

THE ORIGIN AND RADIATION OF *MARMOTA CAMTSCHATICA*: THE RELATIONSHIP OF MARMOT DISTRIBUTION WITH KEY PLANTS

ORIGINE ET RADIATION DE *MARMOTA CAMTSCHATICA* : RELATION ENTRE LA REPARTITION DE LA MARMOTTE ET DES PLANTES CLES.

ВЕКТОР РАСПРОСТРАНЕНИЯ *MARMOTA CAMTSCHATICA*: СВЯЗЬ С ЭЛЕМЕНТАМИ ВЫСОКОГОРНОГО РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

BADMAEV B.B.

Institute of General & Experimental Biology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences
Ulan-Ude 670047 Russia. E-mail: bbadm@biol.bsc.buryatia.ru

Le but de cette étude est de déterminer les caractéristiques des communautés végétales d'altitude qui influencent la répartition de M. camtschatica. Ces résultats et l'analyse des patrons de distribution de ces caractéristiques permettent de comprendre le patron de la radiation de cette espèce de marmottes. L'importance de plantes de la communauté végétale d'altitude, comme Pinus pumila, est discutée. Certains éléments indiquent que M. camtschatica s'est dispersée du nord est de l'Asie au sud-ouest.

Mots clés : *Marmota camtschatica*, radiation, communauté végétale d'altitude, *Pinus pumila*.

элементов растительного сообщества. Цель настоящей работы - определение высокогорных растений в связи с *M. camtschatica* и при помощи анализа характера развития этих элементов выделить вектора распространения сурков. Были исследованы среда обитания и характеристика растений поедаемых черношапочными сурками. Обсуждается связь между сурками и растениями высокогорных сообществ, таких как *Pinus pumila*. Определенные элементы указывают, что вектор распространения *M. camtschatica* может представляться с Севера-Востока Азии на Юго-Запад.

Ключевые слова: *Marmota camtschatica*, вектор распространения, высокогорное растительное сообщество, *Pinus pumila*.

The aim of this study was to determine the essential high-altitude plant community features, which influence the distribution of *M. camtschatica*. These results and an analysis of the historical patterns of the distribution of these features help us understand the pattern of the species' radiation. The importance of species, including *Pinus pumila*, is discussed. Some evidence indicates that *Marmota camtschatica* radiated from northeastern Asia to the southwest.

Key words *Marmota camtschatica*, radiation, high-altitude plant community element, *Pinus pumila*.

INTRODUCTION

Two species of marmots, *Marmota sibirica* and *M. camtschatica*, have allopatric distributions in Transbaikalia (eastern Siberia). The species vary genetically: the diploid chromosome number is $2n=40$, $NF^a=62$ for *M. camtschatica*, and $2n=38$, $NF^a=64-66$ in *M. sibirica* and other Palearctic species (Fernandez-Donoso *et al.* 1969; Lyapunova and Vorontsov 1969; Vorontsov *et al.* 1969; Wang *et al.* 1989, in Brandler 1999). However, the chromosomal heterogeneity in Palearctic marmots may be greater so far as $2n=36$, $NF^a=64$ has been recently reported in *M. baibacina* (Brandler 1999).

The distribution of *M. camtschatica* have been well documented (Kapitonov 1960, 1978; Vovchenko *et al.* 1987; Revin & Lyamkin 1987; Zheleznov 1991; it is widely distributed (Fig.1). The southern and western borders of its range are on the coasts of Lake Baikal, the northern border is found in Kharaulakh Mountains by Lena river estuary and the eastern border is found on the coast of Bering Sea (around Navarin cape). *M. camtschatica* has a large geographic range, which

comprises about 19 degree of latitude and about 70 degree of longitude (the relation is thus 19/70). Comparatively, the next two marmot species having comparable distribution are *M. bobac* (6/40) and *M. monax* (20/92). *M. camtschatica* is also found north (72°N) than other species in genus *Marmota*. Lyapunova *et al.* (1992) named *M. camtschatica* on the base of karyological study as Nearctic element in Palearctic *Marmota* fauna. However, there is not consensus on the origin of *M. camtschatica*. Some authors stated the *M. camtschatica* is of central Asian origin (Kapitonov 1963; Bibikov 1967, 1996). Erbaeva (1999) claimed that *M. sibirica* and *M. camtschatica* had a common ancestor based on her findings of skull and dental similarities with the fossil *M. tologoica*. Zimina & Gerasimov (1970) said that historical dispersal of marmots was from southern and eastern South Eurasia (Middle and Central Asia) to the periglacial loss plain and plateau of the East European Plain and further to the German-Polish and Hungarian lowlands. Steppan *et al.* (1999) suggested that *M. camtschatica*,

M. himalayana and *M. sibirica* formed the monophyletic *camtschatica* group.

Because marmots are herbivores, their distribution may be related to the historical patterns of plant community. I believed that the problem of historical dispersal and the current distribution of *M. camtschatica* may be understood by considering the marmot's relation to high-altitude plant communities. These high-altitude plant communities are relatively simple and are characterized by a few plant families (Tolmachev 1948; Malyshev 1976). Once the distribution of key plant communities is identified, then it should be possible to study the radiation of marmots.

The aim of my study was: i) to determine the essential high-altitude plant community characteristics related to *M. camtschatica*, and ii) using analyses of historical traits in high-altitude plant communities, to try to outline the pattern of dispersal in *M. camtschatica*.

STUDY AREA AND METHODS

Marmota camtschatica doppelmayeri were studied mainly in Barguzinsky mountain range on the eastern coast of Lake Baikal (Svatosh 1926; Turov 1936; Filonov 1961; Zharov 1970, 1972, 1976). The adjacent territories of northern Transbaikalia have received little attention (Badmaev 2001).

Areas sampled (Fig. 2), included the following mountain ranges of northern Transbaikalia: 1) Severo-Muisky, Verkhnyaya Angara river, August 1988; 2) Yuzno-Muisky and Ikatsky, Barguzin river, July 1994; 3) Kichersky, Kholodnaya river, September 1994; 4) Synnyr, Chaya river, July-August 1997; 5) Yuzhno-Muisky, Bambuika river, July 1999; 6) Babanty mountains, Taloy river, July 2001, May and July 2002; 7) Bolshoi Khapton, Baunt lake, July 2002.

The plant features of marmot localities were documented. The mouth cavities, stomach, and intestinal contents were examined in 16 animals. When animals were observed foraging, I carefully examined the foraging areas to determine the plant species eaten by the marmots. I collected plant specimens, which were identified in the laboratory by specialists.

RESULTS

Black-capped marmot colonies varied by location (Table 1), but all were above tree line. Marmot habitats in Severo-Muisky, Kichersky, and the Synnyr mountain ranges were characterized by meadow communities consist of mesophytes, sedges and forbs. Several species were common: *Aquilegia glandulosa*, *Veratrum lobelianum*, and *Bistorta elliptica*. The other studied marmot localities in Babanty Mountains and Bolshoi Khapton were characterized mostly by tundra communities consisting of small shrubs, including *Cassiope*, *Ericaceae*, *Betulaceae*, and *Salicaceae*, as well as lichens and mosses. Alpine meadows were not found there. All marmot habitats were characterized by piles of broken rocks where animals spend time sitting and

looking and avoiding danger. *Pinus pumila* shrubs were found close to marmot habitats (Table 1).

Forage plants of *M. camtschatica* in northern Transbaikalia are listed in Table 2. The marmot diet includes variety of herbaceous plants. Marmots prefer flowers, as well as the upper parts of plant leaves and shoots. Their spring and autumn seasonal diets are characterized by notable consumption of roots and animal components. We found evidence that marmots dug and ate the roots of *Bergenia crassifolia*, *Bistorta elliptica*, *B. vivipara*, *Caltha membranacea*, *Dryas sumnevicii*, and *Swertia obtusa*. The nuts of dwarf Siberian pine *Pinus pumila* have been observed in our examination of marmot's stomach content (to 20 % of volume) in 1997.

DISCUSSION

Our results (Table 1) and the results of earlier researchers (Svatosh 1926; Turov 1936; Filonov 1961; Molozhnikov, 1971), indicate that *M. camtschatica* in northern Transbaikalia inhabits suitable sites situated strictly above tree line (i.e., alpine area of high-altitudes). Tree line is a main feature throughout the range of this species (Kapitonov, 1978; Boyeskorov *et al.* 1994; Tokarsky 1997). The forest belt is the limiting factor in the vertical distribution of black-capped marmot. Above tree line, marmot colonies are inevitable found near rock piles (the petrophilia).

It seems very important to distinguish the essential plant species in the ecology of black-capped marmots. It is obvious that there is variation in the types of plants across their large distribution. The area around Lake Baikal is the crossroads of the distribution of many plant species. For instance, *Doronicum altaicum*, predominant species in meadow communities of Barguzinsky mountain range, was absent in my study sites because the species is restricted by the Barguzinsky mountain range (Siplivinsky 1972; Vodopyanova *et al.* 1972; Ivanova & Chepurnov 1983). According to Filonov (1961), the black-capped marmot in Barguzinsky mountain range prefers meadow communities consisting of *Doronicum altaicum* and *Trollius asiaticus* more than *Aquilegia glandulosa* and *Anemonastrum crinitum*. Another forage plants of black-capped marmot which northeastern range of area restricted near Lake Baikal are *Caltha membranacea*, *Gentiana grandiflora*, *Geranium pseudosibiricum* (Vodopyanova *et al.* 1972; Anenkhonov *et al.* 2001). *Bistorta elliptica* is also very important for the nutrition of black-capped marmot. This plant species is distributed from northeastern Asia and has a southwestern edge of its area near Lake Baikal. Such a distribution is also seen with *Pinus pumila* (Fig. 3).

Marmots eat different foods in different areas. In general, meadow communities relate to mountain systems with peak like outcrops, abundant precipitation and moisture whilst tundra communities have been formed under xeric condition of flatter mountain systems with poor precipitation

(Vodopyanova *et al.* 1972; Tyulina 1976). It is notable that *P. pumila* shares a common range (Fig. 3) with those in *M. camtschatica* (Fig. 1). It is known that *P. pumila* is found in high-altitudes of eastern Siberia and northeastern Asia and plays a buffer role between alpine plant communities and forest belt. Marmots are not found in the forest belt, however black-capped marmots do eat the nuts of dwarf Siberian pine (Table; Turov 1936; Filonov 1959, 1960; Zharov 1970). For example, Filonov (1959) described how marmots climbed on this pine to forage on its nuts. Molozhnikov (1975) indicated that black-capped marmots are an important dispersal agent of the dwarf Siberian pine. *P. pumila* is common in the Pacific monsoon region (Sochava & Lukichova 1953; Yurtsev 1964). It dispersed from northeastern Asia to Southwest. Moreover, *P. pumila* has a distinctive relation to tree line and rock piles in high-altitudes

(Molozhnikov 1975) and it may grow on bare rocks it is a pioneer plant. It plays a similar ecological role as the less common *Rhododendron aureum*.

The extreme northern range of *M. camtschatica* may have been facilitated by its attraction to rock-piles, its distribution strictly above tree line, its relation to certain plants of the high-altitude meadow and tundra communities, and its association with plants of northeastern origin (primarily *P. pumila*). Based on this, I conclude that these features have been important in the direction of spread of *Marmota camtschatica* from northeastern Asia to Southwest.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am very grateful to Oleg A. Anenkhonov and Konstantin I. Osipov for their help to determine the high-altitude plant species in collected herbarium.

Figure 1. The distribution of *Marmota camtschatica*. The areas of marmot occurrence are darkened. Aire de distribution de *Marmota camtschatica*. L'aire de distribution est assombrie. (Kapitonov 1960, 1978 ; Revin & Lyamkin 1987 ; Vovchenko *et al.* 1987; Zheleznov 1991)

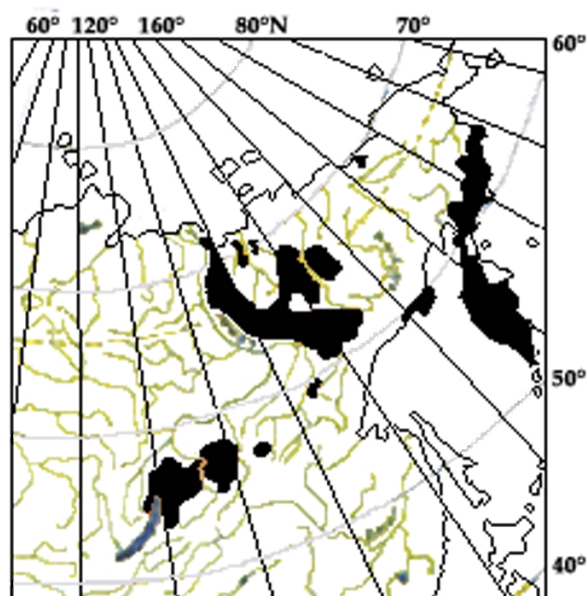


Figure 2. Areas studied. Mountain ranges indicated are following: 1) Severo-Muisky, Verkhnyaya Angara river; 2) Yuzno-Muisky and Ikatsky, Barguzin river; 3) Kichersky, Kholodnaya river; 4) Synnyr, Chaya river; 5) Yuzhno-Muisky, Bambuika river. 6) Babanty mountains, Taloy river; 7) Bolshoi Khapton, Baunt lake. Sites étudiés. Les montagnes et les rivières suivantes sont indiquées.



Figure 3. The distribution in *Pinus pumila* (Sochava & Lukicheva 1953): I. Contours with predominate *P. pumila* shrubs; II. Mountain tundra with *P. pumila* shrubs; III. Mountain scattered forests from *Larix gmelinii* with rare undergrowth of *P. pumila*; IV. The boundaries of *P. pumila* distribution; V. Areas with few *P. pumila*. Répartition de *Pinus pumila*: I. Prédominance d'arbustes de *P. pumila*; II. Toundra montagneuse avec *P. pumila*; III. Montagnes parsemées de *Larix gmelinii* avec de *P. pumila*; IV. Limites de la distribution de *P. pumila*; V. Présence rare de *P. pumila*.

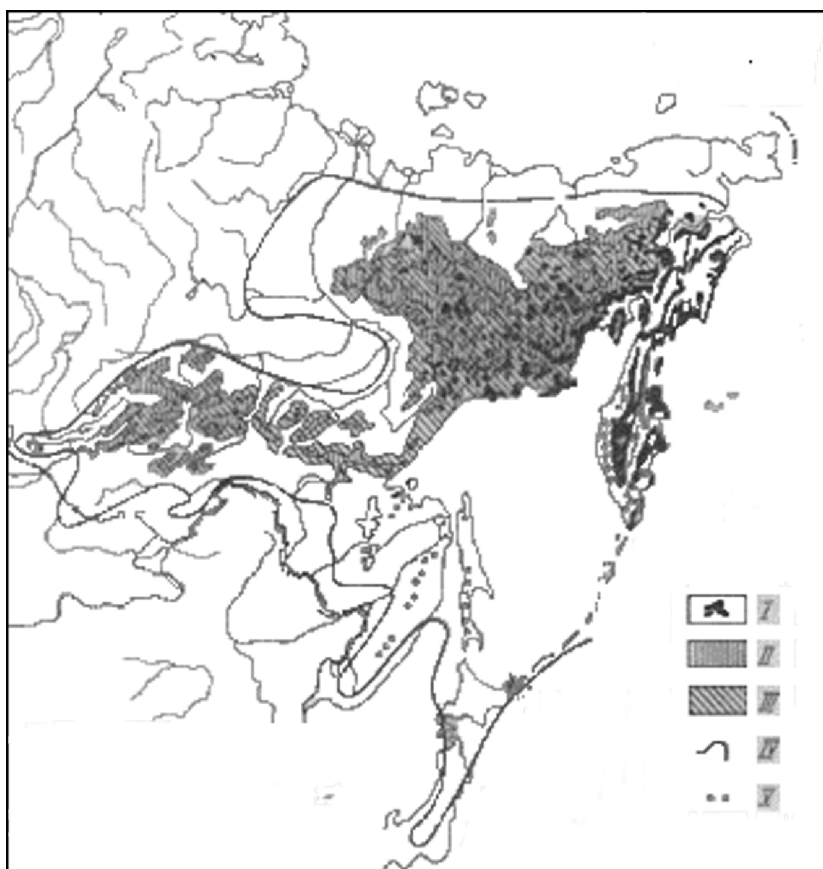


Table 1. Some features of sites and vegetation of localities in *Marmota camtschatica* in northern Transbaikalia. Quelques caractéristiques des sites et de la végétation d'installations de *Marmota camtschatica* au Transbaïkal septentrional.

–	Mountain range	Maximal altitude, m*	Tree line altitude, m	Marmot locality altitude, m	Vegetation feature
1.	Severo-Muiskii	2084,3	1400	1510	Meadow community;
1.1		2089,5	1410-1420	1510-1570	<i>Pinus pumila</i> shrubs
1.2		2124,9	1580-1680	1560-1580	
1.3		2036,5	1500-1600	1600-1620	
2.	Yuzno-Muiskii (western edge)	2574,0	1650	1800	Tundra community; <i>Pinus pumila</i> shrubs
3.	Ikatskii (northern edge)	2459,0	1600	1800-1850	Tundra community; <i>Pinus pumila</i> shrubs
4.	Kicherskii	2328,4	1700-1750	1750-1780	Meadow community; <i>Pinus pumila</i> shrubs
5.	Synnyr	2244,4	1650-1700	1700-1750	Meadow community; <i>Pinus pumila</i> shrubs
6.	Yuzno-Muiskii	2444,6	1700-1750	1900-1950	Tundra community; <i>Pinus pumila</i> shrubs
7.	Babanty Mts	2206,1	1950-1995	2060-2150	Tundra community; <i>Pinus pumila</i> shrubs
7.1		2139,0	1930	1950-2100	
8.	Bolshoi Khapton	2284,9	1750-1850	1970-2200	Tundra community; <i>Pinus pumila</i> shrubs

*In vicinity of 2 km to marmot locality. A 2 km de la localité à marmottes.

Table 2. Forage plants of *Marmota camtschatica* in northern Transbaikalia. *Plantes consommées par Marmota camtschatica dans le transbaïkal septentrional.*

Plant Species	Mountain ranges	Sources
<i>Aconitum septentrionale</i> <i>Allium schoenoprasum</i> <i>Anemonastrum crinitum</i> <i>A. sibiricum</i> <i>Astragalus alpinus</i> <i>Aquilegia glandulosa</i> <i>Bergenia crassifolia</i> <i>Caltha palustris</i> <i>Crepis sibirica</i> <i>Doronicum altaicum</i> <i>Gentiana grandiflora</i> <i>Geranium albiflorum</i> <i>G. pseudosibiricum</i> <i>Pinus pumila</i> <i>Rumex acetosa</i> <i>Trollius asiaticus</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Veratrum lobelianum</i>	Barguzinsky	Svatosh1926; Turov1936; Filonov1959, 1961; Zharov1970, 1976
<i>Bistorta elliptica</i> <i>Eritrichium villosum</i> <i>Gentiana uniflora</i> <i>G. algida</i> <i>Hedysarum alpinum</i> <i>Poa glauca</i>	Ikatsky	Badmaev 2001
<i>Aquilegia glandulosa</i> <i>Bistorta elliptica</i>	Kichersky	Badmaev 2001
<i>Aquilegia glandulosa</i> <i>Bistorta elliptica</i>	Severo-Muisky	Badmaev 2001
<i>Aquilegia glandulosa</i> <i>Bergenia crassifolia</i> <i>Bistorta elliptica</i> <i>Caltha membranacea</i> <i>Pinus pumila</i> <i>Saxifraga bronchialis</i> <i>Swertia obtusa</i>	Synnyr	Badmaev 2001
<i>Bistorta elliptica</i> <i>B. vivipara</i> <i>Poa glauca</i>	Yuzhno-Muisky	Badmaev 2001
<i>Bistorta elliptica</i> <i>B. vivipara</i> <i>Carex bigelowi</i> <i>Dryas sumnevici</i> <i>Gentiana algida</i>	Babanty Mountains	Badmaev, unpublished data
<i>Bistorta elliptica</i> <i>B. vivipara</i> <i>Gentiana algida</i>	Bolshoi Khapton	Badmaev, unpublished data

INTRODUCTION

Deux espèces de marmottes, *M. sibirica* et *M. camtschatica*, sont présentes en Transbaïkalie (Sibérie orientale). Ces espèces allopatriques diffèrent aussi par leurs caractéristiques caryologiques et d'habitat. Le nombre diploïde de chromosomes chez *M. camtschatica* est $2n=40$, $NF'=62$ et $2n=38$, $NF'=64-66$ chez *M. sibirica* et une autre espèce de marmotte paléarctique (Fernandez-Donoso et al. 1969 ; Lyapunova et al. 1969 ; Vorontsov et al. 1969 ; Wang et al. 1989, in Brandler 1999). Cependant, l'hétérogénéité chromosomique chez les marmottes paléarctiques peut être plus importante dans la mesure où un nombre diploïde de chromosomes de $2n=36$, $NF'=64$ a récemment été mis en évidence chez *M. baibacina* (Brandler 1999).

La répartition de *M. camtschatica* est bien documentée (Kapitonov 1960, 1978 ; Vovchenko et al. 1987 ; Revin & Lyamkin 1987 ; Zheleznov 1991). L'extension de l'aire de répartition de cette espèce est très vaste (Fig. 1). Ses limites méridionale et occidentale sont situées sur les deux rives du lac Baïkal, la limite nord est située dans les montagnes du Kharaulakh près de l'estuaire de la rivière Léna et sa limite orientale est située sur la côte de la mer de Béring (Cap Navarin). Il est intéressant de noter que l'aire de répartition géographique de *M. camtschatica* s'étend environ sur 19 degrés de latitude et environ 70 degrés de longitude (la relation est 19/70). Les deux espèces de marmottes ayant une distribution comparable sont *M. bobac* (6/40) et *M. monax* (20/92). Ainsi, *M. camtschatica*

occupe la position intermédiaire parmi les espèces de marmottes, mais le point le plus au nord (72°N) de toutes les espèces de *Marmota*. Lyapunova et al. (1992) a décrit *M. camtschatica*, sur la base d'études caryologiques, comme un élément néarctique parmi les marmottes paléarctiques. Cependant, il n'y a pas d'accord sur les caractères historiques de *M. camtschatica*. Certains auteurs pensent à une origine centrale en Asie (Kapitonov 1963 ; Bibikov 1967, 1996). Erbaeva (1999) suppose l'existence d'un ancêtre commun à *M. sibirica* et à *M. camtschatica* sur la base de la découverte d'une similarité entre le crâne et la dentition de ces deux espèces avec l'espèce fossile *M. tologoica*. Zimina & Gerasimov (1970) ont indiqué que la dispersion historique des marmottes était dirigée du sud et du sud-est de l'Eurasie (Asie moyenne et centrale) vers les plaines alluviales périglaciaires et la plaine de l'Est européen et jusqu'à la plaine germano-polonaise et hongroise. Stepan et al. (1999) proposent de placer *M. camtschatica*, *M. himalayana* et *M. sibirica* dans un groupe *camtschatica*.

L'histoire naturelle des marmottes, rongeurs herbivores, peut être mise en relation avec l'histoire de la dispersion de plantes essentielles. De mon point de vue, le problème historique de la dispersion et la formation de l'aire de répartition de *M. camtschatica* peut être résolu aussi sur la base des relations des marmottes et des éléments des communautés végétales d'altitude. Un petit nombre d'espèces, une relative simplicité ou la prédominance de quelques plantes représentatives, une position terminale de la stratification florale et l'isolement des hautes altitudes rendent plus faciles l'analyse de leur histoire naturelle (Tolmachev 1948 ; Malyshev 1976). Pour l'histoire naturelle chez *M. camtschatica*, il semble important de repérer le vecteur de dispersion de l'espèce sur la base de la relation des marmottes aux éléments essentiels de la communauté végétale d'altitude.

L'objectif de mon étude est : i) de déterminer les éléments essentiels de la communauté végétale d'altitude en relation avec *M. camtschatica* sur la base des caractéristiques écologiques de cette espèce de marmotte et ii) d'essayer de mettre en évidence, grâce aux analyses des traits historiques de la communauté végétale d'altitude, du vecteur de dispersion de *M. camtschatica*.

AIRE D'ETUDE ET METHODES

Marmota camtschatica doppelmayeri a été étudié surtout dans la chaîne de Barguzinsk sur la cote est du lac Baïkal (Svatosh 1926 ; Turov 1936 ; Filonov 1961 ; Zharov 1970, 1972, 1976). Les territoires voisins de la Transbaïkalie du nord ont reçu peu d'attention (Badmaev 2001).

J'ai essayé de concevoir des routes d'expédition hors de la chaîne de Barguzinsk (Fig. 2). Les chaînes de montagnes de la Transbaïkalie septentrionale suivantes ont été incluses : 1) Severo-Muisky, rivière Verkhnyaya Angara, août 1988 ; 2) Yuzno-Muisky et Ikatsky, la rivière Barguzin, juillet 1994 ; 3) Kichersky, la rivière Kholodnaya, septembre 1994 ; 4) Synnyr, la rivière Chaya, juillet-août 1997 ; 5) Yuzno-Muisky, la rivière Bambuika, juillet 1999 ; 6) monts Babanty, la rivière

Taloy, juillet 2001, mai et juillet 2002 ; 7) Bolshoi Khapton, lac Baunt, juillet 2002.

Les caractéristiques végétales des sites à marmottes ont été décrites. Un petit nombre de cavités buccales, de contenu de l'estomac et de l'intestin ont été examinés lors de biopsies (N=16). Des animaux observés en cours d'alimentation ont été soudainement effrayés pour examiner soigneusement le site d'affouragement et déterminer les espèces végétales consommées par les marmottes. Un herbier récolté a été examiné au laboratoire par des spécialistes.

RESULTATS

Les localités à marmottes à tête noire présentent une large différenciation suivant la situation des sites (Table 1). Cependant, elles sont toutes au-dessus de la limite des arbres. Les habitats de marmottes des chaînes de Severo-Muisky, Kichersky, et Synnyr sont caractérisés par des prairies comprenant des mésophytes, des laïches et des herbacées. *Aquilegia glandulosa*, *Veratrum lobelianum* et *Bistorta elliptica* ont un rôle important. Les autres localités de marmottes étudiées, particulièrement les monts de Babanty et Bolshoi Khapton, sont caractérisées principalement par la toundra avec de petits arbustes où prévalent *Cassiope*, *Ericaceae*, *Betulaceae*, et *Salicaceae*, des lichens et des mousses. Les prairies alpines précédemment citées sont absentes sur ces sites. Dans tous les habitats de marmottes, des amas de rochers sont présents où les animaux passent du temps à surveiller l'environnement pour éviter le danger. Près de ces habitats de marmottes, des arbustes de *Pinus pumila* ont aussi été trouvés (Table 1).

Les plantes consommées par *M. camtschatica* de Transbaïkalie septentrionale sont présentées dans la Table 2. Le régime alimentaire des marmottes comprend des variétés de plantes herbacées. Les marmottes préfèrent les fleurs, les parties supérieures des feuilles et des pousses. Les régimes alimentaires de printemps et d'automne sont caractérisés par une consommation notable de racines et d'animaux. L'extraction et la consommation des racines de *Bergenia crassifolia*, *Bistorta elliptica*, *B. vivipara*, *Caltha membranacea*, *Dryas sumnevicii* et *Swertia obtusa* a été mise en évidence. Des graines du pin nain de Sibérie *Pinus pumila* ont été trouvées dans le contenu stomacal (jusqu'à 20 % du volume), en 1997.

DISCUSSION

Nos résultats montrent (Table 1) et les résultats des chercheurs précédents (Svatosh 1926 ; Turov 1936 ; Filonov 1961 ; Molozhnikov 1971) indiquent que *M. camtschatica* de Transbaïkalie septentrionale occupe les sites appropriés uniquement au-dessus de la limite des arbres, dans la zone alpine de haute altitude. C'est la principale caractéristique de toute l'aire de distribution de cette espèce (Kapitonov 1978 ; Boyeskorov et al. 1994 ; Tokarsky 1997). La ceinture de forêts est le facteur limitant de la distribution verticale de la marmotte à tête noire. L'autre caractéristique est la relation visible des marmottes aux amas de rochers (la pétrophilie).

La nutrition est un élément de base de l'écologie des animaux et pour les marmottes herbivores certaines plantes peuvent jouer un rôle déterminant. Aussi, il semble très important de distinguer les plantes essentielles pour l'écologie de la marmotte à tête noire. Il est évident que le rôle de certaines plantes des communautés de haute altitude diffère et dépend de leur distribution. Le territoire près du lac Baïkal est le carrefour de la répartition de nombreuses espèces de plantes. Par exemple, *Doronicum altaicum*, espèce prédominante des communautés de la chaîne de Barguzinsk, était absent des sites d'étude car l'aire de répartition de cette espèce est apparemment restreinte à la chaîne de montagne de Barguzinsk (Siplivinsky 1972 ; Vodopyanova et al. 1972 ; Ivanova & Chepurnov 1983). Selon Filonov (1961), la marmotte à tête noire de la chaîne de Barguzinsk préfère les communautés de prairies comprenant *Doronicum altaicum* et *Trollius asiaticus* plutôt qu'*Aquilegia glandulosa* et *Anemonastrum crinitum*). D'autres plantes consommées par la marmotte à tête noire, dont l'aire de répartition est réduite au voisinage du lac Baïkal, sont *Caltha membranacea*, *Gentiana grandiflora*, *Geranium pseudosibiricum* (Vodopyanova et al. 1972 ; Anenkhonov et al. 2001). Le type de distribution suivant est caractérisé, par exemple, par *Bistorta elliptica*, élément très important de la nutrition de la marmotte à tête noire. Cette espèce s'étend de l'Asie du Nord-est jusqu'à sa bordure sud-ouest proche du lac Baïkal. *Pinus pumila* présente une distribution comparable (Fig. 3).

Les plantes participant à la nutrition des marmottes diffèrent avec les conditions locales du milieu et la répartition des espèces. En général, les communautés de prairies sont en rapport avec les systèmes montagneux et leurs affleurements, leurs précipitations abondantes et leur humidité alors que les communautés de toundra se sont formées dans les conditions xériques des systèmes de montagnes plus basses avec des précipitations faibles (Vodopyanova et al. 1972 ; Tyulina 1976). Parmi les plantes de haute altitude, *P. pumila* est remarquable par la ressemblance de la structure de son aire de répartition (Fig. 3) avec celle de *M. camtschatica* (Fig.1). Il est connu que *P. pumila*

est une espèce caractéristique des paysages d'altitude de la Sibérie orientale et d'Asie du Nord-est, jouant un rôle tampon entre les communautés végétales d'altitude et la ceinture des forêts. La ceinture de forêts est exclue de l'aire de répartition de la marmotte à tête noire. Les graines du pin nain de Sibérie sont, aussi, un élément de la nutrition de la marmotte à tête noire (Table 2), comme cela avait été observé dans les études antérieures (Turov 1936 ; Filonov 1959, 1960 ; Zharov 1970). Par exemple, Filonov (1959) a décrit comment les marmottes grimpaient sur les buissons de ce pin pour récolter leurs graines. Molozhnikov (1975) a montré que la marmotte à tête noire participait à la dissémination du pin nain de Sibérie. *P. pumila*, par son origine, est un élément typique des régions de mousson proches du Pacifique (Sochava Lukichova 1953 ; Yurtsev 1964). La voie de dispersion de cette espèce était orientée du nord-est de l'Asie au sud-ouest. *P. pumila* présente une relation claire à la limite supérieure des forêts et aux amas de rochers d'altitude (Molozhnikov 1975). Ses arbustes peuvent occuper les rochers nus ou, en d'autres mots, cette espèce présente les caractéristiques d'une espèce pionnière. Un autre arbrisseau, *Rhododendron aureum*, présente des caractéristiques écologiques, une aire de répartition, une origine et une direction de dispersion comparable à celles de *P. pumila*.

Ainsi, la pénétration de *M. camtschatica* au nord, plus loin que toutes autres espèces du genre *Marmota*, son attraction claire aux amas de rochers (pétrophilie), sa distribution stricte au-dessus de la limite des arbres, sa relation aux éléments des communautés végétales d'altitude et de toundra, la ressemblance de son aire de répartition avec celle des plantes originaires du nord-est (surtout avec *P. pumila*) qui caractérisent les paysages d'altitude de la Sibérie orientale et de l'Asie du Nord-est, constituent les preuves permettant de souligner que la dispersion de *Marmota camtschatica* s'est orientée du nord-est de l'Asie au sud-ouest.

REMERCIEMENTS

Je remercie chaleureusement Oleg A. Anenkhonov et Konstantin I. Osipov pour leur aide dans la détermination des plantes d'altitude de l'herbier récolté.

REFERENCES / REFERENCES

- ANENKHONOV O.A., PYKHALOVA T.D., OSIPOV K.I., SEKULICH I.R., BADMAEVA N.K., NAMSALOV B.B., KRIVOBOKOV L.V., MUNKUEVA M.S., SUTKIN A.V., TUBSHINOVA D.B. & TUBANOVA D.Y. 2001. Guide book of plants of Buryatia, 672 pp. (in Russian)
- BADMAEV B.B. 2001. Forage plants of *Marmota camtschatica* as elements of high-altitude plant communities in northern Transbaikalia. *Proceedings of Zoological Institute*, 288: 234-244.
- BIBIKOV D.I. 1967. Mountain marmots of Central Asia and Kazakhstan. Moscow, Nauka, 198 pp. (in Russian)
- BIBIKOV D.I. 1996. *Die Murmeltiere der Welt*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 228 pp.
- BOYESKOROV G., VASILIEV V. & LUKOVITSEV YU. 1994. The black-capped marmot (*Marmota camtschatica* Pall.) in Yakutia. *Pol. Ecol. Stud.*, 20(3-4): 519-522.
- BRANDLER O.V. 1999. Finding of 36 chromosomal *Marmota baibacina* (Rodentia, Sciuridae). *Zool. Zhurn.*, 78(7): 891-894. (in Russian)
- ERBAEVA M.A. 1999. History of marmots in western Transbaikalia. In VI Congress of Theriological Society of Russian Academy of Sciences, Abstr., 84. (in Russian)

- FERNANDEZ-DONOSO R., FRACCARO M., LINDSTEN J., PORTA F., SCAPPATICCI S. & TIEPOLO L. 1969. The chromosomes of the Alpine marmot, *Marmota marmota* L. (Rodentia, Sciuridae). *Hereditas*, 63: 170-179.
- FILONOV K.P. 1959. On interesting side of nutrition in black-capped marmot in Barguzin reserve. *Transaction of Irkutsk Plague Research Institute*, 21: 279-281. (in Russian)
- FILONOV K.P. 1961. Materials on ecology of black-capped marmot of Barguzin reserve. *Transactions of Barguzin reserve*, 3: 169-180. (in Russian)
- IVANOVA M.M. & CHEPURNOV A.A. 1983. *Flora of western part of Baikal-Amur main line*. Novosibirsk, Nauka, 224 pp. (in Russian)
- KAPITONOV V.I. 1960. Distribution of black-capped marmot. *Bull. of Moscow Soc. of Nature Researchers. Biology*, 65(5): 5-15. (in Russian)
- KAPITONOV V.I. 1963. *Ecology of black-capped marmot and perspectives of its economic use*. Ph.D. Thesis, 23 pp. (in Russian)
- KAPITONOV V.I. 1978. Black-capped marmot. In *Marmots. Distribution and Ecology*, Moscow, Nauka, 178-209. (in Russian)
- LYAPUNOVA E.A., BOYESKOROV G.G. & VORONTOV N.N. 1992. *Marmota camtschatica* Pall. : nearctic element in palearctic marmota fauna. In *1st Int. Symposium on Alpine Marmot and on genus Marmota*, Bassano B., Durio P., Gallo Orsi U. & Macchi E. eds., 185-191.
- LYAPUNOVA E.A. & VORONTOV N.N. 1969. New data on chromosome of Eurasian marmots (*Marmota*, Sciuridae, Rodentia). In *Mammals. Evolution, Karyology, Systematics, Faunistics*, Novosibirsk, 36-40 (in Russian)
- MALYSHEV L.I. 1976. Genesis of high-altitude flora in Siberia. *Proceedings of Siberian Division of Academy of Sciences of USSR. Biol. Series*, 2(10): 47-55. (in Russian)
- MOLOZHNIKOV V.N. 1971. Distribution and number of black-capped marmot in south-western range of area. In *Rational use and protection of Siberian Wild*, Tomsk, 184-185. (in Russian)
- MOLOZHNIKOV V.N. 1975. *Dwarf Siberian pine of mountain landscapes in Northern Pribaikalia*. Moscow, Nauka, 203 pp. (in Russian)
- REVIN YU.V. & LYAMKIN V.F. 1987. On structure of distribution area of black-capped marmot in Pribaikalia, Transbaikalia and Yakutia. In *Ecology and preservation of mountain mammal species*, Moscow, 144-146. (in Russian)
- SIPLIVINSKY V.N. 1972. Florogenetic essay of Barguzin high-altitudes (to history of Pribaikalian flora). In *The History of Flora and Vegetation of Eurasia*, Leningrad, Nauka, 113-135 (in Russian)
- SOCHAVA V.B. & LUKICHEVA A.N. 1953. Contribution to geography of dwarf Siberian pine. *Doklady of Academy of Sciences of USSR*, 90(6): 1163-1166. (in Russian)
- STEPPAN J.S., AKHVERDYAN, LYAPUNOVA E.A., DARRILYN G.F., VORONTOV N.N., HOFFMANN R.S. & BRAUN M.J. 1999. Molecular Phylogeny of the Marmots (Rodentia: Sciuridae): Test of Evolutionary and Biogeographic Hypotheses. *Syst. Biol.*, 48(4): 715-734.
- SVATOSH Z.F. 1926. *Marmota doppelmayri* Birul. In *Materials of Barguzin expedition of G.G.Doppelmayr in 1914-1915*, Verkhneudinsk-Leningrad, 172-176. (in Russian)
- TOKARSKY V.A. 1997. *Baibak and another marmot species*. Kharkov, 304 pp. (in Russian)
- TOLMACHEV A.I. 1948. General routes of formation of vegetation in high-altitude landscapes of Northern Hemisphere. *Botan. Zhurn.*, 33(2): 161-180. (in Russian)
- TUROV S.S. 1936. Matériaux pour l'étude de la faune des mammifères de la région de Barguzin (Baikal N.E.). *Archives du Musée Zoologique de l'Université de Moscou*, III: 25-40. (in Russian)
- TYULINA L.N. 1976. *Moist Pribaikalian type of floral belt stratification*. Irkutsk, 320 pp. (in Russian)
- VODOPYANOVA N.S., IVANOVA M.M., KROGULEVICH R.E., MALYSHEV L.I. & PETROCHENKO YU.N. 1972. *Alpine flora of the Stanovoye nagorye uplands*. Novosibirsk, Nauka, 272 pp. (in Russian)
- VORONTOV N.N., LYAPUNOVA E.A. & ZAGORUIKO N.G. 1969. Comparative karyology and development of isolating mechanisms in the genus *Marmota*. *Zool. Zhurn.*, 48(3): 317-334. (in Russian)
- VOVCHENKO V.E., GONCHAROV O.N. & KRIVOSHEEV V.G. 1987. The geographically isolated black-capped marmot site at Anuisky upland. *Zool. zhurn.*, 66(6): 954-956. (in Russian)
- WANG M., YIN J., LI F. & WANG W. 1989. The karyotype of *Marmota himalayana*. *Acta theriol. Sin.*, 9(3): 173-175. (in Chinese)
- YURTSEV B.A. 1964. On relation of oceanic and continental elements in alpine flora of eastern Siberia. In *Problems of the North*, 8: 19-34. (in Russian)
- ZHAROV V.R. 1970. Materials on census and ecology of black-capped marmot in alpine belt of Barguzin reserve. *Transaction of Barguzin reserve*, 6: 33-42. (in Russian)
- ZHAROV V.R. 1972. Family and territorial structure of localities in black-capped marmot on Barguzinsky mountain range. *Zool. Zhurn.*, 51(9): 1387-1394. (in Russian)
- ZHAROV V.R. 1976. Factors limiting a number in black-capped marmot on Barguzinsky mountain range. *Zool. Zhurn.*, 55(10): 1584-1586. (in Russian)
- ZHELEZNOV N.K. 1991. Distribution character of the black-capped marmot. In *Population structure of marmots*, Bibikov D.I., Nikoloski A.A., Rumiantsev V.Ju. & Seredneva T.A. eds., 275-289. (in Russian)
- ZIMINA R.P. & GERASIMOV I.P. 1970. Marmots as a typical inhabitants of the periglacial zone of Glacial period. *Proceedings of Academy of Sciences of USSR, Geographic series*, 4: 24-35. (in Russian)