

**SOCIAL COMPLEXITY BUT NOT THE ACOUSTIC ENVIRONMENT IS RESPONSIBLE FOR THE EVOLUTION
OF COMPLEX ALARM COMMUNICATION**

**LA COMPLEXITE SOCIALE EST RESPONSABLE DE L'ÉVOLUTION DE LA COMPLEXITE DE LA COMMUNICATION
D'ALARME ET NON LE MILIEU ACOUSTIQUE**

**СЛОЖНОСТЬ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ, А НЕ АККУСТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ, КАК ОСНОВНОЙ ФАКТОР
ВЛИЯЮЩИЙ НА ЭВОЛЮЦИЮ СЛОЖНОСТИ СИГНАЛА ТРЕВОГИ**

Daniel T. BLUMSTEIN

*Department of Organismic Biology, Ecology and Evolution, 621 Young Drive South, University of California, Los Angeles, CA
90095-1606 USA. E-mail: marmots@ucla.edu*

*Deux hypothèses, non exclusives, peuvent expliquer l'évolution de la complexité de la communication. Elle peut, d'abord, coévoluer avec la complexité sociale car elle pourrait profiter aux espèces les plus sociales. Ensuite, cette évolution peut être contrainte par le milieu acoustique, car les signaux, fortement atténués et dégradés lors de la transmission dans le milieu, ne peuvent pas être interprétés correctement. À l'aide des phylogénies récentes, j'ai testé l'importance relative des deux hypothèses dans l'évolution de la communication d'alarme chez les marmottes. Le nombre de cris d'alarme produits par une espèce varie entre espèces voisines, suggérant un potentiel d'adaptation coévolutif. Les résultats suggèrent que la complexité sociale, et non le milieu acoustique, soit responsable de l'évolution de la complexité de la communication chez les marmottes. Ils confirment d'autres découvertes récentes, et suggèrent que l'importance du milieu acoustique dans l'évolution de la communication devrait être ré-examinée. **Mots clés** : évolution de la communication d'alarme.*

Две неэксклюзивные гипотезы могут объяснить эволюцию сложности звуковой коммуникации. Первая гипотеза - сложность коммуникации может развиваться со сложностью социальной системы, так как она может использоваться наиболее социальными видами. Вторая гипотеза - эволюция коммуникации может подаваться влиянию акустической среды, так как сигналы искаженные при передаче в окружающей среде не могут быть восприняты должным образом. При помощи филогенетических данных я исследовал относительное значение двух гипотез в эволюции сигнала тревоги у сурков. Количество сигнала тревоги производимое одним видом варьирует относительно соседних видов, наводя на мысль о возможности адаптивной коэволюции. Результаты показывают, что сложность социальной системы, а не акустической среды, влияет главным образом на сложность коммуникации у сурков. Эти результаты подтверждают другие недавние открытия и наводят на мысль, что важность акустической среды в эволюции звуковых сигналов должна быть пересмотрена. Ключевые слова: эволюция сигнала тревоги.

Two non-mutually exclusive hypotheses may explain the evolution of complex communication. First, complex communication may coevolve with complex sociality because more social species should benefit from complex communication. Second, the evolution of complex communication may be constrained by the 'acoustic environment' because signals excessively attenuated and degraded while transmitted through the environment cannot be properly interpreted. Using recent phylogenies, I tested the relative importance of these two hypotheses in explaining the evolution of alarm communication in marmots. The number of alarm calls a species produced varied among close relatives, suggesting the potential for adaptive coevolution. Results suggest that social complexity, but not the acoustic environment, was responsible for the evolution of complex communication in marmots. These results join other recent findings and suggest that the relative importance of the acoustic environment for the evolution of communication should be re-examined. **Keywords**: evolution of alarm communication

When alarmed by predators, individuals of many species emit loud vocalisations known as alarm calls. Some species produce a single invariant call, while others produce multiple types of calls. Because alarm calls convey specific information about environmental events, understanding the evolution of call repertoire size is a key question in the evolution of functionally referential communication (Blumstein 1999b). Referential signals (Evans 1997) communicate information about environmental events or objects (or perhaps actions -Cheney & Seyfarth 1990) and as such may act as simple words.

To understand the evolution of language (Nowak & Krakauer 1999), we must understand the evolution of the ability of species to produce multiple call types. Sociality may promote the evolution of complex communication; more social species have more to communicate about (Marler 1977; Waser 1982; Blumstein & Armitage 1997b). In

the context of alarm calls, more socially complex species may gain more than less social species by precisely specifying the degree of risk or the predator type to group mates who are likely to be relatives (Blumstein & Armitage 1997b).

The transmission fidelity of the acoustic environment (e.g., Morton 1975; Wiley & Richards 1978) has been viewed as a constraint on complex communication. All signals must be transmitted from a signaller to a receiver during which time their structure degrades and attenuates. If the environment excessively degrades the structure, then a receiver may have difficulty responding appropriately. Thus, the acoustic environment may constrain the evolution of complex communication.

The 14 recognised species of marmots emit a remarkable variety of species-specific alarm vocalisations (Fig. 1) that are used in several ways to communicate the relative risk of predation a caller

experiences (Blumstein 1999b). Marmots are both socially variable (Armitage 1999) and are found in habitats that vary in their acoustic transmission properties (Blumstein & Daniel 1997). In this paper I use recently-published phylogenetic hypotheses (Kruckenhauser *et al.* 1999; Steppan *et al.* 2000) to study the evolution of marmot alarm calling. Specifically, I ask the following related questions.

First, how evolutionary labile is alarm call repertoire size? The degree of variation among close relatives sheds light on the difficulty of evolving multiple call types. If closely-related species have different numbers of call types, then I would conclude that there is an opportunity for adaptive coevolution between alarm communication and social complexity. The second question assumes some degree of evolutionary lability in repertoire size. What is the relative importance of social complexity and the acoustic environment in explaining variation in repertoire size? While both are considered important factors in the evolution of complex communication, the relative importance of these opposing forces is unknown.

METHODS

Alarm call repertoire size

Alarm call repertoire sizes were compiled from the primary literature and reviews of the Russian literature; Russian studies were verified by contacting the original researchers (*M. broweri*: Rausch & Rausch 1971; Hoffmann *et al.* 1979; *M. caligata*, *M. olympus*, *M. vancouverensis*: Blumstein 1999a; *M. flaviventris*: Blumstein & Armitage 1997a; *M. monax*: Lloyd 1972, Blumstein unpub. obs.; *M. baibacina*, *M. sibirica*: Nikol'skii 1996; *M. bobak*: Nikol'skii *et al.* 1994, Blumstein unpub. obs.; *M. caudata*: Blumstein 1995; *M. camtschatica*: Nikol'skii 1996; *M. marmota*: Blumstein & Arnold 1995; *M. menzbieri*: Nikol'skii & Pereladova 1994). There are no detailed studies of the alarm calling behaviour of *M. himalayana*. I used recordings obtained from a sound archive and provisionally assign them as having a single alarm call. Detailed studies of geographic variation in yellow-bellied marmot alarm calls (*M. flaviventris*-Blumstein & Armitage 1997a) found no variation in repertoire size: for these analyses I assume that the number of alarm calls a species produces is invariant (see Nikol'skii 1996).

Social complexity

Using information theory, Blumstein & Armitage (1997b, 1998) developed a demographic metric of social complexity. Briefly, social complexity arises when more 'types' of individuals interact on a regular basis. We used the social group as the unit of analysis and quantified variation in the number of adult males and females, the number of two-year old males and females, the number of yearling males and females and the number of male and female young-of-the-year. For this paper, the social complexity values reported in Blumstein & Armitage (1997b) were supplemented with new data on *M. marmota* (1.43, Arnold

pers. comm.), and data on *M. vancouverensis* (1.26, Bryant pers. comm.).

Habitat acoustics

Blumstein & Daniel (1997) and Daniel & Blumstein (1998) developed a technique to quantify a habitat's transmission fidelity using spectrogram correlation (Charif *et al.* 1995). Briefly, 2.5 sec, 3-kHz pure tones were broadcast and re-recorded at different distances from the source (1 m, 10 m, 20 m, 30 m, 40 m) in each of 8 marmot habitats. Three kHz was chosen because this was the dominant and fundamental frequency of most marmot alarm calls. Spectrograms of the sounds re-recorded at 10–40 m were compared to the 1 m re-recording and an overall 'similarity' index, the spectrogram correlation, was calculated. I summed the correlation values calculated at 10–40 m and used this average value to represent the transmission fidelity of a species' habitat. Previous studies (Blumstein & Daniel 1997) found significant variation within a species' habitat, but interspecific variation was much greater than intraspecific variation suggesting that spectrogram correlation is a valid metric for interspecific comparison.

Comparative analyses

Assuming parsimony and using MacClade 3.07 (Maddison & Maddison 1992), I reconstructed the evolution of repertoire size several ways. I assumed no outgroup, and then modified that assumption by setting *Spermophilus* as the outgroup with 2 alarm call types (most *Spermophilus* species emit 2 alarm call types-Blumstein & Armitage 1997b). I assumed 'hard' polytomies -where the independent origin of traits was maximised -and then relaxed this assumption by assuming 'soft' polytomies (Maddison & Maddison 1992). I also resolved most polytomies (see below) and again optimised traits on trees.

I used phylogenetically independent contrasts (Felsenstein 1985) as implemented by the program CAIC (Purvis & Rambaut 1995) to study the association between social complexity and number of alarm calls, and the association between habitat transmission fidelity and the number of alarm calls. Contrasts were calculated for the number of alarm calls, social complexity, and the average spectrogram correlation values on partial phylogenies containing only those seven species with data on both variables; branch lengths were set equal. I regressed these standardised contrasts through the origin and, because of a priori directional hypotheses, report one-tailed p-values. I report adjusted R^2 values and, because of the unavoidably small sample size, interpret p-values < 0.10 as being significant.

Phylogenetic hypotheses

I used two recent partially-resolved marmot phylogenies (Kruckenhauser *et al.* 1999; Steppan *et al.* 2000). To study the evolution of alarm call repertoire size, I used Steppan *et al.*'s maximum-

likelihood phylogram to resolve the *M. himalyana*-*M. sibirica* relationship, and the location of *M. broweri* with respect to *M. caudata* and *M. menzbieri*. For contrast analyses, I used a partial phylogeny with *M. vancouverensis* as most closely related to *M. olympus* and to *M. caligata*.

RESULTS

The evolution of repertoire size in marmots

Any way examined, large repertoires (four or five call types) evolved once in the Nearctic '*caligata-flaviventris*' group (Fig. 1). Among species with one or two call types, the number of calls was evolutionarily labile: related species varied in whether they produced one or two call types. Better resolved trees led to ambiguous ancestral character reconstructions; the addition of an out-group clarified only the ancestral state of the '*caligata-flaviventris*' group (2 alarm calls).

The relative importance of social variation and the acoustic environment in the evolution of alarm call repertoire size

Neither social complexity ($p = 0.14$), nor a species' habitat's acoustic transmission fidelity ($p = 0.26$), significantly explained variation in alarm call repertoire size in univariate contrast analyses. However, after removing the non-significant variation in alarm call repertoire size explained by the acoustic habitat, 28.6% of the variation in alarm call repertoire size was explained by social complexity ($p = 0.062$): more socially complex species produced more types of alarm calls (Fig. 2).

DISCUSSION

Blumstein & Armitage (1997b) previously found an association between alarm call repertoire size and social complexity in sciurid rodents. Available evidence demonstrates that for marmots, social complexity, but not the acoustic habitat, is responsible for the evolution of multiple alarm calls. Why may this be so?

In marmots, social complexity emerges when individuals delay dispersal and remain in their natal social group (Blumstein & Armitage 1999). Such kin-structured groups offer the opportunity for individuals to gain both direct (Blumstein *et al.* 1997) and potentially indirect fitness (Sherman 1977) through alarm calling. But why produce more call types?

For at least some species, multiple call types convey different degrees of risk (Blumstein 1999b) and the evolution of unambiguous risk communication appears to be facilitated by social complexity. A female with young-of-the-year and offspring from previous years has more to gain by warning them than a female living with only her young-of-the-year. Thus, complexity may arise from the direct fitness benefit of more precisely specifying degree of risk to relatives. Yet marmots employ mechanisms other than varying the number of calls to communicate risk (Blumstein

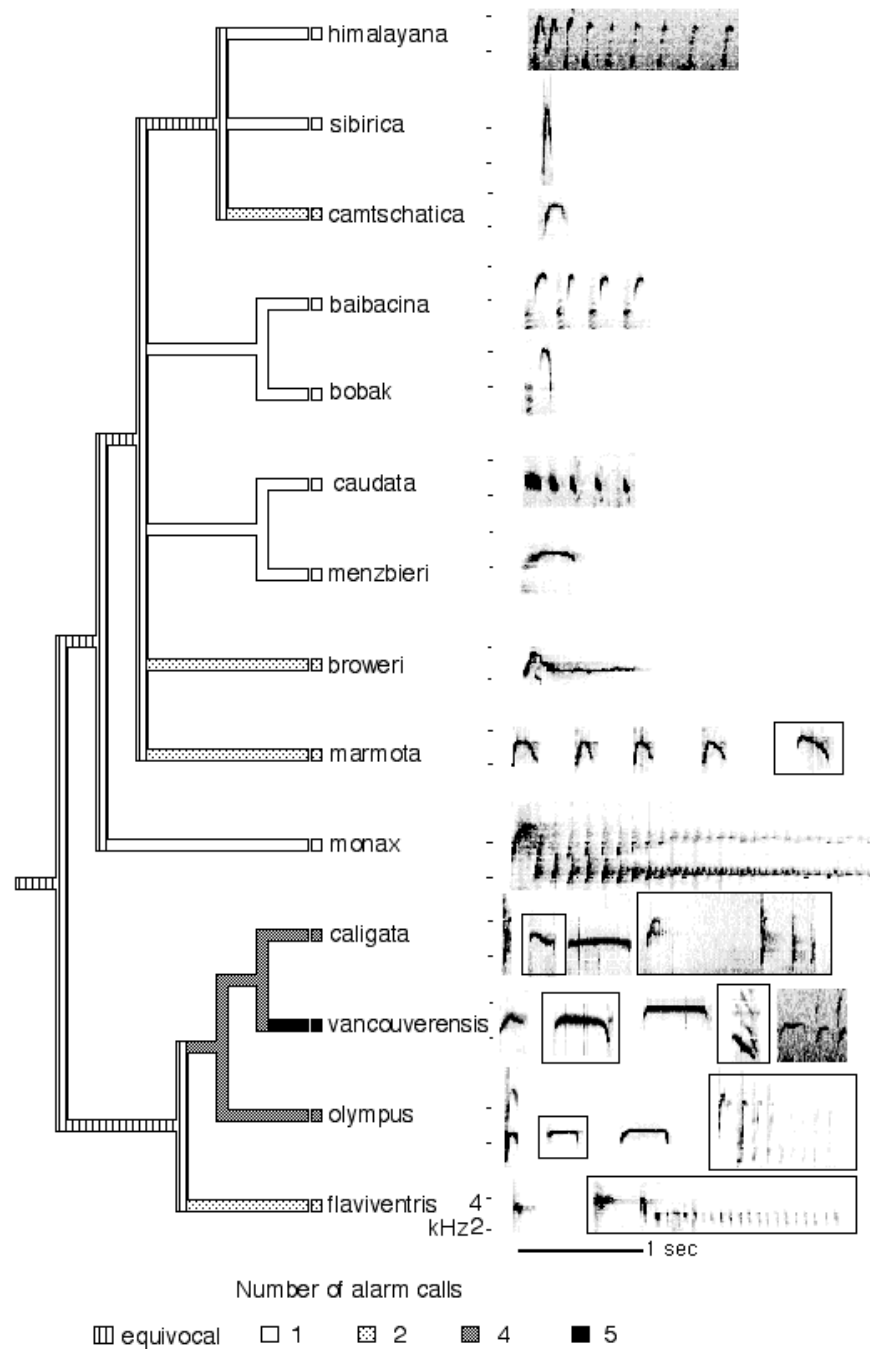
1999b). For instance, a single call can be uttered at different rates, or calls may be packaged to form multi-note calls. Some of the evolutionary lability in the number of alarm calls may result from species using other equally-adaptive mechanisms to communicate risk (Blumstein 1999b).

Evolutionary lability, while not selected, may not be selected against for alarm calls that are not functionally-referential. For non-referential calls, there is a greater opportunity to employ different mechanisms (e.g., varying the rate of calling, varying how calls are 'packaged') to communicate risk.

Perhaps the study's most important finding was the non-existent role of the acoustic environment in the evolution of call repertoire size. To my knowledge, this is the first direct test of two complementary hypotheses for the evolution of complex communication. In retrospect, the finding that the acoustic environment had no effect on repertoire size may have been expected for the following reasons. First, a previous study found that a habitat transmission fidelity did not explain variation in the microstructure of marmot alarm calls; there was no evidence that calls evolved to be transmitted well in their native habitat (Daniel & Blumstein 1998; but see Nikol'skii 1996 who reported a relationship between a habitat's vertical relief and calling rate). Second, previous studies which reported an effect of the acoustic environment on avian call structure either looked at animals in extremely structurally different habitats (e.g., wood-land versus grassland-Wiley 1991) or had very large data sets (Nottebohm 1975); other studies with smaller data sets or which focused on finer-scale failed to find an effect (references in Daniel & Blumstein 1998). Together, these findings suggest the 'effect size' (Cohen 1988) of the acoustic environment is small (Daniel & Blumstein 1998). Much variation in call repertoire size remains unexplained. Future hypotheses should focus on factors other than the acoustic environment to explain the evolution of complex communication.

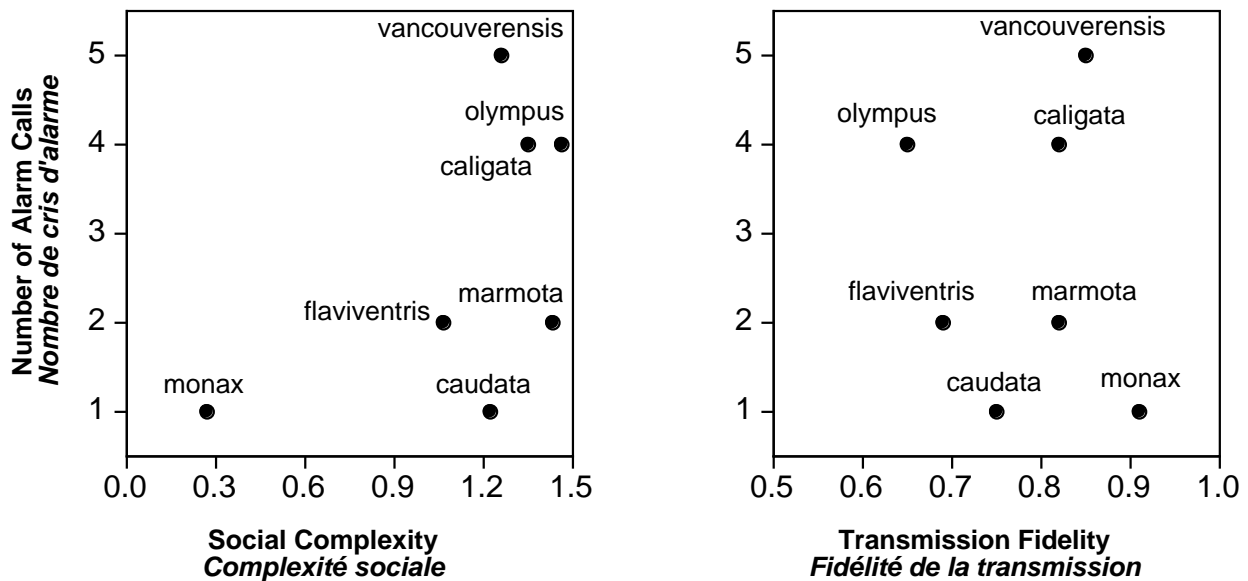
I am grateful to Janice Daniel for help and companionship in the field; D. Barash, Bob Hoffmann, M. Le Berre, Alexander Nikol'skii, R. Ramousse, and R. Ranft for providing alarm call recordings; Alexander for fact-checking my repertoire counts for Eurasian species; Walter Arnold and Andrew Bryant for permitting me to calculate the index of social complexity with their long-term demographic data; Alexander, Janice, Ken Armitage, C. Evans, J. Macedonia and D. Owings for discussions about the evolution of marmot alarm calling; Ken for an on-going dialog on the evolution of sociality in marmots; Bob, J. Losos and T. Ord for advise on marmot relationships and comparative methods; N. Nesterova, Alexander, Bob, Dave and Ken for help understanding the large Russian marmot literature; and Janice for comments on the manuscript. The *M. himalyana* alarm call comes from The British Library National Sound Archive, 95/11 track 77/78 recorded by Axel Gebauer. My work on the evolution of alarm communication was supported by NIH NRSA MH10793 and by the University of California, Los Angeles.

Figure 1. Partially-resolved marmot phylogeny (from Kruckenhauser *et al.* 1999, Steppan *et al.* 2000) illustrating a parsimonious reconstruction of the evolution of call repertoire size. *Phylogénie partielle (de Kruckenhauser *et al.* 1999, Steppan *et al.* 2000) illustrant la reconstruction de l'évolution de la taille du répertoire de cris.*



Grey scale on the phylogeny illustrates alarm call repertoire size; equivocal reconstructions are identified by the lined fill. Spectrograms plotting time x frequency (markers at 2 and 4 kHz for each species) x amplitude (grey scale) of alarm call types are illustrated when available (a call type is missing from both *M. camtschatica* and *M. broweri*); alternate calls from species with multiple calls are boxed to facilitate comparison. Complex communication (i.e., 4 or 5 call types) evolved once in the 'caligata group'. For the remaining species, call number is evolutionarily labile. *Les parties grises de la phylogénie indiquent la taille du répertoire des cris d'alarme et les parties hachurées, les reconstructions incertaines. Les spectrogrammes de cris d'alarme (temps x fréquence à 2 et 4 kHz pour chaque espèce x amplitude, en gris) sont présentés lorsqu'ils sont disponibles (un cri d'alarme est absent pour *M. camtschatica* et *M. Broweri*); les cris des espèces à cris multiples sont encadrés. La communication complexe (4 ou 5 cris) n'a évolué qu'une fois dans le « groupe caligata ». Pour les autres espèces, le nombre de cris est évolutivement instable.*

Figure 2. The relationship between social complexity and the number of alarm calls and the species' habitat transmission fidelity and the number of alarm calls. These figures plot species values. Analyses on phylogenetically independent contrasts found that variation in the number of alarm calls was explained by social complexity (after controlling for non-significant variation explained by transmission fidelity) and not transmission fidelity. Complex sociality, and not the acoustic habitat, is responsible for the evolution of complex communication. *Relations entre complexité sociale et nombre de cris d'alarme et entre fidélité de transmission de l'habitat et nombre de cris d'alarme. Ces figures présentent les valeurs spécifiques. Les analyses des contrastes phylogénétiquement indépendants montre que la variation du nombre de cris d'alarme est expliquée par la complexité sociale (après vérification que la fidélité de transmission n'explique pas de façon significative la variation) et non la fidélité de transmission. La complexité sociale et non le milieu acoustique est responsable de l'évolution de la communication complexe.*



Alarmés par des prédateurs, les individus de nombreuses espèces émettent de puissants cris d'alarme. Certaines espèces produisent un cri simple invariant, et d'autres des cris multiples. Ces cris, propageant des informations spécifiques sur le milieu, comprendre l'évolution de la taille du répertoire de cris est une question clé de l'évolution de la communication référentielle fonctionnelle (Blumstein 1999b). Ces signaux (Evans 1977) transmettent des informations sur les variations du milieu ou les objets (voire des actions, Cheney & Seyfarth 1990) et ainsi agissent comme de simples mots. Pour comprendre l'évolution du langage (Nowak & Krakauer 1999), nous devons comprendre l'évolution de la capacité des espèces à produire des cris multiples. La socialité peut favoriser l'évolution d'une communication complexe ; les espèces les plus sociales doivent communiquer plus (Marler 1977, Waser 1982, Blumstein & Armitage 1997b). Elles peuvent alors avoir profité, plus que les autres, à préciser le degré de risque ou le type de prédateur à leurs compagnons, probablement apparentés (Blumstein & Armitage 1997b).

La fidélité de transmission dans le milieu (par ex., Morton 1975, Wiley & Richards 1978) a été considérée

comme une contrainte pour la communication complexe. Les structures des signaux, transmis d'un émetteur à un receveur, se dégradent et s'atténuent. Si la dégradation est importante, le receveur peut avoir des difficultés à répondre de façon appropriée. Ainsi, le milieu peut entraver l'évolution de la communication complexe. Les 14 espèces de marmottes émettent une variété de vocalisation (Fig. 1), transmettant différemment le risque de prédation rencontré par l'émetteur. Les marmottes, socialement variables (Armitage 1999), occupent des habitats aux propriétés de transmission acoustique différentes (Blumstein & Daniel 1997). Pour étudier l'évolution de leur cri d'alarme, j'ai usé d'hypothèses phylogénétiques récentes (Kruckenhauser et al. 1999, Steppan et al. 2000), en posant les questions connexes suivantes.

D'abord, quelle est la variabilité évolutive de la taille du répertoire sonore ? Le degré de variation entre apparentés éclaire sur la difficulté d'évolution des types de cris multiples. Si des espèces proches présentent un nombre différent de types de cris, je peux conclure qu'une coévolution adaptative est possible entre communication d'alarme et complexité sociale. La seconde question suppose l'existence d'une labilité

évolutive de la taille du répertoire. Quelle est la part de la complexité sociale et du milieu acoustique dans l'explication de la variation de la taille du répertoire ? Ces deux facteurs opposés sont considérés comme importants dans l'évolution de la communication complexe, mais leur importance relative est inconnue.

METHODES

Taille du répertoire de cris d'alarme

La taille de ces répertoires a été compilée à partir de la littérature. Les résultats de la littérature russe ont été vérifiés auprès des chercheurs (*M. broweri*, Rausch & Rausch 1971 ; Hoffmann et al. 1979 ; *M. caligata*, *M. olympus*, *M. vancouverensis* : Blumstein 1999a ; *M. flaviventris*, Blumstein & Armitage 1997a ; *M. monax* : Lloyd 1972, Blumstein obs. non pub. ; *M. baibacina*, *M. sibirica* : Nikol'skii 1996 ; *M. bobak* : Nikol'skii et al. 1994, Blumstein obs. non pub. ; *M. caudata*, Blumstein 1995 ; *M. camtschatica*, Nikol'skii 1996 ; *M. marmota* : Blumstein & Arnold 1995 ; *M. menzbieri* : Nikol'skii & Pereladova 1994). En l'absence d'étude détaillée du cri d'alarme de *M. himalayana*, j'ai utilisé des enregistrements d'archive en considérant qu'ils ne présentaient qu'un seul cri d'alarme. Des études précises de la variation géographique du cri d'alarme chez *M. flaviventris* (Blumstein & Armitage 1997a) n'ont pas mis en évidence de variation de la taille du répertoire. Aussi, j'é mets l'hypothèse que le nombre de cris d'alarme d'une espèce est invariant (voir Nikol'skii 1996).

Complexité sociale

Grâce à la théorie de l'information, Blumstein & Armitage (1997b, 1998) ont développé une mesure démographique de la complexité sociale. Ainsi, cette dernière apparaît quand un plus grand nombre de "types" d'individus interagissent régulièrement. Le groupe social est l'unité d'analyse et la variation du nombre de mâles et de femelles des différentes classes d'âge est quantifiée. Les valeurs de complexité sociale de Blumstein & Armitage (1997b) sont complétées avec de nouvelles données sur *M. marmota* (1,43 ; Arnold comm. pers.), et sur *M. vancouverensis* (1,26 ; Bryant comm. pers.).

Acoustique de l'habitat

Blumstein & Daniel (1997), Daniel & Blumstein (1998) ont quantifié la fidélité de transmission de l'habitat à l'aide de la corrélation de spectrogramme (Charif et al. 1995). Brièvement, des tons purs de 2,5 sec, 3-Khz sont émis et réenregistrés à diverses distances de la source (1, 10, 20, 30, 40 m) dans chacun des habitats des 8 marmottes. La fréquence choisie (3 kHz) est dominante et fondamentale de la plupart des cris d'alarme de marmottes. Les spectrogrammes des sons de 10 à 40 m ont été comparés à ceux enregistrés à 1 m et un indice global de "similarité", la corrélation de spectrogramme a été calculée. J'ai additionné les valeurs de corrélation à 10-40 m et utilisé leur valeur moyenne comme celle de la fidélité de transmission de l'habitat d'une espèce. Précédemment, (Blumstein & Daniel 1997) ont mis en évidence une variation significative dans l'habitat d'une espèce, mais la variation

interspécifique est supérieure à la variation intraspécifique, suggérant que la corrélation de spectrogramme est une mesure valide des comparaisons interspécifiques.

Analyses comparatives

En admettant la parcimonie et en utilisant Mac Clade 3.07 (Maddison & Maddison 1992), j'ai reconstruit l'évolution de la taille du répertoire de différentes façons. J'ai supposé l'absence de groupe externe, puis j'ai considéré *Spermophilus* comme groupe externe avec deux types de cri d'alarme (la plupart des *Spermophilus* émettent deux types de cris d'alarme, Blumstein & Armitage 1997b). J'ai supposé des polytomies "dures", où l'origine indépendante des traits est maximisée et puis j'ai assoupli cette hypothèse en admettant des polytomies "douces" (Maddison & Maddison 1992). J'ai aussi résolu la plupart des polytomies (voir ci-dessous) et j'ai optimisé les traits sur les arbres. J'ai utilisé des contrastes phylogénétiquement indépendants (Felsenstein 1985) et le programme CAIC (Purvis & Rambaut 1995) pour étudier l'association entre complexité sociale et nombre de cris d'alarme, et celle entre fidélité de transmission de l'habitat et nombre de cris d'alarme. Les contrastes ont été calculés pour le nombre de cris d'alarme, la complexité sociale et les valeurs moyennes de corrélation de spectrogramme des phylogénies partielles ne contenant que les sept espèces possédant des données sur les deux variables ; les longueurs des branches sont fixées comme égales. J'ai réalisé la régression à l'origine de ces contrastes standardisés et du fait des hypothèses directionnelles a priori, j'ai utilisé la valeur unilatérale de p . J'ai rapporté les valeurs de R^2 ajustées et du fait de la petite taille de l'échantillon, j'ai considéré comme seuil de signification $p < 0,10$.

Hypothèses phylogénétiques

J'ai utilisé des phylogénies en partie résolues (Kruckenhauser et al. 1999, Steppan et al. 2000). Pour étudier l'évolution de la taille du répertoire de cri d'alarme, j'ai utilisé le phylogramme du maximum de vraisemblance de Steppan et al. Pour résoudre la relation *M. himalyana* - *M. sibirica*, et la position de *M. broweri* par rapport à *M. caudata* et j'ai utilisé une phylogénie partielle avec *M. vancouverensis* comme la plus étroitement apparentée à *M. olympus* et à *M. caligata*.

RESULTATS

Évolution de la taille du répertoire des marmottes

Quel que soit l'examen, les répertoires importants (4 ou 5 types de cris) n'ont évolué qu'une seule fois dans le groupe néarctique "caligata-flaviventris" (Fig. 1). Parmi les espèces à 1 ou 2 types de cris, le nombre de cris est évolutivement labile : des espèces apparentées peuvent produire aussi bien un que deux types de cris. Les arbres les mieux résolus conduisent à une reconstruction ambiguë des caractères ancestraux ; l'addition d'un groupe externe n'a clarifié que l'état ancestral du groupe "caligata-flaviventris" (groupe à 2 cris).

Importance de la variation sociale et du milieu dans l'évolution de la taille du répertoire de cris

Ni la complexité sociale ($p=0,14$), ni la fidélité de la transmission acoustique de l'habitat d'une espèce ($p=0,26$), n'expliquent significativement la variation de la taille du répertoire de cris d'alarme dans les analyses de contraste univariées. Cependant, après retrait de la variation non significative de la taille du répertoire du cri d'alarme expliquée par l'habitat, 28,6 % de la variation de la taille de ce répertoire est expliquée par la complexité sociale ($p=0,062$) ; les espèces les plus sociales produisent plus de types de cris d'alarme (Fig. 2).

DISCUSSION

Blumstein & Armitage (1997b) ont montré une association entre taille du répertoire des cris d'alarme et complexité sociale chez les Sciuridés. Chez les marmottes, la complexité sociale, et non l'habitat, est responsable de l'évolution des cris d'alarme multiples. Pourquoi doit-il en être ainsi ?

Chez les marmottes, la complexité sociale apparaît quand les individus retardent leur dispersion en se maintenant dans leur groupe social natal (Blumstein & Armitage 1999). Ces groupes d'apparentés offrent à des individus l'opportunité d'augmenter à la fois leur valeur sélective, directe (Blumstein et al. 1997) et potentiellement indirecte (Sherman 1977), grâce au cri d'alarme. Mais pourquoi produire plus de types de cris ? Pour au moins quelques espèces, les types de cris multiples transmettent différents degrés de risques (Blumstein 1999b) et l'évolution d'une communication du risque sans ambiguïté semble être facilitée par la complexité sociale. Une femelle avec ses jeunes et sa progéniture des années précédentes a plus à gagner en les prévenant qu'une femelle avec seulement des jeunes de l'année. Ainsi, la complexité peut résulter du bénéfice de la valeur sélective directe à mieux signifier le degré de risque aux apparentés. Cependant, les marmottes utilisent d'autres mécanismes que varier le nombre de cris pour communiquer ce risque. Par exemple, un cri simple peut être émis à différentes fréquences, ou les cris peuvent être groupés pour former des cris multi-notes. Des variations de l'évolution du nombre de cris peuvent résulter d'autres mécanismes adaptatifs pour communiquer le risque (Blumstein 1999b). La labilité évolutive, même non sélectionnée, peut ne pas être contre-sélectionnée pour les cris d'alarme référentiels non fonctionnels. Pour ces derniers, il est possible d'employer d'autres mécanismes

(par ex., varier la fréquence du cri, varier la façon dont les cris sont assemblés) pour communiquer le risque.

La principale conclusion de cette étude est, peut être, l'absence de rôle du milieu acoustique dans l'évolution de la taille du répertoire de cris. À ma connaissance, c'est le premier examen direct de deux hypothèses complémentaires de l'évolution de la complexité de la communication. Rétrospectivement, cette absence d'effet du milieu sur la taille du répertoire aurait pu être suspectée. Une étude antérieure avait, d'abord, montré que la fidélité de transmission de l'habitat n'expliquait pas la variation de la microstructure des cris d'alarme des marmottes ; il n'y avait pas de preuve que les cris avaient évolué pour être bien transmis dans leur milieu natal (Daniel & Blumstein 1998 ; mais Nikol'skii 1996, a rapporté une relation entre relief et fréquence du cri). De plus, les études, montrant un effet du milieu acoustique sur la structure des cris d'oiseaux, portaient soit sur des animaux dans des milieux très différents (par ex., bois et prairies, Wiley 1991), soit sur de grands ensembles de données (Nottebohm 1975) ; les études sur de petits échantillons recherchant des différences à une échelle plus fine n'ont pu mettre en évidence un effet (voir Daniel & Blumstein 1998). Tous ces éléments suggèrent que "l'effet taille" (Cohen 1988) du milieu acoustique est faible (Daniel & Blumstein 1998).

Beaucoup de la variation de la taille de répertoire des cris reste inexpliquée. Les hypothèses futures devraient se focaliser sur des facteurs autres que le milieu acoustique pour expliquer l'évolution de la complexité de la communication.

Je suis reconnaissant à Janice Daniel pour son aide et sa camaraderie ; à D. Barash, Bob Hoffmann, M. Le Berre, Alexander Nikol'skii, R. Ramousse, et R. Ranft pour la fourniture d'enregistrements de cri d'alarme ; Alexander pour avoir vérifié les répertoires des espèces eurasiennes ; W. Arnold et A. Bryant pour m'avoir permis de calculer l'indice de complexité sociale avec leurs données démo-graphiques à long terme ; Alexander, Janice, Ken Armitage, Chris Evans, Joe Macedonia et Don Owings pour leurs discussions sur l'évolution des cris d'alarme ; Ken pour un dialogue sur l'évolution de la socialité chez les marmottes ; Bob, Jon Losos et Terry Ord pour leurs conseils sur les rapports entre marmottes et les méthodes comparatives ; N. Nesterova, Alexander, Bob, Dave et Ken pour leur aide à comprendre la vaste littérature russe sur les marmottes ; et Janice pour ses commentaires sur le manuscrit. Le cri d'alarme de *M. himalyana* vient de la British Library National Sound Archive, 95/11 track 77/78 enregistré par Axel Gebauer. Ce travail a été financé par le NIH NRSA MH10793 et par l'University of California, Los Angeles.

BIBLIOGRAPHIE / REFERENCES

- ARMITAGE K.B. 1999. Evolution of sociality in marmots. *J. Mamm.*, 80: 1-10.
- BLUMSTEIN D.T. 1995. Golden-marmot alarm calls: I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology*, 100: 113-125.
- BLUMSTEIN D.T. 1999a. Alarm calling in three species of marmots. *Behaviour*, 136: 731-757.
- BLUMSTEIN D.T. 1999b. The evolution of functionally referential alarm communication: multiple adaptations; multiple constraints. *Evol. Comm.*, 3: 135-147.
- BLUMSTEIN D.T. & ARMITAGE K.B. 1997a. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *Am. Nat.*, 150: 179-200.
- BLUMSTEIN D.T. & ARMITAGE K.B. 1997b. Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally-specific calls. *Anim. Behav.*, 53: 143-171.
- BLUMSTEIN D.T. & ARMITAGE K.B. 1998. Life history consequences of social complexity: a comparative study of ground-dwelling sciurids. *Behav. Ecol.*, 9: 8-19.
- BLUMSTEIN D.T. & ARNOLD W. 1995. Situational-specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology*, 100: 1-13.
- BLUMSTEIN D.T. & DANIEL J.C. 1997. Inter- and intraspecific variation in the acoustic habitats of three marmot species. *Ethology*, 103: 325-338.
- BLUMSTEIN D.T., STEINMETZ J., ARMITAGE K.B. & DANIEL J.C. 1997. Alarm calling in yellow-bellied marmots: II. Kin selection or parental care? *Anim. Behav.*, 53: 173-184.
- CHARIF R.A., MITCHELL S. & CLARK C.W. 1995. *Canary 1.2 user's manual*. Ithaca, NY: Cornell Laboratory of Ornithology.
- CHENEY D.L. & SEYFARTH R.M. 1990. *How monkeys see the world*. Chicago: University of Chicago Press.
- DANIEL J.C. & BLUMSTEIN D.T. 1998. A test of the acoustic adaptation hypothesis in four species of marmots. *Anim. Behav.*, 56: 1517-1528.
- EVANS C.S. 1997. Referential communication. *Persp. Ethol.* 12: 99-143.
- FELSENSTEIN J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, 125: 1-15.
- HOFFMANN R.S., KOEPL J.W. & NADLER C.F. 1979. The relationships of the amphiberian marmots (Mammalia: Sciuridae). *Univ. Kansas, Occ. Pap. Mus. Nat. Hist.*, 83: 1-56.
- KRUCKENHAUSER L., PINSKER W., HARING E. & ARNOLD W. 1999. Marmot phylogeny revisited: molecular evidence for a diphyletic origin of sociality. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 37: 49-56.
- LLOYD J.E. 1972. Vocalization in *Marmota monax*. *J. Mamm.*, 53: 214-216.
- MADDISON W.P. & MADDISON D.R. 1992 *MacClade: analysis of phylogeny and character evolution*. Version 3. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- MARLER P. 1977. The evolution of communication. In *How animals communicate*, Sebeok, T.A. ed., 45-70. Bloomington, Indiana University Press.
- MORTON E.S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.* 109: 17-34.
- NIKOL'SKII A.A. 1996. Species specificity and interspecies parallelisms of alarm call in Eurasian marmots. In *Biodiversity in marmots*, Le Berre, M., Ramousse, R. & Le Guelte, L. eds., 187-192. Moscow-Lyon, International Network on Marmots.
- NIKOL'SKII A.A., NESTEROVA N.L. & SUCHANOVA M.V. 1994. Situational variations of spectral structure in *Marmota bobac* Müll. alarm signal. In *Actual problems of marmots investigation*, Rumiantsev, V.Y. ed., 127-148. Moscow, ABF Publ. House.
- NIKOL'SKII A.A. & PERELADOVA O.B. 1994. An alarm call of Menzbier's marmot (*Marmota menzbieri* Kaschk., 1925). In *Actual problems of marmots investigation*, Rumiantsev, V.Y. ed., 149-168. Moscow, ABF Publ. House.
- NOTTEBOHM F. 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. *Am. Nat.*, 109: 605-624.
- NOWAK M.A. & KRAKAUER D.C. 1999. The evolution of language. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 8028-8033.
- PURVIS A. & RAMBAUT A. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analysing comparative data. *Comp. Appl. Biosci.* 11: 247-251.
- RAUSCH R.L. & RAUSCH V.R. 1971. The somatic chromosomes of some North American marmots (Sciuridae), with remarks on the relationships of *Marmota broweri* Hall and Gilmore. *Mammalia*, 35: 85-101.
- SHERMAN, P.W. 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, 197: 1246-1253.
- STEPPAN S.J., AKHVERDYAN M.R., LYAPUNOVA E.A., FRASER D.G., VORONTSOV N.N., HOFFMANN R.S. & BRAUN J. 2000. Molecular phylogeny of the marmots (Rodentia: Sciuridae): tests of evolutionary and biogeographic hypotheses. *Syst. Biol.*, 48: 715-734.
- WASER P.M. 1982. The evolution of male loud calls among mangabeys and baboons. In *Primate communication*, C.T. Snowdon, C.T. Brown, C.H. & Petersen, M.R. eds., 117-143. Cambridge, Cambridge University Press.
- WILEY R.H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *Am. Nat.* 138: 973-993.
- WILEY R.H. & RICHARDS D.G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 69-94.