

HIBERNATION ECOLOGY OF WILD AND CAPTIVE VANCOUVER ISLAND MARMOTS  
(*MARMOTA VANCOUVERENSIS*)

ÉCOLOGIE DE L'HIBERNATION DE MARMOTTES SAUVAGES ET CAPTIVES DE L'ÎLE DE VANCOUVER  
(*MARMOTA VANCOUVERENSIS*)

ЭКОЛОГИЯ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ ДИКИХ СУРКОВ ОСТРОВА ВАНКУВЕР  
(*MARMOTA VANCOUVERENSIS*) В УСЛОВИЯХ НЕВОЛИ

BRYANT\* Andrew A. & MCADIE\*\* Malcolm

Marmot Recovery Foundation, Box 2332, Station "A", Nanaimo, B.C., CANADA V9R 6X9

\*[andrewbryant@shaw.ca](mailto:andrewbryant@shaw.ca) \*\*[malcolm.mcadie@gems6.gov.bc.ca](mailto:malcolm.mcadie@gems6.gov.bc.ca)

Nous avons évalué les canévas d'hibernation de populations sauvages et captives de la marmotte, très menacée, de l'île de Vancouver (*Marmota vancouverensis*). Réglage et durée de l'hibernation sont significativement affectés par la captivité. Les marmottes sauvages entrent en hibernation 6 semaines plus tôt et en sortent 5 semaines plus tard que les marmottes captives. Celles-ci hibernent à des températures (6-9°C) et des humidités relatives (28-83 %) variables. Des conditions plus chaudes et plus sèches diminuent souvent la durée d'hibernation. Dans la nature, les marmottes solitaires hibernent avec succès dans une variété d'habitats et les adultes n'hibernent pas toujours avec leurs parents. Les Pertes de Masse Journalières des animaux torpides suggèrent que les marmottes de Vancouver sont des hibernants efficaces (moyenne PMI = 0,95 ; IC 95 % = 0,89 à 1,01 ; n = 102). L'existence de thermorégulation sociale n'est pas évidente. Le comportement d'hibernation de la marmotte de Vancouver peut refléter une histoire évolutive favorisant la survie de petits groupes. Les comparaisons interspécifiques de l'efficacité de l'hibernation peuvent être biaisées par le moment de la mesure.

**Mots clés :** *Marmota vancouverensis*, hibernation, thermorégulation sociale, élevage en captivité, comportement.

В условиях неволи были исследованы основные показатели зимней спячки популяций диких сурков острова Ванкувер (*Marmota vancouverensis*) находящихся под угрозой исчезновения. Условия неволи значительно влияют на регуляцию и длительность зимней спячки. Дикие сурки впадают в спячку на 6 недель раньше и выходят на 5 недель позже чем животные содержащиеся в неволе. Последние находятся в спячке при температуре 6-9°C и относительной влажности 28-83%. Более теплые и сухие условия часто сокращают длительность спячки. В естественных условиях одиночные сурки успешно зимуют в разнообразных местообитаниях и годовалые особи не всегда зимуют с родителями. Дневная Потеря Массы Тела животных в оцепенении говорит о том, что сурки острова Ванкувер имеют эффективную адаптацию к спячке (средняя ДПМТ = 0,95; IC 95% = от 0,89 до 1,01; n = 102). Наличие социальной терморегуляции не является очевидной. Поведение спячки сурка острова Ванкувер может отражать историю эволюции способствующей выживанию мелких групп. Межвидовое сравнение эффективности спячки может искажаться моментом измерения. Ключевые слова: *Marmota vancouverensis*, спячка, социальная терморегуляция, содержание в неволе, поведение.

We evaluated hibernation patterns in wild and captive populations of the critically endangered Vancouver Island marmot (*Marmota vancouverensis*). Timing and duration of hibernation was significantly altered in captivity. Wild marmots began hibernation six weeks earlier and ended hibernation five weeks later than captive marmots. Captive marmots hibernated successfully at a range of temperatures (6-9°C) and relative humidities (28-83%). Warmer and dryer conditions generally resulted in shortened hibernation duration. In the wild, solitary marmots hibernated successfully in a variety of habitats and yearlings did not necessarily hibernate with their parents. Daily mass loss rates from torpid marmots suggest that Vancouver marmots are efficient hibernators (mean DML = 0.95, 95% CI = 0.89 to 1.01, n = 102). Evidence for social thermoregulation was weak. Hibernation behavior in this species may reflect an evolutionary history that encouraged survival in small groups. Interspecific comparisons of hibernation efficiency in free-ranging marmots may be biased by timing of measurements.

Key words: *Marmota vancouverensis*, hibernation, social thermoregulation, captive breeding, behavior.

## INTRODUCTION

All of the world's 14 marmot species hibernate, but substantial interspecific variation exists in the timing of hibernation and in proportional rates of mass loss during hibernation (Armitage & Blumstein 2000). Mass loss rates are believed to influence overwinter survival, particularly among pups (young-of-the-year) that are experiencing their first hibernation cycle (Arnold 1990, Rymalov & Maximov 1992). Arnold (1990, 1992, 1993) demonstrated that communal hibernation of alpine marmots *Marmota marmota* was associated with decreased mass losses and increased survival. Larger hibernating groups were more successful than smaller ones, and adult female mothers and sub-adults expended additional fat reserves to

compensate for pups that were less capable of surviving hibernation on their own. Social thermoregulation may have practical ramifications for marmot management, especially for the critically endangered Vancouver Island marmot (VIM) *Marmota vancouverensis* (Janz *et al.* 2000). This species ranks among the world's rarest creatures and has been described as "Canada's Panda" (Wilson 2001). The total captive and wild population of this species currently numbers approximately 100 animals, with 63 individuals in captivity (VIM Recovery Team meeting, 23 Oct. 2002). A recovery program based on captive-breeding and reintroduction is underway (see the project website at <http://www.marmots.org>).

Successful reintroduction of endangered species depends on ensuring that animals retain behavior patterns necessary for survival in the wild (Griffith *et al.* 1989). Maintaining appropriate hibernation behavior may be especially important for marmots. We note that the first experimental reintroduction of VIM failed when four animals died during winter in the same burrow (Bryant *et al.* 2000). Social thermoregulation could have profound implications for choosing which animals to release. Specifically, if *M. vanancouverensis* socially thermoregulates then it might be advisable to release social groups that are formed in captivity and would be expected to hibernate together. Conversely, if VIM does not socially thermoregulate then options for releases become broader, and reintroductions might more profitably involve pairs or "reinforcements" of solitary marmots (Ramousse *et al.* 1992).

In this paper we describe hibernation behavior in captive and wild marmots. Our primary objective was to test whether the timing of hibernation has changed in captivity. A second objective was to evaluate hibernation efficiency and determine to what extent the social thermoregulation hypothesis applies to *M. vanancouverensis*.

#### METHODS

Populations, study areas, radio-telemetry techniques and long-term (1972-ongoing) datasets have been previously described (Bryant 1996, Bryant & Janz 1996, Bryant *et al.* 2000). We compiled records of spring emergence and autumn immergence from radio-telemetered animals to estimate the timing of hibernation in wild marmots. We reasoned that this approach would minimize potential bias introduced by assuming that absence of an ear-tagged marmot and presence of a plugged burrow necessarily indicated that a particular marmot was hibernating at that location. In a few cases we were certain that tagged but non-radio-equipped marmots hibernated successfully in specific hibernacula, but we omitted such records because of the danger of preferentially "sampling the survivors" (White & Garrott 1990).

From 1992 until 1995 emergence records were obtained by observers who traveled to sites on foot or skis. Access difficulties were eased beginning in 1996 when a helicopter became available. Most sites within the 1000 km<sup>2</sup> Nanaimo Lakes region could be covered in 2 to 3 hours of flying time. Emergence tunnels through the snow were easily detected from the air. Relative abundance of fresh tracks or the degree of snowmelt around burrow exits often provided clues that narrowed estimates of the timing of emergence to within a few days. We excluded records for which emergence could not subjectively be estimated to have occurred within the previous week. Immergence dates were obtained by comparing dates of last aboveground radio-relocation with observations of plugged burrows and confirmed presence of that individual in a particular hibernaculum.

For captive marmots we recorded emergence and immergence dates from notes supplied by zoo personnel. We applied a basic decision-rule to define the hibernation period. Specifically, a marmot not observed for 3 consecutive days in autumn was assumed to have entered hibernation, and any marmot seen on 3 consecutive days in spring was assumed to have emerged. It was not possible to differentiate among individuals that hibernated together but emerged on different days, so we assumed that the first observed marmot indicated emergence of the entire group. Our experimental design called for monthly weights to be obtained during hibernation, but in practice limited manpower and concerns over marmot welfare meant that between-measurement intervals were often longer. We estimated hibernation efficiency using a modified form of Armitage *et al.*'s (2000) daily mass-specific mass loss index (DML), in which:  $DML = \Delta mass_{t_1-t_2} / mass_{t_1} / time_{t_1-t_2}$ . Our procedure was identical to that used by Armitage *et al.* (2000) except that we expressed  $\Delta$  mass in grams and mass in kg, instead of using mg and grams respectively. We calculated DML for all between-measurement intervals of less than six weeks to evaluate whether mass loss rates changed over the hibernation cycle. We coded DML estimates as occurring over periods when marmots entered hibernation (active-torpid measurements), were hibernating (torpid-torpid measurements), or ended hibernation (torpid-active measurements). In addition we calculated two overall measures of hibernation efficiency. First, we calculated DML using the longest possible torpid-torpid measurement for each marmot-year. We reasoned that this sample would accurately reflect physiological efficiency of VIM under controlled ambient conditions, and therefore provide an appropriate measure for elucidating possible group or environmental effects. Second, we also calculated DML using weights obtained shortly before immergence and shortly after emergence (i.e., immergence-emergence measurements). This allowed comparison with published DML estimates obtained from free-ranging marmots (Armitage & Blumstein 2002). To minimize bias in our data we included only those marmots that were weighed within 3 weeks immediately prior to immergence, and weighed again within 3 weeks of spring emergence.

We hypothesized that mass loss rates might be influenced by age-class, sex, facility (which in this case constitutes the source of environmental variation) and group size (the social thermoregulation hypothesis). Management objectives were necessarily prioritized over experimental design ideals so it was not possible to equalize sample sizes among facilities or group sizes. We used t tests and ANOVA to test for differences in mass loss rates among groups.

## RESULTS

Most (64 of 69) radio-telemetered VIM survived hibernation and emerged in late April or early May (mean emergence date = 28 Apr, 95% CI = 26-30 Apr). These marmots entered hibernation in late September or early October of the previous year (mean immergence date = 3 Oct, 95% CI = 28 Sep-3 Oct). Three radio-telemetered marmots died in 1996 after being experimentally transplanted (Bryant *et al.* 2000). The Mount McQuillan reintroduction is notable because the animals immersed at the normal time into a single hibernaculum and then died; this case represents the only confirmed instance of winter mortality in VIM. Hibernation group sizes in the wild tended to be small (range = 1-5 marmots). On 11 occasions we documented successful hibernation of solitary adults. Yearlings sometimes hibernated apart from their parents ( $n = 3$ ), and in one case two radio-telemetered pups constructed a burrow and hibernated successfully after their mother was killed by a predator in June.

Marmots in captivity exhibited significantly shortened hibernation duration (Table 1). Emergence was typically five weeks earlier (mean = 24 Mar, 95% CI = 22-27 Mar) and immergence was 3 weeks later (mean = 14 Nov, 95% CI = 9-18 Nov) than observed in wild marmots. There were substantial between-facility differences in terms of environmental conditions experienced by marmots (Table 2). The shortest hibernation duration occurred in the warmer, dryer and more variable environment at Calgary Zoo. The longest duration and the closest approximation of natural hibernation timing occurred in the high elevation (1100 m) facility on Mount Washington.

Mass loss rates near the onset of hibernation were high (Figure 1). No similar pattern was visible near the end of hibernation. Marmots continued to lose mass during the first 2-3 weeks after spring emergence, but loss rates were similar to those experienced during hibernation. We interpret short-interval DML results as suggesting that the timing of emergence weight measurement is not critical for estimating overall hibernation efficiency. However large mass loss rates near the onset of hibernation suggest that slight differences in the timing of immergence weight measurement might produce substantially different DML estimates and confound interspecific comparisons of hibernation efficiency.

Using the longest possible torpid-torpid measurement intervals for each individual, DML in captive VIM averaged 0.95 (95% CI = 0.89 to 1.01,  $n = 102$ ). It was not possible to estimate mass loss for some individuals because weights were not obtained within three weeks of immergence or emergence dates. We found no significant influence as a result of environmental variation (different facilities  $F = 0.416$  with 3/98 df,  $P = 0.742$ ). Neither sex ( $t = 0.963$  with 99.4 df,  $P = 0.344$ ), nor age-class ( $F = 1.04$  with 10/90 df,  $P = 0.399$ , range = 0-11 years) were significant

factors. The effect of group size approached significance ( $F = 2.12$  with 3/98 df,  $P = 0.094$ , range = 1, 2, 3 or >3 marmots) and suggested that smaller mass loss rates occurred in groups including more than 2 marmots (Figure 2).

Relatively few ( $n = 23$ ) marmots were weighed both shortly before and after immergence, and shortly before and after emergence, but this subsample produced significantly different estimates of hibernation efficiency depending on the method used (Table 3). Mass loss rates calculated from torpid-torpid measurements were relatively small (73%) compared to those calculated from immergence-emergence measurements. The discrepancy is largely attributable to high rates of mass loss near the onset of hibernation. Our data are inadequate to estimate how much of this mass loss occurs shortly before immergence, and how much occurs immediately after immergence.

## DISCUSSION

One result of taking *M. vancouverensis* into captivity was to significantly alter hibernation behavior. Hibernation duration in captivity was 2/3rds of that observed in the wild, and this was manifested both by later timing of immergence (by six weeks) and earlier emergence (by five weeks). Given plans to restore wild marmot populations by reintroducing captive-bred individuals (Janz *et al.* 2000), we suggest that more work is needed to answer questions about how best to re-acclimatize marmots to natural conditions. We are encouraged that marmots housed at the new Mount Washington facility showed hibernation patterns that most closely approximated hibernation timing of their wild counterparts.

Published estimates of hibernation efficiency in marmots suggest considerable interspecific variation (Armitage & Blumstein 2000). Our results suggest that timing of measurements might bias such comparisons, particularly if weights are not obtained close to the date of actual immergence. We note that DML for wild *M. vancouverensis* was estimated at 1.37 by the above authors using late summer and early-spring records provided by us. This result is very similar to our estimate (DML = 1.32) from captive animals using weights obtained within three weeks of immergence and emergence. Under controlled environmental conditions it appears that *M. vancouverensis* is a relatively efficient hibernator when compared to other marmots. We found that average DML was close to 1.0, which corresponds closely to estimates for *M. flaviventris* but is about half of what has been reported for *M. monax* (Armitage *et al.* 2000). We caution that mass loss under field conditions might be larger if environmental conditions are more variable.

Arnold's (1990) social thermoregulation hypothesis has great relevance for VIM, particularly regarding whether planned reintroductions should involve complete social groups or whether releases of smaller numbers of marmots might be equally

effective. We note that group sizes and group compositions thought to be necessary to facilitate social thermoregulation rarely occur in VIM, especially in natural subalpine meadows. Interspecific variation in marmots probably reflects habitat conditions and differing evolutionary pressures (Armitage 2000). Natural VIM habitat is particularly rare and fragmented, consisting of small subalpine meadows that were historically surrounded by valleys containing mature coniferous forests. The restricted natural habitat has resulted in a highly pronounced metapopulation structure and unusual behavioral characteristics. In contrast to other alpine-dwelling marmots, most natural habitat patches contain a single social group and fewer than 5 adults. High levels of sociality, low levels of aggression, and large size of daily movements in VIM may constitute a direct evolutionary response to fragmented habitat conditions (Bryant & Janz 1996). We hypothesize that the same evolutionary pressures have encouraged *M. vanancouverensis* to become efficient hibernators. We found weak

evidence for social thermo-regulation in VIM. In terms of ensuring normal hibernation physiology, reintroductions involving large numbers of marmots are probably unnecessary.

#### ACKNOWLEDGEMENT

J. Carnio and C. Howell (Toronto Zoo), R. Wenman (Calgary Zoo), and G. Blankstein (Mountain View Farm) provided weight data from captive marmots. Many people participated in monitoring of marmots in the field, including D. Doyle, L. Dyck, J. Lewis, G. MacDermott, S. Pendergaast, W. Swain, and L. Wilson. We also thank J. Vallance of West Coast Helicopters. Funding in some years was provided by Forest Renewal B.C., Habitat Conservation Trust Fund, BC Environment, World Wildlife Fund (Canada), TimberWest Limited, MacMillan Bloedel Limited (now Weyerhaeuser), Environment Canada (Vancouver Island Marmot Recovery Programme) and a large number of private donors. Since 1999 the authors and field crews have been supported by the non-profit Marmot Recovery Foundation (MRF). We thank K. Armitage and D. Blumstein for providing helpful comments on the manuscript.

Table 1: Duration of hibernation in captive and wild marmots. *Durée de l'hibernation chez les marmottes captives et sauvages.*

Facility <i>Installation</i>	<i>N</i> <sup>1</sup>	Immergence (SD in days) <i>Entrée (ET en jours)</i>	Emergence (SD in days) <i>Sortie (ET en jours)</i>	Duration (SD in days) <i>Durée (ET en jours)</i>
Calgary Zoo	44	18 Nov (15.4)	29 Mar (8.0)	131 (18.0)
Mountain View	21	14 Nov (7.2)	2 Apr (2.5)	139 (6.3)
Toronto Zoo	44	4 Nov (17.3)	24 Mar (14.7)	144 (19.8)
Mount Washington	7	1 Nov (9.5)	11 Apr (2.1)	161 (11.6)
Wild population	66	3 Oct (6.0)	3 May (7.1)	210 (7.6)

<sup>1</sup> Number of marmot hibernation-years. *Nombre de marmottes-ans.*

Table 2: Variation in ambient temperatures and relative humidity within empty nest boxes from 17 November through 1 April at captive facilities. *Variation des températures et d'humidité relative ambiantes dans des cages d'élevage vides du 17 novembre au 1er avril.*

Facility <i>Installation</i>	Mean <i>Moyenne</i>	Max	Min	Mean daily max-min <i>Moyenne max-min jour</i>	SD daily max-min <i>ET journalier max-min</i>
<b>Temperature (°C)</b>					
Toronto Zoo <sup>1</sup>	6	-	-	-	-
Calgary Zoo	8.7	23.6	0.7	1.7	1.3
Mountain View	6.0	9.0	4.2	0.8	0.7
Mount Washington	6.1	7.4	4.6	0.4	0.2
<b>Relative humidity (%)</b>					
Toronto Zoo <sup>1</sup>	70	-	-	-	-
Calgary Zoo	28.1	43.7	23.6	2.5	3.3
Mountain View	82.7	86.4	76.1	0.5	0.5
Mount Washington	47.7	74.5	24.9	0.3	0.1

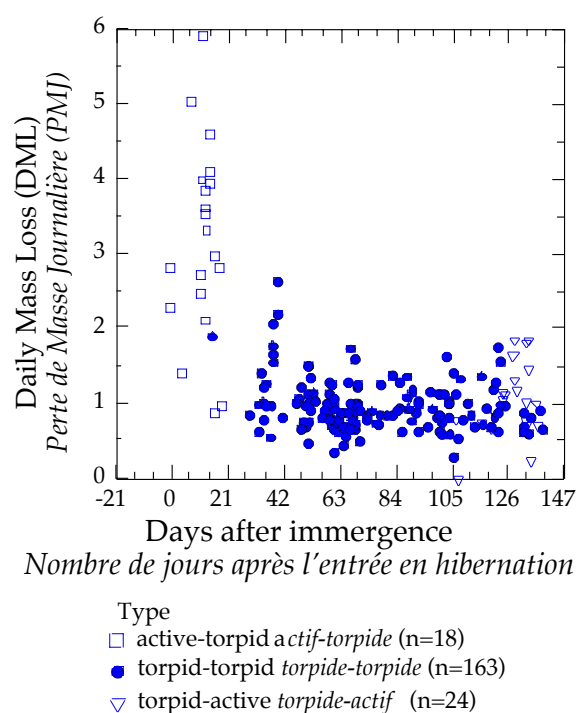
For each facility the sample reflects  $n=140$  days and 3360 hourly measurements, except at Mount Washington, for which the data reflect 122 days and 2928 hourly measurements<sup>1</sup> No control datalogger was used in the climate-controlled Toronto Zoo facility. *Pour chaque installation, l'échantillon porte sur  $n=140$  jours et 3360 heures d'observation, sauf au Mont Washington où les données portent sur 122 jours et 2928 heures d'observation. Aucun enregistrement des données de contrôle n'a été réalisé dans l'installation aux conditions contrôlées du zoo de Toronto.*

**Table 3:** Daily mass loss (DML) estimated from immergence-emergence and torpid-torpid weight records from 23 marmots housed at Toronto Zoo. The variables  $T_{immerge}$  and  $T_{emerge}$  reflect timing of measurements relative to actual immergence and emergence (in days). Data are means ( $\pm$ SD). *Perte journalière de masse (PMJ) estimée à partir des poids d'entrée-sortie d'hibernation et de torpeur enregistrés chez 23 marmottes du zoo de Toronto.  $T_{entrée}$  et  $T_{sortie}$  : moment des mesures par rapport à l'entrée et la sortie effective d'hibernation (en jours). Les données sont des moyennes ( $\pm$  ET).*

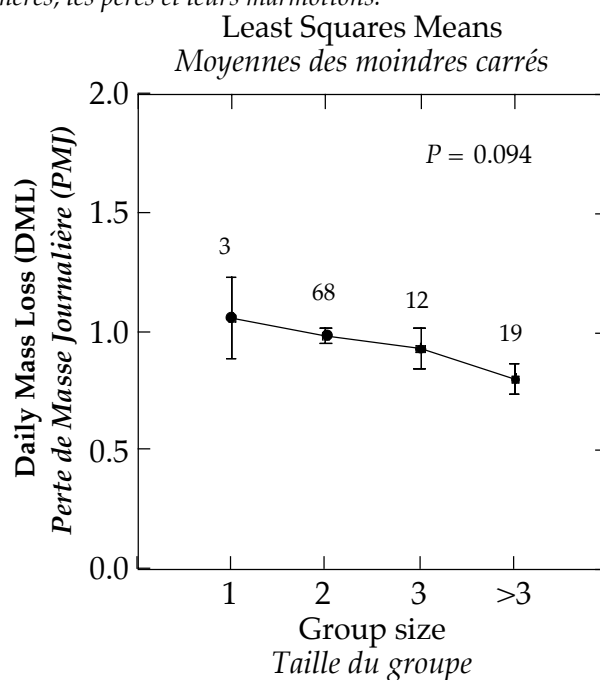
Variable	Immergence-emergence measurements <i>Mesures entrée-sortie</i>	Torpid-torpid measurements <i>Mesures torpeur</i>	$t^{\dagger}$	df <i>ddl</i>	$P$
DML <i>PMJ</i>	1.32 (0.31)	0.97 (0.33)	4.99	22	<0.001
$T_{immerge}$	-4.35 (5.84)	31.22 (16.42)			
$T_{entrée}$					
$T_{emerge}$ $T_{sortie}$	2.78 (3.10)	-7.83 (10.70)			

$^{\dagger}$  Paired-sample t test. *Test de t pour échantillons appariés.*

**Figure 1:** Daily mass loss (DML) of hibernating *M. vancouverensis* in captivity. Data reflect between-measurement intervals spanning less than six weeks (42 days) involving 102 individual marmots at 4 captive facilities. Cumulatively the data suggest relatively high proportional mass loss near the onset of hibernation. *Perte de Masse Journalière (PMJ) de M. vancouverensis en captivité. Les données portent sur des intervalles entre les mesures inférieurs à 6 semaines (42 jours) et sur 102 marmottes de 4 installations d'élevage. L'ensemble des données suggère qu'une proportion relativement élevée de perte de masse est associée à l'entrée en hibernation.*



**Figure 2:** Daily mass loss (DML) of hibernating *M. vancouverensis* in captivity as a function of group size. Data are least squares means  $\pm$  SE calculated from the longest torpid-torpid interval for each individual. Groups including 5 ( $n = 14$  animal-years) or 6 marmots ( $n = 5$  animal-years) were pooled ( $>3$  marmots) to minimize bias from small sample sizes; these groups invariably represented mothers, fathers and pups. *Perte de masse journalière (PMJ) de M. vancouverensis en captivité en fonction de la taille du groupe. Les moyennes des moindres carrés  $\pm$  ET calculées à partir de l'intervalle torpeur-torpeur le plus long pour chaque individu. Les groupes comprenant 5 ( $n = 14$  animaux ans) ou 6 marmottes ( $n = 5$  animaux-ans) ont été regroupés ( $>3$  marmottes) pour minimiser le biais dû aux petits échantillons ; ces groupes représentent les mères, les pères et leurs marmottes.*



## INTRODUCTION

Les 14 espèces de marmottes connues hibernent, mais présentent d'importantes variations du réglage temporel et de la perte de masse au cours de l'hibernation (Armitage & Blumstein 2000). On considère que les pertes de masse influencent la survie hivernale, particulièrement chez les antenais (jeunes d'un-an) qui subissent leur première hibernation (Arnold 1990, Rymalov & Maximov 1992). Arnold (1990, 1992, 1993) a montré que l'hibernation en groupe des marmottes alpines *Marmota marmota* s'accompagne d'une réduction de la perte de masse et d'une augmentation de la survie. Les groupes d'hibernants nombreux ont plus de succès que les petits, les femelles adultes et sub-adultes dépensent une part de leurs réserves de graisse pour compenser la capacité de survie à l'hibernation plus faible des marmottons. La thermorégulation sociale peut avoir des implications pratiques dans la gestion des marmottes, surtout chez la marmotte de l'île de Vancouver *Marmota vancouverensis* qui est sévèrement menacée (Janz et al. 2000). Cette espèce compte parmi les créatures les plus rares du monde et a été décrite comme le "Panda du Canada" (Wilson 2001). Leurs populations sont d'environ 100 animaux : 63 en captivité et environ 30 restant dans la nature (Vancouver Island Marmot Recovery Team meeting, 23 oct. 2002). Un programme de rétablissement basé sur l'élevage de marmottes en captivité et leur réintroduction est en cours (<http://www.marmots.org>).

Le succès de la réintroduction d'animaux menacés dépend de la conservation, par les animaux élevés en captivité, des comportements nécessaires à la survie dans le milieu (Griffith et al. 1989). Le maintien d'un comportement d'hibernation approprié est particulièrement important pour les marmottes. La première réintroduction de marmottes de Vancouver a échoué suite à la mort pendant l'hiver de quatre individus du même terrier (Bryant et al. 2000). La thermorégulation sociale pourrait avoir de profondes implications quant au choix des animaux à relâcher. Spécialement, si *M. vancouverensis* régule sa température socialement, il serait recommandé de lâcher des groupes sociaux formés en captivité en espérant qu'ils hiberneront ensemble. Au contraire, si *M. vancouverensis* ne présente pas une telle thermorégulation, les options de lâcher sont plus variées et il est possible de réintroduire avec profit des couples ou des marmottes solitaires en "renforcement" (Ramousse et al. 1992).

Dans cet article, nous décrivons le comportement d'hibernation des marmottes sauvages et captives. Notre objectif principal est de vérifier si le réglage temporel de l'hibernation est modifié par la captivité. Notre second objectif est d'évaluer l'efficacité de l'hibernation et de déterminer si l'hypothèse de la thermorégulation sociale s'applique à *M. vancouverensis*.

## METHODES

Les populations, les aires étudiées, les techniques radio-téléométriques, les données du suivi à long terme (1972-en cours) ont été décrites (Bryant 1996, Bryant & Janz 1996, Bryant et al. 2000). Nous avons recueilli

les données de sortie et d'entrée en hibernation d'animaux suivis par télémétrie pour estimer le réglage de l'hibernation de marmottes sauvages. Cette approche minimiserait les biais potentiels dus à la supposition que l'absence de marmotte marquée à l'oreille et la présence d'un terrier bouché indiquent qu'une marmotte y hiberne. Dans quelques cas, nous avons la preuve que des marmottes marquées mais non-équipées d'émetteurs ont hiberné avec succès dans un terrier donné, mais ces données n'ont pas été utilisées pour éviter le risque de privilégier "l'échantillonnage des survivants" (White & Garrott 1990).

De 1992 à 1995, les enregistrements de sortie d'hibernation ont été obtenus par des observateurs se déplaçant à pied ou à skis d'un site à l'autre. Cette difficulté a été réduite dès 1966 avec les survols printaniers d'hélicoptères. La plupart des sites pouvait être survolé en deux ou trois heures dans une zone de 1000 km<sup>2</sup> autour des lacs de Nanaimo. Les tunnels d'émergence peuvent être facilement détectés de l'air. L'abondance relative de traces fraîches ou le degré de fonte de la neige autour de ces ouvertures permettent d'estimer le moment de sortie d'hibernation à quelques jours près. Nous avons exclu les données d'émergence n'ayant pas pu se produire au cours de la semaine précédente. Les dates d'entrée en hibernation ont été obtenues en comparant les dates des derniers enregistrements radio hors terriers avec les observations de terriers bouchés et la confirmation de la présence de ces individus dans un hibernaculum particulier.

Les dates d'émergence et de sortie des marmottes captives ont été obtenues à partir des notes fournies par le personnel des zoos. Pour définir la période d'hibernation, nous avons considéré qu'une marmotte non observée trois jours consécutifs en automne était entrée en hibernation et qu'une marmotte vue trois jours de suite au printemps en était sortie. Il n'est pas possible de distinguer les animaux qui ont hiberné ensemble mais ont émergé des jours différents, aussi la première marmotte observée indique la date de sortie du groupe entier. Le protocole expérimental exigeait la mesure mensuelle des masses au cours de l'hibernation, mais en pratique, les limitations dues à la main d'œuvre et les inquiétudes concernant le bien-être des marmottes expliquent que les intervalles entre les mesures ont été souvent plus longs. Nous avons estimé l'efficacité d'hibernation à l'aide de la formule modifiée d'Armitage et al. (2000) de l'indice de perte de masse spécifique journalier (PMJ), pour lequel :

$$PMJ = \Delta \text{masse}_{t1-t2} / \text{masse}_{t1} / \text{moment}_{t1} - \text{moment}_{t2}$$

Notre procédure est la même que celle d'Armitage et al. (2000), mais nous avons exprimé  $\Delta$ masse en grammes et la masse en kg, au lieu de mg et g respectivement. Nous avons calculé la PMJ pour tous les intervalles entre les mesures de moins de six semaines pour évaluer si les pertes de masse changent au cours de l'hibernation. Nous avons codé les PMJ pour les périodes d'entrée en hibernation (activité-torpeur), de l'hibernation (torpeur) ou de fin d'hibernation (torpeur-activité). De plus, nous avons calculé deux mesures générales de l'efficacité de l'hibernation. D'abord, nous avons calculé les PMJ sur la base de la mesure de torpeur la plus longue de chaque

marmotte. En considérant que cet échantillon représente précisément l'efficacité physiologique de *M. vancouverensis* en conditions ambiantes contrôlées, il fournirait donc une mesure appropriée pour mettre en lumière les effets possibles du groupe ou du milieu. Puis, nous avons calculé les PMJ à l'aide des poids obtenus juste avant l'entrée et après la sortie d'hibernation. Ceci permet la comparaison avec les PMJ obtenues chez des marmottes sauvages (Armitage & Blumstein 2002). Pour limiter les biais de nos données, nous avons utilisé seulement les marmottes pesées au cours de trois semaines précédant l'entrée et ensuite au cours des trois semaines après la sortie printanière.

Nous avons fait l'hypothèse que les pertes de masse peuvent être influencées par les classes d'âge, de sexe, les facilités d'élevage (source de variation du milieu) et la taille de groupe (hypothèse de la thermorégulation sociale). Les objectifs de gestion ont eut la priorité sur les protocoles expérimentaux idéaux, aussi n'a-t-il pas été possible d'égaliser la taille des échantillons parmi les facilités ou les tailles de groupe. Les différences de taux de perte de masse entre groupes ont été testées avec le *t* test et l'ANOVA.

## RESULTATS

La majorité des marmottes de l'île de Vancouver avec émetteur radio (64 sur 69) ont survécu à l'hibernation. Elles sont sorties fin avril ou début mai (moyenne = 28 Avril, IC 95 % = 26-30 avril) et entrées en hibernation fin septembre ou début octobre de l'année précédente (moyenne = 3 octobre, IC 95 % = 28 septembre-3 octobre). Trois des marmottes sont mortes en 1996 après l'implantation d'émetteur radio (Bryant et al. 2000). La réintroduction du Mont McQuillan est remarquable car les animaux ont hiberné au moment normal puis sont morts ; seul cas de mortalité hivernale connu chez cette espèce. Dans la nature, la taille des groupes d'hibernants tend à être faible (de 1-5 marmottes). Onze mâles solitaires ont hiberné avec succès. Des antenais hibernent, parfois, sans leurs parents (*n* = 3) et dans un cas, deux marmottons avec émetteurs ont creusé un terrier et ont hiberné avec succès après la mort de leur mère, tuée par un prédateur en juin.

La durée d'hibernation des marmottes captives est significativement réduite (Table 1). La sortie est plus précoce de 5 semaines (moyenne = 24 mars, IC 95 % = 22-27 mars) et l'entrée plus tardive de 3 semaines (moyenne = 14 novembre, IC 95 % = 9-18 novembre) que chez les marmottes sauvages. Il y a des différences marquées entre les conditions des milieux d'élevage des marmottes (Table 2). Le milieu plus chaud, plus sec et plus variable du zoo de Calgary a produit une période d'hibernation plus courte. L'installation du Mont Washington a produit la durée d'hibernation la plus longue et la plus proche de celle observée dans le milieu naturel.

Les pertes de masse à l'approche de l'entrée en hibernation, mais non juste après sa fin, sont élevées (Figure 1). Lors des 2-3 semaines suivant la sortie printanière, les marmottes perdent du poids, mais ces pertes sont similaires à celles observées pendant l'hibernation. Les PMJ des intervalles courts suggèrent que le réglage de la mesure du poids à l'émergence n'est

pas critique pour l'estimation de l'efficacité globale de l'hibernation. Cependant, l'importance de ces pertes en début d'hibernation suggèrent que de faibles différences dans le réglage de la mesure du poids d'entrée d'hibernation peuvent entraîner d'importantes différences des PMJ et confondre les comparaisons interspécifiques de l'efficacité de l'hibernation.

En utilisant les intervalles des mesures de torpeur les plus longs pour chaque individu, la PMJ des *M. vancouverensis* captives est en moyenne de 0,95 (IC 95 % = 0,89 à 1,01, *n* = 102). Il n'a pas été possible d'estimer la perte de masse de certains individus car leur masse n'a pas pu être mesurée dans les trois semaines avant l'entrée ou après la sortie d'hibernation. Ni les variations du milieu (entre différentes installations *F* = 0,416 ; ddl de 3/98 ; *P* = 0,742), ni les classes de sexe (*t* = 0,963 ; ddl de 99,4 ; *P* = 0,344), ni les classes d'âge (*F* = 1,04 ; ddl de 10/90 ; *P* = 0,399 ; étendue = 0-11 ans) ne sont des facteurs significatifs. L'effet de la taille du groupe approche de la significativité (*F* = 2,12 ; ddl de 3/98 ; *P* = 0,094, étendue = 1, 2, 3 ou >3 marmottes) et suggère que les pertes de masse des groupes > à 2 marmottes sont plus faibles (Fig. 2).

Peu de marmottes (*n* = 23) ont été pesées, à la fois, peu avant et après l'entrée en hibernation, mais cet échantillon produit des estimations significativement différentes de l'efficacité d'hibernation suivant la méthode utilisée (Table 3). Les pertes de masse calculées à partir des mesures de torpeur sont relativement faibles (73 %) comparées à celles calculées à partir des mesures d'entrée-sortie. La divergence est largement due aux fortes pertes de masse à proximité du début d'hibernation. Nos données sont inadéquates pour estimer quelle perte de masse se produit peu avant l'entrée en hibernation et quelle perte de masse se produit juste avant l'entrée en hibernation.

## DISCUSSION

L'un des résultats du maintien en captivité de *M. vancouverensis* est l'altération significative du comportement d'hibernation. Sa durée en captivité est de 2/3 celle des animaux sauvages, ce qui se manifeste par un retard de l'entrée en hibernation (six semaines) et une émergence plus précoce (cinq semaines). Étant donné les plans de restauration des populations de marmottes sauvages en lâchant des individus élevés en captivité (Janz et al. 2000), nous suggérons que plus d'études sont nécessaires pour pouvoir dire quelle est la meilleure façon de réacclimater les marmottes dans des conditions naturelles. Nous sommes encouragés par le fait que les marmottes élevées dans la nouvelle installation du Mont Washington présentent des canevas d'hibernation qui s'approchent approximativement de ceux de leurs congénères sauvages.

Les estimations de l'efficacité de l'hibernation des marmottes suggèrent l'existence de variations interspécifiques considérables (Armitage & Blumstein 2000). Nos résultats suggèrent que le moment des mesures peut biaiser de telles comparaisons, surtout si les masses ne sont pas mesurées à proximité de la date effective d'entrée en hibernation. La PMJ des *M. vancouverensis* sauvages a été estimée à 1,37 par les auteurs précédents utilisant les enregistrements des

poids de fin d'été et de début de printemps que nous avons fourni. Ce résultat est proche de notre estimation (PMJ = 1,32) pour les animaux captifs en utilisant les poids obtenus au cours des trois semaines de l'entrée et de la sortie d'hibernation. En conditions de milieu contrôlées, il semble que *M. vancouverensis* soit un hibernant relativement efficace comparé aux autres marmottes. Nous avons montré que la PMJ moyenne est proche de 1,0 ce qui correspond étroitement aux estimations de *M. vancouverensis* mais ce qui est à peu près la moitié de celle rapportée pour *M. monax* (Armitage et al. 2000). Nous soulignons que les pertes de masse dans les conditions naturelles peuvent être plus importantes si les conditions du milieu sont plus variables.

La théorie de thermorégulation sociale (Arnold 1990) est d'un grand intérêt pour *M. vancouverensis* particulièrement en ce qui concerne la planification des réintroductions : devrait-elle impliquer des groupes sociaux complets ou des lâchers de groupes de marmottes plus petits ? Nous avons observé que la taille et la composition des groupes nécessaires à la facilitation de la thermorégulation sociale se manifestent rarement chez *M. vancouverensis*, surtout dans les prairies alpines naturelles. Les variations interspécifiques chez les marmottes reflètent probablement des conditions d'habitats et des pressions évolutives différentes (Armitage 2000). Les habitats naturels de la marmotte de Vancouver sont rares et fragmentés, formés de petites prairies sub-alpines entourées, historiquement, par des vallées avec des forêts de conifères matures. Ceci s'est

traduit par une structure métapopulationnelle très marquée et des comportements inhabituels. Contrairement aux autres marmottes alpines, la plupart de ces parcelles contient un groupe social unique et moins de 5 adultes. Des niveaux élevés de socialité, des niveaux faibles d'agressivité et d'importants déplacements journaliers chez *M. vancouverensis* peuvent constituer une réponse évolutive aux conditions fragmentées d'habitat (Bryant & Janz 1996). Nous suggérons que ces pressions évolutives ont entraîné cette marmotte à devenir un hibernant efficace. Mais les preuves d'une thermorégulation sociale chez cette espèce sont faibles. Pour assurer une physiologie normale de l'hibernation, les réintroductions impliquant de grands nombres de marmottes ne sont probablement pas nécessaires.

#### REMERCIEMENTS

J. Carnio & C. Howell (Toronto Zoo), R. Wenman (Calgary Zoo) et G. Blankstein (Mountain View Farm) ont fourni les données de masse des marmottes captives. De nombreuses personnes ont participé au suivi des marmottes dans leur milieu, dont D. Doyle, L. Dyck, J. Lewis, G. MacDermott, S. Pendergaast, W. Swain et L. Wilson. Nous remercions aussi J. Vallance des West Coast Helicopters. Le financement a été assuré au cours des années par Forest Renewal B.C., Habitat Conservation Trust Fund, BC Environment, World Wildlife Fund (Canada), TimberWest Limited, MacMillan Bloedel Limited (maintenant Weyerhaeuser), Environment Canada et un grand nombre de donateurs privés. Depuis 1999, les auteurs et les équipes de terrain ont été financés par la Marmot Recovery Foundation.

#### RÉFÉRENCES. REFERENCES

- ARMITAGE K.B. 2000. The evolution, ecology and systematics of marmots. *Oecologia Montana*, 9: 1-18.
- ARMITAGE K.B. & BLUMSTEIN D.T. 2000. Body-mass diversity in marmots. In *Holarctic Marmots as a Factor of Biodiversity*, K.B. Armitage & V.U. Rumianstev eds., ABF Publishing House (Moscow), 22-40.
- ARMITAGE K.B., WOODS B.C. & SALSURY C.M. 2000. Energetics of hibernation in woodchucks (*Marmota monax*). In *Life in the Cold*, G. Heldmaier & M. Klingenspor, eds., Springer, New York, 73-80.
- ARNOLD W. 1990. The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 27: 239-246.
- ARNOLD W. 1992. Social evolution and obligatory group hibernation in marmots. In *Proceedings, 1st International Symposium on Alpine Marmot and Genus Marmota*, B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi & E. Macchi, eds., Dipartimento di Produzioni Animali, Epidemiologia et Ecologia (Torino, Italy). 268 pp.
- ARNOLD W. 1993. Energetics of social hibernation. In *Life in the cold: ecological, physiological, and molecular mechanisms*, C. Carey, G.L. Florant, B.A. Wunder & B. Horwitz, Eds., Westview Press (Boulder, CO), 65-80.
- BRYANT A.A., SCHWANTJE H.M. & DEWITH N.I. 2000. Disease and unsuccessful reintroduction of Vancouver Island marmots (*Marmota vancouverensis*). In *Holarctic Marmots as a Factor of Biodiversity*, K.B. Armitage & V.U. Rumianstev, Eds, ABF Publishing House (Moscow), 101-107.
- BRYANT A.A., & JANZ D.W. 1996. Distribution and abundance of Vancouver Island Marmots (*Marmota vancouverensis*). *Canadian Journal of Zoology*, 74: 667-677.
- BRYANT A.A. 1996. Reproduction and persistence of Vancouver Island marmots (*Marmota vancouverensis*) in natural and logged habitats. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 678-687.
- GRIFFITH B., SCOTT J.M., CARPENTER J.W. & REED C. 1989. Translocation as a species management tool: status and strategy. *Science*, 245: 477-480.
- JANZ D.W., BRYANT A.A., DAWE N.K., SCHWANTJE H., HARPER B., NAGORSEN D., DOYLE D., DELARONDE M., FRASER D., LINDSAY D., LEIGH-SPENCER S., McLAUGHLIN R. & SIMMONS R. 2000. National Recovery Plan for the Vancouver Island Marmot (2000 Update). Report No. 19, Recovery of Nationally Endangered Wildlife (Ottawa, ON), 34 pp.
- RAMOUSE R., MARTINOT J.P. & LE BERRE M. 1992. Twenty years of re-introduction policy of alpine marmots from the national park of La Vanoise (French Alps). In *First International Symposium on Alpine Marmot and Genus Marmota*, B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi and E. Macchi, Eds, 171-177.
- RYMALOV I.V. & MAXIMOV A.Y. 1992. Hibernation of marmots in captivity. In *Proceedings, 1st International Symposium on Alpine Marmot and Genus Marmots*, B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi & E. Macchi, Eds, Dipartimento di Produzioni Animali, Epidemiologia et Ecologia (Torino, IT), 63-66.
- WHITE G.C. & GARROTT R.A. 1990. *Analysis of Wildlife Radio-tracking Data*. Academic Press (San Diego, CA). 620 pp.
- WILSON E.O. 2002. *The Future of Life*. Alfred A. Knopf (New York, NY), 229 pp.