

HEART RATES OF FREE-RANGING YELLOW-BELLIED MARMOTS

RYTHME CARDIAQUE DES MARMOTTES À VENTRE JAUNE DANS LEUR MILIEU

СЕРДЕЧНЫЙ РИТМ У ЖЕЛТОБРЮХИХ СУРКОВ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Kenneth B. ARMITAGE

Ecology & Evolutionary Biology Department, The University of Kansas, Lawrence, KS 66045-5734, USA
e-mail: marmots@ukans.edu

Le rythme cardiaque est affecté par les facteurs d'activité et psychologiques. Les rythmes cardiaques les plus faibles se manifestent lorsque les animaux sont allongés au soleil et lorsqu'ils sont dans leur terrier. Le rythme cardiaque augmente significativement quand les marmottes sont assises sur le sol, puis quand elles affourragent ou marchent ou courent. Ce rythme augmente encore au cours des comportements d'alerte et de vigilance, comportements qui préparent l'animal au combat ou à la fuite. Le rythme cardiaque augmente d'au moins 20 % quand une marmotte est alertée par une autre. Le rythme cardiaque des femelles assises diffère significativement de celui des femelles en alerte. La femelle dominante présente les rythmes cardiaques les plus faibles. Les rythmes cardiaques dépendent du statut social et du risque perçu, ainsi que des changements d'activité.

Mots clés : *rythme cardiaque, marmotte à ventre jaune, Marmota flaviventris, vigilance, taux métaboliques, affouragement, course, position assise.*

Сердечный ритм сурков подвергается влиянию поведенческих и психологических факторов. Наиболее низкий ритм сердца отмечается когда животные лежат на поверхности или находятся в норах. Ритм значительно повышается при тревоге, перед схваткой или бегством. При восприятии сигнала тревоги от другой особи, сердечный ритм повышается как минимум на 20%. Отмечено значительное отличие сердечного ритма у самками находящимися в положении сидя и у самок находящимися в состоянии тревоги. У доминирующей самки отмечен наиболее низкий ритм сердца. Сердечный ритм зависит от социального статуса, риска и изменения поведенческих реакций.

Ключевые слова: сердечный ритм, желтобрюхий сурок, *Marmota flaviventris*, внимание, уровень метаболизма, питание, бег, положение сидя.

Heart rate of adult, female marmots was affected by activity and psychological factors. Lowest heart rate occurred when animals were lying in the sun; second lowest rates occurred when marmots were in their burrows. Heart rates increased significantly when marmots sat above ground and were significantly greater during foraging or walking and running. Heart rates increased during alert and vigilance behavior; this response prepared the marmot for fight or flight. Heart rate increased by as much as 20% when a marmot was alert to another marmot. Heart rates during sitting and alert differed significantly among females. The female with the lowest heart rates was dominant to the others. Heart rate responded to social status and perceived risk and to changes in activity.

Key words: heart rate, yellow-bellied marmot, *Marmota flaviventris*, vigilance, metabolic rate, forage, run, sit.

INTRODUCTION

Heart rate is functionally related to metabolic rate; the exponent relating heart rate to body mass is identical to the exponent relating metabolic rate to body mass (Schmidt-Nielsen 1984:127). Consequently, heart rate was proposed as an indirect measure of metabolic rate in free-ranging animals (Johnson & Gessaman 1973). But heart rate responds to psychological factors and changes in heart rate may be unrelated to variations in metabolism. For example, heart rates of Uinta ground squirrels (*S. armatus*) increased in females when they neared or entered unfamiliar areas (Ruf, 1971 cited in Balph 1984).

Little information is available on the heart rates of marmots and there are no reports on how heart rates vary under different situations in the field. This paper reports heart rates of free-ranging yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) and evaluates the potential for the use of heart rate as an indicator of metabolic rate and psychological stress.

METHODS AND MATERIALS

Heart-rate radio transmitters (Telonics) were implanted in the abdominal cavity of four adult

female yellow-bellied marmots in early June. The electrodes were inserted under the skin and pushed anteriorly so that one electrode lay on each side of the heart. Transmitter signals were detected with a Telonics TR-1-20 receiver. A Telonics TDP-2 digital data processor converted the signals to interpulse intervals (in milliseconds). The interpulse intervals were recorded manually and later converted to heart rate by dividing the interval in milliseconds into 60 to give heart rate as beats/minute.

The behavior and location of an animal was determined and the interpulse signals were recorded for varying periods of time, typically one to two minutes, but frequently as long as four or five minutes. Heart rates for particular behaviors were recorded when the behavior was clearly expressed. Differences in heart rates were tested by the Mann-Whitney or t tests.

RESULTS

Differences among behaviors

Two hundred and twenty-two measurements of heart-rate were recorded. The number of measurements varied widely among females because of transmitter failure. Heart rates varied

from 134.8 during lying in the sun to 300.4 while running during a general alarm call response. The lowest heart rates ($\bar{x} \pm 1SE$) occurred when animals were sitting or lying in the sun (149.1 ± 7.3 , $N = 3$) and the second lowest rates were significantly greater ($t = 2.7$, $df = 11$, $p = 0.02$) when marmots were in their burrows (170.3 ± 2.9 , $N = 10$). However, when a marmot entered a burrow after being chased, heart rate averaged 190.1 for the next 3 minutes. Heart rates when sitting above ground (Table 1) were significantly greater than those while in the burrow ($\text{♀}174$, $U = 0$, $p = 0.006$; $\text{♀}573$, $t = 4.4$, $df = 62$, $p < 0.001$).

Alert behavior occurs when a marmot raises its head while foraging or while sitting (Armitage *et al.* 1996). Heart rate during alert increased about 9.5% above that of sitting and 6.3% to 7.9% above that of foraging and often consisted of a sequence of sit or forage and alert (Fig. 1). Heart rates during alert (Table 1) were significantly greater than those during sit for all females (t varied from 4.6 to 10.3, all $p < 0.001$). Vigilance occurs when a marmot sits upright (Armitage *et al.* 1996). During vigilance heart rate averaged 252 ($N = 7$), which was significantly greater than the heart rate during alert ($Z = 2.28$, $p = 0.0113$). Some of this increase probably represents increased metabolism. In one instance heart rate increased from 210 (sit) to 236 (vigilant), decreased to 214 while standing, then returned to 210 when the female sat. The increase between sit and standing is 1.9% and represents only 15% of the heart rate increase during vigilance.

Heart rate was significantly higher (t varied from 4.4 to 7.9, all $p < 0.001$) during foraging than during sitting for each female (Table 1). On average, heart rate during foraging was 13.7% higher than during sitting. Heart rate was significantly lower during foraging than during alert for two of the females ($t > 2.7$, $p < 0.02$) but not for the third (Table 1, $t = 1.3$, $p > 0.2$).

Heart rate during walking (Table 1) did not differ significantly from that during foraging for any of the females (all $t < 1.6$, all $p > 0.1$). Heart rate during walk was significantly greater than that of sit for all females (t varied from 2.6 to 13.4, p varied from 0.02 to < 0.001). The highest heart rate occurred during run (Table 1) and was significantly greater than during any other behavior for all females (t 's varied from 5.1 to 11.8, all $p < 0.001$).

Most running occurred during agonistic behavior when one female chased another. Several times one participant was followed throughout the sequence of behaviors culminating in the chase. Often one female fled when another female was seen and a chase did not always follow. The female that fled was sitting or sitting-alert just prior to the flight, heart rate during sit was higher than the overall mean for sit (Fig. 2E, Table 1), which suggests that the approaching female was detected and that the heart rate was responding. One female may be alert to another nearby and pass

through a sequence of alert:sit, in which the heart rate during sit is elevated, before taking flight (Fig. 2D). Similarly the chaser may increase her state of alert before she initiates chase (Fig. 2A). Heart rate may increase when another animal is detected even though the animal is a member of the social group (Fig. 2C). Following a chase, heart rate may remain elevated while sitting (192 to 243, $\bar{x} = 216.9$). When one female sat just after a run, 20 minutes elapsed before heart rate decreased from 209 to 172.

Marmots respond to a potential threat from humans, dogs, etc. by elevating heart rate in the absence of movement. A marmot becomes alert or vigilant, thus increasing heart rate significantly (Fig. 2B). The heart rate of one female did not increase when a red-tailed hawk (*Buteo jamaicensis*) flew over while she was walking. The red-tailed hawk is not a major predator on yellow-bellied marmots in our area (Van Vuren 2001). The heart rate of a sitting female averaged 202 beats/minute, about 6% above her sitting mean heart rate, while I approached her. She entered her burrow and the heart rate was 248 about 15 minutes after emergence. There was no evidence of bradycardia as reported for woodchucks that were frightened in their burrow (Smith & Woodruff 1980).

During an alert-foraging sequence, heart rate on average increased 8.5% during the head-up alert, but increased 16.1% when a general alarm response occurred (Fig. 3). Interestingly, the variance in heart rate during alert (9.9) is much less than that during foraging (66.0). The high variance during foraging probably represents differences in vigor of feeding and moving.

Heart rate during self-grooming averaged 209.5 ($N = 5$). Grooming occurred while sitting and represented about a 9.5% increase in heart rate above the mean for sit. Heart rate also increased during social contacts. When the resident male approached and attempted to grapple $\text{♀}573$, her heart rate increased 5.2% when she was sitting ($N = 2$) and 4.3% when she was foraging ($N = 1$). When $\text{♀}174$ greeted the resident male while walking, her heart rate did not change. When 573 observed her daughter, her heart rate increased from 203 while sitting to 229 while walking and greeting and then decreased to 217. Heart rates during this social interaction could not be distinguished from the normal variation in the rates for sit and walk. Heart rate (219.5) during the one instance a female was carrying grass to her burrow was not distinguishable from heart rate during walk.

Differences among females

Heart rates during forage and walk did not differ significantly among the females (Table 1). During run, the heart rate of $\text{♀}573$ was greater than that of $\text{♀}855$ (Table 1), but did not differ from that of $\text{♀}174$ ($t = 0.9$, $df = 29$, $p > 0.2$). During sit,

heart rates had the following sequence: ♀174 > ♀573 > ♀855; all differences were significant (Table 1). The sequence of heart rates during alert was: ♀174 > ♀573 > ♀855; all differences were significant (Table 1).

Social behavior and space-use overlap was determined for the three females. One agonistic behavior was observed between ♀573 and ♀174; their space-use overlapped by 15%. Fourteen agonistic encounters were observed between ♀573 and ♀855, whose space-use overlap was 41%. When agonistic behavior occurred between these two females, ♀573 either fled from or was chased by ♀855. Space-use overlap between ♀174 and ♀855 was 12%; four agonistic interactions occurred and ♀174 fled from or was chased by ♀855.

DISCUSSION

The body mass:heart rate equation predicts that the resting heart rate of yellow-bellied marmots of 2.0 to 3.0 kg (the size range of the females in this study) would be 183 to 202 beats/min. (Schmidt-Nielsen 1984:127). Those values are almost identical to the range of mean values of marmots sitting above ground (Table 1). However, mean heart rate of marmots sitting were 11.5% greater than those of marmots at rest in their burrows. The rates measured in the burrows represent resting rate as the marmots were both inactive and not subject to psychological factors. The lower than predicted resting heart rates is consistent with the lower than predicted metabolic rates, which are 14 to 29% lower than the rates predicted from the curve for eutherian mammals (Armitage & Salsbury 1992).

The mean heart rate (170.3) of marmots in their burrows is lower than the peak value of about 180 of laboratory yellow-bellied marmots (Zatzman & Thornhill 1986). Heart rates of the laboratory marmots declined from the 180 at the peak in May to about 110 prior to hibernation. The decline parallels the decline in metabolism and probably is coupled to the circannual rhythm (Ward & Armitage 1981, Armitage & Salsbury 1992).

Heart rates during forage, run, and walk probably represent, at least in part, increased metabolic rate above resting. Because heart rate is linearly related to metabolic rate, the percent increase in heart rate above basal would be associated with a proportional increase in metabolic rate. If mean heart rate in the burrow is basal, metabolic rate would increase at least 26.3% during foraging, 17.5% during sit, 28.7% during walk, and 51.1% during run. However, it does not seem reasonable that metabolism would increase when a marmot sits above ground compared to resting in the burrow, certainly not 17.5%. It seems more likely that the elevated heart rate during sit is caused by psychological factors.

It seems likely that the low heart rate during sit/lie in the sun represents depressed metabolism. The assumption is that lying in the sun enables the marmot to absorb heat from solar radiation, thus reducing the metabolic costs of maintaining body temperature and conserving energy for growth. This possible relationship between metabolic rate and basking in the sun requires further investigation.

Psychological factors were a major influence on heart rate. The increase in heart rate when marmots emerge above ground probably represents increased wariness (Armitage & Chiesura Corona 1994); wariness is expressed in a higher heart rate that prepares the marmot for action, such as the fight or flight response (Nelson 1995:71). Wariness is intensified during alert, when the head is raised during foraging or sitting, and vigilance (Armitage & Chiesura Corona 1994). Thus vigilance heart rate may be as rapid as that during running and must prepare the marmot for running with metabolism becoming much greater during run than during vigilance. Similarly, heart rate increased during an alarm response with no associated running and when a marmot observed an approaching marmot (Fig. 2), also with no locomotion. That heart rate increases as the level of danger or risk increases is further supported by the small or no increase in heart rate in social interactions with the resident male or with closely-related kin and the large increase when a competitor approaches (Fig. 2A, D, E).

The differences in heart rate among the three females during sit and alert can be related to social status and perceived risk. The female with highest alert and sit heart rate (♀174, Table 1) made daily excursions into the area inhabited by the other females. Female 573 was always subordinate to ♀855 and her heart rates were significantly greater than those of ♀855 (Table 1). When other resident females made excursions into the home range of these three females, the intruders avoided or fled ♀855 but the other two females avoided the intruders. Thus, the two females with the highest alert/sit heart rates were consistently more stressed during social encounters than the female with the lowest heart rates. That the differences in sit/alert heart rates represent social stress; i.e., psychological factors, is supported by the lack of differences in the heart rates of the three females during foraging and walk.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research, supported by Grant BSR 8121231 from NSF, was conducted at the Rocky Mountain Biological Laboratory. Jaye C. Melcher implanted the heart rate transmitters and Sharon Lee Green typed the manuscript.

Figure 1. Sequences of heart rates during sit and forage. Alert responses during forage are head-up. Females are identified by their left ear-tag number. The percent values are the mean values for the increase in heart rate from sit or forage to alert. Sample sizes are given in parentheses. The length of a sequence is given in minutes. *Séquences de rythme cardiaque au cours de la position assise et de l'affouragement. La réponse d'alerte au cours de l'affouragement est le relèvement de la tête. Les femelles sont identifiées par leur marque d'oreille gauche. Les pourcentages sont des valeurs moyennes de l'augmentation du rythme cardiaque entre la position assise ou l'affouragement et l'alerte. Les tailles des échantillons sont données entre parenthèses. La durée d'une séquence est donné en minutes.*

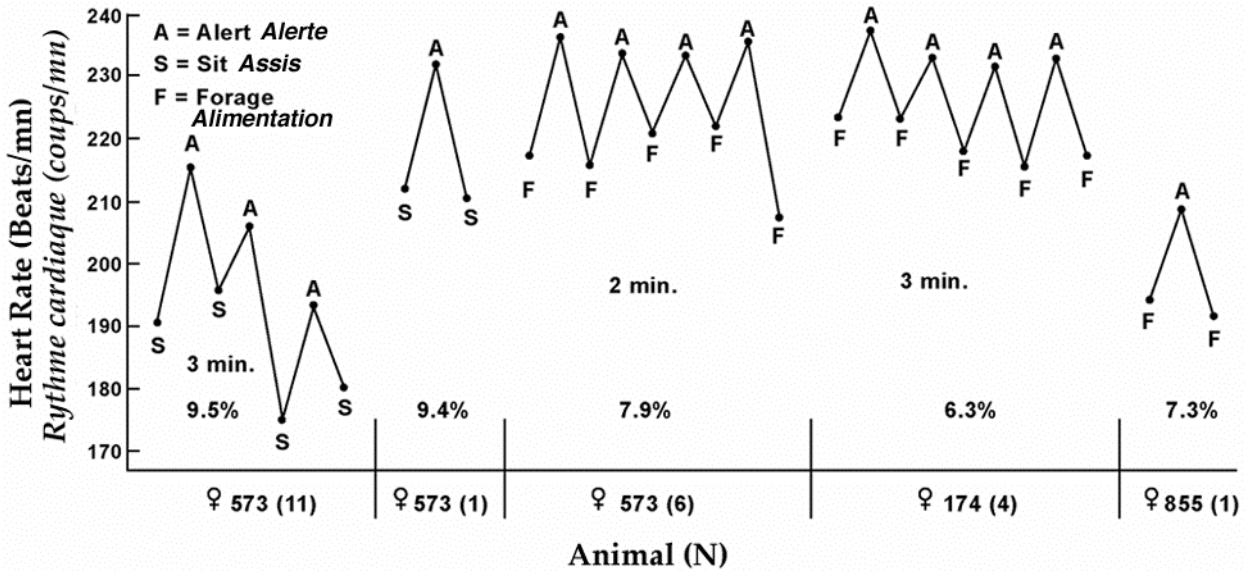


Figure 2. Sequence of heart rates during social interactions. The percent values indicate the amount of increase between the two behavioral states connected by the straight line. *Séquence de rythme cardiaque au cours d'interactions sociales. Les pourcentages indiquent le montant de l'accroissement entre les deux états comportementaux reliés par la ligne droite.*

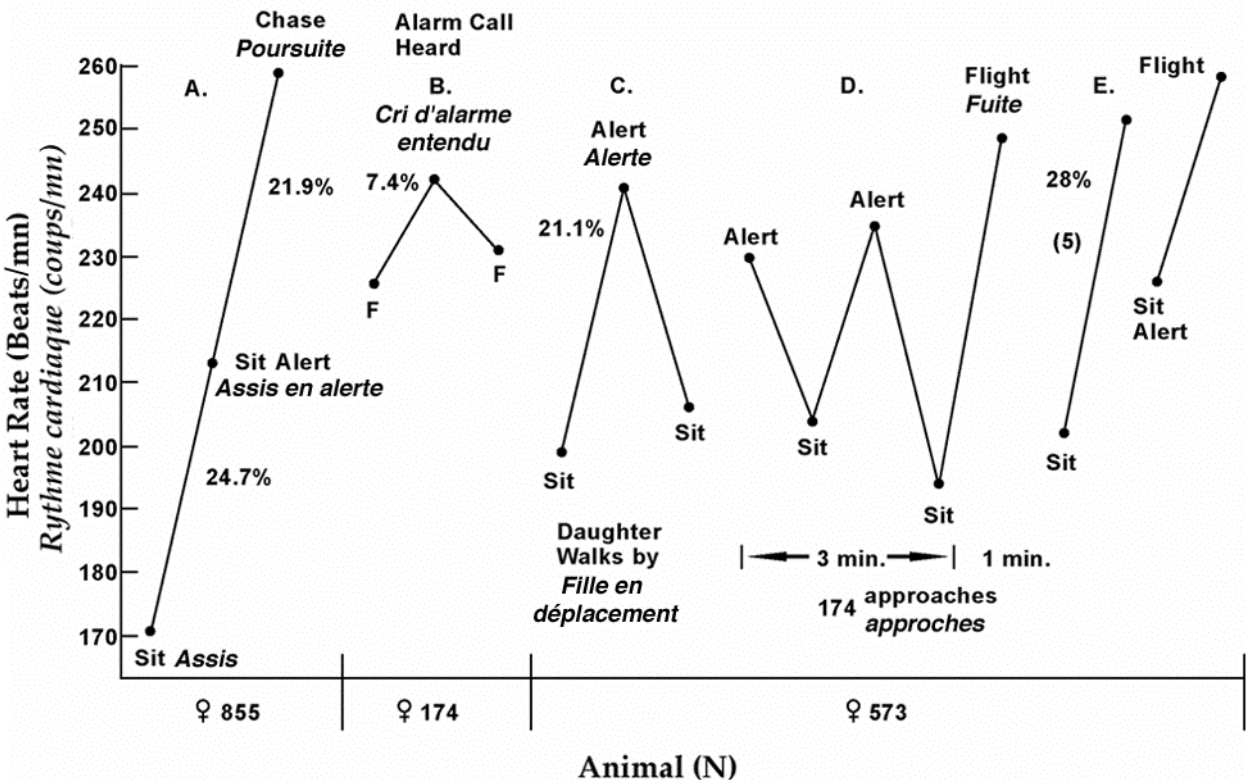


Figure 3. Foraging sequence of ♀573, which illustrates the increased heart rate when an alarm response occurred. *Séquence d'affouragement de ♀573, qui illustre l'augmentation du rythme cardiaque suite une réponse d'alarme.*

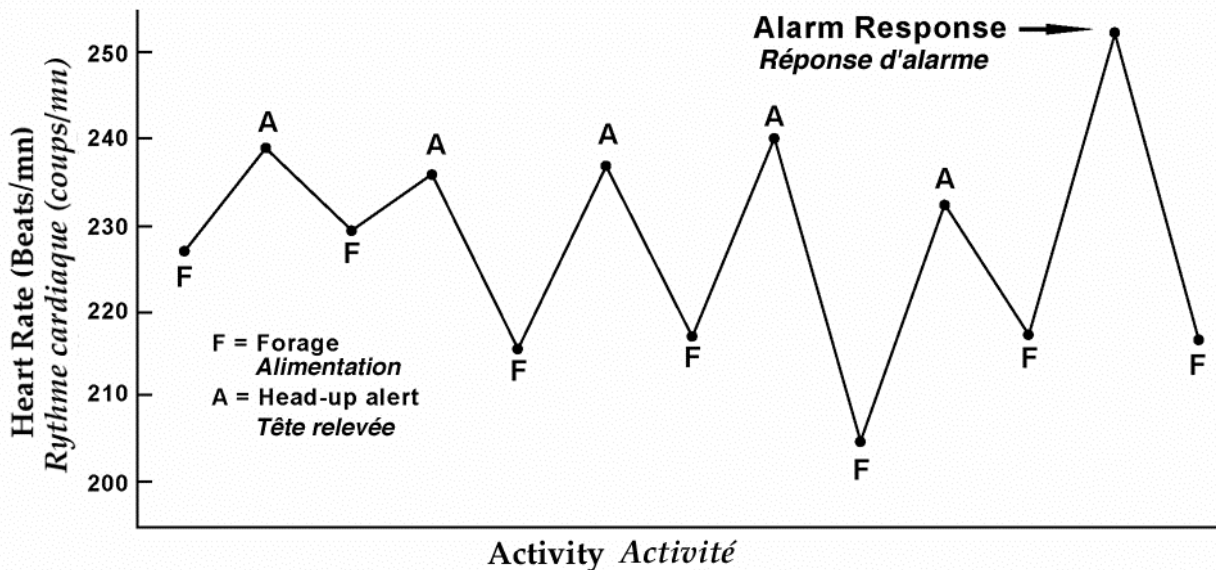


Table 1. Heart rate (beats/minute) of free-ranging yellow-bellied marmots. Values are means \pm standard error. (N) = sample size. *Rythme cardiaque (battements/minute) de marmottes à ventre jaune sauvages. Les valeurs sont les moyennes \pm l'écart type. N = taille de l'échantillon.*

	Sit ¹ / Assis ¹	Alert ² / Alerte ²	Forage ³ / Affouragement ³	Walk ³ / Marche ³	Run ⁴ / Course ⁴
♀174	202.7 \pm 4.02(8)	232.6 \pm 0.91(17)	221.4 \pm 4.03(7)	216 \pm 3.22(5)	253.8 \pm 6.32(6)
♀571			221.8 \pm 1.05(3)		
♀573	189.9 \pm 1.93(57)	224.7 \pm 2.77(27)	213.6 \pm 2.29(24)	219.3 \pm 3.27(12)	260.4 \pm 3.26(25)
♀855	181.3 \pm 2.61(12)	209.5 \pm 2.62(6)	215.7 \pm 3.93(15)	224.6 \pm 3.64(3)	250.4 \pm 2.14(8)

1. ♀573 > ♀855, $t = 2.7$, $df = 67$, $p < 0.01$; ♀174 > ♀573, $t = 2.9$, $df = 63$, $p < 0.01$

2. ♀174 > ♀573, $t = 2.7$, $df = 42$, $p = 0.01$; ♀573 > ♀855, $t = 4.0$, $df = 31$, $p < 0.001$

3. No significant differences among females, all $t < 1.8$, all $p > 0.1$. *Pas de différences significatives entre femelles.*

4. ♀573 > ♀855, $t = 2.6$, $df = 31$, $p < 0.02$

INTRODUCTION

Le rythme cardiaque est fonctionnellement lié au taux métabolique ; la relation liant rythme cardiaque à masse de corps est identique à celle qui relie taux métabolique à masse du corps (Schmidt-Nielsen 1984 :127). En conséquence, le rythme cardiaque a été proposé comme mesure indirecte du taux métabolique chez les animaux sauvages (Johnson & Gessaman 1973). Mais, le rythme cardiaque répond aux facteurs psychologiques et ses variations peuvent ne pas être

liées à celles du métabolisme. Par exemple, le rythme cardiaque du spermophile (*S. armatus*) augmentent chez les femelles s'approchant de zones non familières (Ruf 1971 cité in Balph 1984).

Il n'y a que peu d'information sur les rythmes cardiaques chez les marmottes et aucun rapport sur la façon dont le rythme cardiaque varie dans différentes situations sur le terrain. Cet article rend compte des rythmes cardiaques de marmottes à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) sauvages et évalue le potentiel

de son utilisation comme indicateur du métabolisme et du stress psychologique.

METHODES ET MATERIEL

Des émetteurs radios (Telonics) sensibles au rythme cardiaque ont été implantés dans la cavité abdominale de quatre marmottes à ventre jaune femelles et adultes, début juin. Les électrodes ont été insérées sous la peau et poussées à l'avant de l'animal de telle sorte que chaque électrode repose de chaque côté du cœur. Les signaux transmis sont enregistrés avec un récepteur Telonics TR-1-20. Les données sont numérisées à l'aide du logiciel Telonics TDP-2 qui convertit les signaux en intervalles de pulsations (en millisecondes). Ces intervalles sont enregistrés manuellement et convertis en battements/minute de rythme cardiaque en divisant l'intervalle en millisecondes par 60.

Le comportement et la position d'un animal sont déterminés et les signaux sont enregistrés au cours de différentes périodes de temps, typiquement de une à deux minutes, mais fréquemment jusqu'à quatre ou cinq minutes. Les rythmes cardiaques de comportements particuliers sont enregistrés lorsque le comportement s'exprime clairement. Les différences de rythme sont analysées avec les tests de Man Whitney ou de *t*.

RESULTATS

Différences entre comportements

Deux cent-vingt-deux mesures de rythme cardiaque ont été réalisées. Le nombre de mesures par femelle varie fortement du fait du dysfonctionnement des émetteurs. Les rythmes cardiaques varient de 134,8 au cours de l'allongement au soleil jusqu'à 300,4 quand les animaux courent en réponse à un cri général d'alarme. Les rythmes cardiaques les plus faibles ($\bar{x} \pm 1SE$) se produisent quand les animaux sont assis ou allongés au soleil (149,1 \pm 7,3 ; *N* = 3) et quand les animaux sont dans leur terrier (170,3 \pm 2,9, *N* = 10). Mais ces deux rythmes sont significativement différents (*t* = 2,7 ; *ddl* = 11 ; *p* = 0,02). Cependant, quand une marmotte entre dans son terrier après avoir été chassée, son rythme cardiaque est en moyenne de 190,1 au cours des 3 minutes suivantes. Les rythmes des animaux assis (Table 1) sont significativement plus rapides que ceux des animaux dans le terrier ($\chi^2 = 174$; *U* = 0 ; *p* = 0,006 ; $\chi^2 = 573$; *t* = 4,4 ; *ddl* = 62 ; *p* < 0,001).

Le comportement d'alerte se manifeste lorsqu'une marmotte relève la tête pendant qu'elle affourage ou pendant qu'elle est assise (Armitage et al. 1996). Le rythme cardiaque au cours d'une alerte augmente de 9,5 % par rapport à celui de la position assise et de 3,6 à 7,9 % par rapport à celui de l'affouragement. Ce comportement d'alerte comprend souvent une séquence de position assise ou d'affouragement et d'alerte (Fig. 1). Les rythmes cardiaques d'alerte sont significativement supérieurs à ceux de la position assise chez toutes les femelles (*t* varie de 4,6 à 10,3 ; tous les *p* < 0,001). La vigilance se manifeste quand une marmotte s'assied droite (Armitage et al. 1996). Au cours de la vigilance, le rythme cardiaque atteint en moyenne 252 (*N* = 7), ce qui est significativement supérieur à celui de l'alerte (*Z* = 2,28, *p* = 0,0113). Une partie de cet accroissement représente probablement une

augmentation du métabolisme. Dans un cas, le rythme cardiaque a augmenté de 210 (position assise) à 236 (vigilance), a décliné à 214 lors du redressement, puis est revenu à 210 quand la femelle s'est assise. L'accroissement lors du passage de la position assise à la position dressée est de 1,9 % et représente seulement 15 % de l'augmentation du rythme pendant la vigilance.

Le rythme cardiaque au cours de l'affouragement est significativement supérieur à celui de la position assise (*t* varie de 4,4 à 7,9 ; tous les *p* < 0,001) pour chaque femelle (Table 1). En moyenne, le rythme au cours de l'affouragement est supérieur de 13,7 % à celui de la position assise. Le rythme cardiaque au cours de l'affouragement est significativement inférieur à celui qui est observé en cours d'alerte chez deux des femelles (*t* > 2,7 ; *p* < 0,02), mais non pour la troisième (Table 1 ; *t* = 1,3 ; *p* > 0,2).

Le rythme cardiaque lors de la marche (Table 1) ne diffère significativement de celui de l'affouragement chez aucune des femelles (tous *t* < 1,6 ; tous *p* > 0,1). Le rythme cardiaque au cours de la marche est significativement supérieur à celui de la position assise pour toutes les femelles (*t* varie de 2,6 à 13,4 ; *p* varie de 0,02 à < 0,001). Le rythme cardiaque le plus élevé se produit lors de la course (Table 1) et est significativement supérieur à ceux de tous les autres comportements chez toutes les femelles (*t* varie de 5,1 à 11,8 ; tous *p* < 0,001).

La plupart des courses se produisent pendant un comportement agonistique, lorsqu'une femelle chasse une autre. Plusieurs fois, un participant a été suivi pendant toute la séquence de comportements aboutissant à la poursuite. Souvent une femelle fuit à la vue d'une autre femelle et la poursuite ne se produit pas toujours. La femelle qui a fui était assise ou assise en alerte juste avant la fuite, le rythme cardiaque à ce moment-là était supérieur à celui de la moyenne générale de la position assise (Fig. 2E, Table 1), ce qui suggère que la femelle s'approchant était détectée et que le rythme cardiaque y répondait. Une femelle peut être alertée par la proximité d'une autre et présenter une séquence d'alerte assise durant laquelle le rythme cardiaque de la position assise est élevé, avant de prendre la fuite (Fig. 2D). De la même façon, la poursuivante peut accroître son état d'alerte avant de commencer la poursuite (Fig. 2A). Le rythme cardiaque peut augmenter quand un autre animal est détecté même s'il s'agit d'un membre du groupe social (Fig. 2C). Suite à la poursuite, lors de la position assise, le rythme cardiaque peut rester élevé (192 à 243, \bar{x} = 216,9). Quand une femelle s'assied juste après une course, le rythme cardiaque ne décroît de 209 à 172 que 20 minutes après.

Les marmottes répondent à une menace potentielle de l'homme, des chiens, etc. en élevant leur rythme cardiaque en l'absence de tout mouvement. Une marmotte devient en alerte ou vigilante, augmentant ainsi son rythme cardiaque de façon significative (Fig. 2B). Le rythme cardiaque d'une femelle en train de marcher n'augmente pas lorsqu'elle est survolée par une buse à queue rousse (*Buteo jamaicensis*). Celle-ci n'est pas un prédateur majeur de la marmotte à ventre

jaune dans notre zone (Van Vuren 2001). Le rythme cardiaque d'une femelle assise dont on s'approche atteint en moyenne 202 battements/minute, environ 6 % de plus que la moyenne lorsqu'elle est assise. Elle entre dans son terrier et son rythme cardiaque est de 248, environ 15 minutes après son enfouissement. Aucune bradycardie n'a été mise en évidence comme cela a été rapporté pour les marmottes d'Amérique qui étaient effrayées dans leur terrier (Smith & Woodruff 1980).

Durant une séquence d'affouragement-alerte, le rythme cardiaque augmente de 8,5 % lors du relevé de la tête, mais de 16,1 % lors de la réponse à un cri d'alarme général (Fig. 3). Il est intéressant de noter que la variance du rythme au cours de l'alerte (9,9) est très inférieure à celle qui est observée en cours d'affouragement (66,0). Cette forte variabilité de la variance lors de l'affouragement traduit des différences de vigueur du déplacement et de l'alimentation.

Au cours de l'auto-toilettage, le rythme cardiaque atteint en moyenne 209,5 (N = 5). Le toilettage survient lorsque l'animal est assis et son rythme cardiaque augmente de 9,5 % par rapport au rythme moyen de l'animal assis. Le rythme cardiaque s'élève au cours des contacts sociaux. Quand le mâle résident s'approche et tente d'attaquer la femelle ♀573, son rythme cardiaque augmente de 5,2 % quand elle est assise (n = 2), et de 4,3 % quand elle fourrage (N = 1). Quand la femelle ♀174 salue le mâle résident, au cours d'un déplacement, son rythme cardiaque ne change pas. Quand la femelle 573 observe ses filles, son rythme cardiaque passe de 203 alors qu'elle est assise à 229 lors d'un déplacement avec salutation, puis redescend à 217. Les rythmes cardiaques au cours de cette interaction sociale correspondent aux variations normales du rythme observées lors de la position assise et de la marche. Le seul rythme cardiaque observé lors de transport d'herbe par une femelle (219,5) ne se distingue pas de celui de la marche.

Différences entre femelles

Les rythmes cardiaques lors de l'affouragement et de la marche ne diffèrent pas significativement entre femelles (Table 1). Pendant la course, le rythme cardiaque de ♀573 est supérieur à celui de ♀855 (Table 1), mais ne diffère pas de celui de ♀174 ($t = 0,9$; $ddl = 29$; $p > 0,2$). Lorsque les femelles sont assises, leurs rythmes cardiaques se présentent de la façon suivante : ♀174 > ♀573 > ♀855 ; toutes les différences sont significatives (Table 1). Au cours de l'alerte, les rythmes des femelles se rangent comme suit : ♀174 > ♀573 > ♀855 et ils sont tous significativement différents (Table 1).

Le comportement social et le chevauchement des espaces utilisés ont été déterminés pour les trois femelles. Un combat entre ♀573 et ♀174 a été observé alors que le chevauchement de leurs espaces est de 15 %. Quatorze rencontres agonistiques ont été observées entre ♀573 et ♀855, le chevauchement de leurs espaces est de 41 %. Lors de ces interactions, ♀573 soit fuit soit est pourchassée par ♀855. Le chevauchement des

domaines de ♀174 et ♀855 est de 12 % et quatre interactions agonistiques se sont produites, au cours desquelles ♀174 fuit ou est poursuivie par ♀855.

DISCUSSION

Le modèle rythme cardiaque/masse corporelle prédit que le rythme cardiaque basal des marmottes à ventre jaune de 2,0 à 3,0 kg (variation de la masse corporelle des femelles de cette étude) serait compris entre 183 et 202 battements/minute (Schmidt-Nielsen 1984 : 127). Ces valeurs sont presque identiques aux valeurs moyennes observées chez les marmottes assises (Table 1). Cependant, le rythme cardiaque moyen des marmottes assises est supérieur de 11,5 % à celui des marmottes se reposant dans leur terrier. Les rythmes mesurés dans le terrier représentent le rythme basal car les marmottes y sont, à la fois, inactives et non soumises à des facteurs psychologiques. Le fait que ce rythme basal soit inférieur à celui prédit par le modèle est logique puisque le taux métabolique prédit, à partir de la courbe des mammifères euthériens, est lui-même inférieur de 14 à 29 % (Armitage & Salsbury 1992).

Le rythme cardiaque moyen (170,3) des marmottes dans leur terrier est inférieur à la valeur maximale de 180 enregistrée au laboratoire chez les marmottes à ventre jaune (Zatzman & Thornhill 1986). Au laboratoire, le rythme cardiaque des marmottes décroît de 180 (valeur maximale observée en mai) à environ 110 juste avant l'hibernation. Ce déclin est parallèle à celui du métabolisme et est probablement couplé au rythme circannuel (Ward & Armitage 1981, Armitage & Salsbury 1992).

Les rythmes cardiaques durant l'affouragement, la course et la marche représentent, probablement en partie, un accroissement du métabolisme. En effet, comme le rythme cardiaque est linéairement lié au métabolisme, son augmentation au-dessus du niveau basal pourrait correspondre à une augmentation proportionnelle du métabolisme. Si le rythme cardiaque des marmottes dans leur terrier est le rythme de base, le métabolisme pourrait augmenter d'au moins 26,3 % lors de l'affouragement, 17,5 % en position assise, 28,7 % pendant la marche et 51,1 % pendant la course. Cependant, il ne semble pas raisonnable de penser que le métabolisme des marmottes assises sur le sol soit supérieur à celui des marmottes se reposant dans leur terrier, certainement pas de 17,5 %. Il semble plus probable que l'augmentation du rythme cardiaque soit due à des facteurs psychologiques.

Il est vraisemblable que le faible rythme cardiaque observé lorsque les animaux sont assis ou allongés au soleil correspond à un métabolisme basal. L'hypothèse de l'absorption de la chaleur des radiations solaires par les animaux allongés au soleil leur permettrait de réduire les coûts métaboliques du maintien de la température corporelle et de conserver l'énergie pour la croissance. Cette relation possible entre le métabolisme et les bains de soleil nécessite des recherches ultérieures.

Les facteurs psychologiques ont une influence marquée sur le rythme cardiaque. Son augmentation, lorsque les marmottes émergent du terrier, représente probablement une prudence accrue (Armitage & Chiesura Corona 1994) ; celle-ci se manifeste par un

rythme cardiaque plus élevé, préparant la marmotte à l'action, combat ou fuite (Nelson 1995 :71). Cette circonspection augmente durant une période d'alerte, quand l'animal assis ou en train de s'alimenter relève la tête, et de vigilance (Armitage & Chiesura Corona 1994). Ainsi le rythme cardiaque de la vigilance peut être aussi rapide que celui de la course et doit préparer l'animal à courir avec un métabolisme plus élevé pendant la course que pendant la vigilance. De la même façon, le rythme cardiaque s'accroît en l'absence de déplacement lors d'une réponse d'alarme et quand une marmotte surveille l'approche d'un congénère (Fig. 2). Cette augmentation du rythme cardiaque en fonction du niveau de risque ou de danger est confirmée, plus loin, par l'absence ou la faible augmentation du rythme lors d'interactions sociales avec le mâle résident ou avec de proches apparentés et son importante augmentation à l'approche de compétiteurs (Fig. 2A, D, E).

Les rythmes cardiaques différents observés chez les trois femelles assises et en alerte peuvent être mis en relation avec leur statut social et la perception du risque. La femelle présentant le rythme cardiaque le plus élevé au cours de ces deux activités (♀174, Table 1) explore journalièrement les domaines des autres femelles. La femelle 573, toujours subordonnée à ♀855, présente

des rythmes cardiaques significativement supérieurs à ceux de ♀855 (Table 1). Quand d'autres femelles résidentes pénètrent dans le domaine vital de ces trois femelles, les intruses évitent ou fuient ♀855, alors que les deux autres femelles évitent les intrus. Ainsi les deux femelles, dont les rythmes cardiaques en position assise ou en alerte sont les plus élevés, sont celles qui sont les plus stressées lors des confrontations sociales. Que ces différences de rythme cardiaque, assis ou en alerte, représentent le stress social, c'est-à-dire des facteurs psychologiques, est confirmé par l'absence de différence de rythme cardiaque au cours de l'affouragement et du déplacement chez les trois femelles étudiées.

REMERCIEMENTS

Cette recherche, supportée par la bourse BSR 8121231 du NSF, a été réalisée dans le Rocky Mountain Biological Laboratory. Jaye C. Melcher a implanté les émetteurs de rythme cardiaque et Sharon Lee Green a dactylographié le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE / REFERENCES

- ARMITAGE K.B. & CHIESURA CORONA M. 1994. Time and wariness in yellow-bellied marmots. *Ibex J. M. E.*, 2: 1-8.
- ARMITAGE K.B. & SALSURBY C.M. 1992. Factors affecting oxygen consumption in wild-caught yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 103A: 729-737.
- ARMITAGE K.B., SALSURBY C.M., BARTHELMESS E.L., GRAY R.C. & KOVACH A. 1996. Population time budget for the yellow-bellied marmot. *Ethol. Ecol. Evol.*, 8: 67-95.
- BALPH D.F. 1984. Spatial and social behavior in a population of Uinta ground squirrels: interrelations with climate and annual cycle. *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*, Murie J.O. & Michener G.R., eds., 336-352.
- JOHNSON S.F. & GESSAMAN J.A. 1973. An evaluation of heart rate as an indirect monitor of free-living energy metabolism. *Ecological Energetics of Homeotherms*, Gessaman J.A. ed., 44-54.
- NELSON R.J. 1995. *An Introduction to Behavioral Endocrinology*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- SCHMIDT-NIELSEN K. 1984. *Scaling: Why Is Animal Size So Important?* Cambridge Univ. Press, NY.
- SMITH E.N. & WOODRUFF R.A. 1980. Fear bradycardia in free-ranging woodchucks, *Marmota monax*. *J. Mammal.*, 61: 750-753.
- VAN VUREN D. 2001. Predation on yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Am. Midl. Nat.*, 145:94-100.
- WARD J.M. & ARMITAGE K.B. 1981. Circannual rhythms of food consumption, body mass, and metabolism in yellow-bellied marmots. *Comp. Biochem. Physiol.*, 69A: 621-626.
- ZATZMAN M.L. & THORNHILL G.V. 1986. Seasonal changes in blood pressure and cardiac output in marmots. *Living in the Cold: Physiological and Biochemical Adaptations*, Heller H.C., Musacchia X.J. & Wang L.C., eds., 453-459.