

TIMING OF HIBERNATION IMMERGENCE AND EMERGENCE IN WOODCHUCKS
(*MARMOTA MONAX*)

REGLAGE DE L'ENTREE ET SORTIE D'HIBERNATION CHEZ LA MARMOTTE COMMUNE
(*MARMOTA MONAX*)

РЕГУЛЯЦИЯ ВПАДЕНИЯ И ВЫХОДА ИЗ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ
У АМЕРИКАНСКОГО СУРКА (*MARMOTA MONAX*)

Stam. M. ZERVANOS

Department of Biology, Pennsylvania State University, P.O. Box 7009, Reading, PA 19610-6009 USA (e-mail:
smz1@psu.edu)

Les températures corporelles centrales ont été recueillies de façon continue à partir de 32 marmottes communes sauvages (Marmota monax) au cours de quatre saisons d'hibernation de l'automne 1998 au printemps 2002. La date moyenne de l'entrée en hibernation ($314,7 \pm 16,6$) suit la date de la première torpeur ($311,1 \pm 11,4$), alors que la date moyenne de sortie d'hibernation ($035,4 \pm 10,7$) précède la date moyenne du dernier réveil ($058,7 \pm 3,9$). La durée moyenne de l'hibernation ne diffère pas significativement entre les saisons et elle est en moyenne de $114,3 \pm 4,7$ jours. En automne, un nombre significatif d'entrée dans la première phase de torpeur se produit de nuit, entre 18:47 et 22:49 h, alors qu'au printemps un nombre significatif de réveils de la dernière période de torpeur se manifestent entre 05:29 et 09:10 h. Les marmottes communes maintiennent un comportement rythmique qui optimise leur valeur sélective dans un milieu prédictible quant à l'organisation des saisons, mais variable annuellement avec les conditions climatiques proximales.

Mots clés : rythmes biologiques, émergence, hibernation, *Marmota monax*, marmotte commune.

Температура тела 32 сурков регистрировалась на воле на протяжении четырех сезонов зимней спячки с осени 1998 до весны 2002 года. За средней датой впадения в спячку ($314,7 \pm 16,6$) следовала дата первого оцепенения ($311,1 \pm 11,4$), тогда как средней дате выхода из зимней спячки ($035,4 \pm 10,7$) предшествовала средняя дата пробуждения ($058,7 \pm 3,9$). Средняя продолжительность зимней спячки не отличалась между разными сезонами и представляла собой $114,3 \pm 4,7$ дня. Осенью значительное число впадений в первую фазу оцепенения происходила ночью между 18:47 и 22:49, тогда как весной значительная число пробуждений от заключительного периода оцепенения приходилась на утренние часы между 05:29 и 09:10. Американские сурки поддерживают поведение подчиняющееся ритму, который оптимизирует их селективное значение в среде естественного сезонного цикла с годовыми вариациями климатических условий.

Ключевые слова: биологический ритм, зимняя спячка, пробуждение, *Marmota monax*, американский сурок.

Body core temperatures were collected on a continuous basis from 32 free-ranging woodchucks (*Marmota monax*) during four hibernation seasons from autumn 1998 to spring 2002. The mean date of immergence (314.7 ± 16.6) followed mean date of first torpor (311.1 ± 11.4), while mean date of emergence (035.4 ± 10.7) preceded mean date of final arousal (058.7 ± 3.9). The average length of hibernation was not significantly different among hibernation seasons and averaged 114.3 ± 4.7 days. In autumn significant number of declines into first torpor bout occurred at night, between 18:47 and 22:49 h, while in the spring a significant number of arousals from the final torpor bout occurred between 05:29 and 09:10 h. Woodchucks maintain rhythmic behavior which optimizes their fitness in an environment that is predictable in the timing of the overall seasons, but variable, on a year to year basis, in proximate weather conditions.

Keywords: biological rhythms, emergence, hibernation, immergence, *Marmota monax*, woodchucks.

INTRODUCTION

Timing of immergence and emergence is critical to the strategy of mating and energy conservation in hibernators. A hibernation season that is too short or too long can reduce fitness by utilizing too much energy during hibernation (thus reducing energy for reproduction and survival upon emergence) or by reducing survival of young by an early or late parturition.

In *Marmota monax* length of the hibernation season at a given location appears to be consistent

and is characterized by a predictable timing of immergence and emergence (Davis 1967, 1976; Zervanos & Salsbury 2003). This is important, for if mating occurs too early, young would be weaned at a time in the spring when food is still limited. If it occurs too late, young would not have sufficient time to gain their critical hibernation mass (Davis 1976; Zervanos & Salsbury 2003).

Previous studies have identified sex, age, and environmental and physiological conditions as factors affecting time of immergence and

emergence (Murie & Michener 1984; Barash 1989). In the present study radio-telemetry and field observations were used to investigate the timing of immergence and emergence of free-ranging woodchuck (*Marmota monax*) over a four year period. Assessing the factor, which may influence this timing, was a primary objective of my study.

MATERIALS AND METHODS

The study was conducted over 4 hibernation seasons from 15 October 1998 to 15 March 2002 on the Pieffer Farm of the Pennsylvania State University's Berks Campus located in southeastern Pennsylvania (75°22' W; 40°22' N). An estimated population of 46 woodchucks (*M. monax*) inhabits the farm, primarily along the ecotones of the woodlots and fields (Zervanos and Salsbury 2003).

Radio-telemetry was used to monitor hourly body temperature (T_b) from free-ranging adult woodchucks (Zervanos and Salsbury 2001). At any given time during the study, 6 to 14 woodchucks were simultaneously monitored using surgically implanted intraperitoneal temperature transmitters (model IMP/300/L, Telonics, Mesa, Arizona). Temperature transmitters (model, MOD-205, Telonics) were also placed 2-3 m into 4 woodchuck burrows to monitor burrow temperatures. Another transmitter was placed in an outdoor weather station to monitor ambient temperature. All transmitters provided a 0.2 °C resolution through the entire period of data collection. Telemetry data were automatically recorded with a data acquisition system (Zervanos and Salsbury 2001). During the first 2 hibernation seasons (1998-99 and 1999-00), times of immergence and emergence were determined by placing straw in all the entrances of inhabited burrows. The entrances were examined for disturbance of the straw 3 times per week. During the last two years (2000-01 and 2001-02) times of immergence and emergence of all telemetered animals were monitored by placing infrared motion triggered cameras at burrow entrances. Along with a photograph of the animal, the camera recorded date and time of immergence or emergence.

Body temperatures were analyzed via an Excel (version 5.0.2, Microsoft Corporation, Redmond, Washington) spreadsheet program. Hibernation season was measured from date of first deep torpor bout in autumn to date of arousal from final deep torpor bout in spring. First torpor was defined as the date and time when T_b reached 20°C during entrance into the first deep torpor bout. I defined deep torpor as the period of low stable $T_b < 20^\circ\text{C}$. Final arousal was defined as the date and time when T_b reached 20°C during arousal from the last deep torpor bout. Date of immergence was defined as the last day the woodchuck was monitored above ground in autumn and date of emergence was defined as the first date the woodchuck was monitored above ground in the spring.

Circular statistics (Batschelet 1981) were used to test significance of time of day for both decline into first torpor and arousal from final torpor. Data clustering were tested for significance using Raleigh's Test and differences between mean vectors were tested using Watson's F-test for circular means. The dates of immergence, emergence, first torpor, and final torpor and length of hibernation season were analyzed in separate repeated-measures 3-way analysis of variance (ANOVA) where sex, year, and body mass were designated as main effects in a general linear model. Significance was assigned based on a probability of $\alpha < 0.05$. All repeated-measures ANOVA and post-hoc tests (Tukey and Student's t-test) were performed using Minitab statistical software (Release 13 for Windows, Minitab Incorporated, State College, Pennsylvania). I examined relationships of immergence, emergence, first torpor, and final torpor dates to burrow and ambient temperatures by calculating Spearman's correlation coefficients.

RESULTS

Over the four year study period, there was no significant difference between female and male woodchucks in their date of first torpor in autumn or final arousal in spring (Table 1). The mean date of first torpor for all animals was 311 (7 November) and the mean date of final arousal from hibernation was 59 (28 February). There was a greater variation (F-test, $P = 0.13$) in dates of initiation of hibernation in autumn than in dates of final arousal in spring. For all animals studied, the mean length of the hibernation season was 114.3 days. However, males did exhibit significantly shorter ($P < 0.05$) hibernation seasons; 106.6 days compared to 116.8 days for females. Except for this interaction, no other significant effects were observed between dates of first and final torpor or length of hibernation and age, year, or body mass. However, only animals one year or older were used in this study. Mean burrow temperatures during the four hibernation seasons were not significantly different and averaged 7.5 ± 0.2 °C. Hibernation season ambient temperatures ranged from a mean of 3.8 °C during 1998-99 to a mean of 2.6 °C during 2000-01. I found no correlation between dates of first and final torpor or length of hibernation and ambient or burrow temperatures.

Entry into first torpor occurred predominantly in early evening hours, during the woodchucks' normal inactive period (Fig. 1A). Circular statistics revealed a significant mean vector clustered around 20:48 h ($P < 0.001$), with a 95% confidence interval of 4 h (from 18:47 to 22:49). In spring, final arousal occurred predominantly in early morning hours, at the beginning of the woodchucks' normal active period (Fig. 1B). Circular statistics revealed a significant mean vector clustered around 07:19 h ($P < 0.001$), with a 95% confidence interval of 3.7 h (from 05:29 to 09:10). The mean vectors between

first torpor and final arousal were significantly different ($P < 0.001$).

Monitoring of burrow entrances indicated that after their first torpor bout some (7 of 18 observations) woodchucks emerged from their burrow at least once before final immergence in autumn. The mean date of immergence (Table 1) was variable, 314.7 ± 12.6 (11 November). In spring, most (16 of 20 observations) woodchucks emerged aboveground 2 to 4 weeks before their last torpor bout with a mean date of emergence of 035.4 ± 10.7 (4 February). Although males "tended" to immerge later and emerge earlier than females, no significant difference was observed (Table 1). This may have been caused by large individual variation in hibernation behavior observed in this population. Upon emergence, males tended to move within a given territory, often visiting female burrows. Females, however, tended to stay close to their burrows. For example, on February 15, 2002, using infrared triggered cameras, a male was observed at the entrance of a female's burrow about 200 m from his burrow. The female emerged at this time and the male stayed with her for 2 days before moving on to another female's burrow. After these visits, all 3 animals remained alone in their burrows and continued to enter into deep torpor bouts before their final arousal. Although this was the general pattern of immergence and emergence, some individual variations occurred. For example, during each of the 4 hibernation seasons 1 or 2 woodchucks of both sexes never entered into deep torpor and moved between selected burrows. Others exhibited only one or 2 short deep torpor bouts with several immergence and emergence episodes. On one occasion, a female, under snow cover conditions, traveled 110 m, entered a male's burrow, and stayed for several days before returning to her burrow. No significant correlation was found between immergence dates and ambient or burrows temperatures. However, the observed emergence dates tended ($r = 0.63$) to occur on relative warm days with mean ambient temperatures of 6.7 ± 4.2 °C.

DISCUSSION

Although both sexes exhibited similar dates of first torpor and final arousal, the length of the hibernation season was significantly shorter for males than for females (Table 1). This seeming contradiction is explained by examining the mean dates of first torpor and final arousal more closely. The males tended to enter hibernation approximately 5 days later and arouse approximately 3 days earlier than females. This total 8-day difference accounts for the significantly shorter hibernation season for males. This general pattern is also observed with immergence and emergence dates. This is consistent with observations made by Davis (1967) on a population of woodchucks approximately 139 km southwest of my study

area. His field observations indicate that males immerge later and emerge earlier than females.

Davis (1967) also reports a combined average hibernation length of 103.8 days. My study showed an average of 114.3 when male and female values are combined. The difference may be caused by 2 factors. First, I define hibernation length based on T_b data. Davis calculated his length from field observations and not actual T_b . This would have shortened his estimate since woodchucks emerge from their burrows before their final torpor bout. Second, it has been estimated that the hibernation period is lengthened by 1 day for each 7 minutes in latitude (Davis 1976, 1967). My study area was approximately 21 minutes north of Davis' site, which would add 3 days to the length of hibernation in my population. Using radio-telemetry to monitor body temperatures of woodchucks in Quebec, Ferron (1996) observed an average hibernation length of 167.0 or 50 days longer than my population. His location was approximately 8° 10' (or 490') latitude north of my study site. Thus, based on Ferron's and my T_b data, the lengthening of the hibernation season would be 1 day per 9.8 minutes of north latitude.

There was a high variation in both the dates of immergence and dates of first torpor; perhaps indicating the variation in the degree of individual preparation for hibernation and the degree of variation in autumn food availability. For example, during one severe summer of drought, woodchucks entered hibernation early (Zervanos & Salsbury 2003). Emergence and final arousal dates were less variable, indicating the adaptive importance of timing of spring arousal and emergence. Although mean emergence dates did not vary from year to year, woodchucks tended to first emerge on relatively warm days. The effect of ambient temperature on time of spring emergence has also been observed in other hibernating mammals (Davis 1977, Knopf & Balph 1977, Michener 1977, Murie & Harris 1982, Kawamichi & Kawamichi 1993). It would appear that the final arousal from hibernation may be set for a given location, but first emergence is flexible and depends on prevailing weather conditions (Davis 1977, Murie & Harris 1982, Kortner *et al.* 1998). By regularly sampling the external environment, these early excursions enable the woodchucks to optimize time of reproduction and feeding. For males, it is an opportunity to survey their territories and to establish bonds with females. For females, it is an opportunity to bond with males and assess food availability. It does not appear that mating occurs during these early encounters. This is based on two observations. First, woodchucks continued to enter deep torpor until early March. Unless delayed implantation is involved, this would seriously affect embryonic development. Second, weaning (based on my field observations) occurs in mid May, indicating parturition in early April and mating in early March (Snyder & Christian 1960). It would appear that this early

bonding and establishment of territories in preparation for mating insures optimum conditions and timing for reproduction and offspring survival. Because of increased vulnerability due to predation during this period, the fitness value for these activities must be high. Fox and coyote are very active around the burrows at this time and many woodchucks are taken.

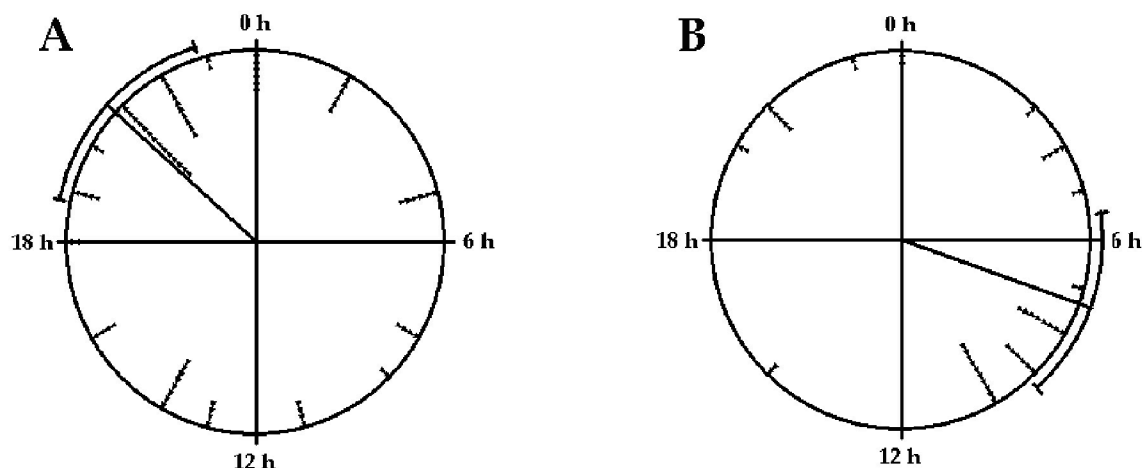
The timing of arousals in the spring during early morning hours further attests to the adaptive value of these observed biological rhythms. It

would not be energy efficient to arouse in the late afternoon or early evening and not be able to emerge until dawn, 12 hours later. The energy lost to endothermy during this inactivity would be crucial. Thus, woodchucks have developed an adaptive timing mechanism, which optimizes their fitness in an environment that is predictable in the timing of the overall seasons, but variable, on a year-to-year basis, in proximate weather conditions.

Table 1. Student's t-test results comparing hibernation behavior of male and female woodchucks. Dates are reported in Julian calendar days. * denotes significant results ($P \leq 0.05$). *Résultats du test t de Student comparant le comportement d'hibernation des mâles et des femelles. Les dates sont données en jours du calendrier Julien. * indique les résultats significatifs ($p \leq 0,05$).*

	Females <i>Femelles</i> Mean \pm SD <i>Moyenne \pm ET</i> (n)	Males <i>Mâles</i> Mean \pm SD <i>Moyenne \pm ET</i> (n)	<i>P</i>	Female & Male <i>Femelle & Mâle</i> Mean \pm SD <i>Moyenne \pm ET</i> (n)
Date of first torpor <i>Date première torpeur</i>	309.7 \pm 10.9 (21)	314.6 \pm 12.3 (11)	0.276	311.1 \pm 11.4 (32)
Date of final arousal <i>Date dernier éveil</i>	059.7 \pm 3.8 (21)	057.2 \pm 4.4 (11)	0.318	058.7 \pm 3.9 (32)
Date of immergence <i>Date de sortie</i>	311.6 \pm 16.1 (11)	318.2 \pm 18.2 (7)	0.413	314.7 \pm 16.6 (18)
Date of emergence <i>Date d'entrée en hibernation</i>	036.9 \pm 9.6 (13)	032.1 \pm 11.3 (7)	0.142	035.4 \pm 10.7 (20)
Length of hibernation (days) <i>Durée d'hibernation (jours)</i>	116.8 \pm 3.8 (21)	106.6 \pm 6.8 (11)	0.033*	114.3 \pm 4.7 (32)

Figure 1. Circular time plots of first entries into and final arousals from deep torpor over four hibernation seasons. The full circle represents 24 h in Eastern Standard Time (EST). (A) Daily timing of entries into first torpor bout. Mean vector = 1048 EST ($n = 78$, $r = 0.39$, $P < 0.001$); 95% confidence interval = 1847 EST to 2249 EST. (B) Daily timing of arousals from last torpor bout. Mean vector = 0719 EST ($n = 47$, $r = 0.48$, $P < 0.001$); 95% confidence interval = 0529 EST to 0910 EST. *Graphique horaire circulaire des premières entrées et des derniers réveils de torpeur profonde de quatre saisons d'hibernation. Les cercles pleins représentent 24 h dans l'Eastern Standard Time (EST). (A) Moment journalier des entrées dans la première séquence de torpeur. Vecteur moyen = 1048 EST ($n = 78$, $r = 0.39$, $P < 0.001$); intervalle de confiance à 95 % = 1847 EST à 2249 EST. (B) Moments journaliers de réveil de la dernière séquence de torpeur. Vecteur moyen = 0719 EST ($n = 47$, $r = 0.48$, $P < 0.001$); intervalle de confiance à 95% = 0529 EST à 0910 EST.*



INTRODUCTION

Le réglage de l'entrée et de la sortie d'hibernation est critique pour la stratégie d'appariement et de conservation de l'énergie chez les hibernants. Une saison d'hibernation trop courte ou trop longue peut réduire la valeur sélective par utilisation exagérée d'énergie durant l'hibernation (réduisant ainsi l'énergie disponible pour la reproduction et la survie à l'émergence) ou en réduisant la survie des jeunes par une parturition précoce ou tardive.

Chez *Marmota monax*, la durée de la saison d'hibernation en un lieu donné apparaît être constante et est caractérisée par un réglage de l'entrée et de sortie d'hibernation (Davis 1967, 1976 ; Zervanos & Salsbury 2003). Ceci est important, car si l'appariement a lieu trop tôt, les jeunes seront sevrés à un moment du printemps où la nourriture disponible est encore limitée. Si celui-ci intervient trop tard, les jeunes ne disposeront pas du temps suffisant pour obtenir leur masse critique d'hibernation (Davis 1976 ; Zervanos & Salsbury 2003).

Des études précédentes ont identifié les facteurs affectant l'entrée et la sortie d'hibernation comme le

sexe, l'âge, et les conditions physiologiques et du milieu (Murie & Michener 1984 ; Barash 1989). Dans cette étude, la radio-télémetrie et les observations de terrain ont été utilisées pour examiner le réglage d'entrée et de sortie d'hibernation de la marmotte commune sauvage (*Marmota monax*) pendant quatre ans. Déterminer le facteur qui peut influencer le réglage était un objectif principal de mon travail.

MATERIEL ET METHODE

L'étude a été conduite pendant quatre saisons d'hibernation, du 15 octobre 1998 au 15 mars 2002, dans la ferme Pieffer du campus Berk de l'université d'état de Pennsylvania (75°22' W ; 40°22' N). Une population estimée de 46 marmottes commune (*Marmota monax*) occupe la ferme, essentiellement le long des écotones forêts-champs (Zervanos & Salsbury 2003).

La radio-télémetrie a été utilisée pour contrôler la température corporelle (T_b) horaire de marmottes communes sauvages adultes (Zervanos & Salsbury 2001). À tout moment au cours de l'étude, 6 à 14 marmottes ont été simultanément suivies à l'aide

d'émetteurs de température (modèle IMP/300/L, Telonics, Mesa, Arizona), chirurgicalement implantés. Des émetteurs de température (modèle, MOD-205, Telonics) ont été aussi placés à 2-3 m à l'intérieur de 4 terriers de marmottes pour contrôler les températures des terriers. Un autre émetteur était placé dans une station météorologique d'extérieur pour mesurer la température ambiante. Tous les émetteurs assuraient une précision de 0,2 °C pendant toute la durée de la prise de données. Les données télémétriques étaient enregistrées automatiquement par un système d'acquisition de données (Zervanos & Salsbury 2001). Au cours des deux premières hibernations (1998-99 et 1999-00), les moments d'entrée et de sortie ont été déterminés en plaçant une paille à l'ouverture de chaque terrier habité. Ces ouvertures ont été examinées trois fois par semaine. Durant les deux dernières années (2000-01 et 2001-02) les moments d'entrée et de sortie d'hibernation de tous les animaux équipés d'émetteurs ont été contrôlés par des appareils, photographiquement déclenchés par infrarouge, placés à l'entrée des terriers. En plus de la photographie de l'animal, l'appareil enregistrait la date et le moment d'entrée et de sortie.

Les températures corporelles ont été analysées grâce à une feuille de calcul Excel (version 5.0.2, Microsoft Corporation, Redmond, Washington). La saison d'hibernation a été mesurée du jour de la première période de torpeur profonde en automne jusqu'à la date du réveil de la dernière période de torpeur profonde au printemps. J'ai défini cette dernière comme la période où la T_b , faible et stable, est < 20 °C. La première torpeur (date et moment) a été définie comme étant celle où la T_b atteignait 20 °C au cours de l'entrée dans la première phase de torpeur profonde. Le dernier réveil (jour et moment) est défini comme étant celui où T_b atteint 20 °C lors du réveil de la dernière phase de torpeur profonde. La date d'entrée en hibernation est le dernier jour où la marmotte est contrôlée hors terrier en automne et la date de sortie est le premier jour où elle est aperçue hors terrier au printemps.

Les statistiques circulaires (Batschelet 1981) ont été utilisées pour tester la signification du moment de la journée, aussi bien pour le passage à la première torpeur que pour le réveil de la dernière torpeur. La signification du regroupement des données a été testée avec le test de Raleigh et celles des différences entre les vecteurs moyens avec le test de Watson, pour moyennes circulaires. Les dates d'entrée, de sortie, de première et dernière torpeur, et la durée de l'hibernation ont été analysées par des analyses de variance à 3 facteurs pour mesures répétées (ANOVA) où le sexe, l'année, et la masse corporelle apparaissent comme les principaux effets dans un modèle linéaire généralisé. La signification est retenue sur la base d'une probabilité < 0,05. Toutes les ANOVA à mesures répétées et les tests post-hoc (Tests de Turkey et t de Student) sont réalisés avec le logiciel de statistique Minitab (Release 13 for Windows, Minitab Incorporated, State College, Pennsylvania). J'ai examiné les relations entre les dates d'entrée, de sortie d'hibernation, la première et la dernière torpeur et les températures ambiantes en calculant les coefficients de corrélation de Spearman.

RESULTATS

Pour les quatre années d'études, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre marmottes femelles et mâles en ce qui concerne leurs dates de première torpeur en automne et le dernier réveil au printemps (table 1). La date moyenne de la première torpeur en automne de tous les animaux est le 7 novembre (311) et la date moyenne du dernier réveil d'hibernation est le 28 février (59).

La variation des dates d'entrée en hibernation en automne est supérieure à celles du dernier réveil au printemps (F test, $P = 0,13$). Pour tous les animaux étudiés, la durée moyenne de l'hibernation est de 114,3 jours. Cependant, les mâles présentent une hibernation significativement plus courte que les femelles ($p < 0,05$; 106,6 jours au lieu de 116,8 jours). À l'exception de cette interaction, aucun autre effet significatif n'a été observé entre les dates de première et dernière torpeur ou la longueur de l'hibernation et l'âge, l'année ou la masse corporelle. Cependant, seuls des animaux d'un an ou plus ont été utilisés dans cette étude. Les températures moyennes des terriers ne diffèrent pas significativement au cours des quatre saisons, leur moyenne est de $7,5 \pm 0,2$ °C. Les températures ambiantes au cours d'une saison d'hibernation s'étalent d'une moyenne de 3,8 °C entre 1998-99 et 2,6 °C entre 2000-01. Aucune corrélation n'a été trouvée entre les dates de première et dernière torpeur et la durée de l'hibernation ou la température du terrier.

L'entrée dans la première phase de torpeur se fait principalement au cours des heures du début de soirée durant la période normale d'inactivité des marmottes (Fig. 1A). Les statistiques circulaires révèlent un vecteur moyen de 20:48 h ($p < 0,001$), avec un intervalle de confiance de 95 % de 4 h (de 18:47 à 22:49). Au printemps, le dernier réveil se produit essentiellement durant les heures matinales de la vie normale active de la marmotte (Fig. 1B). Les statistiques circulaires révèlent un vecteur moyen significatif autour de 07:19 h ($p < 0,001$), avec un intervalle de confiance de 95 % de 3,7 h (de 05:29 à 09:10). Les vecteurs moyens de la première torpeur et du dernier réveil sont significativement différents ($p < 0,001$).

La surveillance des entrées de terriers indique qu'après leur première phase de torpeur, quelques marmottes (7 observations sur 18) émergent de leur terrier au moins une fois avant l'entrée finale en hibernation en automne. La date moyenne d'entrée en hibernation (Table 1) est variable; $314,7 \pm 12,3$ (11 novembre). Au printemps, la plupart des marmottes (16 observations sur 20) émergent de leur terrier 2 à 4 semaines avant leur dernière phase de torpeur avec une date moyenne de sortie de $035 :4 \pm 10:7$ (4 février). Bien que les mâles aient tendance à entrer en hibernation plus tardivement et à sortir plus tôt que les femelles, aucune différence significative n'a été observée (Table 1). Ceci peut être dû à l'importante variation individuelle du comportement d'hibernation observée dans cette population. À partir de l'émergence, les mâles se déplacent dans un territoire donné, visitant souvent les terriers de femelles. Les femelles, cependant, ont tendance à rester près de leurs terriers. Par exemple, le 15 février 2002, grâce à un appareil photo à déclen-

chement infrarouge, un mâle a été observé à l'entrée du terrier d'une femelle à 200 m de son propre terrier. La femelle est sortie à ce moment et le mâle est resté avec elle deux jours avant de se déplacer vers un autre terrier de femelle. Après ces visites, les 3 animaux restent seuls dans leur terrier et continuent à entrer dans des phases de torpeur profondes avant leur réveil final. Bien que ce soit le canevas général d'entrée et de sortie d'hibernation, quelques variations individuelles s'observent. Par exemple, au cours de 4 hibernations, 1 ou 2 marmottes de chaque sexe ne sont jamais entrées en torpeur profonde et se sont déplacées entre terriers. D'autres ont présenté seulement une ou 2 courtes phases de torpeur profonde avec plusieurs épisodes d'entrée et de sortie. Une fois, une femelle, dans des conditions de couverture neigeuse, a parcouru 110 m, entrant dans le terrier d'un mâle et y restant plusieurs jours avant de retourner dans son terrier. Aucune corrélation n'a été notée entre les dates d'entrée en hibernation et les températures ambiantes ou des terriers. Cependant, les dates de sortie observées tendent à se manifester les jours relativement chauds avec une température moyenne de $6,7 \pm 4,2^{\circ}\text{C}$.

DISCUSSION

Bien que les deux sexes présentent des dates d'entrée et de sortie d'hibernation similaires, la durée de l'hibernation est significativement plus courte pour les mâles que pour les femelles (Table 1). Cette apparente contradiction s'explique par l'examen attentif des dates moyennes de première torpeur et de dernier éveil. Les mâles tendent à entrer en hibernation approximativement 5 jours plus tard et s'éveillent 3 jours plus tôt que les femelles. Cette différence totale de 8 jours explique l'hibernation significativement plus courte des mâles. Ce canevas général est aussi observé avec les dates d'entrée et de sortie d'hibernation. Ceci est cohérent avec les observations de Davis (1967) portant sur une population de marmottes commune distante de 139 km au sud-ouest de mon aire d'étude. Ces observations de terrain indiquent que les mâles entrent en hibernation plus tardivement et en sortent plus tôt que les femelles.

Davis (1967) rapporte une durée moyenne d'hibernation de 103,8 jours. Mon étude montre une moyenne de 114,3 jours pour les mâles et les femelles combinées. La différence peut être causée par deux facteurs. D'abord, j'ai défini la durée de l'hibernation sur la base de données de température T_b . Davis avait calculé sa durée à partir d'observations de terrain et non de la réelle température T_b . Ceci peut avoir réduit son estimation de durée car les marmottes émergent de leur terrier avant la dernière phase de torpeur profonde. Ensuite, il a été estimé que la période d'hibernation s'allonge d'un jour pour 7 minutes en latitude (Davis 1976 ; 1967). Mon aire d'étude se trouve à peu près 21 minutes plus au nord que le site de Davis, ce qui ajouterait 3 jours à la durée de l'hibernation de ma population. Utilisant la radio-téléométrie pour mesurer la température corporelle de marmottes commune du Québec, Ferron (1996) a observé une durée moyenne d'hibernation de 167,0, soit 50 jours de plus que pour ma population. Son site était approximativement $8^{\circ} 10'$

(ou $490'$) de latitude au nord de mon site d'étude. Ainsi, sur la base de l'étude de Ferron et de mes données de température T_b , l'allongement de la période d'hibernation serait de 1 jour pour 9,8 minutes de latitude nord.

Il y a une importante variation, à la fois, des dates d'entrée en hibernation et des premières torpeurs ; indiquant peut-être la variation du degré de préparation individuelle à l'hibernation et le degré de disponibilité de la nourriture en automne. Par exemple, lors d'une sécheresse estivale sévère, les marmottes hibernent plus précocement (Zerovanos & Salsbury 2003). Les dates de sortie et de dernier réveil sont moins variables, indiquant l'importance adaptative du réglage du réveil printanier et de sortie. Bien que les dates moyennes d'émergence ne varient pas d'une année sur l'autre, les marmottes communes ont tendance à émerger plutôt les jours relativement chauds. L'effet de la température ambiante sur le moment de sortie printanière a été aussi observé chez d'autres mammifères hibernants (Davis 1977, Knopf & Balph 1977, Michener 1977, Murie & Harris 1982, Kawamichi & Kawamichi 1993). Il semblerait que l'éveil final d'hibernation pourrait être réglé pour un site donné, mais la première sortie est souple et dépend des conditions climatiques prévalentes (Davis 1977, Murie & Harris 1982, Kortner et al. 1998). En échantillonnant régulièrement le milieu externe, les excursions précoces permettent aux marmottes d'optimiser le moment de la reproduction et de l'alimentation. Pour les mâles c'est une occasion d'inspecter leur territoire et d'établir des liens avec les femelles. Pour les femelles, c'est une occasion de réaliser des liens avec les mâles et de tester la disponibilité de la nourriture. Il ne semble pas y avoir d'accouplement lors de ces rencontres précoces. Ceci est basé sur deux observations. D'abord, les marmottes continuent à entrer en torpeur profonde jusqu'au début mars. À moins qu'un retard de l'implantation soit impliqué, ceci affecterait sérieusement le développement embryonnaire. En plus, le sevrage (d'après mes observations de terrain) se produit début mai, impliquant que la parturition ait lieu début avril et l'accouplement début mars (Snyder & Christian 1960). Il apparaîtrait que l'établissement précoce de liens et de territoires en vue de la reproduction assurent des conditions optimales et un réglage de la reproduction et de la survie des jeunes. Du fait de la vulnérabilité élevée à la prédation durant cette période, la valeur sélective de ces activités doit être importante. Les renards et les coyotes sont très actifs autour des terriers et de nombreuses marmottes sont capturées.

Le réglage des réveils printaniers au cours des heures matinales atteste, de plus, de la valeur adaptative de ces rythmes biologiques observés. Il ne serait pas efficace énergétiquement de se réveiller en fin d'après-midi ou au début de la soirée et de ne pas pouvoir sortir avant l'aube, 12 heures plus tard. L'énergie perdue pour l'endothermie durant cette inactivité serait cruciale.

Ainsi, les marmottes ont développé un mécanisme adaptatif de réglage qui optimise leur valeur sélective dans un milieu qui est prévisible en ce qui concerne les saisons, mais variable, d'année en année, pour les conditions climatiques proximales.

BIBLIOGRAPHIE / REFERENCES

- BARASH D.P. 1989. *Marmots: social behavior and ecology*. Stanford University Press, Stanford, California.
- BATSCHLET E. 1981. *Circular statistics in biology*. Academic Press, London.
- DAVIS D.E. 1977. Role of ambient temperature in emergence of woodchucks (*Marmota monax*) from hibernation. *American Midland Naturalist*, 97: 224 – 229.
- DAVIS D.E. 1976. Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels. *The Quarterly Review of Biology*, 51: 477 – 514.
- DAVIS D.E. 1967. The role of environmental factors in hibernation of woodchucks (*Marmota monax*). *Ecology*, 48: 683 – 689.
- FERRON J. 1996. How do woodchucks (*Marmota monax*) cope with harsh winter conditions? *Journal of Mammalogy*, 77(3): 412 – 416.
- KAWAMICHI M. & KAWAMICHI T. 1993. Factors affecting hibernation commencement and spring emergence in Siberian chipmunks (*Eutamias sibiricus*). In *Life in the Cold: Ecological, Physiological and Molecular Mechanisms*, Carey, C., Florant, G. L., Wunder, B. A. & Horwitz, B. eds. Westview Press, Boulder, CO. 81 – 89.
- KNOPH F.L. & BALPH D.F. 1977. Annual periodicity of Uinta ground squirrels. *Southwestern Naturalist*, 22: 213 – 224.
- KORTNER G., SONG X. & GEISER F. 1998. Rhythmicity of torpor in a marsupial hibernator, the mountain pygmy-possum (*Burramys parvus*), under natural and laboratory conditions. *Journal of Comparative Physiology (B)*, 168: 631 – 638.
- MICHENER G. R. 1977. Effect of climate conditions on the annual activity and hibernation cycle of Richardson's ground squirrels and Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology*, 55: 693 – 703.
- MURIE J. O. & HARRIS M. A. 1982. Annual variation of spring emergence and breeding in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Journal of Mammalogy*, 63(3): 431 – 439.
- MURIE J. O. & MICHENER G. R. 1984. *The biology of ground-dwelling squirrels*. University of Nebraska Press, Lincoln, Nebraska.
- SNYDER R.L. & CHRISTIAN J.J. 1960. Reproductive cycle and litter size of the woodchuck. *Ecology*, 41:647 – 656.
- ZERVANOS S. M. & SALSBUURY C. M. 2001. Telemetry system for the continuous monitoring of temperature, location and activity of free-ranging animals. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 82 (3): 189 – 191.
- ZERVANOS S. M. & SALSBUURY C. M. 2003. Seasonal body temperature fluctuations and energetic strategies in free-ranging eastern woodchucks (*Marmota monax*). *Journal of Mammalogy*, 84 (1): in press.