécrétion temporelle brute, ne semble pas influencée par le sexe des individus.

2345 - Influence de la période sur l'occurrence de marquage des tests olfactifs

Comme cela avait déjà été suggéré dans le §2311#, il est possible que la période de l'année, si elle n'influence pas l'intensité de marquage sur les tubes, puisse en réalité affecter la probabilité même de marquer les tubes. Nous avons regroupé l'ensemble des tests 'actifs', et nous avons calculé par mois (3 mois : mai, juin et juillet) le nombre de tests où il n'y a eu marquage ni sur le tube Témoin, ni sur le Marqué, et d'autre part le nombre de tests où au moins l'un des deux tubes avait été marqué. Le tableau 21 résume les résultats obtenus :

Tableau 21 : Distribution observée (*théorique ; contribution au χ^2*) des tests selon qu'il y ait eu ou non marquage sur les tubes : séries de **tests actifs**.

	Nombre de tests avec marquage	Nombre de tests sans marquage	Total
Mai	27 (18.28 ; 4.16)	23 (31.72 ; 2.40)	50
Juin	13 (15.35 ; 0.36)	29 (26.65 ; 0.21)	42
Juillet	28 (34.37 ; 1.18)	66 (59.63 ; 0.68)	94
Total	68	118	186

Nous avons testé l'hypothèse nulle que la distribution observée des tests avec et sans marquage était indépendante de la période considérée ; un test du χ^2 confirme que cette hypothèse peut être rejetée ($\chi^2_{\text{obs}}=8.99$; ddl=2 ; p=0.011*). L'examen des contributions au χ^2 confirme que les mois de mai et juillet vont dans le sens opposé, les tests avec marquage du mois de mai étant très supérieurs aux valeurs attendues sous l'hypothèse nulle, alors que les tests du mois de juillet recueillent moins de réponses de marquage qu'attendu. On assiste donc à une évolution au cours de la saison où l'occurrence de marquage diminue de façon significative, vraisemblablement liée à la diminution générale d'activité de marquage (voir §131#).

Cette tendance n'est pas du tout significative pour les tests appartenant aux séries 'inactives', comme l'indique le tableau 22 ($\chi^2_{\text{obs}}=0.87$; ddl=2 ; p=0.87 ns). En dépit de l'absence de significativité de la variable 'probabilité de marquage', ce résultat est tout de même le signe que les tests proposant des tubes couverts de marques (ou fractions actives) étrangères incitent globalement les marmottes à surmarquer les piquets.

Tableau 22 : Distribution observée (*théorique ; contribution au χ^2*) des tests selon qu'il y ait eu ou non marquage sur les tubes : séries de **tests inactifs**.

	Nombre de tests avec marquage	Nombre de tests sans marquage	Total
Mai	32 (30.41 ; 0.08)	27 (28.58 ; 0.09)	59
Juin	30 (30.93 ; 0.03)	30 (29.07 ; 0.03)	60
Juillet	21 (21.65 ; 0.02)	21 (20.35 ; 0.68)	42
Total	83	78	161

2346 - Bilan : analyse graphique

L'intensité de marquage (sa différence d'amplitude entre le tube Marqué et le tube Témoin) apparaît varier significativement avec la série du test, le statut social des individus testés et la période à laquelle les tests sont effectués, surtout dans son interaction avec la série ; cette interaction signifie qu'à l'intérieur d'une série donnée, l'intensité de marquage fluctue selon la date du test. Il s'agit peut-être d'un effet artéfactuel puisque pour la série 'Brute', les tests ont été effectués essentiellement durant le mois de Juillet, alors que les autres séries sont relativement équilibrées. Nous pouvons donc rechercher précisément dans quelle mesure ces différents facteurs interviennent ; nous nous restreindrons à tester statistiquement les deux facteurs 'Série' et 'Statut social'. Pour ce qui est de la durée de flairage, nous pouvons nous limiter à l'étude de l'influence de la catégorie du test.

Intensité de marquage

Pour connaître plus précisément la façon dont la réponse des marmottes résidentes varie selon diverses séries de tests olfactifs, nous avons représenté par un histogramme la répartition relative du nombre de tests par rapport aux différentes valeurs prises par la variable IM, en juxtaposant les différentes séries. Il est en effet possible de les comparer directement entre elles car les effectifs ont été ramenés en pourcentage du nombre total de tests effectués dans chaque série. Or, du fait de leur nombre important, nous avons répartis les tests en deux graphiques (Figures 22a et 22b). La figure 22a représente les tests ayant été déterminés comme 'actifs' à l'issue des tests non paramétriques (§231 à 233) : ce sont les séries 'Brut', 'Brut mâle', 'Brut femelle', 'Extrait EtOH' et 'Fraction Entière'. La figure 22b représente les autres séries de tests, où les marmottes n'ont globalement pas distingué le tube Marqué du tube Témoin.

De façon générale, les tests dits 'actifs' sont distribués beaucoup plus largement que les autres, surtout sur les valeurs positives de la variable IM, alors que la répartition des tests 'inactifs' est très centrée sur la valeur nulle. Nous pouvons donc vérifier ici que les marmottes rencontrant une marque ou une fraction active de marque étrangère marquent de façon plus importante le tube porteur de cette marque, par rapport à un tube neutre ; si la fraction de marque ne comporte pas de signal pertinent, il y a surmarquage aléatoire.

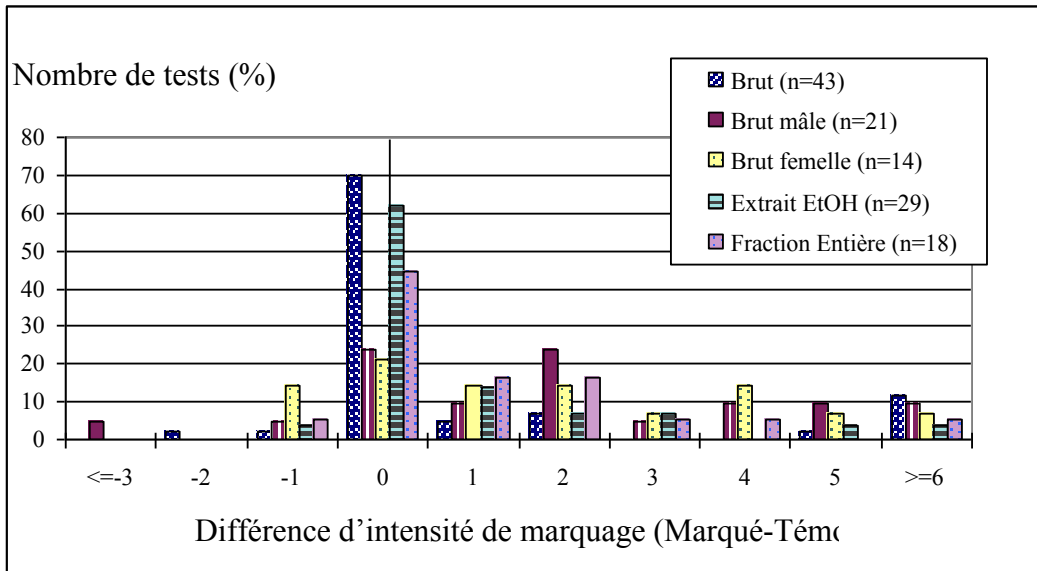


Figure 22a : Répartition du nombre de tests selon la série et selon l'amplitude de marquage : I - Séries des tests "actifs"

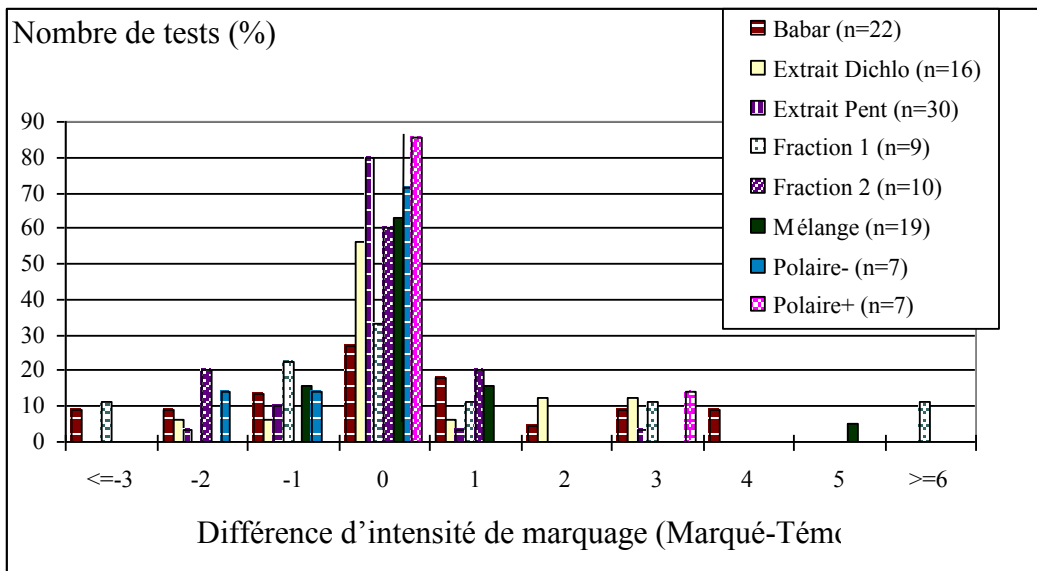


Figure 22b : Répartition du nombre de tests selon la série et selon l'amplitude de marquage : II - Séries des tests "inactifs"

Le modèle retenu indique également un effet significatif sur l'IM du statut social des individus testés. Nous l'avons illustré en tenant compte de l'effet série. Toutefois, afin de ne pas compliquer la figure, et nous basant sur le résultat précédent, nous avons observé la distribution d'effectifs relative aux Adultes Dominants, juxtaposée à celle des individus subordonnés (immatures et matures), en distinguant seulement deux cas : celui des séries 'actives' (regroupées) et des séries 'inactives' (regroupées), ces deux cas formant deux histogrammes séparés (Figures 23a et 23b).

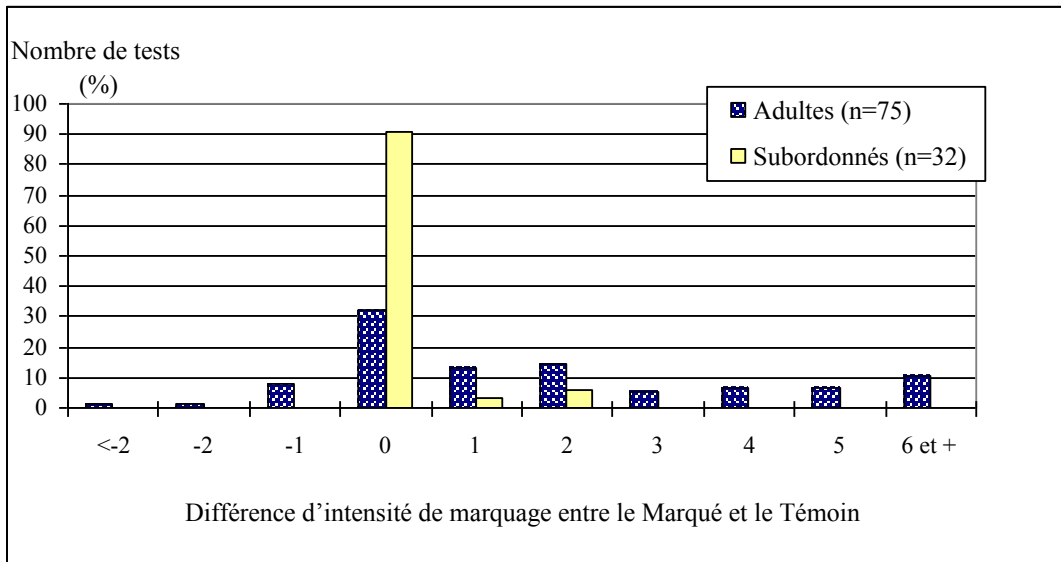


Figure 23a : Répartition du nombre de tests selon le statut social des individus testés et selon l'amplitude de marquage : I - Série des tests "actifs"

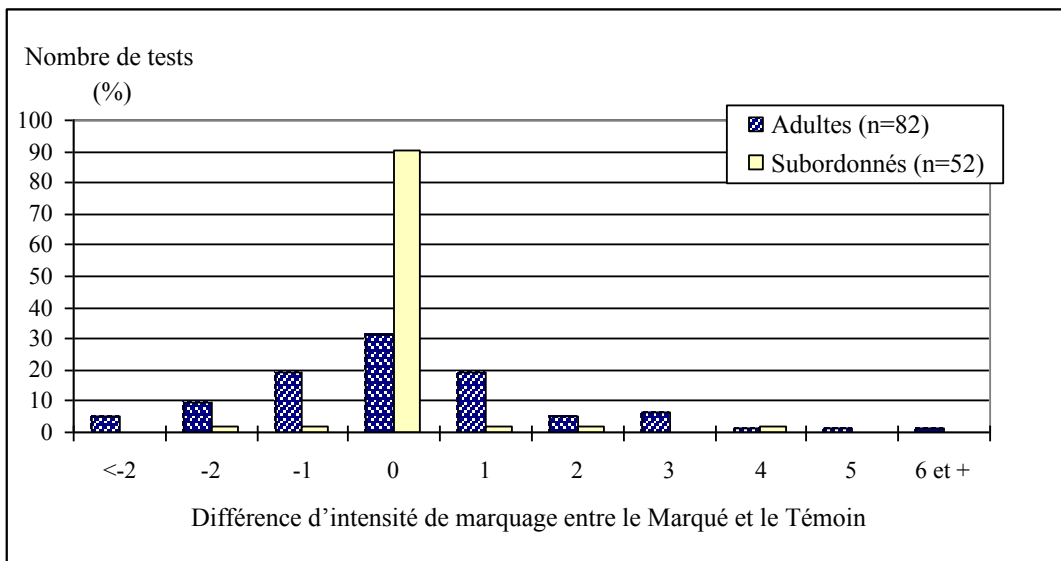


Figure 23b : Répartition du nombre de tests selon le statut social des individus testés et selon l'amplitude de marquage : II - Série des tests "inactifs"

Quelle que soit la série du test, (Fig. 23a et 23b), les individus subordonnés se distinguent des adultes dominants par un comportement de marquage très peu variable entre les tubes Marqué et Témoin (+90% des tests se situent sur la valeur 0). L'observation précise des données confirme qu'il s'agit souvent d'une absence de marquage de la part des subordonnés. Ce n'est pas le cas des adultes, dont on observe une répartition essentiellement située dans les amplitudes positives de marquage pour les tests actifs (Fig. 23a), et une distribution à l'allure gaussienne centrée sur la valeur nulle, pour les tests 'inactifs' (Fig. 23b). Ce sont donc les adultes qui ont le comportement de marquage le plus discriminatoire, et qui confirment leur action primordiale dans la participation, sinon à la défense du territoire, du moins aux tests olfactifs.

Compte-tenu des deux résultats précédents, nous avons choisi, pour illustrer l'effet lié à la période (effet moins significatif que les deux premiers facteurs), de ne représenter que les tests réalisés par les adultes dominants, les deux types de série ('actifs' et 'inactifs') étant distingués en deux graphiques (Figures 24a et 24b). La distribution des effectifs est restituée selon trois périodes juxtaposées : mai, juin et juillet.

Le mois de juillet semble se distinguer globalement, car sa distribution, en particulier celle des tests 'actifs' (Fig. 24a), est ramassée au niveau de la valeur nulle (+40% tests) ; les tests produisant une réaction plus importante sur le tube Marqué (valeurs positives croissantes de l'IM) sont surtout trouvés en mai et juin. Ce résultat graphique semble corrélé à la diminution générale d'activité de marquage des marmottes adultes à partir du mois de juillet constatée par des analyses statistiques précédentes. Cependant, il est intéressant de remarquer que même en cette période de déclin, la distribution des tests semble encore différente selon l'activité biologique du test ; les marmottes résidentes tendent à faire la différence entre les deux tubes marquant plus le tube Marqué que le Témoin lorsque la substance testée contient un signalement territorial pertinent. Par conséquent, ce résultat va dans le sens du maintien de la vigilance et de la défense de la zone des terriers principaux par les marmottes résidentes, même quand leur activité de marquage diminue.

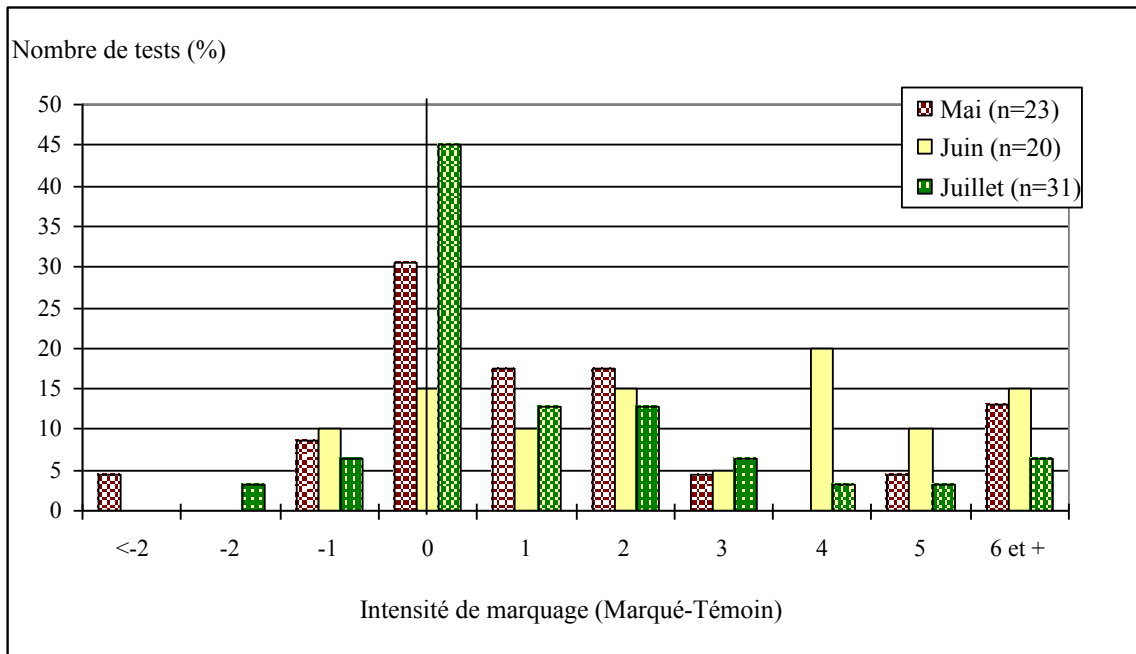


Figure 24a : Distribution relative des tests effectués par les adultes selon la période et selon l'amplitude de marquage : I - Série des tests "actifs"

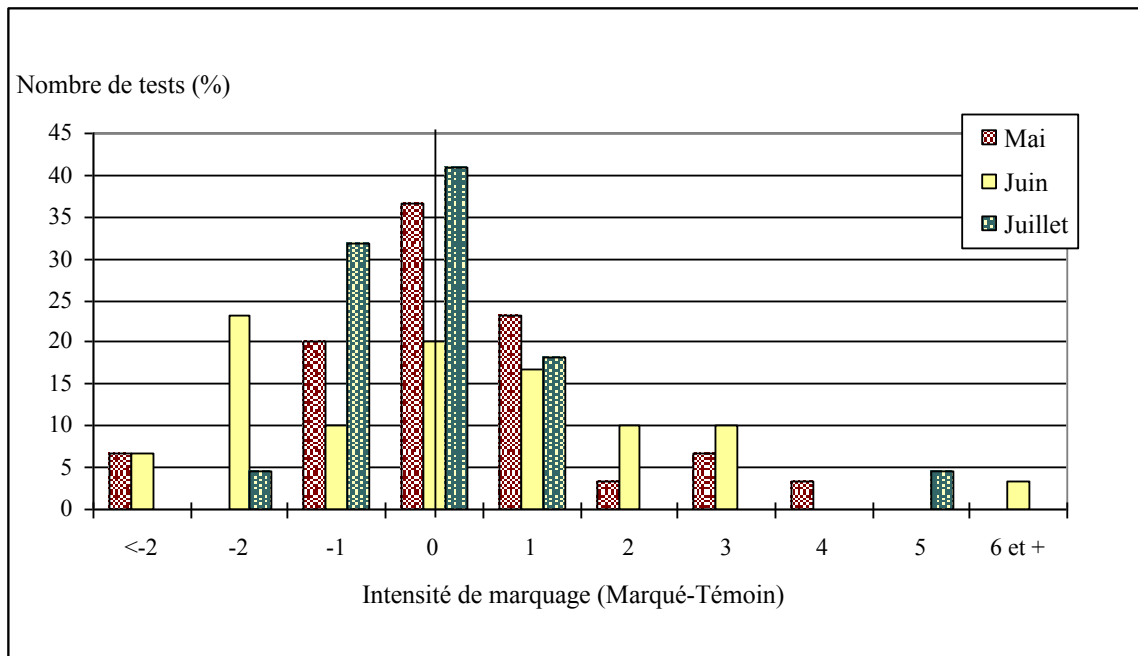


Figure 24b : Distribution relative des tests effectués par les adultes selon la période et selon l'amplitude de marquage : II - Série des tests "inactifs"

_ Durée de flairage

L'illustration des variations de durée de flairage en fonction de la série du test a été établie sur un modèle similaire à l'intensité de marquage. On s'attend, conformément au modèle retenu précédemment, à ne constater que l'effet 'série' sur cette variable. Les figures 25a et 25b représentent la distribution relative d'effectifs selon l'amplitude de durée de flairage, pour les séries 'actives' (Fig. 25a) et 'inactives' (Fig. 25b). Il est ici difficile de distinguer les deux types de série au vu de leurs distributions respectives, mais il semble tout de même que les séries actives se concentrent principalement dans les valeurs positives de la variable, la distribution étant plus aléatoire pour les tests inactifs. On peut noter également une tendance opposée des deux types de tests à se situer au niveau des valeurs extrêmes (classe ≥ 8 bien représentée pour les tests actifs, et ≤ -3 mieux occupée par les tests inactifs).

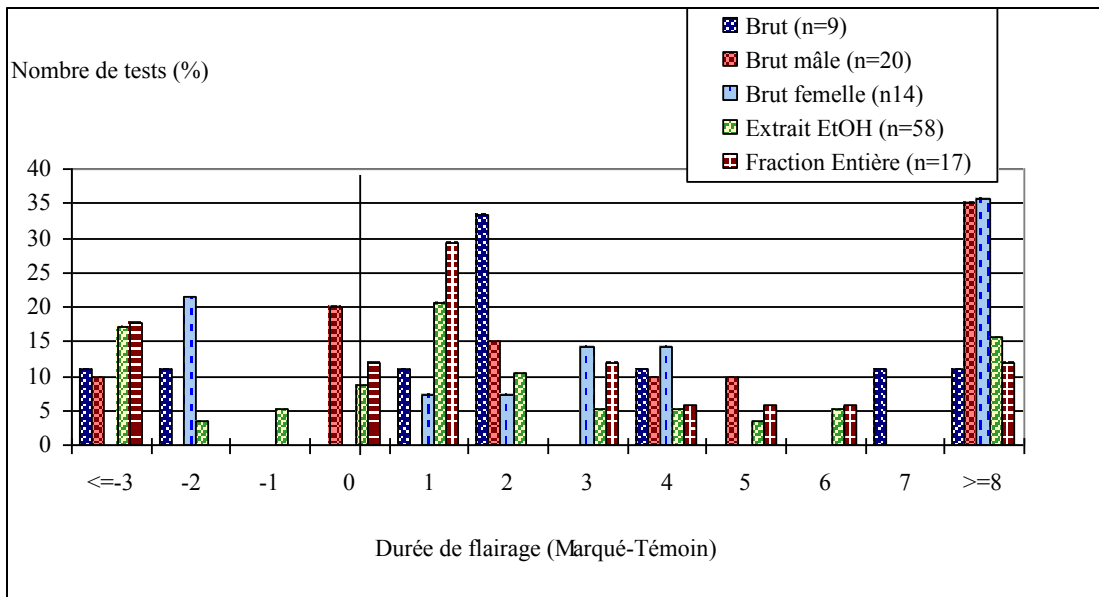


Figure 25a : Répartition du nombre de tests selon la série et selon l'amplitude de la durée de flairage : I - Séries des tests "actifs"

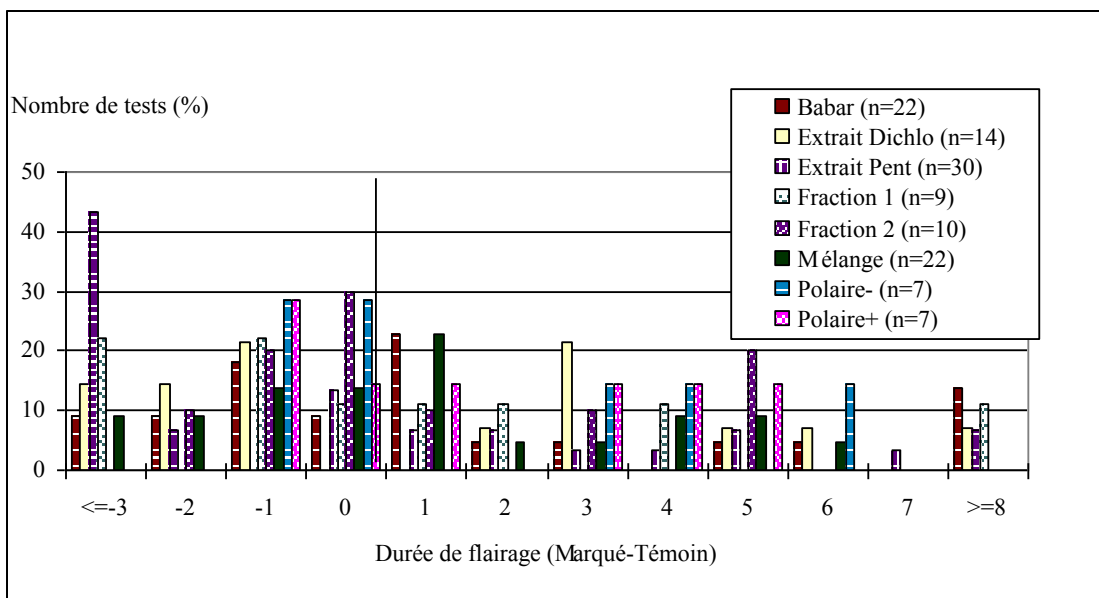


Figure 25b : Répartition du nombre de tests selon la série et selon l'amplitude de la durée de flairage : II - Séries des tests "**inactifs**"

L'effet du statut social n'ayant pas été retenu dans le modèle pour expliquer les variations de l'amplitude de durée de flairage, il est normal de constater un comportement plus proche entre adultes dominants et subordonnés que pour l'intensité de marquage. On peut observer graphiquement une différence assez nette entre les catégories 'active' (Fig. 26a) et 'inactive' (Fig. 26b) de tests olfactifs, à savoir que quel que soit le statut considéré, la distribution des tests est décalée vers les valeurs positives de DF (les individus flairent plus longuement le tube marqué), alors que pour les tests inactifs, l'allure est gaussienne, la distribution semble aléatoire car centrée autour de zéro. De petites différences subsistent tout de même entre adultes et subordonnés, pour les tests actifs (Fig. 26a) : une plus grande proportion d'adultes flaire très longuement le tube marqué (DF 8 et +) ; on note enfin un pic de la représentativité des subordonnés au niveau de la valeur DF = 1.

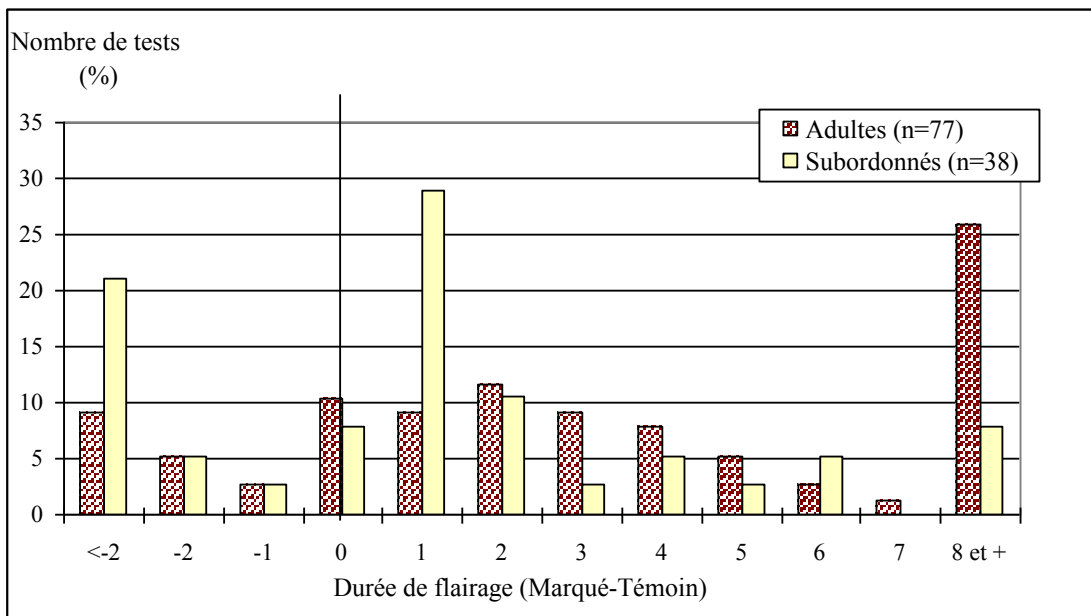


Figure 26a : Répartition du nombre de tests selon le statut social des individus testés et selon l'amplitude de la durée de flairage : I - Série des tests "actifs"

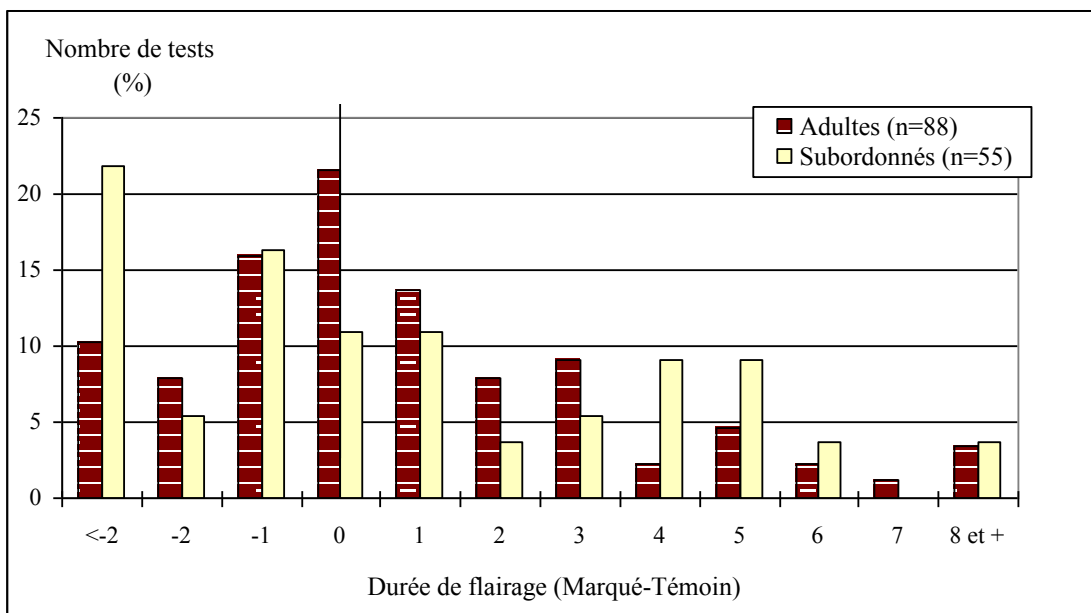


Figure 26b : Répartition du nombre de tests selon le statut social des individus testés et selon l'amplitude de la durée de flairage : II - Série des tests "**inactifs**"

II - 4 - DISCUSSION

241 - TEST BIOLOGIQUE

Lorsque les marmottes résidentes détectent la présence d'une marque, étrangère à leur groupe, placée au niveau de leur système principal de terriers, elles ont une tendance significative à la flairer plus longuement qu'elles ne le font sur un support neutre présenté simultanément ; elles la recouvrent également par un nombre de marques jugales plus important. Ces deux comportements sont caractéristiques et constituent notre test biologique. Celui-ci fournit donc un moyen relativement simple et fiable de rechercher ensuite l'origine de l'activité biologique dans des extraits partiels ou des fractions isolées de la substance de marquage, par la méthode de stratégie orientée par la réponse (voir introduction ; Albone, 1984).

Il apparaît que l'étude du système de communication chimique des mammifères est souvent rendue possible par l'utilisation de ce genre de test biologique. Cependant, à l'inverse de certains insectes, les tests comportementaux sont généralement beaucoup moins stéréotypés, car les mammifères ont des capacités accrues d'accoutumance, d'apprentissage (Albone *et al.*, 1986). De plus, ils ne répondent en général pas à un stimulus isolé, mais à un ensemble (chimique et non chimique). Leur réponse dépend également de leur état physiologique et de leur expérience ; c'est pourquoi il est régulièrement constaté une grande variabilité inter et même intra-individuelle qui empêche l'interprétation de la nature ou de la fonction des signaux échangés. Malgré cette complexité supplémentaire rencontrée à tous les niveaux d'intégration, l'analyse de la situation particulière de la communication au moyen de signaux déposés par un système de marquage odorant présente l'avantage de pouvoir se fier justement au comportement de marquage. En effet, ce comportement pratiqué en réponse à des marques étrangères apparaît selon Müller-Schwarze *et al.* (1983) comme intense, stéréotypé et prédictible. Stralendorff (1986) qui étudie la communication chimique intraspécifique du tupaïa (*Tupaia belangeri*), insiste sur la nécessité de sélectionner uniquement des comportements spécifiques dans des tests biologiques, en dépit de leur rareté. C'est en tout cas un comportement retrouvé fréquemment dans de nombreux tests olfactifs relatifs à la territorialité (Howe, 1974 ; Brady, 1997 ; Stralendorff, 1986, 1987 ; Ramsay et Giller, 1996) ou à la recherche de diverses informations contenues dans les marques : le caractère spécifique (Fornasieri et Roeder, 1992), familier/étranger (Daly, 1977 ; Hurst, 1987), l'état reproducteur (Ordinola *et al.*, 1997) ou encore le statut social (Hébert et Barrette, 1989).

Dans notre étude, la probabilité de marquage, au sens de l'induction du comportement, n'a pas permis de distinguer le tube porteur d'une marque étrangère du tube neutre. A l'égal d'autres mammifères (Belcher *et al.*, 1990), la propension des marmottes à marquer tout objet nouveau placé sur leur territoire rend nécessaire l'utilisation d'un protocole basé sur la présentation simultanée d'un support neutre contre le même support recouvert par la substance que l'on désire tester. Par ailleurs, dans une étude préliminaire (Bel *et al.*, 1995) l'étude de la probabilité de marquage spontanée (hors du contexte des tests olfactifs) s'est avérée être un bon indicateur des variations saisonnières et de l'activité des animaux selon leur âge. L'étude de la distribution d'effectifs des tests avec ou sans marquage sur le tube marqué confirme l'évolution saisonnière de l'activité générale de marquage (voir §234).

Le marquage préférentiel du tube couvert par les marques d'intrus potentiels, observé chez les marmottes adultes résidentes, confirme une des prédictions de Gosling (1982) qui s'apparente à la description d'un mécanisme général d'utilisation des marques dans les systèmes territoriaux des mammifères : la comparaison d'odeurs ("scent matching hypothesis"). Cette hypothèse stipule que le système de marquage territorial est un système économique à la fois bénéfique pour l'auteur des marques, c'est-à-dire le propriétaire, et aussi pour tout individu extérieur au territoire susceptible d'y pénétrer. Ainsi, lors d'une confrontation directe avec un congénère, l'intrus a la possibilité de comparer les marques odorantes qu'il a perçues (et mémorisées) dès son entrée sur le territoire avec l'odeur émanant de l'animal rencontré : si ces deux odeurs sont identiques, l'intrus est en face du probable résident. A ce stade, Gosling et McKay (1990) vérifient expérimentalement chez des souris la prédisposition du résident à escalader le conflit, et celle de l'intrus à fuir prématurément. Si les odeurs diffèrent, il n'y a théoriquement pas de conflit et chacun poursuit sa route. Gosling (1986b) fait l'hypothèse qu'en l'absence de glandes et de comportement de marquage, le coût associé à la défense territoriale (en termes de conflits ouverts) dépasserait fréquemment le bénéfice issu d'un tel système, à savoir l'augmentation du succès reproducteur. Le fonctionnement d'un tel système exige en contre partie de la part du résident de procéder à un marquage régulier de son domaine vital, en remplaçant au plus vite toute odeur étrangère située sur son territoire par la sienne.

L'action de déposer une marque au-dessus d'une autre, appelée surmarquage (ou "counter-marking") peut alternativement constituer un outil primordial permettant l'évaluation de la qualité d'un individu par ses congénères ; dans le contexte d'une recherche de partenaire sexuel, ce comportement peut être considéré comme un mode de compétition dans lequel la sélection favorise les mâles capables de maintenir leurs marques au sommet de toutes les autres dans l'ensemble de son domaine vital. La compétition par le marquage peut ainsi être à la base de la sélection sexuelle (Johnston *et al.*, 1997a ; 1997b). Ainsi, il a été démontré chez deux espèces de rongeurs (le hamster doré *Mesocricetus auratus* (Johnston *et al.*, 1995) et le campagnol champêtre *Microtus pennsylvanicus* (Johnston *et al.*, 1997a ; 1997b)) que des femelles préalablement familiarisées avec deux odeurs de mâles étaient capables de les mémoriser individuellement alors qu'elles étaient partiellement superposées. En outre, elles ont montré une aptitude à détecter laquelle des deux avait été déposée au-dessus de l'autre, indépendamment de l'âge des deux dépôts, et elles ont exprimé leur préférence systématique pour l'odeur déposée au-dessus ("top scent" vs "bottom scent").

Dans la population de marmottes étudiée, en dépit de la stabilité annuelle relative de la composition des couples adultes reproducteurs dominant les groupes sociaux et d'une période de reproduction particulièrement courte (une seule fois par an), nous pourrions imaginer que les femelles choisissent leur partenaire sexuel pour leur qualité à travers la perception de leurs marques dominantes, ajoutant aux fonctions du marquage jugal celle de réguler la sélection sexuelle. Or, une objection à l'existence de ce système vient du fait que les femelles comme les mâles adultes ont surmarqué indifféremment les marques issues de mâles et de femelles étrangers. D'autre part, la plupart des animaux pourvus d'un territoire y sont relativement inféodés, et l'on ne constate de surmarquage régulier entre différents mâles dominants que dans les zones frontalières communes à plusieurs groupes. Pour ce qui est des dispersants en quête de territoire, là encore il est peu probable d'observer des individus marquant le territoire qu'ils traversent. Par ailleurs, il semble que lors de l'éviction d'un dominant, le marquage intensif par le nouvel arrivant ne se produise qu'après son accession : le surmarquage qu'il produit ne sert donc pas au partenaire sexuel d'outil d'évaluation préalable.

Schulte *et al.* (1995) en observant au contraire l'absence fréquente de surmarquage par des castors adultes territoriaux confrontés à des marques étrangères, proposent deux explications : le résident attend peut-être d'avoir d'autres signes de la présence effective d'intrus sur leur territoire ; chez le lémurien à queue annelée, Ramsay et Giller (1996) ont souligné la nécessité des stimulations autres que chimiques, indiquant la présence d'intrus, pour que la marque odorante soit considérée comme une menace. La deuxième explication avancée est que l'individu résident ne surmarque pas immédiatement afin de permettre à d'autres membres du groupe de détecter eux aussi la marque, et d'être informés de l'intrusion (ce qui peut faciliter la mobilisation d'un plus grand nombre d'individus dans la défense active de leur territoire).

Dans le cas de la marmotte alpine, sur 161 tests effectués à l'aide de marques biologiquement actives (toute série confondue), 87 (54%) n'ont pas occasionné de surmarquage du tube Marqué, donc ce résultat pourrait faire partie d'une stratégie telle que celles proposées par Schulte *et al.* (1995). Or, il apparaît que ce non-marquage est majoritairement le fait de subordonnés, matures ou non (61 %) : nous avons vu précédemment leur faible niveau de marquage en général, donc il semble probable que ce soit plutôt cette aptitude qui est à l'origine de l'absence du marquage du tube Marqué chez les subordonnés. Par ailleurs, un tiers des adultes dominants ayant été testés (29/91) n'a pas surmarqué le tube Marqué : ce peut être dans cette catégorie sociale le signe d'une stratégie alternative visant à procéder d'abord à une recherche visuelle de l'intrus (mode de perception très employé chez les marmottes, ref###). En revanche, la deuxième explication avancée par Schulte *et al.* (1995) ne semble pas adaptée au cas de la marmotte ; en effet, les adultes procèdent souvent seuls à l'initiation d'une chasse des intrus, bien qu'il ne soit pas rare de voir accourir les autres membres du groupe (adultes et subordonnés) : ceux-ci sont immédiatement alertés par des stimulations visuelles et auditives dues à la course poursuite et aux cris et grognements des deux opposants. De plus, rien ne permet de dire que les marques faites par le résident masquent totalement la marque intrusive (voir Johnston *et al.*, 1994 ; 1995).

242 - DUREE DE FLAIRAGE : COMPORTEMENT NON SPECIFIQUE DONC CONTROVERSE

Une difficulté majeure dans l'évaluation de l'activité biologique d'une substance, chez les mammifères, est l'absence fréquente de comportement caractéristique immédiat et plus ou moins stéréotypé qui pourrait être provoqué par la détection de substance phéromonale (Singer, 1991). Dans la plupart des cas, seul le comportement de flairage caractérise l'intérêt porté par l'individu testé envers la substance ; Singer précise qu'en utilisant un tel comportement, il est impossible d'avoir une démonstration directe de l'existence d'une fonction phéromonale spécifique. En effet, le flairage est un comportement non spécifique de la détection de signaux chimiques, puisqu'il peut être effectué dans des contextes variés (notamment dans la recherche de nourriture).

Pourtant, beaucoup d'études relativement récentes ne disposent que de cet élément dans leur test biologique. En réalité, l'investigation olfactive peut permettre dans certaines conditions expérimentales d'élucider les bases chimiques de la discrimination olfactive (méthode de présentation simultanée d'un stimulus contre un autre, méthode d'habituation/déshabituation...). C'est dans le cadre de la recherche d'informations contenues dans divers signaux chimiques (ou fractions de signaux) que l'on trouve la plupart des études utilisant uniquement le comportement de flairage, et quelquefois de léchage, lui aussi considéré comme une simple investigation chimique (chez le galago, Clark, 1982b ; le cerf à queue noire, Müller-Schwarze, 1971, le chat, Feldman, 1994, la marmotte des rocheuses *Marmota caligata*, Barash, 1989, la marmotte commune, Meier, 1991). Certains auteurs précisent à quelle distance maximale le flairage est pris en compte (moins de 1 cm entre le

nez et l'urine chez le hamster, Wellington *et al.*, 1979 ; 1981 ; moins de 2 cm pour le lémurien à queue annelée, Ramsay et Giller, 1996 ; moins de 10 cm pour le chat, Passanisi et McDonald, 1990) ; bien que cela soit dans tous les cas une mesure arbitraire, ce choix permet d'obtenir des données comparables. Notre mesure est, elle aussi, rigoureuse car seule a été prise en compte la durée de contact entre le museau de la marmotte testée et chaque tube à essai.

Par ailleurs, il existe d'autres variables utilisées en tant que test biologique qui ne sont pas non plus spécifiques d'une détection de signal chimique ; ainsi, le rythme cardiaque et ses variations spontanées sont mesurés sur des souris adultes mâles exposées directement à la sortie des composés élués d'une colonne de chromatographie, et provenant d'extraits de pelotes fécales de conspécifiques (Goodrich *et al.* 1986). Chez la marmotte dorée, Blumstein et Henderson (1996) ont mené à bien des tests olfactifs visant à vérifier l'existence d'informations liées au sexe et à la familiarité présentes dans les marques orbitales des individus : le seul comportement ayant été trouvé discriminant correspond à la fréquence de contact entre les individus testés et les sources odorantes proposées.

Un dernier exemple de comportement non spécifique utilisé comme test biologique est ce que de nombreux auteurs nomment la préférence, qui est toujours évaluée au cours d'un test avec choix simultané entre deux ou plusieurs substances (Ferkin et Johnston 1995b ; Ferkin *et al.*, 1997) ; on mesure souvent le temps passé par les individus testés en différents lieux correspondant chacun à une substance donnée. L'ensemble des travaux utilisant ce genre d'expérimentation n'a pu être entrepris que sur des animaux en conditions de captivité. L'expérimentation peut consister en une mise en situation à l'aide de tunnels en forme "Y" ou "T", où les individus testés peuvent choisir ou non de se diriger significativement soit vers la branche possédant une marque soit vers l'autre branche, souvent neutre (Hurst, 1994a ; Gosling *et al.*, 1996a ; 1996b), ou proposant une odeur différente de la première selon des critères connus (Heth *et al.*, 1996). Or, afin de préciser ce que recouvre le terme peu spécifique de préférence, Clark (1982a) souligne que l'odeur préférée, dans une situation de choix, est généralement celle qui a induit la réponse la plus forte de la part des individus testés, sans pour autant que celle-ci ait une connotation affective ; elle peut en effet très bien être agressive ou de type territorial.

Quoi qu'il en soit, tous ces travaux, basés uniquement sur l'analyse de l'investigation des marques (telle que le flairage ou le léchage), démontrent qu'à condition d'employer un protocole rigoureux, il est possible de mettre en évidence l'activité biologique de fractions isolées de marques (Singer *et al.*, 1993) ; certaines études concernent aussi la capacité à discriminer une catégorie de marques, qui peut être caractéristique de la position relative de deux marques superposées (Johnston *et al.* 1997b), du sexe de l'émetteur (Wellington *et al.*, 1981), de l'espèce, de la période de l'année (Heth *et al.*, 1996) de l'aspect familial ou non de la substance (Hurst, 1994a), du statut social (Gosling *et al.*, 1996a ; 1996b).

Dans la présente étude, notre test biologique s'appuie principalement sur le comportement de marquage, le flairage venant de façon complémentaire approfondir notre réflexion et confirmer la significativité des réponses. Par ailleurs, la durée de flairage semble toutefois ne pas être sensible à l'influence de certains paramètres biologiques et environnementaux (§234#), à l'inverse de l'amplitude de l'intensité de marquage ; elle se révèle ainsi indépendante de l'âge, du statut social des animaux, ou encore de la période de l'année. Cette constance reflète une capacité de chaque marmotte à maintenir sa vigilance olfactive tout au long de la saison active, et cette aptitude même des plus jeunes doit jouer un rôle particulièrement important dans leur survie.

243 - LA GLANDE DE MARQUAGE

Par l'obtention d'une réponse d'intensité similaire chez des individus soumis aux marques jugales naturellement déposées, puis aux sécrétions temporales isolées et prélevées à leur source, nous avons démontré le rôle primordial de cette sécrétion dans la constitution de signaux chimiques présents dans les marques territoriales. En outre, l'examen approfondi de la zone temporale confirme les travaux déjà effectués chez d'autres espèces de marmottes (Rausch et Bridgens, 1989), à savoir qu'il s'agit d'une glande épidermique (cutanée) exocrine (appelée glande orbitale par Blumstein et Henderson, 1996) dont l'activité sécrétrice semble dépendre du niveau de maturité sexuelle des individus.

Les observations du niveau de pilosité et d'usure de la zone temporale des marmottes alpines rejoignent celles de Rausch et Rausch (1971) sur la marmotte commune et celles de Blumstein et Henderson (1996) sur la marmotte dorée. Il est possible d'établir un lien direct entre l'usure allant de pair avec une faible pilosité de la zone glandulaire, et le niveau d'activité de marquage des individus. Or, étant donné que les individus marqueurs sont essentiellement les adultes dominants (voir §1322#), l'examen de la zone temporale peut se présenter comme un outil simple permettant de définir a priori la constitution et la hiérarchie de tout groupe familial nouvellement étudié : il est surtout intéressant et difficile de départager les individus matures (deux ans et plus) subordonnés, non encore dispersés, des individus de même corpulence, mais à la tête de leur groupe. Une confirmation de l'organisation sociale d'un groupe peut être réalisée par des observations de l'activité de marquage, mais aussi par l'étude des relations sociales entre les membres du groupe.

Les plus anciennes observations du marquage odorant chez la marmotte alpine remontent à Tiedemann (1816) qui rapporte alors l'existence de glandes 'jugales', décrites également par Schaffer (1940). Koenig (1957) établit l'hypothèse de la relation entre l'observation de sécrétions jugales et le comportement de marquage jugal effectué par des mâles adultes semi-domestiqués (pour l'auteur, le terme 'jugal' signifie déjà 'temporal', d'après la description de la glande). Elle précise toutefois avoir observé un mouvement de marquage par frottement des lèvres contre des supports, ainsi qu'une inspection mutuelle fréquente du museau lors de la rencontre de deux individus ; elle n'exclut pas l'existence potentielle de glandes périorales (commissurales). Ainsi, d'autres auteurs ont émis une hypothèse semblable sur l'existence simultanée et la fonctionnalité des deux glandes faciales chez d'autres marmottes. Rausch et Rausch (1971) suggèrent que deux espèces américaines, *M. caligata* et *M. broweri* utilisent leurs glandes temporale et périorale pour le marquage du territoire. Une étude histologique (Rausch et Bridgens, 1989) confirme l'existence d'une glande faciale (= temporale) et d'une glande périorale chez ces deux espèces, toutes deux productrices d'un "fluide aromatique" perceptible au nez humain. Parallèlement, l'étude de l'espèce solitaire qu'est la marmotte américaine *M. monax* certifie également la co-existence de ces deux glandes, venant contredire une étude précédente de Walro *et al.* (1983) qui avaient alors réfuté l'existence de la glande temporale chez cette marmotte. Une autre espèce américaine, *M. flaviventris*, a fait l'objet de tests olfactifs ayant permis de vérifier la fonctionnalité de la glande périorale (Brady, 1997). Rausch et Rausch (1971) ainsi que Rausch et Bridgens (1989) ont ainsi supposé l'existence et la fonctionnalité des deux glandes orales chez l'ensemble des espèces du genre *Marmota*. Or, une grande partie des espèces se situe sur le continent asiatique, et peu de travaux sont connus -ou du moins accessibles- sur le sujet. La marmotte de Mongolie, *M. sibirica*, a cependant fait l'objet d'une étude de l'ensemble de ses glandes cutanées, et Ad'ya (1994) évoque chez cette espèce paléarctique l'absence de glande 'jugale', mais confirme la fonctionnalité de glandes commissurales ; il pourrait s'agir d'un cas unique chez les marmottes, mais aucune donnée n'étant réellement disponible, un tel résultat reste en attente d'être confirmé. A l'aide de tests olfactifs similaires de ceux utilisés ici, Blumstein et

Henderson (1996) ont démontré chez la marmotte dorée l'activité biologique de la glande temporale.

Dans le cas de la marmotte alpine, il semblait donc nécessaire de constater le rôle primordial de la glande temporale à l'aide des tests olfactifs. De plus, l'observation de nombreux animaux capturés et anesthésiés n'a pas permis de relever la présence d'une glande péri-orale fonctionnelle de par l'absence évidente de sécrétion à ce niveau, ainsi qu'aucune perception olfactive autre que celle de la zone temporale, et ce même chez les adultes dominants. Certes, il aurait été intéressant de procéder à des tests basés sur le frottement du tube marqué contre la commissure des lèvres, et de vérifier histologiquement l'absence de structure glandulaire à cet endroit. Cependant, nous remettons en question l'hypothèse formulée par Rausch et Rausch (1971) et Rausch et Bridgens (1989).

Par ailleurs, la détermination de l'origine exacte de la substance de marquage, constituée par la sécrétion temporale seule, permet d'éliminer les hypothèses relatives à d'éventuelles interactions de nature synergique entre cette substance et d'autres, corporelles ou non, interactions qui pourraient être nécessaires à l'activation de signaux chimiques. En effet, le mouvement de marquage jugal de la marmotte alpine autorise la déposition simultanée de salive ou d'autres substances, moins apparentes, qui cependant ne pourraient avoir qu'un rôle redondant par rapport aux sécrétions temporales. La salive est supposée avoir un rôle dans le système de communication intraspécifique de plusieurs espèces de mammifères, dont les chats domestiques (Feldman, 1994) et les écureuils terrestres (Steiner, 1974) ; Signoret (1990) a mis en évidence la fonction d'attractant sexuel pour des composés isolés de la salive chez le sanglier *Sus scrofa*. Le comportement de marquage territorial du castor canadien avait permis à Svendsen et Jollick (1978) de supposer que l'urine se mélangeait au contenu des 'glandes' à castor pour produire une marque de composition chimique caractéristique ; Walro et Svendsen (1982) affirment que le castoreum correspond à de l'urine inévitablement mélangée à la substance contenue dans les 'sacs à castor'. Or, l'urine seule (prélevée dans la vessie) ne montre aucune activité biologique (Svendsen et Huntsman, 1988). Ce résultat permet de ramener l'étude analytique sur les sécrétions issues des sacs à castor. En outre, le marquage territorial inclut également le dépôt de sécrétions glandulaires anales en plus du castoreum (Müller-Schwarze et Houlihan, 1991) ; les sécrétions anales semblent avoir un rôle redondant par rapport au castoreum seul. Chez la gerbille de Mongolie (*Meriones unguiculatus*), partant de l'observation que les résidents marquaient à l'excès des objets contaminés par l'odeur d'un individu étranger se trouvant sur leur territoire, Biben (1980) détermine le rôle prépondérant des sécrétions de la glande ventrale dans la formation de l'odeur individuelle. Johnston (1975b) a démontré la prépondérance des sécrétions de la glande des flancs dans l'induction, la stimulation du marquage chez les congénères, bien que l'absence d'une telle glande (ôtée chirurgicalement) sur un individu ne diminue pas significativement sa fréquence de marquage.

Enfin, d'un point de vue pratique, la confirmation que les sécrétions temporales extraites sur des animaux anesthésiés ont une activité biologique similaire aux marques naturelles a justifié la collecte des échantillons directement à la sortie des pores sécréteurs afin de procéder à des analyses chimiques qui jusque-là avaient été peu concluantes (voir la première méthode de collecte, §12211#).

Nous avons centré notre étude sur le système de communication chimique différée mis en place à travers le marquage jugal. Or, il s'agit de ne pas omettre le rôle éventuel joué par d'autres sources odorantes telles que l'urine ou les faeces, dont on observe régulièrement la disposition en latrines placées en divers endroits du domaine vital (voir Perrin, 1993). En

outre, si la marmotte alpine, à l'égal des autres rongeurs et en particulier des sciuridés, est pourvue d'un équipement glandulaire très diversifié (Koenig, 1957 ; Steiner, 1974 ; Kivett *et al.*, 1976 ; Kivett, 1978 ; Ad'ya, 1994), il doit certainement exister d'autres types de signaux échangés permettant de remplir des fonctions très variées aussi bien entre membres d'un même groupe social au cours de leurs nombreuses interactions, qu'entre intrus et résidents, lors de confrontations directes. Toutefois, le marquage jugal apparaît comme le seul mode de marquage actif du territoire, ce qui en fait probablement le système majeur sur lequel est basée la défense chimique du territoire.

244 - CARACTERISATION DU SIGNAL CHIMIQUE

Malgré l'importance des travaux consacrés à l'étude du comportement de marquage chez les différentes espèces du genre *Marmota*, et le rôle généralement démontré d'une telle activité dans l'organisation des populations, aucune étude n'avait été jusqu'ici entreprise concernant l'écologie chimique des ces individus. Cette étude interdisciplinaire est donc la première du genre, appliquée à une population naturelle de marmottes

Il convient de remarquer que parmi les différentes séries de tests, la réponse de flairage (durée) a subi des variations similaires à la réponse de marquage (intensité) chez les individus testés ; l'avantage d'un tel parallélisme est de faciliter l'interprétation de l'activité biologique des différentes fractions de la substance de marquage, et renforce même la validité des conclusions sur la nature du signal. Un tel parallélisme entre investigation olfactive et marquage a déjà été remarqué chez deux espèces de lémuriers (Fornasieri et Roeder, 1992), mais pas chez la souris (Hurst, 1989). Chez certaines espèces, la durée de flairage peut quelquefois varier en sens inverse de la réponse de surmarquage ; dans ce cas, il est possible que l'hypothèse émise par Müller-Schwarze et Houlihan (1991) soit la règle, à savoir que les durées de flairage les plus courtes observées lors de la détection des mélanges chimiques les plus complets peuvent être le signe d'une reconnaissance immédiate d'un signal plus clair car plus complet.

La première série de division de la substance de marquage s'est réalisée uniquement sur le terrain, ce qui a facilité le protocole de tests et amélioré leur efficacité, gagnant en rapidité. Basés sur la solubilisation partielle des marques dans trois solvants choisis pour leur polarité différente, les tests olfactifs ont donc révélé une intensité de réponse similaire entre les marques brutes, sécrétions temporales brutes et marques solubilisées dans l'éthanol. Un résultat très différent a été obtenu pour les extraits au pentane, alors que les extraits partiels au dichlorométhane, quoique non significatifs, présentaient un niveau de réponse intermédiaire. Or, la solubilisation partielle, compte-tenu du protocole et des propriétés physico-chimiques des trois solvants, a vraisemblablement abouti à la formation de trois extraits ayant en commun deux à deux une partie de la substance de marquage (ces trois extraits ne forment pas une partition stricte) ; en dépit de cela, seul l'extrait à l'éthanol renferme les composés essentiels à la formation du signal. Par conséquent, c'est la fraction la plus polaire qui seule semble renfermer l'activité biologique des marques temporales. Bien que l'éthanol soit un solvant peu utilisé pour les analyses chimiques au GC (à l'inverse de l'hexane ou du dichlorométhane), il a déjà été démontré comme responsable de la solubilisation partielle de composés actifs chez le castor nord-américain (Svendsen et Huntsman, 1988 ; Schulte *et al.*, 1995).

Le signalement chimique pertinent étant probablement uniquement contenu dans l'extrait éthanolique, il justifie la poursuite du fractionnement de cet extrait, conformément à la stratégie 'orientée par la réponse'.

La première méthode de fractionnement, basée sur l'utilisation de mini-colonnes de chromatographie liquide, avait l'avantage d'être là encore employée avec un matériel minimal autorisant le travail sur le terrain. Malheureusement, ni les deux fractions produites par élution successive, ni le mélange des deux, n'a permis de retrouver l'indice d'une quelconque activité biologique. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour tenter de comprendre l'inadéquation du protocole utilisé. D'une part, il se peut qu'une certaine catégorie de molécules n'ait pu être éluée correctement des colonnes : les solvants utilisés n'ont peut-être pas permis d'opérer une bonne élution ; en particulier l'éthanol, qui doit entrer en compétition avec la phase solide, n'aurait pas réussi à arracher tous les composés dont on s'attendait à ce qu'ils aient également une forte affinité pour la silice (polaire). D'autre part, il peut s'agir d'un problème quantitatif global, à savoir que si les marmottes ont un seuil de détectabilité donné, elles peuvent ne pas répondre à une fraction possédant des composés qui bien qu'actifs, sont de concentration subliminaire. La vitesse de passage des solvants, ou leur volume respectif sont peut-être à l'origine de ce problème, étant donné que les échantillons avant élution avaient été conditionnés de la même façon que les extraits partiels à l'éthanol ayant servi dans les tests du même nom et donc étaient encore biologiquement actifs. Quoi qu'il en soit, cette méthode a dû être abandonnée au profit de la deuxième technique de fractionnement-piégeage sur chromatographe en phase gazeuse à colonne remplie apolaire, présentant l'inévitable inconvénient d'être effectuée en laboratoire. Elle offre en revanche l'avantage de choisir plus précisément le niveau de fractionnement, et de contrôler au cours de l'opération sur un moniteur la sortie des pics successifs. De plus, le fractionnement obtenu forme une partition de l'ensemble des molécules qui peuvent être éluées par la colonne, par conséquent les fractions formées ne possèdent aucun pic en commun.

Les deux fractions issues de l'élution successive de plusieurs extraits éthanoliques par cette méthode (figure 17) semblent dépourvues de signification biologique lorsqu'elles sont présentées séparément aux marmottes résidentes. Or, la fraction entièrement éluee stimule à nouveau les réponses de marquage et de flairage, à l'égal des extraits partiels ou des sécrétions brutes. Ce dernier résultat permet d'exclure deux hypothèses relatives à la perte d'activité biologique : il pourrait y avoir eu au cours des manipulations une perte quantitative des molécules du mélange. Or, à l'égal de nombreuses espèces, il est vraisemblable qu'il existe un seuil de détection des signaux chimiques chez les marmottes. Par ailleurs, il aurait pu y avoir une perte sélective de matériel biologique, telle que certains composés essentiels au signal ne puissent être élués par la chromatographie en phase gazeuse (trop lourds), ou puissent avoir été endommagés par le passage dans la colonne, altérés par la chaleur du four. La fraction totalement éluee ayant subi exactement les mêmes conditions de manipulation, de délai de stockage, de transport que les fractions 1 et 2, prouve que l'absence d'activité biologique n'est pas liée à un protocole inadapté à l'étude conjointe des signaux en laboratoire et sur le terrain. Par conséquent, nous formulons l'hypothèse que le signal contenu dans les marques territoriales est constitué par un mélange de molécules de volatilité variable, interagissant de manière synergique, au moins pour certaines d'entre elles qui ont été séparées dans les fractions 1 et 2.

Dans une approche similaire, afin de détecter les composés du signal relatif à l'identité sexuelle dans les marques circumgénitales du tamarin (*Saguinus fuscicollis*), Smith III *et al.* (1985) ont montré qu'en fractionnant l'extrait dans l'hexane, actif, les animaux testés ne différenciaient plus les marques mâles de celles des femelles dans aucune des deux fractions présentée isolément. Cependant, la fraction entière éluee au GC devient à nouveau active. Ils concluent que la fraction la plus lourde, contenant le squalène et les butyrates, est insuffisante à elle seule pour permettre la discrimination du sexe dans la marque, et qu'elle

nécessite la présence simultanée de composés plus volatils, contenus dans la première fraction.

Afin de préciser l'identité des molécules présentes dans chaque fraction et agissant en synergie pour conduire à l'élaboration du signal, nous pouvons envisager de diviser à nouveau la fraction entièrement élue de manière à soustraire uniquement un pic à la fois. Une série de tests olfactifs permettrait ensuite de définir son activité biologique ; dès qu'une chute d'activité se produit, le composé soustrait est alors de façon certaine impliqué dans le mélange sémi chimique. Etant donné qu'il y a régulièrement une trentaine de pics dans chaque extrait partiel, l'analyse risque d'être longue mais reste envisageable. C'est un moyen de poursuivre la stratégie de recherche orientée par la réponse, lorsque les signaux chimiques sont très complexes, multicomposés, n'autorisant par un fractionnement classique.

Il convient de ne pas négliger l'existence et l'importance de molécules qui bien que suffisamment volatiles pour migrer et ressortir de la colonne du GC, n'ont pu être détectées ; en effet, l'ensemble de ces pics est tout de même élué et présent dans l'une ou l'autre des fractions obtenues à l'issue du fractionnement-piégeage. Citons en exemple le cas des composés "traces", dont certains peuvent avoir des propriétés organoleptiques majeures ; ces composés ont pu être élués simultanément à d'autres, plus concentrés dans l'échantillon, et dont le pic domine et masque la sortie. Il peut également s'agir de molécules si volatiles qu'elles ressortent de la colonne en même temps que le solvant ; or, le pic solvant est énorme, saturant l'intégrateur pendant plusieurs secondes du fait de la quantité importante injectée (1.5 µl environ). On ne peut résoudre ce problème que si on s'affranchit du solvant. Or, il a été conçu récemment un ustensile de microextraction en phase solide (Wooley et Mindrup, 1996), portatif, muni d'un support solide (fibre Carboxen™/PDMS, Shirey, 1997) au bout d'une aiguille, permettant de capturer et concentrer les molécules volatiles émanant d'une source odorante (Schumacher, 1997) ; il est possible de le stocker au froid, et de l'injecter tel quel dans un GC où la température de l'injecteur libère les composés ainsi capturés. A l'image de la technique d'échantillonnage des volatiles ("headspace sampling", Novotny *et al.*, 1974 ; Schultz *et al.*, 1985 ; Ma *et al.*, 1995 ; Gassett *et al.*, 1996 ; Perrin *et al.*, 1996), cette méthode permet en plus de fournir un chromatogramme composé de volatiles dans les proportions correspondant plus justement à la substance de marquage telle qu'elle est diffusée dans l'air (et donc plus proche du bouquet odorant tel qu'il est accessible par investigation olfactive).

Au cours de l'expérimentation sur le terrain, nous avons toujours pris la précaution de tester des sécrétions récemment émises, ou systématiquement conservées au froid ($\leq -5^{\circ}\text{C}$) : les marques déposées sur les tubes à essai n'étaient pas testées au delà d'une semaine d'attente, et les sécrétions partiellement solubilisées étaient utilisées dans les deux mois suivant leur mise en solution, ce délai étant nécessaire pour qu'elles soient collectées, stockées, transportées et traitées en laboratoire, puis à nouveau transportées et déposées sur des tubes à essai pour être testées. Le solvant participe à la stabilité de la substance, et ralentit considérablement les phénomènes responsables du vieillissement de toute substance organique, telle que l'oxydation. Pour cette raison nous avons considéré dans tous les tests que les sécrétions brutes ou fractionnées n'avaient pas subi de dégradation pour cause de vieillissement.

Cependant, il pourrait être intéressant de contrôler expérimentalement la longévité des signaux une fois qu'ils sont émis dans l'environnement. Il faudrait travailler à l'aide de marques brutes que l'on maintiendrait à l'air libre sur des tubes à essai durant un temps plus ou moins long ; une chute de l'activité biologique au bout d'un temps donné serait un indice de la rémanence des signaux territoriaux. Parallèlement aux études menées chez les insectes, Wellington *et al.* (1981) ont émis l'hypothèse que chez les mammifères, la persistance d'un signal émis est en relation avec la fonction remplie (par exemple une phéromone d'alarme doit

être rapidement annihilée pour ne pas saturer le milieu en signaux ponctuels ; à l'inverse, une marque territoriale a besoin de durer pour être efficace et rentable, donc le signal chimique doit avoir une libération prolongée). Quelques travaux menés chez plusieurs espèces de mammifères ont démontré l'influence du vieillissement des marques sur leur capacité à induire des réponses comportementales caractéristiques (Lee *et al.*, 1973 ; de Boer, 1977 ; Clark, 1982b ; Belcher *et al.*, 1986 ; Fornasieri et Roeder, 1992). Or, il convient de distinguer persistance et volatilité, deux concepts qui ne sont pas forcément en opposition. Ainsi, Regnier et Goodwin (1977) ont établi et démontré par leurs propriétés physico-chimiques que les signaux chimiques ont une diffusion (ils partent du principe que ce sont des signaux volatils) dont la cinétique est fondamentalement dépendante de quatre facteurs : le substrat sur lequel le dépôt odorant est effectué, la nature des composés plus lourds qui sont associés aux signaux dans la sécrétion, la polarité des substances odorantes, et enfin l'hygrométrie. En particulier, il est démontré que les signaux polaires établissent de nombreuses liaisons avec le matériel polaire (caractérisé par un substrat siliceux et une sécrétion chimique contenant du sébum) ; par conséquent leur diffusion sera lente, leur volatilité réduite. De plus, ils sont en compétition avec la vapeur d'eau (très polaire elle aussi) pour les mêmes sites de fixation, donc leur libération sera accélérée si l'hygrométrie augmente. Dans le cas des signaux émis par la marmotte alpine, la fraction active a été démontrée comme très polaire, et suffisamment volatile pour être éluée par une colonne de chromatographe gazeux. De plus, la population étudiée occupe un vallon d'altitude dont la formation géologique comprend pour une grande part des schistes lustrés ou des quartzites, roches très riches en silice. Il est donc tout à fait possible que les signaux territoriaux des marmottes, quoique volatils, aient une libération prolongée et donc une grande rémanence, probablement diminuée cependant lors des jours de pluie ou de brouillard. Les molécules composant la base de la sécrétion, même non actives en tant que telles, ont probablement un rôle primordial dans la signalisation chimique, dans la mesure où elles ralentissent la libération des signaux, permettant au système de rester fonctionnel en attendant le renforcement du marquage par les individus dominants. En leur absence, les marques ne pourraient pas conserver leur rémanence, étant donné les capacités certainement limitées des individus à accroître leur investissement dans le marquage odorant. Il est vraisemblable qu'une telle signalisation aurait alors été abandonnée car trop coûteuse et peu rentable.

Regnier et Goodwin (1977) proposent finalement l'hypothèse de l'existence dans les marques déposées par les mammifères de plusieurs molécules dont la vitesse de libération n'est pas uniforme, ce qui pourrait permettre à un animal flairant la marque de détecter l'âge de celle-ci par le biais de leurs concentrations relatives caractéristiques.

Compte-tenu de l'importance probable des substances synthétisées conjointement aux composés actifs, il a sans doute été risqué de tester des fractions partiellement solubilisées, qui, dépourvues de leur support habituel, seraient susceptibles de ne pas avoir la rémanence suffisante pour attendre la venue d'individus testés. On pourrait conclure à tort que les signaux chimiques actifs n'ont pas été sélectionnés par le solvant en question. Ceci n'a pas été le cas, car les tests olfactifs ont été menés immédiatement après avoir déposé l'extrait partiel sur les tubes à essai. Une solution a été trouvée par Wilson *et al.* (1980), pour tester un mélange synthétique de composés chimiques urinaires de renard, solubilisé dans de l'éthanol : ils l'ont additionné de polyéthylène glycol (PEG) afin de diminuer la volatilité de l'extrait (testant parallèlement un support témoin composé uniquement du solvant et de PEG).

245 - COMMENT INTERVIENT L'EFFET LIÉ À LA PÉRIODE DE L'ANNÉE SUR LES RÉPONSES AUX TESTS OLFACTIFS?

D'après la modélisation des variations de la réponse aux tests, il est apparu que l'intensité de marquage diminuait entre les mois de mai à juillet, opérant un décrochement plus sensible à partir de juillet. Lors de tests olfactifs menés sur le castor nord-américain, Müller-Schwarze *et al.* (1983) ont également constaté une diminution de la réponse des individus testés entre les mois de juin à août. Les auteurs suggèrent deux explications : ce déclin pourrait être lié à un phénomène d'habituation (malgré les précautions employées pour le prévenir) aux marques étrangères, parce qu'elles ne seraient jamais renforcées par d'autres stimulations témoignant de la présence réelle du dit intrus. Cette première hypothèse pourrait convenir à la situation de la marmotte, qui utilise énormément sa vue pour surveiller son territoire et le défendre en cas d'intrusion évidente. Cela impliquerait que les marmottes ont mis environ deux mois avant de "se lasser" des leurres présentés. Cependant, l'examen de l'amplitude de marquage entre les tubes vierge et marqué (figures 23a et 23b, §234#) confirme que même en cette période de déclin, les marmottes tendent encore à surmarquer plus intensément la marque étrangère. D'autre part, la durée de flairage n'est pas influencée par l'évolution de la saison active. Ce résultat abonde dans le sens du **maintien d'une signalisation pertinente** dans les marques temporales, **tout au long de la saison active** durant laquelle les marmottes adultes dominantes conservent leur territoire, leur partenaire sexuel et la charge de la protection des plus jeunes.

La diminution de la réponse de marquage semble toutefois liée à celle, plus générale, de l'activité de marquage spontanée, comme cela a été démontré dans une étude préliminaire (Bel *et al.*, 1995) ; c'est également la deuxième explication avancée par Müller-Schwarze *et al.* (1983).

Elle pourrait également dans une moindre mesure provenir de l'évolution de la nature des signaux, dans le cas où ceux-ci seraient régulés par l'état physiologique de l'émetteur de la marque ou encore de son régime alimentaire, deux composantes à l'évidence fortement sujettes à variation entre la sortie d'hibernation printanière et le retour à l'hibernation à l'automne (Massemin *et al.*, 1996). De toutes façons, une telle hypothèse ne contredirait pas la première hypothèse de la persistance de la nature des informations transmises par le marquage s'il on se réfère au concept de redondance des signaux tel qu'il a été défini par Müller-Schwarze (1992 ; voir §2112#). La redondance des éléments d'un message chimique en tant que système de sécurité pourrait s'avérer fortement adaptée à ce système de communication chimique persistant chez une espèce marquée par la saisonnalité.

Afin de savoir quelle est l'origine de la forte intensité de marquage en début de saison, et départager les deux hypothèses citées précédemment, nous pourrions mettre en œuvre une expérimentation simple : il s'agirait de prélever un ensemble de sécrétions temporales -ou de marques naturelles- en début de saison d'activité, de les stocker au froid jusqu'au mois de juillet, et de les tester à ce moment là, simultanément à des marques du même type venant d'être prélevées.

Du point de vue de la variabilité chimique éventuelle des sécrétions individuelles selon la période de la saison, nous ne sommes pas en mesure de fournir d'élément de réponse. Nous n'avons en effet pas réussi à collecter suffisamment d'échantillons sur les mêmes individus à différents moments de l'année, mais la poursuite de ce travail couplé à l'augmentation du nombre des captures en deuxième moitié de saison constituerait une démarche complémentaire de l'étude des comportements.

246 - QUELLE PEUT ETRE LA STRUCTURE DES SIGNAUX CHIMIQUES DEPOSES DANS LES MARQUES TEMPORALES, QUI SONT IMPLIQUES DANS LA COMMUNICATION CHIMIQUE INTRASPECIFIQUE DE LA MARMOTTE ALPINE?

La détermination chimique entreprise sur les extraits éthanoliques partiels suggère l'existence d'un grand nombre de composés plus ou moins volatils, appartenant à des familles chimiques plutôt diversifiées. La plupart des travaux menés sur des sécrétions de mammifères confirme cette pluralité chimique. Ainsi, certains travaux ont mis en évidence des associations spécifiques entre signaux chimiques volatiles et des molécules de nature protéique plus lourdes, dans la source odorante : ce peut être dans l'urine de souris (Bacchini *et al.*, 1991 ; Robertson *et al.*, 1993 ; Singer *et al.*, 1993) ou chez d'autres mammifères (voir Singer, 1991). Le rôle des structures protéiques urinaires chez les souris (MUP, "Major Urinary Protein", Bacchini *et al.*, 1991) consiste à se lier à une mixture unique d'odorants dans le sérum, de la transporter dans l'urine, et de la concentrer dans l'urine, freinant sa diffusion dans l'air. Une fonction similaire est trouvée pour les molécules de la classe I, présentes dans l'urine de rats et issues du Complexe Majeur d'Histocompatibilité (Pearse-Pratt *et al.*, 1992) ; elles sont en outre supposées être à l'origine de leur signature individuelle. Garibotti *et al.* (1997), quant à eux, vérifient la similitude des structures protéiques liées aux phéromones et présentes dans la source odorante et de celles qui se lient aux mêmes phéromones au niveau de l'organe récepteur ("Odorant Binding Protein") chez le lapin. Ils en déduisent qu'il doit exister de fortes contraintes de sélection pour avoir maintenu ces ligands au cours de l'évolution, et préconisent d'orienter la recherche des structures protéiques similaires dans la source et dans la muqueuse olfactive ; celles-ci peuvent être considérées comme impliquées dans la communication chimique.

Le travail de chimie accompli nous a principalement permis d'acquérir une méthode adaptée au travail en conditions de terrain, concernant l'étude d'un mammifère, allant de la collecte de la substance de marquage jusqu'à l'analyse chimique au moyen d'un chromatographe en phase gazeuse et d'un spectromètre de masse. La mise au point de cette méthode a été orientée par la nécessité de recueillir dès le départ les substances de marquage les plus pures et les plus concentrées. L'obtention de résultats reproductibles et cohérents autorise maintenant l'utilisation de la stratégie de recherche de l'image chimique, basée sur l'analyse multivariée des profils chimiques complets (du moins tels qu'ils sont issus des appareils de mesure) en relation avec divers paramètres contrôlés. Le travail consiste maintenant à procéder à une collecte plus importante d'échantillons individuels : il serait intéressant de procéder, comme pour le castor (Svendsen et Huntsmann, 1988), à des collectes répétées sur les mêmes individus capturés plusieurs fois au cours de la saison d'activité, ceci pour évaluer les variations éventuelles liées à la période de reproduction ou encore aux modifications du régime alimentaire consécutives à la phénologie des plantes consommées (Massemin *et al.*, 1996). Il serait également envisageable de relier la diversité de profils chimiques à la diversité génétique, étant donné qu'une étude de structuration génétique de la population du vallon de la Sassièrè a été menée parallèlement (voir Goossens, 1998 ; Goossens *et al.*, 1996 ; 1998).

Troisième Partie :

Discussion Générale

III - 1 - FONCTIONS REMPLIES PAR LE MARQUAGE JUGAL CHEZ LA MARMOTTE

La plupart des travaux portant sur l'étude du marquage odorant chez les mammifères ont permis de suggérer les principales fonctions, les plus vraisemblables, pour chaque espèce ; il est cependant difficile de les démontrer surtout lorsque l'étude porte sur des animaux dans leur milieu naturel ; tous les facteurs susceptibles d'interférer ne sont pas contrôlés et compliquent la tâche d'évaluation de chaque fonction. Nous avons eu recours à la méthode basée sur la formulation de prédictions testables, en rapport avec une fonction hypothétique, ainsi qu'à certaines observations plus générales, pour discuter des fonctions attribuables au marquage jugal de la marmotte alpine.

311 - FONCTION TERRITORIALE

3111 - Mécanismes du système de marquage

_ *Modèle de la barrière olfactive ("Scent fence Hypothesis")*

Le marquage odorant chez les individus territoriaux a d'abord été considéré comme un moyen de repousser physiquement les intrus éventuels, même en l'absence du propriétaire des marques, grâce aux propriétés de rémanence des marques déposées. Cette propriété a pu être vérifiée expérimentalement chez la souris (Hurst *et al.*, 1994a), ou déduite d'après l'observation de castors nord-américains dans leur milieu naturel (Aleksiuk, 1968), où le marquage a pour effet de diminuer le nombre des contacts entre les individus de territoires différents; cet effet est aussi retenu pour les mâles du cerf de Virginie lors du rut (Miller *et al.*, 1987); le marquage empêcherait également les castors erratiques de pénétrer dans des territoires occupés (Aleksiuk, 1968; mais voir Houlihan, 1989). Une expérience de marquage au castoreum de sites vacants démontre que les marques territoriales des castors permettent de freiner significativement l'installation de résidents (Welsh et Müller-Schwarze, 1989). Par ailleurs, Bekoff (1979) se base sur ce seul critère pour réfuter le rôle territorial du marquage à l'urine des chiens, devant l'incapacité apparente des marques à faire obstacle à l'intrusion par des individus conspécifiques.

Cependant, il existe de nombreuses espèces pour lesquelles le système territorial, et celui du marquage odorant, ne constituent pas une barrière hermétique à l'intrusion (Johnson, 1973; Hurst, 1989; Heth et Todrank, 1997). En effet, les systèmes territoriaux des espèces sociales sont organisés de telle façon que des flux d'individus sont toujours observés entre les structures rigides et stables que sont les groupes territoriaux, aboutissant à un brassage génétique indispensable à la survie de l'espèce. Le cas de la marmotte alpine, comme celui du castor (Houlihan, 1989), n'échappe pas à la règle. Le renouvellement du couple dominant reproducteur semble relativement fréquent (environ tous les deux ans en valeur médiane, obs. pers.) et d'autre part une très faible part des individus subordonnés accèdent à la reproduction dans leur groupe natal (environ 8%, Magnolon, comm. pers.). Le statut d'erratique ou de dispersant constitue donc un passage souvent 'obligé' pour les marmottes en quête de dominance. Connaissant d'autre part la structure géographique des territoires dans la population du vallon de la Sassièrè, où la densité des groupes est telle que la plupart des territoires sont juxtaposés (et même recouvrants à hauteur de 12% (Perrin, 1993)), nous déduisons que les individus en dispersion sont obligés de traverser des territoires déjà occupés. A ce titre, le marquage territorial ne peut être rigoureusement respecté comme un obstacle à l'intrusion.

_ *Modèle de Comparaison des Odeurs ("Scent Maching Hypothesis")*

Si les marques laissées dans le territoire n'ont pas de rôle de barrière odorante, elles peuvent tout de même jouer un rôle primordial auprès des individus extérieurs au groupe; Houlihan (1989) considère les marques du castor comme des signaux d'avertissement territorial ("warning sign") adressées aux intrus éventuels. Les marques rencontrées lors d'une intrusion dans un territoire auraient en réalité pour effet de dissuader l'animal de s'attarder dans cette zone occupée. Ce sont donc non seulement les marques déposées à la périphérie du territoire, mais aussi l'ensemble des marques du domaine vital qui pourraient jouer ce rôle auprès des intrus. Cela expliquerait en partie

pourquoi la marmotte alpine ne dépose pas exclusivement ses marques en bordure de territoire, ce qui conférerait à l'ensemble des marques une fonction dans la défense territoriale (Rosell et Nolet, 1997). De nombreux travaux suggèrent pour le marquage odorant une telle fonction de signalisation de l'occupation et de la défense territoriale de l'espace: ce peut être un avertissement de l'occupation d'un terrier (*M. monax*, Ouellet et Ferron, 1988; *M. caudata aurea*, Blumstein et Henderson, 1996), d'un nid (*Mus musculus*, Hurst et Nevison, 1994), ou plus généralement une démarcation territoriale (Bronson, 1976 in Hurst, 1989; Butler et Butler, 1979; Müller-Schwarze, 1992; Stralendorff, 1987; Herrera et McDonald, 1994). Le marquage aurait donc une fonction prépondérante dans la communication d'informations aux individus extérieurs au territoire, que ce soit des voisins territoriaux ou des dispersants erratiques (Aleksiuk, 1968; Butler et Butler, 1979; Franklin, 1980; Heth et Todrank, 1997).

A la suite d'observations du marquage territorial de grands ongulés, Gosling (1982) a émis une théorie ("scent matching hypothesis") concernant le mécanisme par lequel cette communication par le marquage territorial est établie: les propriétaires de territoire fournissent par leur marquage un moyen pour les intrus d'évaluer leur statut lors de toute rencontre à l'intérieur du territoire. Ce mécanisme est basé sur la capacité de l'intrus à détecter et à mémoriser l'odeur rencontrée dans le territoire, et sur sa capacité à la comparer à l'odeur émanant de l'individu rencontré (qui lui doit faire en sorte de tolérer l'approche de l'intrus pour que celui-ci le flaire). Le marquage territorial permet donc aux intrus d'associer le résident à la zone défendue, si les odeurs coïncident, ce qui a pour effet de diminuer la probabilité que la rencontre aboutisse à un conflit occasionnant une trop grande dépense d'énergie et un risque accru de blessures. En effet, dans ce cas, il est souvent observé une fuite prématurée de l'intrus; Gorman (1984) précise que l'intrus ayant identifié le propriétaire est aussi à même d'évaluer sa détermination à combattre. Selon Gosling (1982; 1986b; 1990), le système de marquage territorial s'est développé car plus économique qu'une défense directe du territoire et les bénéfices vont à la fois au propriétaire et à l'intrus.

Pour être fonctionnel, ce mécanisme ne requiert pas l'existence de propriété intrinsèque de la marque (type phéromone), mais se base sur une capacité à accéder aux deux odeurs -celle de la marque et celle de l'individu rencontré- et à en déduire leur identité ou non (ce qui exige que les odeurs soient propres à chaque individu). Il ne requiert pas non plus d'association par apprentissage préalable ("negative conditioning") entre le dominant territorial et l'intrus, et peut donc fonctionner même si les deux individus ne se sont jamais rencontrés auparavant (Gosling et McKay, 1990).

Cependant, une remise en question de cette théorie est avancée par Richardson (1993), qui conteste l'absence de propriété intrinsèque des marques déposées par de nombreux mammifères territoriaux. Le défaut de la théorie de comparaison d'odeurs est la nécessité, pour que le système fonctionne, de rencontrer le résident. Or, plus le territoire est grand, plus les chances de faire cette rencontre sont réduites, et donc plus l'intrus a la liberté d'accéder aux ressources du territoire. Selon l'auteur, si les marques ne constituent pas (à l'évidence) une barrière odorante infranchissable, elles doivent au moins disposer d'une autonomie suffisante pour exprimer le danger encouru à pénétrer plus avant dans le territoire ("intimidation hypothesis"); elles constitueraient donc à elles seules une menace suffisante pour prévenir l'intrusion systématique dans le territoire. Ainsi, la fonction des marques urinaires de souris pourrait être d'avertir les intrus sur la présence d'un résident potentiellement dangereux (Hurst *et al.*, 1994a). Enfin, Houlihan (1989) suggère que le marquage territorial des castors servirait à la fois de barrière olfactive et d'outil d'évaluation de tout individu rencontré sur le territoire.

3112 - Quel mécanisme pour la marmotte alpine?

Nous avons vérifié chez la marmotte alpine deux prédictions issues de l'hypothèse mécanistique de la comparaison d'odeurs ("Scent matching hypothesis") proposée par Gosling (1982). Selon la première prédiction, le marquage doit être particulièrement concentré là où les risques d'intrusion sont les plus grands. Or, nous avons constaté l'existence d'une stratégie de marquage plus abondant aux frontières, développée par l'un au moins -quelquefois les deux- des partenaires dominants dans chaque groupe familial étudié; cette stratégie n'est pas le fait des individus subordonnés (voir §1332). Le marquage est donc pour une grande part destiné à avertir les individus extérieurs au groupe de l'occupation de l'espace. La seconde prédiction est que pour remplir une telle fonction territoriale, les marques rencontrées sur le territoire doivent appartenir exclusivement aux individus membres du groupe; par conséquent le propriétaire a tendance à remplacer par sa propre odeur ou annuler (en la détruisant) toute marque étrangère trouvée sur son territoire. Les tests olfactifs indiquent bien la tendance significative des marmottes adultes résidentes à surmarquer les tubes à essai couverts expérimentalement de marques jugales provenant d'autres groupes familiaux (voir § 2312). Il n'est pas rare non plus de voir les marmottes marquant le sol en divers endroits gratter énergiquement la terre avant d'y apposer leurs marques : ce comportement fréquemment associé à celui du frottement jugal peut permettre de détruire une ancienne marque trouvée là, tout en préparant une zone favorable à l'installation d'une nouvelle marque. Richardson (1993) énonce une autre hypothèse liée à la fonction territoriale des marques : les sites de marquage doivent être choisis d'après l'importance de leur fréquentation par les non-résidents. Les marmottes disposent en effet de sentiers principaux, des routes fréquemment empruntées et quelquefois visibles à l'œil nu, en dépit d'une topographie souvent régulière et dépourvue d'obstacles, autorisant une trajectoire libre dans tout le domaine et un risque d'intrusion équivalent en tous points de la zone frontière. Nous n'avons pas vérifié statistiquement la prépondérance du marquage en ces lieux de passage, mais il est possible que les marques, notamment de la zone centrale, soient dirigées vers les sentes et les terriers-abris les jalonnant, au détriment de la pelouse alpine qu'elles utilisent pour leur alimentation (Perrin, 1993; Perrin *et al.*, 1993a).

Il convient de préciser que ces stratégies seront apparentes et ne se développeront que dans la mesure où l'activité de marquage constitue une ressource limitée (Gosling, 1982). C'est à l'évidence le cas chez la marmotte alpine, qui semble ajuster son niveau de marquage en fonction des circonstances (diminution de l'effort de marquage avec la réduction du domaine vital ; maximisation de la distribution spatiale des marques au détriment d'un faible taux de recouvrement spatial ; diminution du niveau de marquage avec l'avancée dans la saison).

Nous ne remettons cependant pas en question l'existence de signaux chimiques de nature diverse: Lenti-Boero (1992) rappelle que le marquage est avant tout une signalisation chimique; les qualités intrinsèques des marques jugales ne sont pas démontrées, mais pourraient être exploitées dans la communication chimique entre les membres d'un même groupe (voir §3123).

Considéré en tant qu'outil de défense territoriale, le marquage par les dominants semble ne pas pouvoir être économisé au profit d'un autre système de défense -plus direct- qui serait issu du grand nombre de subordonnés dans un groupe (voir §1432). Bien qu'un intrus ait plus de chances de constater l'occupation d'un territoire par une famille nombreuse que par un couple seul, le système de marquage n'est pas pour autant 'sacrifié': les deux systèmes ne sont donc pas mutuellement exclusifs ni incompatibles. Enfin, le marquage effectué par les adultes peut être destiné à remplir d'autres fonctions que la signalisation du territoire vis-à-vis des intrus potentiels. La communication chimique entre les membres d'un même groupe est probablement une composante non négligeable de la communication entre ces individus, s'il on en juge par la concentration de marques au niveau stratégique des terriers principaux, où les membres d'une même famille passent une grande partie de leur temps, mais où les intrus ne parviennent que très rarement.

Dans notre étude, nous avons vérifié deux prédictions consécutives à l'hypothèse de comparaison d'odeurs, ce qui penche en faveur de l'existence et l'utilisation par les marmottes de ce

système de communication chimique. En outre, la topographie des territoires -hétérogène selon les groupes, mais souvent relativement régulière- et le milieu ouvert qu'elles ont colonisé exclusivement autorisent une surveillance constante de l'ensemble de leur territoire, et un repérage quasi immédiat de toute arrivée suspecte. Parmi les quelques situations d'intrusion, nous avons observé une aptitude des adultes à accourir sitôt qu'un individu tentait de traverser leur territoire; les résidents s'approchaient de l'intrus d'une démarche démonstrative (queue battante, hérissément de poils) mais il ne s'ensuivait que très rarement de véritables combats, la fin de la rencontre se soldant invariablement par la chasse de l'intrus aisément mis en fuite.

312 - REGULATION DE L'ORGANISATION SOCIALE DU GROUPE FAMILIAL

Nous envisageons maintenant quelles peuvent être les fonctions du marquage odorant destinées aux membres d'un même groupe familial. Le rôle du marquage chimique dans l'établissement et le maintien des systèmes sociaux a été supposé et documenté chez un certain nombre de mammifères (Feldman, 1994; Hurst, 1990c; Ferron, 1983). Une analyse comparative inter-spécifique a permis à Kivett *et al.* (1976) de trouver chez les spermophiles une corrélation positive entre la fréquence de marquage et le degré de socialité, signe que ce mode de communication revêt une importance particulière dans les groupes sociaux complexes. Une telle étude n'est pas connue dans le genre *Marmota*, mais il serait intéressant de procéder à une telle évaluation du taux de marquage, sachant que ce genre regroupe des espèces à socialité très diversifiée (Giboulet *et al.*, 1997). Ainsi, sous cette hypothèse, la marmotte commune devrait avoir l'activité de marquage minimale, et les marmottes *M. marmota*, *M. broweri* ou encore *M. kamtschatica* être proches d'une activité relative maximale.

Houlihan (1989) se base sur la vérification de deux prédictions pour démontrer l'existence d'une fonction sociale des marques déposées par les castors nord-américains:

- (1) si le groupe est d'une composition stable pendant une certaine période, le niveau de marquage devrait se maintenir durant cette période;
- (2) plus le groupe possède de membres, plus le nombre de sites de marquage devrait être grand.

Ces deux prédictions n'ont pas été directement testées chez la marmotte alpine, cependant la première prédiction ne semble pas vérifiée; en effet, quelque que soit le groupe considéré, le marquage des adultes possède une forte composante saisonnière qui semble indépendante des fluctuations éventuelles de composition sociale en cours de saison active. Toutefois, le marquage ne disparaît jamais. La deuxième prédiction serait intéressante à vérifier plus précisément; notre étude a tout de même permis de révéler un effet majeur de la taille du territoire sur le nombre de sites (bruts) de marquage, et de suggérer un effet possible du nombre de subordonnés dans un groupe sur l'étendue du domaine en dépit des contraintes socio-spatiales exercées sur les territoires. En conclusion, du fait de ses fonctions multiples vraisemblables, le marquage jugal résulte d'un ensemble de facteurs concourants qui, intrinsèquement liés, rendent difficile la vérification de prédictions isolées.

3121 - Expression de la dominance

La partition nette du niveau de marquage selon le statut social est observée tout au long de la saison d'activité; le couple de marmottes dominant chaque groupe effectue la majeure partie des marques trouvées dans le territoire. Ce résultat est en accord avec l'hypothèse d'un rôle du marquage dans l'expression et le maintien de la dominance dans chaque groupe familial.

Outre la possibilité pour les dominants, à travers leurs marques, de supprimer toute activité reproductrice chez leurs subordonnés pendant la période de reproduction, le niveau élevé de leur marquage pourrait servir de signal de menace permanent qui aurait pour conséquence de stabiliser la hiérarchie du groupe et d'éviter 'trop' de conflits ouverts à l'intérieur du groupe social (Epple, 1986, in Kappeler, 1990). Ce système serait donc un moyen sûr de gérer la position hiérarchique de chacun des membres; il présente l'avantage d'être un mécanisme "honnête" de compétition intra-sexuelle indirecte. La question du rôle du marquage a été souvent envisagé dans la compétition des mâles uniquement (Roeder, 1978; Miller *et al.*, 1987; Gosling, 1990; Gosling et McKay, 1990;

Kappeler, 1990; Johnston *et al.*, 1997a; 1997b). Quelques travaux ont permis de supposer un rôle similaire chez les femelles (Hurst, 1990b; 1990c; Roper *et al.*, 1993).

Dans le cas de la marmotte alpine, l'existence d'une telle fonction est possible, chez les mâles comme chez les femelles, sachant que dans de nombreux groupes, il subsiste des individus subordonnés des deux sexes, natis du groupe et en âge de se disperser. Cependant, ce rôle n'est pas évident à démontrer: en effet, nous n'avons pas constaté d'impact particulier du nombre de ces subordonnés sur le taux de marquage des adultes dominants, la prédiction étant cette fois que lorsqu'un groupe possède des subordonnés matures sexuellement, la compétition intra-sexuelle nécessite la mise en œuvre d'un marquage par les adultes plus important que dans les groupes sans subordonné.

Par ailleurs, ce mécanisme de compétition indirecte pourrait faire l'économie de combats réguliers et préjudiciables pour les intervenants (Epple, 1986, in Kappeler, 1990). De ce point de vue, il semble que l'efficacité du marquage par les adultes ne soit pas toujours synonyme de paix dans le groupe. Quelques situations observées quotidiennement dans certains groupes indiquent l'existence d'agressions ouvertes et répétées de la part des dominants sur certains subordonnés (en général du même sexe que celui du dominant agresseur); le niveau de marquage du subordonné agressé ne semble pas être incriminé (obs. pers.; voir § suivant).

Associées à l'acte de déposition de marques odorantes, les démonstrations visuelles peuvent jouer un rôle dans une expression plus directe de la position hiérarchique de l'individu, en plus des signaux chimiques eux-mêmes contenus dans les marques. Cela implique que le marquage se déroule -en partie du moins- dans un contexte social. Ces aspects visuels de la dominance par le marquage ont été rapportés chez le phoque annelé *Phoca hispida* (Hardy *et al.*, 1991), chez les chiens (le lever de patte, Bekoff, 1979), la marmotte commune (Ouellet et Ferron, 1988, mais voir Meier, 1991). Chez la marmotte alpine, cette question a été envisagée par Lenti-Boero (1992), qui observe les résidents marquer le plus souvent seuls, et dont le niveau de marquage ne semble pas être affecté par la présence de membres du groupe comme de voisins territoriaux; l'auteur estime que le rôle visuel du marquage est mineur pour cette espèce. Nous avons également constaté le contexte solitaire du marquage des adultes, lorsqu'ils s'en vont effectuer leurs circuits de marquage; cependant, il n'est pas exclu que même à distance, les membres du groupe puissent observer ce rituel et l'assimiler à un comportement de dominance. D'autre part, bon nombre de marques doivent néanmoins être pratiquées à proximité des subordonnés du groupe, notamment sur les terriers principaux, lieu partagé par l'ensemble des membres d'un même groupe. Le comportement de grattage énergique qui précède souvent l'acte de marquer (Belet *al.*, 1995) procure un moyen supplémentaire d'attirer visuellement l'attention des congénères, en plus d'un probable rôle dans l'amélioration du substrat pour recevoir la marque chimique. De tels comportements associés au marquage sont observés dans plusieurs espèces, comme l'acte de gratter (Bekoff, 1979; Miller *et al.*, 1987; Smith *et al.*, 1989) ou de ronger (Ouellet et Ferron, 1988).

3122 - Le marquage des subordonnés

_ Cas des subordonnés immatures

Nous avons observé en de rares occasions les juvéniles et les yearlings effectuer des mouvements de marquage. Ayant par ailleurs constaté l'absence apparente de sécrétions temporales sur ces animaux, nous suggérons qu'un tel comportement constitue une imitation des adultes et appartient au processus d'apprentissage plus général (avec les jeux mimant les combats, notamment). Comme Feldman (1994) le suggère chez les chats, il n'y a probablement pas de signification territoriale ni de communication chimique fonctionnelle à ce stade.

_ Cas des subordonnés matures

S'il on considère la défense territoriale comme un mécanisme de comparaison d'odeurs ("Scent matching hypothesis"), chez la marmotte, comme dans de nombreuses autres espèces, les subordonnés ne peuvent participer à la défense du territoire, car ils ne dissuadent pas les intrus de poursuivre leur intrusion, lorsqu'ils les rencontrent. La présence en nombre de subordonnés matures dans le groupe ne serait donc pas un moyen d'améliorer la défense territoriale; cela n'explique donc pas la tolérance des adultes pour cette catégorie d'individus.

Gosling (1982) estime cependant que l'asymétrie de ce marquage est tout de même bénéfique pour les deux catégories sociales, si elles doivent cohabiter. En effet, si le dominant flairait un grand nombre de marques appartenant en réalité à un subordonné, il pourrait déduire en comparant marques et individu que celui-ci le menace sur son territoire. Pourtant, chez le coyote, il ne semble pas y avoir de différence de marquage entre les futurs dispersants (chassés du groupe) et leurs homologues subordonnés restants dans le groupe (Gese et Ruff, 1997). Le bénéfice du subordonné à marquer peu est d'être toléré, en évitant une trop grande agressivité de la part de l'adulte dominant par un niveau moindre de celui du dominant. C'est également l'hypothèse de Hurst (1987), qui ajoute dans le cas de la souris domestique la nécessité pour les subordonnés de trouver un compromis dans leur niveau de marquage odorant, de manière à ne pas menacer le résident mais aussi de permettre aux autres individus de l'assimiler à un membre du groupe grâce à un renouvellement minimal des marques aux endroits les plus fréquentés (familiarité olfactive entretenue). Cette hypothèse fournirait une explication quant au marquage tout de même relativement important des marmottes subordonnées à l'endroit des terriers principaux.

Cette dualité de fonction conviendrait au cas de la marmotte alpine; Lenti-Boero (1995) a observé qu'un marquage trop important de la part des subordonnés aboutit à l'augmentation des interactions agonistiques entre ces derniers et le dominant du groupe. Il conviendrait de quantifier ces interactions sociales de type amical ou agonistique entre membres du même groupe familial et de les relier au taux de marquage individuel observé simultanément afin de conclure précisément sur ce point.

Enfin, les subordonnés ne semblent pas totalement épargnés de la défense contre les intrus, même s'ils ne le font pas à travers leurs marques. Si les adultes sont les intervenants essentiels en cas de conflit avec un intrus, il est fréquent de constater l'arrivée en renfort d'un ou plusieurs subordonnés (âgés d'un an ou plus) sur le lieu de la dispute (Perrin *et al.*, 1994; obs. pers.). Un tel avantage numérique peut produire un effet simplement dissuasif, en constituant une stimulation visuelle menaçante qui peut précipiter la retraite de l'intrus: cet avantage numérique serait largement économique par l'évitement de conflits plus ouverts, et expliquerait l'avantage des dominants à retenir les subordonnés natifs du groupe (Hockey et Boobyer, 1994). Nous suggérons que la participation directe des marmottes alpines subordonnées à la défense du territoire peut contribuer à accroître leur tolérance et leur maintien dans le groupe. Perrin *et al.* (1994) supposent que «les parents pourraient encourager la rétention des subordonnés en partie parce qu'elle permettrait de réduire les risques qu'un mâle étranger évince le résident».

3123 - Cohésion du groupe

Il est particulièrement important pour un mammifère dont la socialité est très développée de pouvoir communiquer son appartenance à un groupe social; il lui faut donc établir un système d'évaluation/identification rigoureux et fiable. La marmotte alpine appartient à cette catégorie de mammifères (Barash, 1976; Perrin *et al.*, 1993a; 1993b), et la densité importante de la population que nous avons étudiée exige la mise en place d'un tel système de reconnaissance. Nos observations confirment l'aptitude apparente des résidents à distinguer les membres de leur groupe des autres, quel que soit leur âge, comme l'indiquent l'agressivité et l'intolérance absolue vis-à-vis des intrus contre une tolérance plus grande et le développement de comportements cohésifs avec les membres dominant ou subordonnés du groupe (Perrin *et al.*, 1993b).

Le marquage odorant contribuerait pour une grande part au renforcement des liens au sein d'un groupe social, notamment à travers le recouvrement spatial des marques de ses différents

individus, lequel peut être considéré comme une démonstration de leur association, et permet d'assurer leur reconnaissance en tant que membres du même groupe (Herrera, 1986, in Herrera et MacDonald, 1994). Malgré la faible proportion de surface totale marquée de façon commune, il apparaît tout de même que les subordonnés ont tendance à placer leurs quelques marques sur des sites marqués par le couple adulte, pour une plus grande part que celle des adultes entre eux: cela pourrait signifier une motivation élevée des subordonnés à mélanger leur odeur à celle des adultes, renforçant ainsi la familiarité olfactive probablement nécessaire à leur tolérance dans le groupe. A ce titre, il est également intéressant de constater l'unanimité du marquage au niveau du système de terriers principaux. Le mélange permanent des odeurs individuelles à cet endroit est d'autant plus stratégique qu'il s'agit du lieu principalement fréquenté par les marmottes. Là, parallèlement à un marquage très abondant, une majorité d'interactions sociales est observée, dont le toilettage mutuel qui apparaît fortement asymétrique car initié surtout par les subordonnés envers les dominants: ce comportement pourrait contribuer à apaiser les dominants et à accroître l'intégration sociale des subordonnés (Armitage, 1973; Perrin *et al.*, 1993b): nous suggérons en outre que l'identification des différents intervenants, de même que l'évaluation de leur position sociale sont rendues possibles par la présence simultanée de marques sur le sol et le flairage mutuel permis par le toilettage, par le biais d'un mécanisme de comparaison des odeurs.

313 - LE MARQUAGE ET LA REPRODUCTION (PERIODE DE LA RECEPTIVITE SEXUELLE)

Parmi la panoplie de fonctions attribuées au marquage odorant, l'une est liée à la facilitation de la reproduction. La première d'entre elles suppose la capacité des marques à attirer le partenaire sexuel (Vrtis, 1930 in Stoddart *et al.*, 1975; Miller *et al.*, 1998); Gonzalez-Mariscal *et al.* (1997) déduisent cette fonction chez les lapins après avoir constaté une disparition du comportement de marquage du menton suivant l'acte copulateur. Il s'agit d'une fonction surtout envisagée chez les espèces solitaires, ou encore les espèces nocturnes ou souterraines qui se repèrent principalement d'après les marques odorantes (Howe, 1974; Heth *et al.*, 1996). La capacité adaptative des individus à être attirés par les marques de congénères du sexe opposé (et qui plus est non familiers) peut s'établir durant l'ontogenèse, comme cela a été démontré chez *Microtus pinetorum* (Solomon et Rumbaugh, 1997).

Un deuxième aspect du marquage, plus indirectement impliqué dans la réussite de la reproduction, est celui de la signalisation (ou encore avertissement) de l'état reproducteur des mâles comme des femelles (Hurst, 1990a; 1990b); ce rôle est généralement supposé par l'observation d'une corrélation positive entre la période de reproduction et le niveau de marquage (Hébert et Prescott, 1983; Smith *et al.*, 1989; Mellen, 1993; Brady, 1997), et peut être infirmé par son absence (Blumstein et Henderson, 1996). Le rôle de signalisation du statut reproducteur peut être également déduit d'après les variations significatives de la taille des glandes de marquage selon la saison (Hardy, 1991; Natynczuk *et al.*, 1995).

La signalisation du statut reproducteur dans les marques d'une espèce peut encore être mis en évidence (ou rejetée) expérimentalement, en testant l'aptitude d'individus à discriminer (ou non) des odeurs issues de congénères de différent statut (Ordinola *et al.*, 1997). Chez la marmotte commune, Meier (1991) rejette ainsi l'hypothèse d'un tel rôle; cependant, il ne prend pas la précaution de tester des marques émises par des individus pendant la -courte- période de réceptivité sexuelle, à la sortie de l'hibernation.

La démonstration, particulièrement chez les rongeurs (Jemiolo *et al.*, 1986; 1994), de la capacité intrinsèque des marques (telles que l'urine, principalement) à agir directement sur la reproduction en régulant la physiologie de la reproduction a été largement étudiée (effets Bruce, Lee-Boot, Whitten; voir Albone, 1984). Les auteurs de ces travaux attribuent aux marques émises des propriétés phéromonales de type induction ("primer"), qui inhibent ou stimulent la maturité sexuelle chez les juvéniles selon la densité de la population. Cette inhibition par les adultes est 'programmée' lorsque les chances pour ces juvéniles de se reproduire avec succès sont faibles

(Jemiolo et Novotny, 1994). Cette régulation phéromonale est susceptible d'exister également chez plusieurs espèces de carnivores (Hradecky, 1985); chez la marmotte alpine, l'inhibition des capacités à se reproduire serait plus accentuée chez les subordonnés non apparentés au mâle résident que chez les autres (Arnold et Dittami, 1997). Finalement, un mécanisme régulateur peut permettre la synchronisation de l'œstrus, ce qui facilite et accroît généralement le succès reproducteur des mâles (Kennaugh *et al.*, 1977, in Bowyer et Kitchen, 1987).

En ce qui concerne la marmotte alpine, la période de réceptivité sexuelle des femelles est très courte -un jour selon Müller-Using (1957)- et semble se produire juste au sortir de l'hibernation; elle est relativement synchronisée (dans la mesure où les sorties d'hibernation sont elles-mêmes synchrones, ce qui n'est pas toujours le cas ; Allainé *et al.*, 1998); nos observations ne permettent pas de considérer le marquage jugal comme un facteur proximal de la réussite de la reproduction, étant donné que le seul élément dont on dispose est le niveau élevé du marquage à ce moment là, niveau qui toutefois se maintient élevé au delà de la stricte période de reproduction. Il est de plus très possible d'envisager que d'autres moyens sont à la disposition des marmottes pour évaluer le statut reproducteur: les sécrétions ano-génitales chez les femelles, l'urine pour les deux sexes pourraient véhiculer des informations spécifiques, comme chez d'autres rongeurs. De plus amples observations d'interactions entre les partenaires sexuels sont nécessaires pour connaître avec précision l'impact de chaque source odorante dans la facilitation de la reproduction.

314 - LE MARQUAGE PERMET-IL A L'ANIMAL D'AUGMENTER SA CONFIANCE ("SELF-CONFIDENCE HYPOTHESIS")?

Une hypothèse attribue au marquage une fonction de réassurance pour des individus impliqués dans une interaction de type agonistique entre rivaux territoriaux (Ewer, 1968) ou entre adultes et subordonnés d'un même groupe (Armitage, 1976). La prédisposition des individus placés dans leur propre environnement odorant à combattre et à vaincre rapidement tout autre individu a été observée chez le castor nord-américain (Svendsen, 1980) et vérifiée expérimentalement chez le lapin (Mykytowycz *et al.*, 1976 in Welsh et Müller-Schwarze, 1989) et chez la souris (Goodrich *et al.*, 1986; Gosling et McKay, 1990). Lors de nos observations, bien que les interactions soient rares entre résidents et intrus (Perrin *et al.*, 1993b), leur nature agonistique est systématique, et la dominance rapidement établie par l'animal territorial s'accompagne souvent d'une série de marquages, quelquefois occasionnant l'initiation d'un véritable circuit de marquage de la part des adultes territoriaux: en ce sens, il y a bien une corrélation entre dominance (au sens de domination sur un deuxième individu; voir Drews, 1993) et marquage, mais le lien avec la fonction de réassurance n'est pas pour autant établi. Gorman (1984) trouve d'ailleurs trop simpliste l'explication d'un tel phénomène réduite à la fonction de "self-confidence".

Par ailleurs, selon Eisenberg et Kleiman (1972), lorsqu'un individu se retrouve dans un contexte non familier, il marque à un taux élevé de façon à installer un champ olfactif optimal, lui permettant de se rassurer par une familiarisation à son milieu. Bekoff (1979) privilégie cette hypothèse en observant chez les chiens sauvages un accroissement de leur marquage lorsqu'ils parcourent des surfaces non encore visitées, et inversement une diminution du marquage lors de leur retour en des lieux familiers. Chez le cerf élaphe, Bowyer et Kitchen (1987) observent que les mâles présents en permanence dans leur domaine marquent moins que ceux qui s'y trouvent juste pendant le rut. Le cas de la marmotte alpine est différent: il s'agit en effet d'une espèce où les individus disposent de territoires permanents, et dont les dimensions sont telles qu'elles leur permettent d'explorer quotidiennement l'ensemble de leur domaine vital. Les résidents n'effectuent généralement aucune excursion hors de leurs frontières territoriales, ce qui rend impossible la démonstration d'une telle fonction pour le marquage jugal. Toutefois, l'étude plus particulière de l'accession à la dominance simule une situation où l'individu arrivant de l'extérieur n'est pas familier du territoire, puis le devient progressivement. Ce changement de situation semble produire une hausse brutale du niveau de marquage de ce nouvel individu, comme cela est supposé chez la marmotte alpine (Lenti-Boero, 1995) ou la marmotte dorée (Blumstein et Henderson, 1996). Mais là

encore, une telle hausse ne permet pas d'attribuer au marquage la seule propriété de "self-reassurance"; pour exemple citons la femelle du groupe B, subordonnée en 1995 puis devenue dominante dans le même groupe dès le printemps 1996: elle décuple elle aussi son niveau de marquage, alors qu'elle est native du groupe, donc déjà familière de son domaine vital.

Ces résultats, s'ils ne peuvent prouver le rôle du marquage dans la ré-assurance des individus, ne permettent pas non plus d'exclure cette hypothèse; simplement, la question n'est peut-être pas de savoir si le résident marque son territoire pour se rassurer, mais plutôt de comprendre le mécanisme fonctionnel du système de marquage, qui a pour conséquence de rassurer l'animal marqueur.

315 - FAMILIARISATION ET/OU ORIENTATION DANS LE DOMAINE VITAL

Pour percevoir leur milieu et s'y orienter, les mammifères ont à disposition une panoplie d'organes sensoriels plus ou moins développés selon les contraintes propres à chaque espèce, et utilisés différemment selon leurs rythmes biologiques ou encore le milieu environnant. Ainsi, on s'attend à ce que les espèces nocturnes (ou crépusculaires) comme les espèces adaptées au milieu souterrain, utilisent moins la vision (dont la régression est généralement constatée par rapport aux mammifères diurnes) que les espèces diurnes pour avoir connaissance de leur domaine vital et de ses limites. L'ouïe, le toucher et l'olfaction interviennent en général de façon prépondérante dans la perception de leur environnement. Ainsi, le rôle des marques odorantes en tant que jalons du domaine vital est considéré comme primordial chez le hutia *Geocapromys ingrahami*, une espèce nocturne et grégaire qui dépose de l'urine le long des sentiers fréquentés (Howe, 1974), chez le rat-taupe *Spalax ehrenbergi* qui marque essentiellement son nid et sa nourriture (Heth et Todrank, 1997), ou encore chez le castor nord-américain (Collins, 1976 in Welsh et Müller-Schwarze, 1989).

Les espèces diurnes, quant à elles, ont à disposition un outil supplémentaire, la vue, qui tient une place plus ou moins importante selon la fermeture du milieu. Théoriquement, c'est dans les milieux ouverts que les espèces diurnes peuvent développer au mieux leur orientation visuelle, et c'est dans cette catégorie que se situent les écureuils terrestres (voir Armitage, 1981), dont les marmottes alpines font partie. Il semble en outre que la marmotte alpine soit dotée d'une acuité visuelle relativement bien développée (Cooper, 1993). Mais il n'en reste pas moins que le marquage odorant reste une activité importante chez de très nombreuses espèces et beaucoup d'auteurs suggèrent le rôle de ces marques dans l'aide à l'orientation des individus dans leur territoire (la vigogne *Vicugna vicugna* (Franklin, 1980), la gerbille de Mongolie (Biben, 1980) ou la marmotte commune (Hébert et Prescott, 1983)). Dans notre étude, la grande dispersion des marques sur l'ensemble du domaine vital, y compris aux frontières, peut corroborer l'hypothèse d'une telle fonction pour le marquage jugal chez la marmotte alpine. C'est d'ailleurs en constatant la faible dispersion des marques (pour l'essentiel concentrées sur les terriers principaux) que Ouellet et Ferron (1988) écartent ce rôle chez la marmotte commune, tout comme Blumstein et Henderson (1996) le font pour le marquage jugal de la marmotte dorée.

Houlihan (1989) cite deux prédictions à vérifier pour démontrer la fonction du marquage odorant dans l'orientation des individus: d'une part, plus les territoires sont étendus, plus le nombre de sites de marquage devrait être élevé. Cette prédiction est clairement vérifiée quant au nombre de sites bruts, marqués par le couple adulte, croissant avec la taille du territoire (figure 9a); on note cependant une diminution de la surface marquée relativement à l'ensemble du territoire (figure 9b), ce qui pourrait constituer un léger handicap dans l'orientation des résidents détenteurs de grands territoires. La deuxième prédiction énonce une corrélation positive entre le nombre de sites marqués et la topographie de complexité croissante; nous n'avons pas testé cette prédiction faute d'une mesure rigoureuse de ce facteur d'hétérogénéité topographique.

Brady (1997) utilise une autre hypothèse pour rejeter cette fonction d'orientation chez la marmotte à ventre jaune: si le marquage sert à l'orientation dans le domaine vital, tous les membres du groupe devraient déposer leurs marques de façon équivalente. Cette condition ne nous semble pas requise pour déterminer la fonction d'orientation attribuée aux marques: en effet, il est tout à fait plausible de supposer que les juvéniles et autres individus non marqueurs s'orientent grâce aux marques des individus dominants, marques dont ils sont familiers par le biais d'un apprentissage rendu possible par les nombreuses interactions sociales au sein des groupes familiaux. Ainsi, chez la souris domestique, les jeunes pourraient se servir des marques effectuées par les adultes pour se maintenir à l'intérieur des frontières territoriales (Hurst, 1987; Hurst et Nevison, 1994). En ce qui concerne la marmotte alpine, alors que les indices visuels (repères topographiques) sont familiers des individus âgés (adultes ou subordonnés de plus d'un an), l'importance des jalons odorants sur le domaine vital doit être primordiale pour les juvéniles à l'émergence: en effet, l'empreinte olfactive de la mère, puis de tous les membres, doit être acquise à un stade précoce, durant la période précédant le sevrage dans le terrier natal; par conséquent, les marques jugales constituent vraisemblablement un des premiers moyens de repérage utilisé par les marmottons lors de leurs premières sorties. Comme chez le chat domestique (Passanisi et MacDonald, 1990), la capacité des juvéniles à discriminer odeurs familières et non familières pourrait constituer un avantage adaptatif à la prévention de l'infanticide. Il convient en effet de préciser la nécessité pour les marmottons de se maintenir en zone centrale des territoires, comme l'illustre cet exemple: nous avons connaissance de deux cas d'infanticide, sur deux marmottons qui s'étaient aventurés en zone limitrophe, tous deux attaqués par les adultes voisins territoriaux et tués net par section des cervicales (Graziani, comm. pers.). Le marquage peut donc contribuer à assurer une meilleure survie des juvéniles.

Hormis la fonction d'orientation, le marquage peut pourvoir à une meilleure familiarisation des membres d'un groupe envers des zones stratégiques, telles que les terriers principaux (*M. monax*, Ouellet et Ferron, 1988; *M. caudata aurea*, Blumstein et Henderson, 1996) ou les terriers-abris disséminés dans le territoire (*M. caligata*, Taulman, 1990), mais aussi les emplacements de réserve de nourriture (*Glaucomys sabrinus*, Ferron, 1983; *Spalax ehrenbergi*, Heth et Todrank, 1997). Le marquage systématique des terriers principaux et accessoires par la marmotte alpine favorise certainement leur familiarisation, pour une utilisation facilitée; cependant, la retraite précipitée vers ces terriers lors d'un danger du à l'arrivée d'un prédateur (aigle ou renard) ne repose sans doute pas sur leur détection olfactive à distance; les marmottes doivent avoir auparavant mémorisé l'emplacement de chaque abri pour les utiliser dans ce contexte précis. Cela ne remet pas en question l'utilité du marquage précautionneux observé au niveau de la sortie des terriers: il se pourrait que les marmottes, dans un situation normale, ne pénètrent dans les terriers que s'ils portent une marque familière, sinon personnelle.

III - 2 - LA TERRITORIALITE: UN ACCES PRORITAIRE AUX RESSOURCES

L'organisation socio-spatiale de la marmotte alpine permet de distinguer plusieurs classes d'individus dont le statut est défini d'après leur appartenance ou non à un territoire, éventuellement leur âge relatif, la fréquence et l'asymétrie de leurs interactions sociales et leur niveau d'implication dans diverses activités: nous distinguons les individus territoriaux, établis sur des domaines vitaux stables et défendus, de ceux qui n'en disposent pas: il s'agit le plus souvent d'individus en dispersion, partis de leur groupe natal, mais aussi d'individus ex -dominants territoriaux qui ont été évincés et chassés du groupe (Arnold, 1990a). Ceux-ci peuvent être soit en transit (individus erratiques ou «transient»), soit provisoirement installés dans une zone limitrophe (fidèle à un terrier-abri) et soumis à une chasse régulière de la part des propriétaires voisins dès qu'ils tentent de pénétrer dans leur territoire (satellites ou «floaters»).

A l'intérieur des territoires, nous observons essentiellement deux catégories d'individus: les dominants, au nombre de deux (un mâle et une femelle), et les subordonnés ayant ou non atteint leur maturité sexuelle (deux ans). Nous allons procéder à une évaluation comparative des différentes situations au regard des conditions de vie et du succès reproducteur à court et long terme.

321 - QUEL NIVEAU D'ACCES A LA REPRODUCTION SELON LE STATUT TERRITORIAL?

Arnold (1990a) propose trois arguments corroborant l'hypothèse que pour les marmottes alpines mâles, devenir dominant dans un territoire est le meilleur moyen de maximiser leur succès reproducteur. Il concentre son raisonnement sur la différence d'accès à la reproduction existant entre les mâles dominant et subordonné dans un même groupe:

- (1) dans la plupart des groupes familiaux le mâle adulte est le seul à être mature sexuellement;
- (2) le mâle dominant reste plus longtemps que le subordonné dans un groupe, ce qui lui permet à terme d'accéder à un plus grand nombre de saisons de reproduction;
- (3) le mâle dominant ne laisse accéder les subordonnés qu'aux femelles subordonnées, sachant qu'elles ne parviennent jamais à se reproduire.

La population de marmottes alpines étudiée ici ne répond pas au premier critère énoncé; en effet, sur les 10 groupes suivis, seuls 4 ne possédaient pas de mâle subordonné de deux ans ou plus (il semble que cela soit la règle pour l'ensemble des groupes connus dans la population); par conséquent, le risque d'une compétition pour l'accès à la reproduction à l'intérieur du groupe n'est pas à négliger.

Quant à la deuxième proposition, nous avons effectué un calcul de la durée moyenne passée à la dominance d'un groupe en restreignant notre échantillon à l'ensemble des individus dont la date d'accession à la dominance et celle de départ d'un groupe sont connues avec exactitude: il apparaît un taux de renouvellement relativement rapide, puisqu'en moyenne les dominants, mâle ou femelle, restent le temps de deux saisons de reproduction à la tête d'un même groupe; nous supposons tout de même que cette durée est supérieure à celle que les subordonnés passent dans leur groupe natal à partir de leur maturité sexuelle, mais cela reste à vérifier (Magnolon, comm. pers.). De plus, nous avons pu constater grâce à un effort de capture sur un grand nombre de groupes, que deux individus qui chacun avaient été dominants dans un groupe donné, puis avaient émigré, étaient parvenus à accéder à nouveau à la dominance dans un groupe proche. Cette observation anecdotique suggère que le calcul du temps de résidence moyen est une valeur par défaut du temps passé à la dominance.

Enfin, il est très difficile de se prononcer sur la troisième proposition émise par Arnold du fait de la rareté des observations d'accouplements effectués en dehors du terrier. De plus, l'absence quasi-générale de portées imputables à des femelles subordonnées (Arnold, 1990a), également

observées dans la population étudiée (Goossens *et al.*, 1996; 1998), ne permet pas d'attester d'une telle 'permission' qui serait délivrée par le mâle adulte aux mâles subordonnés.

Or, une étude menée en parallèle sur la population de marmottes que nous avons suivie a fait apparaître clairement un décalage entre la monogamie sociale et la monogamie génétique (voir Goossens, 1998). En effet, des analyses génétiques effectuées sur un grand nombre de portées ainsi que sur les divers membres du groupe familial d'origine ont révélé l'existence de juvéniles non apparentés au mâle résident du groupe dans un tiers des portées (n=35). Pour les mâles, le fait de posséder un territoire et de le défendre activement, directement (intolérance absolue vis-à-vis des intrus) et indirectement (au prix d'un effort de marquage significatif) ne suffit donc pas à s'octroyer en contre-partie l'exclusivité de la reproduction dans son propre groupe. Il convient également d'ajouter que les juvéniles issus de paternité hors couple («E.P.P.») ne sont pas éliminés par le mâle dominant cocufié; les marmottons représentent de surcroît un coût de maintenance pour les adultes de leur groupe natal, lesquels contribuent notamment à leur survie par la défense du territoire et par une plus grande dépense énergétique profitant aux juvéniles au cours de leur première hibernation (thermorégulation sociale, Arnold, 1990b).

Or, si les auteurs des paternités illégitimes se trouvaient précisément tolérés à l'intérieur du groupe familial -les subordonnés matures-, le système territorial et sa défense ne seraient pas à remettre en cause. Mais ces derniers ne semblent généralement pas impliqués dans ces EPP: près de 80% des cas sont en effet imputables à des individus extérieurs au groupe (Goossens *et al.*, 1998). Par conséquent les mâles subordonnés matures ne constituent pas une menace directe pour le mâle adulte, malgré de plus nombreuses opportunités de rencontre avec la femelle reproductrice de leur groupe que n'en ont des intrus. Toutefois, il est nécessaire de distinguer ici la proximité sociale généralement observée pendant toute l'année entre membres du même groupe, et la situation -très ponctuelle- durant la période de réceptivité des femelles. Nous ne sommes pas en mesure d'évaluer chez le mâle adulte le comportement de garde du partenaire («mate guarding») durant les quelques heures -annuelles donc stratégiques- permettant l'accouplement.

Les paternités hors couple proviennent donc bien d'individus extérieurs au groupe, et ce en dépit d'un effort de marquage particulièrement développé durant toute la première partie de la saison d'activité, marquage dont une fonction essentielle est la défense territoriale. Il s'avère donc qu'un tel système n'est pas infaillible; les marques ne constituent pas une barrière infranchissable, ce qui a été observé dans de nombreuses espèces (Johnson, 1973). Rappelons que le modèle de comparaison d'odeurs («Scent Matching Hypothesis»; Gosling, 1982), applicable à la marmotte alpine, n'est pas basé sur une telle fonction, mais sur l'identification par l'intrus du propriétaire à travers ses marques déposées dans les environs. En conséquence, l'intrus peut traverser le territoire et accéder à certaines ressources tant qu'il n'est pas repéré par le dominant. Nous ne savons pas si l'intrus peut mesurer le danger lié à une telle violation; cependant, même s'il est capable de percevoir la détermination du dominant territorial d'après la concentration de ses marques en certains points du domaine vital ou grâce à un signal intrinsèque témoignant de sa qualité (Richardson, 1993), il est probable qu'au sortir de l'hibernation les mâles dominants n'aient pas eu le temps de recréer l'environnement olfactif nécessaire. Paradoxalement, la période de l'accouplement serait donc située au moment où la défense territoriale mise en place par le marquage est la moins efficace de l'année!

Si les voisins dominants territoriaux procédaient eux-mêmes aux copulations hors couple (mais voir Goossens *et al.*, 1998), leur réel succès reproducteur inclurait également les juvéniles nés dans les groupes adjacents, moins les jeunes issus d'EPP dans leur propre groupe. Devant le désavantage apparent associé à une prise de risque supplémentaire (celle d'aller cocufier le mâle voisin), pour un nombre de juvéniles produits supposé équivalent, il est possible qu'une telle stratégie puisse en réalité améliorer les chances de survie des jeunes. Il a été souvent observé des cas d'infanticide sur la totalité de la portée dans un groupe où un changement s'est produit dans la dominance, dont on a pu vérifier qu'ils étaient le fait du nouvel arrivant; or, la probabilité que

plusieurs groupes adjacents voient la même année se produire un tel changement semble relativement faible. Par conséquent, qu'un mâle disperse sa progéniture entre plusieurs groupes, quitte à élever des jeunes issus d'EPP, augmenterait les chances que quelques-uns survivent en cas de destitution de ce mâle. En revanche, si ce ne sont pas les mâles dominants qui "s'échangent" leur progéniture, comme il semble que cela soit le cas (Goossens *et al.*, 1998), les EPP seraient alors initiées par des mâles qui en temps normal n'ont pas accès à la reproduction (les individus erratiques, dispersants), et qui prendraient le risque de rencontres avec le mâle résident en s'introduisant dans leurs territoires.

Enfin, il est possible que la copulation hors couple puisse être initiée par la femelle adulte elle-même, pour diverses raisons (voir Goossens *et al.*, 1998): dans ce cas, l'accouplement avec un mâle étranger peut être facilité par le déplacement de la femelle adulte à la frontière de son territoire, ce qui a pour conséquence de limiter l'intrusion. Le marquage odorant du mâle ne peut être ici remis en cause, rien n'indiquant que les marques du mâle puissent limiter les déplacements de la femelle.

La situation des femelles est particulièrement intéressante dans la population de marmottes étudiée, puisqu'il apparaît une compétition également importante pour l'accès à la reproduction. En effet, pour qu'une femelle puisse se reproduire, elle doit être dominante dans un territoire: il est très rarement observé plus d'une portée par groupe et par année (nous le supposons tout au moins, au vu de l'émergence simultanée de tous les juvéniles, et d'une unité de lieu présumant d'un même nid pour l'ensemble). Des analyses génétiques de filiation confirment la situation dans les groupes familiaux (Goossens *et al.*, 1998). Nous n'avons pas non plus connaissance d'une reproduction réussie chez les femelles en dispersion, sauf si, gestantes, elles parviennent à accéder à la dominance d'un groupe et à y mettre bas, tolérées par leur nouveau partenaire sexuel (Goossens *et al.*, 1996). C'est peut-être cette compétition particulièrement importante qui influence leur niveau de marquage, trouvé équivalent à celui des mâles dominants.

Le système territorial et la monogamie sociale constituent tout de même un moyen pour le couple adulte de s'approprier la par enté de 67,7% des juvéniles ayant atteint le sevrage (Goossens *et al.*, 1998). Si de nombreux travaux menés chez les oiseaux mettent en évidence la grande variabilité de ce chiffre selon les espèces (de 100% à moins de 35% ; Birkhead et Moller, 1992), la situation semble différente pour les mammifères : en effet, la monogamie génétique semble la règle, à laquelle deux exceptions sont actuellement connues : le loup d'Abyssinie *Canis simensis* (Sillero-Zubieri *et al.*, 1996) et la marmotte alpine.

322 - AUTRES RESSOURCES VITALES: LE SYSTEME TERRITORIAL AMELIORE LA SURVIE

La possession exclusive de diverses ressources situées dans une unité spatiale traduit l'existence d'une forme de territorialité, qui peut être instaurée lorsque la 'défendabilité' de telles ressources est compensée par les bénéfices résultant de leur appropriation (Davies et Houston, 1984). Or, la marmotte alpine a développé une organisation socio-spatiale complexe, basée sur la territorialité permanente (Perrin, 1993). De cette façon, elle a accès à un certain nombre de ressources limitantes que nous allons détailler:

- le système principal de terriers constitue la ressource limitante principale chez cet animal, d'autant plus qu'il est doublé d'une fonction d'hibernaculum permettant aux marmottes d'hiberner complètement durant la moitié de l'année; la qualité d'une telle structure et la faculté des membres d'un même groupe à hiberner ensemble sont deux éléments prépondérants dans la survie hivernale; le coût de production d'un terrier de qualité semble élevé, la colonisation du milieu est facilitée si des terriers anciens sont déjà présents (Giboulet, comm. pers.). Même dans les groupes déjà établis, tels que ceux observés dans cette étude, la maintenance du système principal est régulièrement observée au prix d'une dépense de temps et d'énergie probablement élevée. De plus, les marmottes

y passent près de 80% de leur vie (Barash, 1989), s'y reproduisent et y élèvent leurs jeunes (voir Perrin, 1993).

- Le domaine d'affouragement est une ressource également critique car sa possession permet une prise de poids nécessaire à la survie hivernale consécutive (Armitage et Downhower, 1974 ; Armitage *et al.*, 1976). Les marmottes de taille adulte perdant en effet un tiers de leur masse corporelle au cours de l'hibernation, doivent compenser cette perte par une prise de poids au moins équivalente, et ce dans une période limitée à 6 mois. Cette masse critique révèle l'importance stratégique de bonnes conditions d'affouragement, en plus de la qualité nutritive du milieu; la territorialité offre sans doute une sécurité relative permettant de se consacrer à l'affouragement. Par ailleurs, l'étendue moyenne d'un territoire dans la population de la Sassièrè apparaît deux fois plus grande que celle d'une seconde population, également à l'étude, située à une altitude moins élevée à l'étage montagnard: les premières données suggèrent une plus grande richesse floristique et nutritive dans cette deuxième population (Farand, comm. pers.).

- l'exclusivité d'utilisation de terriers annexes situés sur l'ensemble du territoire permet aux membres du groupe d'utiliser des secteurs du domaine même éloignés du système principal de terriers, car ils pourraient se réfugier dans de tels abris -plus facilement s'ils sont familiers (Taulman, 1990)- et diminuer ainsi le risque de prédation.

Les marmottes alpines non territoriales, même si elles sont plus mobiles que les autres et donc plus sujettes à disparaître de la zone étudiée pour cause d'émigration, semblent avoir une mortalité très élevée (Arnold, 1990a). Elles n'ont pas accès, à l'inverse des individus territoriaux, à une zone d'affouragement sécurisée vis-à-vis des conspécifiques et surtout des prédateurs. Chassés et fréquemment dérangés, ces animaux sont soumis à un stress intense qui est connu pour dégrader leur immunité de même que leurs capacités reproductrices (voir Arnold, 1990b); ils ne peuvent donc atteindre une masse corporelle équivalente à celle de résidents territoriaux et débutent souvent leur hibernation en plus mauvaise condition physique (Arnold, 1990b). Le risque de mortalité hivernale est encore accentué par l'utilisation d'un hibernaculum de piètre qualité (souvent un terrier annexe en marge d'un groupe); enfin, les individus non territoriaux hibernent souvent seuls, et ne peuvent bénéficier de la thermorégulation sociale (Arnold, 1990b).

Finalement, l'instauration d'une défense territoriale susceptible de participer à la stabilité du groupe familial, s'avère indispensable pour assurer la survie de la portée au cours du premier été: la survie des juvéniles est en effet sensiblement affectée par le phénomène d'infanticide régulièrement observé (ou déduit) lors d'un changement à la tête du groupe (Coulon *et al.*, 1995).

III - 3 - La communication chimique par les marques jugales (=temporales)

331 - PROPRIETES DES SIGNAUX CHIMIQUES PRESENTS DANS LES MARQUES TEMPORALES DES MARMOTTES

L'intensité de marquage, si elle est l'outil principal du test biologique, n'est en revanche pas une variable permettant de mettre en évidence la présence d'informations sur le degré de familiarité entre l'individu émetteur de la marque et l'individu testé. Dans leurs expériences de terrain, Blumstein et Henderson (*Marmota caudata aurea*, 1996) parviennent à la même conclusion, de même que Brady (*Marmota flaviventris*, 1997) ou Meier (*Marmota monax*, 1991); pourtant, les auteurs avaient pris soin de soumettre les individus à un choix direct entre deux sécrétions (ce que nous n'avons pas pu entreprendre jusqu'ici). Par contre, c'est la fréquence et la durée des contacts établis par les marmottes avec les piquets qui ont permis à Blumstein et Henderson de mettre en évidence l'existence de telles informations dans les marques territoriales. La situation de la marmotte alpine est un peu différente, car elle a une activité de marquage beaucoup plus importante; en outre, les contacts établis avec le dispositif expérimental ne semblent pas se reproduire beaucoup plus d'une fois au cours d'un test et pour chaque individu se présentant sur l'aire du test. Cependant, il serait intéressant de reprendre le protocole de test avec choix entre deux marques simultanément, pour se rendre compte de la validité de la variable intensité de marquage. Il en va de même pour la durée de flairage, qui n'est pas apparue discriminante compte-tenu de la méthode que nous avons utilisée; il s'agit pourtant de la variable qui a permis à Brady (1997) de mettre à jour la capacité des marmottes à ventre jaune à distinguer l'aspect familier ou étranger des marques jugales, dans une situation de choix simultané.

Cependant nos résultats ne nous permettent pas d'exclure l'hypothèse que les marmottes soient à même de distinguer les marques de voisins territoriaux (familiales) de marques totalement inconnues (ou supposées comme telles), à travers un mécanisme incluant probablement des capacités d'apprentissage et de mémorisation, liées à la rencontre régulière des marques voisines au niveau de la frontière commune entre les deux territoires. Le cas de la marmotte commune semble différent en ce sens qu'il a été montré chez les mâles une aptitude à distinguer les odeurs de voisins territoriaux d'odeurs totalement inconnues (Meier, 1991); selon l'auteur, le flairage des odeurs voisines, plus court que celui des odeurs d'étrangers, indique que les mâles voisins constituent vraisemblablement une menace moins grande que les individus inconnus (hypothèse de l'ennemi cher ou "dear enemy", Temeles, 1994). La même capacité est observée chez le chat domestique (Panassini et McDonald, 1990). Nos résultats indiquent au contraire que quelle que soit l'origine de la marque étrangère testée, tout résident la trouvant au centre de son territoire, sur le lieu où lui-même effectue le plus grand nombre de marques, la surmarque indistinctement. Le fait que ces deux types de marques induisent une réaction de défense similaire sous-entend qu'elles constituent de façon surprenante une menace équivalente pour le propriétaire du territoire.

Pourtant, on aurait pu imaginer qu'il en allait autrement dans une population répartie en territoires juxtaposés, relativement denses, où la compétition pour les ressources s'avère importante. Envisageons maintenant la menace représentée respectivement par un individu voisin ou par un individu totalement inconnu. D'une part, le voisin territorial peut se révéler un **compétiteur indirect** d'un individu dominant dans un groupe donné. En effet, même s'il a déjà accès à la reproduction ainsi qu'aux ressources dans son propre domaine vital (alimentation, hibernaculum de qualité), sa présence permanente en bordure de territoire constitue tout de même une menace. Elle lui donne en effet de multiples opportunités d'intrusion tout au long de la saison d'activité: au moment de la reproduction, il peut tenter de cocufier le mâle résident en s'engageant dans une copulation hors couple (Goossens *et al.* 1998); par la suite, il peut procéder à un infanticide de la portée du voisin territorial (Perrin *et al.*, 1994; Coulon *et al.*, 1995).

D'autre part, les marques non familières peuvent être assimilables à individu de passage, erratique probablement en dispersion, qui lui appartient à une catégorie de **compétiteurs directs**. En effet, ils sont généralement en quête d'un territoire, et sont même susceptibles de destituer le dominant en place s'ils ont une bonne condition physique. Par conséquent, une réponse plus vive était attendue face à une marque non familière, comme chez le rat (Brown, 1973) et la souris (Hurst et Nevison, 1994): comme ce n'est pas le cas, nous pourrions remettre en question l'aptitude des marmottes à discriminer des odeurs selon leur familiarité. Pourtant, nos résultats peuvent être expliqués d'une autre façon: nous proposons l'hypothèse que l'emplacement de la marque étrangère est prépondérant dans l'évaluation par les propriétaires de territoire de l'importance de la menace que celle-ci représente. Certains oiseaux (des pinsons à gorge blanche *Zonotrichia albicollis*) réussissent à discriminer le chant territorial d'un voisin non seulement par sa qualité intrinsèque, mais aussi par son emplacement relativement à leur territoire; l'émission expérimentale du chant en une frontière inhabituelle induit une augmentation significative de la réponse territoriale des résidents testés, équivalente à celle produite face au chant d'un oiseau étranger (Falls et Brooks, 1975). De même, chez les hyènes, Gorman (1984) démontre que la réaction de surmarquage face à une marque étrangère varie selon son emplacement. Dans le cas de la marmotte, la menace d'une marque d'un voisin territorial serait donc plus importante si cette marque est présente au cœur du territoire, qui plus est au niveau du terrier principal, plutôt qu'à la frontière commune entre les deux territoires. Il conviendrait de tester cette hypothèse en comparant la réponse des marmottes face à un dispositif expérimental situé sur son terrier principal (comme cela a été le cas dans toute l'étude) et le même dispositif au niveau d'un terrier annexe dans la zone frontalière.

Un élément que nous n'avons pas été à même de contrôler concerne le degré de parenté génétique -ou de familiarité- entre les auteurs des marques testées et les individus testés; notre classement familier/étranger des marques testées reposait en effet uniquement sur des considérations géographiques (voir §234). Fornasieri et Roeder (1992) ont ainsi montré expérimentalement sur des individus captifs appartenant à deux espèces de lémuriers (*Lemur fulvus* et *Lemur macao*) que les membres d'un groupe social donné étaient capables de discriminer deux marques étrangères au groupe, dont l'une appartient à un individu ayant fait partie du groupe 10 mois auparavant; les auteurs ont suggéré l'existence d'un mécanisme faisant appel à une capacité de mémorisation à long terme des odeurs familières. Or, il est tout à fait possible que certaines marques classées comme étrangères aient pu appartenir à des individus ayant appartenu au groupe social testé, du fait de la dispersion natale généralisée chez les marmottes alpines, dont la distance peut tout à fait dépasser les groupes voisins (Coulon et Magnolon, comm. pers.). Cependant, rien ne permet de dire que ces marques en provenance d'individus connus n'induisent pas une réaction aussi forte de la part des résidents que tout autre marque étrangère, voisine ou non; en effet, la population de la Sassièrè présente une densité qui a priori va de pair avec une grande compétition pour l'accès à la dominance (observations non publiées), et il est courant d'observer les adultes dominants chasser eux-mêmes les subordonnés apparentés de leur groupe (Magnolon, comm. pers.). De nombreux travaux se sont attachés à démontrer le rôle de la familiarité contre celui de la parenté dans les capacités discriminantes des odeurs individuelles chez les mammifères, et il semble que selon les espèces, les conclusions soient variables (Davis, 1982; d'Amato, 1993; Hare, 1994; Hare et Murie, 1996; Sun et Müller-Schwarze, 1997). Néanmoins, il pourrait être envisagé de tester sur des populations naturelles la capacité des marmottes à discriminer des marques provenant ou non d'individus ayant appartenu à leur groupe social, s'étant dispersées et ayant accédé à la dominance d'un groupe non voisin. Nous pourrions alors vérifier, selon l'intensité de la réaction territoriale, l'hypothèse que les marmottes sont plus tolérantes vis-à-vis d'individus parents génétiquement et/ou des individus familiers. Pour parvenir à réaliser ce travail, il est nécessaire d'avoir une connaissance parfaite des individus testés, au moyen d'un travail de captures et marquage permanent, des observations comportementales et un suivi génétique permettant de vérifier ou d'infirmer les liens de parenté entre individus (Goossens *et al.*, 1996).

Nous concluons également que les marmottes alpines mâles ou femelles répondent indistinctement aux tubes qu'ils aient été marqués par des mâles ou des femelles. Le même résultat est obtenu chez le castor nord-américain, vis-à-vis de castoreum comme de sécrétions anales (Müller-Schwarze et Houlihan, 1991). En présentant simultanément plusieurs substances de marquage à des marmottes communes, Meier (1991) a trouvé que les mâles passaient généralement plus de temps que les femelles à flairer les supports du test, leur comportement de marquage n'étant pas différent par ailleurs. Il a de plus montré que les mâles étaient capables de discriminer les marques jugales de voisins territoriaux de marques totalement étrangères, ce qui ne semblait pas le cas des femelles.

Les résultats semblent donc varier d'une espèce à l'autre, malgré la similitude de la méthode expérimentale employée et de la proximité phylétique de certaines espèces. La non significativité de nos tests ne remet toutefois pas en question l'existence dans les marques jugales d'informations sur l'identité sexuelle. A ce titre, une première analyse chimique menée sur la variabilité des profils chimiques des 16 molécules les plus couramment rencontrées, conjointement à leur détermination chimique (non confirmée) permet de faire l'hypothèse de variations qualitatives entre les sécrétions mâles et femelles. Afin de savoir si les sécrétions mâles et femelles sont perçues comme telles, il conviendrait d'entreprendre des tests discriminatoires, en espérant obtenir des séquences comportementales caractéristiques.

332 - QUEL MECANISME PERMET AUX MARMOTTES DE DISCRIMINER ODEURS DE GROUPE ET ODEURS ETRANGERES?

Lenti-Boero (1995) observe chez la marmotte alpine que toute odeur semble 'efficace' dans le groupe social, quel que soit le membre l'ayant émis, et suggère que l'ensemble des membres d'un groupe familial donné produise une seule et même odeur qui formerait une odeur de groupe. Cette odeur unique fournirait aux groupes territoriaux voisins un moyen de détecter aisément les frontières de leur propre domaine. Or, une telle structure implique la réunion de plusieurs conditions: d'une part, l'influence génétique potentielle devrait être masquée par d'autres facteurs responsables de l'homogénéisation, prépondérants. En effet, le couple adulte dominant n'est pas forcément de parenté génétique proche, et de plus les changements réguliers observés à la tête du groupe conduisent régulièrement à observer l'absence de liens de parenté directs entre dominants et subordonnés. Par conséquent, il faudrait que les facteurs environnementaux soient prépondérants sur les facteurs intrinsèques, et qu'ils soient suffisamment variables pour être caractéristiques de chaque parcelle de terrain occupée par des groupes territoriaux voisins ayant le besoin fondamental de se distinguer les uns des autres. Or, le régime alimentaire est considéré comme étant l'un des principaux déterminants de la composition chimique des substances sécrétées par de nombreuses espèces telles que le rat (Galef Jr, 1986; Brown et Schellinck, 1992), la gerbille de Mongolie *Meriones unguiculatus* (Skeen et Thiessen, 1977), le campagnol champêtre *Microtus pennsylvanicus* (Ferkin *et al.*, 1997) ou encore la chèvre du Cachemire (Hillbrick et Tucker, 1996b). Massemin *et al.* (1996) ont cependant démontré (d'après des analyses coprologiques sur différents groupes de la population de la Sassièr) l'étroitesse du spectre alimentaire de la marmotte en dépit de la grande diversité floristique disponible sur les territoires. Il ressort également de leur étude une homologie importante des catégories végétales ingérées dans plusieurs groupes voisins, même si au sein de ces catégories, une variabilité relative apparaît dans les espèces consommées selon les groupes. Par conséquent, il semble improbable qu'à lui seul, le régime alimentaire justifie la capacité des individus à discriminer les odeurs de leur propre groupe des odeurs voisines.

La population bactérienne commensale pourrait constituer un facteur d'homogénéisation des odeurs, les marmottes d'un même groupe fréquentant les mêmes terriers et procédant à un toilettage mutuel autorisant une infection croisée (Albone, 1984). Cependant, la diversité bactérienne n'a pas été étudiée chez cette espèce, et elle est en outre elle-même susceptible d'être déterminée pour une grande part par le génôme (voir introduction §2112) ce qui ne permet pas de retenir un tel facteur.

Finalement, un dernier constat permet de remettre en question l'existence d'une odeur unique des différents membres d'un même groupe: le phénomène de dispersion, par lequel des individus généralement subordonnés dans leur groupe natal quittent ce groupe pour accéder à la dominance dans un autre groupe. Ce phénomène est couramment observé chez les marmottes, et il arrive fréquemment que le transfert s'opère d'un groupe au groupe voisin. Or, dans de telles situations, l'arrivée d'un nouvel individu s'accompagne d'une activité de marquage très élevée, plus que celle des individus établis à la même époque (Lenti-Boero, 1995; obs. pers.). Il est évidemment impossible que les marques du nouvel arrivant se confondent immédiatement avec celles de son nouveau groupe, de par la cinétique des facteurs d'homogénéisation supposés précédemment. Il est même vraisemblable que cet individu conserve -au moins un certain temps- une odeur inchangée, qui serait identique à celles de son ancien groupe voisin dans l'hypothèse de l'odeur de groupe unique. Pourtant, son changement de situation doit nécessairement être perçu par les uns et les autres, et au vu de son activité de marquage renforcée, les marques doivent probablement y jouer un rôle non négligeable (comme chez les lémuriens, Ramsay et Giller, 1996) même si le changement de comportement de l'individu, impliquant d'autres stimulations que chimiques, doit assurément participer à la communication de son nouveau statut. Par conséquent, une même marque qualitative doit être interprétée différemment selon les circonstances (perception de cette marque selon une concentration accrue, et selon un emplacement différent...), par les membres respectifs des deux groupes voisins. C'est pourquoi devant la dynamique des échanges d'individus entre groupes sociaux au sein d'une population, il est impossible d'avoir une signalétique unique et figée dans chaque groupe.

En rapport avec le constat des flux d'individus au sein des populations, susceptibles d'empêcher la stabilité de l'empreinte olfactive des groupes sociaux, Hurst (1989) propose un mécanisme impliquant l'existence de signature olfactive individuelle dans les marques. Ainsi, chez la souris domestique, tous les membres de la famille concourent au marquage de leur domaine vital à un taux basal, le mâle adulte y contribuant pour une plus grande part. Ce mélange aboutit à la production d'une odeur de famille destinée aux résidents comme aux intrus. Or, tout changement de la composition de cette odeur (modification de la composition du groupe) sera perçue par rapport à l'ancien mélange qui avait été mémorisé. Si ce changement persiste, la nouvelle composition devient l'odeur de référence, et elle est apprise comme telle. Dans le cas de la marmotte, la signature individuelle est une hypothèse à retenir, étant donné la grande variabilité des profils chimiques déjà constatée en ne considérant que les composés les plus couramment rencontrés. Du reste, de nombreux travaux ont supposé ou démontré l'existence d'une discrimination d'odeurs individuelles chez les rongeurs (Vasilieva et Sokolov, 1994; Loughry et Lazari, 1994; Johnston *et al.*, 1997b), les lagomorphes (Goodrich et Mykytowycz, 1972; Meaney, 1987), les primates (Clark, 1982b; Belcher *et al.*, 1986; Smith *et al.*, 1997) et d'autres mammifères (Martin et Beauchamp, 1982; Loughry et McDonough, 1994).

En réalité, la plupart des travaux a permis de mettre en évidence la capacité de certaines espèces à discriminer les odeurs de leur groupe de celles de groupes différents (Nyby *et al.*, 1970; Müller-Schwarze *et al.*, 1983; Halpin, 1986; Ueno, 1994; Ramsay et Giller, 1996); d'autres se concentrent sur les variations de la composition chimique des sécrétions selon les groupes familiaux (Stoddart, 1975). Halpin (1986) propose que l'homogénéisation des odeurs du groupe ne s'opère pas dès la formation des sécrétions chez chaque individu, mais qu'elle est le résultat du mélange indiscernable des marquages opérés sur des sites communs par l'ensemble des membres de la famille. Chez la marmotte, l'odeur commune issue du mélange serait limitée aux marquages du couple adulte dominant, excluant les subordonnés de la participation à l'odeur de groupe; ce n'est donc vraisemblablement pas le mécanisme principal. En outre, Johnston *et al.* (1997a) ont montré chez le campagnol champêtre que les individus ont une perception individuelle et une mémorisation individuelle des odeurs de congénères, même si elles leur sont présentées sous forme d'un mélange. Ce n'est en revanche pas le cas de rats qui, ayant été auparavant familiarisés à une odeur individuelle de congénère, ne parviennent plus à la discriminer quand celle-ci est accompagnée par

7 ou 8 odeurs d'individus différents (Voznessenskaya *et al.*, 1992). Halpin propose alors que l'homogénéisation pourrait se produire à la suite de l'allo-marquage entre les membres du groupe, allo-marquage qui doit exister chez la marmotte, à la suite des nombreux toilettages mutuels observés sur l'ensemble des membres du groupe. Par contre, cela n'intervient probablement pas lors du dépôt de marques sur le territoire par les individus dominants; en effet, ils n'effectuent pas un marquage à l'aide de l'ensemble de leur corps (dont la fourrure peut, elle, contenir diverses odeurs), mais à l'aide de la zone temporale qui est géographiquement très limitée et fortement productrice de sécrétions individuelles d'origine glandulaire.

En résumé, l'hypothèse la plus vraisemblable du mécanisme de communication chimique chez la marmotte repose sur l'existence d'odeurs individuelles, qui sont perceptibles par les différents membres du groupe familial et associées à l'image d'appartenance au groupe à l'issue des rencontres répétées de marques odorantes à l'intérieur du domaine vital. Une association entre les marques rencontrées et les individus émetteurs est rendue possible lors des interactions sociales fréquentes au moyen du mécanisme de comparaison d'odeurs ("scent matching", Gosling, 1982). Ce système exige des capacités d'apprentissage et de mémorisation à court-terme; ainsi, il autorise la fluctuation de la composition des groupes sociaux, ainsi que des modifications intra-individuelles qui pourraient être influencées par divers facteurs intrinsèques ou environnementaux eux-mêmes sujets à variation.

333 - QUEL(S) ORGANE(S) CHIMIOSENSORIELS IMPLIQUÉS DANS LA RECEPTION DES SIGNAUX PRESENTS DANS LES MARQUES TEMPORALES?

L'existence de deux systèmes chimiosensoriels majeurs, le système olfactif principal et l'organe voméronasal (ou système olfactif accessoire, ou organe de Jacobson), a été largement documentée chez un grand nombre d'espèces de reptiles (Schwenk, 1995) et de mammifères (voir Wysocki *et al.*, 1980; 1985; Rasmussen et Hultgreen, 1990). Leur indépendance anatomique a été démontrée aussi bien au niveau de la cavité nasale que du système nerveux central, et Axel (1995) suggère l'indépendance de leur évolution. Le rôle respectif de ces systèmes a été démontré expérimentalement par bulbectomie ou voméronasalectomie; certains travaux ont conclu à l'importance du système olfactif principal dans la détection de signaux chimiques mâles (*Capra hircus laniger*, Chemineau *et al.*, 1986 in Hillbrick *et al.*, 1995; *Clethrionomys glareolus*, Kruczek et Pochron, 1997). Or, seules des molécules odorantes et volatiles (les composés non volatils étant définis par un poids moléculaire supérieur ou égal à 400g/mol (Beauchamp *et al.*, 1980)) peuvent être mises en contact -après diffusion dans l'air- avec l'épithélium olfactif (mais voir Meredith, 1980). L'accès aux récepteurs neurosensoriels de l'organe voméronasal est très différent car le milieu diffuseur est liquide. Des études morpho-anatomiques chez des rongeurs tels que le cobaye (Wysocki *et al.*, 1980), le hamster (Meredith, 1980; Clancy *et al.*, 1984) ou le rat (voir Giannetti, 1994) rapportent l'existence d'une structure tubulaire bilatérale s'étendant en position rostrale par rapport à la cavité nasale, le long du septum. Ce long tube étroit est enfermé dans une capsule osseuse et peut s'ouvrir au niveau de la cavité orale comme chez les reptiles (Schwenk, 1995) mais aussi chez l'éléphant *Elephas maximus* (Rasmussen et Hultgreen, 1990; Rasmussen *et al.*, 1997); elle peut encore s'ouvrir sur le canal naso-palatin ou dans la cavité nasale (de nombreux rongeurs); l'organe voméronasal peut enfin posséder ces deux ouvertures (*Mesocricetus auratus*, Beauchamp *et al.*, 1980), ce qui autorise un échantillonnage de stimuli provenant de ces deux cavités. Cet organe comporte trois segments successifs: antérieur (comporte l'ouverture dans la cavité nasale), central (caractérisé par la présence d'un épithélium sensoriel tapissant la partie concave du tube, qui se projette via le nerf voméronasal dans le bulbe olfactif accessoire) et postérieur (qui se termine par 2 ou 3 canaux glandulaires et d'éventuelles connections au canal naso-palatin). Or, un mécanisme appelé mécanisme de pompage (voir Meredith, 1980) permet l'accès des molécules non volatiles à l'organe voméronasal: une stimulation nerveuse déclenche la contraction des vaisseaux sanguins dans l'organe voméronasal, ce qui réduit le volume de sang à l'intérieur de la capsule rigide, provoquant l'élargissement de la lumière centrale et la succion du fluide provenant du

conduit voméronasal. Lors de la dilatation du vaisseau sanguin, ce même fluide est repoussé et sort par le pore.

Chez quelques espèces de mammifères, tels que les cervidés et l'éléphant, il est courant d'observer le flehmen, un comportement intimement lié à une investigation olfactive poussée des mâles au contact de sécrétions génitales femelles: il facilite l'accès des signaux à l'organe voméronasal (Meredith, 1980, Albone, 1984). Il est souvent associé au léchage (Albone, 1984), qui permet le contact entre le museau et la source odorante. La lèvre supérieure est remontée, obturant les naseaux, pendant que l'animal effectue une respiration intense, quelquefois accompagnée de mouvements de tête. Il transmet alors à l'organe voméronasal des liquides contenant des signaux chimiques (Rasmussen *et al.*, 1982; 1997). Toutefois, même si certaines espèces ne peuvent développer un tel comportement (cas de la marmotte alpine, obs. pers.), cela ne remet pas en question leur capacité à utiliser la voie chémosensorielle voméronasale (Albone, 1984). Chez un rongeur tel que le hamster, les mâles peuvent développer, en plus du comportement de flairage et le léchage, ce que Beauchamp *et al.* (1980) nomment "headbobbing": ce sont des secousses de la tête après la mise en contact de leur museau avec l'urine de femelles qui pourraient, à l'image du flehmen, faciliter l'accès de molécules à l'organe voméronasal.

Le comportement de léchage, rencontré fréquemment dans un contexte de recherche de signaux sexuels, pourrait correspondre à une voie de transmission des molécules non volatiles à l'organe voméronasal (Clancy *et al.*, 1984). Or, nous avons rarement observé les marmottes alpines lécher les marques sur les tubes à essai. Aussi, les signaux chimiques ne semblent pas être transmis -du moins pas par la cavité orale- chez cette espèce; l'organe voméronasal reste cependant accessible par la cavité nasale, si on fait l'hypothèse -non vérifiée- d'une double ouverture de cet organe. En effet, Wysocki *et al.* (1980) ont mis en évidence chez le cobaye deux mécanismes nécessaires pour que des composés non volatiles atteignent l'épithélium voméronasal: les individus doivent soit apposer leur museau (et particulièrement les narines) au contact direct avec la source sémiochimique, soit ils doivent lécher celle-ci puis ensuite se lécher les narines; les molécules atteignent probablement l'organe sensoriel par capillarité, au moyen du mucus recouvrant les parois de la cavité nasale (Wysocki *et al.*, 1985). Wellington *et al.* (1981) démontrent qu'en l'absence de contact entre le museau et l'urine de conspécifiques, les cobayes ne peuvent détecter les signaux relatifs au sexe de l'émetteur, ce qui implique le rôle de composés non volatiles dans cette discrimination. C'est précisément un comportement de flairage par contact qui est régulièrement observé lors des test olfactifs chez les marmottes alpines, ce qui permet de supposer la mise en jeu à la fois du système olfactif principal et de l'organe voméronasal.

Une particularité de l'organe voméronasal est de permettre la communication chimique à l'aide de molécules non volatiles, même très lourdes, telles que des protéines (Singer *et al.*, 1984; Clancy *et al.*, 1984; Beauchamp *et al.*, 1980; Wysocki *et al.*, 1985; Schwenk, 1995), mais il est également à même de détecter des composés plus volatiles, à l'égal de l'épithélium olfactif: en cela il constitue un système de détection redondant, ou en tout cas complémentaire du système olfactif principal. C'est pour toutes ces propriétés que nous ne pouvons pas exclure le rôle de chaque système dans la détection des signaux chez la marmotte, même après avoir démontré l'activité biologique de la fraction volatile de la substance de marquage. Il serait intéressant de procéder au test olfactif de la fraction uniquement non volatile des marques (méthode décrite par Singer *et al.*, 1984).

L'étude présentée ici s'est focalisée sur la production, l'émission de certains signaux intervenant dans la communication chimique intraspécifique de la marmotte alpine, et sur l'analyse des modalités comportementales liées à cette production de même qu'à la détection des marques. Parallèlement, un travail a été entrepris pour découvrir de quels types de récepteurs chimiques la marmotte est pourvue (Matarazzo *et al.*, article soumis). Cette approche complémentaire pourrait permettre à terme de comprendre les liaisons et leurs spécificités avec certains composés de la substance de marquage déterminés, se rapprochant ainsi du ou des signaux tels qu'ils sont perçus par les marmottes.

Malgré l'avancée scientifique certaine dans la compréhension des mécanismes aboutissant à l'émission de signaux, d'un côté, et l'état des connaissances accumulées sur les différents systèmes de réception des molécules présentes dans l'environnement, d'autre part (dont les nombreuses étapes vont de la migration des molécules jusqu'au site de réception, leur fixation sur des récepteurs de structure variable, jusqu'à la transmission d'une stimulation électrique aux centres nerveux supérieurs), il subsiste encore un fossé entre ces deux disciplines. Ce fossé est d'autant plus difficile à réduire chez les mammifères, où les signaux chimiques ont généralement gagné en complexité au cours de l'évolution, et où les mécanismes strictement neurosensoriels sont doublés par l'état physiologique général de l'individu (maturité sexuelle, Solomon et Rumbaugh, 1997) ainsi que par d'autres mécanismes intégrateurs tels les phénomènes d'apprentissage et d'expérience qui, ensembles, influencent l'interprétation des signaux et en modulent la réponse comportementale.

334 - TRAVAILLER SUR DES POPULATIONS DANS LEUR MILIEU NATUREL: DE L'IMPORTANCE DE POUVOIR ADAPTER L'ETUDE A L'ANIMAL ET NON L'INVERSE...

Rares sont les travaux menés sur la chimie des sécrétions naturelles de mammifères en captivité se sont évertués à vérifier leur activité biologique auprès d'individus dans leur milieu naturel.

Müller-Schwarze et Houlihan (1991) partent du principe que les désagréments causés par les nombreuses variables incontrôlables sur le terrain sont plus que compensées par l'avantage de conserver les individus étudiés dans leur contexte naturel. Sun et Müller-Schwarze (1997) insistent sur l'importance, mais également sur la difficulté d'adapter des tests, des études sur des animaux dans leur milieu naturel. Le contexte s'avère primordial chez une espèce telle que la marmotte alpine, dont le comportement de marquage est intimement lié à la territorialité et à l'organisation sociale. A ce titre, rappelons l'exemple de Babar, animal dépourvu de tout contexte social et territorial, dont les sécrétions temporales n'induisent plus de réponse territoriale chez les individus résidents. Même unique, cet exemple met en garde contre tout désir éventuel de rapprocher l'animal du laboratoire pour des commodités certaines de procédures analytiques. Cela explique sans doute la rareté des travaux joignant les deux disciplines d'éco-éthologie et de chimie chez les mammifères.

D'une façon générale, il est admis que les individus perçoivent dans leur milieu naturel de nombreux stimuli, impliqués dans différentes formes de communication. Par exemple, il a été montré chez la chèvre du Cachemire que les facteurs à l'origine du déclenchement de l'ovulation sont principalement d'ordre chimique, mais que les stimulations visuelles, auditives et tactiles interviennent en complément pour une réaction physiologique plus complète et rapide (Hillbrink *et al.*, 1995). Dans un autre registre, la discrimination par les souris femelles de leurs propres jeunes et de portées différentes est elle aussi issue de stimulations olfactives (Chantrey et Jenkins, 1982); cependant pour les retrouver rapidement (et donc leur prodiguer des soins), ces femelles ont besoin d'un contexte multisensoriel, incluant des stimulations auditives, relayées ensuite par des signaux olfactifs.

In the Alpine marmot, cheek rubbing behaviour seems to be a multipurpose activity; one single scent-mark can convey several functions, according to both the context in which it is encountered, and the individual encountering it. Therefore, it might contain several chemosignals that we could not determine yet. We suggest marks can characterize each individual, because of the great variability found among individual chemical patterns; such an hypothesis could fit the territorial marking system in this species. The scent matching mechanism seems to be adapted to the communication between members of the same group as well as between different group members, or even between residents and intruders.

*The territorial system of the Alpine marmot is closely depending on intra-specific chemical communication, through scent-marking behaviour. It enables residents to get a priority access even not exclusive, to various resources of the territory, one of them being reproduction. According to Davies and Houston (1984), ““. To be territorial and dominant seems to fulfill the conditions to gain fitness, both for the male (Armitage, 1974) and the female, because it is likely to increase the survival rate and to favour access to reproduction. Territoriality is found among all species of the genus *Marmota*; this is probably a stable strategy, probably due to the lack of any other alternative strategy that could be strong enough to shift this equilibrium.*

Références Bibliographiques

A

- Ad'ya, Y. (1994). The skin glands of the Mongolian marmot (*Marmota sibirica*). In : *Abst. of the 2nd Conf. Int. on marmots* (R. Ramousse and M. Le Berre, eds.) Aussois (France), pp. 14-15.
- Albone, E.S. and Perry, G.C. (1975). Anal sac secretion of the red fox, *Vulpes vulpes* ; volatile fatty acids and diamines : implications for a fermentation hypothesis of chemical recognition. *J. Chem. Ecol.*, **2** (1) : 101-111.
- Albone, E.S. (1984). *Mammalian semiochemistry*. Wiley Interscience, Chichester.
- Albone, E.S., Blazquez, N.B., French, J., Long, S.E. and Perry, G.C. (1986). Mammalian semiochemistry : issues and futures, with some examples from a study of chemical signalling in cattle. In : *Chemical signals in vertebrates IV. Ecology, evolution and comparative biology*. (D. Duvall, D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 27-36.
- Albone, E.S. (1990). Mammalian semiochemistry and its applications. In : *Chemical signals in vertebrates V*. (D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze and S. E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 77-83.
- Aleksiuk, M. (1968). Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis*). *J. Mammal.*, **49** (4) : 759-762.
- Alexander, K.M. and Bhaskaran, G. (1992). Hormonal modulation of chemosignals which elicits aggressive behaviour in the Indian palm squirrel (*Funambulus palmarum*). In : *Chemical signals in vertebrates VI*. (R. L. Doty and D. Müller-Schwarze, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 499-502.
- Allainé, D., Graziani, L. and Coulon, J. (1998). Postweaning mass gain in juvenile Alpine marmots *Marmota marmota*. *Oecologia*, **113** : 370-376.
- Altmann, J. (1973). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, **49** : 227-265.
- d'Amato, F.R. (1993). Effect of familiarity with the mother and kinship on infanticidal and alloparental behaviour in virgin house mice. *Behaviour*, **124** (3-4) : 313-326.
- Andersson, G., Brundin, A. and Andersson, K. (1979). Volatile compounds from the interdigital gland of reindeer (*Rangifer tarandus* L.). *J. Chem. Ecol.*, **5** (3) : 321-333.
- Armitage, K.B. (1962). Social behaviour of a colony of yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.*, **10** : 319-331.
- Armitage, K.B. (1973). Population changes and social behaviour following colonization by the yellow-bellied marmot. *J. Mammal.*, **54** : 842-854.
- Armitage, K.B. (1974). Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot. *J. Zool. Lond.*, **172** : 233-265.
- Armitage, K.B. and Downhower, J.F. (1974). Demography of yellow-bellied marmot populations. *Ecology*, **55** : 1233-1245.
- Armitage, K.B. (1976). Scent-marking by yellow-bellied marmots *J. Mammal.*, **57** (3) : 583-584.
- Armitage, K.B., Downhower, J.F. and Svendsen, G.E. (1976). Seasonal changes in weights of marmots. *Am. Midl. Nat.*, **96** : 36-51.
- Armitage, K.B. (1981). Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. *Oecologia*, **48** : 36-49.
- Armitage, K.B., Salsbury, C.M., Barthelmess, E.L., Gray, R.C. and Kovach, A. (1996). Population time-budget for the yellow-bellied marmot. *Ethol. Ecol. Evol.*, **8** : 67-95.

- Arnold, W. (1990a). The evolution of marmot sociality : I - Why disperse late? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27** : 229-237.
- Arnold, W. (1990b). The evolution of marmot sociality : II. Costs and benefits of joint hibernation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27** : 239-246.
- Arnold, W. and Dittami, J. (1997). Reproductive suppression in male alpine marmots. *Anim Behav*, **53** : 53-66.

B

- Bacchini, A., Gaetani, E. and Cavaggioni, A. (1991). Pheromone binding proteins of the mouse, *Mus musculus*. *Experientia*, **48** : 419-421.
- Bailey, S., Bunyan, P.J. and Page, J.M.J. (1980). Variation in the levels of some components of the volatile fraction of urine from captive red fox (*Vulpes vulpes*) and its relationship to the state of the animal. In : *Chemical signals in vertebrates and aquatic invertebrates*. (D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York, pp.
- Baker, R.J. and Nelder, J.A. (1978). *The GLIM system. Release 3. Generalized linear interactive modelling*. Numerical Algorithm Group, Oxford.
- Baker, T.M. (1989). Sex pheromone communication in the Lepidoptera : new research progress. *Experientia*, **45** : 248-262.
- Baran, D. and Glickman, S.E. (1970). "Territorial marking" in the Mongolian gerbil : a study of sensory control and function. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **71** (2) : 237-245.
- Barash, D.P. (1973). The social biology of the Olympic marmot. *Anim. Behav. Monogr.*, **6** : 171-245.
- Barash, D.P. (1976). Social behaviour and individual differences in free-living Alpine marmots (*Marmota marmota*). *Anim. Behav.*, **24** : 27-35.
- Barash, D.P. (1989). *Marmots : social behaviour and ecology*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Beauchamp, G.K., Doty, R.L., Moulton, D.G. and Mugford, R.A. (1976). The pheromone concept in mammalian communication : a critique. In : *Mammalian olfaction, reproductive processes and behaviour*. (R. L. Doty, eds.) New-York, pp. 143-160.
- Beauchamp, G.K., Wellington, J.L., Wysocki, C.J., Brand, J.G., Kubie, J.L. and Smith III, A.B. (1980). Chemical communication in the guinea pig: urinary components of low volatility and their access to the vomeronasal organ. In : *Chemical signals in vertebrates and aquatic animals*. (D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 327-339.
- Beauchamp, G., Gilbert, A., Yamazaki, K. and Boyse, E.A. (1986). Genetic basis for individual discriminations : the Major Histocompatibility Complex of the mouse. In : *Chemical signals in vertebrates IV. Ecology, evolution and comparative biology*. (D. Duvall, D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 413-421.
- Beecher, M.D. (1989). Signalling systems for individual recognition : an information theory approach. *Anim. Behav.*, **38** : 248-261.
- Bekoff, M. (1979). Scent-marking by free-ranging domestic dogs. *Biology of Behaviour*, **4** : 123-139.
- Bel, M.C., Porteret, C. and 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.
- Belcher, A.M., Smith III, A.B., Jurs, P.C., Lavine, B. and Epple, G. (1986). Analysis of chemical signals in a primate species (*Saguinus fuscicollis*) : use of behavioural, chemical, and pattern recognition methods. *J. Chem. Ecol.*, **12** (2) : 513-531.

- Biben, M. (1980). Over-marking of alien conspecific odors by Mongolian gerbils. *Biology of Behaviour*, **5** : 139-145.
- Birkhead, D.R. and Moller, A.P. (1992). *Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences*. Academic Press, London.
- Blumstein, D.T. and Henderson, S.J. (1996). Cheek-rubbing in golden marmots (*Marmota caudata aurea*). *J. Zool. Lond.*, **238** : 113-123.
- Blumstein, D.T. (1997). Infanticide among golden marmots (*Marmota caudata aurea*). *Ethol. Ecol. Evol.*, **9** : 169-173.
- Blumstein, D.T. and Armitage, K.B. (1997a). Alarm calling in yellow-bellied marmots : I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Anim. Behav.*, **53** : 143-171.
- Blumstein, D.T. and Armitage, K.B. (1997b). Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *Am. Nat.*, **150** (2) : 179-200.
- Bowyer, R.T. and Kitchen, D.W. (1987). Significance of scent marking by Roosevelt elk. *J. Mammal.*, **68** (2) : 418-423.
- Brady, K.M. (1997). *Scent-marking in the yellow-bellied marmot (Marmota flaviventris)*. Master thesis, University of Kansas, *Dpt of Systematics and Ecology, University of Kansas*, Lawrence : 27 p.
- Bronson, F.H. (1964). Agonistic behaviour in woodchucks. *Anim. Behav.*, **12** : 470-478.
- Bronson, F.H. and Caroom, D. (1971). Preputial gland of the male mouse : attractant function. *J. Reprod. Fert.*, **25** : 279-282.
- Brown, R.E. (1973). The fire hydrant effect : stimuli eliciting urine marking in the rat (*Rattus norvegicus*). *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, **54** (1) : 44.
- Brown, R.E., Roser, B. and Singh, P.B. (1990). The MHC and individual odours in rats. *In : Chemical signals in vertebrates V.* (D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze and S. E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 228-243.
- Brown, R.E. and Schellinck, H.M. (1992). Interactions among the MHC, diet and bacteria in the production of social odors in rodents. *In : Chemical signals in vertebrates VI.* (R. L. Doty and D. Müller-Schwarze, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 175-181.
- Brown, R.E., MacIntosh Schellinck, H. and A.M., W. (1996). The influence of dietary and genetic cues on the ability of rats to discriminate between the urinary odors of MHC-congenic mice. *Physiol. Behav.*, **60** (2) : 365-372.
- Brownlee, R.G., Silverstein, R.M., Müller-Schwarze, D. and Singer, A.G. (1969). Isolation, identification and function of the chief component of the male tarsal scent in black-tailed deer. *Nature*, **221** : 284-285.
- Brundin, A. and Andersson, G. (1979). Seasonal variation of three ketones in the interdigital gland secretion of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) *J. Chem. Ecol.*, **5** (6) : 881-889.
- Burger, B.V., Le Roux, M., Garbers, C.F. and Spies, H.S.C. (1976). Studies on mammalian pheromones, I- Ketones from the pedal gland of the bontebok (*Damaliscus dorcas dorcas*). *Z. Naturforsch.*, **31c** : 21-28.
- Burger, B.V., Pretorius, P.J. and Stander, J. (1988). Mammalian pheromone studies, VII- Identification of Thiazole derivatives in the preorbital gland secretions of the grey duiker, *Sylvicapra grimmia*, and the red duiker, *Cephalophus natalensis*. *Z. Naturforsch.*, **43c** : 731-736.
- Burger, B.V., Pretorius, P.J., Spies, H.S.C., Bigalke, R.C. and Grierson, G.R. (1990). Mammalian pheromones, VIII- Chemical characterization of preorbital gland secretion of grey duiker, *Sylvicapra grimmia* (Artiodactyla : Bovidae). *J. Chem. Ecol.*, **16** (2) : 397-416.

- Burger, B.V., Tien, F.C., Le Roux, M. and Mo, W.P. (1996). Mammalian exocrine secretions, X- Constituents of preorbital secretion of grysbok, *Raphicerus melanotis*. *J. Chem. Ecol.*, **22** (4) : 739-764.
- Burger, B.V., Yang, T.-P., LeRoux, M., Brandt, W.F., Cox, A.J. and Hart, P.F. (1997). Mammalian exocrine secretions XI. Constituents of the preorbital secretion of klipspringer, *Oreotragus oreotragus*. *J. Chem. Ecol.*, **23** (10) : 2383-2400.
- Burwash, M.D., Tobin, M.E., Woollhouse, A.D. and Sullivan, T.P. (1998). Laboratory evaluation of predator odors for eliciting an avoidance response in roof rats (*Rattus rattus*). *J. Chem. Ecol.*, **24** (1) : 49-66.
- Butler, R.G. and Butler, L.A. (1979). Toward a functional interpretation of scent marking in the beaver (*Castor canadensis*). *Behav. Neural Biol.*, **26** : 442-454.

C

- Cantoni, D., Favre, L., Tencalla, F., Croset, P., Morgenthaler, F., Camarda, G., Ruchet, C., Rivier, L. and Vogel, P. (1996). Intra- and interindividual variation in flank gland secretions of free-ranging shrews, *Crocidura russula*. *J. Chem. Ecol.*, **22** (9) : 1669-1688.
- Chantrey, D.F. and Jenkins, B.A.B. (1982). Sensory processes in the discrimination of pups by female mice (*Mus musculus*). *Anim. Behav.*, **30** : 881-885.
- Clancy, A.N., Macrides, F., Singer, A.G. and Agosta, W.C. (1984). Male hamster copulatory responses to a high molecular weight fraction of vaginal discharge : Effects of vomeronasal organ removal. *Physiol. Behav.*, **33** : 653-660.
- Clapperton, B.K. (1989). Scent-marking behaviour of the ferret, *Mustela furo*. *Anim. Behav.*, **38** (3) : 436-446.
- Clark, A.B. (1982a). Scent marks as social signals in *Galago crassicaudatus*. I - Sex and reproductive status as factors in signals and responses. *J. Chem. Ecol.*, **8** (8) : 1133-1151.
- Clark, A.B. (1982b). Scent marks as social signals in *Galago crassicaudatus*. II - Discrimination between individuals by scent. *J. Chem. Ecol.*, **8** (8) : 1153-1165.
- Clément, J.L. and Bagnères, A.G. (1998). Nestmate recognition in termites. *In : Pheromone communication in social insects : ants, wasps, bees and termites* (R. K. Vander Meer, M. D. Breed, K. E. Espelie and M. L. Winston, eds.) Westview Press, pp. 126-155.
- Cochet, N. (1996). *Lipolyse et acides gras dans deux dépôts adipeux blancs au cours du cycle saisonnier de la marmotte alpine (Marmota marmota)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard Lyon I, Lyon : 83 p.
- Cooper, H. (1993). Les voies visuelles de la marmotte alpine. *In : 2e Journée Nationale d'Etude sur la Marmotte Alpine*. (R. Ramousse and M. Le Berre, eds.) Réseau International Marmotte, Lyon, pp. 81-82.
- Coulon, J., Porteret, C. and Le Berre, M. (1994). Scent-marking by cheek-rubbing in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Pol. Ecol. Stud.*, **20** (3-4) : 311-315.
- Coulon, J., Graziani, L., Allainé, D., Bel, M.C. and Poudroux, S. (1995). Infanticide in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Ethol. Ecol. Evol.*, **7** : 191-194.
- Crewe, R.M., Burger, B.V., Le Roux, M. and Katsir, Z. (1979). Chemical constituents of the chest gland secretion of the thick-tailed galago (*Galago crassicaudatus*). *J. Chem. Ecol.*, **5** (5) : 861-868.
- Crump, D., Swigar, A.A., West, J.R., Silverstein, R.M., Müller-Schwarze, D. and Altieri, R. (1984). Urine fractions that release flehmen in black-tailed deer, *Odocoileus hemionus columbianus*. *J. Chem. Ecol.*, **10** (2) : 203-215.

D

- Daly, M. (1977). Some experimental tests of the functional significance of scent-marking by gerbils (*Meriones unguiculatus*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **91** (5) : 1082-1094.
- Davies, N.B. and Houston, A.I. (1984). Territory economics. *In : Behavioural ecology : an evolutionary approach.* (J. R. Krebs and N. B. Davies, eds.) Second Edition. Blackwell Scientific Publications, Blackwell, Boston, pp. 148-169.
- Davis, L.S. (1982). Sibling recognition in Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **11** : 65-70.
- De Boer, J.N. (1977). The age of olfactory cues functioning in chemo-communication among male domestic cats. *Behav. Proc.*, **2** : 209-225.
- Desjardins, C., Maruniak, J.A. and Bronson, F.H. (1973). Social rank in the house mouse : differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking patterns. *Science*, **182** : 939-941.
- Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, **125** (3-4) : 283-313.
- Drickamer, L.C. (1995). Rates of urine excretion by house mouse (*Mus domesticus*) : differences by age, sex, social status, and reproductive condition. *J. Chem. Ecol.*, **21** (10) : 1481-1493.

E

- Eisenberg, J.F. and Kleiman, D.G. (1972). Olfactory communication in mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **3** : 1-32.
- Epple, G. (1978). Studies on the nature of chemical signals in scent marks and urine of *Saguinus fuscicollis* (Callitricidae ; Primates). *J. Chem. Ecol.*, **4** (4) : 383-394.
- Erlinge, S., Sandell, M. and Brinck, C. (1982). Scent-marking and its territorial significance in stoats, *Mustela erminea*. *Anim. Behav.*, **30** : 811-818.
- Ewer, R.F. (1968). *Ethology of mammals*. Logo Press Ltd., London.

F

- Falls, J.B. and Brooks, R.J. (1975). Individual recognition by song in White-throated sparrows II. Effects of location. *Can. J. Zool.*, **53** (10) : 1412-1420.
- Feistner, A.T.C. (1991). Scent marking in mandrills, *Mandrillus sphinx*. *Folia Primatol.*, **57** : 42-47.
- Feldman, H.N. (1994). Methods of scent marking in the domestic cat. *Can. J. Zool.*, **72** (6) : 1093-1099.
- Ferkin, M.H. and Johnston, R.E. (1995a). Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, use multiple sources of scent for sex recognition. *Anim. Behav.*, **49** (1) : 37-44.
- Ferkin, M.H. and Johnston, R.E. (1995b). Effects of pregnancy, lactation and postpartum oestrus on odour signals and the attraction to odours in female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Anim. Behav.*, **49** (5) : 1211-1217.
- Ferkin, M.H., Sorokin, E.S., Johnston, R.E. and Lee, C.J. (1997). Attractiveness of scents varies with protein content of the diet in meadow voles. *Anim. Behav.*, **53** : 133-141.
- Ferron, J. (1977). Le comportement de marquage chez le spermophile à mante dorée (*Spermophilus lateralis*). *Naturaliste Can.*, **104** (5) : 407-418.
- Ferron, J. (1983). Scent marking by cheek rubbing in the Northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*). *Can. J. Zool.*, **61** : 2377-2380.

- Finidori-Logli, V., Bagnères, A.-G. and Clément, J.-L. (1996). Role of plant volatiles in the search for a host by parasitoid *Diglyphus isaea* (Hymenoptera : Eulophidae). *J. Chem. Ecol.*, **22** : 541-558.
- Flannelly, K.J. and Thor, D.H. (1976). Territorial behavior of laboratory rats under conditions of peripheral anosmia. *Animal Learning and Behaviour*, **4** (3) : 337-340.
- Fornasieri, I. and Roeder, J.J. (1992). Behavioral responses to own and other species' scent marks in *Lemur fulvus* and *Lemur macao*. *J. Chem. Ecol.*, **18** (11) : 2069-2082.
- Franklin, W.L. (1980). Territorial marking behaviour by the south american vicuna (*Vicugna vicugna*). In : *Chemical signals in vertebrates and aquatic invertebrates*. (D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 53-66.

G

- Galef Jr., B.G. (1986). Olfactory communication among rats : information concerning distant diets. In : *Chemical signals in vertebrates IV. Ecology, evolution and comparative biology*. (D. Duvall, D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 487-505.
- Garibotti, M., Navarrini, A., Pisanelli, A.M. and Pelosi, P. (1997). Three odorant-binding proteins from rabbit nasal mucosa. *Chem. Senses*, **22** : 383-390.
- Gasienica Byrcyn, W. (1997). The marmot (*Marmota marmota latirostris* Kratchovil, 1961) population in the Polish Tatra mountains. *J. Wildl. Res.*, **2** (1) : 69-81.
- Gassett, J.W., Wiesler, P., Baker, A.G., Osborn, D.A., Miller, K.V., Marchington, R.L. and Novotny, M. (1996). Volatile compounds from interdigital gland of male white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *J. Chem. Ecol.*, **22** (9) : 1689-1696.
- Gassett, J.W., Wiesler, P., Baker, A.G., Osborn, D.A., Miller, K.V., Marchington, R.L. and Novotny, M. (1997). Volatile compounds from the forehead region of male white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *J. Chem. Ecol.*, **23** (3) : 569-578.
- Gawienowsky, A.M., Berry, I.J. and Kennelly, J.J. (1982). Aversion substance(s) of the rat coagulating glands. *J. Chem. Ecol.*, **8** (2) : 379-382.
- Gensac, P. and Rothé, B. (1974). Carte de la végétation de la Réserve de la Grande Sassièrre. *Trav. Sci. Parc Natl. Vanoise*, **V** : 77-103.
- Gese, E.M. and Ruff, R.L. (1997). Scent-marking by coyotes, *Canis latrans* : the influence of social and ecological factors. *Anim. Behav.*, **54** : 1155-1166.
- Giannetti, N. (1994). *Etude anatomo-fonctionnelle de l'organe olfactif septal chez le rat*. Thèse de doctorat., Université Claude Bernard Lyon I, Lyon : 173 p.
- Giboulet, O., Ramousse, R. and Le Berre, M. (1997a). Evolution of the life history traits and molecular phylogeny: sociality in ground-dwelling squirrels as an example. In : *Holarctic marmots as a factor of biodiversity*. Cheboksary, Russia (Sous presse).
- Giboulet, O., Chevret, P., Ramousse, R. and Catzeflis, F. (1997b). DNA-DNA hybridization evidence for the recent origin of marmots and ground squirrels (Rodentia: Sciuridae). *J. Mammal. Evol.*, **4** (4) : 271-284.
- Gonzalez-Mariscal, G., Melo, A.I., Zavala, A. and Beyer, C. (1992). Chin-marking behaviour in male and female New-Zealand rabbits : onset, development and activation by steroids. *Physiol. Behav.*, **52** : 889-893.
- Gonzalez-Mariscal, G., Albonetti, M.E., Cuamatzi, E. and Beyer, C. (1997). Transitory inhibition of scent marking by copulation in male and female rabbits. *Anim. Behav.*, **53** : 323-333.
- Goodrich, B.S. and Mykytowicz, R. (1972). Individual and sex differences in the chemical composition of the pheromone like substances from the skin gland of the rabbit. *J. Mammal.*, **53** : 540-548.

- Goodrich, B.S., Gambale, S., Pennycuik, P.R. and Redhead, T.D. (1986). Behavioral function and chemistry of volatiles from faeces and anal secretions of house mouse, *Mus musculus*. A preliminary report. In : *Chemical signals in vertebrates IV. Ecology, evolution and comparative biology*. (D. Duvall, D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 87-97.
- Goossens, B., Coulon, J., Allainé, D., Graziani, L., Bel, M.C. and Taberlet, P. (1996). Immigration of a pregnant female in an Alpine marmot family group: behavioural and genetic data. *C. R. Acad. Sci.*, **319** : 241-246.
- Goossens, B., Graziani, L., Waits, L.P., Farand, E., Magnolon, S., Coulon, J., Bel, M.C., Taberlet, P. and Allainé, D. (1998). Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.*
- Goossens, B. (1998). *Système de reproduction et variabilité génétique intra- et inter-populationnelle chez la marmotte alpine (Marmota marmota L., Sciuridé)*. Thèse de Doctorat, Université J. Fourier, Grenoble : 134 p.
- Gorman, M.L. (1984). Scent marking and territoriality. *Acta Zool. Fennica*, **171** : 49-53.
- 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.
- Gosling, L.M. (1986). Economic consequences of scent marking in mammalian territoriality. In : *Chemical signals in vertebrates IV. Ecology, evolution and comparative biology*. (D. Duvall, D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 385-395.
- Gosling, L.M. (1990). Scent marking by resource holders : Alternative mechanisms for advertising the costs of competition. In : *Chemical signals in vertebrates V*. (D. W. Macdonald, D. Müller-Schwarze and S. E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 315-328.
- Gosling, L.M. and McKay, H.V. (1990). Competitor assessment by scent matching: an experimental test. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **26** : 415-420.
- Gosling, L.M. and Wright, K.H.M. (1994). Scent marking and resource defence by male coypu (*Myocastor coypus*). *J. Zool.*, **234** (3) : 423-436.
- Gosling, L.M., Atkinson, N.W., Collins, S.A., Roberts, R.J. and Walters, R.L. (1996a). Avoidance of scent-marked areas depends on the intruder's body size. *Behaviour*, **133** : 491-502.
- Gosling, L.M., Atkinson, N.W., Dunn, S. and Collins, S.A. (1996b). The response of subordinate male mice to scent marks varies in relation to their own competitive ability. *Anim. Behav.*, **52** : 1185-1191.
- Gower, D.B. (1990). Quantification of odorous 16-androstene steroids in vertebrates. In : *Chemical signals in vertebrates V*. (D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze and S. E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 34-47.
- Gregg, B. and Thiessen, D.D. (1981). A simple method of olfactory discrimination of urines for the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Physiol. Behav.*, **26** : 1133-1136.
- Grimod, I., Bassano, B. and Tarello, V. (1991). *La marmotta (Marmota marmota) in Valle d'Aosta. Ecologia e distribuzione*. Regione autonoma della valle d'Aosta & Museo Regionale di scienze naturale di Saint Pierre., Aosta, Italia.

H

- Hackmann, N., Zamora, C.S. and Stauber, E. (1990). The white eye secretion in aplodontia. *In Chemical signals in vertebrates V.* (D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze and S. E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 139-146.
- Halloran, M.E. and Bekoff, M. (1995). Cheek rubbing as grooming by Abert squirrels. *Anim. Behav.*, **50** : 987-993.
- Halpin, Z.T. (1985). The rodent III. Suborder Sciuromorpha. *In : Social odours in mammals.* (R. G. Brown and D. W. Macdonald, eds.) Clarendon Press, Oxford, pp. 458-479.
- Halpin, Z.T. (1986). Individual odors among mammals : origins and functions. *Adv. Study Behav.*, **16** : 40-70.
- Hansteen, T.L., Andreassen, H.P. and Ims, R.A. (1997). Effects of spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *J. Wildl. Manage.*, **61** (2) : 280-290.
- Hardy, M.H., Roff, E., Smith, T.G. and Ryg, M. (1991). Facial skin glands of ringed and grey seals, and their possible function as odoriferous organs. *Can. J. Zool.*, **69** : 189-200.
- Hare, J.F. (1994). Group member discrimination by Columbian ground squirrels via familiarity with substrate-borne chemical cues. *Anim. Behav.*, **47** : 803-813.
- Hare, J.F. and Murie, J.O. (1996). Ground squirrel sociality and the quest for the "holy grail" : does kinship influence behavioral discrimination by juvenile Columbian ground squirrels? *Behav. Ecol.*, **7** : 76-81.
- Haslett, G.W. (1973). The significance of anal scent-marking in the Eastern woodchuck. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, **54** (1) : 43-44.
- Hefetz, A. and Lloyd, H.A. (1983). Identification of new components from anal glands of *Tapinoma simrothi pheonicium*. *J. Chem. Ecol.*, **9** : 607-614.
- Herrera, E.A. and MacDonald, D.W. (1994). Social significance of scent marking in capybaras. *J. Mamm.*, **75** (2) : 410-415.
- Herrero, J., Garcia-Gonzalez, R. and Garcia-Serrano, A. (1994). Altitudinal distribution of alpine marmot (*Marmota marmota*) in the Pyrenees, Spain/France. *Arctic and Alpine Research*, **26** (4) : 328-331.
- Hersek, M.J. and Owings, D.H. (1994). Tail flagging by young California ground squirrels, *Spermophilus beecheyi* ; age-specific participation in a tonic communicative system. *Anim. Behav.*, **48** : 803-811.
- Heth, G., Nevo, E. and Todrank, J. (1996). Seasonal changes in urinary odors and in responses to them by blind subterranean mole rats. *Physiol. Behav.*, **60** (3) : 963-968.
- Heth, G. and Todrank, J. (1997). Patterns of urination of a blind subterranean rodent, *Spalax ehrenbergi*. *Ethology*, **103** : 138-148.
- Hébert, P. and Prescott, J. (1983). Etude du marquage olfactif chez la marmotte commune (*Marmota monax*) en captivité. *Can. J. Zool.*, **61** : 1720-1725.
- Hébert, P. and Barrette, C. (1989). Experimental demonstration that scent marking can predict dominance in the woodchuck, *Marmota monax*. *Can. J. Zool.*, **67** : 575-578.
- Hillbrick, G.C., Tucker, D.J. and Smith, G.C. (1995). The lipid composition of Cashmere goat fleece. *Aust. J. Agric. Res.*, **46** : 1259-1271.
- Hillbrick, G.C. and Tucker, D.J. (1996a). The production and short chain fatty acid composition of lipid from Cashmere goat buck fleece. *Aust. J. Agric. Res.*, **47** : 553-558.
- Hillbrick, G.C. and Tucker, D.J. (1996b). Effect of nutrition on lipid production and composition of Cashmere buck fleece. *Small Ruminant Research*, **22** : 225-230.

- Hockey, P.A.R. and Boobyer, M.G. (1994). Territoriality and determinants of group size in the karoo korhaan *Eupodotis vigorsii* (Otididae). *Journal of Arid Environments*, **28** (4) : 325-332.
- Houlihan, P.W. (1989). *Scent mounding by beaver (Castor canadensis) : functional and semiochemical aspects*. Master, State university of New-York college of environmental science and forestry., *College of Environmental Science and Forestry*, New-York : 184 p.
- Howe, R.J. (1974). Marking behaviour of the Bahaman hutia (*Geocapromys ingrahami*). *Anim. Behav.*, **22** : 645-649.
- Hradecky, P. (1985). Possible pheromonal regulation of reproduction in wild carnivores. *J. Chem. Ecol.*, **11** (2) : 241-250.
- Hudson, R., Gonzalez-Mariscal, G. and Beyer, C. (1990). Chin marking behavior, sexual receptivity and pheromone emission in steroid-treated, ovariectomized rabbits. *Horm. Behav.*, **24** : 1-13.
- Hurst, J.L. (1987). The functions of urine marking in a free-living population of house mice, *Mus domesticus* Ratty. *Anim. Behav.*, **35** (5) : 1433-1442.
- Hurst, J.L. (1989). The complex network of olfactory communication in populations of wild house mice (*Mus domesticus* Ratty) : urine marking and investigation within family groups. *Anim. Behav.*, **37** : 705-725.
- Hurst, J.L. (1990a). Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. I. Communication between males. *Anim. Behav.*, **40** : 209-222.
- Hurst, J.L. (1990b). Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. II. Communication between females. *Anim. Behav.*, **40** : 223-232.
- Hurst, J.L. (1990c). Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. III. Communication between the sexes. *Anim. Behav.*, **40** : 233-243.
- Hurst, J.L. (1993). The priming effects of urine substrate marks on interactions between male house mice, *Mus musculus domesticus* Schwarz&Schwarz. *Anim. Behav.*, **45** : 55-81.
- Hurst, J.L. and Nevison, C.M. (1994). Do female house mice, *Mus domesticus*, regulate their exposure to reproductive priming pheromones? *Anim. Behav.*, **48** (4) : 945-959.
- Hurst, J.H., Hayden, L., Kingston, M., Luck, R. and Sorensen, K. (1994). Response of the aboriginal house mouse *Mus spretus* Lataste, to tunnels bearing the odours of conspecifics. *Anim. Behav.*, **48** (5) : 1219-1229.

J

- Jemiolo, B., Alberts, J., Sochinski-Wiggins, S., Harvey, S. and Novotny, M. (1985). Behavioural and endocrine responses of female mice to synthetic analogues of volatile compounds in male urine. *Anim. Behav.*, **33** : 1114-1118.
- Jemiolo, B., Andreolini, F. and Novotny, M. (1986). Chemical and biological investigations of female house mouse pheromones. In : *Chemical signals in vertebrates IV. Ecology, evolution and comparative biology*. (D. Duvall, D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 79-85.
- Jemiolo, B., Gubernick, D.J., Yoder, M.C. and Novotny, M. (1994). Chemical characterization of urinary volatile compounds of *Peromyscus californicus*, a monogamous biparental rodent. *J. Chem. Ecol.*, **20** (10) : 2489-2500.
- Jemiolo, B. and Novotny, M. (1994). Inhibition of sexual maturation in juvenile female and male mice by a chemosignal of female origin. *Physiol. Behav.*, **55** (3) : 519-522.

- Jemiolo, B., Miller, K.V., Wiesler, D., Jelinek, I., Novotny, M. and Marchinton, R.L. (1995). Putative chemical signals from white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). Urinary and vaginal mucus volatiles excreted by females during breeding season. *J. Chem. Ecol.*, **21** (6) : 869-879.
- Johansson, A. and Liberg, O. (1996). Functional aspects of marking behavior by male roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Mammal.*, **77** (2) : 558-567.
- Johnson, R.P. (1973). Scent marking in mammals. *Anim. Behav.*, **21** (3) : 521-535.
- Johnston, R.E. (1975a). Scent marking by Golden Hamsters (*Mesocricetus auratus*). I- Effects of odors and social encounters. *Z. Tierpsychol.*, **37** : 75-98.
- Johnston, R.E. (1975b). Scent marking by male golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). II- The role of the flank gland scent in the causation of marking. *Z. Tierpsychol.*, **37** : 138-144.
- Johnston, R.E., Chiang, G. and Tung, C. (1994). The information in scent over-marks of golden hamsters. *Anim. Behav.*, **48** (2) : 323-330.
- Johnston, R.E. and Jernigan, P. (1994). Golden hamsters recognize individuals, not just individual scents. *Anim. Behav.*, **48** (1) : 129-136.
- Johnston, R.E., Munver, R. and Tung, C. (1995). Scent counter marks : selective memory for the top scent by golden hamsters. *Anim. Behav.*, **49** : 1435-1442.
- Johnston, R.E., Sorokin, E.S. and Ferkin, M.H. (1997a). Scent counter-marking by male meadow voles : females prefer the top-scent male. *Ethology*, **103** : 443-453.
- Johnston, R.E., Sorokin, E.S. and Ferkin, M.H. (1997b). Female voles discriminate male's over-marks and prefer top scent males. *Anim. Behav.*, **54** : 679-690.

K

- Kappeler, P.M. (1990). Social status and scent-marking behaviour in *Lemur catta*. *Anim. Behav.*, **40** : 774-776.
- Kiesecker, J.M., Chivers, D.P. and Blaustein, A.R. (1996). The use of chemical cues in a predator recognition by western toad tadpoles. *Anim. Behav.*, **52** : 1237-1245.
- Kivett, V.K., Murie, J.O. and Steiner, A.L. (1976). A comparative study of scent-gland location and related behavior in some northwestern nearctic ground squirrel species (Sciuridae): an evolutionary approach. *Can. J. Zool.*, **54** : 1294-1306.
- Kivett, V.K. (1978). Integumentary glands of Columbian ground squirrels (*S. columbianus* : Sciuridae). *Can. J. Zool.*, **56** : 374-381.
- Klemm, W.R., Hawkins, G.M. and De Los Santos, E. (1987). Identification of compounds in bovine cervico-vaginal mucus extracts that evoke male sexual behaviour. *Chem. senses*, **12** (1) : 77-87.
- Klemm, W.R. (1994). Acetaldehyde fluctuates with oestrous cycle. But what does it signal? *Advances in the Biosciences*, **93** : 389-396.
- Koenig, L. (1957). Beobachtung über reviermarkierung sowie droh-, kampf- und abwehrverhalten des mulmertieres (*Marmota marmota* L.). *Z. Tierpsychol.*, **14** : 510-521.
- Kratochvil, J. (1961). *Marmota marmota latirostris* Ssp Nova. *Zoologické Listy*, **10** : 289-304.
- Krebs, J.R. and Dawkins, R. (1984). Animal signals : mind-reading and manipulation. In : *Behavioural ecology : an evolutionary approach* (J. R. Krebs and N. B. Davies, eds.) Second Edition. Blackwell Scientific Publications, Blackwell, Boston, pp. 380-402.
- Kruczek, M. and Pochron, E. (1997). Chemical signals from conspecifics modify the activity of female bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriol.*, **42** (1) : 71-78.

Kuenen, L.P.S. and Baker, T.M. (1982). The effect of pheromone concentration on the flight behaviour of the oriental fruit moth, *Grapholitha molesta*. *Physiol. Entomol.*, **7** : 423-434.

L

Lai, S.-C., Vasilieva, N.Y. and Johnston, R.E. (1996). Odors providing sexual information in Djungarian hamsters : evidence for an across-odor code. *Hormones and behavior*, **30** : 26-36.

Lawes, M.J. and Henzi, S.P. (1995). Inter-group encounters in blue monkeys: How territorial must a territorial species be? *Anim. Behav.*, **49** (1) : 240-243.

Lederer, E. (1946). Chemistry and biochemistry of the scent glands of the beaver (*Castor fiber*). *Nature*, **157** : 231-232.

Lederer, E. (1950). Odeurs et parfums des animaux. *Fortschr. Chem. Org. Naturstoffe*, **6** : 87-153.

Lee, C.T., Naranjo, M.S.F. and Naranjo, J.N. (1973). The relative effectiveness of aged and fresh mouse urine in eliciting aggression. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, **54** (1) : 44.

Lenihan, C. and Van Vuren, D. (1996). Costs and benefits of sociality in yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) : do noncolonial females have lower fitness? *Ethol. Ecol. Evol.*, **8** : 177-189.

Lenti-Boero, D. (1992). Building a functional ethogram for Alpine marmots (*Marmota marmota* L.) : the role of marking patterns. In : *Ist symposium on Alpine marmot (Marmota marmota) and on genus Marmota*. (B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi and E. Macchi, eds.) Aoste (Italie), pp. 95-99.

Lenti-Boero, D. (1993). La marcatura olfattiva del territorio nella marmotta alpina: influenza del sesso e dello stato riproduttivo. *Ricerche di Psicologia*, **17** (1) : 75-90.

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.

Leroy, Y. (1986). *L'univers odorant de l'animal*. Société nouvelle des éditions Boubée, Paris.

Li, G., Roze, U. and Locke, D.C. (1997). Warning odor of the North american porcupine (*Erethizon dorsatum*). *J. Chem. Ecol.*, **23** (12) : 2737-2754.

Loughry, W.J. and McDonough, C.M. (1994). Scent discrimination by infant 9-banded armadillos. *J. Mammal.*, **5** (4) : 1033-1039.

Loughry, W.J. and Lazari, A. (1994). The ontogeny of individuality in black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Can. J. Zool.*, **72** (7) : 1280-1286.

M

Ma, W., Clement, B.A. and Klemm, W.R. (1995). Cyclic changes in volatile constituents of bovine vaginal secretions. *J. Chem. Ecol.*, **21** (12) : 1895-1906.

Ma, W. and Klemm, W.R. (1997). Variations of equine urinary volatile compounds during the oestrous cycle. *Veterinary Research Communications*, **21** : 437-466.

Martin, I.G. and Beauchamp, G.K. (1982). Olfactory recognition of individuals by male cavies (*Cavia aperea*). *J. Chem. Ecol.*, **8** (9) : 1241-1249.

Martoja, R. and Martoja-Pierson, M. (1967). *Initiation aux Techniques de l'Histologie Animale*. (Masson), Paris.

Massemin, S., Gibault, C. and Ramousse, R. (1996). Premières données sur le régime alimentaire de la marmotte alpine (*Marmota marmota*) en France. *Mammalia*,

- 60** (3) : 351-361.
- Matarazzo, V., Tirard, A., Renucci, M., Belaïch, M., Claverie, J.M., Bel, M.C. and Clément, J.L. (1998). Identification of an odorant receptor family in the Alpine marmot. (*Article soumis*)
- Meaney, C.A. (1987). Cheek-gland odours in pikas (*Ochotona princeps*) : discrimination of individual and sex differences. *J. Mammal.*, **68** (2) : 391-395.
- Mech, L.D. and Peters, R.P. (1977). The study of chemical communication in free-ranging mammals. In : *Chemical signals in vertebrates* (D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 321-332.
- Meier, P.T. (1991). Response of adult woodchucks (*Marmota monax*) to oral-gland scents. *J. Mamm.*, **72** (3) : 622-624.
- Mellen, J.D. (1993). A comparative analysis of scent-marking, social and reproductive behaviour in 20 species of small cats (*Felis*). *Amer. Zool.*, **33** : 151-166.
- Meredith, M. (1980). The vomeronasal organ and accessory olfactory system in the hamster. In : *Chemical signals in vertebrates and aquatic animals*. (D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 303-326.
- Merritt, G.C., Goodrich, B.S., Hesterman, E.R. and Mykytowycz, R. (1982). Microflora and volatile fatty acids present in inguinal pouches of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in Australia. *J. Chem. Ecol.*, **8** (9) : 1217-1225.
- Michener, G.R. (1983). Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground dwelling squirrels. In : *Recent advances in the study of mammalian behavior*. (J. F. Eisenberg and D. G. Kleiman, eds.) Am. Soc. Mammal. Spec. Publ. n°7, pp. 528-572.
- Miller, K.V., Marchington, R.L., Forand, K.J. and Johansen, K.L. (1987). Dominance, testosterone levels and scraping activity in a captive herd of white-tailed deer. *J. Mammal.*, **68** (4) : 812-817.
- Miller, K.V., Jemiolo, B., Gassett, J.W., Jelinek, I., Wiesler, D. and Novotny, M. (1998). Putative chemical signals from white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) : social and seasonal effects on urinary volatile excretion in males. *J. Chem. Ecol.*, **24** (4) : 673-683.
- Mo, W.P., Burger, B.V., LeRoux, M. and Spies, H.S.C. (1995). Mammalian exocrine secretions, IX- Constituents of preorbital secretion of oribi, *Ourebia ourebi*. *J. Chem. Ecol.*, **21** (8) : 1191-1215.
- de Monte, M. and Roeder, J.J. (1993). Scent marking and social relationships in pine martens (*Martes martes*). *Zoo Biology*, **12** : 513-523.
- Müller-Schwarze, D. (1971). Pheromones in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). *Anim. Behav.*, **19** : 141-152.
- Müller-Schwarze, D. (1972). Social significance of forehead rubbing in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). *Anim. Behav.*, **20** : 788-797.
- Müller-Schwarze, D., Müller-Schwarze, C., Singer, A.G. and Silverstein, R.M. (1974). Mammalian pheromone : Identification of active component in the subauricular scent of the male pronghorn. *Science*, **183** : 860-862.
- Müller-Schwarze, D. (1977). Complex mammalian behavior and pheromone bioassay in the field. In : *Chemical signals in vertebrates* (D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 413-433.
- Müller-Schwarze, D. and Heckman, S. (1980). The social role of scent marking in beaver (*Castor canadensis*). *J. Chem. Ecol.*, **6** (1) : 81-95.
- Müller-Schwarze, D., Heckman, S. and Stagge, B. (1983). Behavior of free-ranging beaver (*Castor canadensis*) at scent marks. *Acta Zool. Fennica*, **174** : 111-113.

- Müller-Schwarze, D., Morehouse, L., Corradi, R., Zhao, C.-H. and Silverstein, R.M. (1986). Odor images: responses of beaver to castoreum fractions. *In : Chemical signals in vertebrates IV. Ecology, evolution and comparative biology.* (D. Duvall, D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 561-569.
- Müller-Schwarze, D. and Houlihan, P.W. (1991). Pheromonal activity of single castoreum constituents in beaver, *Castor canadensis*. *J. Chem. Ecol.*, **17** (4) : 715-734.
- Müller-Schwarze, D. (1992). Castoreum of beaver (*Castor canadensis*): function, chemistry and biological activity of its components. *In : Chemical signals in vertebrates VI.* (R. L. Doty and D. Müller-Schwarze, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 457-464.
- Müller-Using, D. (1956). Zum Verhalten des Murmeltieres. *Z. Tierpsychol.*, **13** : 135-142.
- Müller-Using, D. (1957). Die Paarungsbiologie des Murmeltieres. *Z. Jagdwiss.*, **3** : 24-28.
- Münch, H. (1958). Zur Ökologie und Psychologie von *Marmota m. marmota* (L.). *Z. Säugetierkunde*, **23** : 129-138.
- Mykytowycz, R. (1965). Further observation on the territorial function and histology of the submandibular cutaneous (chin) glands in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus* (L.)). *Anim. Behav.*, **13** : 400-412.
- Mykytowycz, R. and Gambale, S. (1969). The distribution of dung hills and the behaviour of free-living wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.) on them. *Forma et Functio*, **1** : 333-349.

N

- Natynczuk, S.E. and Albone, E.S. (1992). Chemical images and chemical information. *In : Chemical signals in vertebrates VI.* (R. L. Doty and D. Müller-Schwarze, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 465-470.
- Natynczuk, S.E., Macdonald, D.W. and Tattersall, F.H. (1995). Morphology and chemistry of brown rat, *Rattus norvegicus*, preputial and clitoral glands. *J. Chem. Ecol.*, **21** (2) : 247-260.
- Novotny, M., Lee, M.L. and Bartle, K.D. (1974). Some analytical aspects of the chromatographic headspace concentration method using a porous polymer. *Chromatographia*, **7** : 333-338.
- Novotny, M.V., Jorgenson, J.W., Carmack, M., Wilson, S.R., Boyse, E.A., Yamazaki, K., Wilson, M., Beamer, W. and Whitten, W.K. (1980). Chemical studies of the primer mouse pheromones. *In : Chemical signals in vertebrates and in aquatic invertebrates.* (D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 377-390.
- Novotny, M., Harvey, S., Jemiolo, B. and Alberts, J. (1985). Synthetic pheromones that promote inter-male aggression in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **82** : 2059-2061.
- Novotny, M., Jemiolo, B., Harvey, S., Wiesler, D. and Marchlewska-Koj, A. (1986). Adrenal-mediated endogenous metabolites inhibit puberty in female mice. *Science*, **231** : 722.
- Novotny, M., Jemiolo, B. and Harvey, S. (1990). Chemistry of rodent pheromones : molecular insights into chemical signalling in mammals. *In : Chemical signals in vertebrates V* (D. W. McDonald and D. Müller-Schwarze, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 1-22.
- Nyby, J., Thiessen, D.D. and Wallace, P. (1970). Social inhibition of territorial marking in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Psychon. Sci.*, **21** (5) : 310-312.

O

- O'Connell, R.J. (1977). From insect to mammal : complication of the bioassay. *In : Chemical signals in vertebrates*. (D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 377-389.
- Ordinola, P., Martinez-Gomez, M., Manzo, J. and Hudson, R. (1997). Response of male domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) to inguinal gland secretion from intact and ovariectomized females. *J. Chem. Ecol.*, **23** (9) : 2079-2091.
- Ouellet, J.P. and Ferron, J. (1988). Scent-marking behaviour by woodchucks (*Marmota monax*). *J. Mammal.*, **69** (2) : 365-368.

P

- Palanza, P., Re, L., Mainardi, D., Brain, P.F. and Parmigiani, S. (1996). Male and female competitive strategies of wild house mice pairs (*Mus musculus domesticus*) confronted with intruders of different sex and age in artificial territories. *Behaviour*, **133** : 863-882.
- Paquet, P.C. (1991). Scent-marking behaviour of sympatric wolves (*Canis lupus*) and coyotes (*C. latrans*) in Riding Mountain National Park. *Can. J. Zool.*, **69** : 1721-1727.
- Passanisi, W.C. and MacDonald, D.W. (1990). Group discrimination on the basis of urine in a farm cat colony. *In : Chemical signals in vertebrates V*. (D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze and S. E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 336-345.
- Pearse-Pratt, R., Schellinck, H., Brown, R.E. and Roser, B. (1992). Evolutionary and immunological implications of the role of the MHC in olfactory signalling. *In : Chemical signals in vertebrates VI*. (R. L. Doty and D. Müller-Schwarze, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 167-173.
- 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 : 238 p.
- Perrin, C., Allaine, D. and Le Berre, M. (1993a). Socio-spatial organization and activity distribution of the Alpine marmot (*Marmota marmota*): preliminary results. *Ethology*, **93** : 21-30.
- Perrin, C., Coulon, J. and Le Berre, M. (1993b). Social behaviour of Alpine marmots (*Marmota marmota*) : seasonal, group and individual variability. *Can. J. Zool.*, **71** : 1945-1953.
- Perrin, T.E. and Rasmussen, L.E.L. (1994). Chemosensory responses of female Asian elephants (*Elephas maximus*) to cyclohexanone. *J. Chem. Ecol.*, **20** (11) : 2857-2866.
- Perrin, T.E., Rasmussen, L.E.L., Gunawardena, R. and Rasmussen, R.A. (1996). A method for collection, long-term storage and bioassay of labile volatile chemosignals. *J. Chem. Ecol.*, : 207-221.
- Pigozzi, G. (1990). Latrine use and the function of territoriality in the European badger, *Meles meles*, in a mediterranean coastal habitat. *Anim. Behav.*, **39** (5) : 1000-1003.
- Planel, H. (1951). *Etudes anatomiques et physiologiques sur les fosses nasales des rongeurs*. Imprimerie toulousaine, Toulouse.
- Probst, B. (1992). An automated method for recording scent marking in Mongolian gerbil. *Physiol. Behav.*, **52** : 661-663.

Q-R

- Quay, W.B. (1959). Microscopic structure and variation in the cutaneous glands of the deer, *Odocoileus virginianus*. *J. Mammal.*, **40** (1) : 114-128.
- Ralls, K. (1971). Mammalian scent marking. *Science*, **171** : 443-449.
- Ramousse, R., Le Berre, M. and Massemin, S. 1993. Le paradoxe des réintroductions de la marmotte alpine en France. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **118** (3) : 287-294.
- Ramsay, N.F. and Giller, P.S. (1996). Scent-marking in ring-tailed lemurs: responses to the introduction of 'foreign' scent in the home range. *Primates*, **37** (1) : 13-23.
- Randall, J.A. (1994). Discrimination of footdrumming signatures by kangaroo rats, *Dipodomys spectabilis*. *Anim. Behav.*, **47** (1) : 45-54.
- Rasmussen, L.E., Schmidt, M.J., Groves, D. and Daves, G.D. (1982). Asian bull elephants flehmen-like responses to extractable components in female elephant oestrous urine. *Science*, **217** : 159-162.
- Rasmussen, L.E.L. and Hultgreen, B. (1990). Gross and microscopic anatomy of the vomeronasal organ in the Asian elephant (*Elephas maximus*). In : *Chemical signals in vertebrates V*. (D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze and S. E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 154-161.
- Rasmussen, L.E.L., Lee, T.D., Zhang, A., Roelofs, W.L. and Doyle Daves Jr, G. (1997). Purification, identification, concentration and bioactivity of (Z)-7-dodecen-1-yl acetate : Sex pheromone of the female Asian elephant, *Elephas maximus*. *Chem. Senses*, **22** : 417-437.
- Rausch, R.L. and Rausch, V.R. (1971). The somatic chromosomes of some North American marmots (Sciuridae), with remarks on the relationships of *Marmota broweri* Hall and Gilmore. *Mammalia*, **35** : 85-101.
- Rausch, R.L. and Bridgens, J.G. (1989). Structure and function of sudoriferous facial glands in Nearctic marmots, *Marmota* spp. (Rodentia: Sciuridae). *Zool. Anz.*, **223** (5/6) : 265-282.
- Raymer, J., Wiesler, D., Novotny, M., Asa, C., Seal, U.S. and Mech, L.D. (1985). Chemical investigations of wolf (*Canis lupus*) anal-sac secretions in relation to breeding season. *J. Chem. Ecol.*, **11** (5) : 593-608.
- Raymer, J., Wiesler, D., Novotny, M., Asa, C., Seal, U.S. and Mech, L.D. (1986). Chemical scent constituents in urine of wolf (*Canis lupus*) and their dependence on reproductive hormones. *J. Chem. Ecol.*, **12** (1) : 297-314.
- Regnier, F.E. and Goodwin, M. (1977). On the chemical and environmental modulation of pheromone release from vertebrate scent marks. In : *Chemical signals in vertebrates* (D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 115-133.
- Rennie, P.J., Holland, K.T., Mallet, A.I., Watkins, W.J. and Gower, D.B. (1990). 16-androstene content of apocrine sweat and microbiology of the human axilla. In : *Chemical signals in vertebrates V*. (D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze and S.E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 55-60.
- Richardson, P.R.K. (1991). Territorial significance of scent marking during the non-mating season in the aardwolff *Proteles cristatus* (Carnivora: Protelidae). *Ethology*, **87** : 9-27.
- Richardson, P.R.K. (1993). The function of scent marking in territories : a resurrection of the intimidation hypothesis. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, **48** (2) : 195-206.
- Rivard, G. and Klemm, W.R. (1989). Two body fluids containing bovine estrous pheromones. *Chem. Senses*, **14** (2) : 273-279.

- Robertson, D.H.L., Beynon, R.J. and Evershed, R.P. (1993). Extraction, characterization, and binding analysis of two pheromonally active ligands associated with major urinary protein of the mouse, (*Mus musculus*). *J. Chem. Ecol.*, **19** : 1405-1416.
- Roeder, J.J. (1978). Marking behaviour in genets (*G.genetta* L.) : seasonal variations and relation to social status in males. *Behaviour*, **57** (3-4) : 149-156.
- Roper, T.J., Conradt, L., Butler, J., Christian, S.E., Ostler, J. and Schmid, T.K. (1993). Territorial marking with faeces in badgers (*Meles meles*) : a comparison of boundary and hinterland latrine use. *Behaviour*, **127** (3-4) : 289-307.
- Rosell, F. and Nolet, B.A. (1997). Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*). *J. Chem. Ecol.*, **23** (3) : 673-689.
- Rosell, F., Bergan, F. and Parker, H. (1998). Scent-marking in the Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense. *J. Chem. Ecol.*, : 207-219.

S

- Saboureau, M. and Lacroix, A. (1995). Seasonal endocrine profiles in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Ibex (J.M.E.)*, **2** : 42.
- Salsbury, C.M. and Armitage, K.B. (1994). Home-range size and exploratory excursions of adult, male yellow-bellied marmots. *J. Mammal.*, **75** (3) : 648-656.
- Salsbury, C.M. and Armitage, K.B. (1995). Reproductive energetics of adult male yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) *Can. J. Zool.*, **73** : 1791-1797.
- Schaffer, J. (1940). *Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer rücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen die Proktodüaldrüsen*. Urban und Schwarzenburg, Berlin.
- Schulte, B.A., Müller-Schwarze, D., Tang, R. and Webster, F.X. (1994). Beaver (*Castor canadensis*) responses to major phenolic and neutral compounds in castoreum. *J. Chem. Ecol.*, **20** (12) : 3063-3081.
- Schulte, B.A., Müller-Schwarze, D., Tang, R. and Webster, F.X. (1995). Bioactivity of beaver castoreum constituents using principal component analysis. *J. Chem. Ecol.*, **21** (7) : 941-957.
- Schultz, T.H., McKenne Kruse, S. and Flath, R.A. (1985). Some volatile constituents of female dog urine. *J. Chem. Ecol.*, **11** (2) : 169-175.
- Schumacher, T.L. (1997). Screening rapide des échantillons d'eau et de sol par microextraction en phase solide (SPME). *Supelco*, **16** (1) : 8.
- Schwende, F.J., Jorgenson, J.W. and Novotny, M. (1984). A possible chemical basis for the histocompatibility-related mating preference in mice. *J. Chem. Ecol.*, **10** : 1603-1615.
- Schwende, F.J., Wiesler, D., Jorgenson, J.W., Carmack, M. and Novotny, M. (1986). Urinary volatile constituents of the house mouse, *Mus musculus*, and their endocrine dependency. *J. Chem. Ecol.*, **12** (1) : 277-296.
- Schwenk, K. (1995). Of tongues and noses : chemoreception in lizards and snakes. *TREE*, **10** (1) : 7-12.
- Shirey, R. (1997). Analyses par SPME/GC des gaz soufrés et des VOC à l'aide de la nouvelle fibre CarboxenTM/PDMS. *Supelco*, **16** (1) : 7.
- Signoret, J.P. (1990). Chemical signals in domestic ungulates. *In : Chemical signals in vertebrates V*. (D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze and S. E. Natynczuk, eds.) Oxford University Press, Oxford. New-York. Tokyo, pp. 610-626.

- Sillero-Zubieri, C., Gattelli, D. and McDonald, D.W. (1996). Male philopatry : extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves *Canis simensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **38** : 331-340.
- Singer, A.G., Agosta, W.C., O'Connell, R.J., Pfafmann, C., Bowen, D.V. and Field, F.H. (1976). Dimethyl disulfide ; an attractant pheromone in hamster vaginal secretion. *Science*, **191** : 948-950.
- Singer, A.G. (1991). A chemistry of mammalian pheromones. *J. Steroid. Biochem. Molec. Biol.*, **39** (4B) : 627-632.
- Singer, A.G. and Macrides, F. (1992). Lipocalycins associated with mammalian pheromones. *In : Chemical signals in vertebrates VI.* (R. L. Doty and D. Müller-Schwarze, eds.) Plenum Press, New-York and London, pp. 119-124.
- Singer, A.G., Tsuchiya, H., Wellington, J.L., Beauchamp, G.K. and Yamazaki, K. (1993). Chemistry of odortypes in mice : fractionation and bioassay. *J. Chem. Ecol.*, **19** (3) : 569-579.
- Singh, P.B., Herbert, J., Roser, B., Arnott, L., Tucker, D.K. and Brown, R.E. (1990). Rearing rats in a germ-free environment eliminates their odor of individuality. *J. Chem. Ecol.*, **16** (5) : 1667-1682.
- Sipos, M.L., Alterman, L., Perry, B., Nyby, J.G. and Vandenberg, J.G. (1995). An ephemeral pheromone of female house mice : degradation by oxidation. *Anim. Behav.*, **50** : 113-120.
- Skeen, J.T. and Thiessen, D.D. (1977). Scent of gerbil cuisine. *Physiol. Behav.*, **19** : 11-14.
- Smith, J.L.D., McDougal, C. and Miquelle, D. (1989). Scent-marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris*. *Anim. Behav.*, **37** : 1-10.
- Smith, T.E., Abbott, D.H., Tomlinson, A.J. and Mlotkiewicz, J.A. (1997). Differential display of investigative behaviour permits discrimination of scent signatures from familiar and unfamiliar socially dominant female marmoset monkeys *Callithrix jacchus*. *J. Chem. Ecol.*, **23** (11) : 2523-2546.
- Smith III, A.B., Belcher, A.M., Epple, G., Jurs, P.C. and Lavine, B. (1985). Computerized pattern recognition : A new technique for the analysis of chemical communication. *Science*, **228** : 175-177.
- Soares, M. and Diamond, M. (1982). Pregnancy and chin marking in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. *Anim. Behav.*, **30** (3) : 941-943.
- Sokolov, V.E., Bodyak, N.D. and Surov, A.V. (1994). Possible role of the harderian gland in chemical communication of the syrian hamster (*Mesocricetus auratus* Waterhous, 1839). *Izvestiya Akademii Nauk Seriya Biologicheskaya*, **6** : 880-888.
- Solomon, N.G. and Rumbaugh, T. (1997). Odor preferences of weanling and mature male and female pine voles. *J. Chem. Ecol.*, **23** (9) : 2133-2143.
- Steiner, A.L. (1974). Body-rubbing, and other scent-related behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. *Can. J. Zool.*, **52** : 889-906.
- Stoddart, D.M., Aplin, R.T. and Wood, M.J. (1975). Evidence for social difference in the flank organ secretion of *Arvicola terrestris* (Rodentia: Microtinae). *J. Zool. Lond.*, **177** : 529-540.
- Stoddart, D.M. (1990). *The scented ape*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stoddart, D.M. (1994). Plasma testosterone concentration, body weight, social dominance and scent-marking in male marsupial sugar gliders (*Petaurus breviceps*). *J. Zool.*, **232** (4) : 595-601.
- Stralendorff, F.V. (1986). Urinary signaling pheromone and specific behavioral response in tree shrews (*Tupaia belangeri*). *J. Chem. Ecol.*, **12** (1) : 99-106.
- Stralendorff, F.V. (1987). Partial chemical characterization of urinary signaling pheromone in tree shrews (*Tupaia belangeri*). *J. Chem. Ecol.*, **13** (3) : 655-679.

- Sun, L. and Müller-Schwarze, D. (1997). Sibling recognition in beaver : a field test for phenotype matching. *Anim. Behav.*, **54** : 493-502.
- Svendsen, G.E. (1978). Castor and anal glands of the beaver (*Castor canadensis*). *J. Mammal.*, **59** : 618-620.
- Svendsen, G.E. and Jollick, J.D. (1978). Bacterial contents of the anal gland and castor glands of beaver (*Castor canadensis*). *J. Chem. Ecol.*, **4** (5) : 563-569.
- Svendsen, G.E. (1980). Patterns of scent-mounding in a population of beaver (*Castor canadensis*). *J. Chem. Ecol.*, **6** : 133-148.
- Svendsen, G.E. and Huntsman, W.D. (1988). A field bioassay of beaver castoreum and some of its components. *Amer. Midl. Nat.*, **120** (1) : 144-149.
- Swihart, R.K. (1991). Modifying scent-marking behaviour to reduce woodchuck damage to fruit trees. *Ecological Applications*, **1** (1) : 98-103.

T

- Tang, R., Webster, F.X. and Müller-Schwarze, D. (1993). Phenolic compounds from male castoreum of the North American beaver, *Castor canadensis*. *J. Chem. Ecol.*, **19** (7) : 1491-1500.
- Taulman, J.F. (1990). Observations on scent-marking in hoary marmots, *Marmota caligata*. *Can. Field- Nat.*, **104** (3) : 479-482.
- Temeles, E.J. (1994). The role of neighbours in territorial systems - when are they dear enemies. *Anim. Behav.*, **47** (2) : 339-350.
- Thiessen, D.D., Blum, S.L. and Lindzey, G. (1969). A scent marking response associated with the ventral sebaceous gland of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Anim. Behav.*, **18** : 26-30.
- Thiessen, D.D., Lindzey, G., Blum, S.L. and Wallace, P. (1970). Social interactions and scent-marking in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Anim. Behav.*, **19** : 505-513.
- Thiessen, D.D., Regnier, F.E., Goodwin, M., Isaacks, N. and Lawson, N. (1974). Identification of a ventral scent marking pheromone in the male Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Science*, **184** : 83-85.
- Tiedemann, F. (1816). Beschreibung der Hautdrüsen einiger Thiere. *Deutsches Archiv. f. Phys.*, **2** : 112-117.

U-V

- Ueno, Y. (1994). Olfactory discrimination of urine odours from 5 species by tufted capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, **35** (3) : 311-323.
- Vasilieva, N.Y. and Sokolov, V.E. (1994). The role of midventral gland secretion in individual discrimination by Djungarian hamster (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) females. *Ethology*, **98** (3-4) : 192-200.
- Verberne, G. and Leyhausen, P. (1975). Marking behaviour of some *Viverridae* and *Felidae*. Time-interval analysis of the marking pattern. *Behaviour*, **53** (3-4) : 192-253.
- Vieuille-Thomas, C. and Signoret, J.P. (1992). Pheromonal transmission of an aversive experience in domestic pig. *J. Chem. Ecol.*, **18** (9) : 1551-1557.
- Vila, C., Urios, V. and Castroviejo, J. (1994). Use of faeces for scent marking in Iberian wolves (*Canis lupus*). *Can. J. Zool.*, **72** (2) : 374-377.

Voznessenskaya, V.V., Parfyonova, V.M. and Zinkevich, E.P. (1992). Individual odortypes. *In : Chemical Signals in Vertebrates VI* (R. L. Doty and D. Müller-Schwarze, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 503-508.

W

- Wallace, P., Owen, K. and Thiessen, D.D. (1973). The control and function of maternal scent marking in the Mongolian gerbil. *Physiol. Behav.*, **10** : 463-466.
- Walro, J.M. and Svendsen, G.E. (1982). Castor sacs and anal glands of the North American beaver (*Castor canadensis*): their histology, development, and relationship to scent communication. *J. Chem. Ecol.*, **8** (5) : 809-819.
- Walro, J.M., Meier, P.T. and Svendsen, G.E. (1983). Anatomy and histology of the scent glands associated with the oral angle in woodchucks. *J. Mammal.*, **64** (4) : 701-703.
- Ware, G.C. and Godsen, P.E. (1980). Anaerobic microflora of the anal sac of the red fox (*Vulpes vulpes*). *J. Chem. Ecol.*, **6** (1) : 97-102.
- Wellington, J.L., Byrne, K.J., Preti, G., Beauchamp, G.K. and Smith III, A.B. (1979). Perineal scent gland of wild and domestic Guinea pigs. *J. Chem. Ecol.*, **5** (5) : 737-751.
- Wellington, J.L., Beauchamp, G.K. and Smith III, A.B. (1981). Stability of chemical communicants of gender in Guinea pig urine. *Behav. Neural Biol.*, **32** : 364-375.
- Welsh, R.G. and Müller-Schwarze, D. (1989). Experimental habitat scenting inhibits colonization by beaver, *Castor canadensis*. *J. Chem. Ecol.*, **15** (3) : 887-893.
- Whitsett, J.M. and Thiessen, D.D. (1972). Sex difference in the control of scent-marking behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **78** (3) : 381-385.
- Wilson, M.C., Whitten, W.K., Wilson, S.R., Jorgenson, J.W., Novotny, M. and Carmack, M. (1980). Marking behaviour in wild red foxes in response to synthetic volatile urinary compounds. *In : Chemical signals in vertebrates and aquatic invertebrates*. (D. Müller-Schwarze and R. M. Silverstein, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 29-38.
- Wolff, P.R. and Powell, A.J. (1984). Urine patterns in mice: an analysis of male/female counter-marking. *Anim. Behav.*, **32** : 1185-1191.
- Wood, W.F., Shaffer, T.B. and Kubo, A. (1995). Volatile ketones from interdigital glands of black-tailed deer, *Odocoileus hemionus columbianus*. *J. Chem. Ecol.*, **21** (10) : 1401-1408.
- Wooley, C. and Mindrup, R. (1996). Microextraction en phase solide: extraction rapide et polyvalente pour les applications de GC ou de HpLC. *Supelco*, **15** (3) : 5-7.
- Wynne-Edwards, K.E., Surov, A.V. and Telitzina, A.Y. (1992). Field studies of chemical signalling : direct observations of dwarf hamsters (*Phodopus*) in Soviet Asia. *In : Chemical signals in vertebrates VI*. (R. L. Doty and D. Müller-Schwarze, eds.) Plenum Press, New-York, pp. 485-491.
- Wysocki, C.J., Wellington, J.L. and Beauchamp, G.K. (1980). Access of urinary nonvolatiles to the mammalian vomeronasal organ. *Science*, **207** : 781-783.
- Wysocki, C.J., Beauchamp, G.K., Reidinger, R.R. and Wellington, J.L. (1985). Access of large and nonvolatile molecules to the vomeronasal organ of mammals during social and feeding behaviours. *J. Chem. Ecol.*, **11** (9) : 1147-1159.

Y-Z

- Yahr, P. (1977). Social subordination and scent-marking in male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Anim. Behav.*, **25** : 292-297.
- Yamazaki, K., Boyse, E.A., Mike, V., Thaler, H.T., Mathieson, B.J., Abbott, J., Boyse, J., Zayas, Z.A. and Thomas, L. (1976). Control of mating preferences in mice by genes in the Major Histocompatibility Complex. *J. Exp. Med.*, **144** : 1324-.
- Zelenka, G. (1965). Observations sur l'écologie de la marmotte des alpes. *Terre et Vie*, **112** : 238-256.
- Zeng, X.N., Leyden, J.J., Spielman, A.I. and Preti, G. (1996). Analysis of characteristic human female axillary odors : qualitative comparison to males. *J. Chem. Ecol.*, **22** (2) : 237-257.

Annexes

Table des Figures

<u>Figure 1</u> : Cartographie des groupes familiaux présents sur la zone d'étude.	8
<u>Figure 2</u> : Temps consacré au marquage : bilan individuel	27
<u>Figure 3</u> : Taux horaire individuel de marquage	27
<u>Figure 4</u> : Distribution cumulée des fréquences relatives en fonction de la durée des circuits de marquage et selon la catégorie sociale des marmottes	28
<u>Figure 5</u> : Relations entre l'investissement dans le marquage (taux horaire individuel) des mâles et femelles dominants, en fonction de la taille de leur domaine vital	29
<u>Figure 7</u> : Taux horaires résiduels de marquage	32
<u>Figure 8</u> : Proportion de la zone frontière relativement à la surface du territoire	36
<u>Figure 9</u> : Evolution de la surface totale marquée par les adultes en fonction de la taille de leur domaine vital (a) : nombre de sites bruts ; (b) : Proportion relative à la surface du domaine	43
<u>Figure 10</u> : Marquage de l'ensemble du domaine : évolution en fonction de la taille du domaine vital de la part (%) marquée de façon globale (mâle et/ou femelle), par un seul des deux adultes à la fois (marquage exclusif) et par les deux adultes à la fois (marquage mixte).	44
<u>Figure 11</u> : part respective de la surface marquée en des sites mixtes par le mâle et par la femelle adultes.	44
<u>Figure 12</u> : Evolution de la surface frontalière marquée par les adultes en fonction de la taille de leur domaine vital (a) : nombre de sites bruts ; (b) : Proportion relative à la surface de la frontière	46
<u>Figure 13</u> : Marquage aux frontières : évolution en fonction de la taille du domaine vital de la part (%) de surface marquée globalement, de la surface exclusive et mixte.	47
<u>Figure 14</u> : Schématisation des étapes subies par un échantillon analysé par GC-MS	97
<u>Figure 15</u> : Distribution des pores sécréteurs de la glande temporale chez une marmotte alpine adulte	103
<u>Figure 16</u> : Trois coupes transversales de la glande temporale de marmotte alpine.	104
<u>Figure 17</u> : Extrait éthanolique des sécrétions temporales d'un mâle adulte : Chromatogramme par totalisation d'ions typique (TIC) obtenu par spectrométrie de masse (GC-MS).	110
<u>Figure 18</u> : Comparaison des profils de deux échantillons prélevés simultanément sur la femelle adulte 1C-D741	112
<u>Figure 19</u> : Comparaison des profils du mâle Adulte (11-3BC3) échantillonné en Avril 1996 (mcbb96-4d) et en Mai 1997 (mcb697-ed)	112
<u>Figure 20</u> : Profils chimiques comparés des mâles	114
<u>Figure 21</u> : Profils chimiques comparés des femelles	116
<u>Figure 22a</u> : Répartition du nombre de tests selon la série et selon l'amplitude de marquage : I - Séries des tests "actifs"	127
<u>Figure 22b</u> : Répartition du nombre de tests selon la série et selon l'amplitude de marquage : II - Séries des tests "inactifs"	127
<u>Figure 23a</u> : Répartition du nombre de tests selon le statut social des individus testés et selon l'amplitude de marquage : I - Série des tests "actifs"	128
<u>Figure 23b</u> : Répartition du nombre de tests selon le statut social des individus testés et selon l'amplitude de marquage : II - Série des tests "inactifs"	128
<u>Figure 24a</u> : Distribution relative des tests effectués par les adultes selon la période et selon l'amplitude de marquage : I - Série des tests "actifs"	130
<u>Figure 24b</u> : Distribution relative des tests effectués par les adultes selon la période et selon l'amplitude de marquage : II - Série des tests "inactifs"	130

<u>Figure 25a</u> : Répartition du nombre de tests selon la série et selon l'amplitude de la durée de flairage : I - Séries des tests "actifs"	131
<u>Figure 25b</u> : Répartition du nombre de tests selon la série et selon l'amplitude de la durée de flairage : II - Séries des tests "inactifs"	132
<u>Figure 26a</u> : Répartition du nombre de tests selon le statut social des individus testés et selon l'amplitude de la durée de flairage : I - Série des tests "actifs"	133
<u>Figure 26b</u> : Répartition du nombre de tests selon le statut social des individus testés et selon l'amplitude de la durée de flairage : II - Série des tests "inactifs"	134

Liste des Tableaux

<u>Tableau 1</u> : Composition des groupes familiaux étudiés, selon l'année du suivi	119
<u>Tableau 2</u> : Taille des domaines vitaux (hectares) des différents groupes étudiés	20
<u>Tableau 3</u> : Corrélation entre le taux horaire de marquage des mâles/des femelles/ du couple adulte et la taille du domaine vital : résultats des tests pour le mois de juin et de juillet	31
<u>Tableau 4</u> : Valeurs moyennes des taux horaires selon le statut social et le mois de l'année :	33
<u>Tableau 5</u> : Effet "sexe" sur l'indice de marquage individuel et par hectare des individus dominants	34
<u>Tableau 6</u> : Localisation des marques dans chacune des trois zones définies dans les domaines vitaux : Résultats des tests du χ^2	37
<u>Tableau 7</u> : Localisation des marques dans la Zone Frontière et la Zone Centrale (terriers principaux exclus) : Résultats des tests du χ^2	39
<u>Tableau 8</u> : Part (%) de la surface totale du domaine marquée par le mâle et/ou la femelle adultes : valeurs médianes (mini-maxi)	41
<u>Tableau 9</u> : Part (en %) de la surface totale des domaines vitaux marquée par le couple adulte, puis exclusivement par les subordonnés et enfin par l'ensemble.	41
<u>Tableau 10</u> : Part (%) de la surface de la zone frontière marquée par le mâle et/ou la femelle adultes : valeurs médianes (mini-maxi)	45
<u>Tableau 11</u> : Travaux ayant eu recours à la stratégie orientée par la réponse, sur des signaux chimiques de mammifères	82
<u>Tableau 12</u> : Bilan des tests olfactifs effectués entre 1993 et 1997 inclus	92
Sécrétion temporale	92
<u>Tableau 13</u> : Activité biologique des Extraits Partiels : Résultats des tests de Wilcoxon	105
<u>Tableau 14</u> : Fractionnement à l'aide des mini-colonnes de chromatographie liquide	106
<u>Tableau 15</u> : Fractionnement-piégeage par chromatographie gazeuse	107
<u>Tableau 16</u> : Bilan des échantillons analysés avec succès au GC-MS	107
<u>Tableau 17</u> : Bilan des 16 pics déterminés selon leur temps de rétention et leur spectre de masse caractéristique	109
<u>Tableau 18</u> : Répartition du nombre de tests olfactifs en fonction de la nature Témoin/Marqué du premier tube flairé	118
<u>Tableau 19</u> : Valeurs moyennes de la différence de marquage entre les tubes Marqué et Témoin estimées par le modèle	121
<u>Tableau 20</u> : Valeurs moyennes de l'amplitude de flairage entre les tubes Marqué et Témoin estimées par le modèle théorique	123
<u>Tableau 21</u> : Distribution observée (<i>théorique ; contribution au χ^2</i>) des tests selon qu'il y ait eu ou non marquage sur les tubes : séries de tests actifs.	125
<u>Tableau 22</u> : Distribution observée (<i>théorique ; contribution au χ^2</i>) des tests selon qu'il y ait eu ou non marquage sur les tubes : séries de tests inactifs.	125