



Université
de Montpellier



Institut des Sciences de l'Evolution
- Montpellier



Centre International
d'Études Supérieures
en Sciences
Agronomiques

Rapport de stage

**Diplôme de Master 2
Mention Biodiversité — Écologie — Évolution
Parcours DARWIN : Biologie Évolutive & Écologie**

2017

**Le rôle du climat dans la diversification des
Tétrapodes**

Théo PANNETIER

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier
Équipe Phylogénie et Évolution Moléculaire

Sous la direction de
Fabien CONDAMINE

Soutenu les 08 et 09 juin 2017.

Membres du jury signataires du PV d'examen :

Emmanuel
DOUZERY

Président

Vincent
RANWEZ

*Représentant
Sup'Agro*

Emmanuelle
JOUSSELIN

*Directrice
des Études*

Thomas
LENORMAND

*Directeur
des Études*

Cyrille
VIOILLE

*Directeur
des Études*

Table des matières

INTRODUCTION.....	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	5
1. Données paléoclimatiques	5
<i>1.1 Carbone atmosphérique (CO₂)</i>	<i>5</i>
<i>1.2 Température.....</i>	<i>6</i>
<i>1.3 Reconstruction des courbes paléoclimatiques.....</i>	<i>7</i>
2. Données phylogénétiques	7
3. Modèles de diversification.....	8
4. Tests de robustesse des résultats	11
RÉSULTATS	11
1. Distribution des données phylogénétiques.....	11
2. Optimisation des modèles	12
3. Résultats de la comparaison de modèles	12
<i>3.1 Modèles de diversification temps-dépendants.....</i>	<i>13</i>
<i>3.2 Modèles de diversification température-dépendants</i>	<i>13</i>
<i>3.3 Modèles de diversification CO₂-dépendants</i>	<i>14</i>
4. Robustesse des résultats aux données climatiques et phylogénétiques.....	15
DISCUSSION	16
1. Impact du climat sur la diversification.....	16
2. Comment expliquer la décroissance des taux de diversification dans le temps ? ..	17
3. Limites et Perspectives de l'étude	18
CONCLUSION.....	21
RÉFÉRENCES	22
ANNEXE 1 – Estimation de l'extinction	

INTRODUCTION

Au cours des trois derniers milliards d'années, les formes de vie se sont considérablement diversifiées, au point qu'il est difficile d'estimer le nombre d'espèces (Caley et al. 2014). La biodiversité est inégalement répartie à la surface de la Terre (les tropiques étant beaucoup plus riches en espèces que les hautes latitudes) et entre les clades (la majorité des espèces animales seraient des arthropodes). La diversité varie également dans le temps: certains groupes comptant aujourd'hui un nombre d'espèces restreint étaient autrefois beaucoup plus riches, comme c'est le cas des Crocodiliens (Mannion et al. 2015). La diversité actuelle du vivant ne représenterait que 1% du nombre d'espèces ayant existé sur Terre (Barnosky et al. 2011). Comprendre comment la diversité observée aujourd'hui s'est mise en place au cours du temps (la diversification) est l'une des plus grandes questions de la biologie évolutive (Morlon 2014).

Les processus qui conduisent deux populations à se séparer et à diverger jusqu'à former deux espèces distinctes (spéciation), et ceux qui amènent ces mêmes populations à décliner jusqu'à la disparition d'une espèce entière (extinction) sont largement étudiés à partir de l'observation des populations actuelles. Il n'est cependant pas clair si ces processus peuvent être extrapolés à plus grande échelle, si il y a une continuité entre ce qui se produit à l'échelle des populations sur plusieurs générations (microévolution), et ce qui s'est passé sur des millions d'années, à l'échelle des clades (macroévolution). L'étude de la diversité à l'échelle macroévolutive a traditionnellement été réalisée par l'observation du registre fossile et/ou l'inférence à partir de la diversité actuelle, au travers des phylogénies. Deux grandes catégories de facteurs ont été évoquées comme mécanismes contrôlant la diversification (Benton 2009).

D'abord, l'évolution du nombre de lignées dans un clade au cours du temps rappelle des processus observés en écologie, à l'échelle des populations. La dynamique de la diversité d'un clade suit typiquement une croissance logistique, avec une diversification rapide à l'origine du clade, qui ralentit lorsqu'on s'éloigne de l'âge d'origine et que le nombre de lignées augmente. Ce patron suggère que la diversification est un processus diversité-dépendant, et serait limitée par le nombre d'espèces que peut accueillir un milieu (Phillimore & Price 2008; Rabosky 2013). Le ralentissement observé de la diversification correspondrait alors à la saturation des niches exploitables, procurant moins d'opportunités pour la spéciation. Les conséquences des interactions écologiques semblent également se répercuter à l'échelle macroévolutive (Liow et al. 2015). La radiation de certains clades est coïncidente au

déclin d'autres clades avec un mode de vie similaire, suggérant un effet de la compétition à grande échelle (Silvestro et al. 2015; Liow et al. 2015). Ces tendances suggèrent que la diversification est avant tout dirigée par des processus intrinsèques à la biologie des organismes et par extension, des clades, et ces hypothèses ont été rassemblées sous la théorie de la Reine Rouge (Benton 2009).

Il semble cependant y avoir un rôle important de processus extérieurs, indépendants de la biologie. L'histoire du vivant est ponctuée par plusieurs phases d'extinctions massives, concomitantes avec la manifestation d'événements catastrophiques comme un volcanisme intense, ou des impacts météoritiques (Barnosky et al. 2011). Ces événements imprévisibles provoquent l'extinction rapide d'un grand nombre d'espèces, et sont suivis par une période de radiation, attribuée à la libération de niches écologiques par les groupes qui les occupaient précédemment. D'autres événements géologiques peuvent également provoquer des périodes de diversification rapide. Plus généralement, la tectonique a eu un rôle structurant sur la diversité de certaines régions (Descombes et al. 2017). Ces événements et leurs conséquences sont imprévisibles pour les espèces, et ont été rassemblés sous la théorie du Bouffon du Roi, par analogie avec la Reine Rouge (Benton 2009). Ils structurent la biodiversité au travers de leur effet sur l'environnement abiotique (composante "grinéllienne" de la niche, Soberón 2007). Le climat est la dimension de la niche abiotique la plus souvent évoquée pour définir les conditions dans lesquelles se maintiennent les organismes. Le climat définit un ensemble de paramètres (température, humidité, ensoleillement, etc.), et la température en est la dimension dont les effets sur les organismes ont été les plus étudiés (Erwin 2009). Le rôle du climat dans la répartition de la biodiversité a été observé depuis longtemps, et la manifestation la plus évidente en est l'existence d'un gradient latitudinal de diversité, les groupes tropicaux étant souvent plus diversifiés que les groupes apparentés présents dans les climats tempérés (Pyron & Wiens 2013). Cette distribution a été attribuée à l'effet de températures plus élevées dans les tropiques favorisant l'occurrence de mutations et les divergences (Allen et al. 2006).

Comprendre comment les organismes et les écosystèmes réagissent aux changements climatiques est devenu une problématique centrale de l'écologie. Du fait des activités humaines, des quantités importantes de carbone issues des énergies fossiles sont relâchées dans l'atmosphère sous forme de CO₂, induisant une augmentation de l'effet de serre et des températures globales (Stacker et al. 2014). Un réchauffement de 0.75°C de l'atmosphère a été observé entre la deuxième moitié du XIXe siècle et le début du XXIe siècle. Suivant les scénarios d'émissions de CO₂, le réchauffement attendu pour le XXIIe siècle se situe entre +1°C et +3°C, dépassant les températures observées pour les derniers 10 000 ans (Marcott et

al. 2013). Plus que le changement absolu, c'est le rythme des émissions de carbone atmosphérique et de réchauffement qui est particulièrement inquiétant. Bien que la Terre ait connu d'autres périodes de réchauffement climatique importants, ceux-ci se sont déroulés à l'échelle des millions d'années. Le rythme actuel pourrait dépasser celui du maximum thermique Paléocène-Eocène (PETM), il y a 56 millions d'années (Ma), qui a vu un réchauffement du climat global d'environ 5°C en 100 000 ans (Zeebe et al. 2016). Trois types de réponses des populations face aux changements climatiques ont été évoquées : la migration, l'adaptation ou l'extinction. Pour suivre l'évolution des conditions dans lesquelles elles se maintiennent, de nombreuses populations décalent leur répartition vers le Nord (Parmesan et al. 1999). Ces migrations sont susceptibles de provoquer l'assemblage de nouvelles communautés, et de remodeler profondément les interactions entre espèces, avec des conséquences souvent imprévisibles (Walther et al. 2002). Si aucune extinction d'espèce n'a à l'heure actuelle été reliée au changement climatique actuel, des extinctions locales de populations sont déjà fréquentes (Wiens 2016).

Les climats terrestres ont considérablement varié au cours des temps géologiques, dans des proportions parfois brusques et avec des conséquences pour les organismes. Les cinq grandes crises d'extinction qui ont ponctué l'histoire de la vie sont associées à des fluctuations de grande amplitude de la température (Erwin 2009; Barnosky et al. 2012), et ont donné lieu à l'extinction de clades entiers, et la radiation de nouveaux groupes. L'événement climatique du PETM est associé à l'extinction de 35 à 50 % des espèces de foraminifères benthiques (Thomas 2003), et à l'émergence de trois ordres de mammifères (Artiodactyles, Périssodactyles et Primates, Gingerich 2006). Comprendre comment le climat a affecté la biodiversité au cours du temps peut donc apporter des indices pour comprendre la biodiversité future. L'étude du registre fossile a permis de mettre en évidence un rôle du climat dans la biodiversité passée. Les fluctuations de la biodiversité marine sont souvent utilisées comme témoin de la richesse taxonomique globale (Rothman 2001; Mayhew et al. 2008), et le registre fossile des Mammifères a été étudié en regard avec les climats du Cénozoïque (Alroy et al. 2000; Gingerich 2006). Cependant, cette approche n'est pas possible pour les groupes pauvres en fossiles (Arthropodes, Amphibiens, Oiseaux).

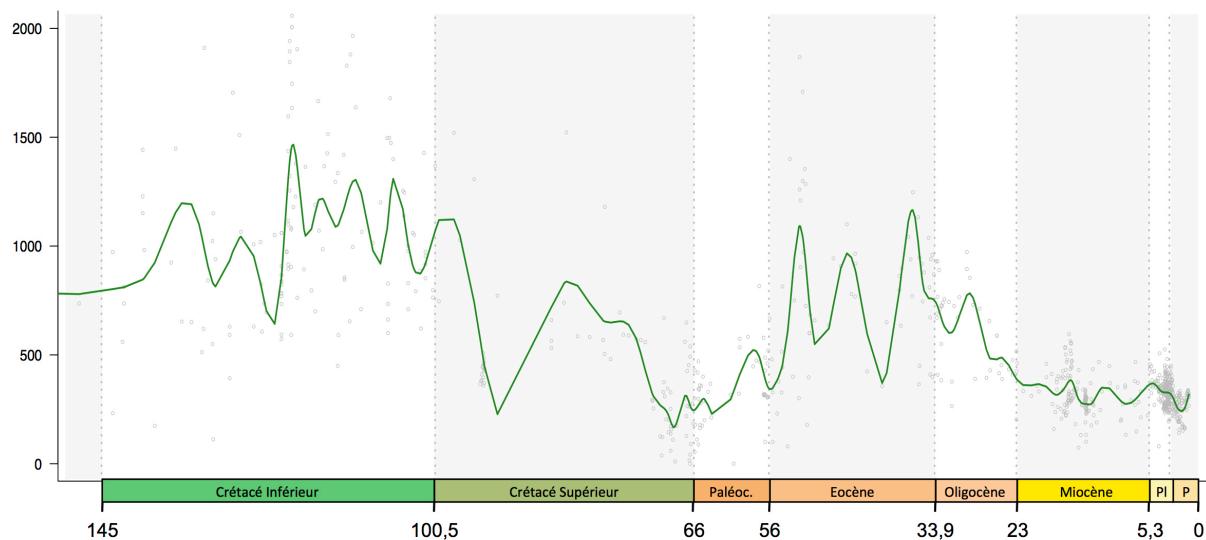
Le développement de la datation moléculaire a permis une autre approche à partir des phylogénies. Les phylogénies renseignent sur les liens de parenté entre les taxons, mais contiennent aussi des informations (branches et noeuds) sur l'histoire évolutive du groupe considéré. Grâce aux progrès des techniques de séquençage et de reconstruction phylogénétique, des phylogénies sont disponibles pour un grand nombre de groupes, et la

dernière décennie a vu l'émergence de “super-arbres” incluant des milliers de taxons (Bininda-Emonds et al. 2007; Jetz et al. 2012), offrant l'opportunité de tester des hypothèses macro-évolutives à grande échelle taxonomique. La distribution des noeuds et des longueurs de branches dans les phylogénies semble soumise à des contraintes, les arbres n'occupant qu'une partie de l'espace des configurations possibles (Lewitus & Morlon 2016). En étudiant la distribution des taxons et des longueurs de branches dans les arbres et entre différents clades, il est possible d'émettre et de tester des hypothèses sur les processus qui gouvernent la diversification (Morlon 2014). Les phylogénies peuvent alors être vues comme des réalisations de ces processus. Les approches les plus récentes pour tester des hypothèses macro-évolutives à partir de phylogénies s'appuient sur l'inférence des taux de spéciation et d'extinction, et leurs variations entre des clades présentant des caractéristiques différentes (Stadler 2013). Par exemple, le modèle de spéciation et d'extinction en fonction des traits permet de détecter un lien entre la présence ou l'absence d'un trait et des taux de diversification différents entre des lignées présentant ou non ce trait (Maddison et al. 2007). Cette approche permet également de détecter des changements de taux de spéciation et d'extinction dans le temps au sein d'un clade (Stadler 2011).

L'inférence des taux de spéciation et d'extinction a été utilisée pour détecter une empreinte du climat dans les phylogénies, en reliant la date d'un changement de ces taux à un événement climatique particulier (Stadler 2011; Condamine et al. 2012), ou par une corrélation entre les valeurs inférées de spéciation avec la température (Davis et al. 2016). Ces approches ont cependant une résolution limitée, et ne permettent pas d'observer comment le climat a influencé la diversification d'un clade tout au long de son histoire : la complexité des modèles de changements de taux augmente très rapidement avec le nombre de changements, et une corrélation donne le sens du lien entre climat et diversification, mais ne donne pas de dimension quantitative. Condamine et al. (2013) ont développé un modèle dans lequel les taux de spéciation et d'extinction dépendent directement d'une variable dépendant elle-même du temps. Ce modèle permet de modéliser les variations de taux de spéciation ou d'extinction en fonction d'une variable climatique dont on connaît les valeurs, dans un cadre quantitatif.

Les avancées de la paléoclimatologie ont permis l'assemblage de registres denses des variations de la température au cours du Phanérozoïque (Prokoph et al. 2008). La disponibilité de ce registre offre l'opportunité de tester l'effet du climat sur la diversification des lignées actuelles au cours de leur histoire. Bien que le climat intègre un ensemble de variables dont la pluviométrie, l'ensoleillement, ou l'humidité, l'estimation de ces paramètres dans les temps anciens est compliquée et a très peu été abordée: la température reste le marqueur principal.

A. Variations du CO₂ atmosphérique



B. Variations de la température

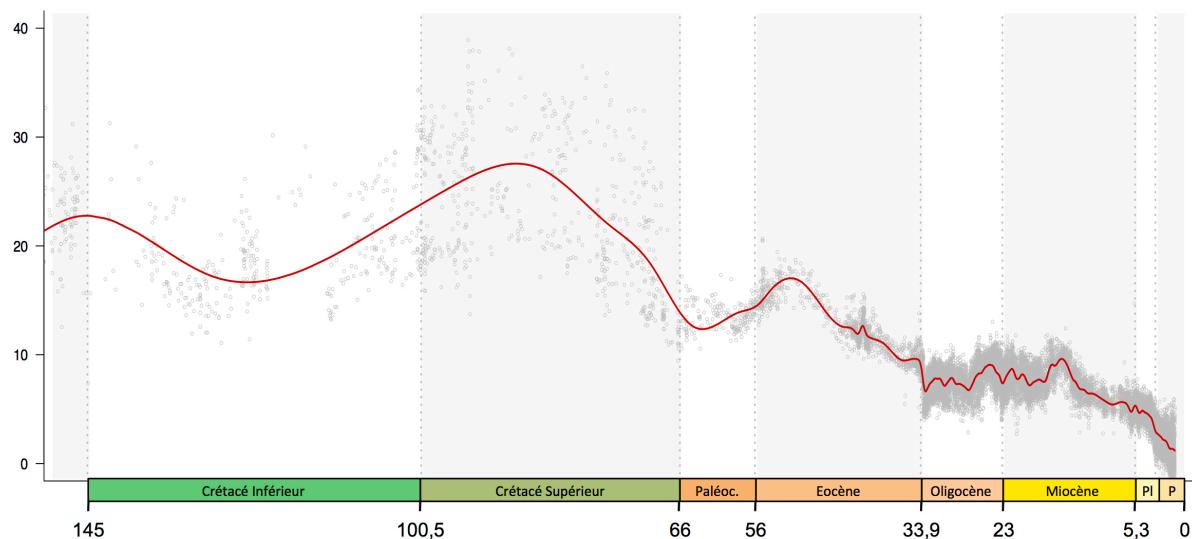


Figure 1. Courbes paléoclimatiques pour la concentration en CO₂ atmosphérique (**A**) et la température globale (**B**) du Crétacé Inférieur (145 Ma) au présent, reconstruites à partir des compilations de Prokoph et al. (2008), Zachos et al. (2008), Cramer et al. (2011) pour la température, et Foster et al. (2017) pour le CO₂. Les cercles gris correspondent aux estimations ponctuelles issues des compilations citées. Les barres verticales en pointillés marquent les limites des époques géologiques.

Cependant, certains auteurs proposent que les reconstructions des variations du CO₂ pourraient être un meilleur estimateur du climat (Royer et al. 2004), via le contrôle que ce gaz joue sur la température, et plusieurs études indiquent un lien entre diversité et fluctuations du CO₂ (Rothman 2001; Cornette et al. 2002; Royer & Chernoff 2013). Une relation entre CO₂ et diversification peut donc constituer une dimension supplémentaire du climat à explorer.

On se propose ici de tester l'existence d'un lien entre l'évolution du climat, représenté par deux variables (température et CO₂), et la diversification. Il est suggéré que la température accélère le processus d'émergence des lignées (Allen et al. 2006). Cependant, les tendances observées mettent en doute l'universalité de cette relation et le rôle moteur du climat dans la diversification. Si des études ont montré un lien positif entre le climat et la diversification d'un clade (Mannion et al. 2015), d'autres ont trouvé la relation inverse (Davis et al. 2016), ou que d'autres mécanismes expliquent mieux la diversification (Silvestro et al. 2015). En appliquant des modèles de diversification à un jeu de données couvrant une part importante de la diversité des Tétrapodes, on s'intéressera à tester si le climat explique mieux la dynamique de spéciation des groupes de Tétrapodes, et dans quelle mesure, et si des climats chauds tendent à favoriser, ou au contraire à inhiber la spéciation à l'échelle des temps géologiques.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

1. Données paléoclimatiques

1.1 Carbone atmosphérique (CO₂)

Les variations du carbone atmosphérique ont été extraites à partir du registre de Foster et al. (2017), qui compile des mesures de CO₂ atmosphérique couvrant la majeure partie du Phanérozoïque, du Dévonien (il y a 420 millions d'années) à nos jours. Cette compilation regroupe des valeurs du CO₂ mesurées d'après cinq méthodes d'estimation. Les auteurs ont sélectionné les résultats de 112 études parmi celles disponibles dans la littérature, afin d'inclure uniquement des résultats fiables à la lumière de l'état actuel des connaissances de la paléoclimatologie. Ainsi, les résultats issus de certaines méthodes d'estimation encore mal comprises ont été exclus du registre, et d'autres ont été corrigés avant d'être intégrés au registre, selon la procédure décrite dans l'article de Foster et al. (2017). Le registre paléoclimatique établi comprend 1222 mesures sur 420 millions d'années, soit une moyenne de 2,9 mesures par million d'années. Le registre est cependant bien mieux renseigné pour le Cénozoïque que pour le Paléozoïque (figure 1). Pour deux méthodes d'estimation (ratio isotopique du bore dans les foraminifères benthiques et ratio isotopique du carbone dans les

alcénones), il n'existe pas d'entrée avant l'Eocène (56 millions d'années), et au-delà du Trias (252 millions d'années, quand s'arrête le registre de la méthode des hépatiques), les archives ne sont basées que sur les deux méthodes les plus complètes (ratio isotopique du carbone pédogénique et indice stomatal), avec pour conséquence des incertitudes beaucoup plus grandes.

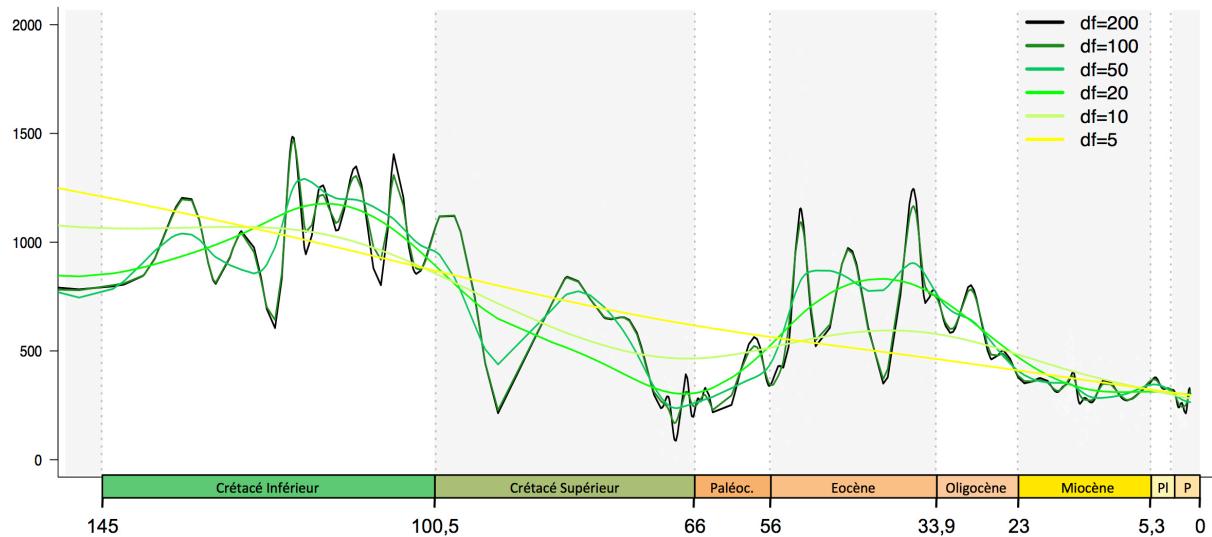
1.2 Température

Les données paléoclimatiques pour la température proviennent de l'assemblage de trois compilations de reconstructions de la température au cours du Phanérozoïque (Prokoph et al. 2008; Zachos et al. 2008; Cramer et al. 2011), afin de fournir un jeu de données le plus complet possible pour la température. Les reconstructions de la température fournies par les compilations de Zachos et al. (2008) et Cramer et al. (2011), sont dérivées à partir des ratios isotopiques de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) dans les foraminifères benthiques, et correspondent aux températures de surface de l'océan à hautes latitudes couvrant l'ensemble du Cénozoïque (de 66 Ma au présent). Les données ont été étendues aux périodes précédant cet intervalle en dérivant les valeurs de la température à partir des mesures de $\delta^{18}\text{O}$ dans les fossiles d'organismes calcaires de Prokoph et al. (2008), en utilisant la formule décrite dans Cramer et al. (2011). Le jeu de données de paléo-températures utilisé comprend ainsi plus de 22000 points pour l'ensemble du Phanérozoïque, et tire profit de l'état actuel des connaissances de la paléoclimatologie pour limiter l'influence de facteurs pouvant biaiser les reconstructions de la température : épaisseur de la calotte glaciaire polaire (Cramer et al. 2011), altération des ratios isotopiques au cours du temps, effet de la profondeur ou facteurs relatifs à la biologie des organismes utilisé (Prokoph et al. 2008). En raison du manque de données en dehors des hautes latitudes, ce registre décrit l'évolution du climat à l'échelle globale, et à grande échelle de temps: les fluctuations saisonnières et les évènements climatiques brefs n'apparaissent pas dans les données.

1.3 Reconstruction des variations paléoclimatiques

Dans le cadre de cette étude, les mesures antérieures à 132 millions d'années n'ont pas été utilisées, cette date correspondant au plus ancien groupe du jeu de données, l'ancêtre commun le plus récent des Pipidae (voir ci-dessous). Pour chacune des deux variables paléoclimatiques, une courbe unique a été dessinée en appliquant au jeu de données initial la fonction *sm.spline* du paquet R *pspline* (Heckman & Ramsay 1996). Cette transformation permet de combler les discontinuités du jeu de données en estimant les valeurs manquantes, et

A. Variations du CO₂ atmosphérique



B. Variations de la température

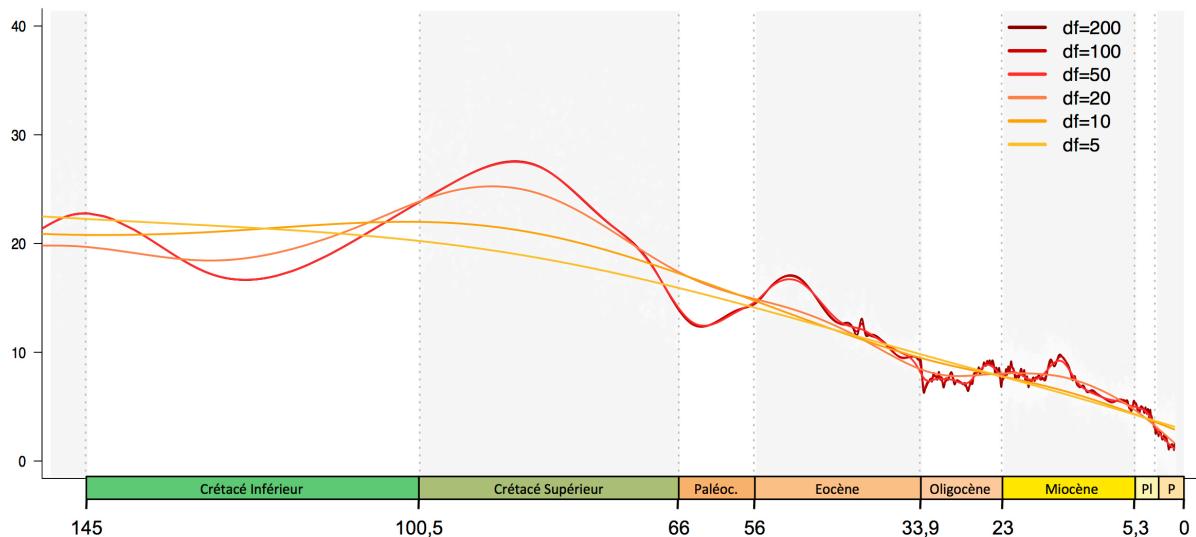


Figure 2. Effet de différentes valeurs du paramètre de lissage (df) sur l'allure des courbes paléoclimatiques pour la concentration en CO₂ atmosphérique (**A**) et la température globale (**B**). La valeur de df définit le nombre de degrés de libertés utilisés par la fonction de *spline* pour reconstruire la courbe. Un nombre élevé de degrés de libertés rend la courbe plus sensible aux points extrêmes, et donc plus complexe, tandis pour une faible valeur de df la courbe s'approche d'une fonction linéaire.

en estimant une valeur unique lorsque plusieurs valeurs existent pour une même date. L'allure de la courbe est conditionnée par un paramètre de lissage (df) qui détermine le nombre de degrés de libertés utilisés pour reconstruire la courbe, et donc la complexité de ses variations. Une valeur élevée du paramètre rend la courbe sensible aux points extrêmes, tandis que pour une valeur faible la courbe s'approche d'une droite linéaire (figure 2). Les courbes paléoclimatiques utilisées dans les modèles de diversification ont été reconstruites avec un facteur de lissage $df = 100$, ce qui offre un compromis satisfaisant en capturant l'essentiel des grandes variations climatiques du Cénozoïque, et en limitant l'impact des points extrêmes.

2. Données phylogénétiques

Les Tétrapodes ont été choisis comme modèle biologique car ils incluent des groupes aux caractéristiques écologiques et physiologiques très diverses, et ont colonisé l'ensemble des continents. Les Tétrapodes constituent certainement le groupe le mieux étudié en phylogénie moléculaire, et des arbres datés incluant une grande partie de leur diversité sont disponibles.

L'influence des variables paléoclimatiques sur la diversification des Tétrapodes a été testée sur un échantillon de 232 phylogénies de familles constitué à partir des six grands clades actuels de Tétrapodes. Dans le cadre de cette analyse, chaque phylogénie est traitée comme une unité indépendante. Le choix du niveau taxonomique “famille” permet alors de constituer un échantillon large, qui représente une proportion importante de la diversité des Tétrapodes, en conservant une taille satisfaisante des phylogénies, un facteur crucial pour inférer l'effet d'une variable sur la diversification (Clavel & Morlon 2017).

Les phylogénies de familles de Tétrapodes utilisées dans les analyses de diversification ont été extraites à partir de phylogénies moléculaires datées des six principaux clades de Tétrapodes actuels : Amphibia (Pyron 2014), Mammalia (Bininda-Emonds et al. 2007), Testudines (Rodrigues & Diniz-Filho 2016), Squamata (Zheng & Wiens 2016), Aves (Jetz et al. 2012) et Crocodylia (Oaks 2011). Plusieurs phylogénies de ces clades ont été publiées au cours des dix dernières années. Bien que les nouvelles approches phylogénétiques et l'accroissement des données moléculaires aient permis la résolution de noeuds importants dans les phylogénies des Tétrapodes (Meredith et al. 2011; Pyron 2014), il n'existe à l'heure actuelle pas de consensus pour un certain nombre de noeuds. Selon les données utilisées et la méthodologie appliquée pour reconstruire l'arbre phylogénétique, des topologies alternatives peuvent émerger, en particulier pour les clades et taxons ayant divergé très rapidement et récemment. L'estimation des dates de divergence entre lignées par datation moléculaire a

également connu de grands progrès par le développement de modèles prenant en compte l'hétérogénéité des taux d'évolution moléculaire entre protéines et entre lignées, et par des révisions du placement des fossiles utilisés pour calibrer l'horloge. Cependant, les incertitudes sur l'âge de la plupart des noeuds restent souvent larges (Title & Rabosky 2017).

Les analyses de diversification visent à tester des hypothèses macro-évolutionnaires à partir de la distribution des événements de divergence (représentés par les noeuds) dans l'histoire du clade considéré. Pour ces analyses, la proportion de taxons membres du clade représentés dans l'arbre (la fréquence d'échantillonnage) est donc un facteur crucial à maximiser pour réduire le risque d'erreur. Pour cette raison, les phylogénies utilisées ici ont d'abord été sélectionnées dans la littérature sur la base du nombre d'espèces représentées, et de la disponibilité d'une datation. Cependant, des méthodes différentes pour construire la phylogénie d'un même groupe aboutissent à des désaccords sur les résultats (voir Jetz et al. 2012; Prum et al. 2015 pour les Aves), et pour certains noeuds problématiques il n'existe à l'heure actuelle pas de consensus. Néanmoins, ces désaccords concernent pour l'essentiel des noeuds anciens (par exemple la radiation initiale des Placentalia chez les mammifères ou des Neornithes chez les oiseaux), tandis que les noeuds plus récents sont généralement bien résolus. Une approche au niveau famille permet ainsi d'éviter la plupart des noeuds problématiques, et offre un bon compromis entre nombre de phylogénies et nombre d'espèces dans chaque phylogénie. Enfin, un autre avantage de cette approche est lié à un problème méthodologique des inférences phylogénétiques: lors de l'inférence de la diversification à partir d'une phylogénie moléculaire, les taux de diversification et ses variations au sein du clade peuvent être masqués par un ou plusieurs sous-clades ayant diversifié récemment et/ou plus rapidement que les autres lignées du clade. Il a été observé des résultats qui n'étaient pas cohérents avec le registre fossile. En revanche, des résultats en accord avec la diversité fossile peuvent être révélés en tenant compte de l'hétérogénéité des taux de diversification au sein du clade (Morlon et al. 2011). Une analyse de la diversification au niveau des familles permet de réduire l'hétérogénéité de la diversification au sein des clades.

Les familles ont été sélectionnées selon deux critères: la phylogénie présente au moins 10 espèces, et dont au moins 60 % des espèces reconnues y sont représentées, ont été incluses dans l'analyse. Afin de mieux représenter certains groupes peu échantillonnés à l'heure actuelle, les sous-familles des Amphibia, Squamata et Testudines validant ces deux conditions ont été ajoutées dans l'analyse. Enfin, l'Ordre complet des Crocodylia a également été inclus, en raison de la pauvreté taxonomique des Familles de ce clade.

Modèle de diversification	Nom	Equation	Nombre de paramètres
Spéciation constante	BCST	$\lambda(t) = \lambda$	1
Spéciation temps-dépendante, exponentiel	BTimeVar_EXP	$\lambda(t) = \lambda \times e^{\alpha t}$	2
Spéciation temps-dépendante, linéaire	BTimeVar_LIN	$\lambda(t) = \lambda + \alpha * t$	2
Spéciation température-dépendante, exponentiel	BTempVar_EXP	$\lambda(t) = \lambda \times e^{\alpha T^\circ(t)}$	2
Spéciation température-dépendante, linéaire	BTempVar_LIN	$\lambda(t) = \lambda + \alpha * T^\circ(t)$	2
Spéciation CO ₂ -dépendante, exponentiel	BCarbVar_EXP	$\lambda(t) = \lambda \times e^{\alpha CO_2(t)}$	2
Spéciation CO ₂ -dépendante, linéaire	BCarbVar_LIN	$\lambda(t) = \lambda + \alpha * CO_2(t)$	2

Tableau 1. Liste des modèles de diversification appliqués aux phylogénies de Tétrapodes. Quatre séries de modèles sont définis: spéciation constante (BCST), spéciation qui varie dans le temps (BTimeVar), spéciation qui varie en fonction de la température (BTempVar), et spéciation qui varie en fonction du carbone atmosphérique (BCarbVar). Pour chaque modèle sont listés l'équation correspondant à la forme du taux de spéciation ainsi que le nombre de paramètres à estimer.

3. Modèles de diversification

Un ensemble de modèles de diversification a été appliqué aux phylogénies du jeu de données. Ces modèles représentent les deux composantes de la diversification, la spéciation et l'extinction, sous forme de taux indépendants. Les taux de spéciation (λ) et d'extinction (μ) représentent le nombre d'événements de divergence (séparation d'une lignée en deux) et d'extinction, par million d'année et par lignée. Dans cette étude cependant, seuls les résultats pour la spéciation seront présentés, en raison des difficultés à estimer l'extinction à partir de phylogénies reconstruites (Rabosky 2010, Annexe 1). L'intérêt de cette approche consiste à pouvoir représenter les taux λ et μ comme des fonctions de paramètres, et ainsi d'inclure une dépendance à une grande diversité de facteurs intrinsèques ou extrinsèques.

Trois types de modèles de spéciation ont été appliqués indépendamment sur chaque phylogénie. Le modèle le plus simple représente un taux constant de spéciation, et correspond au processus de “naissance pure” (modèle de Yule). Il est utilisé ici comme modèle nul, représentant l'hypothèse que le taux de spéciation ne varie pas au cours de l'histoire du clade. Le second type de modèle autorise le taux de spéciation à varier en fonction du temps, sans inclure de facteur explicatif sous-jacent (*sensu* Morlon et al. 2011). Enfin, le troisième type de modèle relie le taux de spéciation à une variable climatique, température ou CO₂, représentant l'hypothèse selon laquelle la spéciation varie dans le temps en raison du climat (*sensu* Condamine et al. 2013). Les variations des taux sont gouvernées par le paramètre α tel que : (1) si $\alpha > 0$ alors la spéciation décroît dans le temps (modèle temps-dépendant) ou la spéciation est corrélée positivement avec la température (modèle température-dépendant), et (2) si $\alpha < 0$ alors la spéciation augmente au cours du temps (modèle temps-dépendant) ou la spéciation est corrélée négativement avec la température (modèle température-dépendant). Les modèles temps-dépendants et climat-dépendants ont été testés pour deux relations entre spéciation et variable explicative, exponentielle ou linéaire. Les modèles de spéciation sont résumés dans le tableau 1.

Les paramètres des modèles de spéciation ont été optimisés par maximum de vraisemblance. La vraisemblance a été calculée en utilisant la formule de vraisemblance développée dans Morlon et al. (2011) et Condamine et al. (2013) et implémentée dans les fonctions *fit_bd* et *fit_env_bd* du paquet *RPANDA* (Morlon et al. 2016). Le maximum de vraisemblance a été recherché à l'aide de la fonction *optim* du paquet R *stats*. L'algorithme d'optimisation utilisé est une chaîne de Nelder-Mead à 500 pas. Cette méthode offre l'avantage d'assurer une convergence rapide pour des problèmes simples (c'est-à-dire avec un nombre limité de paramètres à optimiser simultanément), mais est sensible aux optima

locaux. Afin de s'assurer de la bonne convergence de l'algorithme et de tester la présence d'optima locaux, une série de tests d'optimisation a été réalisée sur un échantillon aléatoire de 10 familles du jeu de données. Les modèles ont été optimisés en augmentant le nombre de pas des chaînes à 1000, puis 2000 pas. Dans un autre test, la chaîne a été relancée jusqu'à ce que la vraisemblance cesse d'augmenter, en commençant au point où la précédente chaîne avait convergé. Enfin, l'optimisation a été réalisée en utilisant la méthode du "recuit simulé", qui intègre à la chaîne d'optimisation une tolérance à une certaine perte de vraisemblance d'un point à un autre, afin d'éviter la convergence vers des optima locaux. L'optimisation des paramètres commence à partir de valeurs initiales renseignées par l'utilisateur. L'influence des valeurs initiales a été testée en réitérant l'optimisation à partir de différentes valeurs de paramètres initiales.

La sélection du meilleur modèle de spéciation pour chaque phylogénie a été réalisée à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC, Burnham & Anderson 2002). Le jeu de données incluant un grand nombre de petites phylogénies, la version corrigée pour les petits échantillons (AICc) a été préférée. Les scores d'Akaike pondérés (AICw, Burnham & Anderson 2002) ont ensuite été déterminés. Cet indice alloue à chaque modèle testé une proportion, qui renseigne sur la probabilité que ce modèle explique mieux les données que les autres modèles testés. Pour chaque famille, le modèle avec le plus petit score d'AICc (ou le plus haut score d'AICw) a été sélectionné comme meilleur modèle.

4. Tests de robustesse des résultats

Les courbes reconstruites de température et de CO₂ atmosphérique déterminent les valeurs des variables climatiques au cours du temps, et ont donc une importance capitale sur les résultats de l'analyse. Le facteur de lissage, en particulier, détermine l'intensité des variations climatiques (figure 2). L'effet du degré de lissage de la courbe paléoclimatique sur le support pour les modèles climat-dépendants a été testé sur un échantillon de phylogénies préférant un modèle climat-dépendant lorsqu'on utilise la courbe standard ($df=100$). Le support pour ce modèle contre le modèle temps-dépendant équivalent (linéaire ou exponentiel) a été comparé pour différentes courbes paléoclimatiques, reconstruites avec $df=200$, $df=50$, $df=20$, $df=10$ et $df=5$. Plus le paramètre de lissage est faible, plus les variations locales de la courbe sont ignorées. On s'attend donc à retrouver un support similaire pour le modèle climat-dépendant et le modèle temps-dépendant pour un faible df .

Récemment, Title & Rabosky (2017) ont souligné l'importance du choix de la phylogénie sur les conclusions des analyses de macroévolution. Afin de tester la sensibilité de

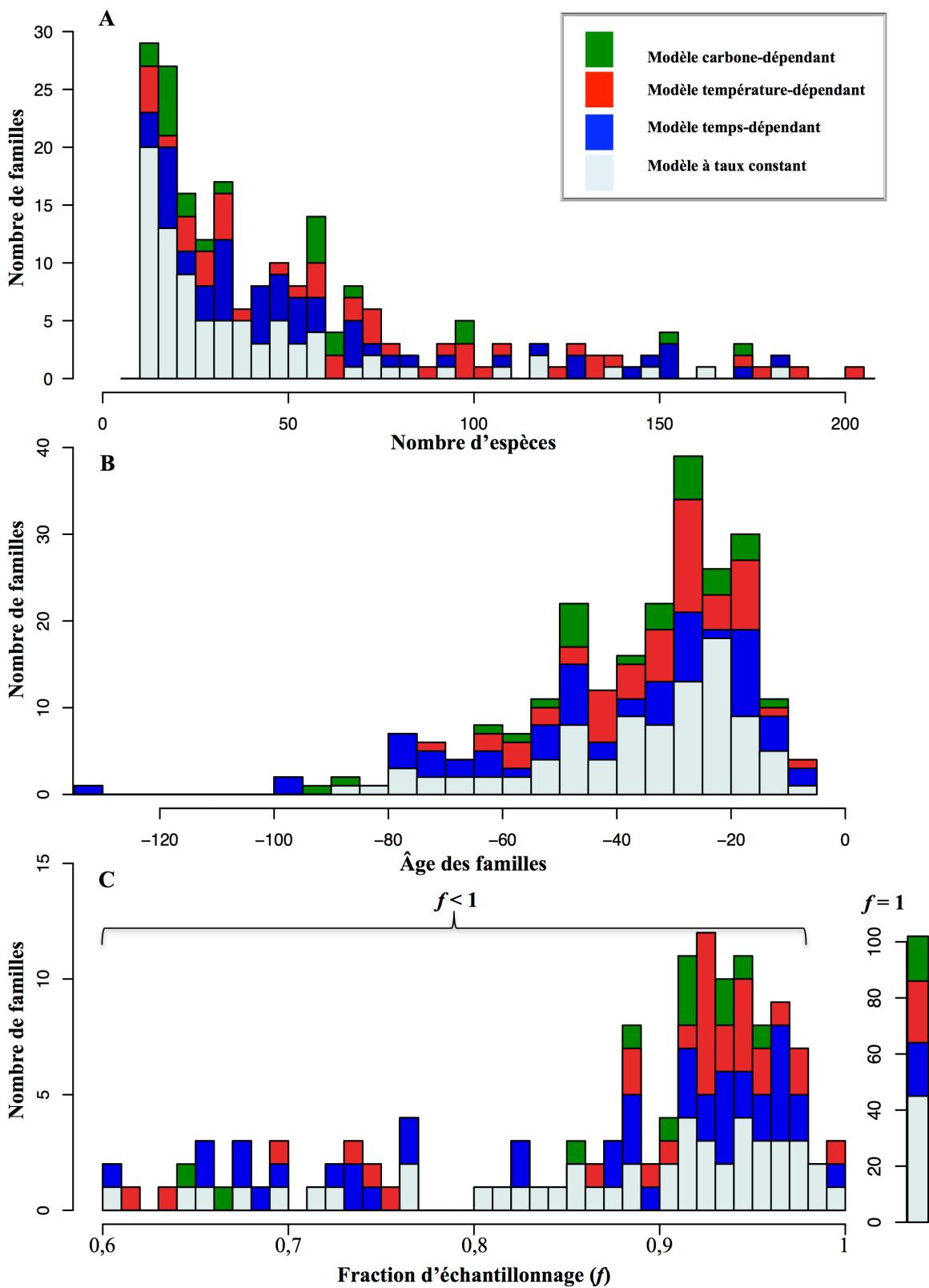


Figure 3. Distribution des familles de Tétrapodes échantillonnées en fonction de l'âge du dernier ancêtre commun (A), du nombre de taxons dans la phylogénie (B), et de la fraction d'échantillonnage de la phylogénie (C). Les barres des graphes correspondent à des catégories de 5 millions d'années, de 5 taxons et de 1% d'échantillonnage, respectivement. Pour plus de visibilité, les familles de plus de 200 taxons ne sont pas représentées dans B, et les familles complètement échantillonnées sont représentées à part dans C.

l’analyse aux données phylogénétiques utilisées, l’optimisation et la comparaison des modèles de spéciation a été réitérée sur deux phylogénies des Testudines indépendantes (Jaffe et al. 2011, Rodrigues & Diniz-Filho 2016). Quatre phylogénies de familles ont été extraites à partir de ces arbres complets et réduites aux taxons présents dans les deux arbres. Les phylogénies résultantes diffèrent deux à deux par la topologie et les temps de divergence estimés (figure 8, A, B, C et D). La comparaison de modèles a été réalisée selon la procédure décrite plus haut, sur ces quatre phylogénies, et le support pour chaque modèle de spéciation a été comparé.

RÉSULTATS

1. Distribution des données phylogénétiques

Le jeu de données phylogénétiques utilisé comprend 232 familles de Tétrapodes et environ 16 960 espèces au total. Trois variables caractéristiques différencient les phylogénies du jeu de données : l’âge de la phylogénie, représenté par l’âge du dernier ancêtre commun à tous les représentants actuels de la famille ; le nombre de taxons inclus dans la phylogénie ; et la fraction d’échantillonnage, qui correspond à la proportion de représentants actuels inclus dans la phylogénie. Ces trois variables suivent une distribution unimodale, asymétrique (figure 3), avec une médiane de 36.65 Ma pour l’âge, 45 taxons pour le nombre de taxons, et 0.96 pour la fraction d’échantillonnage.

2. Optimisation des modèles

La comparaison des résultats des tests de convergence réalisés sur un échantillon de 10 phylogénies a montré une bonne optimisation des valeurs des paramètres (ces données ne sont pas incluses dans le rapport). Les chaînes de Nelder-Mead de 500, 1000 ou 2000 pas ont abouties aux mêmes valeurs de paramètres et de vraisemblance (relancer la chaîne n’a pas non plus amélioré la vraisemblance des modèles). L’algorithme du recuit simulé a montré des problèmes fréquents d’optimisation, retournant des valeurs d’AIC très élevées pour de nombreux modèles. Modifier les valeurs des paramètres initiaux n’a pas non plus amélioré l’optimisation, retournant des valeurs peu vraisemblables pour des valeurs très élevées des paramètres initiaux. Outre les problèmes d’optimisation de ces tests, pour la plupart des modèles, les valeurs retournées étaient strictement identiques à celle du protocole standard.

3. Résultats de la comparaison de modèles

Pour chacune des 232 phylogénies du jeu de données, le modèle de spéciation le plus

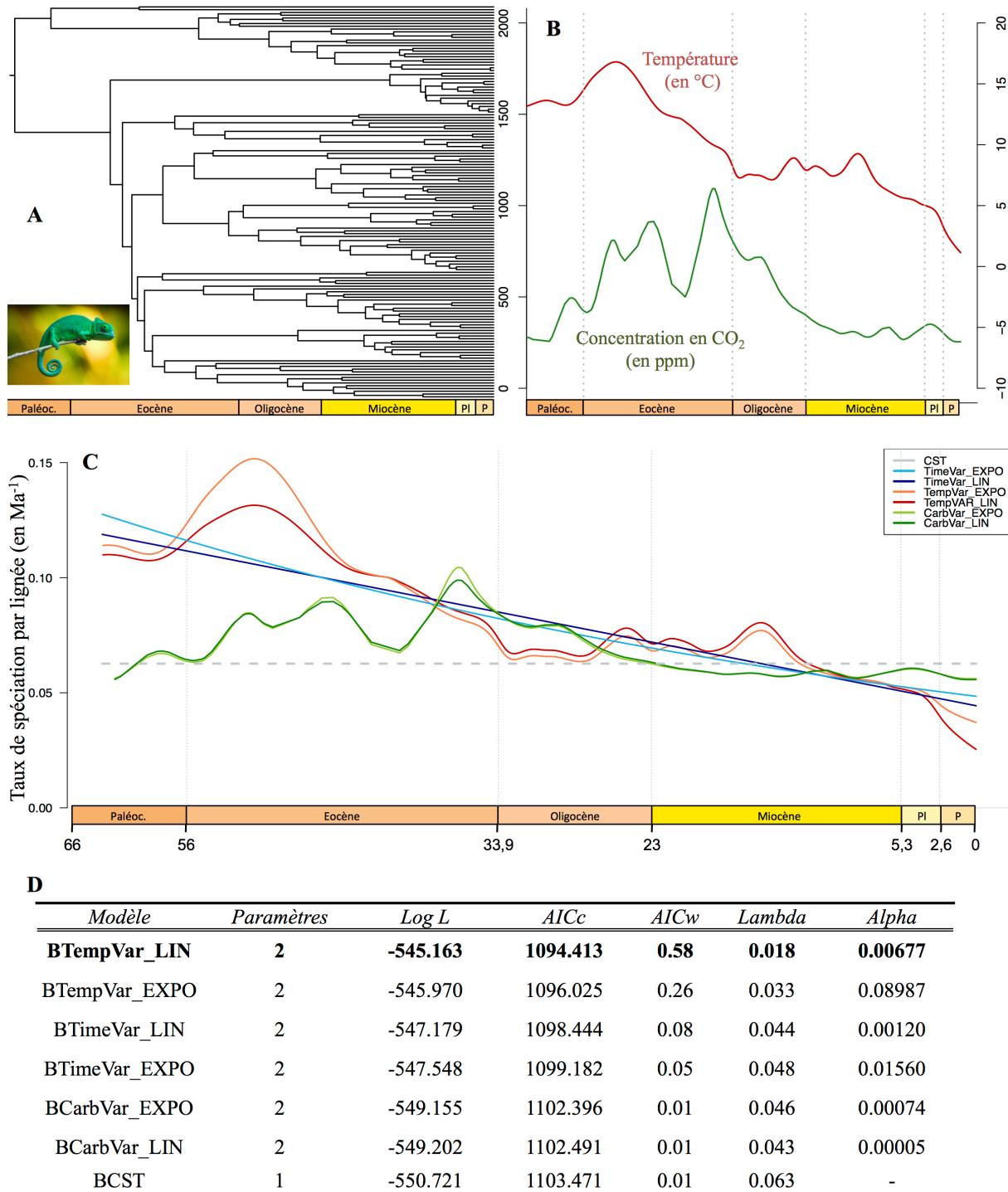


Figure 4. Exemple d'application des modèles à la famille des Chamaeleonidae. **A.** Phylogénie moléculaire reconstruite des Chamaeleonidae, d'après Zheng & Wiens (2016). Les dates de divergence sont indiquées jusqu'au niveau genre. **B.** Courbes d'évolution du climat (température et CO_2) depuis la première divergence des Chamaeleonidae (62 Ma). **C.** Évolution du taux de spéciation des Chamaeleonidae au cours de leur histoire, inférée sous sept modèles de spéciation. Le modèle le plus vraisemblable pour cette famille est indiqué en rouge dans la légende. Voir le Tableau 1 pour le détail des modèles. **D.** Exemple de résultats de l'application des modèles de spéciation aux Chamaeleonidae. Log L = log-vraisemblance du modèle, AICc = AIC corrigé du modèle, AICw = AIC pondéré du modèle.

vraisemblable a été sélectionné (voir la figure 4 pour un exemple sur les Chamaeleonidae). Ce modèle décrit les variations du taux de spéciation au cours du temps qui ont la plus grande probabilité d'avoir généré l'arbre étudié (figure 4.C).

Les résultats globaux sont présentés dans la figure 5. Une relation entre climat et spéciation a été détectée pour un tiers des familles de Tétrapodes testées : un modèle de spéciation température-dépendante a été préféré pour 22% (53/232) des familles de Tétrapodes, contre 11% (26/232) pour une dépendance au CO₂ de la spéciation (figure 5, première colonne). Pour 27% (61/232) des phylogénies, un modèle de spéciation variable dans le temps, sans lien avec l'évolution du climat, a été préféré. Pour les 92 phylogénies restantes (40% des familles), le modèle de spéciation constante a été préféré, ce qui indique que pour ces familles aucune variation significative du taux de spéciation n'a été détectée au cours de l'histoire du clade. De manière intéressante, on note une tendance des phylogénies de très petite taille à sélectionner le modèle de spéciation constante (figure 3).

Les résultats pour les clades Aves et Mammalia montrent de faibles écarts aux proportions observées pour l'ensemble des Tétrapodes (figure 5, cinquième et sixième colonne, respectivement), ce qui reflète la large proportion de l'échantillon que ces deux clades représentent (195/232). On observe cependant plus de variations dans les groupes ectothermes : aucun modèle CO₂-dépendant n'est préféré pour les phylogénies de Squamates et de Testudines (troisième et quatrième colonnes de la figure 5), tandis que les modèles température-dépendants sont plus représentés dans ces deux groupes. Le modèle constant est également moins représenté dans ces deux clades (1/14 chez les Squamates, 2/7 chez les Testudines). Enfin, les résultats pour les Amphibiens (seconde colonne) sont proches des résultats globaux, avec une proportion moins élevée de modèles dépendants au climat.

La forme de la relation testée, linéaire ou exponentielle, semble avoir un impact limité sur le choix du modèle : dans la plupart des cas, les deux modèles de même dépendance ont un AICw proche, voire identique (figure 4.D), et les courbes de spéciation correspondantes sont très proches (figure 4.C). Pour plus de clarté, on discutera dans la suite des analyses du type de dépendance des modèles plutôt que de la relation à la variable explicative sous-jacente.

3.1 Modèles de diversification temps-dépendants

61 phylogénies sont mieux expliquées par un modèle de spéciation temps-dépendante. Ces modèles représentent une variation monotone du taux de spéciation, et le taux de spéciation augmente ou diminue au cours du temps en fonction du paramètre α gouvernant le

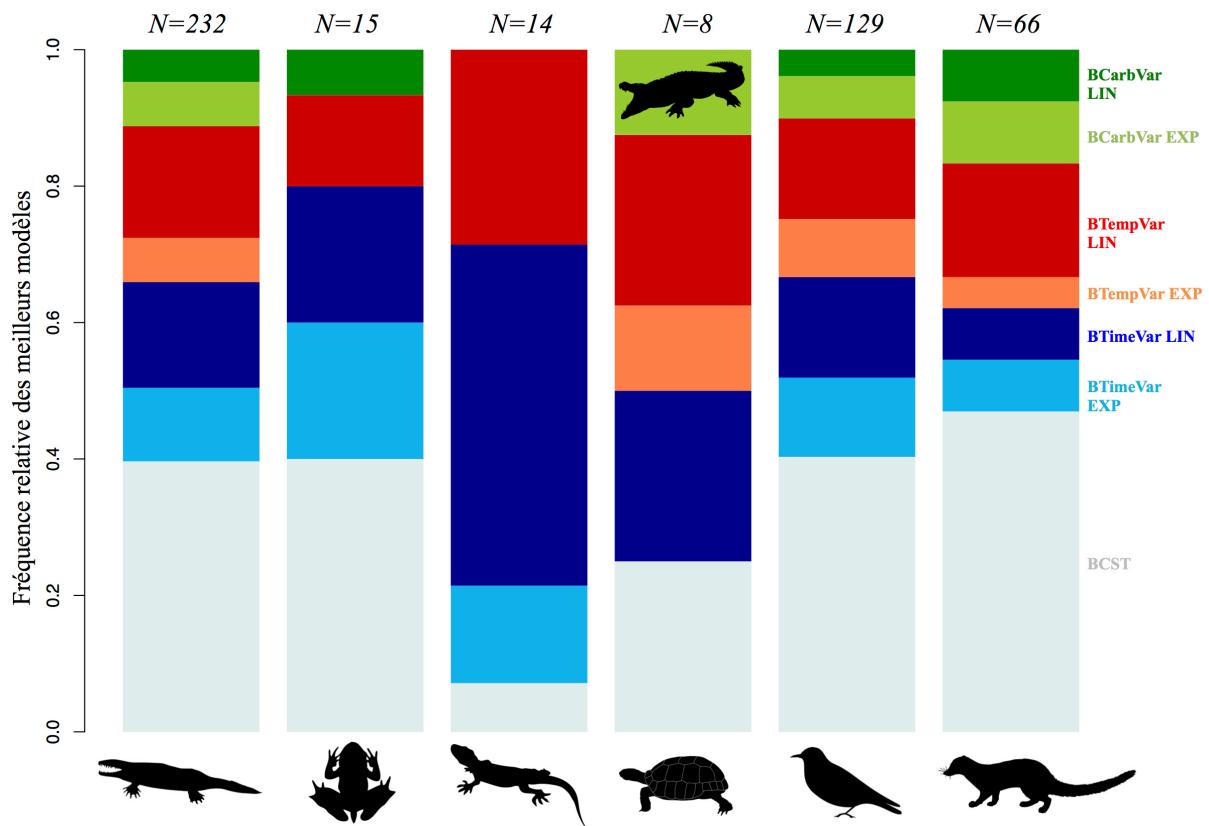


Figure 5. Fréquences relatives cumulées de chaque modèle de spéciation dans les meilleurs modèles, pour l'ensemble des Tétrapodes (à gauche) et pour chaque clade de Tétrapodes. Les Crocodylia (meilleur modèle = BCarbVar_LIN) ont été inclus avec les Testudines pour plus de visibilité.

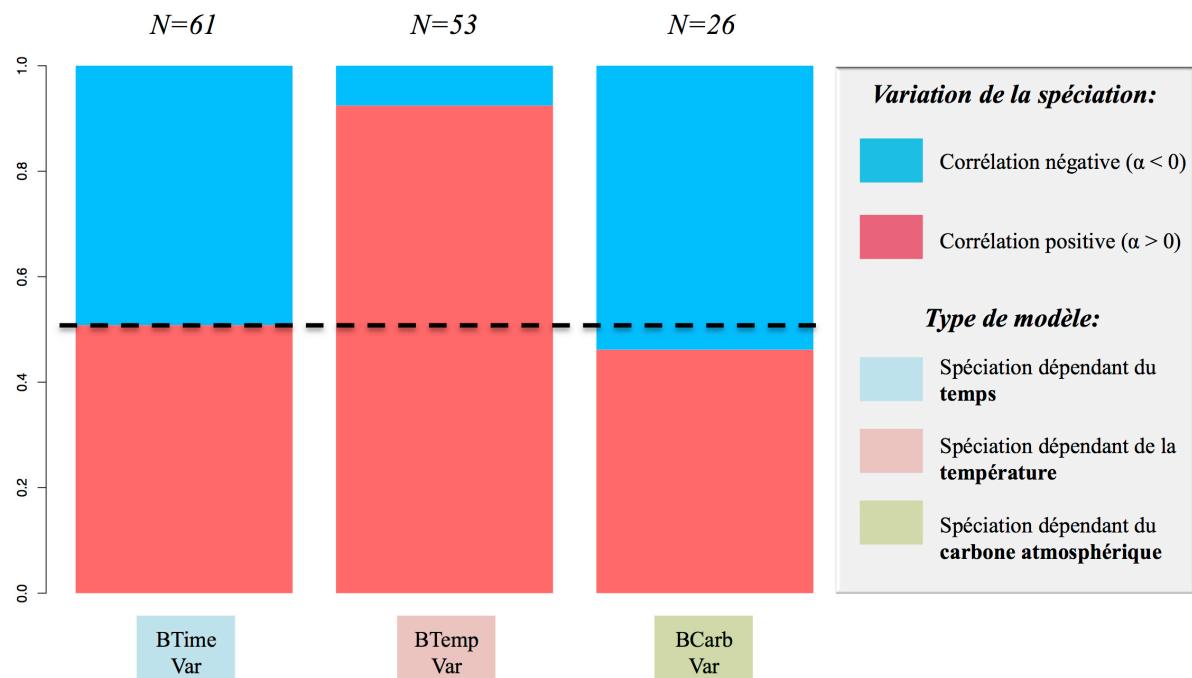


Figure 6. Proportions du signe du paramètre de dépendance α dans les meilleurs modèles, selon le type de dépendance (temps, température, ou CO₂). Les tirets indiquent une répartition égale des signes (0.5).

sens de variation de la spéciation (figure 7). De manière surprenante, aucune tendance n'a été mise en évidence dans le signe de α à l'échelle des Tétrapodes (figure 6, première colonne). Les phylogénies de l'échantillon se répartissent également entre spéciation croissante et décroissante. En revanche, une tendance à la spéciation décroissante est observée pour les Mammifères et les Squamates ($\alpha > 0$ pour 8 familles sur 10 et 7 familles sur 9, respectivement).

3.2 Modèles de diversification température-dépendants

Contrairement au cas de la spéciation temps-dépendante, on observe une large proportion de corrélation positive de la spéciation avec la température (49 familles sur 53, figure 6), ce qui décrit une décroissance des taux de spéciation au cours du temps (figure 7), en lien avec la diminution globale des températures au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque. Cependant, plusieurs évènements climatiques apparaissent sur ces courbes et les démarquent de la tendance à la décroissance des taux. D'abord, l'effet de l'optimum climatique de l'Éocène (vers 51 Ma) est marqué malgré les quelques familles qui existaient lors de cet épisode qui sont associées à une faible valeur de α , et donc des fluctuations amorties du taux de spéciation (figure 7). Au cours de l'Éocène, les taux de spéciation des familles apparues à cette époque connaissent une décroissance depuis une valeur initiale élevée. Cette décroissance est accélérée à la transition Éocène-Oligocène (34 Ma), période à laquelle le climat global s'est brusquement refroidi et qui a vu la mise en place de la calotte glaciaire Antarctique (Zachos et al. 2008). Deux pics de spéciation sont visibles à 25 Ma et 15 Ma, correspondant respectivement à l'événement de réchauffement de l'Oligocène tardif et à l'optimum climatique du Miocène. Suite à cette période, on remarque une décroissance des taux de spéciation vers le présent, avec une accélération de la décroissance autour de 3 Ma (Pliocène), concomitante à la formation des glaciers arctiques et les cycles de glaciations.

3.3 Modèles de diversification CO₂-dépendants

Comme pour la dépendance au temps, aucune tendance pour une corrélation positive ou négative de la spéciation avec les variations du carbone atmosphérique n'a été observée. Dans ces modèles, l'évolution de la spéciation suit celle du carbone atmosphérique sur le Cénozoïque. Les courbes de spéciation corrélées positivement avec le CO₂ montrent un pic de spéciation à la fin de l'Éocène, suivi d'une chute de ce taux au cours de l'Oligocène et du début du Miocène. En particulier, celles de ces familles qui sont apparues à cette époque connaissent une chute brutale du taux de spéciation entre l'Oligocène et le Miocène.

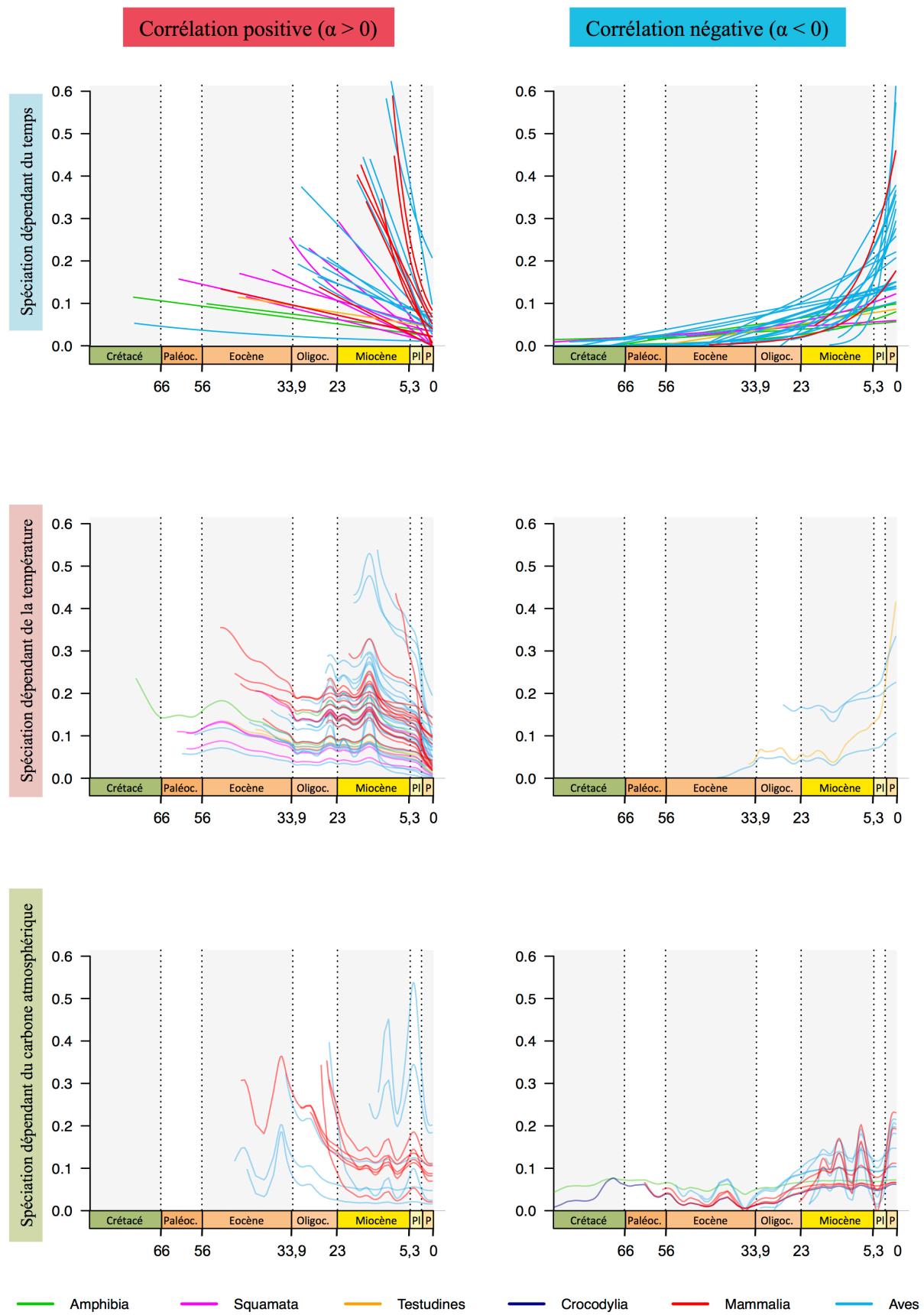


Figure 7. Dynamique de la spéciation au cours du temps pour chaque famille, d'après le modèle le plus vraisemblable.

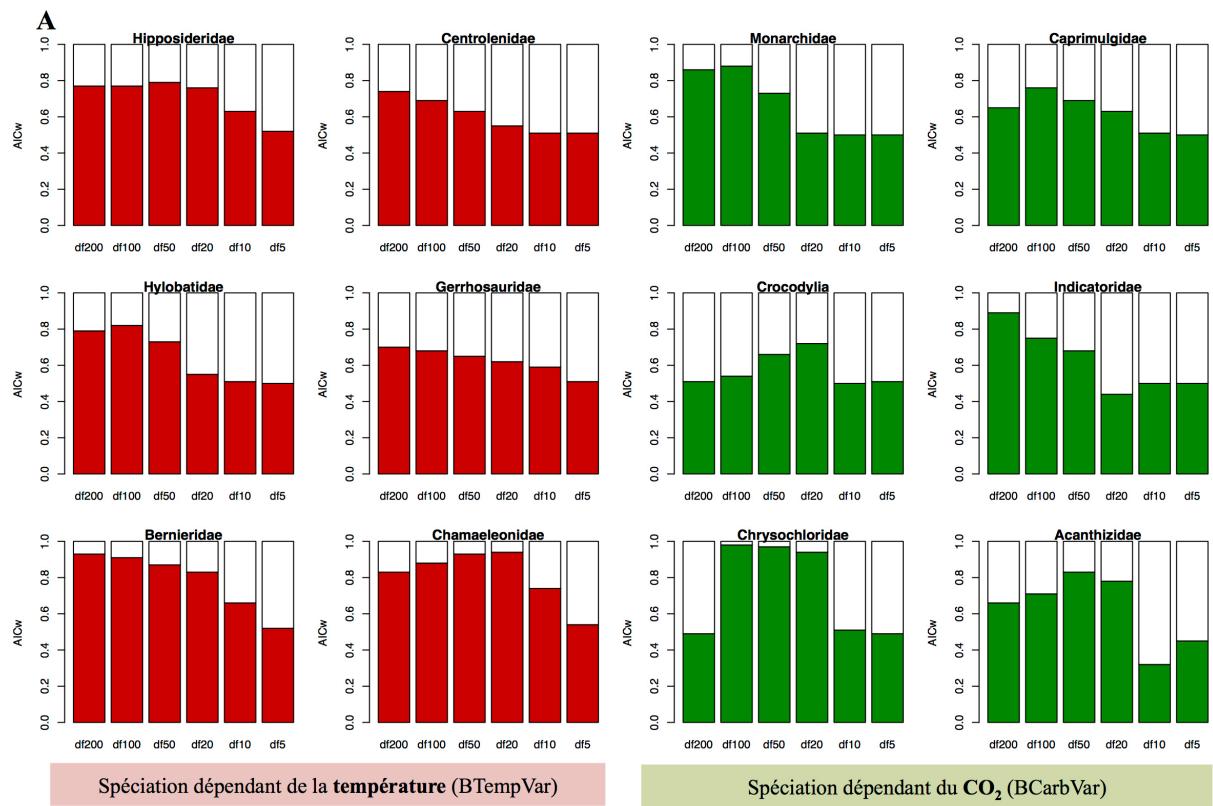
L'évolution de la spéciation CO₂-dépendante au cours du Néogène est marquée par deux pics importants de spéciation, à 10 Ma et 5 Ma pour une association positive entre CO₂ et spéciation, et trois pics à 14 Ma, 9 Ma, ainsi qu'au présent, pour une association négative. Quelle que soit le facteur explicatif et le signe de la corrélation, on observe des variations moins importantes de la spéciation pour les familles plus anciennes, tandis que les familles récentes (apparues au cours de l'Oligocène ou du Néogène) semblent plus sensibles aux variations du facteur explicatif.

4. Robustesse des résultats aux données climatiques et phylogénétiques

La robustesse du support pour les modèles de spéciation climat-dépendants a été testée en faisant varier l'allure de la courbe, contrôlée par le paramètre de lissage (df), sur un échantillon de familles préférant un modèle à dépendance climatique pour la valeur standard de ce paramètre (df=100) utilisée dans l'analyse principale.

Comme attendu, l'allure de la courbe climatique a une forte influence sur le support pour le modèle climatique (figure 8). Pour la plupart des familles testées, une simplification de la courbe (diminution de df) entraîne une perte de support pour le modèle climat-dépendant en faveur du modèle temps-variable (figure 8.A). Pour df=5, ce qui correspond à une courbe climatique linéaire, les modèles climat-dépendants et temps-dépendants ont le même support (AIC_w = 0.5), les deux facteurs décrivant les mêmes variations monotones. Inversement, en augmentant la complexité de la courbe climatique (valeurs de df élevées), le support pour le modèle climat-dépendant tend à augmenter, comme c'est le cas pour les Bernieridae et les Centrolenidae par exemple (figure 8.A). On observe cependant des écarts à cette tendance : pour certaines familles (Chamaeleonidae, Crocodylia), la relation entre complexité de la courbe et support pour le modèle décrit une courbe en cloche.

La comparaison de modèles pour l'ensemble des phylogénies de Tétrapodes décrite dans le paragraphe 1 a été réitérée en faisant varier la valeur de df pour la température ou le CO₂ (tableau 8.B). Contrairement à ce qui est attendu, le nombre de familles préférant un modèle de diversification climat-dépendant ne semble pas diminuer lorsqu'on simplifie la courbe climatique. Lorsque le paramètre de lissage de la courbe de températures est réduit de 200 à 10, le nombre de phylogénies préférant un modèle température-dépendant augmente, puis diminue à df=5 (figure 8.B, tableau supérieur). Pour la courbe de CO₂, le nombre de phylogénies préférant le modèle CO₂-dépendant diminue entre df=200 et df=100, puis augmente entre df=100 et df=10, et diminue drastiquement à df=5 (figure 8.B, tableau inférieur). Dans les deux cas, un nombre plus important de phylogénies préfère un modèle de



B

Température	df = 200	df = 100	df = 50	df = 10	df = 5
BCST	93	92	93	94	102
BTimeVar_EXPO	25	25	26	24	20
BTimeVar_LIN	37	36	31	27	45
BTempVar_EXPO	13	15	17	20	10
BTempVar_LIN	38	38	39	38	23
BCarbVar_EXPO	15	15	14	17	18
BCarbVar_LIN	11	11	12	12	14

CO_2	df = 200	df = 100	df = 50	df = 10	df = 5
BCST	88	92	96	96	109
BTimeVar_EXPO	26	25	23	19	24
BTimeVar_LIN	36	36	33	27	32
BTTempVar_EXPO	13	15	15	14	15
BTTempVar_LIN	38	38	36	39	40
BCarbVar_EXPO	18	15	19	21	7
BCarbVar_LIN	13	11	10	16	5

Figure 8. **A.** Support relatif pour le modèle climatique (en couleur) contre le modèle temps-dépendant équivalent (en blanc), pour différentes valeurs du paramètre de lissage (df) de la courbe paléoclimatique. **B.** Effet du paramètre de lissage sur la sélection des meilleurs modèles, pour l'ensemble des 232 phylogénies testées. Noter que la colonne df = 100 correspond aux résultats présentés dans la figure A. Voir aussi la figure 2 pour l'allure des courbes paléoclimatiques selon la valeur du paramètre de lissage.

spéciation constante lorsque la courbe paléoclimatique est simplifiée.

Les différences de datation des noeuds et de topologie entre les arbres de Jaffe et al. (2011) et de Rodrigues & Diniz-Filho (2016) (figure 9, C et D) ont eu un effet important sur la sélection des modèles. Pour 2 des 4 familles testées (*Geoemydidae*, *Trionychidae*), le meilleur modèle était différent pour les deux versions (figure 9.E). Pour les quatre familles, le classement des modèles suivants par l'AICw a été fortement influencé par la topologie et la datation. De manière intéressante, la vraisemblance des modèles pour les phylogénies issues de l'arbre de Rodrigues & Diniz-Filho (2016) était systématiquement supérieure aux mêmes modèles pour les phylogénies issues de l'arbre de Jaffe et al. Les valeurs des paramètres, bien que différentes entre les deux versions des phylogénies, ont conservé le même ordre de grandeur et le même signe, à l'exception de la famille des *Trionychidae* pour laquelle le signe de α était positif pour l'arbre de Rodrigues & Diniz-Filho (2016), et négatif pour l'arbre de Jaffe et al. (2011).

DISCUSSION

Les facteurs responsables de la diversification des espèces sont largement débattus, notamment parce que deux grandes visions s'affrontent (Benton 2009). D'une part, les facteurs écologiques comme l'interaction entre les espèces, la limite des ressources, le nombre de niches sont supposés avoir d'importants effets. D'autre part, les facteurs physiques comme les changements géologiques ou climatiques peuvent influencer la diversification. Le consensus actuel stipule que les facteurs écologiques dominent au dépens des influences physiques (Moen & Morlon 2014). Pourtant, le climat est un facteur souvent évoqué pour expliquer les variations de la spéciation et de l'extinction entre lignées et dans le temps (Erwin 2009). Une approche courante consiste à expliquer des différences de diversité entre clades actuels par des conditions climatiques différentes traversées par des clades au cours de leur histoire, ou à relier un changement inféré du taux de diversification à un événement climatique coïncidant (Stadler 2011). L'approche utilisée dans cette étude se propose de relier les variations du taux de spéciation aux variations climatiques sur l'ensemble de l'histoire d'un clade via une méta-analyse d'un jeu de données phylogénétiques au niveau des familles.

1. Impact du climat sur les taux de diversification

Les résultats de la sélection de modèles conduits sur les familles de Tétrapodes dans leur globalité montrent qu'il existe un lien entre diversité des Tétrapodes et variations du climat : pour 79 familles de notre échantillon (34% des familles), les fluctuations de variables

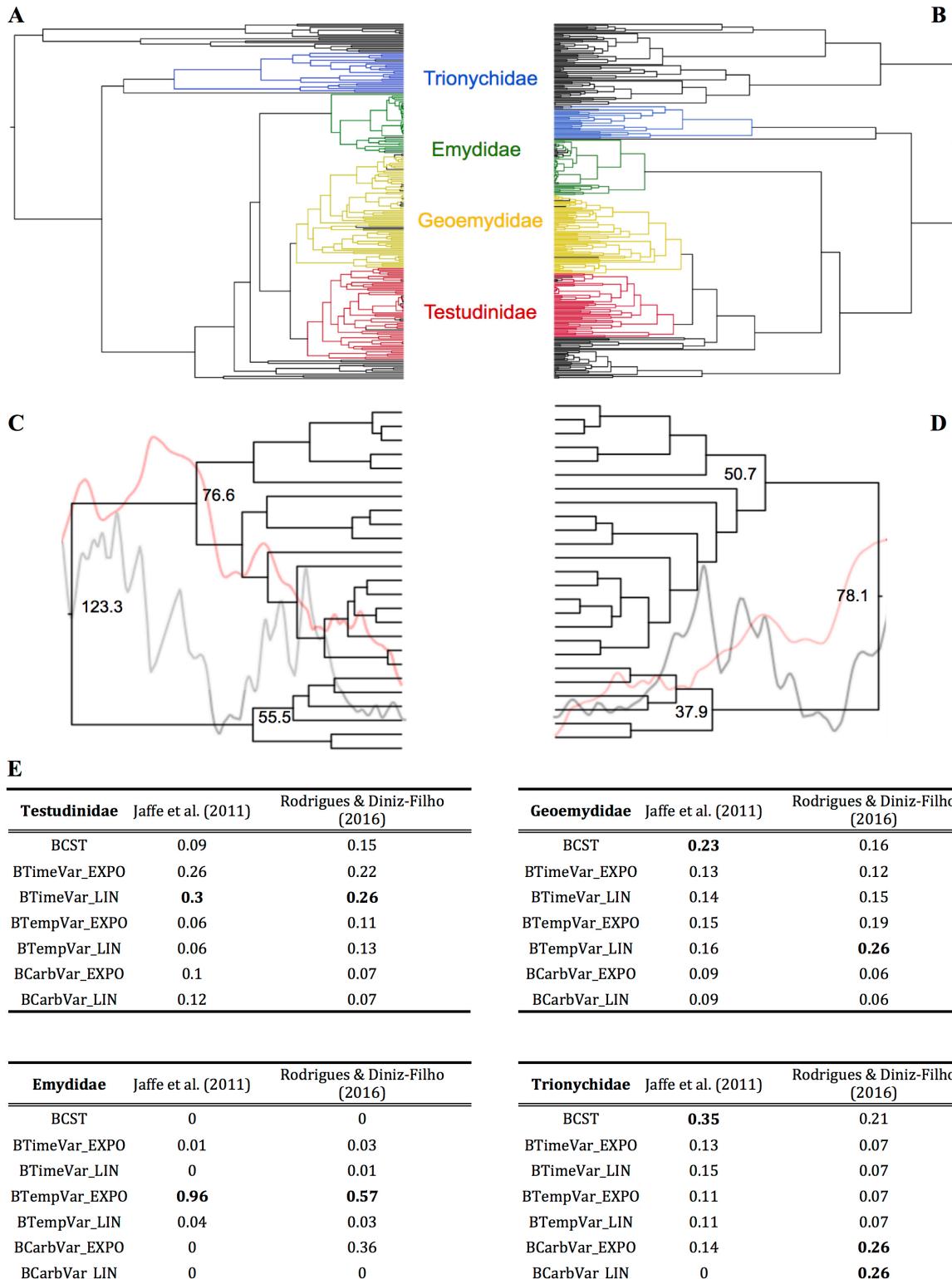


Figure 9. Phylogénies datées des Testudines de Jaffe et al. (2011) en **A**, et de Rodrigues & Diniz-Filho (2016) en **B**. Les branches colorées correspondent aux familles échantillonnées pour la comparaison des deux phylogénies. Les branches en noir correspondent aux taxons qui ont été exclus pour la comparaison. **C** et **D**, Phylogénies des Trionychidae extraites des arbres précédents. Les nombres indiqués aux noeuds correspondent aux dates de divergence estimées. Les courbes paléoclimatiques sont indiquées en transparence. **E**, AIC pondérés des modèles pour chacune des quatre familles de Testudines testées, selon la phylogénie d'origine.

paléoclimatiques expliquent mieux la distribution des événements de divergence que des modèles à taux constants ou des modèles liants spéciation en fonction du temps. Une dépendance de la spéciation au climat a été relevée pour des familles appartenant aux six grands clades de Tétrapodes, ce qui suggère un rôle pour l'ensemble de la diversité des Tétrapodes plutôt que pour des groupes particuliers.

De manière frappante, lorsqu'une relation entre température et spéciation a été relevée, celle-ci est positive pour la grande majorité des familles concernées (92%). Une telle association montre que les taux de spéciation sont plus élevés quand le climat passé était chaud, si bien qu'au présent les taux de spéciation sont plus faibles qu'il y a 15 millions d'années, lors du réchauffement du Miocène moyen (figure 1). Ces résultats suggèrent un effet positif de la température comme moteur de diversité et sont à mettre en perspective avec les connaissances du registre fossile. Une étude du registre fossile des plantes d'Amérique du Sud a également mis en évidence une relation positive entre diversité spécifique et changements climatiques telle que les réchauffements étaient corrélés avec une diversité élevée (Jaramillo et al. 2006). Par ailleurs cette tendance est cohérente avec l'idée que la température favorise la diversité, et potentiellement la répartition actuelle de la biodiversité le long du gradient latitudinal (plus d'espèces à l'équateur qu'aux pôles), et en accord avec les conclusions d'études antérieures. Par exemple, les analyses du registre fossile des tortues et crocodiles montrent à la fois une forte diversité pendant les périodes de réchauffement climatiques, mais aussi une diversité spécifique distribuée de manière uniforme latitudinalement (Mannion et al. 2015).

Le rôle du climat dans la diversification des lignées chez les Tétrapodes a été documenté essentiellement grâce à l'étude du registre fossile des Mammifères au cours du Cénozoïque. Alroy et al. (2000), et Prothero (2001) concluent sur un manque de support pour un rôle moteur des changements climatiques dans la diversification globale des Mammifères, un résultat que Alroy et al. (2000) attribuent à un découplage du registre isotopique utilisé avec les fluctuations réelles du climat ; tandis que Gingerich (2006) soutient que les changements climatiques du PETM ont eu un impact majeur sur l'émergence des grandes lignées de Mammifères. En utilisant des reconstructions paléoclimatiques plutôt que les ratios isotopiques comme indicateurs du climat, nous avons trouvé un effet du climat pour 38 % des familles de Mammifères. De plus, l'approche phylogénétique, basée sur les taxons actuels, a permis de mettre en évidence un lien entre climat et spéciation (et diversité) à large échelle en étudiant l'histoire de groupes pour lesquels le registre fossile est insuffisant, comme les oiseaux.

Peu d'études se sont intéressées à établir un lien entre les variations du carbone atmosphérique et diversification. L'essentiel de ces études concernent le registre palynologique (Royer & Chernoff 2013), en particulier l'expansion des prairies de plantes à métabolisme C₄ à la fin du Miocène (8-4 Ma). Le nombre de familles préférant un modèle CO₂-dépendant suggère cependant que le CO₂ pourrait être un facteur de diversification, ou un prédicteur efficace des changements environnementaux qui contrôlent les variations de taux de spéciation (Royer et al. 2004 ; Mayhew et al. 2008).

De manière intéressante, les courbes de spéciation climat-dépendantes inférées étaient souvent reliées à des périodes de pics de spéciation à certaines époques de changements climatiques importants. Ces pics semblent indiquer des périodes de radiation importante des groupes concernés, peut-être dues à la libération de nouvelles niches. Cela rappelle l'hypothèse paléontologique que l'essentiel du renouvellement de la biodiversité se déroule sur de courtes périodes de spéciations et d'extinctions importantes (“turnover pulses”, Prothero 2001).

2. Comment expliquer la décroissance des taux de diversification au cours du temps?

Les phylogénies moléculaires sont de plus en plus utilisées pour étudier les processus de diversification et d'extinction des espèces. Au cours de la dernière décennie, un consensus dominant a émergé montrant que la dynamique de diversification, estimée avec des phylogénies pour une large gamme d'organismes, est conforme aux scénarios de ralentissement des taux de diversification vers le présent (Phillimore & Price 2008; Rabosky 2013). De tels ralentissements ont de fortes implications pour comprendre l'évolution des clades ainsi que les modèles de biodiversité mondiale, car il suggère qu'un facteur commun affecte probablement toutes les phylogénies (Glor 2010; Rabosky 2013). De nombreuses études phylogénétiques ont proposé que ce ralentissement soit lié aux facteurs biologiques, en fonction des limites écologiques du nombre d'espèces dans un clade (la dépendance à la diversité, Phillimore & Price 2008; Rabosky 2013), les radiations adaptatives (Glor 2010), la compétition pour des ressources limitées, ou la géographie de la spéciation (Moen & Morlon 2014).

La tendance générale de la température au cours des derniers 100 millions d'années est un refroidissement global du climat (figures 1 et 2; Zachos et al. 2008; Foster et al. 2017). En conséquence, les familles préférant un modèle température-dépendant sont associés à un ralentissement de la spéciation au cours de leur histoire. Cela suggère que le refroidissement

global du climat pourrait expliquer une grande partie des taux décroissant observés. Cependant si l'extinction est considérée, on retrouve cette tendance (Annexe 1).

Quant aux phylogénies expliquées par un modèle temps-dépendant, qui se basent sur l'absence de postulat quant aux moteurs de la spéciation, cette étude montre de manière inattendue que les familles se répartissent également entre croissance et décroissance de la spéciation au cours du temps (figure 5, première colonne). Cela contrebalance la tendance observée de décroissance des taux de spéciation, bien que la tendance est retrouvée lorsque l'extinction soit incluse dans les modèles de diversification (Annexe 1). La majorité des taux de spéciation décroissants observés ici proviennent des modèles de spéciation temps-dépendante.

Ainsi, l'ensemble des résultats de cette étude suggère qu'une hypothèse alternative peut expliquer la décroissance des taux de spéciation fréquemment observée en macroévolution et associée à des propriétés intrinsèques des clades (radiation adaptative, limite écologique à la spéciation, Phillimore & Price 2008; Rabosky 2013; Moen & Morlon 2014). Les taux de spéciation pourraient avoir ralenti au cours du temps à cause du refroidissement climatique.

3. Limites et perspectives de l'étude

Des analyses supplémentaires ont été réalisées dans le but de tester la robustesse des conclusions à certains biais connus. Les tests de variations des données phylogénétiques ont montré la sensibilité de la sélection des modèles. Cette observation est en accord avec les conclusions de Title & Rabosky (2017), qui en utilisant des phylogénies issues de sources indépendantes ont trouvé de larges écarts dans les âges inférés de divergence. Ces différences sont susceptibles d'affecter les tendances observées dans la sélection des modèles, cependant l'absence d'autres phylogénies datées que celles utilisées ne permet pas de mesurer pleinement l'incertitude de nos conclusions. Ceci souligne la dépendance des études macro-évolutives aux progrès de la reconstruction phylogénétique et de la datation moléculaire. De manière similaire, la répartition des modèles s'est montrée sensible aux courbes climatiques reconstruites (figure 8). Cependant, les changements observés dans le nombre de modèle de chaque catégorie restent faibles et ne modifient pas les conclusions principales (figure 8.B, sauf à $df=5$).

L'approche par comparaison de modèles vise à retrouver les processus responsables de la diversification en approchant au mieux les variations réelles du taux de spéciation sous-jacentes à l'arbre phylogénétique par des modèles simulant ces variations en fonction de

postulats. Les modèles testés ici se basent sur deux postulats principaux. D'abord, seul le processus de spéciation est abordé ici, supposant que toutes les lignées du clade ont survécu au présent. Le postulat d'une absence d'extinction est peu réaliste pour la plupart des clades, en particulier les plus anciens, mais l'extinction est difficile à estimer à partir des phylogénies incluant uniquement des taxons actuels (Rabosky 2010; voir Annexe 1). En pratique, l'hypothèse de l'absence d'extinction conduit à sous-estimer le taux de spéciation, car les divergences des lignées n'ayant pas survécu jusqu'au présent n'apparaît pas.

Les modèles utilisés représentent des variations continues du taux de spéciation en fonction de la variable explicative (temps, température, CO₂ atmosphérique). La dépendance au temps suppose une évolution monotone du taux de spéciation, vers une croissance ou une décroissance. Il serait intéressant de tester d'autres formes d'évolution de la spéciation au cours du temps, par exemple en intégrant une partie stochastique. La forme de la dépendance au climat suppose que le taux de spéciation varie immédiatement en réponse à un changement climatique. D'autres formes de dépendance au climat pourraient également être testées dans l'idée qu'il puisse exister un délai entre le changement climatique et la réponse des organismes (hypothèse de la spéciation prolongée), correspondant à la mise en place d'adaptations ou à la colonisation de nouvelles aires géographiques. Par exemple la température pourrait favoriser la spéciation jusqu'à un certain seuil, au-delà duquel la forme de la relation serait inversée, traduisant une limite physiologique. Cette dépendance pourrait se traduire par une loi sigmoïde.

L'approche par comparaison de modèles reste corrélative (Maddison et al. 2007). Si la préférence d'un modèle climatique pour une famille donnée révèle un lien entre climat et spéciation, ce lien peut être expliqué par des processus sous-jacents (mécanismes), qui restent à explorer. Une interprétation évoquée pour expliquer le lien entre climat et spéciation est l'effet de la température sur les taux métaboliques, dans le cadre de la théorie métabolique de la diversité (Brown et al. 2004; Allen et al. 2006). Une des prédictions majeures de ce modèle d'évolution est que les organismes ectothermes et endothermes, qui n'ont pas la même relation à la température, devraient être affectés différemment par la température dans leur diversification (relation positive pour les ectothermes, négative pour les endothermes, Machac et al. 2012). Cependant, on ne retrouve pas cette tendance ici. Bien que 3 des 4 familles qu'on retrouve associées négativement avec la température soient des endothermes, l'écrasante majorité des familles endothermes ont une association positive avec la température.

De plus, il n'est pas exclus que la biodiversité ait eu à son tour un impact sur le climat: le retrait massif de CO₂ de l'atmosphère suite à la diversification des lignées bactériennes

photosynthétiques a par exemple été évoqué comme cause possible des changements climatiques (épisodes de glaciation au Précambrien, Erwin 2009). De même le développement des plantes terrestres depuis l'Ordovicien est connu pour avoir perturbé le cycles biogéochimique du carbone (Beerling & Berner 2005).

Un paramètre important pour l'inférence de scénarios macroévolutifs est la taille des phylogénies étudiées (Beaulieu & O'Meara 2015). Sur des phylogénies incluant un nombre trop restreint de taxons (et donc de branches), il devient difficile de discerner les processus qui jouent sur la diversité. En simulant l'évolution de la taille du corps sous une dépendance au climat dans des phylogénies reconstruites, Clavel & Morlon (2017) ont relevé des difficultés à retrouver le modèle climatique par comparaison de modèles pour des phylogénies de taille inférieure à 100 taxons. Ici, des phylogénies de petite taille ont tout de même été intégrées au jeu de données, afin d'éviter un biais de l'échantillon vers des familles à diversification rapide. Les modèles climat-dépendants ont été retrouvés également pour des phylogénies de moins de 100 taxons (figure 3.B), et il ne semble pas y avoir de biais vers la taille, l'âge ou la fraction d'échantillonnage dans la distribution de ces modèles (figure 3).

CONCLUSION

L'analyse de diversification réalisée dans cette étude sur un large échantillon de la diversité des Tétrapodes a mis en évidence une empreinte du climat dans les phylogénies pour une partie importante des familles de ce groupe, ce qui suggère que la dépendance de la spéciation au climat est une tendance répandue au sein des clades, plutôt que restreinte à certains groupes sensibles à la température (ectothermes). De plus, la décroissance des taux de spéciation au cours de l'histoire des clades, une observation répandue en macroévolution, a été observée ici, et semble expliquer par l'effet du refroidissement global du climat au cours du Cénozoïque. La diversification d'une partie des familles de Tétrapodes est également bien expliquée par l'évolution du CO₂ atmosphérique, suggérant que cette variable peut être un bon témoin des changements environnementaux.

L'importance du climat relativement à d'autres mécanismes explicatifs des dynamiques de la diversification, comme la diversité-dépendance ou la compétition inter-clades, reste cependant à tester. Il serait intéressant à l'avenir de confronter les modèles de dépendance climatique présentés ici à des modèles intégrant des formes de dépendance plus complexe au climat, à d'autres facteurs, et à leurs interactions.

RÉFÉRENCES

- Allen, A. P., Gillooly, J. F., Savage, V. M., & Brown, J. H. (2006). Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 103, 9130-9135.
- Alroy, J., Koch, P. L. & Zachos J. C. (2000). Global climate change and North American mammalian evolution. *Paleobiology*, 26, 259-288.
- Barnosky, A. D., et 12 auteurs (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51-57.
- Barnosky, A. D., et 21 auteurs (2012). Approaching a state of shift in Earth's biosphere. *Nature*, 486, 52-58.
- Beaulieu, J. M., & O'Meara, B. C. (2015). Extinction can be estimated from moderately sized molecular phylogenies. *Evolution*, 69, 1036-1043.
- Beerling, D. J., & Berner, R. A. (2005). Feedbacks and the coevolution of plants and atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 102, 1302-1305.
- Benton, M. J. (2009). The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science*, 323, 728-732.
- Bininda-Emonds, O. R. Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D., Beck, R. M., Grenyer, R., Price, S. A., Vos, R. A., Gittleman, G. L. & Purvis, A. (2007). The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446, 507-512.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media.
- Caley, M. J., Fisher, R., & Mengersen, K. (2014). Global species richness estimates have not converged. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 187-188.
- Clavel, J., & Morlon, H. (2017). Accelerated body size evolution during cold climatic periods in the Cenozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 114, 4183-4188.
- Condamine, F. L., Sperling, F. A. H., Wahlberg, N., Rasplus, J.-Y., & Kergoat, G. J. (2012). What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary processes and ecological constraints on swallowtail biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 267-277.
- Condamine, F. L., Rolland, J., & Morlon, H. (2013). Macroevolutionary perspectives to environmental change. *Ecology Letters*, 16, 72-85.
- Cornette, J. L., Lieberman B. S., & Goldstein R. H. (2002). Documenting a significant relationship between macroevolutionary origination rates and Phanerozoic pCO₂ levels. *Proceedings of the National academy of Science of USA*, 99, 7832-7835.
- Cramer, B. S., Miller, K. G., Barrett, P. J., & Wright, J. D. (2011). Late Cretaceous–Neogene trends in deep ocean temperature and continental ice volume: Reconciling records of benthic foraminiferal geochemistry ($\delta^{18}\text{O}$ and Mg/Ca) with sea level history. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 116, C12.
- Davis, K. E., Hill, J., Astrop, T. I., & Wills, M. A. (2016). Global cooling as a driver of diversification in a major marine clade. *Nature Communications*, 7, 13003.

- Descombes, P., Leprieur, F., Albouy, C., Heine, C., & Pellissier, L. (2017). Spatial imprints of plate tectonics on extant richness of terrestrial vertebrates. *Journal of Biogeography*, 44, 1185-1197.
- Erwin, D. H. (2009). Climate as a driver of evolutionary change. *Current Biology*, 19, R575-R583.
- Foster, G. L., Royer, D. L., & Lunt, D. J. (2017). Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications*, 8, 14845.
- Gingerich, P. (2006). Environment and evolution through the Palaeocene-Eocene thermal maximum. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 246-253.
- Glor, R. E. (2010). Phylogenetic insights on adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 251-270.
- Jaffe, A. L., Slater, G. J., & Alfaro, M. E. (2011). The evolution of island gigantism and body size variation in tortoises and turtles. *Biology Letters*, 7, 558-561.
- Jaramillo, C., Rueda, M. J., & Mora, G. (2006). Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science*, 311, 1893-1896.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444-448.
- Lewitus, E., & Morlon, H. (2016). Natural constraints to species diversification. *PLoS Biology*, 14, e1002532.
- Liow, L. H., Reitan, T., & Harnik, P. G. (2015). Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night. *Ecology Letters*, 18, 1030-1039.
- Machac, A., Zrzavý, J., Smrckova, J., & Storch, D. (2012). Temperature dependence of evolutionary diversification: differences between two contrasting model taxa support the metabolic theory of ecology. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 2449-2456.
- Maddison, W. P., Midford, P. E. & Otto, S. P. (2007). Estimating a binary character's effect on speciation and extinction. *Systematic Biology*, 56, 701-710.
- Mannion, P. D., Benson, R. B., Carrano, M. T., Tennant, J. P., Judd, J., & Butler, R. J. (2015). Climate constrains the evolutionary history and biodiversity of crocodylians. *Nature Communications*, 6, 8438.
- Marcott, S. A., Shakun, J. D., Clark, P. U. & Mix, A. C. (2013). A reconstruction of regional and global temperatures for the past 11,300 years. *Science*, 339, 1198-1201.
- Mayhew, P. J., Jenkins, G. B. & Benton, T. G. (2008). A long-term association between global temperature and biodiversity, origination and extinction in the fossil record. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 47-53.
- Meredith, R. W., et 22 auteurs. (2011). Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg extinction on mammal diversification. *Science*, 334, 521-524.
- Moen, D., & Morlon, H. (2014). Why does diversification slow down? *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 190-197.
- Morlon, H., Parsons, T.L. & Plotkin, J. B. (2011). Reconciling molecular phylogenies with the fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 108, 16327-16332.
- Morlon, H. (2014). Phylogenetic approaches for studying diversification. *Ecology Letters*, 17, 508-525.

- Morlon, H., Lewitus, E., Condamine, F. L., Manceau, M., Clavel, J., & Drury, J. (2016). RPANDA: an R package for macroevolutionary analyses on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 589–597.
- Nee, S., May, R. M. & Harvey, P. H. (1994). The reconstructed evolutionary process. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 344, 305-311.
- Oaks, J. R. (2011). A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. *Evolution*, 65, 3285-3297.
- Parmesan, C., et 12 auteurs. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579-583.
- Phillimore, A. B., & Price, T. D. (2008). Density-dependent cladogenesis in birds. *PLoS Biology*, 6, e71.
- Prokoph, A., Shields, G. A., & Veizer, J. (2008). Compilation and time-series analysis of a marine carbonate $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ and $\delta^{34}\text{S}$ database through Earth history. *Earth-Science Reviews*, 87, 113-133.
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526, 569–573.
- Pyron, R. A., & Wiens, J. J. (2013). Large-scale phylogenetic analyses reveal the causes of high tropical amphibian diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 280, 20131622.
- Pyron, R. A. (2014). Biogeographic analysis reveals ancient continental vicariance and recent oceanic dispersal in amphibians. *Systematic Biology*, 63, 779-797.
- Rabosky, D.L. (2010). Extinction rates should not be estimated from molecular phylogenies. *Evolution*, 64, 1816-1824.
- Rabosky, D. L. (2013). Diversity-dependence, ecological speciation, and the role of competition in macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 481-502.
- Rodrigues, J. F. M., & Diniz-Filho, J. A. F. (2016). Ecological opportunities, habitat, and past climatic fluctuations influenced the diversification of modern turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 101, 352-358.
- Rothman, D. (2001). Global biodiversity and the ancient carbon cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 98, 4305-4310.
- Royer, D. L. & Chernoff, B. (2013). Diversity in Neotropical wet forests during the Cenozoic is linked more to atmospheric CO₂ than temperature. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 20131024.
- Royer, D. L., Berner, R.A., Montanez, I. P., Tabor, N. J. & Beerling, D. J. (2004). CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate. *GSA Today*, 14, 4-10.
- Silvestro, D., Antonelli, A., Salamin, N. & Quental, T. B. (2015). The role of clade competition in the diversification of North American canids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 112, 8684-8689.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115-1123.
- Stadler, T. (2011). Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 108, 6187-6192.

- Stadler, T. (2013). Recovering speciation and extinction dynamics based on phylogenies. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 1203-1219.
- Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V. & Midgley, P. M. (2014). *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, 1535 pp.
- Thomas, E. (2003). Extinction and food at the seafloor: a high-resolution benthic foraminiferal record across the Initial Eocene Thermal Maximum, Southern Ocean Site 690. *Geological Society of America*, 369, 319-332.
- Title, P. O., Rabosky, D. L. (2017). Do macrophylogenies yield stable macroevolutionary inferences? An example from squamate reptiles. *Systematic Biology*, doi: 10.1093/sysbio/syw102.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Wiens, J. J. (2016). Climate-related local extinctions are already widespread among plant and animal species. *PLoS Biology*, 14, e2001104.
- Zeebe, R. E., Ridgwell, A. & Zachos, J. C. (2016). Anthropogenic carbon release rate unprecedented during the past 66 million years. *Nature Geosciences*, 9, 325-329.
- Zachos, J. C., Dickens, G. R., & Zeebe, R. E. (2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451, 279-283.
- Zheng, Y., & Wiens, J. J. (2016). Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 537-547.

Modèle de diversification	Nom	Equation	Nombre de paramètres
Spéciation constante	BCST	$\lambda(t) = \lambda$	1
Spéciation constante, extinction constante	BCSTDCAST	$\lambda(t) = \lambda$ et $\mu(t) = \mu$	2
Spéciation temps-dépendante	BTimeVar	$\lambda(t) = \lambda \times e^{\alpha t}$	2
Spéciation temps-dépendante, extinction constante	BTimeVarDCST	$\lambda(t) = \lambda \times e^{\alpha t}$ et $\mu(t) = \mu$	3
Spéciation constante, extinction temps-dépendante	BCSTDTimeVar	$\lambda(t) = \lambda$ et $\mu(t) = \mu \times e^{\beta t}$	3
Spéciation et extinction temps-dépendantes	BTimeVarDTimeVar	$\lambda(t) = \lambda \times e^{\alpha t}$ et $\mu(t) = \mu \times e^{\beta t}$	4

Tableau S1. Exemple de modèles de spéciation-extinction correspondants aux résultats présentés en annexe. Ici ne sont présents que les deux modèles à taux constant, et les quatre combinaisons de taux constants et variables dans le temps (correspondant ici au cas d'une dépendance exponentielle au temps, TimeVar_EXPO). Les mêmes modèles sont dérivés à partir des modèles température-dépendant et CO₂-dépendant.

ANNEXE - Estimation du taux d'extinction

L'extinction, autant que la spéciation, conditionne la dynamique de la diversité et la richesse des clades au présent. Une limite majeure des phylogénies moléculaires est la difficulté d'intégrer des taxons éteints, et par conséquent, seule une partie de la diversité du clade est représentée dans les arbres. Des approches ont néanmoins été développées pour estimer le taux d'extinction à partir des phylogénies moléculaires, malgré l'absence des taxons éteints (Nee et al. 1994). En effet, l'extinction laisse tout de même une empreinte dans la forme des arbres, qu'il est possible d'inférer. Un phénomène connu est l'accélération du taux d'apparition des lignées observé lorsqu'on s'approche du présent ("attraction du présent", Morlon 2014), et qui est un biais d'observation lié au fait que les espèces récemment formées n'aient pas eu le temps de s'éteindre.

Les méthodes plus récentes s'appuient sur la modélisation du processus d'extinction en plus de celle du taux de spéciation, comme présenté plus haut. Cette approche est désormais répandue (Davis et al. 2016 par exemple), cependant l'estimation du taux d'extinction n'est pas aussi simple que celle du taux de spéciation. Les taux inférés sont souvent proches de zéro (Rabosky 2010), ce qui est en conflit avec ce qu'indique le registre fossile. Ce résultat a mis en doute la possibilité d'inférer l'extinction à partir des phylogénies n'intégrant pas les taxons éteints, du fait d'un trop grand manque d'information quant au nombre et à la distribution des événements d'extinction (Paradis 2004). Cependant, les écarts observés avec l'information fossile semblent avant tout être dus à des biais méthodologiques (Rabosky 2010).

L'inférence de l'extinction a été grandement améliorée par la prise en compte d'écarts aux hypothèses initiales des modèles de diversification (Morlon et al. 2011), parmi lesquels la possibilité que les taux varient, et l'autorisation de périodes de déclin de la diversité, où le taux net de diversification devient négatif. La principale source de biais semble cependant provenir de l'hétérogénéité des taux de diversification entre les branches d'un même arbre. Lorsqu'un sous-clade diversifie rapidement vers le présent, le signal de spéciation qu'il crée peut masquer l'extinction pour l'ensemble du clade (Morlon et al. 2011), entraînant la sélection d'un modèle de spéciation pure (sans extinction).

Plus encore que pour la spéciation, le climat est susceptible d'être impliqué dans le contrôle de la fréquence des extinctions: les taux d'extinction semblent plus élevés dans les zones tempérées (Pyron & Wiens 2013), et des périodes d'extinction accrues sont souvent

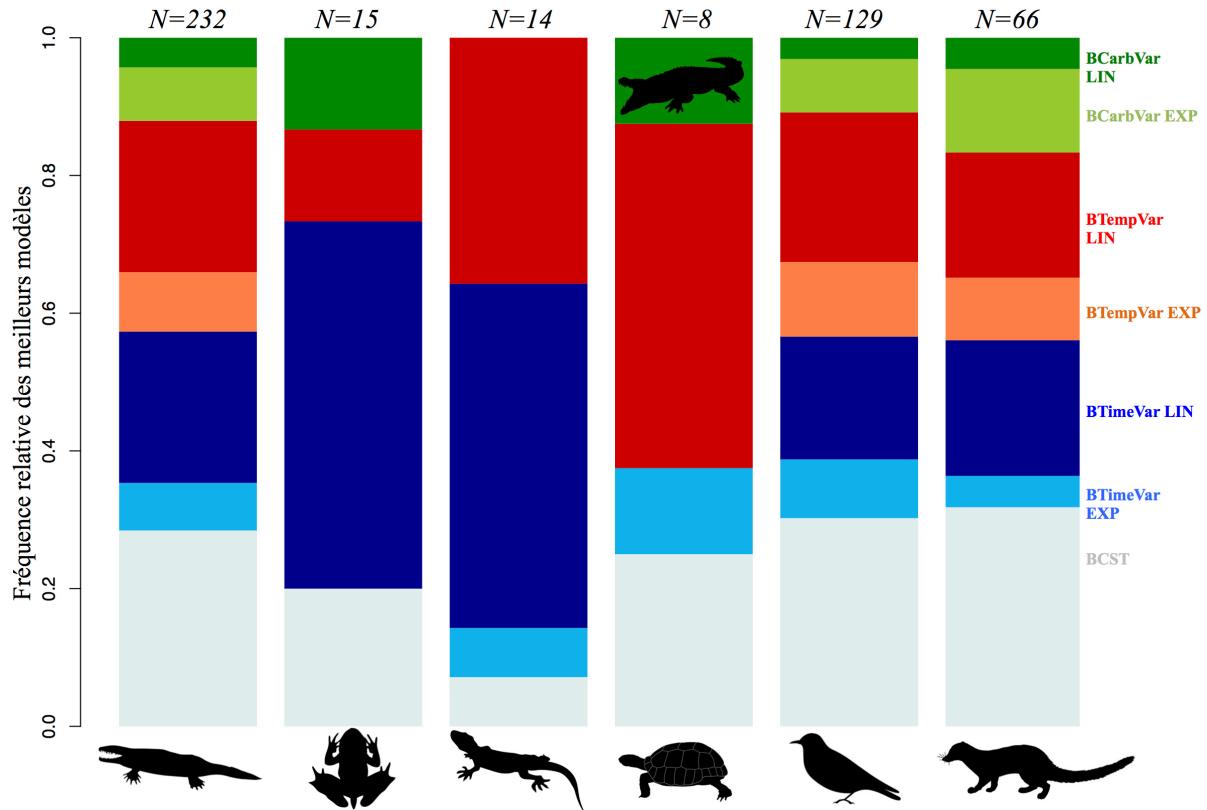


Figure S1. Fréquences relatives cumulées de chaque modèle de diversification (incluant spéciation et extinction) dans les meilleurs modèles, pour l'ensemble des Tétrapodes (à gauche) et pour chaque clade de Tétrapodes. Le code couleur utilisé est le même que dans la figure 5.

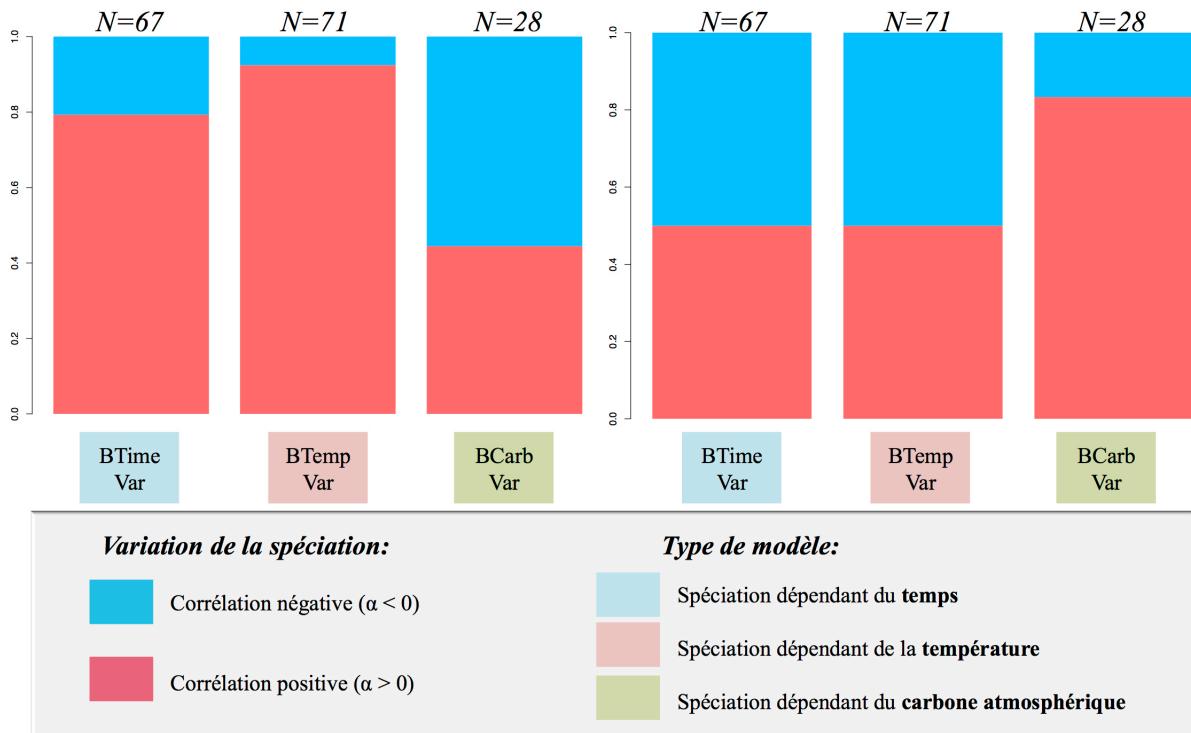


Figure S2. Proportions du signe du paramètre de dépendance de la spéciation (α), et de l'extinction (β), dans les meilleurs modèles, selon le type de dépendance (temps, température, ou CO₂). Les tirets indiquent une distribution égale des signes (0.5).

associées à des changements climatiques dans le registre fossile (Barnosky 2011).

La relation entre climat et extinction a été testée en intégrant un taux d'extinction (μ) aux modèles présentés plus hauts. Tout comme le taux de spéciation, le taux d'extinction peut être laissé constant (DCST), ou être autorisé à varier au cours du temps (DVar). Pour chaque forme de dépendance (au temps, à la température ou au CO₂) et de relation (linéaire ou exponentielle), quatre modèles de diversification ont été utilisés, auxquels il faut ajouter deux modèles à taux constants (table S1).

Conformément à l'idée que le signal de l'extinction est difficile à estimer à partir des lignées actuelles, l'optimisation des modèles a été problématique pour une partie des familles. Pour 83 familles, un taux de diversification négatif a été inféré à l'origine du clade. Ce résultat traduit le déclin immédiat du clade après son apparition, lorsqu'il ne contient encore que quelques lignées, ce qui est incohérent avec l'observation que le clade a survécu jusqu'à l'actuel. Ce résultat semble lié à un problème méthodologique, et dû à des formes de phylogénies complexes. En effet, la plupart des phylogénies concernées incluent des longues branches à l'origine, avec un ou quelques taxons divergeant très tôt du reste du clade, ou une radiation importante de la plupart des taxons, avec une distribution très réduite de la plupart des noeuds (polytomies).

En raison de ce problème, les résultats des modèles avec extinction n'ont pas été inclus dans les résultats principaux, mais sont montrés ici pour mettre en regard les tendances observées pour des modèles de spéciation pure avec ce qui est observé sur des modèles de diversification incluant l'extinction.

Lorsque le taux d'extinction est estimé conjointement au taux de spéciation, la répartition des familles entre les différentes catégories de modèles (figure S1) reste proche de celle observée pour la spéciation uniquement (figure 5). On note cependant une perte de support pour les modèles constants en faveur des modèles plus complexes. Intégrer l'extinction ne change pas non plus la proportion de familles diversifiant plus rapidement sous des températures élevées (figure S2). Cela suggère que les résultats observés dans l'analyse principale ne sont pas sensibles à la prise en compte de l'extinction.

CONTRIBUTION

Les phylogénies des familles pour les clades des Aves et des Mammalia et des Crocodylia ont été fournies par Fabien Condamine. Les phylogénies pour les Amphibia, les Squamata, et les Testudines ont été sélectionnées dans la littérature et découpées par Théo Pannetier. Le jeu de données pour la température a été fourni par Fabien Condamine, celui pour le CO₂ a été récupéré par Théo Pannetier. Les modèles de température-dépendance ont été fournis par Fabien Condamine, puis adapté par Théo Pannetier pour inclure la dépendance au CO₂. Une partie conséquente du stage a ensuite été consacrée à l'optimisation des modèles et à la modification des méthodes d'application des modèles utilisées, pour contourner les problèmes rencontrés lors de l'estimation des taux de spéciation, et surtout d'extinction.

RÉSUMÉ

L'un des plus grands débats de la macroévolution est la contribution relative des facteurs biotiques et abiotiques sur la diversification des lignées au cours des temps géologiques. Le climat est le facteur le plus souvent évoqué pour expliquer la répartition de la biodiversité, les climats chauds étant associés à une plus grande richesse d'espèces. Cette relation semble se retrouver dans le passé, mais est loin d'être universelle. Dans cette étude, une analyse de la diversification a été conduite à l'échelle des Tétrapodes. Les phylogénies de 79 des 232 familles de Tétrapodes étudiées sont mieux expliquées par des fluctuations paléoclimatiques, représentées par des modèles de spéciation température-dépendante et CO₂-dépendante, et une relation positive de la température ressort nettement des tendances observées pour l'ensemble de l'échantillon. Ces observations encouragent à explorer plus loin les mécanismes qui relient dynamique de la diversité et climat.

Mots-clés : *diversification, inférence multi-modèle, climat, phylogénie, macroévolution.*

ABSTRACT

One of the greatest questions in macroevolution is the relative contribution of biotic and abiotic factors to lineage diversification on geological timescales. Climate is the factor most common used to explain the distribution of biodiversity, with hotter climates being associated with higher levels of species richness. In the present study, a diversification analysis was carried out on the whole scope of Tetrapod diversity. 79 out of 232 family-level phylogenies were found to be best explained by temperature-dependent and CO₂-dependent birth models, and a positive relationship between temperature and speciation was most commonly observed out of the sample. These findings highlights an opportunity for further exploring mechanisms by which climate promotes diversity.

Keywords : *diversification, multimodel inference, climate, phylogeny, macroevolution.*