

**EVOLUTION OF LIFE HISTORY TRAITS
AND MOLECULAR PHYLOGENIES:
SOCIALITY IN GROUND DWELLING SQUIRRELS AS AN EXAMPLE**
**ЭВОЛЮЦИЯ ОБРАЗА ЖИЗНИ
И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНЕТИКА:
НА ПРИМЕРЕ СОЦИАЛЬНОСТИ НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ**
**EVOLUTION DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE
ET PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE:
EXEMPLE DE LA SOCIALITÉ CHES LES ÉCUREUILS TERRESTRES**

O. Giboulet, R. Ramousse, M. Le Berre
О. Жибуле, Р. Рамюс, М. ЛеБэр

Laboratoire de Socioécologie & Conservation,
UCB Lyon 1, 43 Bd du 11/11/1918, 69622 Villeurbanne - FRANCE
Лаборатория социоэкологии и охраны (природы),
Университет Клода Бернара Лион 1
ФРАНЦИЯ

Abstract

The influence of history on life history traits of species is known and long accepted, but it really became an important and growing matter of concern in comparative biology during the last two decades, especially with the recent advances in molecular phylogenetic methods. We undertook to re-examine the evolution of ground-dwelling squirrels using this phylogenetic approach. In the resulting phylogeny obtained by DNA/DNA hybridization, GDS sociality appeared as a monophyletic factor, which seems to have taken place while the group was evolving. Taking into account this new consideration, we propose a new synthetic evolutionary scenario, establishing that the evolution of sociality of GDS was principally the result of their long adaptation to open grassland environments.

Key-words: evolution, molecular phylogeny, sociality, ground-dwelling squirrels

Резюме

Влияние эволюции на историю образа жизни видов известно и давно признается, но это действительно стало важным предметом возрастающего интереса в сравнительной биологии в течение последних двух десятилетий, особенно в связи с прогрессом методов молекулярной филогении. Мы попытались пересмотреть эволюцию роющих наземных беличьих, используя филогенетический подход. В результирующей филогении, полученной методом ДНК-гибридизации, социальность наземных беличьих возникла как монофилетический фактор, который, по-видимому, появился в процессе эволюции группы. Принимая во внимание этот новый подход, мы предлагаем новый синтетический эволюционный сценарий, постулирующий, что развитие социальности наземных беличьих было главным образом результатом их длительной адаптации к открытым травянистым местообитаниям.

Ключевые слова: эволюция, молекулярная филогения, социальность, роющие наземные беличьи

Résumé

L'influence de l'histoire évolutive des espèces sur leurs traits d'histoire de vie est reconnue depuis longtemps, mais elle n'a vraiment été prise en compte de façon importante en biologie comparative que depuis les deux dernières décennies, en relation notamment avec les progrès effectués en phylogénie moléculaire. C'est dans cet esprit que nous avons entrepris de re-examiner l'évolution de la socialité chez les GDS, en utilisant une approche phylogénétique. L'analyse de la phylogénie obtenue par hybridation ADN/ADN, a révélée que la socialité des GDS apparaissait comme un caractère monophylétique, qui se serait mis en place au fur et à mesure que le groupe évoluait. En prenant compte de cette considération, nous avons pu proposer un nouveau scénario évolutif synthétique, stipulant que l'évolution de la socialité chez les GDS est essentiellement le résultat de leur longue adaptation aux milieux ouverts.

Mots clés : évolution, phylogénie moléculaire, socialité, marmotini

As explained by Schlobodchikoff & Schields (1988), it is generally admitted that the causal factors of life history traits at a given step are probably the specific solution to a given set of selective pressures in relation with the historic constraints of the species phylogeny.

Grandcolas et al. (1994) noted that in comparative interspecific studies, this consideration of the influence of history had become an important and growing matter of concern during the last two decades.

As far back as 1985, Dobson noted a growing interest in the value of considering the influences of phylogeny in numerous interspecific studies and thought that such approaches need to be extended to studies of the evolution of behavior. He was one of the first to propose testing historical origin hypotheses by comparing the distribution of behavioral characters among species to a well-supported phylogeny of the species, which was still difficult to obtain at that time.

Then, with the studies of Brooks & McLennan (1991), Harvey and Purvis (1991), and the advances in phylogenetic methods (due to new molecular technics), comparative biology has been revolutionized. Because phylogenetic analysis enables one to make historical investigations and thus provides a test of the validity of adaptationist hypotheses, the use of phylogenetic approaches in comparative studies has literally exploded.

As recently written by Kennedy et al. (1996), studies investigating adaptation, coevolution or biogeography as well as behavioral studies (Brown & Shou-Hsien, 1995), have all benefited by using an explicit phylogenetic approach. As a result, phylogenetic behavioral studies are more and more common (Langtimm & Dewsbury 1991, Packer 1991, Lanyon 1992, Edwards & Naeem 1993, Dessutter-Grandcolas 1994, Perry et al. 1995, Winkler & Sheldon 1995, Brown & Li 1995, Bisazza et al. 1997). So our aim was also to use this approach with the case of the evolution of sociality in ground-dwelling squirrels.

Ground-dwelling squirrels present a wide range of social organization and many classical studies have already tried to determine the causal factors of the evolution of sociality in this group.

It began in 1974 with Barash, who explained sociality in marmots through the harshness of their environment. Then, in 1981, Hoogland tried to explain coloniality in prairie dogs as the result of a reduction of predation. At the same time, Armitage correlated social level of several North American ground-dwelling squirrels with body size and energetic problems. He analysed the sociality of ground-dwelling squirrels as a life history tactic, introducing the notion of direct fitness. Two years later, Michener (1983) thought that sociality was related to the prolongation and the coincidence of seasonal activity of the various cohorts. Finally, Arnold in 1990, analysed sociality of the alpine marmot as a result of social thermoregulation.

In 1991, Ferron presented for the first time a synthetic theory in which he distinguished facilitating factors (diet selection, predation pressure, overlapping of active seasons, population density), and a main determinant factor (delayed maturity) in the evolution of sociality in ground-dwelling squirrels.

So, many factors were taken into account except for the historical influences. Thus, as previously suggested by Hafner (1984), we conducted a phylogenetic approach by establishing a molecular phylogeny of several sciurids, based on DNA/DNA hybridization experiments.

This technique of molecular phylogeny gives distances between species by measuring the stability of their DNA hybrids (Werman et al. 1990). DNA of two species was hybridized and then the hybrid was heated until it separated. The closer the species, the more the hybrid had to be heated to separate. The dissociation curves obtained for each hybrid were compared and treated to obtain a resulting phylogeny (Krajewski & Dickerman 1990).

Such experiments were conducted on ten species of sciurids during 1995 (Giboulet et al. 1997).

Information about the sociality of species was found in the literature and the sociality index was based on those of Armitage (1981) and Michener (1983).

In the resulting phylogeny (Fig. 1), sociality was revealed as a monophyletic character that had evolved gradually. The oldest species were solitary, whereas the more recent were very social. It seemed that sociality had taken place while the group was evolving. At each step of differentiation, the social level became more and more complex.

Taking into account this consideration, and also the previous theories, we could imagine the following evolutionary scenario (Fig. 2).

First, 20 MY ago, somewhere in the North American forest, were some tree squirrels (arboreal, territorial, solitary and granivorous), who began to be terrestrial and ground-dwelling. To pass through the winter these animals always collected some seed reserves, as tree squirrels would, but they were also able to enter into short torpor periods. This kind of animal would lead to the actual *Tamias* lineage.

Later, while a climatic change on earth was creating a reduction of forests and the appearance of large grassland areas, some of these "tamias" went out of their closed forest areas and conquered the newly opened areas. They became herbivore specialists, and as it is not possible to store grass reserves, they had to develop their torpor faculty to be able to pass through the cold open grassland winter: they made some fat reserves and hibernated.

The first ground dwelling squirrels were born. To protect themselves from predators in this open land, individuals became gregarious and developed alarm calls. These terrestrial squirrels colonized all kinds of open land areas and became specialized in each one (hot desert, tallgrass, shortgrass, cold grassland, xerophyllus scrub...). All these species could mature and disperse during the first year of life, and so there was no development of social relation between the generations. There was just sometimes some kin resource sharing between females, in poor environments.

Furthermore, a small part of these terrestrial squirrels became specialized in the cold and periglacial environment, that was present at this time. As explained by Bergmann's rules, this adaptation came along with a growth of the body size, and led to the appearance of marmots. Associated with the harshness of periglacial environment, this new body size does not allow any young to achieve their full development during their first year. Two or three years are required for them to achieve maturity and to disperse. Hence the tactic of the parents is to prolong their post weaning reproductive investment. As a result, the development of social relations between generations is possible, and lead to a new social organisation: the territorial family group.

Finally, as proposed by Armitage (1996), some of these species of marmots could have become more generalist by an ecological liberation of their environment. This would have enabled a reduction of the maturing delay, a disappearance of the reproductive suppression, and could explain why monax returned to a solitary social system, and yellow-bellied marmots to a polygamous one.

So in conclusion we can say that the evolution of ground dwelling squirrels' sociality is essentially the result of their long adaptation to open grassland environment. Once more, phylogenetic consideration in comparative studies, appears to be an important element for understanding the evolution of complex life history traits, such as sociality.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Armitage K.B. 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. *Oecologia*, 48: 36-49.
- Armitage K.B. 1996. Social dynamics, kinship, and population dynamics of marmots. In *Biodiversity in marmots*, Le Berre M., Ramousse R. & L. Le Guelte eds., International Marmot Network, Moscow, Lyon, 113-128.
- Arnold W. 1990. The evolution of marmot sociality: II. Cost and benefits of joint hibernation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 239-246.
- Barash D.P. 1974. The evolution of marmot society: a general theory. *Science*, 185: 415-420.
- Bizzaro A. & al. e. 1997. Evolution of reproductive strategies and male sexual ornament in poeciliids fishes as inferred by mitochondrial 16rRNA gene phylogeny. *Etho. Eco. Evol.*, 9 (1): 55-67.

- Brooks D.R. & Mc Lennan D.A. 1991. Phylogeny, ecology and behavior. A research program in comparative biology. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown J.L. & Li S.H. 1995. Phylogeny of social behavior in Aphelocoma jays: A role for hybridization? *Auk*, 112 (2): 464-472.
- Desutter-Grandcolas L. 1994. A phylogenetic test of troglolitic adaptation in crickets (*Insecta, Orthoptera, Grylloidea*) C.R. Acad. Sci. Paris, 317: 907-912.
- Dobson F.S. 1985. The use of phylogeny in behavior and ecology. *Evolution*, 39 (6): 1384-1388.
- Edwards S.V. & Naeem S. 1993. The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *Am. Nat.*, 141 (5): 754-789.
- Ferron J. 1991. What are the determinants of socio-spacial organization in Scuriids rodents? In *Proc. Int. Conf. The Rodent and Its Environment*, LYON, 1989. Le Berre M. & Le Guelte L. eds., R. Chabaud Editions Publ., Paris. pp. 207-218.
- Giboulet O., Chevret P., Ramousse R. & Catzeffis F.M. 1997. DNA/DNA hybridization evidence of the recent origin of marmots. *J. Mam. Evol.*, in press.
- Grandcolas P., Deleporte P. & Desutter-Grandcolas L. 1994. Why to use phylogeny in evolutionary ecology? *Acta Ecol.*, 15 (5): 661-673.
- Hafner D.J. 1984. Evolutionary relationships of the nearctic sciuridae. In *The Biology of ground-dwelling squirrels.*, Murie J.O. & Michener G.R. eds., University of Nebraska Press, Lincoln and London. pp. 3-23.
- Harvey P.H. & Purvis A. 1991. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature*, 351: 619-624.
- Hoogland J.L. 1985. Infanticide in prairie dogs: Lactating females kill offspring of close kin. *Science*, 230 : 1037-1039.
- Kennedy M., Spencer H.G. & Gray R.D. 1996. Hop, step and gape: Do the social displays of the *Pelecaniformes* reflect phylogeny? *Anim Behav*, 51 (Part 2) : 273-291.
- Krajewski C. & Dickerman A.W. 1990. Bootstrap analysis of phylogenetic trees derived from DNA hybridization distances. *Syst. Zool.*, 39: 383-390.
- Langtimm C.A. & Dewsbury D.A. 1991. Phylogeny and evolution of rodent copulatory behavior. *Anim. Behav.*, 41: 217-225.
- Lanyon S.M. 1992. Interspecific brood parasitism in blackbirds (*Icterinae*): a phylogenetic perspective. *Science*, 255: 77-79.
- Michener G.R. 1983. Kin identification, matriarchies, and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids. In *Advances in the study of mammalian behavior*, Eisenberg J.F. & Kleinan D.G. eds., Am. Soc. Mam. Special publication n-7. pp. 528-572.
- Packer L. 1991. The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evyllaes* (*Hymenoptera: Halictidae*): a phylogenetic approach. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 153-160.
- Perry E.A., Carr S.M., Bartlett S.E. & Davidson W.S. 1995. A phylogenetic perspective on the evolution of reproductive behaviour in pagophilic seals of the northwest Atlantic as indicated by mitochondrial DNA sequences. *J. Mamm.*, 76 (1): 22-31.
- Slobodchikoff C.N. & Shields W.M. 1988. Ecological trade-offs and social behaviour. In *The Ecology of Social Behaviour*, Slobodchikoff C.N. ed., Academic Press, Inc. pp. 3-13.
- Werman S.D., Springer M.S. & Britten R.J. 1990. Nucleic acids I: DNA/DNA hybridization. In *Molecular systematics*, Hillis D.M. & Moritz G. eds., Sinauer Assoc., Sunderland, Massachussets. pp. 204-249.
- Winkler D.W. & Sheldon F.H. 1993. Evolution of the nest construction in Swallows (*Hirundinidae*): a molecular phylogenetic perspective. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 90: 5705-5707.

FIGURES / РИСУНКИ

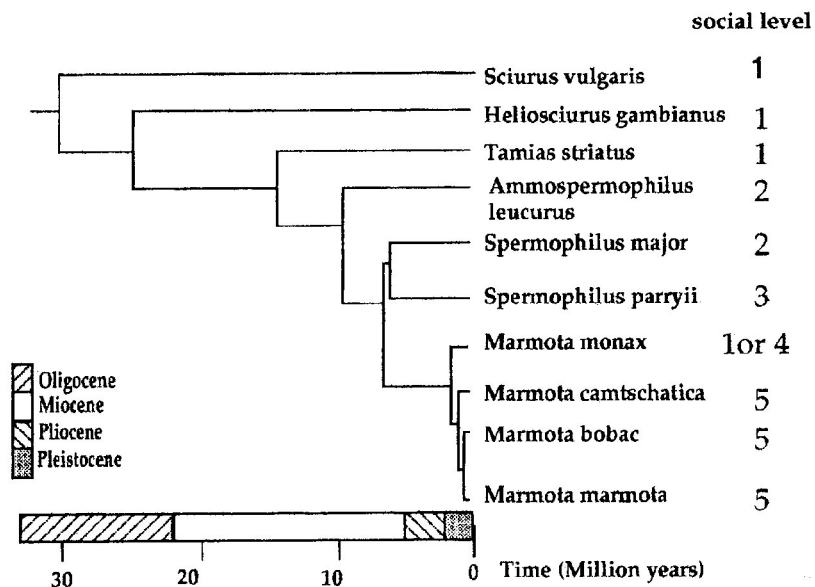


Fig. 1. Phylogeny and sociality of some ground-dwelling squirrels. 1: asocial ; 2: gregarious females; 3: female kin clusters with territorial male; 4: polygam matrilineal group ; 5: monogam familial group.

Рис. 1. Филогения и социальность у некоторых наземных белчихих. 1: асоциальные; 2: скопления самок; 3: самочки семейные кластеры с территориальным самцом; 4: полигамная группа материнской линии; 5: моногамная семейная группа.

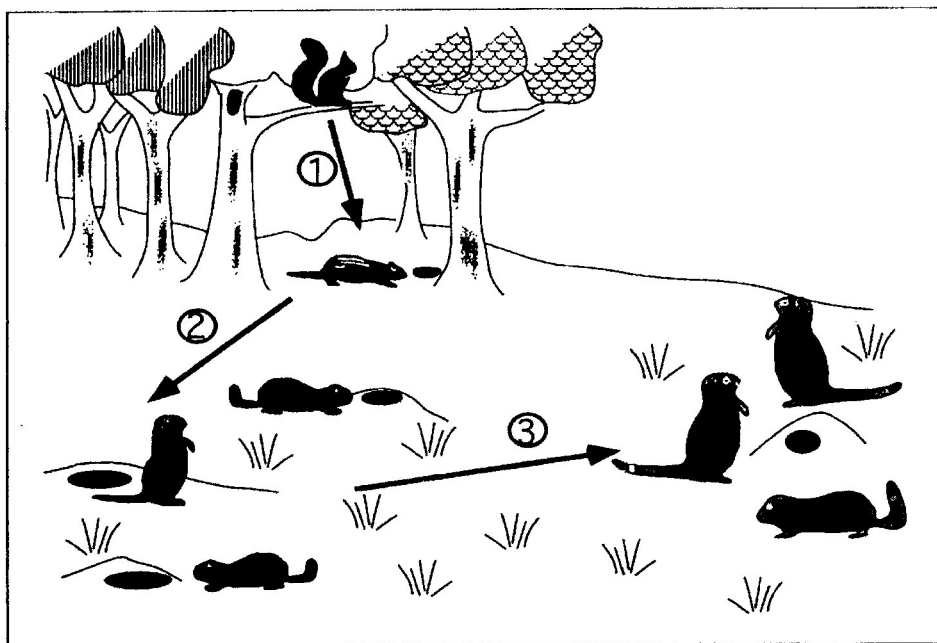


Fig. 2. Imagined evolutionary scenario of ground-dwelling squirrels.

Рис. 2. Предлагаемый сценарий эволюции наземных белчихих.

Translated into Russian by A.A. Nikol'skii
Перевод на русский язык А.А. Никольского

По мнению Слободчикова и Шилдса (Slobodchikoff, Schields, 1988), принято считать, что факторы, влияющие на образ жизни, объяснимы отбором, действующим за время филогении вида.

Grandcolas et al. (1994) отметили, что за последние 20 лет возрастает тенденция объяснить межвидовые различия филогенетическими причинами.

В 1985 г. Dobson, отмечая растущий интерес к филогении во многих работах, посвященных межвидовым отношениям, обратил внимание на необходимость изучения эволюции поведения. Он был одним из первых, кто проверил гипотезу о происхождении видов, сравнивая распределение поведенческих особенностей между видами, чтобы обосновать их филогению, что остается и до настоящего времени трудной задачей.

Затем, начиная с работ Брука и Леннана (Brook, Lennan, 1991), а также Харвея и Парвиса (Harvey, Purvis, 1991), благодаря дальнейшим успехам филогенетических методов (новые молекулярные методики), сравнительная биология революционизировалась. Не имея возможности провести исторические исследования и таким образом проверить достоверность адаптивной гипотезы, использование филогенетических подходов в сравнительных работах имело решающее значение.

Как недавно писали Kennedy et al. (1996), работы, посвященные коадаптации, коэволюции или биогеографии имеют все преимущества для использования применительно к филогенетическим подходам, также как и поведенческие исследования (Brown, Shou-Hsien, 1995).

Как результат, филогенетический анализ поведения становится все более и более обычным (Langtimm, Dewsbury, 1991; Packer, 1991; Lanyon, 1992; Edwards, Naeem, 1993; Dessutter, 1994; Perry et al., 1995; Winkler, Sheldon, 1995; Brown, Shou-Hsien, 1995; Bizzaro et al., 1997).

Итак, наша задача состояла в том, чтобы использовать этот подход также и к случаю эволюции социальности у наземных беличьих. Наземные беличьи образуют широкий спектр социальной организации, и во многих классических работах уже сделана попытка установить факторы эволюции социальности в этой группе.

Публикации в данном направлении стали выходить начиная с 1974 г., с работы Бараша (Barash, 1974), который объяснил социальность у сурков суровыми условиями обитания. Затем в 1981 г. Hoogland попытался обосновать колониальность у луговых собачек как результат уменьшения опасности. В то же время Armitage (1981) связал уровень социальности у нескольких североамериканских наземных беличьих с размерами их тела и энергетическими проблемами. Он проанализировал социальность у наземных беличьих как тактику образа жизни, введя понятие "прямая выгода". Два года спустя Michener (1983) связал социальность с продолжительностью и характером сезонной активности у различных когорт. Наконец, Arnold в 1990 г. проанализировал социальность у европейского сурка как результат социальной терморегуляции.

В 1991 г. Ferron впервые предложил синтетическую теорию, в которой он выделил относительные факторы (кормовое предпочтение, давление хищников, перекрывание сезонов активности, плотность популяции) и основной определяющий фактор (наступление половой зрелости) эволюции социальности у наземных беличьих. Таким образом, факторы, принимаемые в расчет, исключают историческое влияние. Подобно тому, как ранее предположил Hafner (1984), мы подошли к филогенетической концепции, используя молекулярную филогению нескольких видов беличьих, основанную на экспериментах по гибридизации ДНК.

Этот метод молекулярной филогении показывает дистанцию между видами посредством оценки устойчивости ДНК-гибридов (Werman et al., 1990). Были получены ДНК-гибриды пар видов, и затем гибрид нагревался до тех пор, пока не происходило разделение. У гибридов более близких видов для

разделения требовалось большее нагревание. Сравнивались кривые диссоциации, полученные для каждого гибрида, и затем обрабатывались, чтобы обнаружить филогенетические связи (Krajewski, Dickerman, 1990).

Начиная с 1995 г. (Giboulet et al., 1997), такие эксперименты выполнены на 10 видах беличьих.

Информация о социальности видов была получена из литературных источников, а индекс социальности - основан на индексах Армитейджа (Armitage, 1981) и Мичинера (Michiner, 1983).

В итоговой оценке филогенетических взаимоотношений (рис. 1) мы показали, что социальность имеет монофилетический характер и развивается постепенно. Самые древние виды были одиночными, в то время как более молодые - социальными. Вероятно, социальность развивается в процессе эволюции группы. На каждом уровне дифференциации социальный уровень становится все более и более комплексным.

Используя эту концепцию, а также более ранние теории, мы предлагаем следующий эволюционный сценарий (рис. 2).

Во-первых, 20 млн. лет назад где-то в лесах Северной Америки жили некоторые древесные белки (древесные, территориальные, одиночные и семеноядные), которые становились наземными и роющими. Чтобы пережить зиму, они делали некоторые запасы семян, подобно древесным белкам, но могли также впадать и в короткое оцепенение. Эти виды дали начало линии бурундукоподобных животных.

Позднее, когда изменения климата на Земле привели к сокращению лесов и появлению обширных, поросших травой пространств, некоторые "бурундуки" вышли из своих закрытых лесных территорий и заняли новые открытые пространства. Они стали зеленоядами и не могли запастись траву, развили факультативное оцепенение, чтобы переживать холодный зимний период: они делали некоторые запасы жира и уходили в спячку.

Появились первые наземные беличьи. Чтобы защитить себя от врагов в открытых пространствах, отдельные особи стали объединяться и развили звуковой предупреждающий об опасности сигнал. Эти наземные беличьи заняли все типы открытых пространств и стали специализироваться в каждом из них (горячие пустыни, высокотравья, низкотравья, холодные степи, сухие кустарники ...). Все эти виды могли размножаться и расселяться в первый год жизни, поэтому социальные отношения между генерациями не развивались.

Было время, когда некоторые семейные ресурсы распределялись между самками в обедненных местах обитания.

Более того, небольшая часть этих наземных беличьих становилась специализированными, адаптируясь к холодным и перигляциальным условиям, которые существовали в это время. В соответствии с правилом Бергмана, эти приспособления сопровождалось увеличением размеров тела и привели к появлению сурков. Связанный с суровыми перигляциальными условиями, этот новый размер тела не позволял молодым достигать их полного размера тела в первый год. Требовались два или три года, чтобы достичь половой зрелости и расселиться. Отсюда следует, что тактика родителей состоит в том, чтобы поддержать их в этом состоянии до наступления репродуктивного возраста. В результате, стало возможным развитие взаимоотношений между генерациями, что и привело к новой социальной структуре: территориальной семейной группе.

И, наконец, как предположил Armitage (1996), некоторые из этих видов сурков могли стать более свободными в выборе мест обитания. Это давало им возможность сократить время наступления половой зрелости, устранить репродуктивное давление и, возможно, объясняет, почему лесной сурок вернулся к одиночному образу жизни, а желтобрюхий - стал полигамным видом.

Итак, в заключение мы можем сказать, что эволюция социальности наземных беличьих является обязательным результатом их долгой адаптации к открытым пространствам. Более того, сравнительно-филогенетическое изучение открывает важный элемент для понимания эволюции комплекса биологических особенностей, такого, как социальность.