

Thèse pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de Bourgogne en Sciences de la Terre

Distribution phylogénétique des extinctions dans le registre fossile : apports à la compréhension de la dynamique de la biodiversité

Par

Clotilde Hardy

Sous la direction de Pascal Neige et Emmanuel Fara

Soutenue le 12 décembre 2012

Composition du jury :

Gilles ESCARGUEL	Université Claude Bernard, Lyon 1	Rapporteur
Loïc VILLIER	Université Pierre et Marie Curie, Paris VI	Rapporteur
Thierry RIGAUD	Université de Bourgogne	Examineur
Matthew WILLS	University of Bath	Examineur
Christian MEISTER	Muséum d'Histoire Naturelle de Genève	Examineur
Emmanuel FARA	Université de Bourgogne	Co-encadrant de thèse
Pascal NEIGE	Université de Bourgogne	Directeur de thèse

Remerciements

Au terme de ce travail, je souhaite remercier toutes les personnes qui par leur présence ou leurs connaissances scientifiques et techniques m'ont permis de le mener à bien.

Mes remerciements vont en premier lieu aux membres de mon jury, notamment Loïc Villier et Gilles Escarguel qui ont aimablement accepté de rapporter ce travail, ainsi que Thierry Rigaud, Matthew Wills et Christian Meister (examineurs).

Cette étude n'aurait pu être réalisée sans l'implication et le soutien de nombreuses personnes et d'organismes que je tiens ici à remercier. Ce travail a notamment bénéficié du soutien financier apporté par la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB).

Je remercie Pascal Neige, mon directeur de thèse et également directeur du laboratoire Biogéosciences pour m'avoir accueillie et pour la rapidité et l'enthousiasme avec lesquels mes questions sur des sujets aussi différents que l'enseignement, la recherche ou les ammonites ont toujours trouvé une réponse. Merci de m'avoir initiée au vaste monde de la paléontologie avec passion et humour.

J'adresse mes remerciements les plus chaleureux à Emmanuel Fara, mon ex co-encadrant de thèse et actuel co-directeur de thèse, pour l'encadrement et les conseils dont il m'a fait profiter pendant ces trois années de thèse tant sur la démarche scientifique que dans celui de l'art de la rédaction. Ce travail est l'aboutissement de nombreuses discussions, souvent constructives et toujours enrichissantes ! Ses encouragements, ses conseils, son dynamisme et son écoute ont toujours résisté aux moments de découragement et de remise en questions.

Par ailleurs, je remercie sincèrement :

Jean-Louis Dommergues et Christian Meister. Ce travail n'aurait pas pu être entrepris sans leur travail considérable et méticuleux sur les ammonites du Jurassique Inférieur. Leurs connaissances, leur expérience et leurs compétences ont permis d'élaborer la base de ce travail.

Gilles Escarguel pour les réflexions, les questions et les conseils qu'il m'a prodigués dans les occasions où nous nous sommes rencontrés.

Catherine Labruère et Ahmed Jebrane, de l'Institut de Mathématiques de Bourgogne, (UMR CNRS 5584) qui ont notablement contribué à ma compréhension des problèmes liés à l'analyse statistique de mes données.

Un merci particulier à Rémi Laffont, pour mon initiation approfondie à la programmation sur R, mais aussi pour sa patience, son calme et ses trucs et astuces du petit programmeur.

Je tiens également à remercier vivement Jérôme Moreau, avec qui j'ai réalisé mon premier stage de recherche et Thierry Rigaud, Thomas Saucède et Bruno David mes encadrants de stage de masters pour leurs encouragements et pour avoir éveillé en moi l'envie de faire une thèse.

L'ensemble des membres du laboratoire Biogéosciences (UMR CNRS/uB 6282), toutes équipes confondues (Eco/Evo, BioME, SEDS et CRC) pour m'avoir accompagnée, pour certains, depuis mon entrée en Licence. Je remercie également les gestionnaires, les ingénieurs, les techniciens, et les femmes de ménages pour leur travail.

C'est avec grand plaisir que j'exprime toute ma reconnaissance à mes collègues et ami(e)s avec qui j'ai partagé ces trois années de thèse:

Un merci particulier aux « presque » docteurs de l'équipe Eco/Evo avec qui j'ai passé mes années de masters et de thèse : Lucile et Matthias. Merci également à Benjamin, Nathalie, Mathieu, Aurélie et tous les autres doctorants et docteurs « BioME et SEDS » avec qui j'ai partagé les petits bonheurs et les petits tracas de la thèse et mes premiers pas dans l'enseignement.

Merci à mes collègues et ex-collègues préférés de bureau et du déjeuner : Elise, Cyril, Paul-Arthur, Clémence, Gaëlle, Ivan et Jean-Daniel. Merci pour toutes les théories constructives (ou non) élaborées au cours des déjeuners au RU ou de soirées animées.

Merci à mes amis d'ailleurs :

Guénaëlle rencontrée devant une salle de cours de licence et dont l'amitié a eu un rôle déterminant dans la réussite de mes études.

Priya, rencontrée à l'autre bout du monde, dont la précieuse amitié m'a permis d'avoir un autre regard sur la recherche.

Bien entendu, les remerciements de thèse ne se résument pas à de l'aide au travail mais s'étendent aussi au soutien quotidien. Pour cela, mes pensées s'envolent vers ma famille et plus particulièrement vers mes parents, ainsi que vers mon frère et ma sœur pour avoir soutenu mes choix et pour m'avoir toujours encouragée et entourée malgré mes doutes et mon mauvais caractère. Merci de m'avoir donné la chance de mener à bien toutes ces années d'étude.

Enfin, il me reste à exprimer mes remerciements les plus précieux à celui qui partage ma vie, Grégory. Pendant ces années de dur labeur, tu as toujours été là pour m'écouter d'une oreille attentive, me conseiller et m'aider à mettre des mots sur mes doutes.

Résumé

L'extinction des espèces est devenue une préoccupation scientifique et sociétale majeure au cours des dernières décennies. D'une part les biologistes de la conservation consacrent beaucoup d'efforts à la compréhension de l'érosion de la biodiversité actuelle et ses conséquences potentielles. D'autre part, les paléontologues contribuent au débat en replaçant la diminution de la biodiversité dans une perspective historique. Ces deux approches dans l'étude des extinctions se rejoignent en intégrant un même facteur: la phylogénie. Cette convergence conceptuelle et méthodologique a déjà révélé que les risques actuels d'extinction et les extinctions passées sont phylogénétiquement non aléatoires: les taxons de certaines lignées sont systématiquement plus vulnérables que d'autres. Cette distribution phylogénétique non aléatoire est fréquente à plusieurs échelles spatiales et temporelles, ce qui suggère que l'extinction est liée à des traits (ou des combinaisons de traits) qui sont eux-mêmes phylogénétiquement conservés.

Cependant, il n'existe actuellement aucun consensus sur la façon de quantifier le groupement phylogénétique des extinctions car celles-ci correspondent à un état d'une variable binaire. Notre premier objectif fut de trouver une méthode appropriée pour tester et quantifier la distribution phylogénétique des extinctions. Nous avons étudié plusieurs indices statistiques publiés (I de Moran, D) ou inspirés de méthodes existantes (ϕ de Pearson et deux indices, R^2_{mtl} et R^2_{sel} , basés sur une transformation de la matrice de distance phylogénétique en coordonnées spatiales par une PcoA). Ces indices peuvent mesurer la corrélation phylogénétique en prenant en compte soit en une seule fois toutes les relations de parenté (I de Moran, D , R^2_{mtl} et R^2_{sel}) soit en l'évaluant pour des niveaux phylogénétiques successifs résumés dans un corrélogramme (I de Moran, ϕ de Pearson). Dans tous les cas, la significativité des indices est testée par permutation des espèces éteintes. Les résultats sur des données simulées montrent que si tous les indices peuvent déterminer la présence ou l'absence d'un groupement phylogénétique des extinctions, le D associé au corrélogramme du ϕ de Pearson sont les indices les plus appropriés pour caractériser le signal phylogénétique des extinctions.

Par ailleurs, nous avons étudié la distribution phylogénétique des extinctions sur les ammonites (céphalopodes fossiles) du Jurassique Inférieur. Notre base de données possède l'une des meilleures résolutions temporelles disponibles pour un intervalle géologique aussi ancien. De plus, les ammonites de cette époque sont particulièrement diversifiées et présentent un excellent registre fossile. L'utilisation de l'ensemble des indices statistiques précédemment évalués montrent que les extinctions d'ammonites sont significativement groupées, d'un point de vue phylogénétique, pour la majorité des chronozones et des sous-chronozones de l'intervalle Pliensbachien-Toarcien. Ce résultat suggère un conservatisme phylogénétique de la vulnérabilité aux extinctions. Ce signal est persistant malgré la présence de facteurs potentiellement confondants, tels que les polytomies, la présence d'espèces stratigraphiques ou encore de clades ne montrant aucune extinction. Parmi les rares intervalles présentant un signal phylogénétique non significatif, l'un d'entre eux correspond à la crise d'extinction de second ordre de la fin du Pliensbachien. Ce résultat particulier suggère une relation inverse entre l'intensité d'une crise d'extinction et sa sélectivité.

Ce travail apporte de nouvelles connaissances sur le lien entre phylogénie et extinction au sein de la biodiversité marine passée. Il identifie également de nouvelles perspectives, notamment la quantification du lien unissant le groupement phylogénétique des extinctions et certains traits biologiques à travers l'étude de la disparité morphologique et de la répartition géographique des espèces.

Mots-clés: phylogénie, conservatisme phylogénétique, extinction, céphalopodes fossiles, ammonites.

Abstract

The disappearance of species has become a major scientific and societal concern over the last decades, and conservation biologists are devoting much effort to understand current extinctions and their potential consequences. Palaeontologists contribute to the debate by putting the current erosion of biodiversity into a deep-time perspective. These two approaches to the study of extinction are currently getting closer as they both increasingly incorporate the same factor: phylogeny. This conceptual and methodological convergence has already revealed that most current extinction risks and past extinctions are phylogenetically non-random: taxa in some lineages are consistently more extinction-prone than others. This phylogenetic clustering is frequent at several spatial and temporal scales, suggesting that extinction-related key traits (or combination of traits) are themselves phylogenetically conserved.

However, there is currently no consensus on how to quantify the phylogenetic signal of extinction (which is treated as a binary variable). Our first aim is to find the most appropriate method to test and quantify the phylogenetic distribution of extinctions. We investigated several statistics proposed in the literature (Moran's I , D) or inspired by existing methods (Pearson's ϕ and two indices R^2mtl and R^2sel based on the multidimensional scaling of phylogenetic distance matrices). These indices can measure phylogenetic correlation by taking the entire phylogeny into account at once (Moran's I , D , R^2mtl and R^2sel) and/or can be computed for various levels of the phylogenetic hierarchy and be displayed as correlograms (Moran's I , Pearson's ϕ). In all cases, significance was computed by randomizing the extinction state across species. Results from simulations show that if all indices can determine the presence or absence of a phylogenetic clustering of extinctions, the index D associated to Pearson's ϕ correlograms is the most appropriate technique for investigating the phylogenetic signal.

As a case study, we investigate the phylogenetic distribution of extinctions on ammonites (fossil cephalopods) from the Early Jurassic. Our dataset has one of the best temporal resolutions available for such a remote geological interval, and it concerns a diverse clade with an excellent fossil record. The implementation of all indices shows that ammonite extinctions were significantly clustered during most chronozones and sub-chronozone of the Pliensbachian-Toarcian interval. This result suggests a phylogenetic conservatism of the susceptibility to extinction signal. Such a phylogenetic pattern is robust in the face of potentially confounding factors (polytomies, species used in biostratigraphy or clades showing no extinction). Interestingly, one of the zones showing a non-significant phylogenetic signal corresponds to a second-order biotic crisis at the end of the Pliensbachian.

This work provides new insights on the dynamics of ancient marine biodiversity from a phylogenetic perspective. It also helps to the recognition of research prospects, especially the correlation between the phylogenetic clustering of extinctions and biological traits through the study of morphological disparity and of the geographic distribution of ammonite species.

Keywords: phylogeny, phylogenetic conservatism, extinction, fossil cephalopods, ammonites.

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE	13
I. Contexte chronostratigraphique.....	17
II. Contexte paléogéographique.....	19
III. Le modèle ammonite	20
CHAPITRE 1 :.....	23
I. Introduction	24
II. Les ammonites du Carixien et du Pliensbachien-Toarcien.	24
III. Outils statistiques.....	31
CHAPITRE 2 :.....	41
I. Introduction	42
II. Distribution phylogénétique des extinctions : Analyse de cas fictifs.....	42
III. Exploration du modèle nul.....	61
IV. Construction d'un jeu de données simulées et exploration des paramètres pouvant influencer la valeur des indices.....	69
CHAPITRE 3 :.....	75
I. Introduction	76
II. Distribution phylogénétique des extinctions : application sur les bases de données du Carixien et du Pliensbachien-Toarcien.....	76
III. Application des indices statistiques sur une hypothèse taxinomique.....	101
IV. Influence des espèces stratigraphiques sur la distribution phylogénétique des extinctions des ammonites du Carixien.....	105
V. Influences des durées de vie des espèces sur la distribution phylogénétique des extinctions.....	111
VI. Répartition géographique et regroupement phylogénétique des ammonites du Carixien	119
DISCUSSION GENERALE	133
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	143
ANNEXES.....	157

INTRODUCTION GENERALE

La communauté scientifique s'accorde pour dire que nous vivons actuellement une crise de la biodiversité caractérisée par un rythme d'extinction supérieur à ceux qui ont pu être enregistrés dans le registre fossile (Lawton & May 1995, Hilton-Taylor 2000). Certaines études mentionnent même une sixième grande crise d'extinction (Leakey & Lewin 1995, Glavin 2007), en référence aux cinq grandes crises déjà démontrées par les paléontologues (Raup & Sepkoski, 1982). L'extinction des espèces est donc un sujet de préoccupation majeur pour les biologistes de la conservation et les écologistes. Leurs études cherchent à mesurer la perte réelle de diversité biologique, à comprendre les causes des extinctions actuelles, notamment le rôle des activités humaines, et à déterminer toutes les conséquences possibles d'une diminution importante de la biodiversité (Ehrlich & Wilson 1991, Wilson 1992, Pimm *et al.* 1995).

Dans ce contexte, l'étude du registre fossile offre l'opportunité unique d'étudier à la fois les épisodes d'extinction, leur durée, mais aussi leurs conséquences sur la diversité biologique. Les événements d'extinction sont nombreux dans les données géologiques et leur intensité varie d'extinctions locales de faible ampleur à des extinctions en masse à l'échelle de la planète (Raup & Sepkoski 1982, Lawton & May 1995, Rohde & Muller 2005). De plus, le registre fossile est le seul à pouvoir documenter l'existence de certaines espèces, de certaines communautés biologiques et même de certains écosystèmes sur Terre. Les espèces fossiles peuvent être étudiées au même titre que les espèces actuelles, mais l'estimation de la biodiversité passée ou le calcul des taux d'extinction peuvent être rendus difficiles par les déficiences des archives paléontologiques (*e.g.*, Foote 2000, Smith 2007, Alroy 2008). De plus, la nature des jeux de données, les échelles temporelles et spatiales impliquées rendent délicates les comparaisons entre les études. En échange, le registre fossile est l'élément unique permettant un suivi temporel des phénomènes d'extinction.

Outre les cinq crises majeures identifiées dans le registre fossile (Raup & Sepkoski 1982), ce dernier révèle la présence de crises moins importantes, dites de second ordre, et de l'omniprésence des extinctions au cours des temps géologiques (Raup & Sepkoski 1982, Flessa & Jablonski 1984, McKinney 1985, 1997, Jablonski 1986, 2001). En effet, l'extinction des espèces est un phénomène naturel et un mécanisme de l'évolution au même titre que la spéciation. On considère que 99% des espèces qui ont existé ont aujourd'hui disparue de la surface de la terre et la majorité des extinctions ont eu lieu en dehors des épisodes d'extinctions de masse. La durée de vie d'une espèce est généralement estimée de 5 à 10 millions d'années (Lawton & May 1995). Non seulement l'intensité de ces extinctions est variable, mais l'identité des taxons concernés l'est aussi. Ce contraste taxinomique ou écologique est à la base du concept de sélectivité des extinctions (Valentine & Jablonski 1986, Raup 1991, McKinney 1997, Banerjee & Boyajian 1997, Janevski & Baumiller 2009, Rivadeneira & Marquet 2007). Les espèces ne s'éteignent pas au hasard mais en fonction de leurs propriétés intrinsèques et de leur susceptibilité à des facteurs extrinsèques (Raup 1991, McKinney 1997). Les caractéristiques augmentant la vulnérabilité des espèces actuelles et passées face à l'extinction sont relativement bien connues : grande taille corporelle, spécialisation écologique poussée, capacité de

dispersion limitée, taux de reproduction lent ou niveau trophique élevé (McKinney 1997, Bennett & Owens 1997, Purvis *et al.* 2000, Cardillo *et al.* 2006, Davies *et al.* 2008, Harnik 2011). Non seulement ces caractéristiques sont souvent liées entre elles, mais elles sont aussi associées à des propriétés macroécologiques impliquées dans le processus d'extinction (aire de répartition restreinte, faible abondance, etc..).

Des études néontologiques et paléontologiques ont montré que le risque d'extinction et les extinctions passées sont phylogénétiquement non aléatoires (Valentine & Jablonski 1986, Vane-Wright *et al.* 1991, Williams *et al.* 1991, McKinney 1997, Purvis *et al.* 2005, Bielby *et al.* 2006, Purvis 2008, Roy *et al.* 2009). Autrement dit, certains clades sont plus susceptibles de s'éteindre que d'autres. Cette contrainte phylogénétique, décrite à plusieurs échelles spatiales et temporelles, suggère qu'il existe des caractères, ou des combinaisons de caractères, hérités qui fragilisent les espèces face à l'extinction (Price 2003). Mais l'extinction est loin d'être la seule caractéristique naturelle à présenter fréquemment une distribution phylogénétiquement contrainte : d'innombrables traits biologiques sont hérités et présentent donc une distribution contrainte sur l'arbre du vivant. Cette prise de conscience explique pourquoi les méthodes comparatives en biologie évolutive (c'est-à-dire celles étudiant les corrélations entre deux ou plusieurs traits) ont évolué rapidement au cours des deux dernières décennies afin de contourner la dépendance statistique générée par l'apparentement (Felsenstein 1985, Harvey & Pagel 1991, Brooks & McLennan 1991, Ricklefs & Schluter 1993). Parmi les méthodes disponibles, la plus connue est celle des contrastes indépendants (FIC et PIC, Felsenstein 1985). Elle permet de prendre en compte les relations phylogénétiques en se basant sur un modèle évolutif (Mouvement Brownien : BM ou modèle Ornstein-Uhlenbeck : OU). Une fois constaté, l'effet de la phylogénie est supprimé avant de réaliser une corrélation inter-trait. Cette méthode exige une hypothèse phylogénétique robuste pour laquelle les longueurs de branches sont connues. De nombreuses autres méthodes dérivant ou généralisant les FIC ont été proposées depuis (*e. g.* Liang & Zeger 1986, Grafen 1989, Pagel 1994, Martins 1996, Paradis & Claude, 2002, Ives & Garland 2010). Cependant, cet arsenal méthodologique ne permet pas de quantifier directement l'autocorrélation phylogénétique incriminée.

Cette lacune est comblée par des approches inspirées des statistiques spatiales et dans lesquelles l'autocorrélation phylogénétique, également appelée « inertie phylogénétique » (Blomberg & Garland 2002) ou « corrélation phylogénétique » (Gittleman & Kot 1990), supplante l'autocorrélation géographique. Les modèles en résultant, dits autorégressifs ont plusieurs avantages. Premièrement ils ne nécessitent pas de modèle d'évolution *a priori*. Deuxièmement ils permettent non seulement de contrôler l'effet de la phylogénie mais aussi de mesurer la part de la variabilité attribuée à ce facteur (Cheverud *et al.* 1985, Gittleman & Kot 1990).

Dans ce cadre méthodologique, de nombreuses études ont cherché à déterminer s'il existait une corrélation entre un caractère (taille, fécondité...) et le risque d'extinction en prenant en compte la phylogénie (McKinney 1997, Bennett & Owens 1997, Purvis *et al.* 2005, Cardillo & Bromham 2001,

Bielby *et al.* 2006, Purvis 2008). L'extinction n'est pas un caractère évolutif en soit mais de nombreuses études montrent qu'il existe effectivement un effet de la phylogénie sur des caractères liés à la susceptibilité aux extinctions eux-mêmes héréditaires et soumis à la sélection (figure 1). Bennett et Owens (1997) considèrent notamment que si les extinctions n'étaient dues qu'à des causes externes comme la chasse, la déforestation, les extinctions devraient être distribuées aléatoirement sur l'arbre phylogénétique. Ce type d'étude peut nous aider à identifier les facteurs intrinsèques impliqués dans le processus d'extinction et à expliquer sa fréquente sélectivité. Elles contribuent aussi à évaluer l'impact complexe des extinctions sur la perte de l'histoire évolutive, c'est-à-dire à la perte de la diversité génétique, un aspect crucial en biologie de la conservation (Purvis *et al.* 2000, Heard & Mooers 2000, Diniz-Filho 2004).

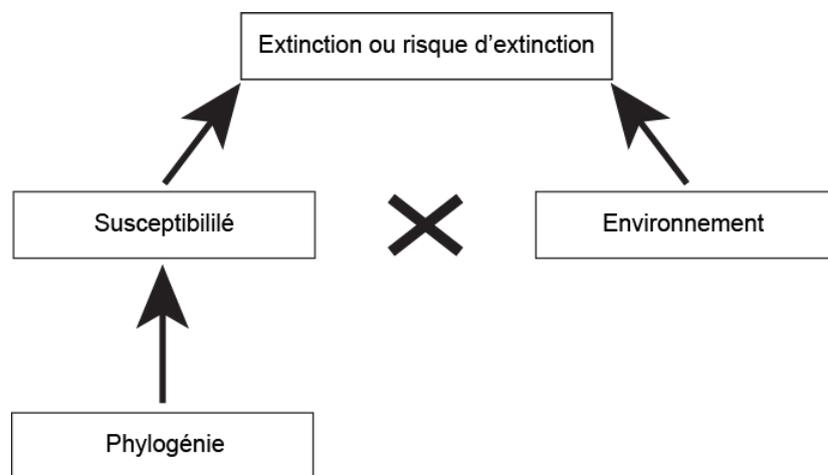


Figure 1 : Relation entre les extinctions ou le risque d'extinction et la phylogénie.

Les études quantitatives traitant de la distribution phylogénétique des extinctions au cours des temps géologiques sont relativement peu nombreuses. Le registre fossile offre pourtant une occasion unique d'explorer le signal phylogénétique des extinctions observées (et non d'un risque d'extinction) sur de longs intervalles de temps. Ce constat est le point de départ du présent travail, pour lequel nous aborderons les questions suivantes :

Quelle est la distribution phylogénétique des extinctions dans le registre fossile et comment varie-t-elle dans le temps pour un même clade?

Comment quantifier et tester la significativité statistique de ce phénomène ?

Le contexte environnemental influence-t-il la distribution phylogénétique des extinctions? Et en quoi ce type d'étude permet-il de mieux appréhender la dynamique de la biodiversité ?

Afin d'aborder ces questions de manière pertinente, le modèle d'étude employé doit répondre aux critères suivants: (i) être temporellement et spatialement bien circonscrit ; (ii) être associé une hypothèse phylogénétique résolue au niveau de l'espèce et (iii) ne pas être fortement biaisé à large échelle par des facteurs de préservation ou de collecte. Les espèces d'ammonites (céphalopodes) du Jurassique inférieur répondent à ces exigences et sont donc retenues dans le cadre de notre étude.

Notre travail a pour but de mesurer directement la part phylogénétique de la susceptibilité aux extinctions. D'un point de vue méthodologique, cette démarche est loin d'être triviale. Plusieurs techniques ont été proposées dans cette perspective : le coefficient d'auto-corrélation I de Moran (Gittleman & Kot 1990; Lockwood *et al.* 2002, Corey & Waite 2008), le coefficient de corrélation r de Pearson (Roy *et al.* 2009), et la somme des différences entre les espèces-sœurs (Sjöström & Gross 2006; Davies *et al.* 2008; Fritz & Purvis 2010). Toutes ces approches diffèrent dans leur manière d'exploiter les informations phylogénétiques ou taxonomiques mais aussi dans leur capacité à donner une mesure comparable de la force du signal phylogénétique. De fait, aucun consensus n'existe sur la manière de traiter et de quantifier le signal phylogénétique des extinctions. Un des objectifs majeurs de ce notre travail sera donc d'explorer différents indices candidats et de tester leurs propriétés à l'aide de différentes simulations et applications à des jeux de données réels.

I. Contexte chronostratigraphique

Les bases de données utilisées dans cette thèse sont concentrées sur l'intervalle du Pliensbachien et du début du Toarcien. Ces intervalles constituent les deux derniers étages du Jurassique inférieur ou Lias (figure 2A). Le Jurassique est une période géologique intermédiaire du Mésozoïque, il succède au Trias et précède le Crétacé. Il s'étend de 201.3 ± 0.2 à -145.0 ± 0.8 million d'années d'après la charte chronostratigraphique GTS 2012 (Gradstein *et al.* 2012).

L'intervalle couvert par notre étude s'étend de -190.8 à -180.7 soit un période de temps d'environ 10 millions d'années du début du Pliensbachien jusqu'à la fin de la zone Bifrons (figure 2B). Plusieurs groupes fossiles d'invertébrés tels que les bélemnites, les brachiopodes, les ostracodes (Cariou & Hantzpergue 1997) et en particulier, l'évolution rapide des ammonites liasiques permettent une division biostratigraphique précise allant de la zone à ammonites jusqu'à l'horizon (Dommergues *et al.* 1997, Page 2003). Les corrélations stratigraphiques entre les différentes provinces biogéographiques ; Euro-boréal, Méditerranéen et Arctique étant relativement fiables (Dommergues & Meister 1991), la charte chronostratigraphique proposée par Page 2003 pour le domaine Euro-boréal sera donc utilisée comme référence (figure 2B). L'intervalle étudié est donc divisé en 8 zones d'une durée de l'ordre de 1 à 3 millions d'années et 21 sous-zones d'une durée inférieure ou égale à 1 millions d'années.

L'intervalle du Pliensbachien et du Toarcien est considéré comme particulièrement perturbé au niveau des contextes paléoclimatiques et paléoenvironnementaux (Jenkyns *et al.* 2002) avec d'importantes fluctuations de la température de l'eau de mer, marquée par un réchauffement au Pliensbachien inférieur entre les zones à Ibex et à Davoei (Rosales *et al.* 2004, Dera *et al.* 2009), un refroidissement à la fin du Pliensbachien à partir de la zone à Margaritatus (*stokesi*), un réchauffement important au Toarcien Inférieur et moyen (McArthur *et al.* 2000, Jenkyns *et al.* 2002, Dera *et al.* 2009) associé à une perturbation du cycle du carbone au Toarcien inférieur (Jenkyns *et al.* 1988). Ces perturbations environnementales auraient été à l'origine d'une extinction globale de second ordre ayant affecté l'ensemble des faunes marines au début du Toarcien (Raup & Sepkoski 1982, Hallam

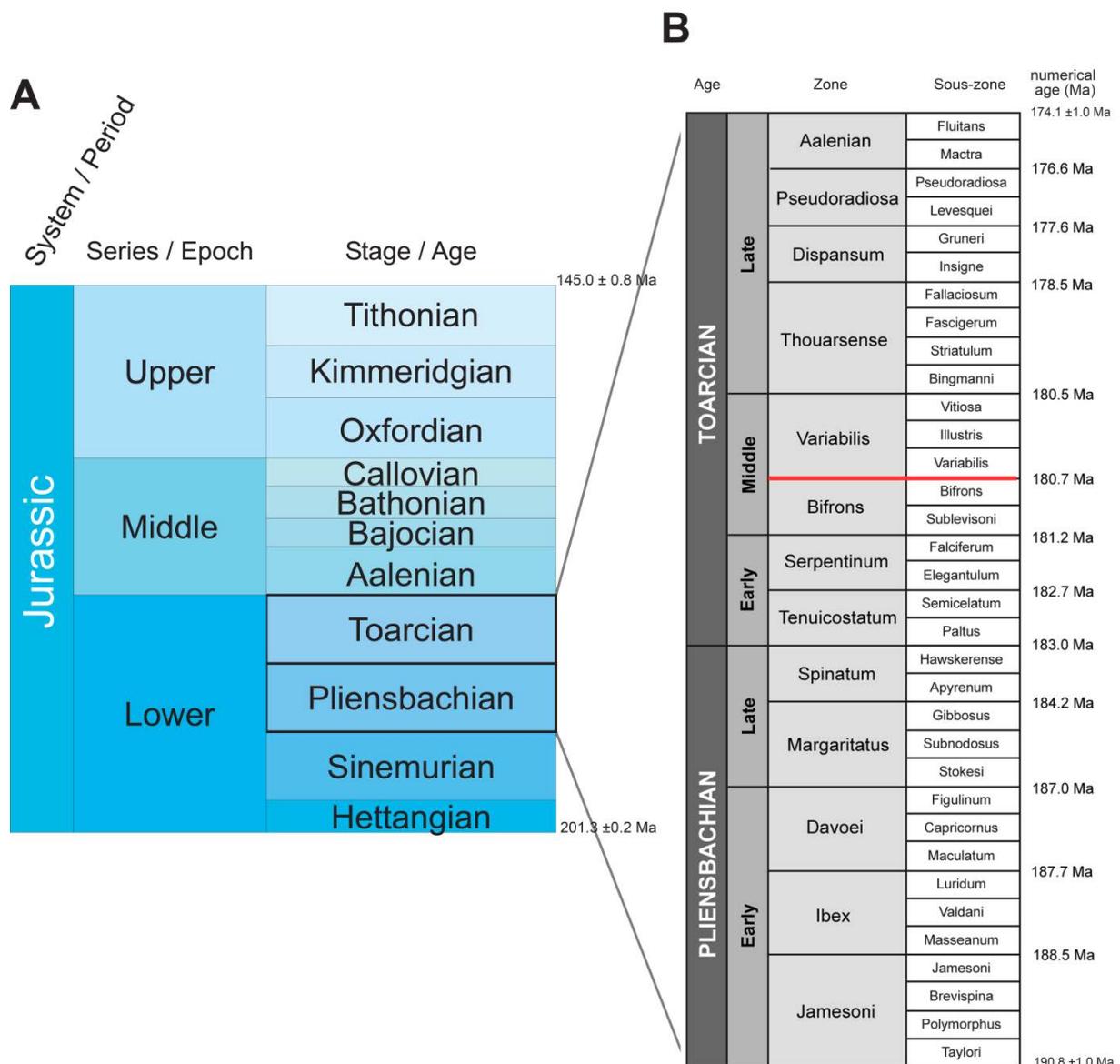


Figure 2 : Contexte chronostratigraphique de l'étude. A : situation du Pliensbachien et du Toarcien au sein du Jurassique (modifié d'après la charte chronostratigraphique GTS 2012 (Gradstein *et al.* 2012). En B, la découpe biostratigraphique précise en zone et sous-zone d'après Page (2003) du Pliensbachien et du Toarcien (modifié d'après Dera *et al.* 2010). Les âges numériques sont issus de la charte GTS 2012 (Gradstein *et al.* 2012). Le trait rouge indique la limite supérieure de notre étude.

1987, Benton 1993, 1995, Little & Benton 1995, Aberhan & Fürsich 1996, 2000, Pálfy & Smith 2000, Cecca & Macchioni 2004, Caswell *et al.* 2009). Pour les ammonites, cette crise aurait été particulièrement sévère et couplée à d'importants bouleversements au niveau de la structuration biogéographique des faunes (Macchioni & Cecca 2002, Cecca & Macchioni 2004, Dommergues *et al.* 2009, Dera *et al.* 2011).

En plus de la crise de second ordre du Pliensbachien-Toarcién, les ammonites de cet intervalle sont marquées par plusieurs renouvellements d'espèces. Un premier entre les zones à Ibex et à Davoei au Pliensbachien inférieur (Meister & Stampfli 2000, Dommergues *et al.* 2009) associé à une chute de l'endémisme (Dommergues & El Hariri 2002). Un second à la fin de la zone à Margaritatus mais avec très peu de variation de la richesse taxonomique des faunes thétysiennes (O'Dogherty *et al.* 2000).

Notre base de données propose donc l'une des meilleures résolutions temporelles disponibles pour un tel intervalle géologique

II. Contexte paléogéographique

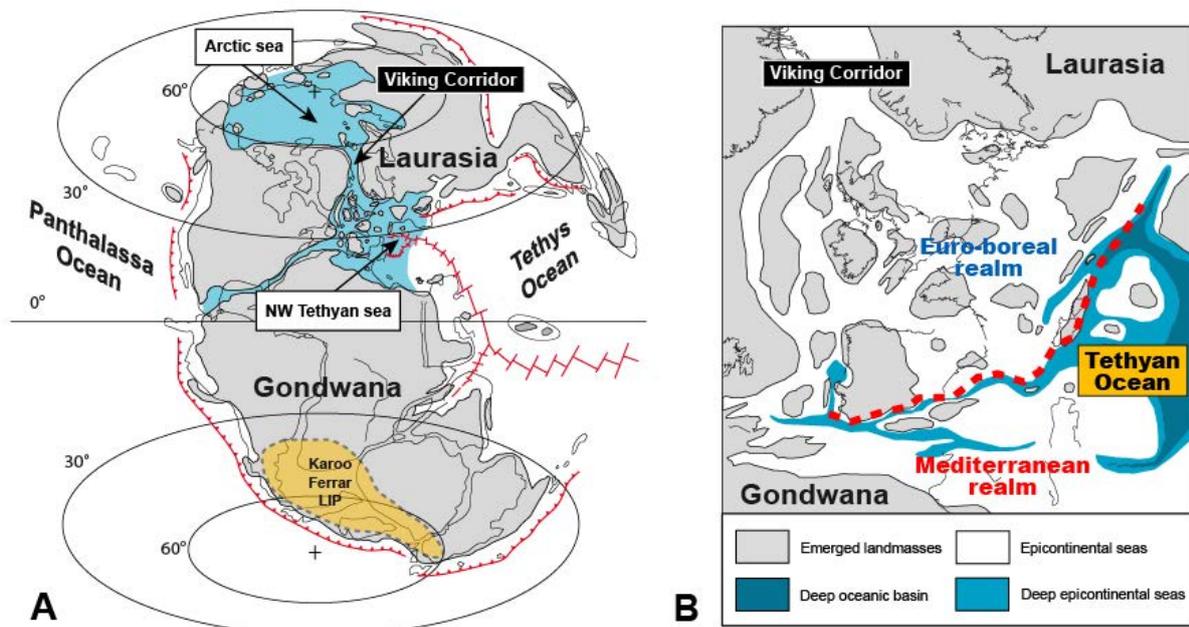


Figure 3 : Contexte paléogéographique de l'étude. En A, Paléogéographie des continents pendant l'intervalle du Pliensbachien et du Toarcién (d'après Dera 2009, modifié d'après Damborenea 2002, en incluant les données de Zakharov *et al.* 2003 et Golonka 2007). En B : Paléogéographie du nord-ouest téthysien indiquant la limite entre la province Euro-boréale au nord et la province méditerranéenne au sud.

Le Jurassique inférieur marque le début de la séparation du supercontinent pangéen en Laurasia et Gondwana (figure 3A). Ces deux continents sont séparés par l'océan téthysien dont le dernier vestige est actuellement la mer Méditerranée.

Notre étude est restreinte au domaine nord-ouest téthysien généralement divisé en deux provinces, la province Euro-boréale au nord et la province méditerranéenne au sud (figure 3B). La division entre ces deux provinces est observée grâce aux différences entre les assemblages d'espèces (Neumayr 1872, 1883, Doyle 1994, Meister & Stampfli 2000, Dommergues *et al.* 2001, Dommergues *et al.* 2009, Dera *et al.* 2010). Elle serait liée à la présence d'une barrière géographique présentée sous la forme d'un profond sillon marin isolant la faune de la province méditerranéenne (Dommergues *et al.* 2009).

A l'échelle des ammonites du Pliensbachien et du Toarcien, le provincialisme des faunes d'ammonites est relativement important (Dommergues *et al.* 2009, Dommergues & El Hariri 2002), bien que des évènements de dispersion aient été observés de la province méditerranéenne vers la province Euro-boréale entre la zone à Davoei et la zone à Margaritatus et durant le début du Toarcien (Meister & Stampfli 2000, Macchioni & Cecca 2002, Rulleau *et al.* 2003). Une dispersion inverse a eu lieu entre la fin du Pliensbachien et le début du Toarcien probablement liée à un épisode de refroidissement (Macchioni & Cecca 2002).

III. Le modèle ammonite

Le choix des ammonites du Jurassique comme modèle d'étude n'est pas aléatoire. En effet, ces dernières présentent des avantages notables permettant de les utiliser en biostratigraphie mais aussi dans des études de macroécologie incluant la phylogénie (Neige *et al.* 2009).

Les ammonites du Jurassique inférieur sont notamment considérées comme ayant un des meilleurs registres fossiles, en raison de leur abondance dans les sédiments marins. Ainsi, les dépôts marins du Pliensbachien et du Toarcien sont largement exposés en Europe et en Afrique du Nord, et ils produisent des assemblages d'ammonites abondants qui ont été largement étudiés depuis le XIXe siècle (Dommergues *et al.* 2001). On les retrouve également dans la quasi-totalité des bassins du Jurassique traduisant une forte dispersion géographique. Leur large répartition géographique, leur importante richesse taxonomique et leur vitesse d'évolution élevée avec un taux de renouvellement rapide des espèces les rendent particulièrement adaptés pour la biostratigraphie. Ceci se traduit aussi par de fréquentes révisions taxonomiques ou phylogénétiques (Donovan *et al.* 1981, Venturi & Bilotta 2008). Les ammonites semblent également particulièrement sensibles aux crises paléoenvironnementales et l'analyse de la dynamique de leur biodiversité permet d'appréhender ces évènements (Villier & Korn 2004; Wang & Bush 2008). Parallèlement elles sont fréquemment utilisées pour étudier les variations de la disparité morphologique de leur coquille au cours du temps, en comparaison des variations de richesse taxonomique (Raup & Michelson 1965; Raup 1967; Dommergues *et al.* 1996; Neige *et al.* 2001; Klug *et al.* 2005; Saunders *et al.* 2008).

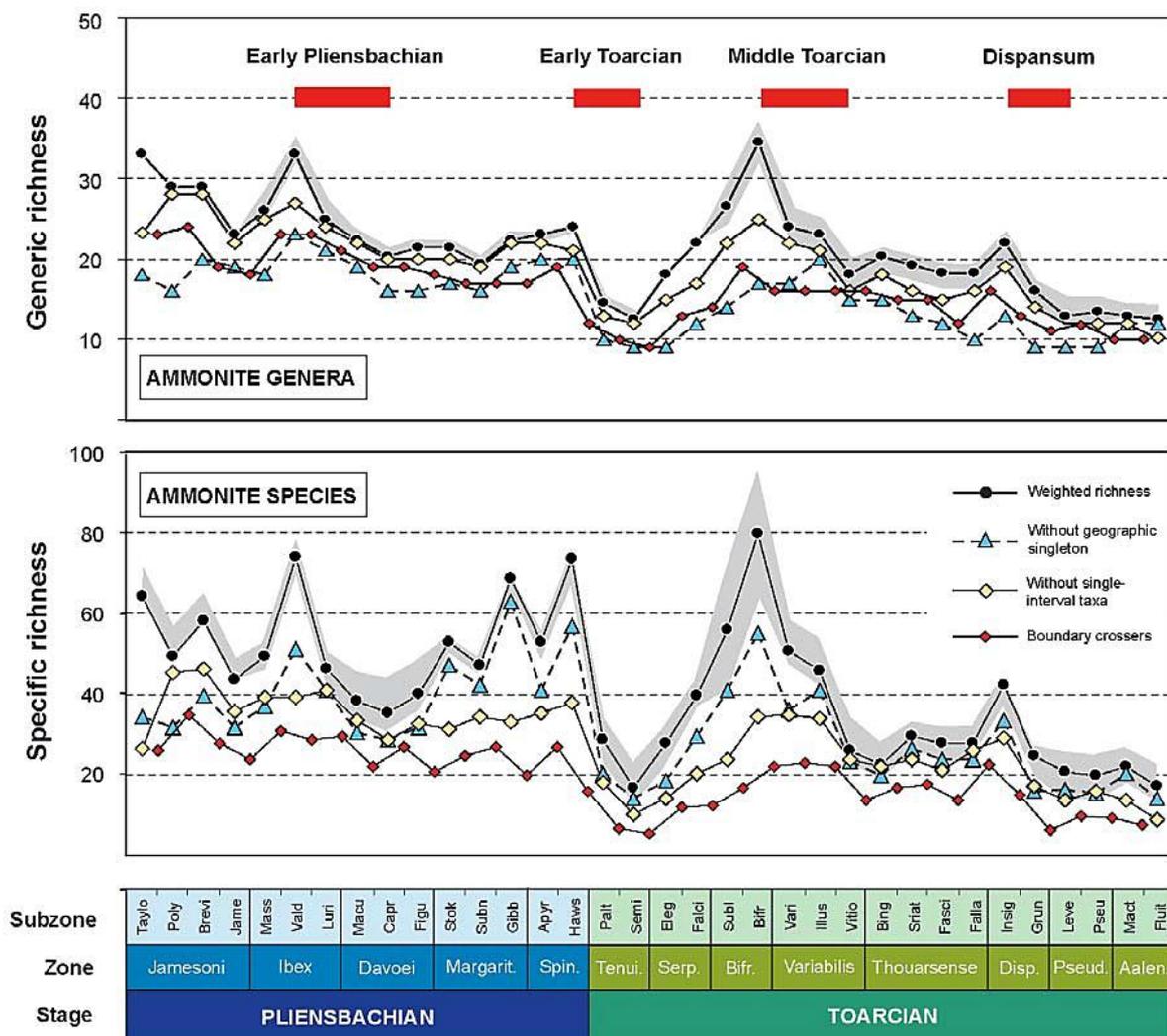


Figure 4 : Richesse spécifique et générique des ammonites du Pliensbachien et du Toarcien calculée avec différents types de métriques. La zone grise entourant les courbes de diversité pondérées (Weighted richness) représentent les estimations maximales et minimales de richesse (d'après Dera *et al.* 2010).

L'association des différents facteurs présentés précédemment permet de considérer les ammonites du Jurassique inférieur comme un modèle d'étude adapté à l'analyse de la distribution phylogénétique des extinctions. En effet, les caractéristiques morphologiques bien connues chez les espèces, associées à une très bonne connaissance de leur distribution temporelle et géographique et à une bibliographie importante permettent l'élaboration d'une hypothèse phylogénétique qui pourra être mise en perspective des fluctuations temporelles de la biodiversité de ces organismes. L'évolution rapide des ammonites et le taux de renouvellement important associés à une très bonne contrainte stratigraphique permettent donc d'étudier l'association entre phylogénie et extinctions.

De plus, la dynamique de la richesse et de la diversité des ammonites de l'intervalle étudié ici a été décrite précisément par Dera *et al.* 2010 au niveau du genre et de l'espèce en utilisant plusieurs métriques (figure 4). Cette étude montre notamment l'importance de la dynamiques des extinctions et

des apparitions des ammonites dans l'ensemble des zones et des sous-zones de l'intervalle Pliensbachien-Toarcien. Notamment, la chute de la richesse spécifique durant la zone à Tenuicostatum, durant laquelle a lieu la crise d'extinction globale de second ordre décrite dans le chapitre précédent. Pour autant cette étude n'envisageait pas explicitement les effets phylogénétiques dans l'analyse des fluctuations de la biodiversité, qu'elles s'expriment par des extinctions ou des apparitions d'espèces. Notre approche s'appuie donc notamment sur ces résultats précédemment obtenus pour appréhender la dynamique de la biodiversité des ammonites à travers le filtre de leur relation phylogénétique.

CHAPITRE 1 :

MATERIELS ET METHODES

I. Introduction

Ce chapitre décrit en détail le matériel, les outils et les méthodes utilisés dans les analyses menées au cours de ma thèse. Il se divise en 2 parties décrivant dans un premier temps les jeux de données sur lesquelles s'appuient notre travail, puis les outils statistiques qu'il nous a semblé pertinent d'utiliser ainsi que les modifications réalisées ou choix méthodologiques nécessaires à leur application sur des données aussi bien simulées que réelles.

II. Les ammonites du Carixien et du Pliensbachien-Toarcien.

A. Modalités communes de constitution des deux bases de données

Les analyses discutées dans ce travail sont basées sur l'exploitation de deux bases de données complémentaires sur les ammonites de l'intervalle du Pliensbachien et du Toarcien. La construction de ces bases de données est le résultat d'un travail de synthèse bibliographique approfondi et d'un examen minutieux de la variabilité morphologique intra-spécifique des espèces d'ammonites enregistrées dans la littérature. Elles incluent ponctuellement des données de terrain non publiées. Ces bases de données présentent chacune une liste d'espèces entièrement révisées pour leurs occurrences géographiques et stratigraphiques et leur appartenance taxinomique. Pour les deux bases de données, la validation de chaque espèce utilise une méthodologie proche. Une espèce est considérée comme valide lorsque les spécimens sont présents dans des publications qui présentent des illustrations (photographies ou éventuellement dessins pour les plus anciennes) permettant de déterminer leur appartenance à un groupe taxinomique (Dommergues *et al.* 2009, Dera *et al.* 2010). La variabilité morphologique est prise en compte, ainsi que ses conséquences en termes de synonymies afin d'éviter toute redondance taxinomique. Les espèces pour lesquelles l'information bibliographique est insuffisante sont considérées comme non valides. Le résultat de cette méthode est d'obtenir une base de données révisée de manière homogène (même stratégie d'échantillonnage pour l'ensemble des taxons d'ammonites de l'intervalle Pliensbachien – Toarcien).

B. La base de données du Pliensbachien-Toarcien

Cette base de données regroupe un total de 772 espèces. Elle est le résultat d'un travail bibliographique mené par Pascal Neige et Jean-Louis Dommergues ainsi que de la prise en compte de données de terrain inédites, en particulier celles obtenues au cours de la thèse de Guillaume Dera (Dera 2009). Aucune modification n'a été apportée dans cette base de données au cours de mon travail de thèse, les informations qu'elle contient sont donc identiques à celles utilisées dans les travaux récemment publiés (Dera *et al.* 2010 et Dera *et al.* 2011). D'un point de vue chronostratigraphique, la

base de données contient les occurrences des espèces à l'échelle de la zone et de la sous-zone pour l'ensemble du Pliénbachien et du Toarcien (figure 2). Cet intervalle permet notamment d'analyser la distribution phylogénétique des extinctions lors d'un événement de crise d'extinctions de second ordre au niveau du Toarcien inférieur décrite au chapitre précédent (Macchioni & Cecca 2002, Cecca & Macchioni 2004). Les espèces de la base de données sont distribuées au sein de 17 provinces paléobiogéographiques (Dera *et al.* 2010). Ces provinces sont localisées sur l'ensemble des domaines nord-ouest téthysien et arctiques dans trois domaines principaux : Euro-boréal, Méditerranéen et Arctique (figure 5).

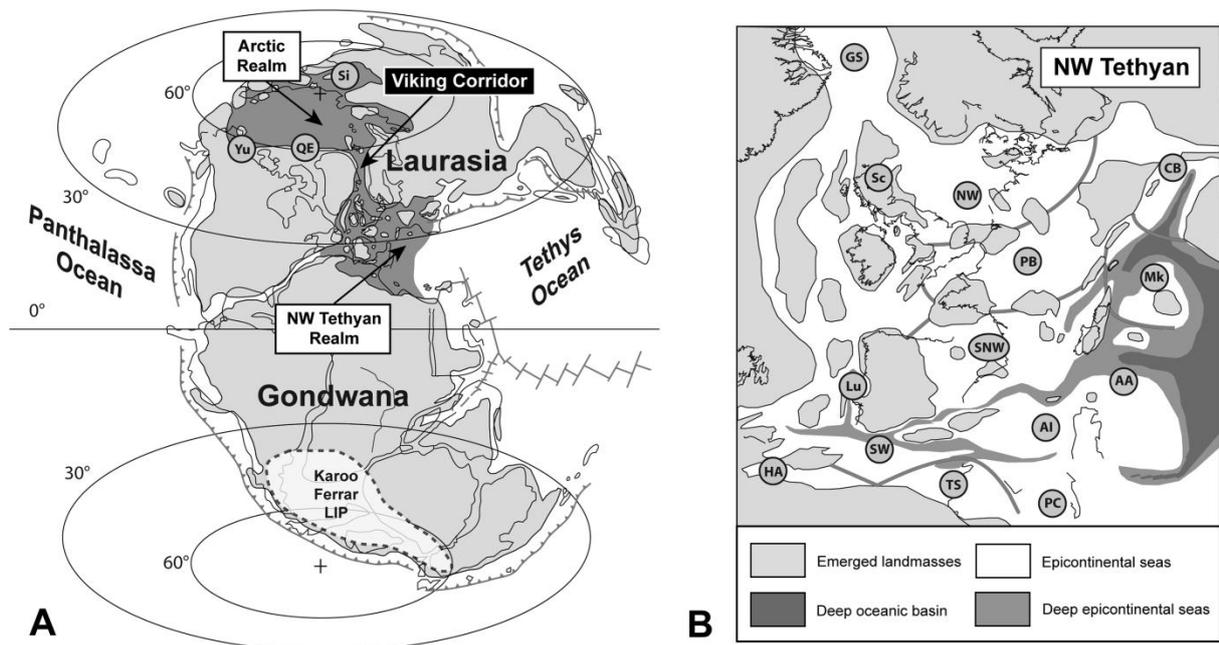


Figure 5 : Répartition paléogéographique des 17 provinces dans lesquelles se distribuent les espèces de la base de données du Pliénbachien-Toarcien. En A : Si : plate-forme sibérienne; QE : Queen Elizabeth Island et Yu : Yukon. En B : GS : Groenland et Spitzberg ; Sc : Ecosse ; NW : Nord-ouest Européen ; CB : Carpates-Balkans; PB : Bassin Parisien *sensu lato*; Mk : Mecsek; SNW : sud ouest européen; Lu : bassin lusitanien ; AA, régions sud et austro-alpines; AI : Apennins-Iles ioniennes ; PC : Peloritaniens-calabrais; TS : Tunisie-Sicile; SW : sud-ouest de la Téthys; HA : Haut-Atlas marocain. (D'après Dera 2010).

C. La base de données du Carixien

D'un point de vue stratigraphique, cette base de données se concentre sur l'intervalle du Pliénbachien inférieur (figure 6). La dénomination française de Carixien sera utilisée dans la suite de ce travail pour permettre une différenciation simple entre les deux bases de données. L'ensemble des espèces d'ammonites présentes dans cet intervalle ont été de nouveau étudiées par Jean-Louis Dommergues et Christian Meister pour déterminer la validité des espèces, leur occurrence, leur localisation ainsi que leur relation phylogénétique. Sur 495 espèces nominales enregistrées dans la

Age	Zone	Sous-zone	numerical age (Ma)	
TOARCIAN	Late	Aalenian	Fluitans	174.1 ±1.0 Ma
			Mactra	
		Pseudoradiosa	Pseudoradiosa	176.6 Ma
			Levesquei	
		Dispansum	Gruneri	177.6 Ma
			Insigne	
		Thouarsense	Fallaciosum	178.5 Ma
	Fascigerum			
	Striatulum			
	Bingmanni			
	Middle	Variabilis	Vitiosa	180.5 Ma
			Illustris	
			Variabilis	
		Bifrons	Bifrons	180.7 Ma
Sublevisoni				
Early	Serpentinum	Falciferum	181.2 Ma	
		Elegantulum		
	Tenuicostatum	Semicelatum	182.7 Ma	
		Paltus		
PLIENSBACHIAN	Late	Spinatum	Hawskerense	183.0 Ma
			Apyrenum	
		Margaritatus	Gibbosus	184.2 Ma
			Subnodosus	
	Early	Davoei	Figulinum	187.0 Ma
			Capricornus	
			Maculatum	
		Ibex	Luridum	187.7 Ma
			Valdani	
			Masseanum	
Jamesoni	Jamesoni	188.5 Ma		
	Brevispina			
	Polymorphus			
	Taylori			
			190.8 ±1.0 Ma	

Figure 6 : Echelle chronostratigraphique situant le Carixien (Pliensbachien inférieur). Les âges numériques sont issus la charte chronostratigraphique GTS 2012 (Gradstein *et al.* 2012). Le rectangle rouge délimite l'intervalle du Carixien (Pliensbachien inférieur).

littérature, 214 espèces ont été considérées comme valides pour cet intervalle (Dommergues *et al.* 2009). Pour comparaison le même intervalle dans la base de données du Pliensbachien-Toarcien compte 245 espèces, avec 154 espèces identiques entre les deux bases de données. D'un point de vue temporel, cette base de données permet une approche très fine puisque le Carixien possède une des plus hautes résolutions avec une division en 3 zones et 10 sous-zones (Dommergues 1997, Page 2003).

L'aire géographique couverte par ce jeu de données correspond à la Téthys occidentale et ses confins, soit une surface d'environ 10^7 km². Les espèces de la base de données sont ainsi distribuées dans un total de 104 localités réparties dans 4 provinces (Nord-ouest européenne, Méditerranéenne sens stricte, Pontiques et Austroalpine) sont ainsi recensées (Dommergues *et al.* 2009, figure 7). La base de données du Carixien couvre donc un domaine spatio-temporel plus restreint que la base de données du Pliensbachien-Toarcien, mais présente l'avantage d'une plus grande précision stratigraphique et paléogéographique. Durant cet intervalle, les organismes marins et particulièrement des ammonites montrent un provincialisme des faunes marqué et des variations significatives de la diversité spécifique et de la disparité morphologique (Doyle 1994, Meister & Stampfli 2000, Dommergues *et al.* 2001, Dommergues *et al.* 2009, Dera *et al.* 2010).

Cette base de données permet d'analyser la distribution phylogénétique des extinctions dans un contexte où les extinctions observées peuvent être qualifiées d'extinction de fond (*sensus* Raup & Sepkoski 1982, Jablonski 1986, 2001).

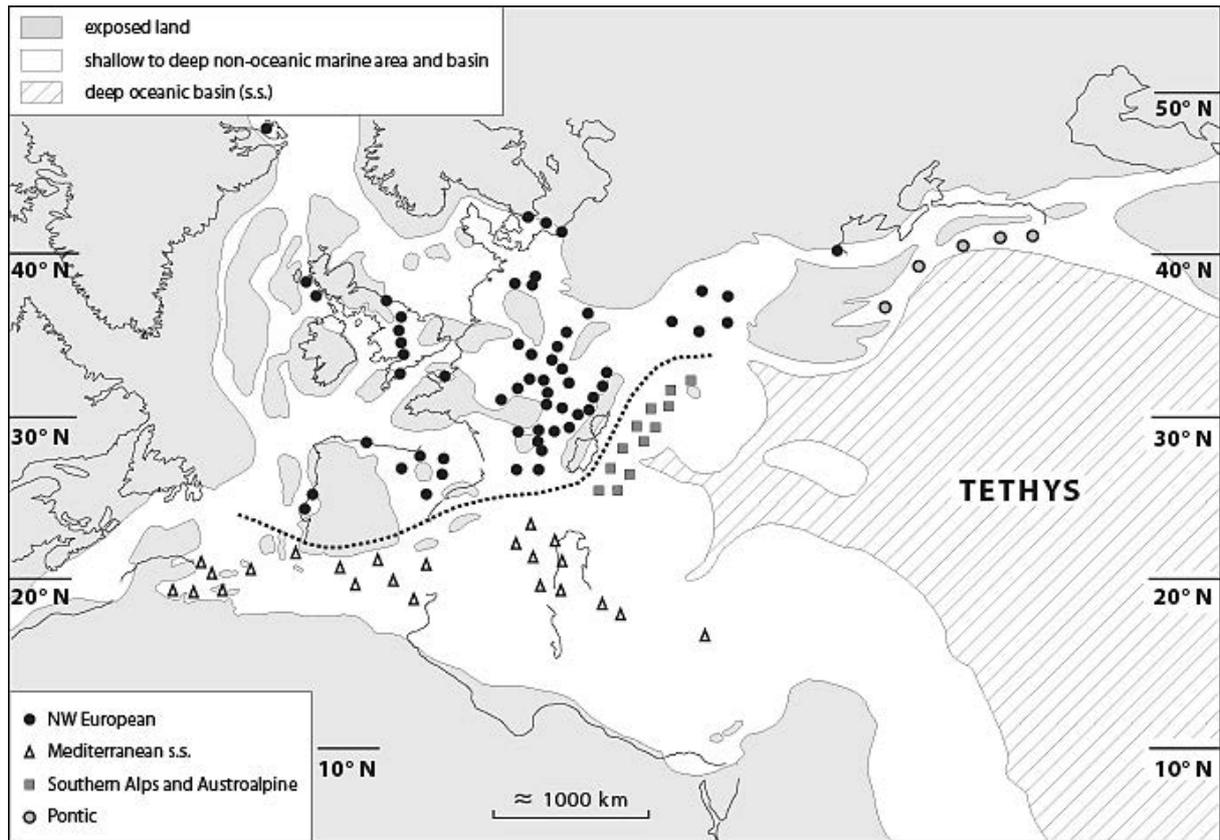


Figure 7 : Situation paléogéographique de la Téthys occidentale et des zones adjacentes au Carixien (à partir de Thierry *et al.* 2000, modifié) et répartition des 104 localités dans lesquelles se distribuent les différentes ammonites de la base de données du Carixien. Les différentes provinces, nord-ouest européen, Austroalpines, Méditerranéenne sens-strict S.S. et Pontiques sont distinguées par des symboles différents. (D'après Dommergues *et al.* 2009)

D. Nouveaux apports aux bases de données

1. Les données d'extinctions

Les deux bases de données sur lesquelles nous appuyons notre travail ont déjà été utilisées dans l'étude de la dynamique de la biodiversité pour la base de données du Plienbachien-Toarcién (Dera *et al.* 2010, Dera *et al.* 2011) ou l'analyse paléogéographique des espèces d'ammonites pour la base de données du Carixien (Dommergues *et al.* 2009). Dans le cadre de ce travail, le LAD (Last Appearance Datum) de chaque espèce est employé comme proxy de l'extinction de l'espèce à l'échelle de la zone et de la sous-zone. Les espèces présentes dans une zone (ou sous-zone) mais absentes de la suivante sont considérées comme éteintes durant l'intervalle de temps en question (figure 8A). Les données d'extinctions utilisées dans ce travail sont donc basées sur des extinctions effectives et non pas un risque ou un taux d'extinction. Dans chaque zone et sous-zone, les données d'extinctions sont résumées sous la forme d'un vecteur dans lequel les espèces éteintes sont codées par

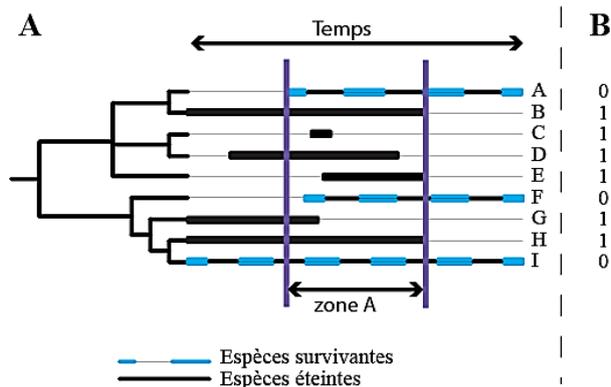


Figure 8 : Détermination des extinctions et des survies sur un exemple simple. En A : Phylogénie et durées de vies des espèces. Les espèces B, C, D, E, G et H dont la LAD se situe dans la zone A sont considérées comme éteintes durant cet intervalle. Les autres espèces (durées de vie en pointillées) sont alors considérées comme survivantes. En B : vecteur d'extinctions associé à la zone A.

1 et les espèces non-éteintes ou survivantes sont codées par 0 (figure 8B). La variable « extinction » est donc considérée comme une variable binaire.

Le clade des ammonites est le groupe principalement utilisé pour définir les unités biostratigraphiques (zones et sous-zones) de l'intervalle du Jurassique inférieur (Dommergues *et al.* 1997). Dans ce cas l'utilisation des LAD pour définir les extinctions au sein des unités biostratigraphiques pourrait conduire à un raisonnement circulaire. Nous traiterons donc spécifiquement de cette question en évaluant l'influence potentielle des espèces utilisées en stratigraphie dans le signal phylogénétique des extinctions (Chapitre 3.IV).

2. Phylogénies des ammonites

L'apport majeur à ces bases de données est la proposition d'une phylogénie résumant les relations de parenté entre toutes les espèces d'ammonites du Toarcien et du Pliensbachien inférieur. En effet, l'analyse fine de la morphologie et la révision de l'affiliation taxinomique de la totalité des espèces nous permettent de proposer pour chacune des deux bases de données une hypothèse phylogénétique. Pour les établir, deux options ont été choisies : (1) les relations phylogénétiques des ammonites sont définies en utilisant l'espèce comme unité taxinomique opérationnelle (OTU) et non les genres ou une autre catégorie taxinomique de plus haut rang et (2) la reconstruction phylogénétique se détache au maximum de la stratigraphie et de la répartition géographique des espèces et se rapproche d'une méthode cladistique basée sur l'analyse des caractères morphologiques et sur la présence d'apomorphies (Hennig 1966). Les approches cladistiques pour déterminer les relations phylogénétiques chez les ammonites ne sont pas très répandues (Rouget 2002, Rouget *et al.* 2004, Neige *et al.* 2007). Les coquilles de ces céphalopodes présentent pourtant un nombre important de caractères morphologiques pouvant être utilisés dans une reconstruction phylogénétique (Rouget 2002, Rouget *et al.* 2004). Cependant, considérant le nombre de corrélations possible entre les différents caractères et la fréquence élevée de convergence qui découle de l'échelle d'étude et du nombre d'espèces à prendre en compte, nous avons renoncé à une approche cladistique formelle.

La méthodologie de travail permettant de proposer un cadre phylogénétique à l'échelle des espèces est identique pour les 2 bases données. Elle est établie par Jean-Louis Dommergues et Pascal Neige pour la base de données du Pliensbachien-Toarcien et Jean-Louis Dommergues et Christian Meister pour la base de données du Carixien. Ces reconstructions phylogénétiques reposent en partie sur de nombreux travaux publiés permettant de poser un cadre phylogénétique pour les grands clades (par exemple : Donovan *et al.* 1981, Tintant et Mouterde 1981, Guex 1987, Page 1996). Parmi les hypothèses phylogénétiques les plus récemment publiées, celles établissant les clades monophylétiques ont été privilégiées.

Pour les deux bases de données, la racine de la phylogénie est une polytomie de 3 grands clades. Les deux clades les plus diversifiés sont les Phylloceratida (composé des Juraphyllitidae et des Phylloceratidae) et les Psiloceratida qui comprennent notamment les Lytoceratoidea et les Eodeoceratoidea (Guex 1982, Guex 1987, Page 1996, Dommergues 2002). Les Aequilobida forment le troisième clade qui contient la famille des Sinuiceratidae (annexe 1). Ce groupe, peu diversifié, ne concerne que 2 genres et 4 espèces et disparaît à la fin de la zone à Ibex lors du Carixien. Aucune étude formelle n'a permis de démontrer qu'il pouvait être rattaché au Phylloceratida ou au Psiloceratida (Billota 2010).

De la même façon, la formalisation des relations de parenté des super-familles et familles composant ces clades s'appuie sur un travail d'étude bibliographique (e.g. Donovan *et al.* 1981, Tintant et Mouterde 1981, Page 1996). Cependant, si la définition des différents clades est relativement bien admise par ces auteurs, les relations phylogénétiques entre les clades restent souvent indéterminées. Lorsque le lien phylogénétique entre deux clades n'est appuyé par aucun élément morphologique ni aucun travaux publiés, les clades sont gardés en polytomies. C'est par exemple le cas des familles au sein des Eoderoceratoidea (voir Dommergues et Meister 1999).

Les liens entre les espèces à l'intérieur des genres et des familles sont encore plus difficiles à établir, afin d'obtenir une hypothèse phylogénétique homogène, la méthodologie employée est identique au sein de toutes les familles et les genres d'ammonites. A partir d'une polytomie reliant l'ensemble des espèces de la famille ou du genre, le maximum de liens phylogénétiques entre les espèces est dégagé à partir de deux types d'informations : (1) les analyses et hypothèses phylogénétiques préexistantes issues de la littérature (voir par exemple : Gabilly 1976, Howarth 1992, Neige & Rouget 2002 pour les Hildoceratidae et les Harpoceratinae, et Rouget 2002 pour le genre *Dayiceras*) ; et (2) une analyse rigoureuse des caractères morphologiques des types et figurés. Si aucune de ces deux informations ne permet de déterminer une relation phylogénétique formelle, alors la polytomie est conservée.

Ces phylogénies sont donc une formalisation des relations phylogénétiques entre les grands clades bien établis des ammonites Pliensbachien et du Toarcien avec une révision de la position taxinomique de chaque espèce au sein de ces grands clades. L'hypothèse phylogénétique associée à la

base de données du Pliensbachien-Toarcien concerne uniquement les espèces présentes de la zone à Jamesoni jusqu'à la zone à Bifrons, les espèces présentes au-delà de cette zone ne sont pas prise en compte. Cette limite permet de couvrir la crise d'extinction de second ordre du Toarcien (Macchioni & Cecca 2002, Cecca & Macchioni 2004, Dera *et al.* 2009, 2010) ainsi que le retour à une richesse spécifique au moins aussi importante qu'avant la crise (Dera *et al.* 2009). Certains taxons très diversifiés du Toarcien supérieur tels que les Hammatoceratidae ne sont donc pas intégrés dans cette hypothèse phylogénétique.

L'approche précédemment décrite permet donc d'éliminer les groupes paraphylétiques et de travailler à partir d'une hypothèse phylogénétique basée sur des groupes monophylétiques reconnus. En outre, l'hypothèse phylogénétique obtenue admet un certain nombre de polytomies reflétant notre incapacité à formuler une hypothèse phylogénétique entièrement résolue. Cette stratégie nous paraît adaptée pour éviter l'introduction de relations phylogénétiques faiblement étayées.

Les branches des arbres phylogénétiques obtenus ne portent pas d'information de temps ou de vitesse d'évolution. Toutes les espèces (les feuilles des arbres) sont donc placées à la même distance de la racine avec une distance inter-espèces toujours réduite au minimum, la distance entre les espèces les plus proches correspondant à une distance d'une unité (voir figure 9). L'information de distance phylogénétique entre les espèces dans ce type de phylogénie s'apparente alors à celle contenue dans un cladogramme. Il est à la fois possible de déterminer rapidement quelles espèces sont les plus étroitement apparentées mais également quelles sont les relations entre les grands clades d'ammonites. Les phylogénies du Carixien et du Pliensbachien-Toracien, particulièrement volumineuses, sont disponibles en format « .pdf » dans l'annexe 1 et 2. Ces figures reprennent les relations phylogénétiques entre les espèces ainsi que les principaux groupes phylogénétiques.

3. Utilisation de la phylogénie dans un contexte temporel

La particularité de notre travail est de suivre la distribution phylogénétique des extinctions sur plusieurs millions d'années. Les intervalles géologiques choisis sont divisés en zones et elles-mêmes divisées sous-zones. Le but de notre étude étant de comparer la distribution phylogénétique des espèces s'éteignant dans les zones et sous-zones successives, les phylogénies utilisées doivent donc uniquement refléter les relations de parenté entre les espèces réellement présentes durant la zone ou la sous-zone étudiée. Pour chaque zone temps, on retire donc de l'arbre phylogénétique global les espèces qui sont absentes de la zone. La longueur des branches de l'arbre sont remaniées pour que les distances phylogénétiques entre les espèces ne dépendent que des espèces présentes.

Un exemple est proposé en figure 9 : à partir de la phylogénie globale (figure 9A), les espèces absentes de la zones A (espèces I à N, figure 9B) et de la zone B (espèces B à G, figure 9C) sont retirées des phylogénies de chaque zone de temps.

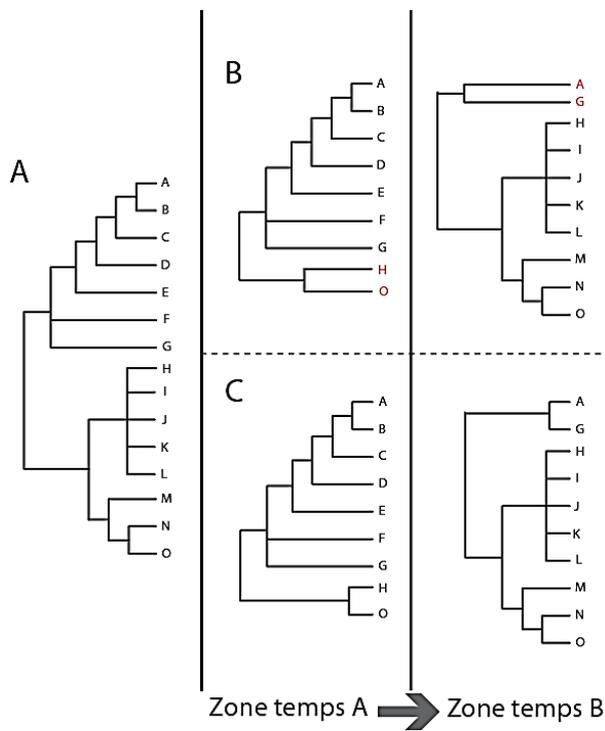


Figure 9 : Différents types de construction des phylogénies en fonction de la zone temps où l'on observe la communauté. En A : l'arbre phylogénétique global. En B : la topologie des relations phylogénétiques n'est pas modifiée. En C : la topologie est modifiée.

En B : Les espèces sont retirées mais la topologie n'est pas modifiée. En C : la topologie est modifiée. Avant que la topologie ne soient modifiées (figure 9B), la phylogénie est construite avec un a priori, c'est-à-dire que la distance entre les espèces prend en compte les espèces qui n'apparaîtront que plus tard dans la zone temps B (par exemple, les espèces M et N). Dans le deuxième cas (figure 9C), dans chaque zones temps la distance entre les espèces varient en fonction de la zone où l'on se trouve, par exemple la distance entre A et G est supérieure à la distance entre H et O dans la zone de temps A tandis que on observe l'inverse dans la zone temps B ($AG < HO$). La distance entre les espèces est donc relative à l'intervalle de temps considéré.

III. Outils statistiques

A. Spécificité d'une étude sur notre jeu de données

L'utilisation d'une hypothèse phylogénétique pour étudier la dynamique des extinctions au sein d'un groupe fossile est une démarche qui lance plusieurs défis. Les spécificités de notre jeu de données sont fréquemment rencontrées lorsque l'on étudie les groupes fossiles mais peuvent aussi se poser sur des données actuelles (Loockwood *et al.* 2002, Webb *et al.* 2002, Fritz & Purvis 2010). Les indices statistiques doivent pouvoir prendre en compte les particularités de nos jeux de données tels que les polytomies ou encore l'absence d'information sur les longueurs de branches

Certains indices statistiques, tel que le λ de Pagel (Pagel 1999), sont développés pour prendre en compte la phylogénie dans les études comparatives. Ils sont adaptés pour être utilisés sur des arbres

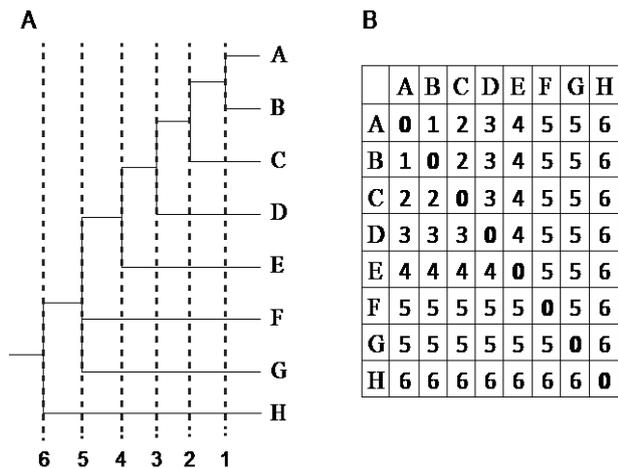


Figure 10 : En A : Arbre phylogénétique coupé à chaque niveau nodal. Ces divisions permettent de déterminer 6 niveaux phylogénétiques. La distance entre chaque niveau phylogénétique est toujours d'une unité. En B : matrice résumant les distances phylogénétiques entre les espèces

phylogénétiques entièrement résolus et pour lesquels les distances phylogénétiques sont issues de données moléculaires. Cela nécessite cependant que toutes les espèces de l'arbre soient séquencées pour au minimum un gène et que le taux de changement moléculaire du gène sélectionné soit le même dans les différentes lignées. Ces conditions sont actuellement impossibles à remplir pour les études à grande échelle portant sur des espèces actuelles (Webb 2000, Bininda-Emonds *et al.* 1999) et a fortiori sur des espèces exclusivement fossiles comme les ammonites. Les indices sélectionnés pour être appliqués à nos jeux de données devront donc utiliser des distances phylogénétiques entre les

espèces basées sur la topologie de la phylogénie. Différentes méthodes sont utilisées pour obtenir des distances phylogénétiques en l'absence de données moléculaires. Celle choisie dans ce travail s'inspire de l'approche de Warwick & Clarke (1995) qui proposent d'utiliser la classification linnéenne (espèce, genre, famille, ordre) pour déterminer la « distance taxinomique » entre les espèces lorsque les longueurs de branche ne sont pas disponibles. Il est également possible de calculer des distances phylogénétiques en se basant sur le nombre de nœuds séparant les espèces pour déterminer la proximité phylogénétique entre les taxons notamment lorsque la phylogénie ne peut pas être calibrée sur le temps (Izsák & Papp 1995, Clarke & Warwick 1998, Ricotta 2004, Corey & Waite 2008). Dans nos calculs, les distances phylogénétiques entre deux espèces sont déterminées en fonction de la profondeur du nœud qui les relie, la racine de l'arbre correspond au nœud le plus profond (figure 10A). Les distances ainsi calculées peuvent ensuite être résumées dans une matrice dite « matrice de proximité phylogénétique » (figure 10B).

B. Quels indices peuvent être utilisés pour détecter un groupement phylogénétique des extinctions ?

1. Une approche reconnue : Le *I* de Moran

Le *I* de Moran (Moran, 1950) est un indice statistique initialement conçu pour évaluer une autocorrélation spatiale (corrélation d'une variable par elle-même) pour des variables quantitatives (Legendre & Legendre 1998). Dans ce contexte, le *I* de Moran permet de détecter une structure spatiale non aléatoire des données. Dans une étude phylogénétique, la distance géographique entre les

espèces est remplacée par leur proximité phylogénétique (Gittleman & Kot 1990). La formule du I de Moran dans ce contexte est la suivante :

$$I = \frac{n}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}} * \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (z_i - \bar{z})(z_j - \bar{z})}{\sum_{i=1}^n (z_i - \bar{z})^2}$$

N : nombre total de taxons

z : valeur de la variable (extinction=1 ou survie=0 si l'on étudie les extinctions, et inversement si l'on étudie les survies)

w_{ij} : Proximité taxinomique ou phylogénétique entre les taxons i et j .

Les valeurs de cet indice sont comprises entre -1 et +1 bien que dans certains cas extrêmes des valeurs inférieures à -1 et supérieures à +1 puissent être obtenues (Legendre et Legendre 1998). Une valeur nulle indique une distribution aléatoire du trait au sein de la phylogénie et plus l'indice est

proche de +1, plus les taxons porteurs du trait sont phylogénétiquement proches.

La significativité de la valeur de l'indice peut être testée de deux manières différentes ; soit par comparaison avec une distribution normale lorsque le trait étudié est quantitatif (Gittleman & Kot 1990, Gittleman *et al.* 1998) ou par rapport à un modèle nul pour n'importe quel type de trait (Lockwood *et al.* 2002, Corey & Waite 2008). Dans le cas de la distribution phylogénétique des extinctions, le trait étudié est binaire (éteint ou non), il est donc plus approprié de tester la significativité par comparaison avec un modèle nul (Lockwood *et al.* 2002, Diniz-Filho 2004). Dans notre étude, le modèle nul est obtenu par 1000 permutations aléatoires des extinctions en gardant le nombre d'extinction constant. La valeur du I de Moran observée est ensuite comparée avec la distribution des valeurs prises par le I de Moran à chaque permutation.

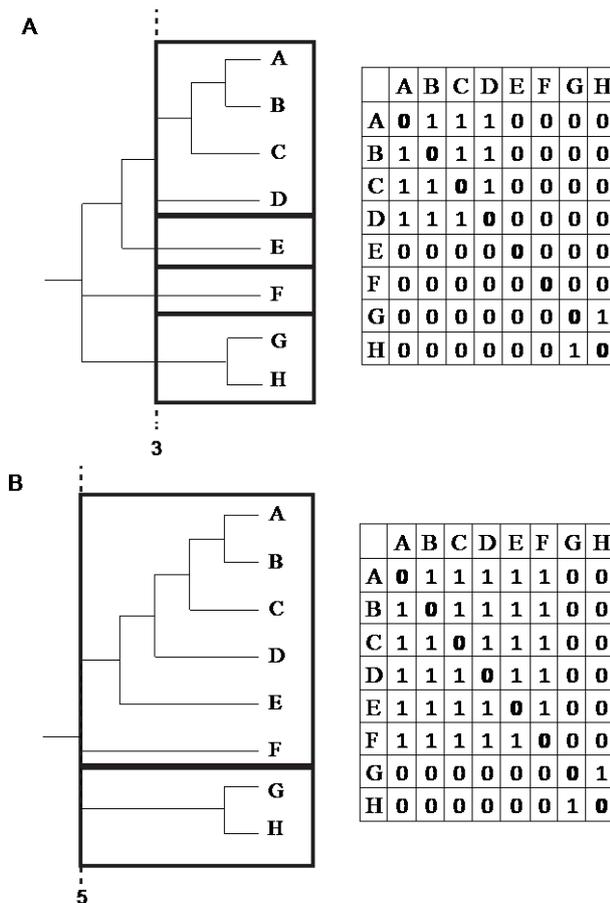


Figure 11 : Matrice de proximité phylogénétique pour le calcul du I de Moran en corrélogramme. En A pour le 3^{ème} niveau phylogénétique et en B pour le 5^{ème} niveau phylogénétique.

L'emploi du I de Moran dans un cadre phylogénétique a été proposé pour la première fois par Gittelman et Kot (1990). Le I de Moran est représenté par un corrélogramme donnant sa valeur pour chaque classe de distance, une approche inspiré directement de l'utilisation de cet indice en analyse spatiale (Legendre et Legendre 1998). L'indice est calculé soit pour chaque niveau taxinomique disponible (Lockwood *et al.* 2002) ou pour différentes classes de distances (Corey & Waite 2008). Dans ce travail nous déterminerons les niveaux phylogénétiques en coupant la phylogénie à chaque profondeur de nœud (figure 11). Le niveau phylogénétique le plus proche de la racine est considéré comme le niveau le plus profond. La proximité phylogénétique (W_{ij}) se mesure alors sous la forme binaire pour chaque niveau phylogénétique : 1 pour les espèces appartenant au même taxon et 0 pour les autres (figure 11).

La significativité de la valeur obtenue est testée pour chaque niveau phylogénétique, par un modèle nul. Les corrélogrammes indiquent donc les profondeurs phylogénétiques pour lesquelles les extinctions sont significativement groupées sur la phylogénie. Leur principal inconvénient est qu'ils ne permettent pas de comparer rapidement des jeux de données différents comme pourrait le faire un indice standardisé livrant une seule valeur pour l'ensemble de la phylogénie.

L'obtention d'une valeur unique de l'indice pour l'ensemble de l'information phylogénétique est déjà une problématique posée par les premiers modèles d'autocorrélations phylogénétique de Cheverud *et al.* (1985). Dans ce but, Upton and Fingleton (1985) proposent une généralisation du I de Moran pour mesurer la part héritable d'un trait. L'indice n'est plus utilisé pour chaque classe de distance mais sur l'ensemble des distances phylogénétiques. La matrice W_{ij} correspond alors à la proximité phylogénétique entre les taxons i et j . Sous cette forme le I de Moran donne une valeur unique d'autocorrélation phylogénétique pour l'ensemble de la phylogénie. Associé à un test statistique, cet indice permet de visualiser rapidement des résultats sur plusieurs jeux de données. Cependant, dans la mesure où le I de Moran n'est pas standardisé, la valeur obtenue ne devrait pas être comparée directement entre jeux de données. Cet indice est notamment sensible au nombre d'espèces total (Roy *et al.* 2009) ainsi qu'à la prévalence du trait dans la phylogénie (Lockwood *et al.* 2002). La matrice de proximité phylogénétique W_{ij} peut se présenter sous différentes formes. Par exemple, la proximité phylogénétique entre deux taxons peut correspondre simplement à l'inverse ou au complément de la distance phylogénétique les séparant ($1/d_{ij}$, Moran 1950 ; et $1-d_{ij}$, Paradis 2006, respectivement). Dans notre cas, les distances phylogénétiques entre les espèces ne sont pas des valeurs quantifiées au niveau temporel ni au niveau évolutif, nous avons donc choisi une matrice s'appuyant sur la topologie de l'arbre. Dans cette matrice, la proximité phylogénétique entre deux espèces est basée sur le nombre de nœuds ou sur la longueur des branches du plus court chemin reliant ces deux espèces (Pavoine *et al.* 2008). La valeur du I de Moran généralisé obtenue à l'aide de cette matrice est, de la même manière que pour l'étude en corrélogramme, testée par rapport à un modèle nul obtenu avec 1000 permutations des extinctions sur les branches de la phylogénie.

2. Une approche employée pour les données fossiles : Co-extinction et coefficients de corrélation de Pearson.

Roy *et al.* 2009 proposent d'utiliser le coefficient de corrélation de Pearson (r) pour étudier la distribution phylogénétique des extinctions chez les bivalves fossiles. Leur étude s'étend du début du Jurassique jusqu'à la fin du Tertiaire mais ne se concentre que sur un seul niveau taxinomique (genres au sein des familles). Cette étude est relativement proche de notre problématique dans la mesure où elle porte sur un groupe fossile et observe la variation de la distribution phylogénétique des extinctions sur plusieurs intervalles de temps successifs. Afin d'exploiter au mieux l'information phylogénétique disponible, nous proposons ici d'utiliser le r de Pearson avec des corrélogrammes d'une manière semblable à celle employée pour le I de Moran. Il est alors possible d'étudier le signal phylogénétique à tous les niveaux taxinomiques ou phylogénétiques. Le r de Pearson et le I de Moran sont deux indices proches, car ils correspondent à un rapport de covariance / variance qui prend toujours (r de Pearson) ou le plus souvent (I de Moran) des valeurs dans l'intervalle $[-1, +1]$ (Legendre & Legendre 1998). Toutefois, le I de Moran est un indice d'autocorrélation, pondéré par une matrice de poids (la matrice W_{ij}). Le r de Pearson quant à lui n'est pas un indice d'autocorrélation. Dans l'étude de Roy *et al.* (2009) et dans le présent travail, il mesure la corrélation entre deux matrices de similarité, l'une

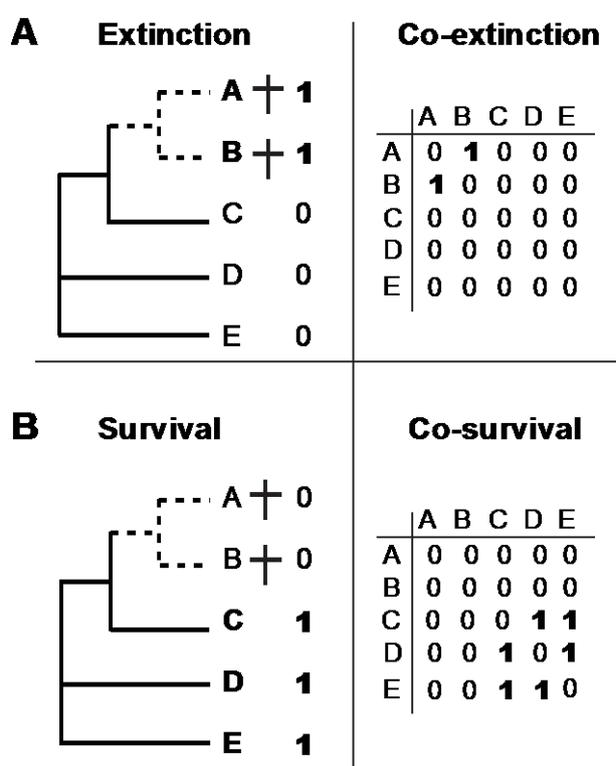


Figure 12 : Matrices de co-extinction et co-survie sur un même exemple de phylogénie de cinq espèces (A-E) dont espèces A et B sont éteintes (croix). Les deux matrices diffèrent dans leur structure quand les extinctions ou les survies sont codées par des "1". (d'après Hardy *et al.* 2012)

contenant l'information taxinomique (taxons dans le même clade ou non) et l'autre comprenant des données de co-extinctions (taxons éteints au même moment ou non, figure 12A). Cette approche mesure ainsi la corrélation entre deux variables binaires. Contrairement aux autres indices statistiques décrits ici qui mesurent un signal phylogénétique global du trait, cet indice distingue le signal phylogénétique donné par les extinctions de celui donné par les survies, notamment parce que la structure de la matrice de co-extinction diffère de celle de la survie (figure 12).

Dans ce cas particulier, le r de Pearson peut être calculé sous sa forme modifiée du coefficient ϕ ou ϕ de Pearson, spécialement conçu pour corréler deux variables binaires. Cependant, il est important de noter que le choix entre le r et le ϕ de Pearson n'est qu'un problème de terminologie et de facilité de

calcul. En effet, le ϕ de Pearson n'est pas un indice différent du r de Pearson mais juste une modification de celui-ci, les valeurs obtenues avec l'un ou l'autre sur des variables binaires seront donc parfaitement identiques (Legendre & Legendre 1998). La différence fondamentale entre les deux indices tient au test statistique qui les accompagne : le ϕ de Pearson ne doit pas être testé par rapport à une loi normale, il est généralement testé avec un test du χ^2 ou contre un modèle nul. Nous avons choisi cette seconde méthode dans le cadre de ce travail, le modèle nul est construit comme pour le I de Moran à partir de 1000 permutations des extinctions. Le coefficient de corrélation de rangs de Spearman (ρ), corrigé pour les ex-aequo peut également être utilisé (Legendre & Legendre 1998). On peut montrer que pour une variable binaire, le ρ de Spearman prend des valeurs identiques à celles obtenues avec le ϕ de Pearson. Dans notre étude, nous avons choisi de faire appel au coefficient ϕ de Pearson pour souligner l'état binaire des variables

Le ϕ de Pearson permet de tester la corrélation entre deux variables binaires, mais il présente l'inconvénient de ne pas être applicable à l'ensemble de la phylogénie. La comparaison directe entre jeux de données et notamment sur plusieurs intervalles de temps est donc plus difficile.

3. Une approche globale et adaptée au trait binaire : Le D de Fritz & Purvis (2010)

Plus récemment, Fritz & Purvis (2010) ont proposé un indice, D , pour mesurer le signal phylogénétique des caractères binaires tels que les extinctions. Cet indice n'utilise pas directement l'information de distance phylogénétique (bien que celle-ci puisse être prise en compte) mais est plutôt basé sur la topologie de l'arbre. Dans leur étude Fritz & Purvis (2010) appliquent cet indice D à la distribution phylogénétique du risque d'extinction chez les mammifères. Leur proposition se fonde sur des études antérieures qui ont utilisé la somme des différences du trait entre les taxons voisins pour évaluer la distribution phylogénétique des risques d'extinction (Sjöström & Gross 2006, Davies *et al.* 2008).

La formule du D telle que proposée par Fritz & Purvis (2010) est la suivante :

$$D = \frac{\sum d_{\text{obs}} - \overline{\sum d_{\text{b}}}}{\sum d_{\text{r}} - \overline{\sum d_{\text{b}}}}$$

Pour calculer l'indice D , un score de 1 est attribué à chaque espèce portant le trait et un score de 0 pour celles chez qui le trait est absent. Un score est ensuite calculé pour chaque nœud de l'arbre en fonction du score de ses descendants (figure 13).

La somme de ces scores, correspondant à la somme des différences entre clades voisins observée dans l'échantillon ($\sum d_{\text{obs}}$) est ensuite comparée avec celle attendue avec un modèle aléatoire

(Σd_r) puis celle attendue selon un modèle évolutif brownien (Σd_b). Suivant les recommandations de Fritz & Purvis (2010), ces modèles sont respectivement générés après 1000 permutations aléatoires des extinctions et 1000 simulations de l'évolution du trait selon un mouvement brownien.

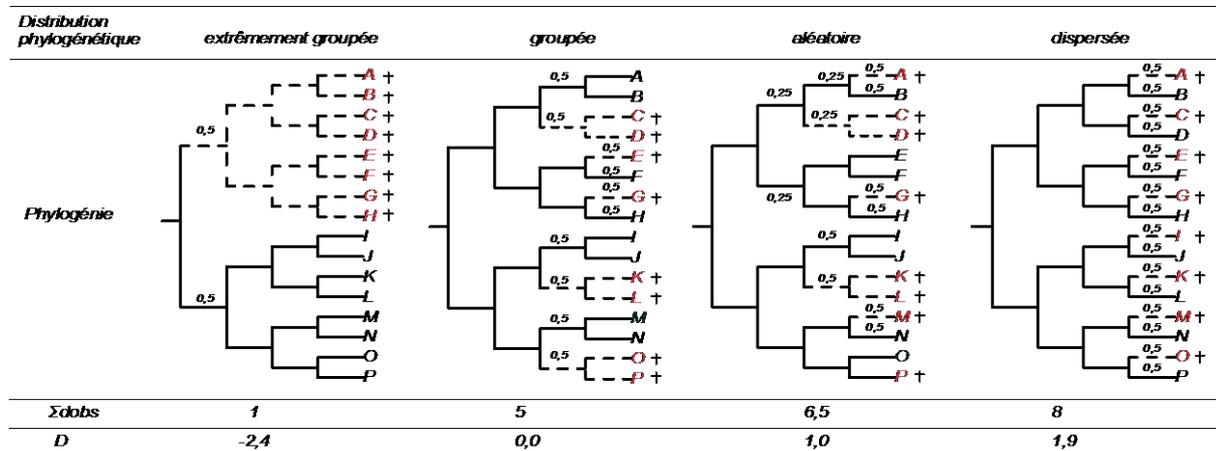


Figure 13: Calcul du D de Fritz & Purvis (2010) pour différentes distributions phylogénétiques des extinctions. Les espèces éteintes sont marquées d'une croix. Sur les feuilles de la phylogénie, les espèces éteintes ont une valeur de 1 et les espèces survivantes de 0. La valeur de chaque nœud est ensuite calculée comme la moyenne des valeurs de ses descendants. La somme des différences (Σd_{obs}) et la valeur de D sont données pour chaque type de distribution (modifiée d'après Fritz & Purvis 2010).

Les valeurs de D seront proches de 1 pour un trait binaire distribué aléatoirement sur la phylogénie, et de 0 lorsque le trait binaire a évolué selon un modèle brownien. Le modèle brownien est considéré par les auteurs comme une distribution phylogénétiquement groupée du trait, ainsi un résultat inférieur à 0 correspond à une distribution extrêmement groupée. L'utilisation d'un modèle brownien pour simuler l'évolution d'un caractère aussi complexe que l'extinction est basée sur l'hypothèse que l'extinction, qui n'est pas un trait évolutif au sens strict, est directement corrélée à des caractères dont la résultante combinatoire l'est.

Cette statistique est présentée par Fritz et Purvis (2010) comme indépendante de la prévalence du trait ainsi que de la taille et de la topologie des arbres. La somme des différences est en effet standardisée par la moyenne des sommes des différences attendues lorsque la distribution du trait est aléatoire ($\overline{\Sigma d_r}$) ou lorsqu'elle est brownienne ($\overline{\Sigma d_b}$). Cette standardisation permet une comparaison directe de la force du signal entre jeux de données, et cette propriété est particulièrement intéressante dans le cadre de notre étude qui traite d'intervalles géologiques successifs. Néanmoins, Fritz et Purvis (2010) notent que leur indice présente une forte variation de sa valeur et une puissance statistique réduite pour les petits arbres (<25 taxons), pour les arbres combinant une taille relativement petite (moins de 50 taxons) avec une très forte ou très faible prévalence du trait, et pour les arbres avec une faible résolution phylogénétique (<70%, mesurée par le nombre de nœuds dans l'arbre étudié divisé par leur nombre dans l'arbre entièrement résolu).

4. Une approche originale: Analyse en coordonnées principales et régression.

Le but de cette section n'est pas de proposer un nouvel indice statistique mais d'explorer d'autres méthodes existantes. Nous avons choisi d'explorer plus avant la méthode proposée par Diniz-Filho *et al.* (1998) pour tester le rôle des relations phylogénétique dans la distribution des extinctions. Cette méthode nous a paru originale principalement parce qu'elle permet d'obtenir un indice de corrélation phylogénétique en considérant chaque espèce comme un point indépendant grâce aux coordonnées spatiales obtenues par une analyse en coordonnées principales (PcoA). En effet, toutes les méthodes présentées précédemment testent la distribution phylogénétique des extinctions en considérant les espèces deux à deux, soit avec une matrice de distances phylogénétiques (Lockwood *et al.* 2002), soit avec une matrice de co-extinctions (Roy *et al.* 2009), soit encore avec la somme des différences entre les espèces (Fritz & Purvis 2010). De plus, Diniz-Filho *et al.* (1998) montrent que, contrairement aux modèles d'autorégression, cette méthode est satisfaisante quand la distribution du trait est faiblement expliquée par les relations phylogénétiques entre les espèces. Enfin, elle est relativement peu contrainte par la matrice de distances utilisées (Diniz-Filho *et al.* 1998, Desdevises *et al.* 2003) et notamment elle peut être directement dérivée prendre la forme d'une matrice de distances dérivées de la topologie de l'arbre (Desdevides *et al.* 2003). Dans les paragraphes suivants, nous expliquerons quelle est la méthodologie précise employée et quels sont les ajustements réalisés pour pouvoir utiliser cette approche dans le cas particulier de l'étude de la distribution phylogénétique des extinctions.

Calcul et test du coefficient de détermination R^2

Etape 1 – Analyse en coordonnées principales (PcoA)

Les coordonnées de chaque espèce dans un espace phylogénétique sont obtenues en appliquant une PcoA à la matrice de proximité phylogénétique (Diniz-Filho *et al.* 1998). Dans notre étude, les matrices de distances correspondent à des matrices de distances patristiques directement déduites de la phylogénie (figure 10B). Une analyse en coordonnées principales (PCoA) est réalisée sur cette matrice. Dans cette analyse, chaque coordonnée principale (appelée PC *sensu* Desdevises *et al.* 2003) est classée par ordre décroissant par rapport à la part de variance expliquée, de PC1 à PC n-1 (avec n=nombre d'espèces). Les arbres phylogénétiques, simulés ou réels, sur lesquels sera appliquée la méthode sont tous des arbres ultramétriques. Par définition une matrice de distances patristiques sur des arbres ultramétriques permet d'obtenir une matrice de distances phylogénétiques euclidiennes (Pavoine *et al.* 2005, Matsen 2008). Les valeurs propres obtenues seront donc toutes positives et aucune correction n'est nécessaire pour utiliser directement la PCoA sur les matrices de distances.

Etape 2 – Sélection des axes significatifs

La sélection axes c'est à dire des coordonnées principales (PC) retenues pour l'analyse est une étape clé. Le nombre d'axes retenus doit être le plus petit possible mais capturer le plus d'information par rapport aux distances originales. Dans notre étude, nous proposons de comparer deux approches. La première, nommée R^2_{mtl} , est basée sur un consensus entre le pourcentage d'inertie et la corrélation entre les distances observées et celles obtenues après la transformation par la PCoA. Nous sélectionnons les axes qui représentent une inertie d'au moins 80% et dont le coefficient de corrélation obtenu par un test de Mantel entre les matrices de distances est au moins de 90%. La deuxième approche est celle utilisée par Desdevises *et al.* (2003) et reprend la méthode de sélection des axes significativement corrélés à la variable étudiée (ter Braak & Smilauer 1998). Cette procédure de sélection, est nommée R^2_{sel} . La significativité des axes est testée par une procédure de permutation (1000 permutations des valeurs de l'axe)

Etape 3– Régression multiple et test statistique

Une régression multiple est ensuite réalisée entre la variable d'intérêt et les coordonnées espèces pour chaque axe retenu précédemment. On obtient un coefficient de détermination R^2 qui mesure le degré de dépendance entre le trait et la position des espèces dans l'espace phylogénétique. Dans le cas particulier de l'étude des extinctions et/ou des survies, le trait étudié est binaire. Pour cette raison, la significativité du R^2 est testée par une procédure de permutation des espèces éteintes (1000 permutations) effectuée de la même manière que pour les indices précédents. Ce processus simule une hypothèse nulle pour laquelle les extinctions sont distribuées au hasard sur les extrémités des branches la phylogénie. Le résultat obtenu est ensuite testé contre le modèle nul.

CHAPITRE 2 : EXPLORATION DES OUTILS STATISTIQUES

I. Introduction

Ce chapitre explore l'ensemble des indices statistiques décrits dans la partie précédente sur des données simulées. Dans une première partie, le comportement des indices est comparé sur deux types de topologies différentes et avec différents exemples de distributions phylogénétiques des extinctions. Le but de cette partie n'est pas d'explorer toutes les topologies de phylogénie et tous les facteurs pouvant agir sur les différents indices mais d'offrir une perspective pour comprendre dans quelles mesures les différents indices détectent une distribution phylogénétique des extinctions significativement groupée. La deuxième partie a pour but, dans un premier temps, de déterminer les limites de l'utilisation du modèle nul pour tester la significativité des indices. Dans un deuxième temps, l'ensemble de valeurs obtenues pour le calcul d'un modèle nul sont utilisées pour comparer entre eux les différents indices. Une troisième partie utilise un jeu de données entièrement simulé pour analyser l'influence de 7 paramètres (le nombre d'espèces, la prévalence du trait (pourcentage d'extinction), le nombre absolu d'extinctions, la résolution de l'arbre, l'équilibre de l'arbre, la profondeur de l'arbre et le nombre de nœuds) sur les valeurs des résultats des indices.

II. Distribution phylogénétique des extinctions : Analyse de cas fictifs

A. Description des exemples fictifs étudiés

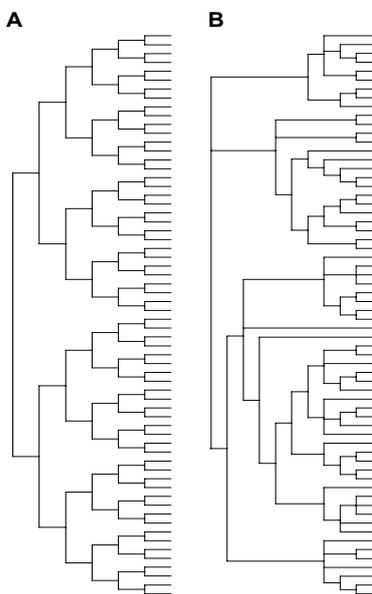


Figure 14 : Topologies pour un arbre avec 64 espèces. En A une topologie parfaitement équilibrée et entièrement résolue, l'arbre obtenu est symétrique. En D une topologie aléatoire avec des polytomies elles aussi placées de manière aléatoire. Cette dernière topologie est semblable à celles rencontrées dans les phylogénies des ammonites du Jurassique Inférieur.

Dans cette partie, les indices décrits précédemment sont appliqués à des exemples simples pour explorer et comparer leur comportement dans des situations où les extinctions sont contrôlées. Les différents indices statistiques sont donc appliqués sur des arbres phylogénétiques virtuels comportant 64 espèces. Ce nombre d'espèces permet notamment de réaliser un arbre parfaitement équilibré (figure 14A). Il est proche du nombre d'espèces rencontré en moyenne dans les différentes sous-zones du Pliensbachien inférieur et suffisant (>50) pour que la significativité des indices possiblement sensibles au nombre d'espèces soit pertinente (Roy *et al.* 2009, Lockwood *et al.* 2002).

Les explorations sont réalisées sur 2 types de phylogénies (figure 14). La première avec une topologie parfaitement équilibrée et résolue (appelée topologie E, figure 14A) et la seconde avec une topologie aléatoire comportant des polytomies placées aléatoirement (appelée topologie P, figure 14B). Ce second type de topologie est semblable à celui observé sur les phylogénies des bases de données du Carixien et du Pliensbachien inférieur. Les espèces éteintes sont ensuite choisies parmi les 64 taxa composant chaque type de topologies pour étudier deux grands types de distributions phylogénétiques d’extinctions : groupée et dispersée.

Question 1 : Comment les indices répondent à une distribution phylogénétique des extinctions visuellement groupée ?

La première exploration permet d’analyser le comportement des indices face à une distribution des extinctions visuellement groupée sur la phylogénie. Ce type d’extinction correspond à une

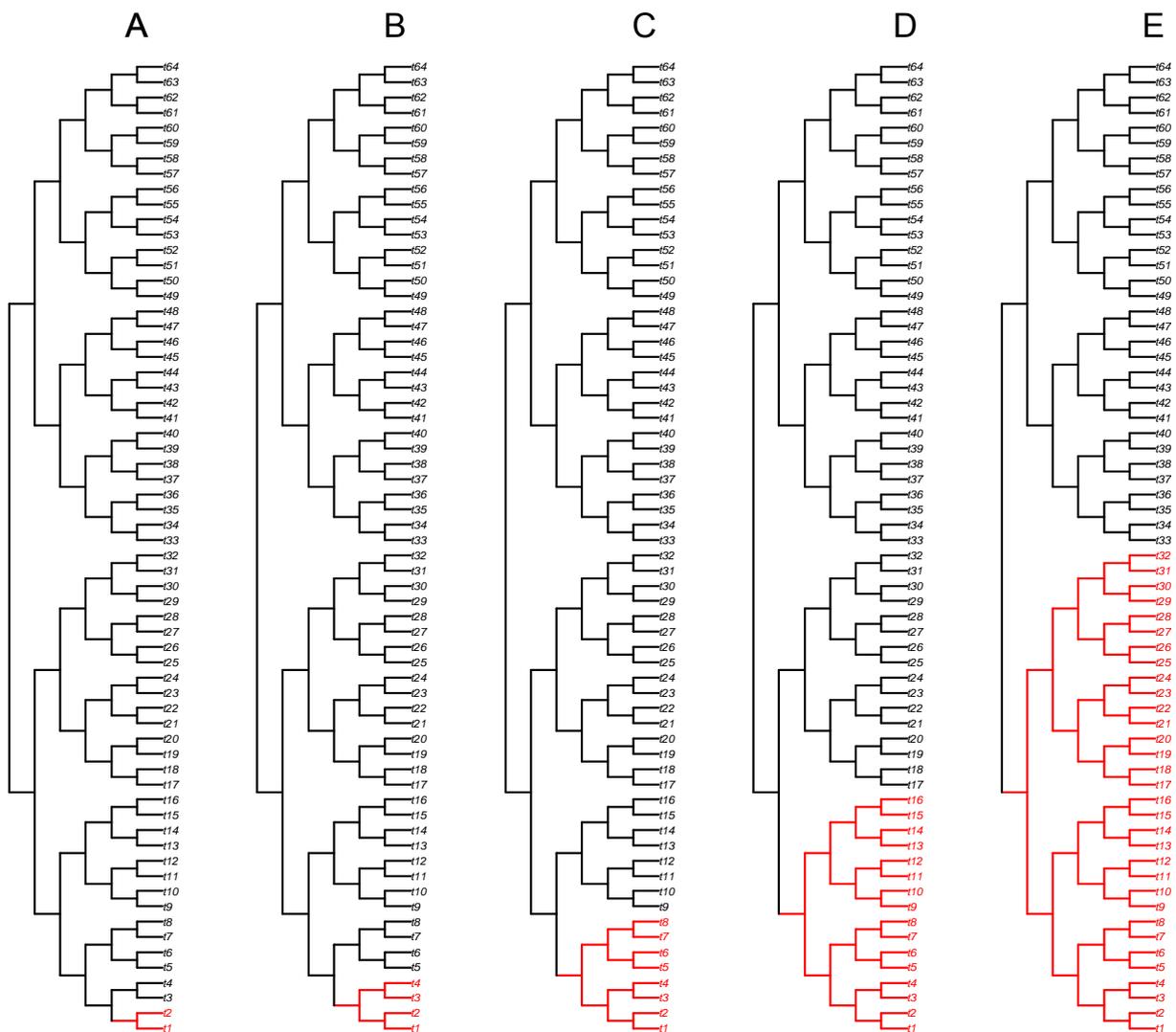


Figure 15 : Arbres phylogénétiques équilibrés avec les différents exemples de distribution des extinctions utilisés dans la première analyse. Les espèces rouges sont les espèces considérées comme éteintes. Pour obtenir un groupement de plus en plus profond, le nombre d’extinctions augmente progressivement avec 2(A), 4(B), 8(C), 16(D) et 32(E) extinctions.

situation extrême où toutes les espèces d'un groupe monophylétique s'éteignent en même temps. Dans ce cas on s'attend à ce que tous les indices présentés précédemment considèrent la distribution phylogénétique des extinctions comme significativement différente de l'aléatoire. Dans notre modèle, les vecteurs d'extinctions sont choisis pour obtenir des groupements d'extinctions de plus en plus profonds dans l'arbre (figure 15 et 16). Cette analyse permet donc également de déterminer comment les indices et notamment les indices en corrélogrammes (I de Moran et ϕ de Pearson) considèrent la profondeur du groupement phylogénétique.

Pour la topologie équilibrée (E), le nombre d'extinctions varie de 2 à 32 en gardant un nombre d'espèces total de 64 espèces. Parmi toutes les simulations possibles, 5 sont développées ici avec respectivement 2, 4, 8, 16, 32 espèces éteintes (figure 15). Sur une phylogénie équilibrée et résolue, ces valeurs (2 à 32) correspondent au maximum de groupement des extinctions pour chaque niveau phylogénétique (ou niveau de nœud).

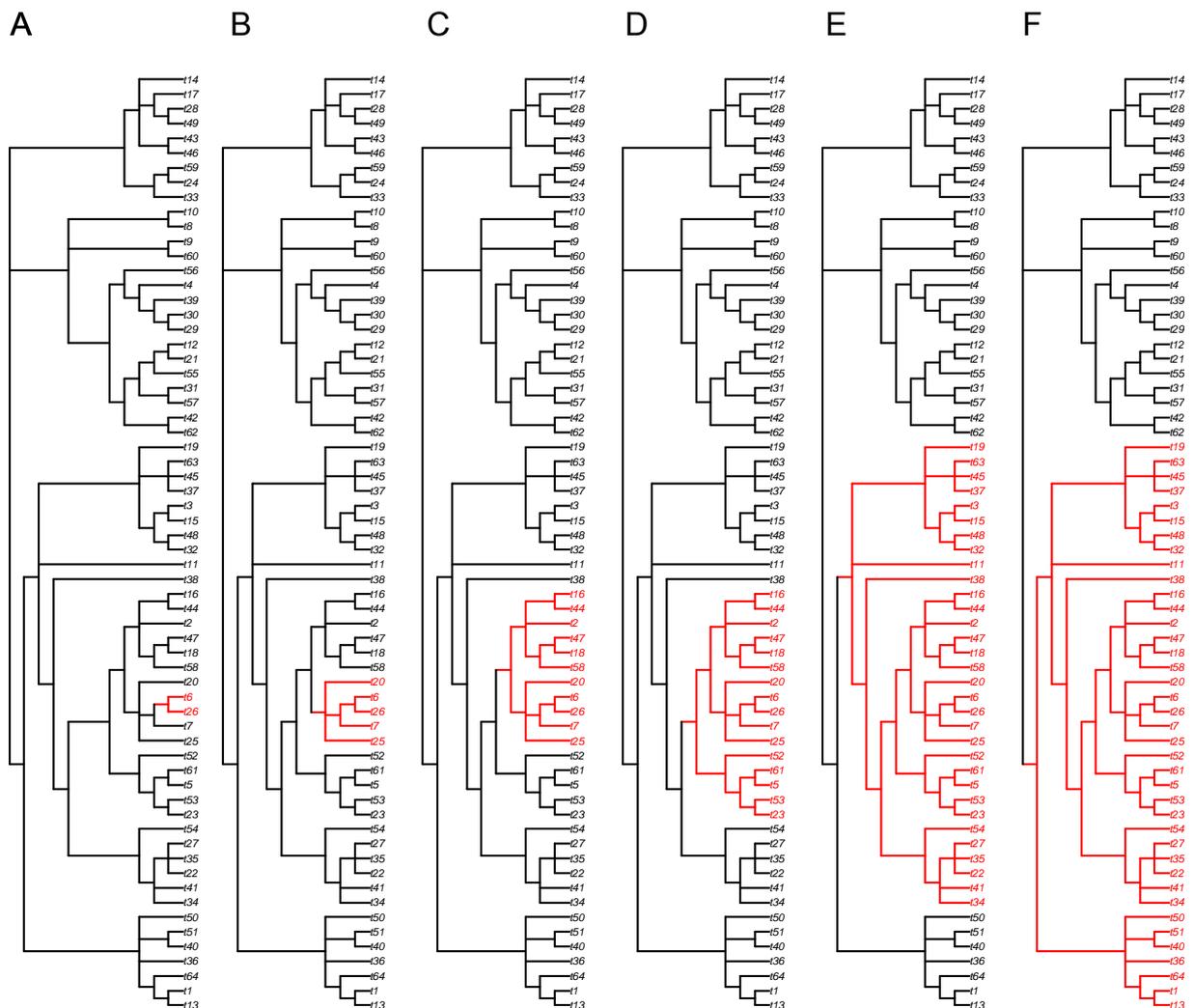


Figure 16 : Arbres phylogénétiques aléatoires avec les différents exemples de distribution d'extinctions utilisés dans la première analyse. Les espèces rouges sont les espèces considérées comme éteintes. Le nombre d'espèces éteintes 2(A), 5(B), 11(C), 16(D) et 32(E) extinctions permet d'obtenir un groupement phylogénétique des extinctions de plus en plus profond depuis les feuilles jusqu'à la racine de l'arbre.

Pour la phylogénie avec une topologie aléatoire (P), les espèces éteintes sont également choisies pour obtenir un groupement phylogénétique des extinctions de plus en plus profond avec des nombres d'extinctions identiques ou proches de ceux utilisés sur la topologie E. Six exemples sont choisis pour obtenir un groupement phylogénétique des extinctions pour différents niveaux phylogénétiques depuis les feuilles jusqu'à la racine de l'arbre avec respectivement 2, 5, 11, 16, 32, 39 extinctions (figure 16).

Question 2 : Comment les indices répondent-ils à des extinctions distribuées dans deux groupes phylogénétiques ?

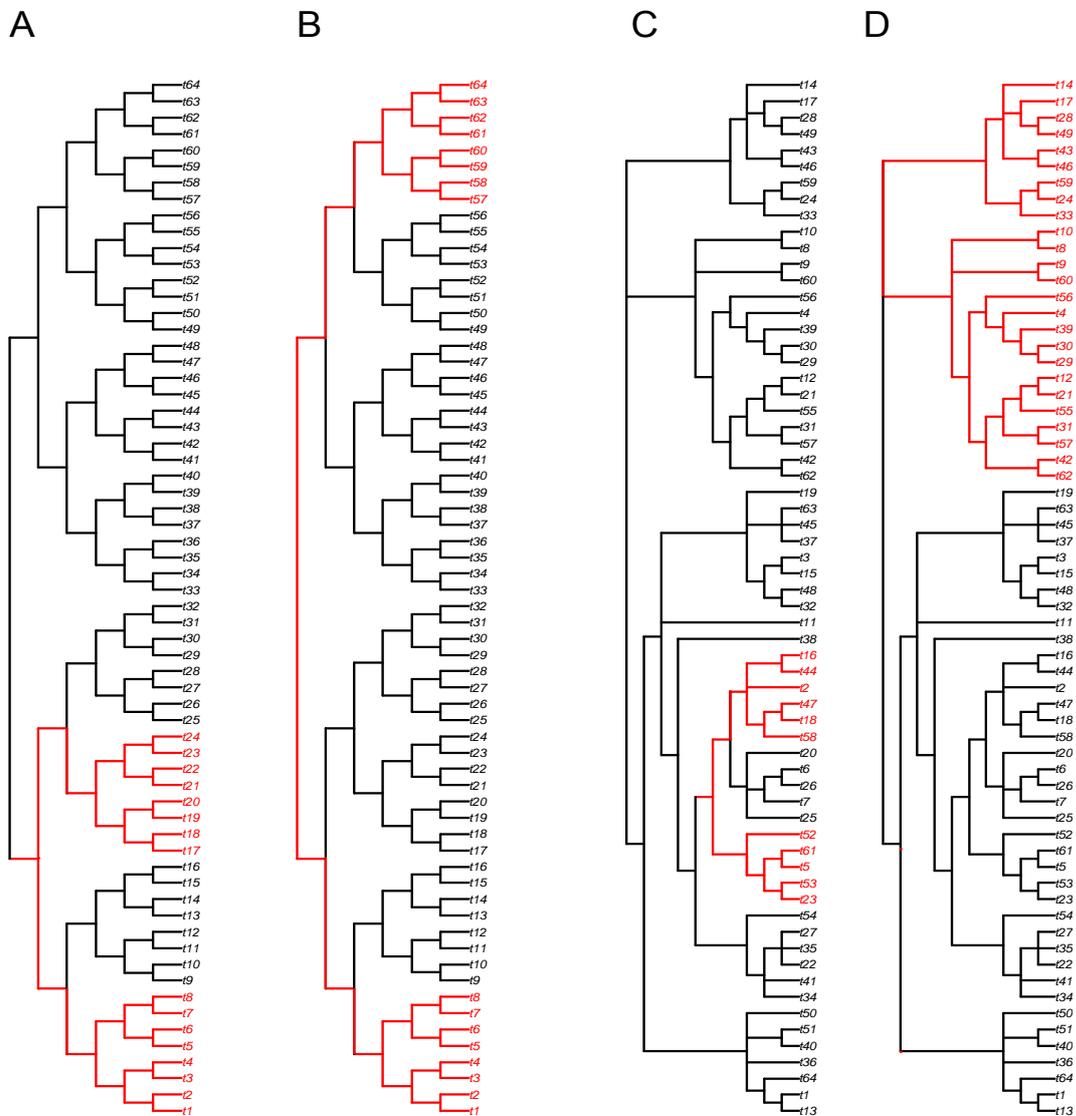


Figure 17 : Arbres phylogénétiques équilibrés (A et B) et aléatoires (C et D) avec les différents exemples de distribution d'extinctions. Les espèces rouges sont les espèces considérées comme éteintes. Les extinctions sont distribuées au sein de deux groupes phylogénétiques proches (A et C) ou éloignés (B et D).

Le deuxième type d'exploration cherche à étudier la réponse des indices lorsque deux groupes d'extinctions sont présents dans l'arbre. Ce type de vecteurs d'extinctions correspond à une situation dans laquelle (1) plusieurs espèces sœurs s'éteignent en même temps et (2) ce phénomène a lieu au sein de deux groupes taxinomiques plus ou moins éloignés. Pour cette analyse on choisit d'étudier deux exemples pour chaque topologie (figure 17). Dans le premier les extinctions sont rassemblées dans deux groupes proches phylogénétiquement (figure 17A et C) tandis que dans le deuxième exemple les deux groupes sont éloignés sur la phylogénie (figure 17B et D). On s'attend à ce que les distributions phylogénétiques des extinctions soient différentes de l'aléatoire pour les deux exemples, mais que la différence de profondeur à laquelle les deux groupes d'extinctions sont eux-mêmes reliés soient visible dans le résultat des indices globaux et sur les corrélogrammes.

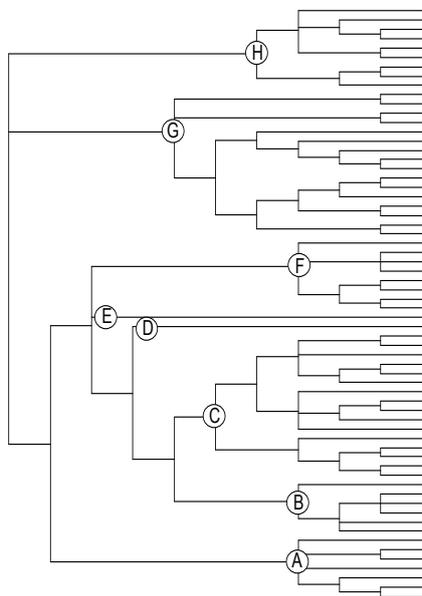


Figure 18 : Définition des huit groupes taxinomiques à partir de la topologie aléatoire avec des polytomies (P). Ces groupes sont définis de manière arbitraire mais sont tous monophylétiques.

Cette analyse est d'abord menée sur une topologie équilibrée (E) avec 16 extinctions respectivement réparties dans deux groupes de 8 extinctions phylogénétiquement proches (figure 17A) puis 2 groupes de 8 extinctions plus éloignés (figure 17B).

Sur la topologie aléatoire (P), huit groupes taxinomiques nommés de A à H sont définis (figure 18). Ces groupes sont définis de manière arbitraire mais tous sont monophylétiques. Notez que le groupe E ne contient qu'une seule espèce, ce type de clade mono-spécifique est également rencontré dans les phylogénies de nos deux bases de données. Les espèces éteintes sont d'abord choisies dans deux groupes phylogénétiquement proches (au sein du groupe C, figure 17C) puis dans deux groupes phylogénétiquement éloignés (groupe A et H, figure 17D). Le nombre d'extinction entre les deux exemples est proche (10 et 16 extinctions).

Question 3 : Comment les indices répondent-ils à des extinctions visuellement dispersées sur la phylogénie ?

La troisième exploration concerne les extinctions visuellement dispersées sur la phylogénie. Cette situation correspond à des extinctions dispersées sur l'ensemble des feuilles de la phylogénie donc sans lien avec des caractéristiques héritées d'un ancêtre commun par tout un groupe d'espèces.

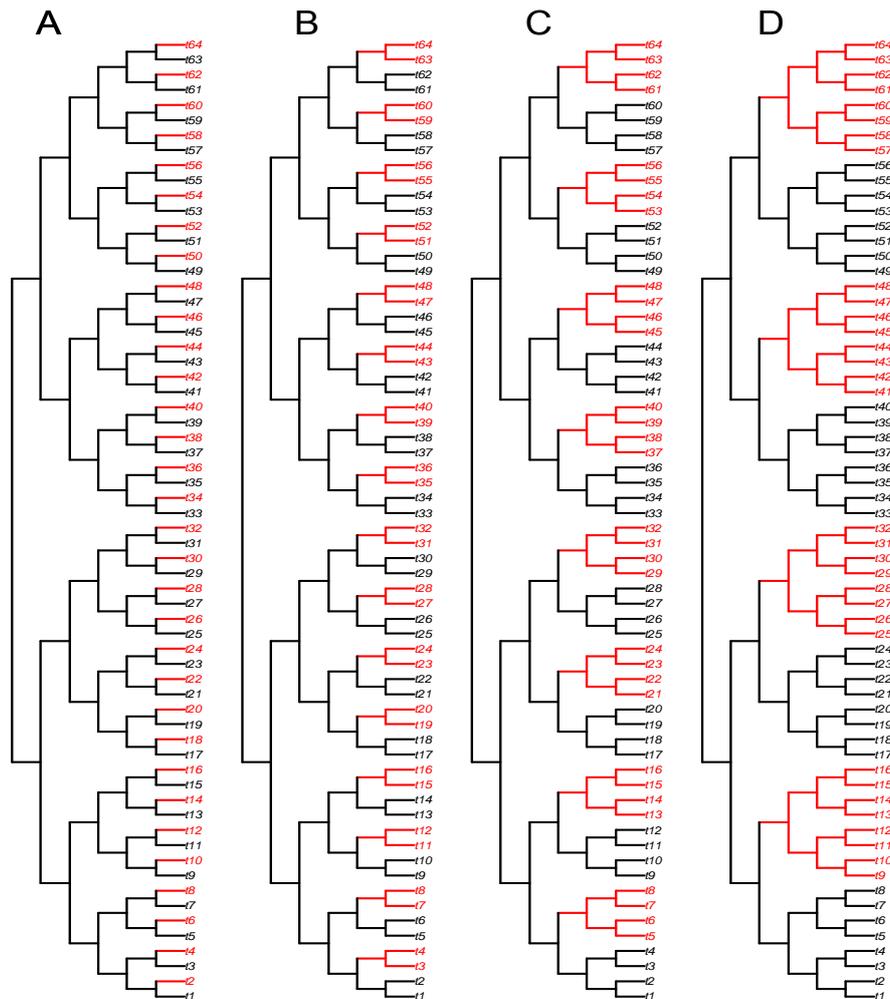


Figure 19 : Arbres phylogénétiques équilibrés avec différents exemples de distributions d’extinction dispersées sur la phylogénie. Les espèces rouges sont les espèces considérées comme éteintes. Le nombre d’extinctions est de 32 pour tous les exemples.

Dans cette analyse les extinctions sont réparties soit de manière indépendante les unes des autres (figure 19A et 20A) soit sous la forme de l’extinction de plusieurs groupes d’espèces-sœurs (figure 19B, C et D et 20B, C et D). Pour ces exemples les extinctions sont groupées visuellement pour les niveaux phylogénétiques superficiels (proches des feuilles) mais pas pour les niveaux profonds. Ce type d’exploration permet de déterminer si les indices détectent un signal phylogénétique des extinctions peu profond ou si ces différents exemples sont considérés comme des distributions phylogénétiques aléatoires des extinctions.

Sur une topologie E, 32 extinctions sont, dans un premier temps, parfaitement dispersées sur les feuilles de l’arbre ce qui correspond à une espèce éteinte sur deux soit 50% d’extinction (figure 19A). Dans les autres exemples, les 32 espèces éteintes sont dispersées en 16 groupes de 2 espèces, 8 groupes de 4 espèces et 4 groupes de 8 espèces (figure 19 B, C et D).

Pour la topologie P, les extinctions sont dans un premier temps dispersées dans les huit groupes phylogénétiques précédemment proposés soit 8 extinctions (figure 20A). Les autres exemples présentent deux puis trois extinctions par groupe et enfin dans le dernier exemple, un ensemble d'espèces issues d'un même nœud s'éteint dans chaque groupe phylogénétique (figure 20 B, C, D).

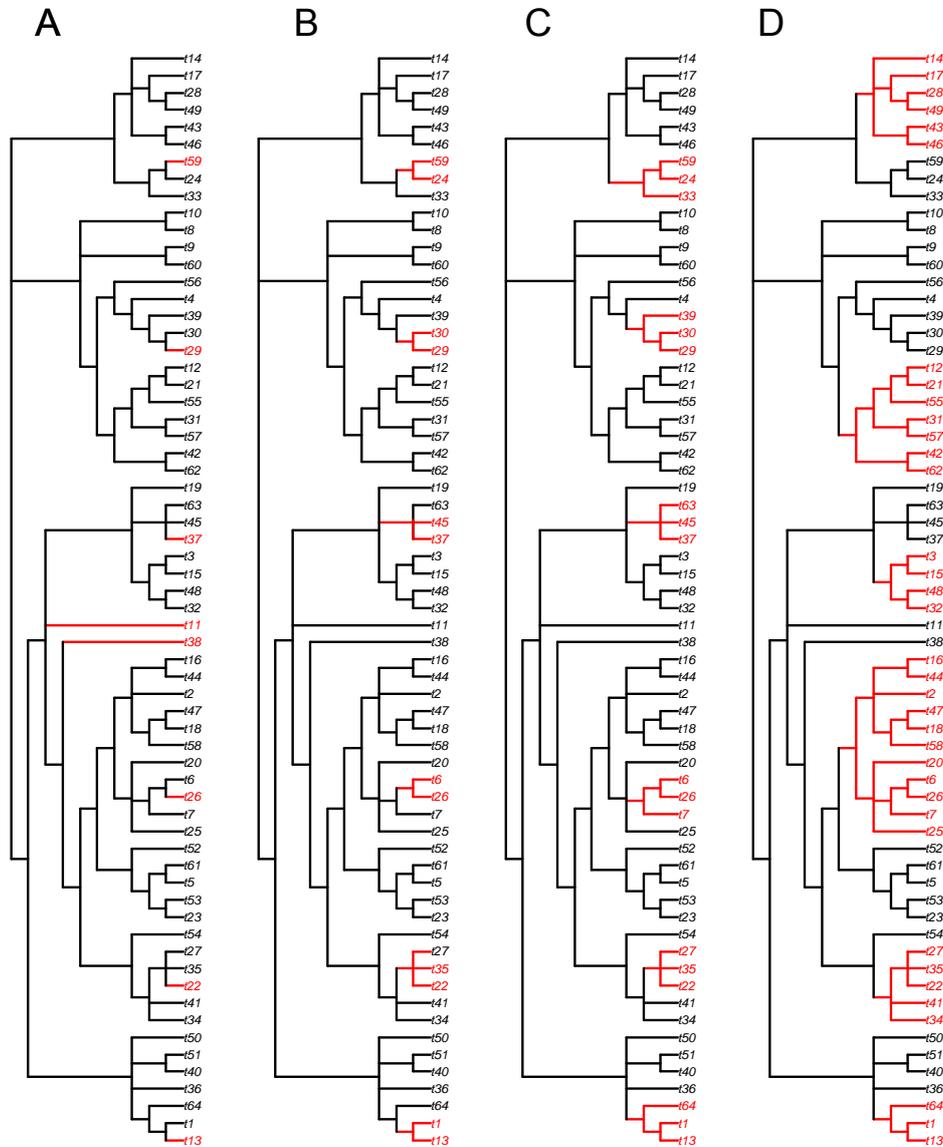


Figure 20 : Arbres phylogénétiques aléatoires avec différents exemples de distributions d'extinction dispersées sur la phylogénie. Les espèces rouges sont les espèces considérées comme éteintes.

B. Résultats

Question 1 : Comment les indices répondent à une distribution phylogénétique des extinctions visuellement groupée ?

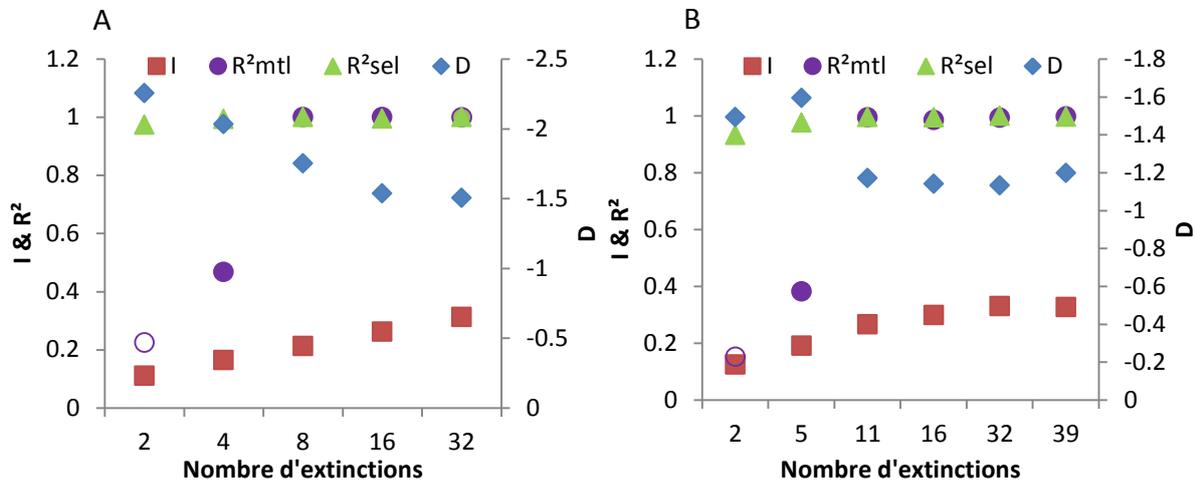


Figure 21 : Résultats des indices I de Moran, D , R^2mtl et R^2sel pour des extinctions visuellement groupées sur deux topologies différentes. En A une topologie équilibrée et résolue et en B une topologie aléatoire avec des polytomies. Les figurés pleins représentent les résultats significatifs. Les valeurs prises par le I de Moran, du R^2mt et du le R^2sel varient dans le même sens. Les valeurs du D varient dans le sens inverses. Les valeurs du D sont donc représentées sur un second axe.

La figure 21 montre les résultats des indices donnant une valeur unique pour l'ensemble de la phylogénie (I de Moran, D , R^2mtl et R^2sel) pour les exemples de distributions phylogénétiques présentés précédemment sur les figures 15 et 16. Pour tous les exemples et quelle que soit la topologie de la phylogénie, une distribution phylogénétique significativement non aléatoire est détectée par le D , le I de Moran et le R^2sel (figure 8A et B). Autrement dit ces indices détectent un signal phylogénétique significatif. Pour les deux types de topologies, seul le R^2mtl est non significatif quand deux espèces sont éteintes (figure 21A et B). Ces résultats indiquent qu'un groupement d'un petit nombre d'espèces sur un nœud superficiel (proche des feuilles de l'arbre phylogénétique) n'est pas toujours détecté comme un groupement phylogénétique significatif des extinctions par cet indice. Les valeurs du R^2mtl , bien que non-standardisées, sont cohérentes avec cette remarque : elles sont proches de 0 pour des groupements superficiels et proches de 1 pour les groupements profonds (figure 21).

L'indice D , dont la valeur est standardisée, permet de comparer la force du signal phylogénétique en plus de sa significativité. Pour ces premiers exemples, sa valeur est toujours inférieure à -1 ce qui indique plutôt une distribution phylogénétique extrêmement groupée (figure 21, Fritz et Purvis 2010).

Pour la topologie E, les résultats des corrélogramme du ϕ de Pearson sont cohérents avec la distribution des extinctions sur les feuilles de l'arbre phylogénétique (figure 22). Pour le premier

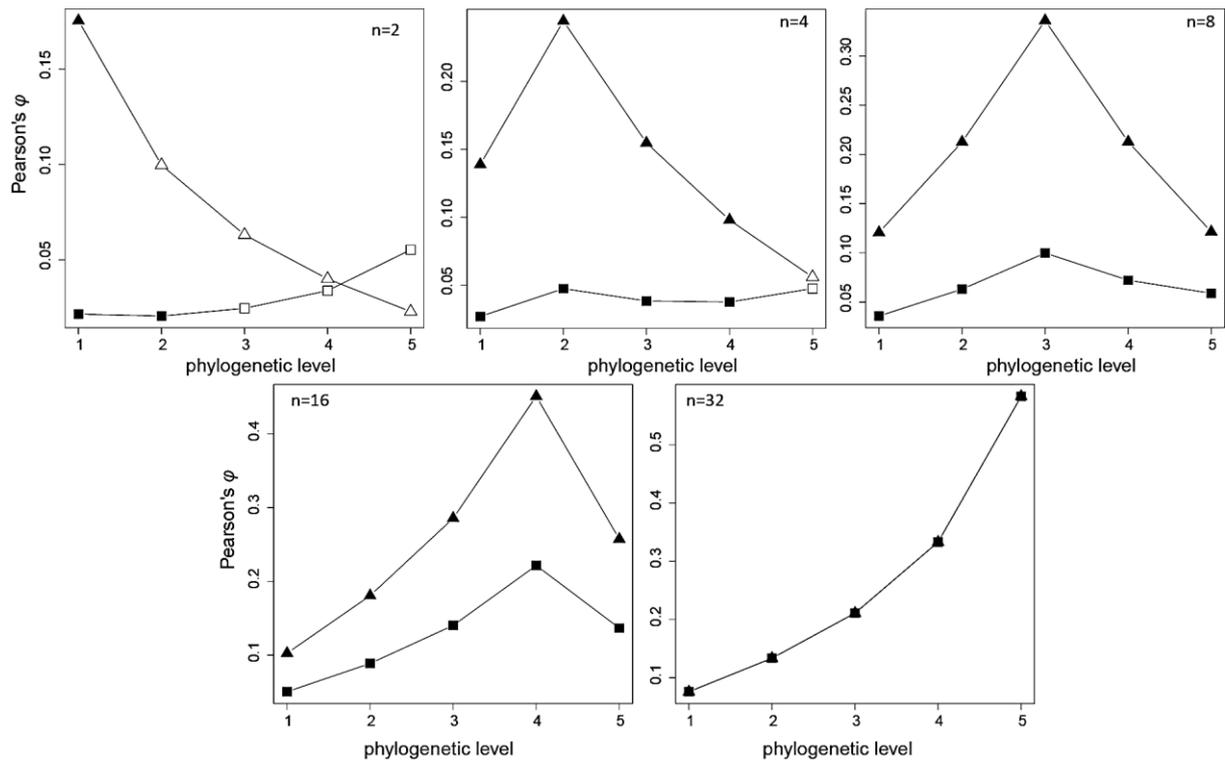


Figure 22 : Corrélogrammes pour différents nombres d'extinctions (n=2, 4, 8, 16, 32) pour un arbre équilibré et résolu. Les figurés triangulaires représentent les résultats pour les extinctions et les carrés pour les survies. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs.

exemple (n = 2 extinctions) les valeurs du ϕ de Pearson pour les extinctions sont significatives pour le niveau phylogénétique auquel appartient le nœud reliant toutes les espèces éteintes (c'est-à-dire pour le niveau phylogénétique le plus superficiel, voir l'arbre phylogénétique de la figure 15A). Pour ce même niveau, la valeur de l'indice est également la plus élevée. Pour les exemples suivants, les résultats sont significatifs pour une majorité (n=4 extinctions) ou pour tous les niveaux phylogénétiques (n= 8, 16, 32 extinctions). La valeur de l'indice est toujours maximum pour le niveau phylogénétique pour lequel les espèces éteintes sont regroupées (soient respectivement, les niveaux 2, 3, 4 et 5, figure 22).

Pour un nombre d'extinctions de 32 espèces (50% d'extinction), les résultats pour les extinctions et les survies sont parfaitement identiques. Ce phénomène est lié à la symétrie à la fois de l'arbre et des extinctions (32 extinctions groupées sur les 32 premières espèces de la phylogénie, voir figure 15E). Dans ce cas, étudier les extinctions ou les survies revient exactement au même. Pour les autres exemples, plus la différence entre le nombre d'extinctions et le nombre de survies est faible, plus les valeurs des résultats pour les extinctions et les survies sont proches (figure 22). Quand cette différence est importante (n = 2 ou 4 extinctions), le signal des survies est significatif pour les premiers niveaux, c'est-à-dire que la distribution phylogénétique des survies diffère d'une distribution aléatoire bien que la quasi-totalité des espèces survivent.

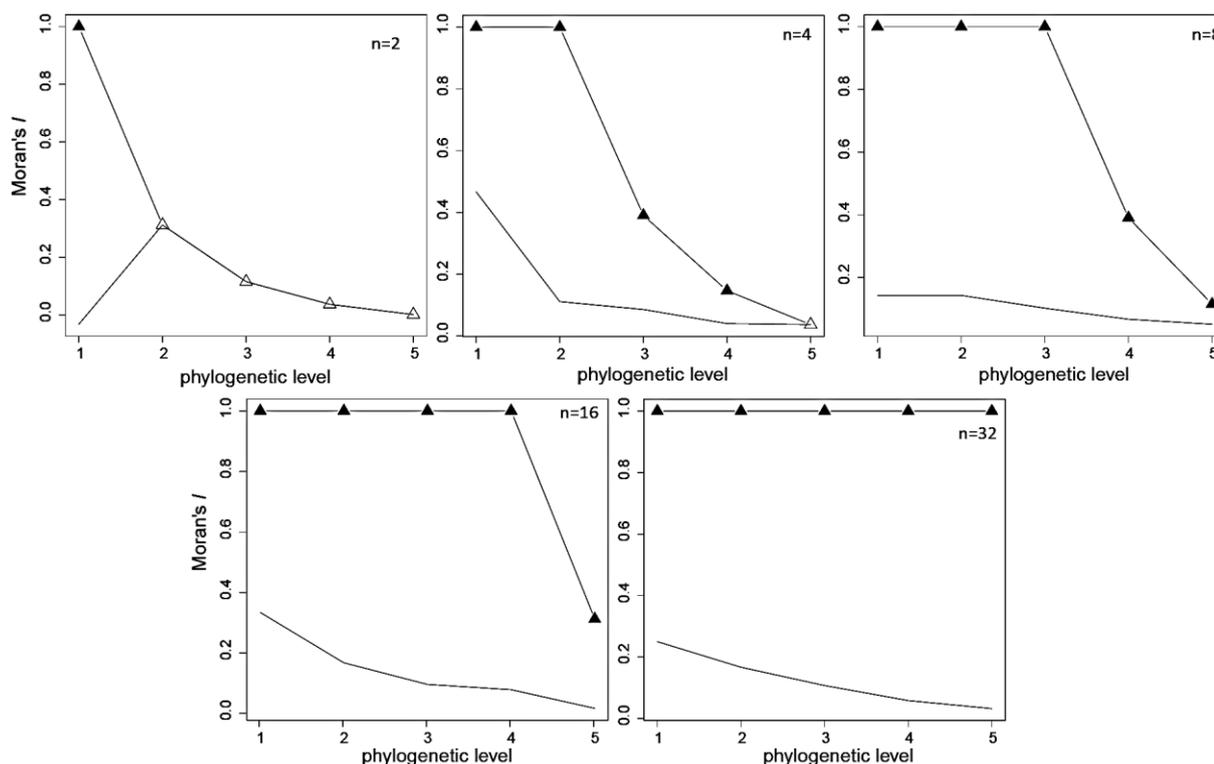


Figure 23 : Corrélogrammes des résultats du I de Moran, pour une topologie équilibrée et résolue pour différents nombres d'extinctions ($n=2, 4, 8, 16, 32$). Les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Le trait continu représente les valeurs supérieures du modèle nul.

Les valeurs du I de Moran sont significatives pour les mêmes niveaux phylogénétiques que le ϕ de Pearson (figure 23). Pour ce type de topologie (E) associé à des vecteurs d'extinctions relativement simples (les extinctions sont toujours rassemblées dans un seul groupe), le I de Moran peut prendre deux catégories de valeurs : (1) si un ou plusieurs groupes phylogénétiques contiennent uniquement des espèces éteintes ou survivantes, alors la valeur de I est de 1 ; et (2) si au moins un ou plusieurs groupes contiennent à la fois des espèces éteintes et survivante, alors la valeur de I est inférieure à 1. En conséquence, la valeur du I de Moran reste constante jusqu'au niveau phylogénétique pour lequel les extinctions sont groupées (respectivement niveau 1, 2, 3, 4) puis chute pour les niveaux phylogénétiques plus profonds (figure 23). Quand les extinctions sont visuellement regroupées au niveau phylogénétique le plus proche de la racine ($n = 32$ extinctions, voir aussi l'arbre de la figure 15E), la valeur du I de Moran reste constante et proche de 1 quel que soit le niveau phylogénétique.

Pour la topologie P, les corrélogrammes du ϕ de Pearson présentent des résultats un peu plus complexes mais toujours cohérents avec la distribution phylogénétique observée des extinctions (figure 24 et voir aussi les phylogénies de la figure 16). Pour $n = 2$ extinctions, seuls les premiers niveaux phylogénétiques sont significatifs pour les extinctions. Les survies sont réparties aléatoirement pour chaque niveau phylogénétique. Pour $n=5$ extinctions, le premier niveau

phylogénétique n'est pas significatif car la majorité des espèces éteintes (trois sur cinq) n'est pas regroupée avec une autre espèce éteinte (voir l'arbre de la figure 16B). A partir de $n=11$ extinctions, le groupement phylogénétique des extinctions est significatif pour tous les niveaux. Pour les derniers exemples ($n=5$ à $n=39$), la distribution phylogénétique des survies est significativement groupée pour les niveaux proches des feuilles puis pour des niveaux de plus en plus profonds pour les exemples suivants (figure 23). Plus le groupement des extinctions est profond, plus le nombre d'espèces éteintes augmente et le nombre de survies diminue. On passe d'une situation avec 2 extinctions groupées et 62 survies réparties sur les feuilles de l'arbre phylogénétique à une situation avec 39 extinctions groupées et 25 survies elles aussi groupées. Le dernier corrélogramme montre donc un groupement significatif des extinctions et des survies pour tous les niveaux phylogénétiques. Ce résultat correspond à un groupement profond et conservé sur l'arbre tel qu'on peut l'observer visuellement (figure 16F).

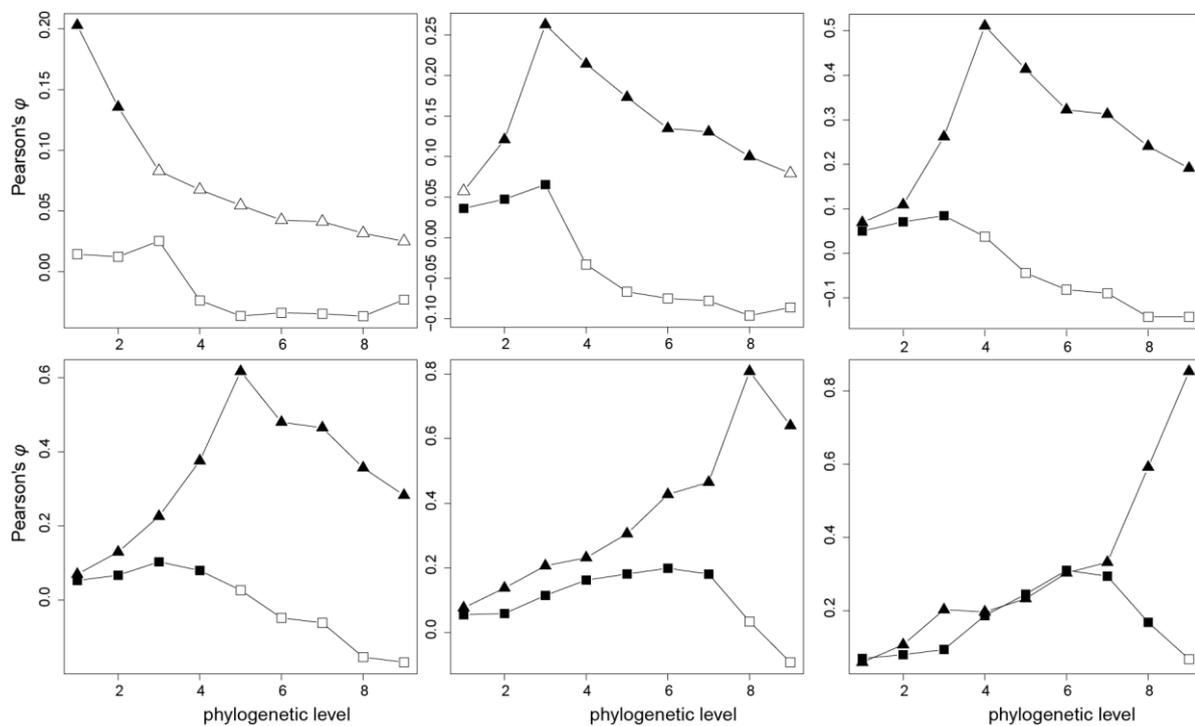


Figure 24 : Corrélogrammes des résultats du ϕ de Pearson pour différents nombres d'extinctions sur une topologie aléatoire avec des polytomies ($n=2, 5, 11, 16, 32, 39$). Les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Les figurés triangulaires représentent les résultats pour les extinctions et les figurés carrés ceux pour les survies.

Pour les corrélogrammes du I de Moran, la valeur diminue pour les niveaux phylogénétiques plus profonds que celui concerné par le groupement des extinctions (figure 25). Comme pour le ϕ de Pearson à partir de $n=11$ extinctions, le groupement phylogénétique des extinctions est significatif pour tous les niveaux phylogénétiques.

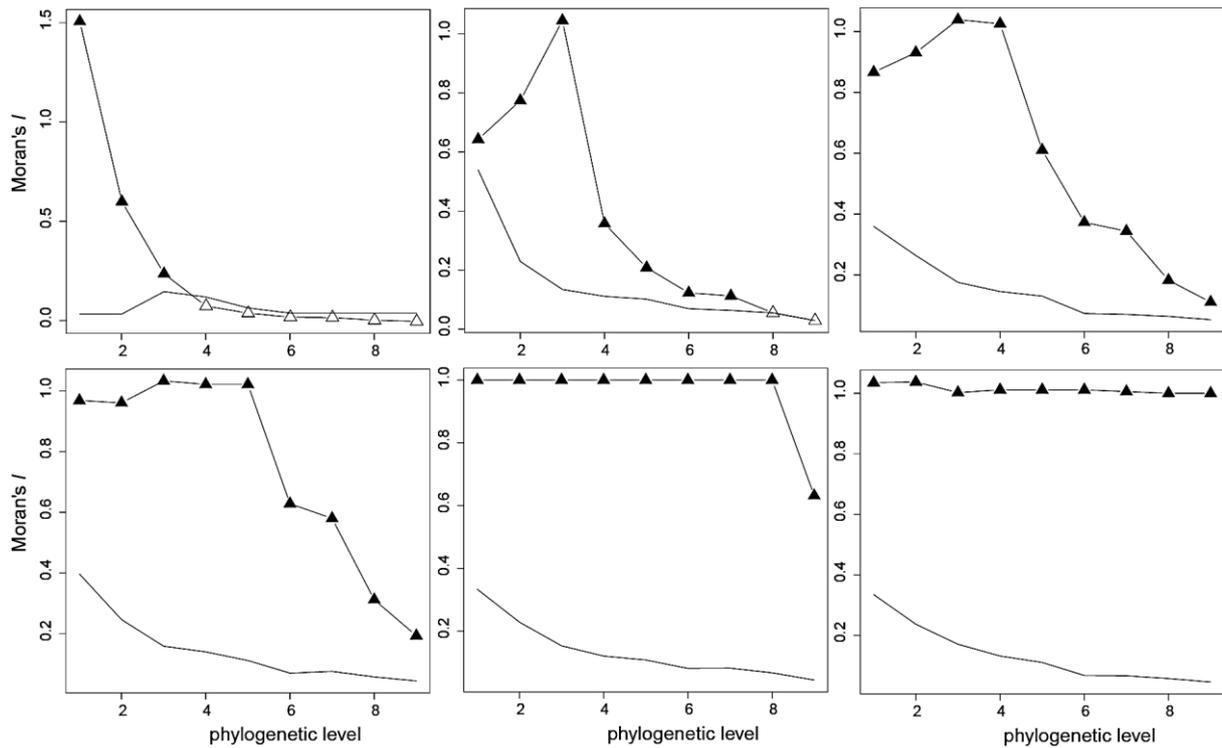


Figure 25 : Corrélogrammes des résultats du I de Moran, pour une topologie aléatoire avec polytomies pour différents nombres d'extinctions ($n=2, 5, 11, 16, 32, 39$). Les figurés suivent les mêmes conventions que pour la figure 23

Question 2 : Comment les indices répondent-ils à des extinctions distribuées dans deux groupes phylogénétiques ?

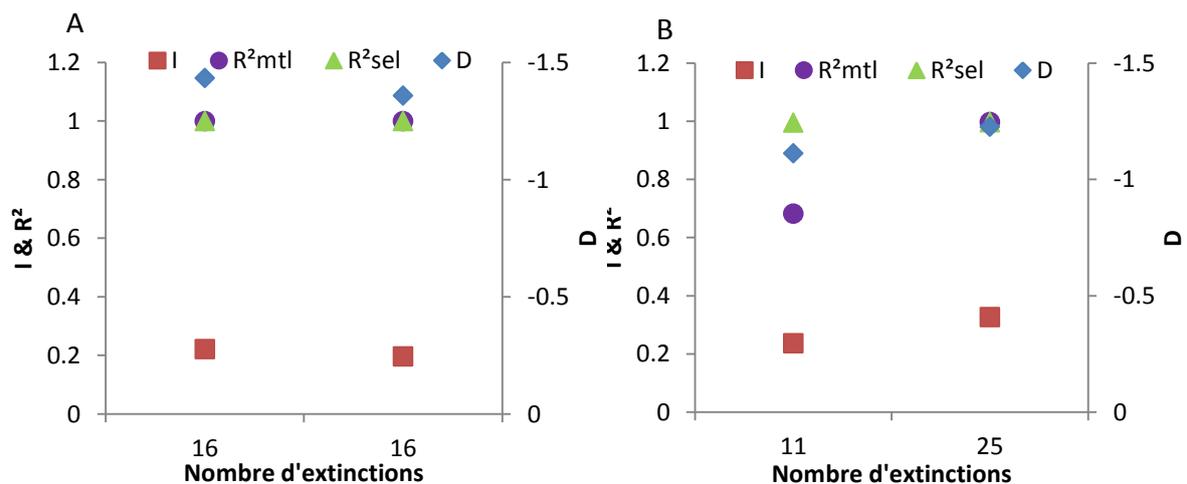


Figure 26 : Résultats pour les indices globaux (I de Moran, D , R^2mtl et R^2sel) pour une distribution des extinctions répartie dans deux groupes phylogénétiques pour différents types de topologie. En A : topologie équilibrée et résolue et en B : topologie aléatoire avec des polytomies. Tous les résultats sont significatifs ($p < 0,05$). Les valeurs du D varient dans le sens inverse de celles du I , du R^2mtl et du R^2sel , elles sont donc représentées sur un second axe.

Les résultats obtenus sont significatifs lorsque les extinctions sont réparties en deux groupes sur la phylogénie (figure 26, voir aussi les arbres de la figure 17). Lorsque les extinctions sont rassemblées dans deux groupes différents, la distribution phylogénétique des extinctions est significativement différente d'une distribution aléatoire pour tous les indices.

Pour la topologie E, les deux exemples donnent des valeurs très proches pour chaque indice (figure 26A). Les valeurs du R^2mtl et du R^2sel sont identiques et égales à 1. La valeur du D pour les deux exemples est inférieure -1, traduisant une distribution des extinctions fortement groupée sur la phylogénie. Pour cette topologie, les indices montrent que le groupement des extinctions est sensiblement identique dans les deux cas, bien que la distance phylogénétique entre les deux groupes ne soit pas la même (figure 17A et B). Pour la topologie P, les résultats sont tous significatifs (figure 26B). Les valeurs prises par le I de Moran et le R^2sel dans les deux exemples sont très proches ($\approx 0,2$ et ≈ 1 , respectivement), mais elles diffèrent pour le R^2mtl (de 0,6 à 1) et pour le D (de 0,4 à -1,2).

Les corrélogrammes pour le ϕ de Pearson et le I de Moran montrent l'importance de prendre en compte la profondeur du signal dans l'analyse de la distribution phylogénétique des extinctions (figure 27 et 28). En effet, pour la topologie E, si les résultats donnés par les indices globaux diffèrent très peu entre les deux exemples (figure 26A), les résultats des deux corrélogrammes sont différents (figure 27). Pour le premier exemple, dans lequel les deux groupes d'espèces éteintes sont phylogénétiquement proches, les résultats sont tous significatifs. La forme du corrélogramme pour les extinctions montre deux pics (figure 27A). Le premier, au 3^{ème} niveau phylogénétique contient les nœuds reliant les deux groupes d'espèces éteintes (arbre figure 17A). Le deuxième pic, au 5^{ème} niveau phylogénétique, contient le nœud pour lequel les espèces éteintes des deux groupes sont rassemblées dans un seul groupe phylogénétique (figure 27A). Les corrélogrammes pour les survies présentent des résultats semblables mais avec des valeurs inférieures (figure 27A). Le corrélogramme du I de Moran pour ce même exemple situe un groupement phylogénétique des extinctions au niveau du 3^{ème} niveau phylogénétique (figure 27A). Le regroupement des deux groupes d'espèces éteintes est indiqué par les valeurs de d'indices très proches pour les deux derniers niveaux phylogénétiques (niveaux 4 et 5, figure 27A). Dans le deuxième exemple (figure 27B), dans lequel les deux groupes d'espèces éteintes sont éloignés dans la phylogénie, tous les résultats du ϕ de Pearson et du I de Moran sont significatifs à l'exception de ceux du 5^{ème} niveau phylogénétique. Pour ce niveau, les espèces sont divisées en deux groupes phylogénétiques (un groupe issu de chaque branche partant de la racine de la phylogénie, figure 17B) comportant le même nombre d'espèce et le même nombre d'extinction, si bien que le risque de s'éteindre dans un groupe ou dans l'autre est le même.

En conséquence, les extinctions ne sont pas significativement groupées sur la phylogénie. De la même façon, les survies ne sont pas significativement groupées non plus (figure 27B). Bien que les résultats des 4 premiers niveaux soient significatifs, la forme des corrélogrammes du ϕ de Pearson et du I de Moran signale un groupement phylogénétique des extinctions jusqu' au 3^{ème} niveau

phylogénétique, niveau où se situent les nœuds reliant les deux groupes d'espèces éteintes (figure 27B, voir aussi les phylogénies de la figure 17B).

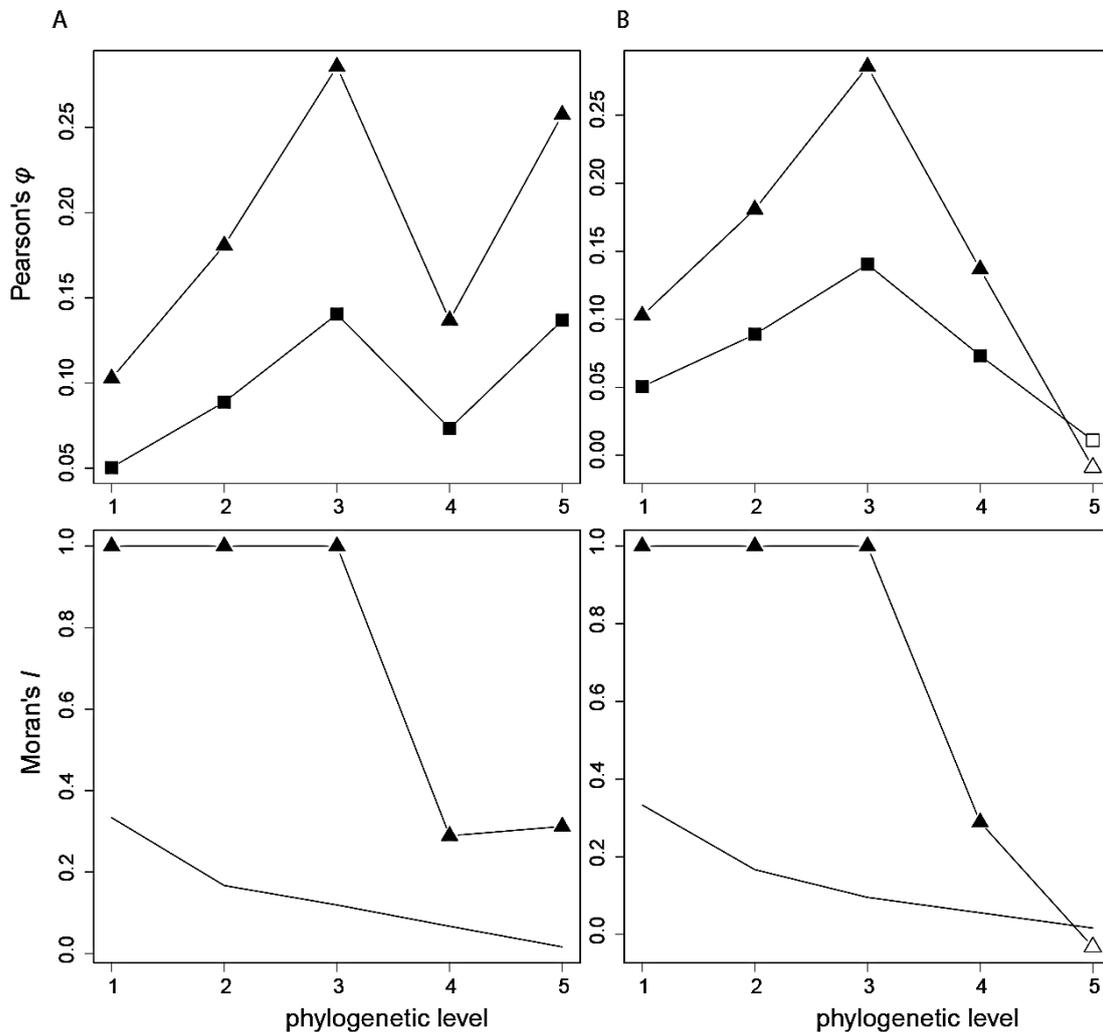


Figure 27: Corrélogrammes des résultats du ϕ de Pearson et du I de Moran pour une distribution phylogénétique d'extinction groupée mais réparties en deux groupes sur une topologie équilibrée. En A pour deux groupes phylogénétiquement proches et en B pour deux groupes plus éloignés. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Pour le ϕ de Pearson, les figurés triangulaires représentent les résultats pour les extinctions et les figurés carrés pour les survies. Pour le I de Moran, le trait continu représente les valeurs supérieures du modèle nul.

Pour la topologie aléatoire (P), les résultats des corrélogrammes sont plus complexes, mais reflètent toujours la différence entre les deux exemples proposés (figure 28). Pour le premier exemple (voir figure 17C), l'ensemble des résultats du ϕ de Pearson pour les extinctions sont significatifs. On observe deux pics (pour le 3^{ème} et le 5^{ème} niveau phylogénétique), ce qui correspond respectivement aux niveaux pour lesquels les extinctions sont rassemblées dans deux groupes différents puis au sein d'un seul groupe. Jusqu'au 3^{ème} niveau phylogénétique, la distribution des survies est également significativement différente d'une distribution aléatoire (figure 28A). En effet, pour ces niveaux, les

groupes phylogénétiques sont composés soit uniquement d'extinctions soit uniquement de survies (voir la figure 17C). Dans le deuxième exemple, les corrélogrammes pour les extinctions et les survies ont des valeurs très proches, sauf pour les niveaux phylogénétiques les plus profonds (figure 28B). La valeur de l'indice pour les extinctions augmente jusqu'au 7^{ème} niveau phylogénétique. Au-delà, l'ensemble des survies sont dans un même groupe et les extinctions dans deux groupes phylogénétiquement éloignés (figure 17D). Dans ce cas la valeur de l'indice pour les extinctions tend vers 0 et celle pour les survies tend vers 1. Pour le dernier niveau phylogénétique, seules les survies sont groupées significativement avec une valeur maximum des indices pour cet exemple (figure 28B).

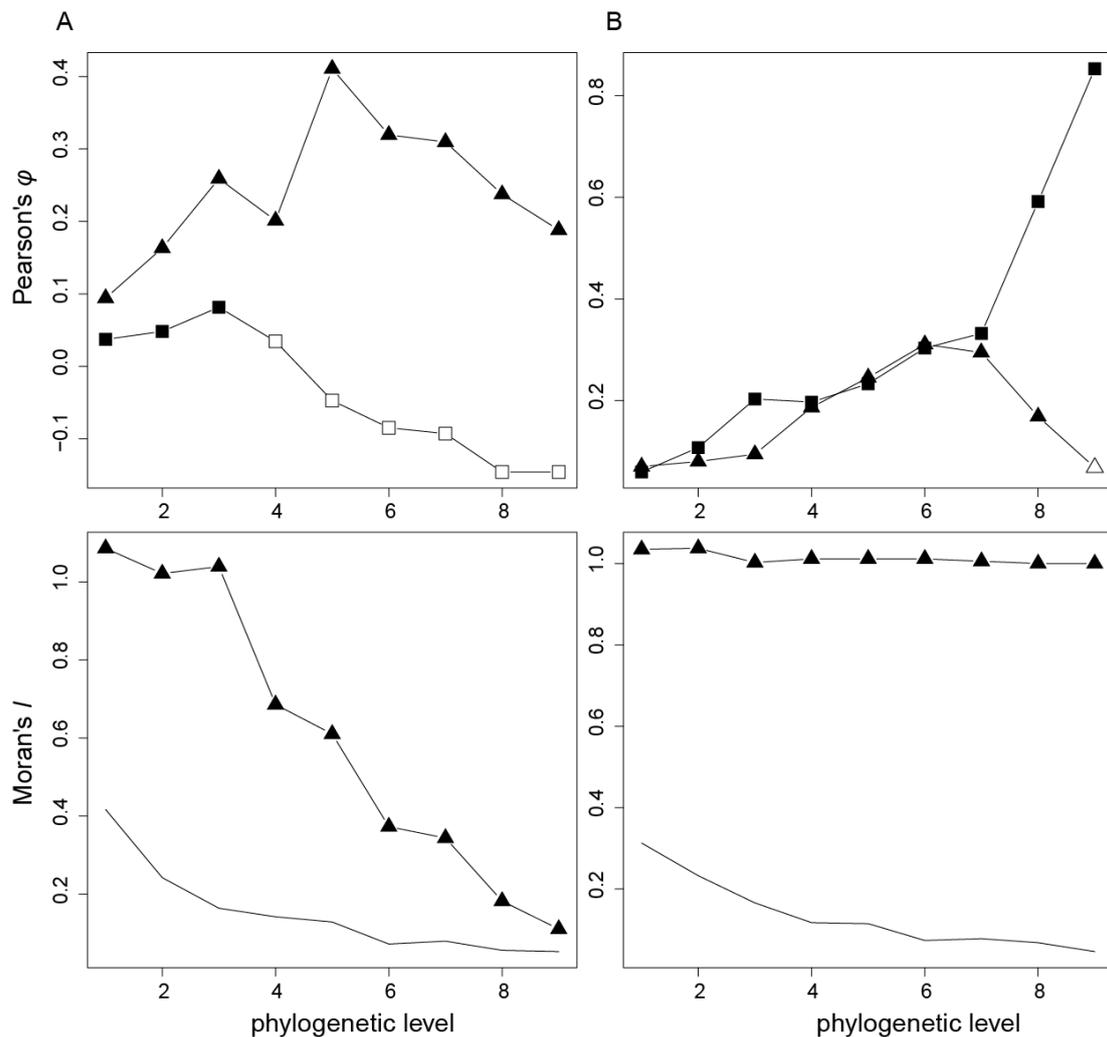


Figure 28 Corrélogrammes des résultats du ϕ de Pearson et du I de Moran pour une distribution phylogénétique d'extinction groupée réparties en deux groupes sur une topologie aléatoire avec des polytomies. En A pour deux groupes phylogénétiquement proches et en B pour deux groupes plus éloignés. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Pour le ϕ de Pearson, les figurés triangulaires représentent les résultats pour les extinctions et les figurés carrés pour les survies. Pour le I de Moran, le trait continu représente les valeurs supérieures du modèle nul.

Pour le I de Moran, les valeurs sont significatives pour tous les niveaux phylogénétiques (figure 28). Cependant la forme des corrélogrammes est très différente entre les deux exemples. Dans le premier cas (figure 28A), la forme du corrélogramme traduit la présence d'un groupement phylogénétique des extinctions dont la force diminue avec la profondeur phylogénétique, notamment après le 3^{ème} niveau phylogénétique. Dans le deuxième exemple, la forme du corrélogramme indique un signal phylogénétique identique pour tous les niveaux phylogénétiques (figure 28B). Le corrélogramme du ϕ de Pearson indique que ce signal est essentiellement dû aux survies, notamment pour les niveaux phylogénétiques profonds.

Question 3 : Comment les indices répondent-ils à des extinctions visuellement dispersées sur la phylogénie ?

Les indices I , D , R^2mtl et R^2sel n'ont pas le même comportement dans les quatre exemples proposés (figure 29). Pour les deux topologies (E et P), les valeurs du I et du D pour le premier exemple ne sont pas significativement différentes d'une distribution aléatoire des extinctions (figure 29). Les autres exemples correspondent quant à eux à des distributions d'extinctions significativement différentes de l'aléatoire (voir les arbres de la figure 19B, C et D et 20B, C et D).

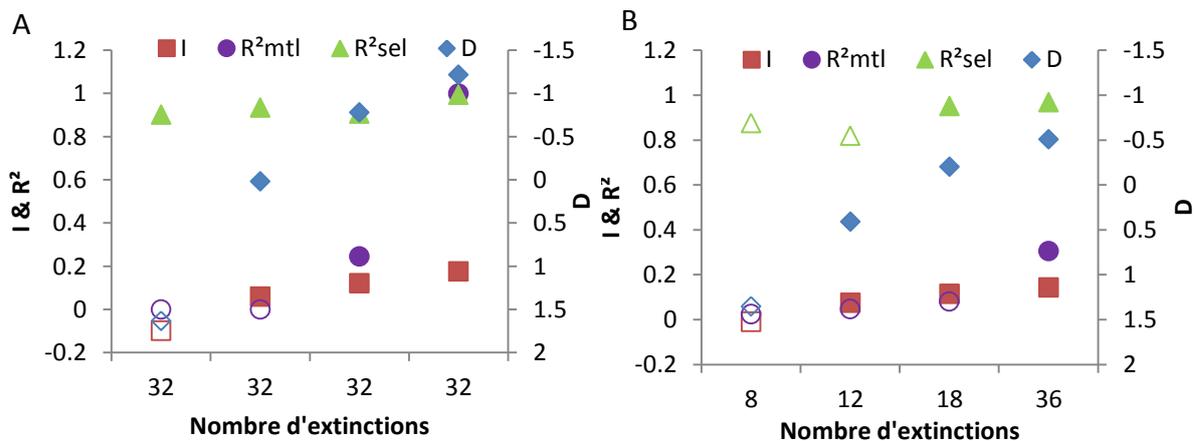


Figure 29 : Résultats des indices I de Moran, D , R^2mtl et R^2sel pour des extinctions visuellement dispersées sur deux topologies différentes. En A une topologie équilibrée et en B une topologie aléatoire avec des polytomies. Les figurés pleins représentent les résultats significatifs. Les valeurs prises par le I de Moran, le R^2mtl et le R^2sel varient dans la même. Les valeurs du D varient dans le sens inverses et sont donc représentées sur un second axe.

Pour une topologie E, les résultats R^2mtl sont non significatifs pour les deux premiers exemples (figure 29A). Cet indice semble donc moins sensible aux espèces groupées superficiellement dans l'arbre que le I et le D . L'indice R^2sel détecte une distribution d'extinctions phylogénétiquement différente de l'aléatoire pour tous les exemples (figure 29A), même lorsque les extinctions sont dispersées à intervalles réguliers sur la phylogénie (figure 19A). De plus, comme pour les analyses précédentes, les valeurs du R^2sel restent très proches de 1.

Pour la topologie P, seul le dernier exemple donne un résultat significatif pour le R^2_{mtl} et seuls les deux derniers résultats sont significatifs pour le R^2_{sel} (figure 29B). Pour ce type de topologie, les indices R^2_{mtl} et R^2_{sel} semblent donc moins sensibles que le I de Moran et le D pour détecter les extinctions groupées sur les niveaux très superficiels de l'arbre (les premiers niveaux phylogénétiques en partant des feuilles de l'arbre).

Pour une topologie E, les corrélogrammes du ϕ de Pearson (figure 30) et du I de Moran (figure 31) sont cohérents avec la distribution des extinctions proposée à chaque exemple. Pour le premier exemple, les espèces éteintes sont dispersées régulièrement sur la phylogénie : aucun niveau phylogénétique ne présente de résultats significativement différents de l'aléatoire. Pour le second exemple, des groupes de deux espèces éteintes sont dispersés dans la phylogénie: la distribution des extinctions du premier niveau phylogénétique est significativement différente de l'aléatoire et ainsi de suite pour les autres exemples (figures 30 et 31 et phylogénie en figure 19). Pour les corrélogrammes du ϕ de Pearson, les résultats sont identiques pour les extinctions et les survies, la topologie de la phylogénie et du trait sont symétriques (figure 30).

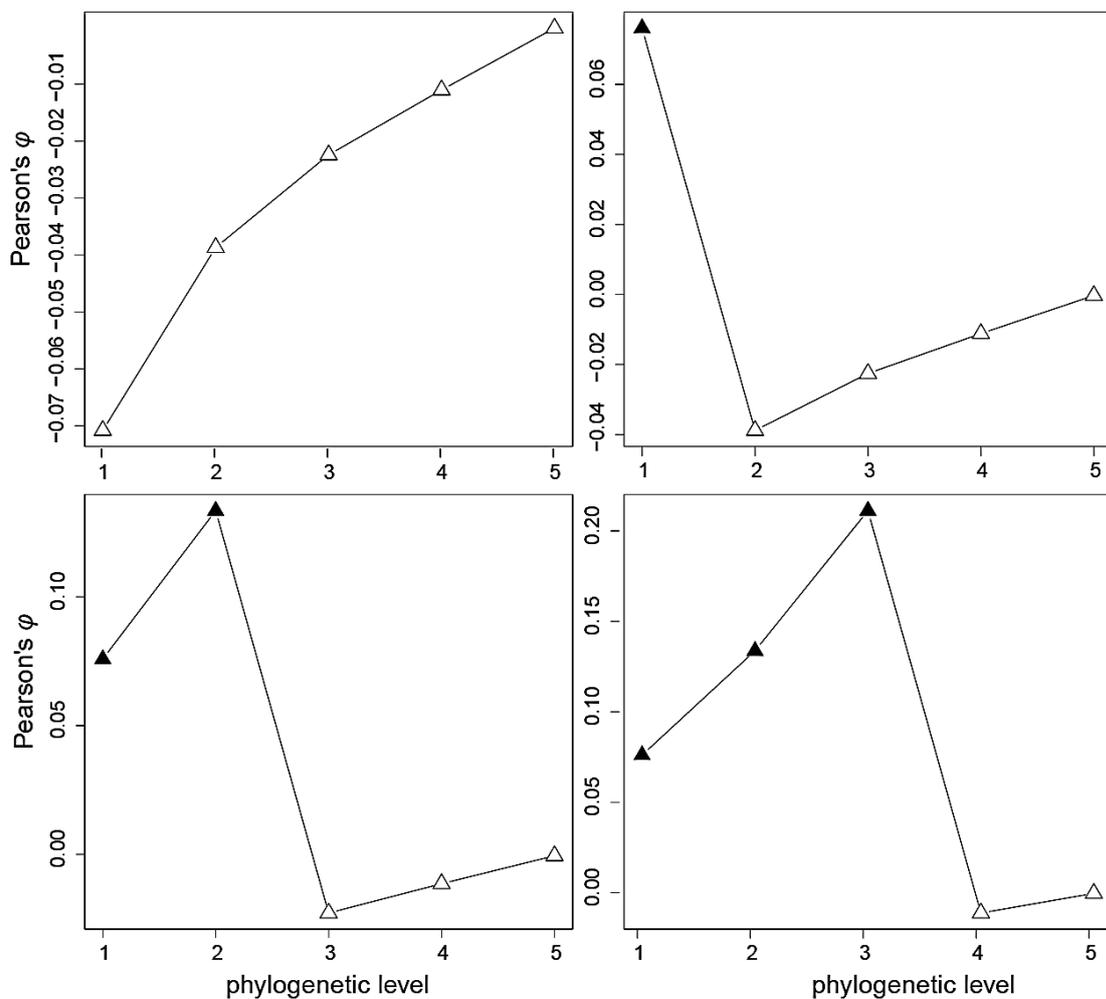


Figure 30 : Corrélogrammes des résultats du ϕ de Pearson pour différents exemples de distributions d'extinctions sur une topologie équilibrée et résolue. Le nombre d'extinctions est fixé à 32. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Les figurés triangulaires représentent les résultats pour les extinctions et les résultats pour les survies sont identiques à ceux pour les extinctions.

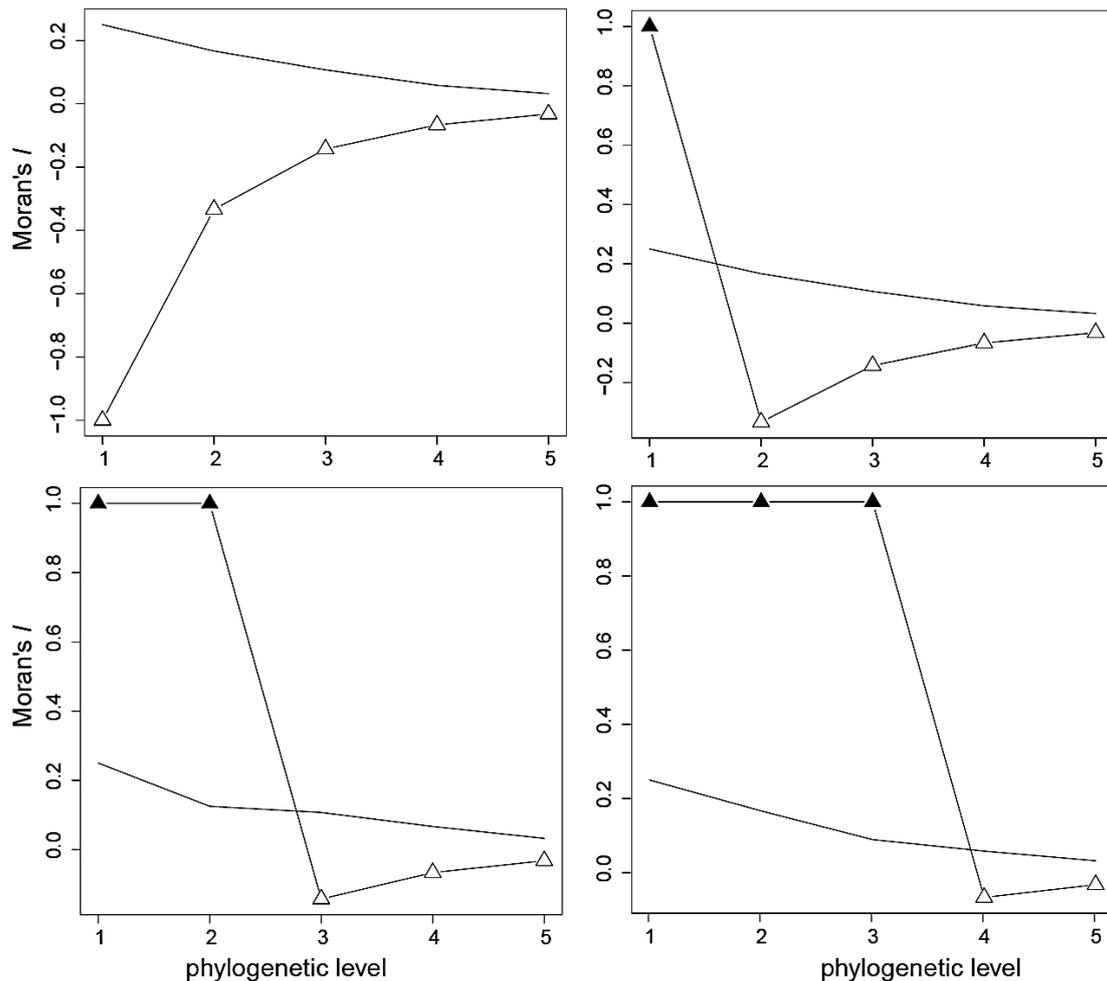


Figure 31 : Corrélogrammes des résultats du I de Moran, pour une topologie équilibrée et résolue pour différents exemples de distribution d'extinctions avec un nombre d'extinctions fixé à 32. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Le trait continu représente les valeurs supérieures du modèle nul.

Les résultats des corrélogrammes pour la topologie aléatoire P (figures 32 et 33) sont cohérents avec les distributions des extinctions et des survies proposées en exemples (figure 20). Pour le ϕ de Pearson, dans le premier exemple, aucun niveau n'est significativement différent de l'aléatoire pour les extinctions et les survies (figure 32). Pour les autres exemples, les valeurs pour les premiers niveaux sur lesquels les espèces éteintes sont regroupées sont significatives. Dans le dernier exemple, pour les survies, les valeurs pour le ou les premiers niveaux sont différentes de l'aléatoire, indiquant une distribution phylogénétique significativement groupée des survies et des extinctions (figure 32).

Pour cet exemple, les niveaux superficiels présentent donc des groupes d'espèces éteintes et des groupes d'espèces survivantes. Comme pour la topologie E, les résultats pour les corrélogrammes du I de Moran reflètent ceux du ϕ de Pearson (figure 33).

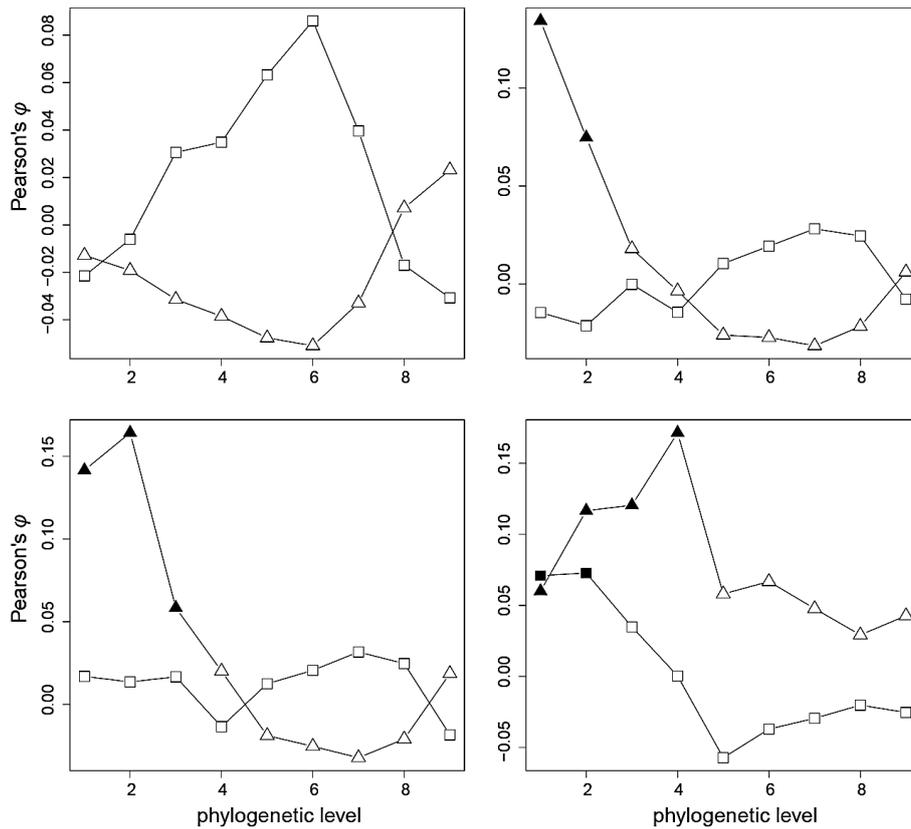


Figure 32 : Corrélogrammes des résultats du ϕ de Pearson pour différents exemples de distributions d'extinctions sur une topologie aléatoire avec polytomies. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Les figurés triangulaires représentent les résultats pour les extinctions et les figurés carrés pour les survies.

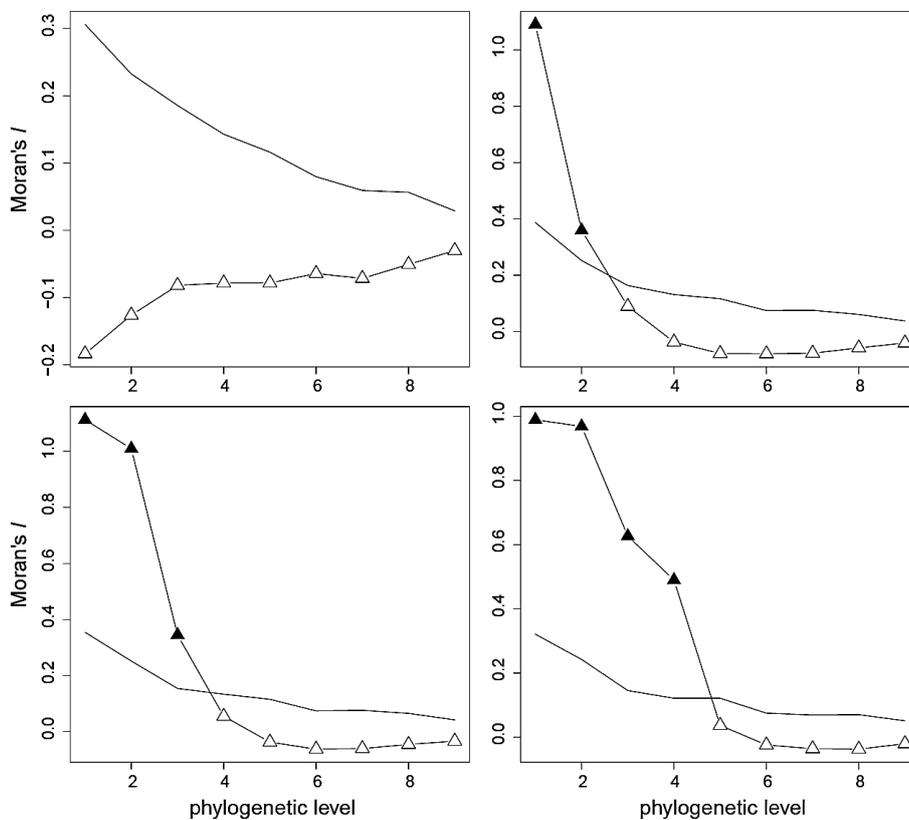


Figure 33: Corrélogrammes des résultats du I de Moran pour différents exemples de distributions d'extinctions sur une topologie aléatoire avec polytomies. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Le trait continu représente les valeurs supérieures du modèle nul.

III. Exploration du modèle nul

A. Méthodes

L'analyse précédente est complétée par l'étude des valeurs prises par le modèle nul. Il permet en effet d'explorer un nombre important d'exemple de distribution des extinctions pour une même topologie, un même nombre d'espèces et d'extinctions. Les modèles nuls nous permettent d'explorer deux types de questions.

Question 1 : Comment varient la distribution des valeurs des modèles nuls et le nombre de valeurs différentes qui les composent ?

Le nombre de solutions différentes composant le modèle nul et leur distribution est un facteur important qui déterminent notamment la puissance du test statistique (Legendre et Legendre 1998). Si le nombre de solutions différentes du modèle nul est trop faible et leur distribution peu étendue alors la puissance du test est réduite. Le nombre et la distribution des solutions dans chaque modèle nul varient en fonction des paramètres des simulations proposées (nombre d'extinctions, topologie).

Dans ce cas, ce n'est pas la valeur de l'indice en elle-même qui est prise en compte mais l'ensemble des résultats obtenus à partir des vecteurs d'extinctions simulés pour la construction du modèle nul. La distribution des extinctions en elle-même a peu d'importance dans ce type d'étude puisqu'on ne s'intéresse pas au résultat de l'exemple mais à aux résultats obtenus à chaque permutation des extinctions. Les résultats changent donc uniquement selon la topologie utilisée et le nombre d'extinctions. Pour cette raison l'ensemble des analyses est effectué sur les deux types de topologies (figure 14) avec un nombre d'extinctions de 2, 4, 8, 16 et 32 extinctions pour une topologie équilibrée (E) et 2, 5, 11, 16, 32 et 39 pour une topologie aléatoire (A) (voir figure 15 et 16).

Question 2 : Quels sont les liens entre les indices quand les paramètres de l'analyse ne varient pas (même topologie, même nombre d'extinction et d'espèces) ?

Les indices utilisés se fondent sur des approches différentes présentées dans le chapitre précédent. Cependant les indices sont tous basés sur une corrélation entre les extinctions et la phylogénie. Les valeurs des modèles nuls de chaque indice seront donc corrélées entre elles pour montrer les liens existants entre les différents indices pour un même type de topologie, un même nombre d'extinction et d'espèces. La corrélation est ensuite testée par un coefficient de corrélation de Pearson (r). Cette analyse est menée sur les topologies utilisées précédemment. Pour cette analyse les modèles nuls sont générés avec 1000 permutations aléatoires des extinctions pour chaque indice. Pour l'indice D , seul le modèle nul aléatoire est pris en compte. En effet, les autres indices n'étant pas testés par rapport à un modèle brownien celui-ci ne peut pas servir de point de comparaison.

B. Résultats

Question 1 : Comment varient la distribution des valeurs des modèles nuls et le nombre de valeurs différentes qui les composent ?

Les médianes des distributions des valeurs du modèle nul pour les indices globaux (I , D , R^2mtl et R^2sel) ne sont pas centrées sur la même valeur. Les valeurs du I sont centrées sur 0, celles du D sur 1, du R^2mtl sur 0.1 et du R^2sel sur 0,85 (figure 34 et 35). Lorsque la topologie est aléatoire (figure 35), les distributions des valeurs du modèle nul pour l'indice R^2sel sont centrées sur une valeur qui décroît en fonction du nombre d'extinctions de 0,8 à 0,9, montrant la sensibilité de l'indice au nombre d'extinctions (figure 35D). La queue de la distribution est plus étendue du côté où les extinctions sont phylogénétiquement groupées (figure 34A, B, C et 35 A, B, C). L'indice R^2sel est particulier puisque la queue de la distribution est plus étendue du côté inverse (figure 34D et 35D). Les queues des différents indices ont tendance à se réduire et la distribution à s'équilibrer quand on augmente le nombre d'extinctions, en particulier pour l'indice D (figure 34B et 35B). A l'exception de l'indice R^2sel , la distribution des modèles nuls de chaque indice ne montre pas de différence importante entre les deux types de topologies.

Pour une topologie équilibrée, les indices I et D montrent une très grande variation du nombre de solutions différentes composant le modèle nul en fonction du nombre d'extinctions. Ainsi pour 2 extinctions, il n'y a que six solutions différentes (figure 34A et 35B). Ce nombre de solutions est trop faible pour construire un modèle nul pertinent afin de tester statistiquement le résultat de l'indice obtenu. En revanche les indices R^2mtl et R^2sel semblent moins affectés par ce problème puisqu'au minimum le modèle nul de l'indice R^2mtl est composé de 445 solutions différentes et pour le R^2sel les 1000 permutations donnent chacune une solution différente (figure 34C et D).

La distinction principale entre les modèles nuls des deux topologies concerne le nombre de solutions différentes composant ces modèles. L'utilisation d'une topologie aléatoire avec des polytomies, proche des topologies observées dans nos jeux de données, augmente le nombre de solutions différentes composant le modèle nul pour tous les indices (figure 35). Ainsi, et même pour un nombre d'extinctions très faible, le nombre de solutions distinctes obtenues est suffisant (≈ 500) pour avoir un test statistique acceptable pour chaque indice (Sokal & Rohlf 1995, Legendre & Legendre 1998).

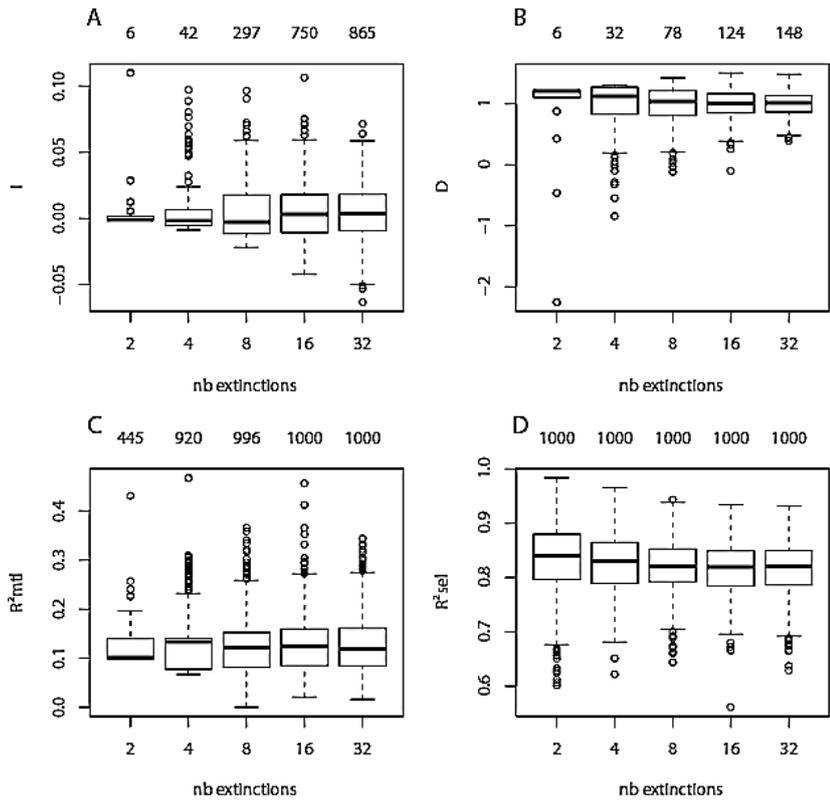


Figure 34 : Distribution des valeurs des modèles nuls pour les indices globaux, I (A), D (B), R^2_{mtl} (C), R^2_{sel} (D) pour distributions d'extinctions calculées sur une topologie équilibrée. Le nombre de solutions différentes obtenues pour le modèle nul est précisé au-dessus de chaque boîte à moustaches.

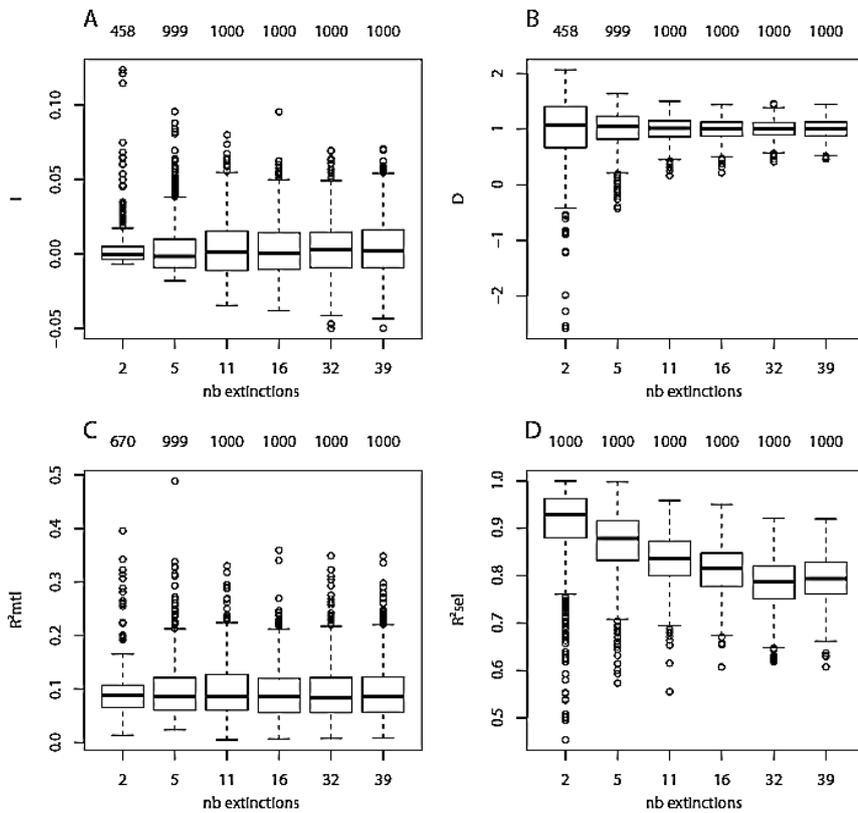


Figure 35 : Distribution des valeurs des modèles nuls pour les indices globaux, I (A), D (B), R^2_{mtl} (C), R^2_{sel} (D) pour des exemples de distribution d'extinctions calculés sur une topologie aléatoire. Le nombre de solutions différentes obtenus pour le modèle nul est précisé au-dessus de chaque boîte à moustaches.

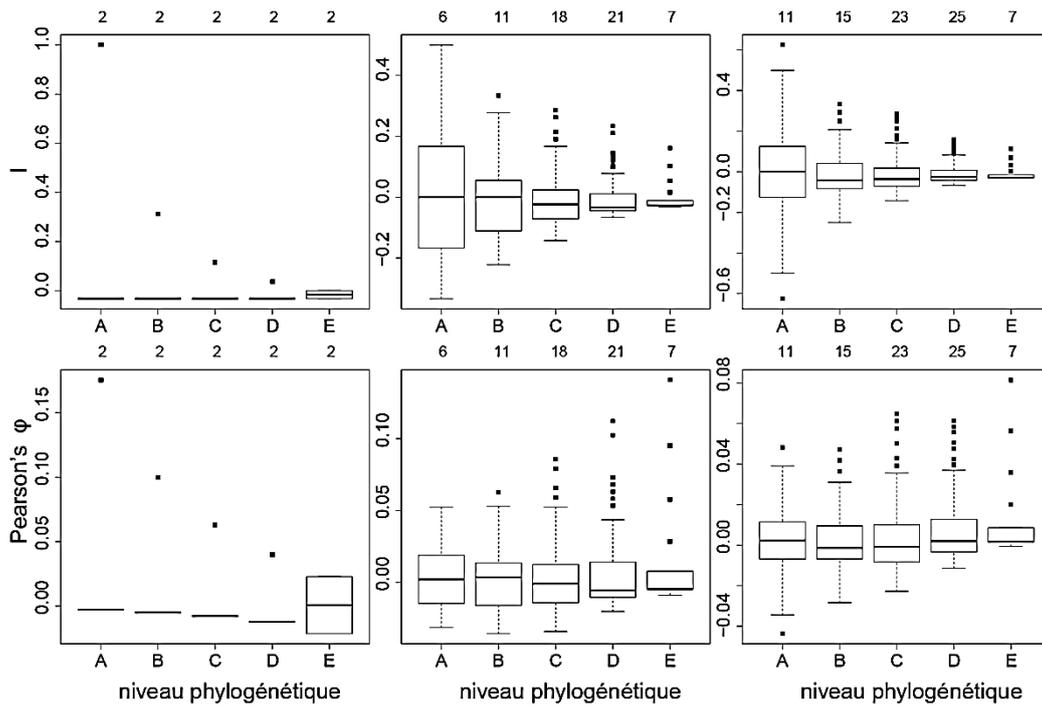


Figure 36 : Distribution des résultats des modèles nuls pour les indices calculés en corrélogrammes (I de Moran et ϕ de Pearson) sur un arbre phylogénétique équilibré pour différents nombres d'extinctions (2, 16 et 32 extinctions). Les chiffres au-dessus de chaque boîte à moustaches représentent le nombre de solutions différentes composant le modèle nul.

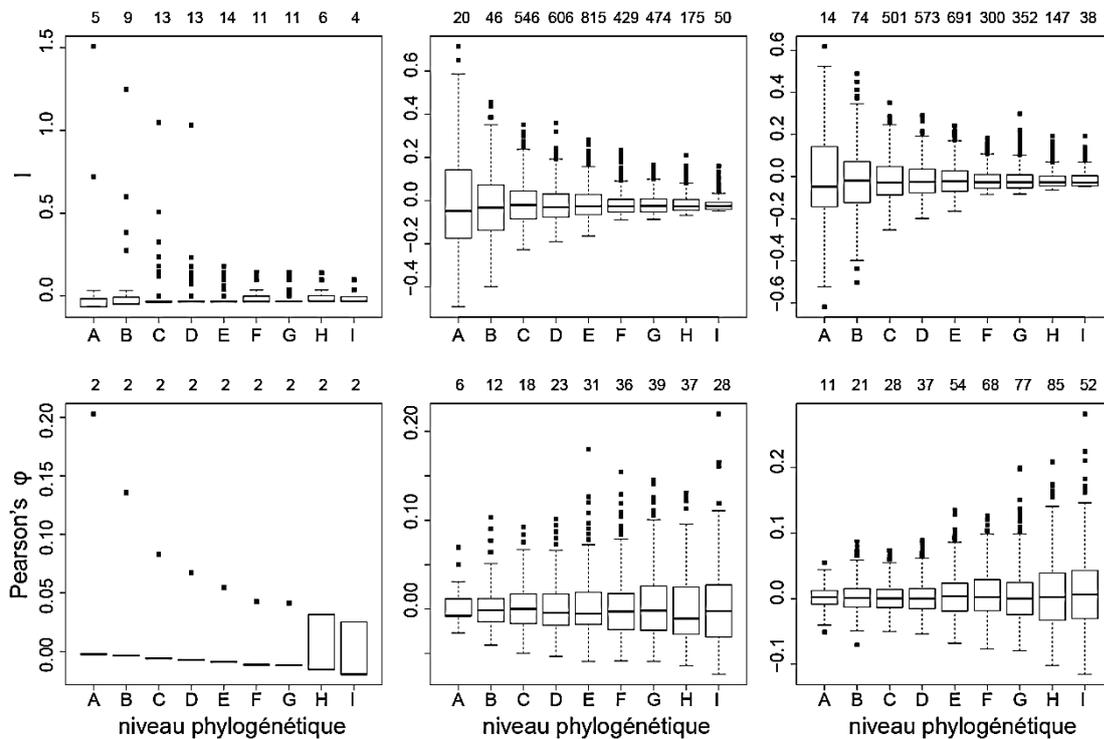


Figure 37: Distribution des résultats des modèles nuls pour les indices calculés en corrélogrammes (I de Moran et ϕ de Pearson) sur un arbre phylogénétique aléatoire pour différents nombres d'extinctions (2, 16, 32). Les chiffres au-dessus de chaque boîte à moustaches représentent le nombre de solutions différentes composant le modèle nul.

Pour les indices en corrélogramme (I de Moran et ϕ de Pearson), les résultats obtenus pour 2 et 4 extinctions et pour 8 et 16 extinctions sont très proches. Seuls les résultats pour 2, 16 et 32 extinctions seront donc détaillés dans cette partie (figure 36 et 37). Pour les deux types de topologies, la forme des distributions des modèles nuls pour chaque indice sont assez semblables. Les médianes sont proches de 0 et la queue des distributions est plus étendue pour les valeurs supérieures à 0 donc lorsque la distribution tend à être phylogénétiquement groupée. Pour les deux topologies, l'étendue de la distribution diminue pour les niveaux phylogénétiques plus profonds (proche de la racine) pour le I de Moran.

Avec deux extinctions, les solutions obtenues avec le I de Moran et le ϕ de Pearson ne peuvent être que de deux types : soit les 2 extinctions sont dans un même groupe phylogénétique alors le résultat tend vers 1, soit les 2 extinctions ne sont pas dans le même groupe phylogénétique alors le résultat tend vers 0. Ce nombre d'extinctions faible (figure 36 et 37) ne permet donc pas d'obtenir un nombre suffisant de solutions différentes pour construire un modèle nul fiable (figure 36 et 37). Dans cet exemple, l'étude de deux espèces éteintes est purement théorique, dans un cas réel, où le nombre d'extinctions serait très faible, un test statistique n'est pas forcément nécessaire, ni particulièrement intéressant pour déterminer si les espèces éteintes sont groupées ou non sur la phylogénie.

Le nombre de solutions différentes composant le modèle nul est plus important quand la topologie est aléatoire. Le nombre de solutions différentes varie de 2 à 25 lorsque la topologie est équilibrée alors qu'on obtient au maximum 825 solutions différentes pour une topologie aléatoire (figure 36 et 37). Bien que cette remarque soit vraie pour les deux indices en corrélogramme, le nombre de solutions différentes pour le ϕ de Pearson reste très faible même pour une topologie aléatoire. En effet, les résultats du ϕ de Pearson sont obtenus par corrélation d'une matrice de co-extinctions avec une matrice de proximité phylogénétique (voir figure 12A). Par rapport au I de Moran, cet indice ne prend en compte que les solutions pour lesquelles plusieurs espèces éteintes sont

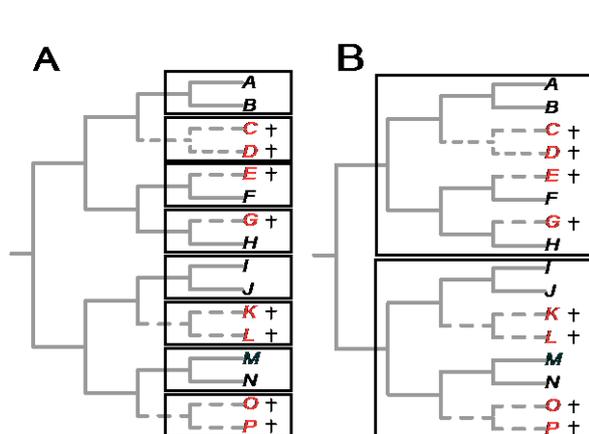


Figure38 : Groupement phylogénétique pour le premier (A) et le dernier (B) niveau phylogénétique. En A le nombre de solutions différentes est limité par le nombre d'espèces dans chaque groupe et en B le nombre de groupe lui-même limite le nombre de solutions différentes possibles.

distribuées dans un même groupe phylogénétique. Cette caractéristique permet de distinguer la distribution des extinctions de celle des survies mais diminue le nombre de solutions différentes possibles par permutation des extinctions.

La pertinence du modèle nul pour les indices en corrélogramme dépend également du niveau phylogénétique. En effet, pour les niveaux phylogénétiques extrêmes (le plus proche de la racine et le plus proche des feuilles de l'arbre) le nombre de solutions différentes composant le modèle nul est toujours inférieur au nombre de

solutions différentes pour les niveaux moyens (sauf dans le cas où $n=2$ extinctions alors le nombre de solutions différentes est toujours de 2, figure 36 et 37). Le nombre de solutions différentes est faible dans ces niveaux phylogénétiques parce que le nombre de possibilités pour grouper les espèces éteintes est réduit (voir l'exemple figure 38). Le nombre de solutions différentes pour les niveaux proches des feuilles est faible parce que les espèces éteintes ne sont réparties que par groupe de deux espèces. Dans ce cas une espèce éteinte est soit groupée avec une autre espèce éteinte soit avec une espèce survivante. Pour les niveaux phylogénétiques profonds, le nombre de groupes phylogénétiques est limité à deux. Les espèces éteintes sont donc soit toutes dans un des deux groupes soit réparties entre les deux groupes, le nombre de possibilités de solutions différentes, surtout pour un petit nombre d'extinctions, est donc limité. La significativité des résultats pour ces niveaux doit donc être regardée avec précaution (voir aussi Legendre & Legendre 1998).

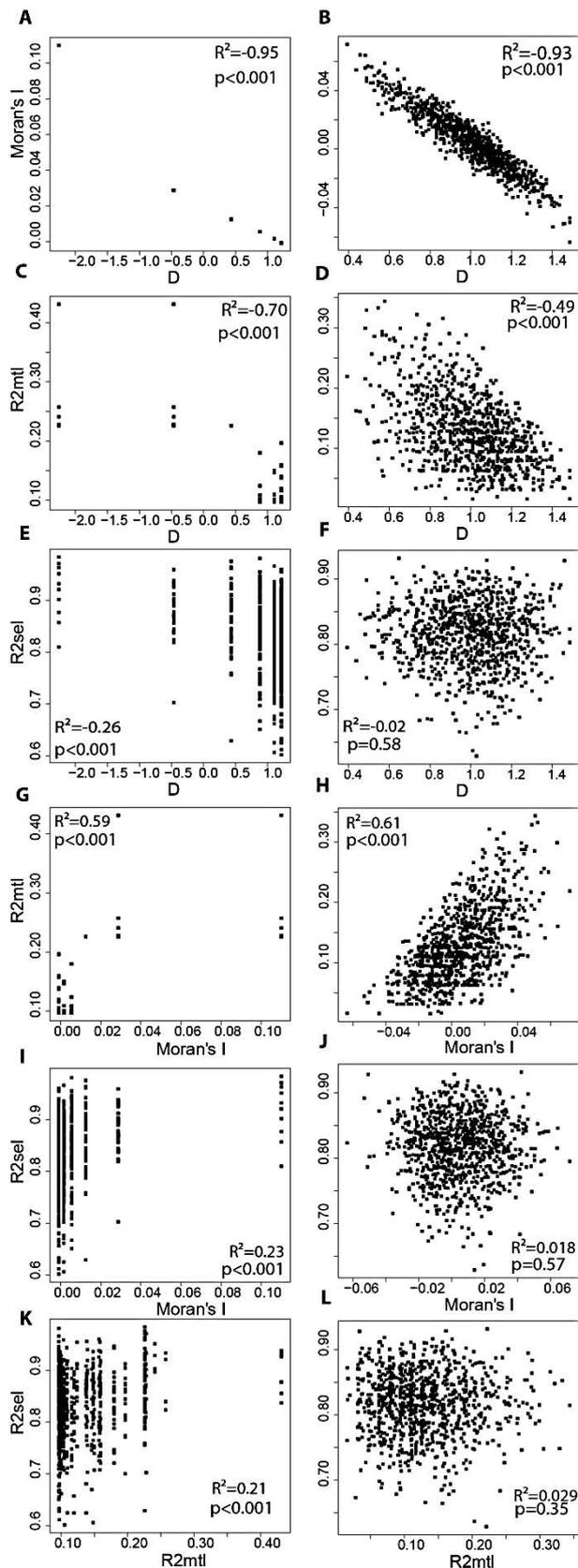


Figure 39 : Corrélation entre les différents indices à partir des modèles nuls pour une topologie équilibrée, à gauche pour 2 extinctions et à droite pour 32 extinctions

Question 2 : Quels sont les liens entre les différents indices quand les paramètres de l'analyse ne varient pas (même type de topologie, même nombre d'extinction et d'espèces) ?

Les figures 39 et 40 montrent comment les indices sont corrélés quand la topologie, le nombre d'espèces et le nombre d'extinction sont les mêmes. Seuls les résultats pour les nombres extrêmes d'extinctions (2, à gauche de chaque figure et 32, à droite de chaque figure) sont détaillés dans cette partie. Les résultats obtenus pour $n=4, 8, 16$ extinctions sont identiques à ceux obtenus pour $n=32$ extinctions pour la significativité des indices.

Pour une topologie équilibrée et un nombre d'extinctions égal à 2, les indices sont significativement corrélés entre eux. On note néanmoins que les valeurs du R^2 sont faibles (de 0,21 à 0,26) pour la corrélation de chaque indice avec le R^2_{sel} (figure 39E, I et K). Lorsque le nombre d'extinctions est plus élevé, la corrélation des indices I de Moran, D et R^2_{mtl} avec le R^2_{sel} n'est plus significative et les valeurs des R^2 sont inférieures ou égales à 0,02 (figure 39 F, J et L pour l'illustration du cas à 32 extinctions). Quel que soit le nombre d'extinctions, l'indice D est significativement et négativement corrélé avec le I et le R^2_{mtl} (figure 39 A, B, C et D) alors que le I et le R^2_{mtl} sont corrélés positivement (figure 39 G et H).

Les corrélations entre l'indice I et D sont toujours bonne ($R^2 > 0.9$, $p < 0.001$). Pour cette topologie, cette très bonne corrélation du I et du D est également due au fait que le nombre de solutions du modèle nul pour une topologie

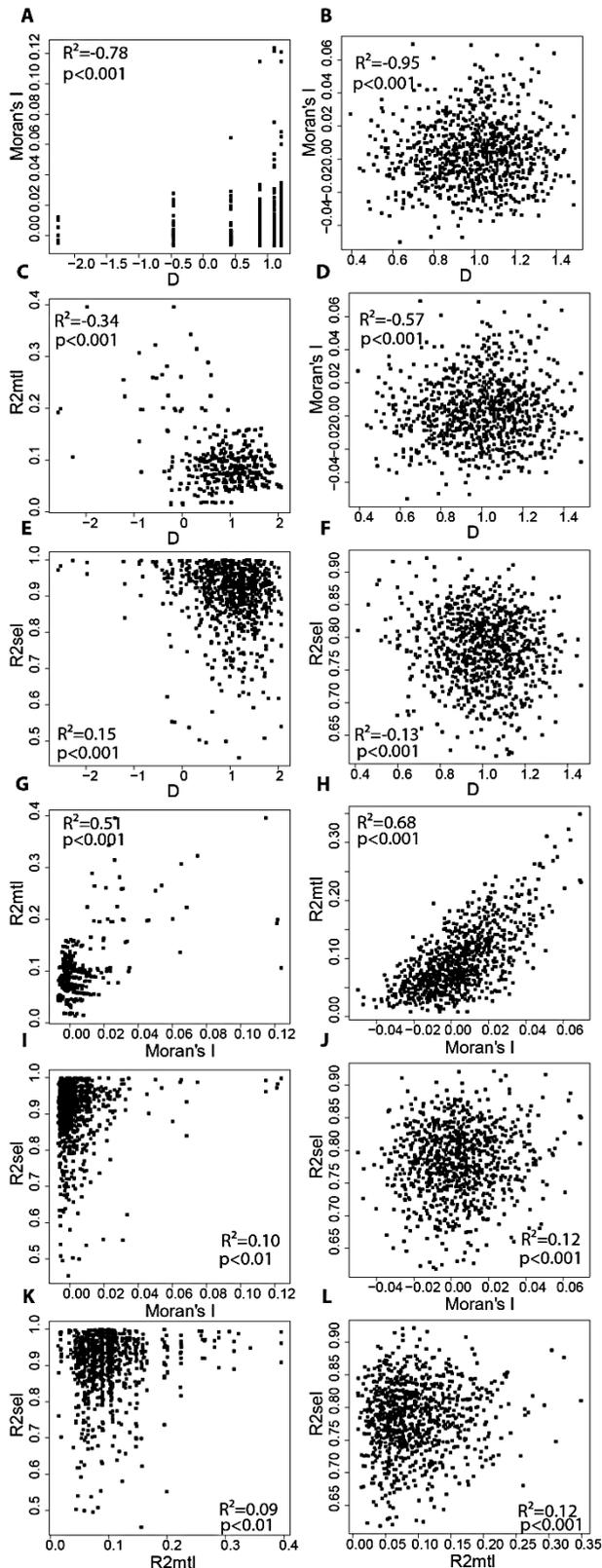


Figure 40 : Corrélation entre les différents indices à partir des modèles nuls pour une topologie aléatoire avec des polytomies, à gauche pour 2 extinctions et à droite pour 32 extinctions.

équilibrée est contrainte par la symétrie de la phylogénie.

Pour une topologie aléatoire, les corrélations entre les différents indices sont toutes significatives pour 2 et 32 extinctions mais les valeurs des R^2 sont très différentes selon les indices corrélés (figure 40). Les valeurs du R^2 restent fortes ($>0,7$) pour la corrélation entre le D et le I (figure 40A et B). Lorsque seules 2 espèces s'éteignent, les valeurs du R^2 sont comprises entre 0,09 et 0,15 pour la corrélation de chaque indice avec le R^2_{sel} (figure 40 E, I et K) et entre 0,12 et 0,13 pour 32 extinctions (figure 40 F, J et L).

Il ressort de ces résultats que les indices D et I semblent corrélés quel que soit le nombre d'extinctions ou la topologie avec des valeurs de R^2 supérieures à 0,7. Même si les autres indices sont significativement corrélés entre eux les valeurs de R^2 restent relativement faible ($<0,5$) pour les corrélations entre les autres indices. La topologie et le nombre d'extinctions semblent avoir une influence non négligeable sur la relation entre les indices notamment entre le R^2_{sel} et les autres indices.

IV. Construction d'un jeu de données simulées et exploration des paramètres pouvant influencer la valeur des indices

A. Simulation du jeu de données

Les analyses précédentes explorent les indices pour une même topologie, un même nombre d'espèces et un même nombre d'extinctions. Dans cette partie, les indices statistiques seront testés sur un jeu de données entièrement simulées afin de tester l'influence de plusieurs paramètres sur la valeur des indices. Ces paramètres sont : le nombre d'espèces, la prévalence du trait (pourcentage d'extinction), le nombre absolu d'extinctions, la résolution de l'arbre, l'équilibre de l'arbre (mesuré par le I de Colless), la profondeur de l'arbre et le nombre de nœuds.

Le jeu de données simulées est composé d'arbres phylogénétiques construits aléatoirement avec la fonction « rtree » disponible dans le package APE du logiciel R (Paradis *et al* 2004). Les arbres construits par cette fonction ne sont pas paramétriques et sont entièrement résolus (absence de polytomie). Afin que ceux-ci soient les plus proches possibles des arbres phylogénétiques réels traités dans notre étude, leurs longueurs de branche sont modifiées pour obtenir un arbre ultramétrique. Une fois les longueurs de branches recalculées, des polytomies sont ajoutées. Le nombre et la localisation de ces dernières sont définis aléatoirement pour chaque arbre.

Le paramètre principal dans la construction d'un arbre phylogénétique est le nombre d'espèces (N). À partir du nombre d'espèces, un nombre d'extinctions (n) est défini aléatoirement. De ces deux paramètres découle la prévalence des extinctions. Le nombre d'extinctions peut être choisi aléatoirement mais doit être compris entre 2 et $N-2$. En effet, un échantillon dans lequel aucune ou une seule espèce est éteinte, ou au contraire dans lequel la totalité des espèces sont éteintes, ne présente pas d'intérêt pour notre étude. La profondeur de l'arbre correspond au chemin comportant le plus grand nombre de nœuds entre la racine et une feuille de l'arbre. La résolution de l'arbre correspond quant à elle au nombre de nœuds dans l'arbre divisé par le nombre de nœuds pour le même arbre s'il était entièrement résolu. L'équilibre de l'arbre, correspond au degré de dysmétrie de l'arbre par rapport à un arbre équilibré (figure 16 A). L'équilibre de l'arbre permet dans notre cas de donner une mesure de la topologie des arbres phylogénétique. Plusieurs indices peuvent être utilisés pour mesurer ce paramètre (Kirkpatrick & Slatkin 1993, Agapow & Purvis 2002). Nous avons choisis de mesurer l'équilibre de l'arbre avec I de Colless (Colless 1982). Le calcul de cet indice est possible avec R (fonction « colless » dans le package « apetreeshape », Bortolussi *et al.* 2006) mais il nécessite que l'arbre soit entièrement résolu, ce qui n'est pas le cas pour nos arbres. Pour résoudre ce problème, nous avons choisi de calculer un I de Colless pour toutes les résolutions possibles de polytomies pour chaque arbre. Un I de Colless moyen est ensuite calculé et retenu comme valeur pour l'arbre initial.

Devant le nombre de possibilités pour associer ces paramètres, il nous a semblé approprié de contraindre la simulation. Il est, par exemple, inutile de générer des arbres de 1 ou 2 espèces ou au contraire de 1000 espèces. Ce type de jeux de données augmenterait de façon non négligeable le temps de calcul et n'est, de plus, jamais rencontré dans les jeux de données réels. Les paramètres peuvent donc être contraints de deux manières différentes. Dans la première, la simulation est contrainte par l'expérimentateur lui-même qui choisit l'amplitude avec laquelle peuvent varier le nombre d'espèces et le nombre d'extinctions. Dans la seconde, les paramètres sont fixés à partir des maximums et des minimums trouvés dans les jeux de données étudiés. Pour cette deuxième méthode, adoptée ici, les paramètres virtuels obtenus sont donc au plus proche de ceux rencontrés dans le jeu réel de données. Les données phylogénétiques et d'extinctions des bases de données du Carixien et du Pliensbachien-Toarcien sont donc préalablement rentrées dans la simulation pour en extraire les valeurs maximums et minimums de chaque paramètre.

Une fois les jeux de données virtuels obtenus, les indices sont calculés pour chaque arbre phylogénétique. Afin de déterminer si la valeur de l'indice calculé est dépendante ou non des paramètres, la démarche la plus simple serait de réaliser une régression multiple. Or cette approche nécessite que tous les paramètres soient indépendants les uns des autres, ce qui n'est pas le cas de ici. Une ACP (Analyse en Composante Principale) est donc réalisée sur les sept paramètres précédemment définis (le nombre d'espèces, la prévalence du trait, le nombre absolu d'extinctions, la résolution de l'arbre, l'équilibre de l'arbre, la profondeur de l'arbre et le nombre de nœuds) pour obtenir des axes indépendants (ou composantes principales) représentant les paramètres. Une régression multiple est ensuite réalisée entre les différents axes de l'ACP et chaque indice.

Pour obtenir un modèle stable, c'est-à-dire une ACP pour laquelle le poids des variables initiales pour la construction des composantes principales reste stable quelles que soient les données simulées (voir tableau 3), le nombre de simulations retenues est de 50 000 arbres phylogénétiques. L'ensemble des composantes principales de l'ACP est conservé pour réaliser une régression multiple. En générale, la significativité de chaque axe de l'ACP est testée par comparaison avec une loi normale. Dans notre cas cette comparaison semble peu appropriée car les paramètres ne sont pas distribués normalement (test de Shapiro-Wilk : $W > 0.9$ et $p < 0.001$ pour tous les paramètres). Les résultats obtenus sont donc testés par rapport à un modèle nul. Ce dernier est construit en calculant un modèle linéaire pour 50 000 permutations aléatoires et indépendantes des valeurs de chaque composante principale de l'ACP. Pour chaque indice, on teste si la variation de la valeur de l'indice est significativement expliquée par une ou plusieurs composantes principales. Si oui, on regarde ensuite à quels paramètres ces composantes principales sont significativement corrélées.

B. Résultats

Les indices globaux, c'est-à-dire ceux livrant une seule valeur pour l'ensemble d'un arbre, sont étudiés pour déterminer comment les paramètres de l'arbre ainsi que le nombre d'extinctions peuvent influencer la valeur de l'indice. Les jeux de données simulés sont contraints par l'ensemble des arbres phylogénétiques dont nous disposons pour le Carixien et le Pliensbachien-Toarcien. Les valeurs obtenues pour les paramètres varient donc dans les mêmes gammes que celles des arbres phylogénétiques des zones et des sous zones des deux bases de données. Dans tous les résultats qui seront décrits par la suite, il faut garder à l'esprit que toutes les analyses effectuées dans cette partie sont réalisées sur un jeu de données contraint. Les conclusions ne sont donc valables que pour cette

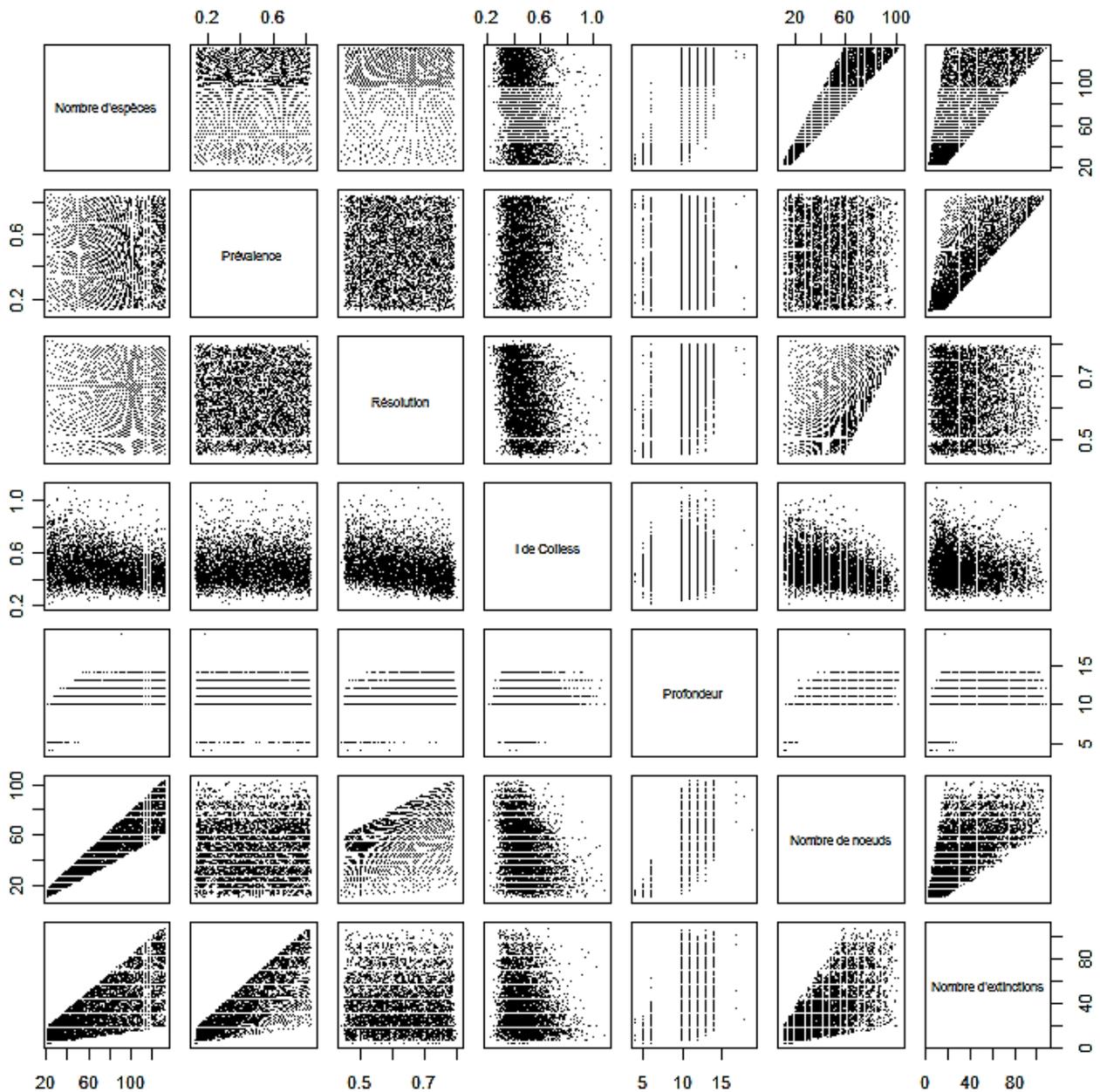


Figure 41 : Synthèse des relations bivariées entre le nombre d'espèces, la prévalence, la résolution, l'équilibre de l'arbre (I de Colless), la profondeur, le nombre de nœuds et le nombre d'extinctions.

gamme de données simulées et non pas pour toutes les combinaisons de phylogénies et d'extinctions possibles. Il nous est notamment impossible de simuler le comportement des indices pour des cas extrêmes, par exemple pour un arbre de 5 espèces ou une prévalence de 99%.

Les paramètres pris en compte dans la simulation ne sont pas indépendants les uns des autres (figure 41). Ainsi, le nombre de nœuds de l'arbre augmente quand le nombre d'espèces augmente et le nombre d'extinctions est également contraint par la diminution ou l'augmentation du nombre d'espèces. En conséquence, le nombre d'extinctions est également lié au nombre de nœuds dans l'arbre. La figure 41 montre également que la gamme des valeurs de prévalence (nombre d'extinctions/nombre d'espèces total) augmente quand le nombre d'extinctions augmente mais varie indépendamment du nombre d'espèces. De même, dans notre simulation, un faible nombre de nœuds ne permet que de faibles valeurs de résolution. Il est également intéressant de noter que les valeurs du *I* de Colless sont très déséquilibrées avec une majorité de valeurs entre 0.2 et 0.6 et peu de valeurs entre 0.6 et 1. Enfin, la profondeur de l'arbre prend toujours des valeurs discrètes avec majoritairement des valeurs autour de 5 puis entre 10 et 15.

L'ACP effectuée sur la matrice des corrélations des 7 variables initiales c'est-à-dire nos paramètres. Pour information, le tableau 1 résume les valeurs propres et le pourcentage de variance expliquée par chaque axe. On peut noter que les 4 premières composantes principales expliquent 97% de la variance initiale, mais l'ensemble des composantes principales sera conservé dans la suite de l'analyse. L'ACP donne 7 composantes principales ou axes résumant les relations inter-variables (tableau 2). La relation entre chacun des indices globaux (*I* de Moran, *D*, *R²sel* et *R²mtl*) et l'ensemble des composantes principales est testée par un modèle linéaire (régression multiple). Les résultats sont donnés dans le tableau 3.

Axes	1	2	3	4	5	6	7
Valeur propre	3.341	1.226	1.073	0.992	0.363	0.003	0.001
Pourcentage de variance expliquée	0.455	0.210	0.156	0.146	0.025	0.006	0.001

Tableau 1 : Valeurs propres et pourcentages de variance expliquée par chaque composante principale après une ACP sur 7 paramètres calculés sur un jeu de données simulé (le nombre d'espèces, la prévalence du trait, le nombre absolu d'extinctions, la résolution de l'arbre, l'équilibre de l'arbre, la profondeur de l'arbre et le nombre de nœuds).

Paramètres	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Nombre d'espèces	0.50002559	-0.00832853	0.27162953	-0.3262006	0.19794482	-0.23631605	0.68897619
Prévalence	0.15390399	0.66221912	-0.38192547	0.31961806	-0.10492844	-0.5257767	0.04801587
Résolution	0.17332878	-0.46296667	-0.48586323	0.54488459	0.39753711	0.09402558	0.2361782
<i>I</i> de Colless	-0.16393963	0.21345548	0.68044903	0.55590651	0.39409508	-0.01428354	-0.00163393
Profondeur	0.427913	-0.2320735	0.25710116	0.41452247	-0.72335596	0.04291878	0.00407545
Nombre de nœuds	0.53344435	-0.17367204	0.08848281	-0.11649548	0.31302906	-0.32223159	-0.6797458
Nombre d'extinctions	0.44910633	0.46634216	-0.08570977	-0.01030184	0.12341052	0.74363536	-0.07178097

Tableau 2 : Poids des variables initiales pour la construction des composantes principales. Les rectangles orange indiquent les valeurs supérieures à 0.50 (en valeur absolue), les rectangles roses celles comprises entre 0.35 et 0.50.

Indices	D R ² = 0.002 p _{val} =0.363		I R ² = 0.004 p _{val} =0.011		R ² mtl R ² =0.354 p _{val} =0.000		R ² sel R ² = 0.011 p _{val} =0.000	
	Coef	p-value	Coef	p-value	Coef	p-value	Coef	p-value
Ordonnée à l'origine	306.19	0.363	5.490	0.011	146.428	0.000	1041.691	0.000
PC1	-1.154	0.875	1.630	0.052	-45.836	1.000	0.196	0.423
PC2	0.013	0.497	-1.267	0.898	15.424	0.000	-2.809	0.997
PC3	-0.545	0.705	-1.350	0.913	-0.657	0.746	4.142	0.000
PC4	-0.219	0.586	-0.438	0.670	2.426	0.007	-4.366	1.000
PC5	1.061	0.144	-2.655	0.996	18.246	0.000	0.821	0.206
PC6	-1.757	0.962	1.795	0.036	-0.325	0.626	2.798	0.003
PC7	1.329	0.091	-1.280	0.899	-7.741	1.000	-1.878	0.970

Tableau 3 : Coefficients des régressions multiples (Coef) et valeurs p associées (p-value). Pour chaque indice, le R² est indiqué ainsi que l'ordonnée à l'origine des modèles linéaires avec leur probabilité associée. Les rectangles verts indiquent les résultats significatifs.

L'indice *D* est toujours indépendant de l'ensemble des composantes principales pour la gamme des valeurs explorée ici. On en déduit que cet indice est également indépendant de l'ensemble des paramètres étudiés (tableau 3). Ces résultats confirment donc les conclusions de Fritz et Purvis (2010) : la statistique *D* est indépendante de la prévalence du trait, de la taille et de la forme de la phylogénie. La valeur de l'indice permet donc de comparer la force du signal phylogénétique entre différents arbres phylogénétiques.

Les autres indices sont tous significativement expliqués par une ou plusieurs des composantes principales de l'ACP (tableau 3). La relation entre le *I* de Moran et l'axe 6 est significative. Cet indice semble donc principalement sensible au nombre d'extinctions et à la prévalence, et dans une moindre mesure au nombre de nœuds et au nombre d'espèces (tableau 2). Pour rappel, ces paramètres sont tous reliés les uns aux autres (figure 41), il est donc logique que l'ensemble de ces paramètres soit expliqué sur un même axe. Ce résultat confirme également les observations de Lockwood *et al.* (2002) qui indiquaient que le *I* de Moran est sensible à la prévalence du trait.

Bien que calculés par des méthodes proches, le *R²mtl* et le *R²sel* ne sont pas expliqués par les mêmes axes. Le *R²mtl* est significativement expliqué par les axes 2, 4 et 5 et le *R²sel* par les axes 3 et 6. Il semble donc que la valeur du *R²mtl* soit plutôt sensible à l'ensemble des paramètres traduisant la forme de l'arbre phylogénétique (*I* de Colless, résolution, profondeur de l'arbre phylogénétique, nombre d'espèces) mais aussi à la prévalence. Le *R²sel* semble sensible à l'équilibre de l'arbre phylogénétique (*I* de Colless), à la prévalence et au nombre d'extinctions.

En somme, le *D* est le seul indice dont la valeur est indépendante des paramètres liés à l'arbre phylogénétique et aux extinctions. Bien qu'attribuer une relation exclusive entre une composante principale et un paramètre ne soit pas possible dans ce type d'étude, il semble que les autres indices soient tous plus ou moins sensibles à la prévalence et dans une moindre mesure à la forme de l'arbre. Ces deux paramètres, et particulièrement la prévalence, ont des valeurs très variables dans nos jeux de données. La valeur des indices *I* de Moran, *R²mtl* et *R²sel* ne peut donc pas être comparée entre jeux de données différents ni être utilisée comme une indication de la force du signal phylogénétique.

CHAPITRE 3 :
APPLICATION SUR LES BASES DE
DONNEES DU CARIXIEN ET DU
PLIENSBACHIEN -TOARCIEN

I. Introduction

Ce chapitre est consacré à l'analyse des bases de données du Carixien et du Pliensbachien-Toarcien. Dans la première partie, la distribution phylogénétique des extinctions des ammonites du Carixien et du Pliensbachien-Toarcien est explorée avec l'ensemble des indices statistiques précédemment décrits. Le I de Moran et le ϕ de Pearson sont ensuite appliqués sur une hypothèse taxinomique pour déterminer quels résultats sur la distribution phylogénétique des extinctions peuvent être obtenus avec ce type d'analyse. La partie suivante analyse l'effet potentiel des espèces utilisées en biostratigraphie sur la distribution phylogénétique des extinctions. La troisième partie explore l'influence des durées de vie des espèces sur le groupement phylogénétique des extinctions et notamment le rôle éventuel des espèces d'ammonites qui ne présentent aucune extinctions durant la période du Carixien. Enfin dans une dernière partie, la répartition géographique des ammonites du Carixien est étudiée dans une perspective phylogénétique.

II. Distribution phylogénétique des extinctions : application sur les bases de données du Carixien et du Pliensbachien-Toarcien

A. *Application des indices statistiques : méthodes*

Les indices proposés dans les sections précédentes sont appliqués aux données de la base du Carixien et à celles de la base du Pliensbachien-Toarcien. Le but de ces analyses est de déterminer s'il existe un groupement phylogénétique significatif des extinctions des ammonites et de suivre l'évolution temporelle de ce signal. La base de données du Carixien permet d'observer les groupements phylogénétique d'extinctions durant un intervalle caractérisé par un taux d'extinction de fond («background extinction», *sensus* Raup & Sepkoski 1982, Jablonski 1986, 2001) tandis que celle du Pliensbachien -Toarcien permet de couvrir une crise d'extinction de second ordre (Sepkoski 1986, Hallam 1986, 1987, Little & Benton 1995, Aberhan & Fürsich 2000, Macchioni & Cecca 2002, Cecca & Macchioni, 2004, Dera *et al.* 2009, 2010). L'étude de la distribution phylogénétique des extinctions sur la base du Carixien a fait l'objet d'une publication dans la revue Plos ONE en 2010. L'article est disponible en fin de chapitre. L'analyse effectuée ici est complémentaire de celle de l'article, elle apporte notamment des résultats pour l'ensemble du Carixien.

Les indices statistiques sont donc calculés pour l'ensemble du Carixien, puis pour l'intervalle Pliensbachien – Toarcien. Ces indices sont ensuite appliqués aux données de chaque zone et sous-zone pour les deux bases de données. Cette approche permet de déterminer les variations (ou le maintien) des groupements phylogénétiques des extinctions à diverses échelles temporelles. L'étude des extinctions est complétée par l'étude des survies, c'est-à-dire de la distribution phylogénétique des

espèces qui, contrairement aux espèces éteintes, passent dans la zone ou la sous-zone suivante (figure 8). Cette étude est très similaire à celle des extinctions, les survies sont simplement codées par 1 et les extinctions par 0 dans vecteurs (voir figure 8B). Pour rappel, seul l'indice ϕ de Pearson utilisé en corrélogramme permet de distinguer les extinctions et les survies (figure 12). Les autres indices ne testent que la présence d'un signal phylogénétique incluant à la fois les survies et les extinctions. Le ϕ de Pearson permet donc de déterminer si le signal phylogénétique observé est dû à un groupement phylogénétique des espèces éteintes, survivantes, ou les deux. L'ensemble des phylogénies utilisées pour ces analyses sont disponible en annexe 3.

Les valeurs et la significativité des indices sont calculées avec les programmes « Phi_Mor_correlo.r » et « calDIR.r » disponibles en annexe 7 et fonctionnant avec le logiciel R (R Development Core Team). Le premier calcule les deux indices utilisés en corrélogramme (ϕ de Pearson et I de Moran). L'utilisation de ce programme nécessite de coder les arbres phylogénétiques et les vecteurs d'extinction dans une matrice pour chaque intervalle. Ce type de matrice est généré avec un programme nommé « Cal_correlo.r » lui aussi disponible en annexe 7. Le second programme permet de calculer l'ensemble des indices dits globaux (I de Moran, D et R^2mtl et R^2sel). La significativité des indices est testée avec 1000 permutations des extinctions.

B. Résultats

1. Application à la base de données du Carixien

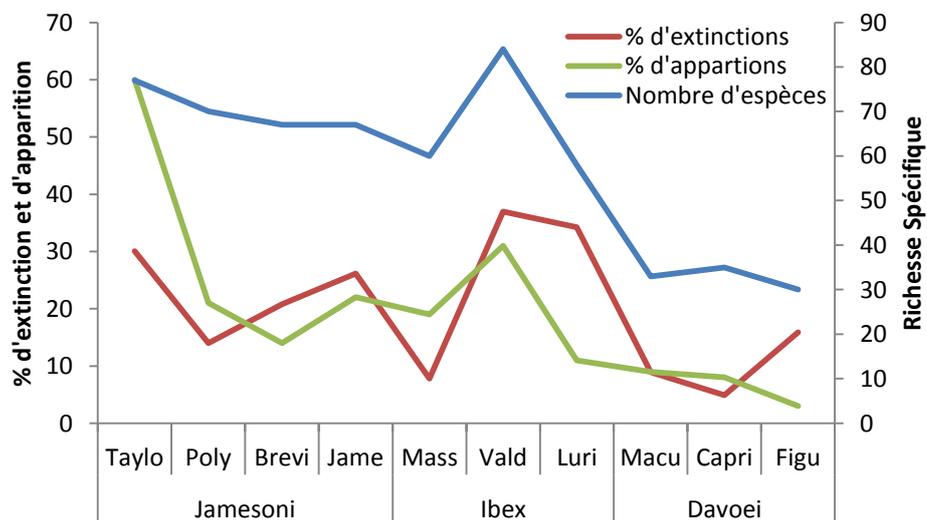


Figure 42 : Richesse spécifique et pourcentages d'extinction et d'apparition d'espèces pour les ammonites du Carixien.

Durant le Carixien, aucun événement majeur n'est observé au niveau des extinctions, bien que le nombre d'espèces diminue au cours de la sous-zone à Davoei, notamment dans la province méditerranéenne (Dommergues *et al.* 2009). L'extinction n'est pas la seule cause de diminution de richesse car le nombre d'apparition tend lui aussi à diminuer dans cet intervalle (figure 42). Parmi les

214 espèces d'ammonites, 200 ont disparu durant le Carixien, soit plus de 90% des espèces. Mais la prévalence des extinctions pour chaque zone et sous-zone est très variable : de 13% dans la sous-zone à Masseanum jusqu'à 59% dans la sous-zone à Luridum (tableau 4). La résolution de la phylogénie (nombre de nœuds de la phylogénie/nombre de nœuds si l'arbre était entièrement résolu) est relativement proche pour toutes les zones et sous-zones, variant de 54% pour la sous-zone à Masseanum jusqu'à 71% pour la sous-zone à Capricornus (tableau 4).

Zones	Sous-zones	Nombre d'espèces	Nombre d'extinctions	Prévalence	Résolution	<i>I</i> de Colless	Profondeur	Nombre de Nœuds
Jamesoni		132	91	69%	56%	0.761	15	74
	Tay	77	30	39%	63%	0.750	11	48
	Pol	70	14	20%	55%	0.829	11	38
	Bre	67	21	31%	67%	0.807	15	44
	Jam	67	26	39%	65%	0.749	12	43
Ibex		103	79	77%	58%	0.713	13	59
	Mas	60	8	13%	54%	0.705	10	32
	Val	84	37	44%	60%	0.690	12	50
	Lur	58	34	59%	63%	0.674	12	36
Davoei		44	30	68%	70%	0.687	15	30
	Mac	33	9	27%	69%	0.531	10	22
	Cap	35	5	14%	71%	0.586	12	24
	Fig	30	16	53%	66%	0.470	9	19

Tableau 4 : Statistiques descriptives des jeux de données pour les 3 zones (Jamesoni, Ibex, Davoei) et les 10 sous-zones du Carixien (Tay : Taylori, Pol : Polymorphus, Bre : Brevispina, Jam : Jamesoni, Mas : Masseanum, Val : Valdani, Lur : Luridum, Mac : Maculatum, Cap : Capricornus, Fig : Figulinum).

Indices	<i>I</i> de Moran	<i>D</i>	R^2_{mtl}	R^2_{sel}
Valeur de l'indice	0.07	0.142	0.355	0.982
pvalue	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

Tableau 5 : Valeurs des indices globaux (*I* de Moran, *D*, R^2_{mtl} et R^2_{sel}) appliqués aux ammonites pour l'ensemble du Carixien. Pour chaque indice, la probabilité associée (pvalue) obtenue après 1000 permutations des extinctions est donnée (H_0 = distribution aléatoire des espèces éteintes dans la phylogénie).

Bien que les extinctions concernent la quasi-totalité des espèces, tous les indices globaux (*I*, *D*, R^2_{mtl} et R^2_{sel}) indiquent une distribution non aléatoire des extinctions (tableau 5). Le corrélogramme pour le ϕ de Pearson montre que la distribution des extinctions et des survies est significativement différente de l'aléatoire pour la majorité des niveaux phylogénétiques (du niveau 7 au niveau 15, figure 43). Pour les niveaux superficiels (1 à 6), ce sont majoritairement les survies qui sont significativement groupées tandis que pour les niveaux profonds (17 à 22), ce sont uniquement les extinctions qui présentent un signal phylogénétique significatif (figure 43). Sur le corrélogramme du *I* de Moran, le signal phylogénétique est significativement différent de l'aléatoire pour tous les niveaux phylogénétiques et la diminution de la valeur de l'indice est progressive (figure 43).

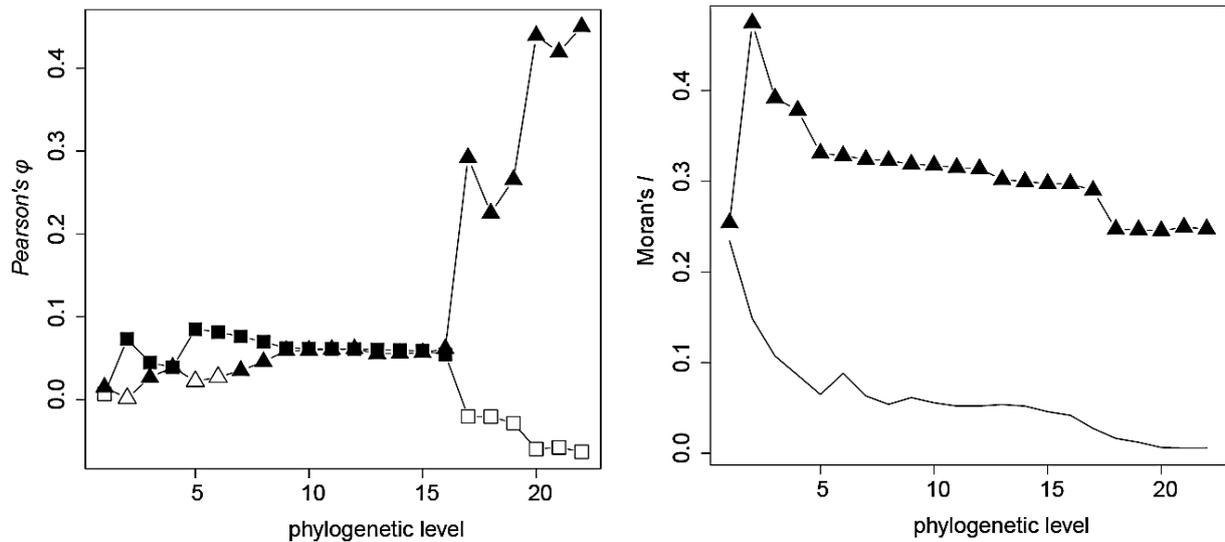


Figure 43 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson (à gauche) et du I de Moran (à droite) pour toute la période du Carixien. Les figurés pleins indiquent les résultats significatifs. Pour le corrélogramme du ϕ de Pearson, les extinctions (triangles) et les survies (carrés) sont représentées sur le même graphique.

A l'échelle de la zone, les indices I de Moran, D et R^2mtl indiquent une distribution phylogénétique des extinctions significativement différente de l'aléatoire pour les 3 zones (Jamesoni, Ibex et Davoei, figure 44A, B et C). Les valeurs de D montrent également que le groupement phylogénétique est le plus fort dans la zone à Davoei ($D = -0,85$) et est plus faible dans la zone à Ibex ($D = 0,14$, figure 44B). Les valeurs du I de Moran et du R^2mtl ne sont pas standardisées mais donnent la même tendance que le D (figure 4A et C). L'indice R^2sel fournit un résultat différent pour la zone à Davoei. En effet, la valeur de cet indice ne permet pas de distinguer la distribution phylogénétique des extinctions d'une distribution aléatoire pour cette zone.

A l'échelle de la sous-zone, les résultats diffèrent entre les indices. Pour le I de Moran, l'ensemble des sous-zones présente une distribution phylogénétique significativement groupée des extinctions et des survies. Pour le D , seules les extinctions de la sous-zone à Capricornus ont une distribution phylogénétique aléatoire. Cependant, le faible pourcentage d'extinction (14%, tableau 4) dans cet intervalle de temps pourrait être responsable de l'absence de significativité. Pour l'indice R^2mtl les extinctions ont une distribution phylogénétique non distinguable de l'aléatoire dans les sous-zones à Masseanum et à Luridum (figure 44C). La présence d'un résultat non significatif dans la sous-zone à Masseanum peut être la conséquence d'un pourcentage d'extinctions faible (13%, tableau 4). La valeur de l'indice R^2mtl pour la sous-zone à Luridum est la plus faible des trois sous-zones de la zone à Davoei alors qu'elle est la plus forte pour le I de Moran et de D (figure 44C). Globalement, les valeurs de ces trois indices pour les autres sous-zones varient exactement dans le même sens.

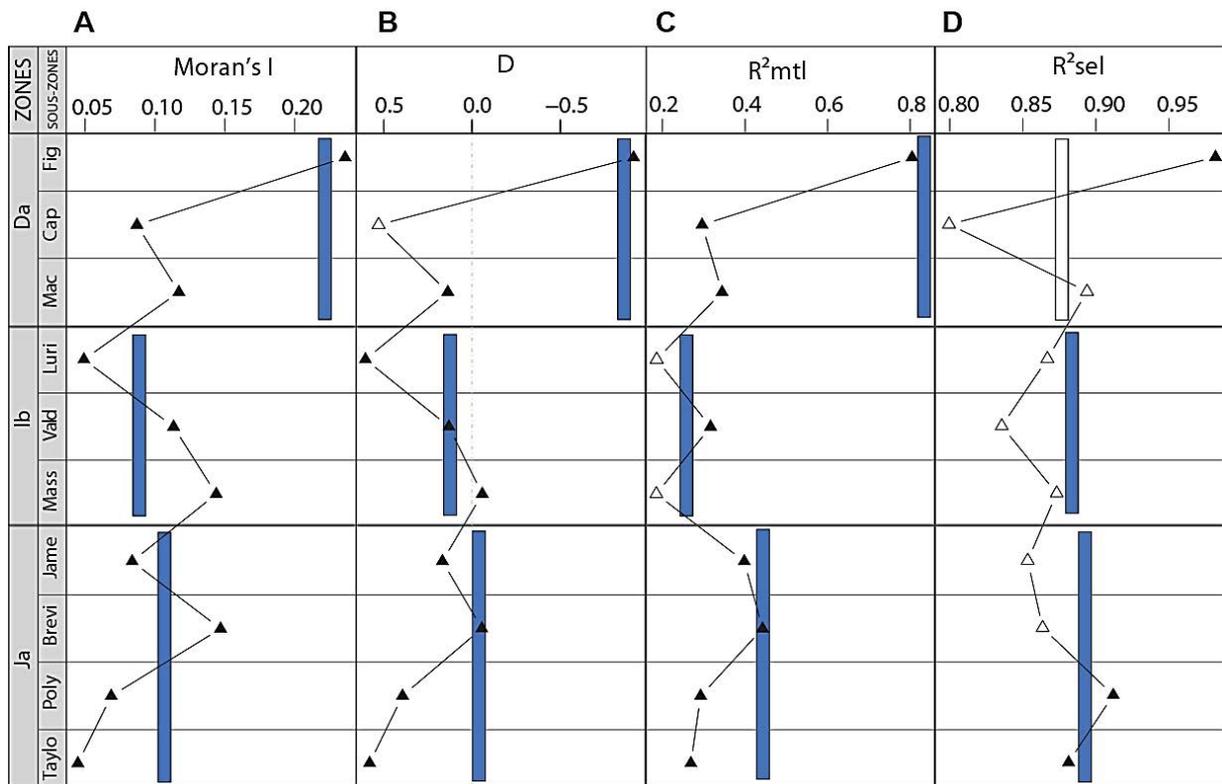


Figure 44 : Valeurs et significativités des indices globaux (I de Moran, D , R^2mtl et R^2sel) pour les zones et sous zones du Carixien. Les rectangles bleus indiquent le résultat à l'échelle de la zone et les triangles à l'échelle de la sous-zone. Les figurés pleins indiquent un résultat significatif, c'est-à-dire une distribution phylogénétique des extinctions différente de l'aléatoire.

Le R^2sel se différencie des autres indices dans la mesure où ses valeurs ne diffèrent pas d'une distribution phylogénétique aléatoire des extinctions dans la majorité des sous-zones (figure 44D). Seules les valeurs obtenues pour les deux premières sous-zones du Carixien (Taylori et Polymorphus) et pour la dernière zone (Figulinum) sont significatives. Il est intéressant de noter que, malgré les nombreuses différences dans la significativité des résultats entre cet indice et les trois autres, la variation de la valeur de l'indice dans les sous-zones successives n'est différente que pour les sous-zones à Brevispina et à Luridum. En outre, le résultat significatif obtenu pour la sous-zone à Figulinum est similaire à celui obtenu pour les trois autres indices c'est-à-dire une augmentation de la force du signal phylogénétique par rapport à la sous-zone précédente (Capricornus). La figure 44 permet de comparer les résultats obtenus à deux échelles de temps différentes, notamment avec l'indice D qui est standardisé. Ainsi, les valeurs de D pour les zones à Jamesoni et à Davoei ne reflètent pas celles de leurs sous-zones respectives, ce qui suggère que la force du signal phylogénétique ne peut être déduite ni extrapolée d'une échelle temporelle à une autre.

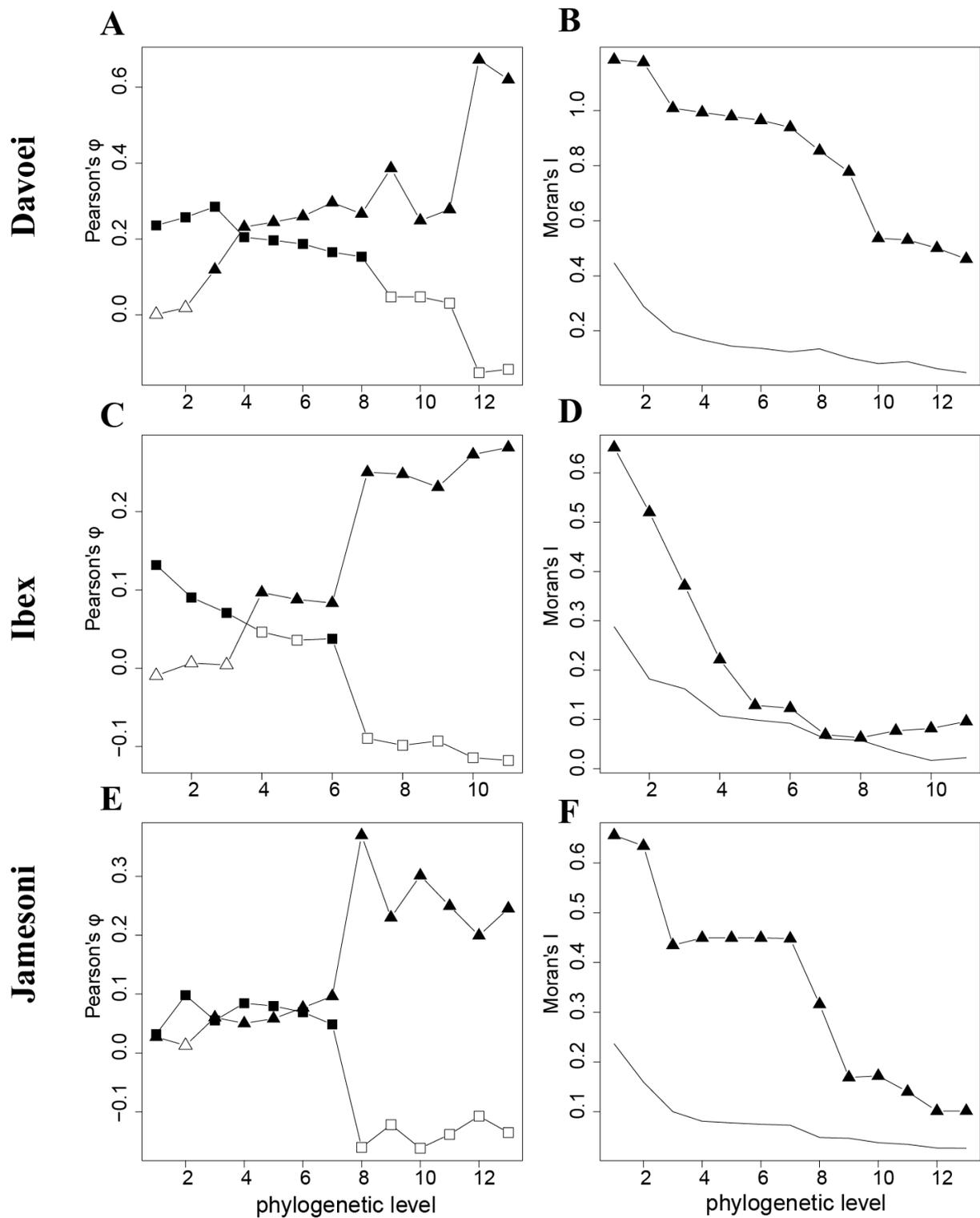


Figure 45 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson (A, C et E) et du I de Moran (B, D et F) pour les 3 zones du Carixien (Jamesoni : E et F, Ibex : C et D et Davoei : A et B). Pour tous les corrélogrammes les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Les résultats pour les extinctions (triangles) et les survies (carrés) sont représentés pour le ϕ de Pearson. Pour le I de Moran, le trait continu marque la limite supérieure du modèle nul.

Les corrélogrammes du ϕ de Pearson montrent que les résultats obtenus pour les extinctions et les survies ne sont ni identiques ni symétriques (figure 45A, C et E). Dans chaque zone, les extinctions sont phylogénétiquement groupées de manière significative pour presque tous les niveaux phylogénétiques, à l'exception des niveaux proches des feuilles de l'arbre (niveaux 1 à 3). Pour ces niveaux superficiels, seules les survies ont une distribution phylogénétique significativement groupée (figure 45A, C et E). On observe une augmentation nette pour les extinctions (et une diminution pour les survies) de la valeur de l'indice pour un niveau phylogénétique moyen (niveau 7 pour Jamesoni et 6 pour Ibex, figure 45E et C) ou profond (niveau 11 pour Davoei, figure 45A).

Les corrélogrammes du I de Moran montrent que le signal phylogénétique est significatif à tous les niveaux phylogénétiques et pour toutes les zones (figure 45B, D et E). Cependant, la forme des corrélogrammes du I de Moran diffère entre les trois zones. Les corrélogrammes pour les zones à Jamesoni et Davoei indiquent une augmentation marquée de la valeur de l'indice pour les niveaux phylogénétiques moyens (du niveau 4 au niveau 9, figure 45 B et F). Ce motif particulier correspond aux groupements phylogénétiques significatifs à la fois pour les extinctions et les survies que l'on peut observer sur les corrélogrammes du ϕ de Pearson (Jamesoni : niveau 5 à 7 et Davoei : niveau 3 à 8, figure 45 A et E). Dans la zone à Ibex, un seul niveau phylogénétique présente une distribution significativement groupée des extinctions et des survies (niveau 6, figure 45 C), et le corrélogramme correspondant à une décroissance concave.

Les corrélogrammes pour les sous-zones peuvent être divisés en quatre types (figure 46).

(1) La distribution phylogénétique des extinctions est significativement groupée pour la majorité des niveaux phylogénétiques mais la distribution des survies est non significative pour une majorité ou tous les niveaux phylogénétiques (sous-zones à Polymorphus, Brevispina, Masseanum, Valdani et Maculatum, figure 46). Dans ce cas, le signal significatif donné par un ou plusieurs des indices globaux (I de Moran, D , R^2mtl et R^2sel , voir figure 3) est bien un groupement phylogénétique des extinctions.

(2) La distribution phylogénétique des extinctions et/ou des survies est significativement groupée pour une minorité de niveau phylogénétique (Taylori, Jamesoni et Capricornus, figure 46). Le signal phylogénétique global ne peut être observé que sur un ou quelques niveaux phylogénétiques particuliers, la force du signal donnée par la valeur de l'indice D est relativement faible (figure 44B).

(3) La distribution phylogénétique des extinctions n'est pas distinguable de l'aléatoire pour tous les niveaux phylogénétiques, seule la distribution des survies est significativement groupée pour une minorité de niveaux phylogénétiques. C'est le cas de la sous-zone à Luridum. Dans ce cas, le signal phylogénétique global mesuré par le I de Moran et le D correspond à un groupement phylogénétique significatif des survies et la force du signal est faible (figure 44A et B). Pour rappel, le résultat du R^2mtl (et du R^2sel) est non significatif pour cette sous-zones (figure 44C et D).

(4) le dernier type de résultats concerne uniquement la sous-zone à Figulinum pour laquelle la distribution phylogénétique des extinctions et celle des survies sont significativement groupées pour la

majorité des niveaux phylogénétiques. Pour cette sous-zone, le signal global mesure donc à la fois un groupement phylogénétique des extinctions et des survies et il se traduit par le signal phylogénétique significatif le plus fort parmi les valeurs des indices globaux (figure 44).

Les corrélogrammes du I de Moran sont généralement cohérent avec les résultats obtenus avec les indices I de Moran global, D et R^2mtl (voir la figure 44A, B et C). En effet, les corrélogrammes pour lesquels tous -ou quasiment tous- les niveaux phylogénétiques ont un résultat significatif correspondent aux sous-zones pour lesquelles les valeurs des indices globaux sont les plus élevées (Brevispina, Valdani, Maculatum, Figulinum, figure 46). A l'inverse les corrélogrammes avec une minorité de niveaux phylogénétiques ayant un résultat significatif correspondent aux sous-zones dont la force du signal est plutôt faible. La sous-zone à Masseanum est une exception : les indices I de Moran et D ont des valeurs significatives et fortes relativement aux autres sous-zones, alors que l'indice R^2mtl livre un signal phylogénétique non significatif et faible. En somme, les corrélogrammes et les indices I de Moran, D et R^2mtl semblent cohérents mais la comparaison avec l'indice R^2sel est délicate.

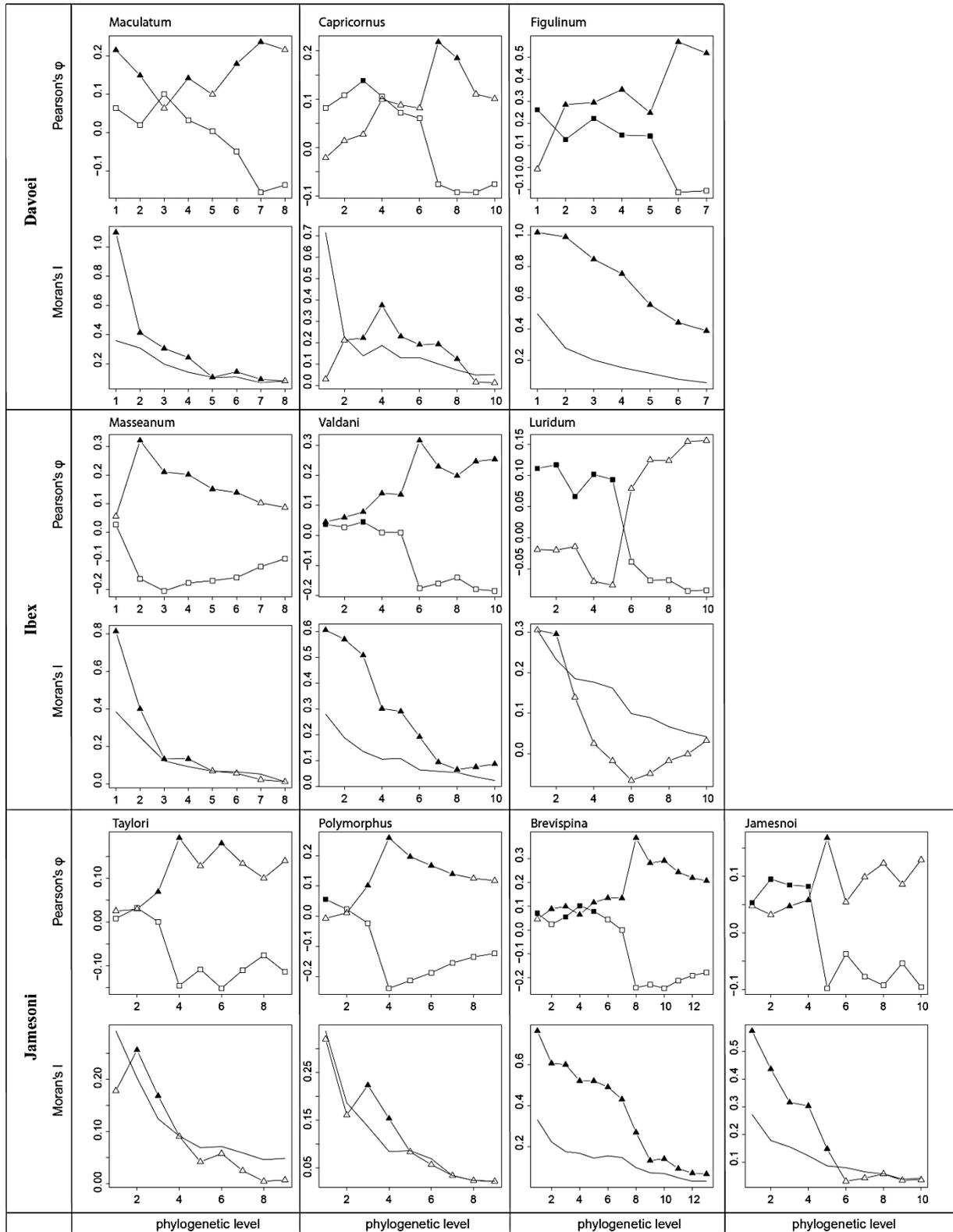


Figure 46 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson et du I de Moran pour les 10 sous-zones du Carixien. Pour tous les corrélogrammes, les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Pour le ϕ de Pearson, les résultats pour les extinctions (triangles) et les survies (carrés) sont représentés sur le même graphique. Pour le I de Moran, le trait continu indique la limite supérieure du modèle nul.

2. Application à la base de donnée du Toarcien-Pliensbachien

Les indices globaux (I , D , R^2mtl , R^2sel , tableau 6) montrent que la distribution phylogénétique des extinctions est significativement groupée au cours de l'intervalle Pliensbachien-Toarcien. Cependant, sachant que 96% des espèces ayant vécu durant cet intervalle ont disparu, le signal détecté à cette échelle ne peut pas être considéré uniquement comme un groupement phylogénétique des extinctions.

Indices	I de Moran	D	R^2mtl	R^2sel
Valeur de l'indice	0.02	0.51	0.05	0.91
p-value	<0.001	<0.001	0.008	0.02

Tableau 6 : Résultats des indices globaux (I de Moran, D , R^2mtl et R^2sel) pour tout l'intervalle Pliensbachien - Toarcien. Pour chaque indice, la valeur et la probabilité associée (p-value) obtenue après 1000 permutations sont données.

En effet, le corrélogramme du I de Moran confirme la présence d'un signal phylogénétique significatif mais le ϕ de Pearson montre que ce groupement phylogénétique est le fait des survies (figure 47) à l'exception du premier niveau. Les deux corrélogrammes ne montrent pas de signal significatif pour les niveaux phylogénétiques les plus profonds.

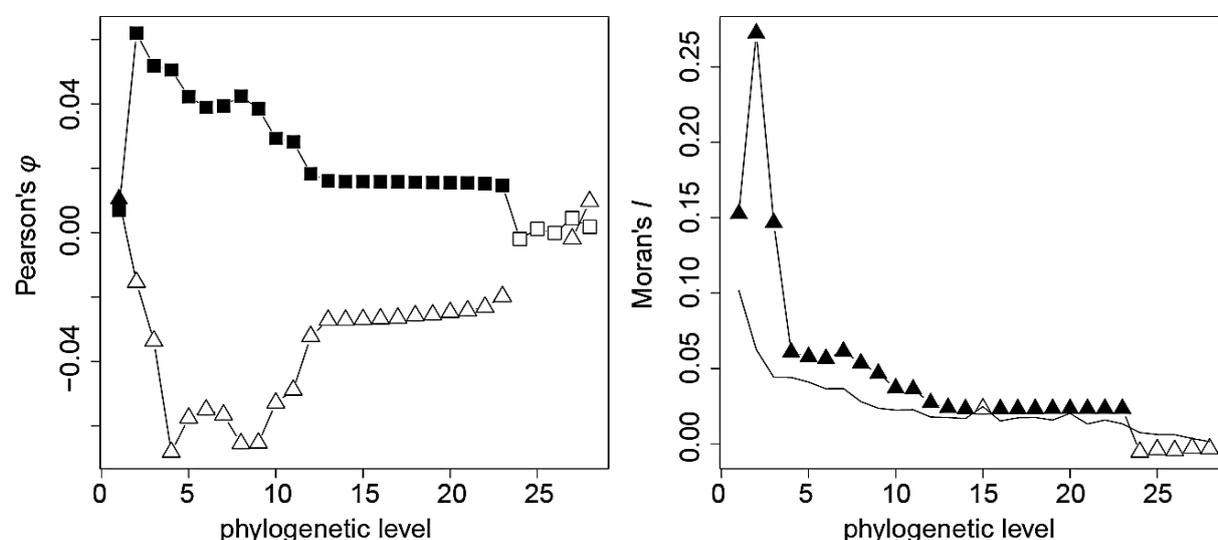


Figure 47 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson (à gauche) et du I de Moran (à droite) pour tout le Pliensbachien et le Toarcien. Les figurés pleins indiquent les résultats significatifs. Pour le ϕ de Pearson, les résultats pour les extinctions (triangles) et pour les survies (carrés) sont figurés sur le même graphique. Pour le I de Moran le trait continu représente la limite supérieure du model nul.

De la même façon, 96% des espèces du Pliensbachien se sont éteintes avant la fin de l'étage. Pour cet intervalle, le R^2sel est le seul indice qui ne détecte pas de groupement phylogénétique significatif pour les extinctions (tableau 7). Le corrélogramme du ϕ de Pearson pour le Pliensbachien indique que le signal phylogénétique est un groupement phylogénétique des survies pour la majorité des niveaux (niveaux 1 à 23, figure 48). Un signal phylogénétique des extinctions est néanmoins

observé pour les niveaux profonds (24 à 28, figure 48), mais la robustesse du modèle nul pour ces niveaux est à considérer avec précaution (Legendre & Legendre 1998).

Etage	Pliensbachien				Toarcien			
	<i>I</i> de Moran	<i>D</i>	<i>R</i> ² <i>mtl</i>	<i>R</i> ² <i>sel</i>	<i>I</i> de Moran	<i>D</i>	<i>R</i> ² <i>mtl</i>	<i>R</i> ² <i>sel</i>
Valeur de l'indice	0.02	0.55	0.06	0.90	0.02	0.63	0.02	0.91
p-value	<0.001	<0.001	0.008	0.148	0.002	0.009	0.82	0.008

Tableau 7 : Résultats des indices globaux (*I* de Moran, *D*, *R*²*mtl* et *R*²*sel*) pour l'intervalle Pliensbachien - Toarcien. Pour chaque indice, les valeurs et les probabilités associées (p-value) obtenues après 1000 permutations sont données.

Pour la partie du Toarcien couverte par notre étude (de la zone *Tenuicostatum* jusqu'à la zone à Bifrons), le taux d'extinction est de 88%. Un groupement phylogénétique significatif est détecté par tous les indices globaux sauf le *R*²*mtl* (tableau7). Les corrélogrammes du ϕ de Pearson et du *I* de Moran pour cet intervalle marquent un groupement phylogénétique très superficiel des extinctions ou des survies (figure 48). Le signal entre l'intervalle du Pliensbachien et du Toarcien est donc différent, bien que le Toarcien ne soit pas traité dans sa totalité. La valeur du *D* pour ces deux intervalles est relativement faible en relation avec leurs taux respectifs d'extinction (96% et 88%).

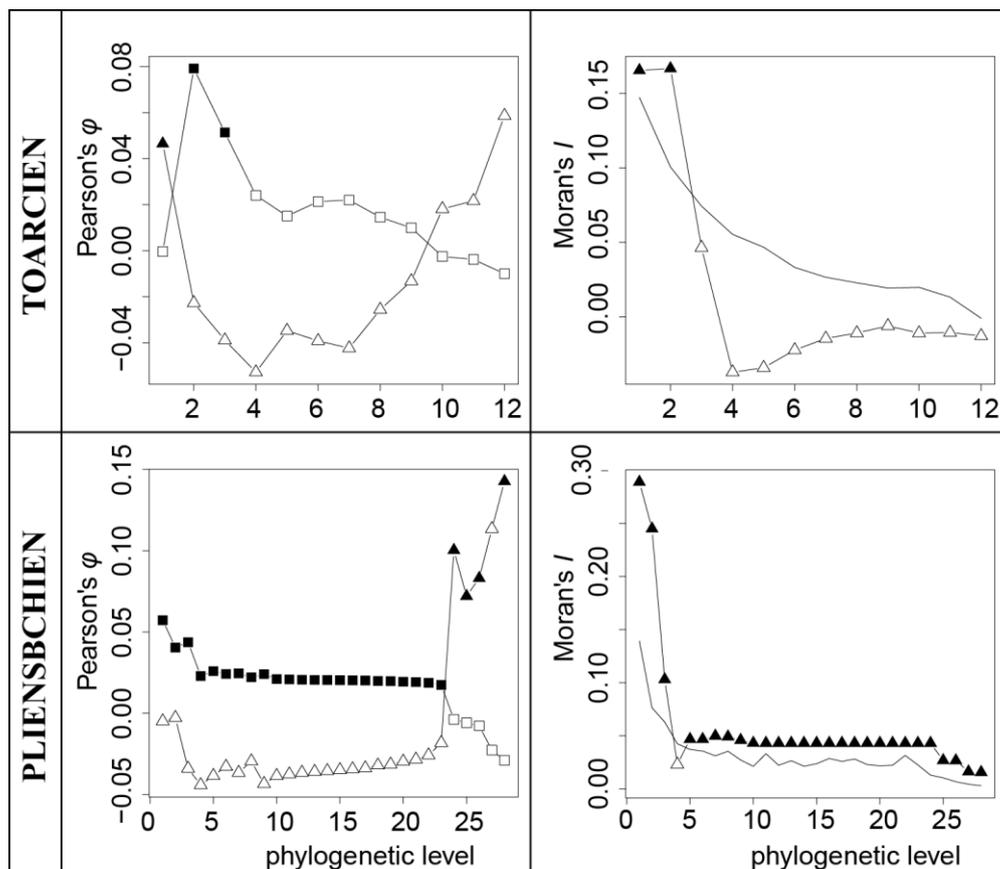


Figure 48 : Corréllogrammes du ϕ de Pearson et du *I* de Moran pour le Pliensbachien et le Toarcien. Les figurés pleins indiquent les résultats significatifs. Pour le ϕ de Pearson, les résultats pour les extinctions (triangles) et pour les survies (carrés) sont figurés sur le même graphique. Pour le *I* de Moran le trait continu représente le model nul.

Le I de Moran indique un groupement phylogénétique significatif pour toutes les zones (figure 49). La valeur du D est également significative pour toutes les zones sauf pour la zone à Tenuicostatum. Le R^2mtl est également non significatif pour la zone à Tenuicostatum et également pour la zone à Bifrons. Enfin, le R^2sel est significatif uniquement pour les zones à Jamesoni, Davoei et Serpentinum.

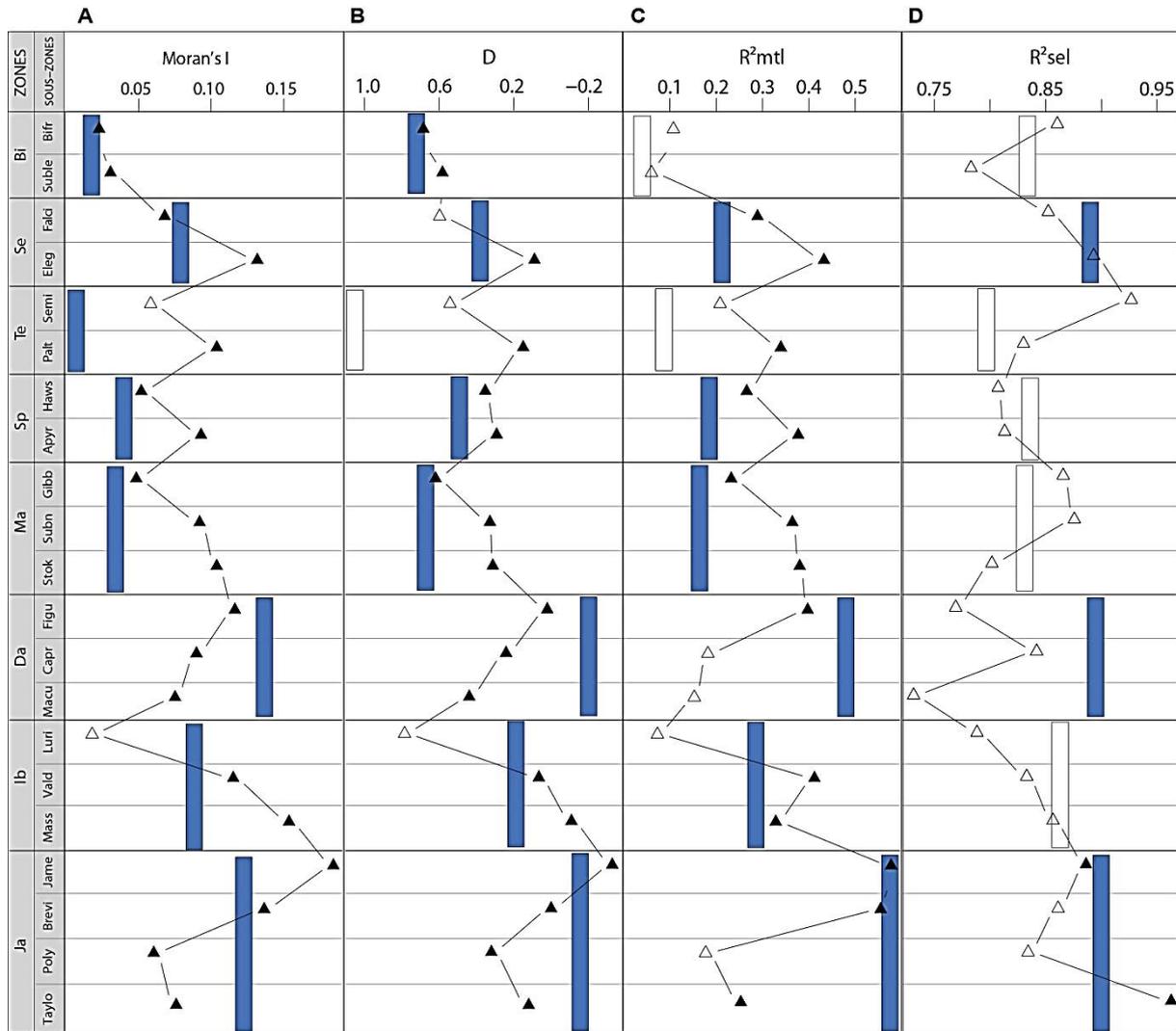


Figure 49 : Résultats pour les différents indices globaux (I de Moran, D , R^2mtl et R^2sel) pour les zones et sous zones du Pliensbachien et du Toarcien. Les rectangles bleus indiquent le résultat à l'échelle de la zone et les triangles à l'échelle de la sous-zone. Les figurés pleins indiquent un résultat significatif, c'est-à-dire une distribution phylogénétique différente de l'aléatoire.

A l'échelle des sous-zones, la valeur du I de Moran est non significative pour les sous-zones à Luridum et Semicelatum (figure 49). Ces deux sous-zones ont également des valeurs non significatives pour le D et le R^2mtl , avec en plus la sous-zone à Falciferum pour le premier et les sous-zones à Maculatum, Capricornus, Sublevisioni et Bifrons pour le second. Le R^2sel est, comme dans les autres analyses, non significatif pour la majorité des sous-zones à l'exception des sous-zones à Taylori et à Jamesoni (figure 49).

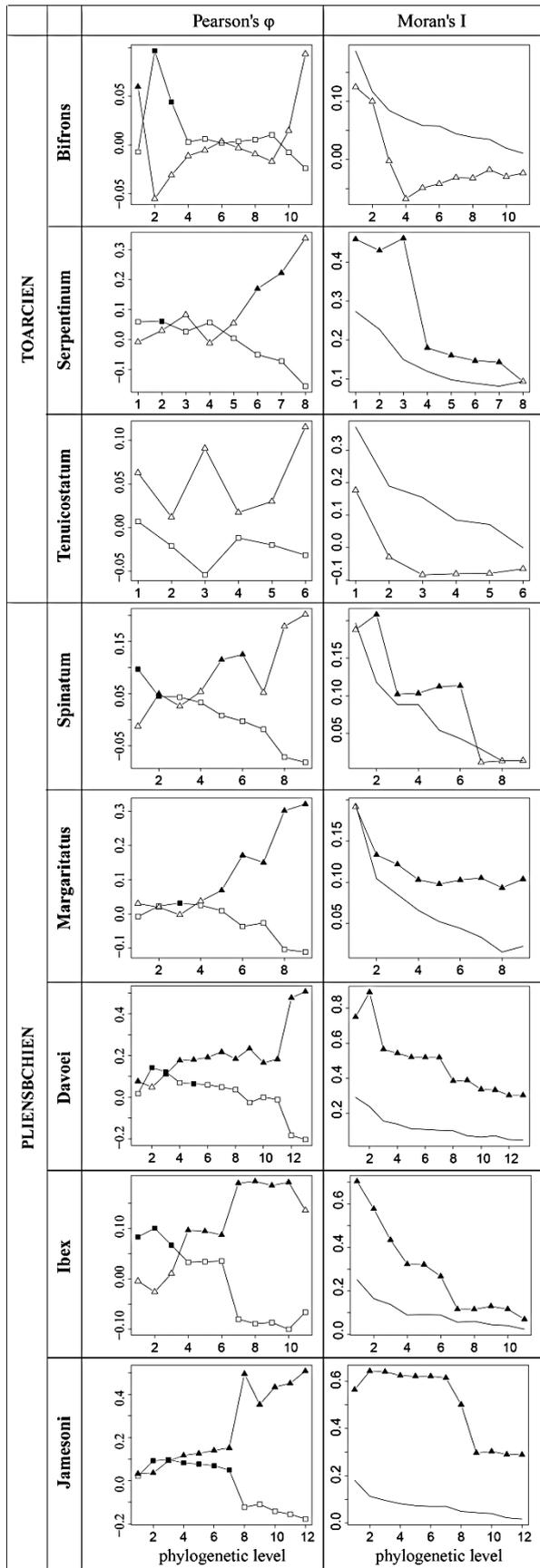


Figure 50 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson et du I de Moran pour les zones du Pliensbachien et du Toarcien. Les figurés suivent les mêmes conventions que pour la figure 48.

Bien que les résultats des indices globaux ne soient pas systématiquement cohérents, leur comparaison avec les corrélogrammes permet de dresser plusieurs constats. En effet, les corrélogrammes sont intéressants car ils montrent les patterns phylogénétiques successifs dans les zones et les sous zones (figures 50, 51 et 52). A l'échelle de la zone, on remarque un signal phylogénétique significatif pour les zones à Jamesoni, Ibex, Davoei et Margaritatus (figure 50). Les résultats des corrélogrammes pour le ϕ de Pearson confirment que ce groupement phylogénétique est avant tout un groupement phylogénétique des extinctions. Le signal phylogénétique est moins marqué sur les corrélogrammes de la zone à Spinatum et aucun niveau phylogénétique n'est significatif pour la zone à Tenuicostatum tant pour le ϕ de Pearson que pour le I de Moran (figure 50). Ce résultat confirme l'absence d'un signal phylogénétique significatif que les indices D , R^2mtl et R^2sel avaient aussi mis en évidence pour cette zone (figure 49).

Pour la zone à Serpentinum, le corrélogramme du I de Moran est significatif pour tous les niveaux phylogénétiques à l'exception du dernier (figure 50). Cependant, le corrélogramme du ϕ de Pearson montre que le groupement phylogénétique des extinctions est anecdotique (uniquement 2 niveaux significatifs). Pour la zone à Bifrons, le signal phylogénétique significatif est également absent même si le corrélogramme du ϕ de Pearson indique des niveaux superficiels groupés pour les extinctions puis pour les survies.

A l'échelle des sous-zones, le corrélogramme pour le ϕ de Pearson montrent que

le signal phylogénétique, quand il est significatif, est principalement un groupement phylogénétique des extinctions pour toutes les sous-zones. Les sous-zones à Luridum et Semicelatum n'ont aucun niveau phylogénétique significatif ni pour les extinctions ni pour les survies (voir aussi figure 49 pour les indices globaux). Les extinctions de la sous zone à Taylori présentent une distribution phylogénétique groupée mais ce signal est se perd après la sous-zone à Polymorphus. En effet, pour cette sous-zone, les corrélogrammes du I de Moran et du ϕ de Pearson présentent peu de niveaux phylogénétiques significatifs et ceux qui le sont correspondent à des niveaux superficiels (figure 51 et 52). Les indices globaux R^2_{mtl} et R^2_{sel} sont moins sensibles à ce type de groupement phylogénétique et sont effectivement non significatifs pour cette sous-zone. Le signal phylogénétique est ensuite significatif de la sous-zone à Brevispina jusqu'à la sous-zone à Valdani, puis la significativité se perd à nouveau dans la sous-zone à Luridum (figures 51 et 52). Le corrélogramme du ϕ de Pearson indique que les extinctions et/ou les survies pour les sous-zones à Maculatum et à Capricornus ne sont significativement groupées que pour les niveaux superficiels (figures 51 et 52). On retrouve des extinctions phylogénétiquement groupées pour les sous-zones allant de Figulinum à Paltus. Pour les dernières sous-zones, seules la sous-zone à Elegantinum présente un groupement phylogénétique significatif des extinctions (figure 51).

L'analyse de la distribution des extinctions et des survies pour l'intervalle du Pliensbachien et du Toarcien présente donc plusieurs résultats intéressants et notamment la disparition du signal phylogénétique durant la sous-zone à Semicelatum durant laquelle on assiste à une crise d'extinctions de second ordre. L'absence de signal est également visible au niveau de la zone correspondante (Tenuicostatum). Globalement le signal phylogénétique est très variable tant au niveau de sa force que de sa profondeur. Cette variation est particulièrement marquée au niveau des sous-zones. Au niveau des zones, il semble que le signal phylogénétique soit globalement plus fort de la zone à Jamesoni jusqu'à la fin de la zone à Davoei, il est moins prononcé dans les zones suivantes.

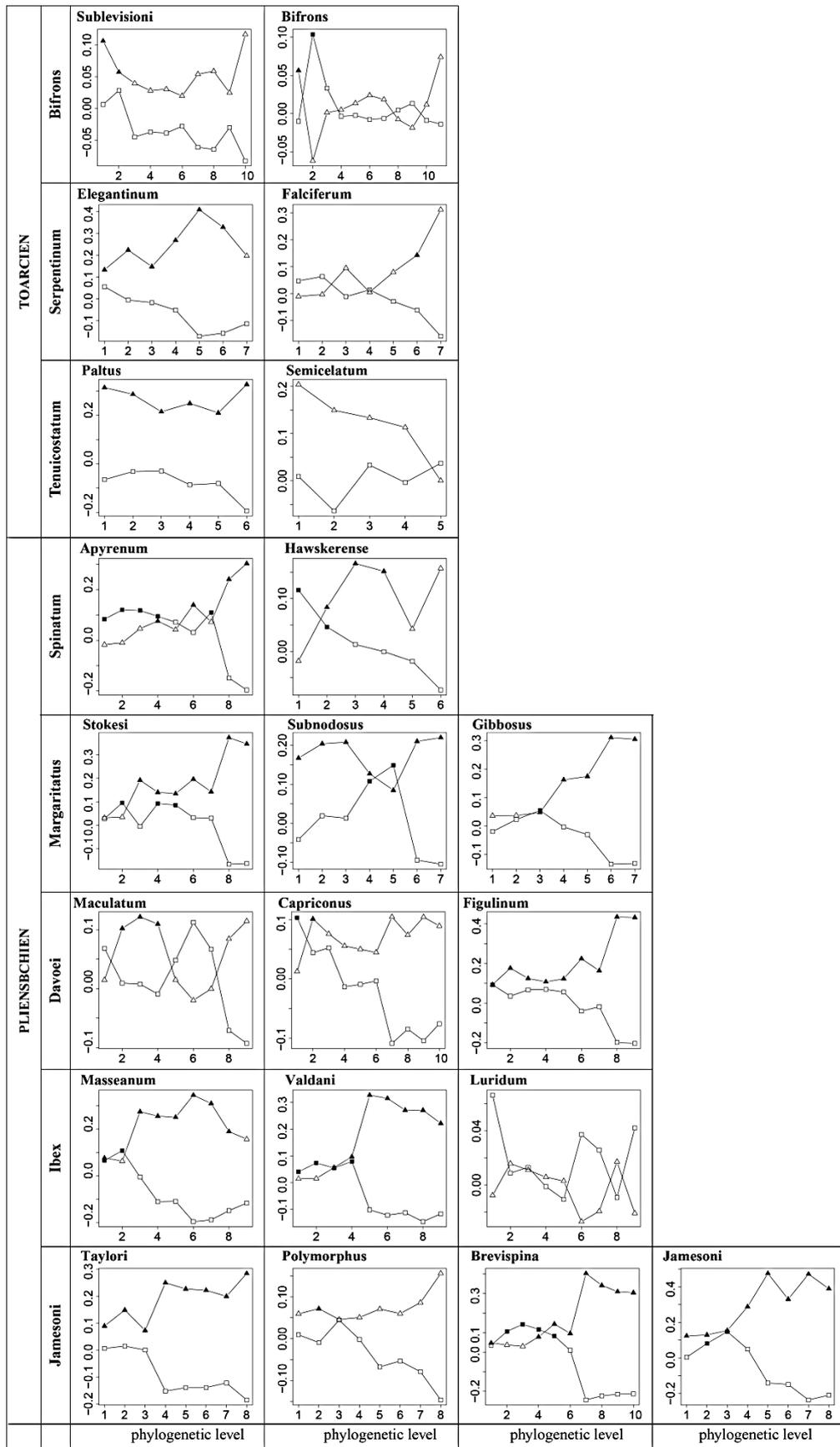


Figure 51 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson pour les sous-zones du Pliensbachien et du Toarcien. Les figurés pleins indiquent les résultats significatifs. Les résultats pour les extinctions (triangles) et pour les survies (carrés) sont présentés sur le même graphique.

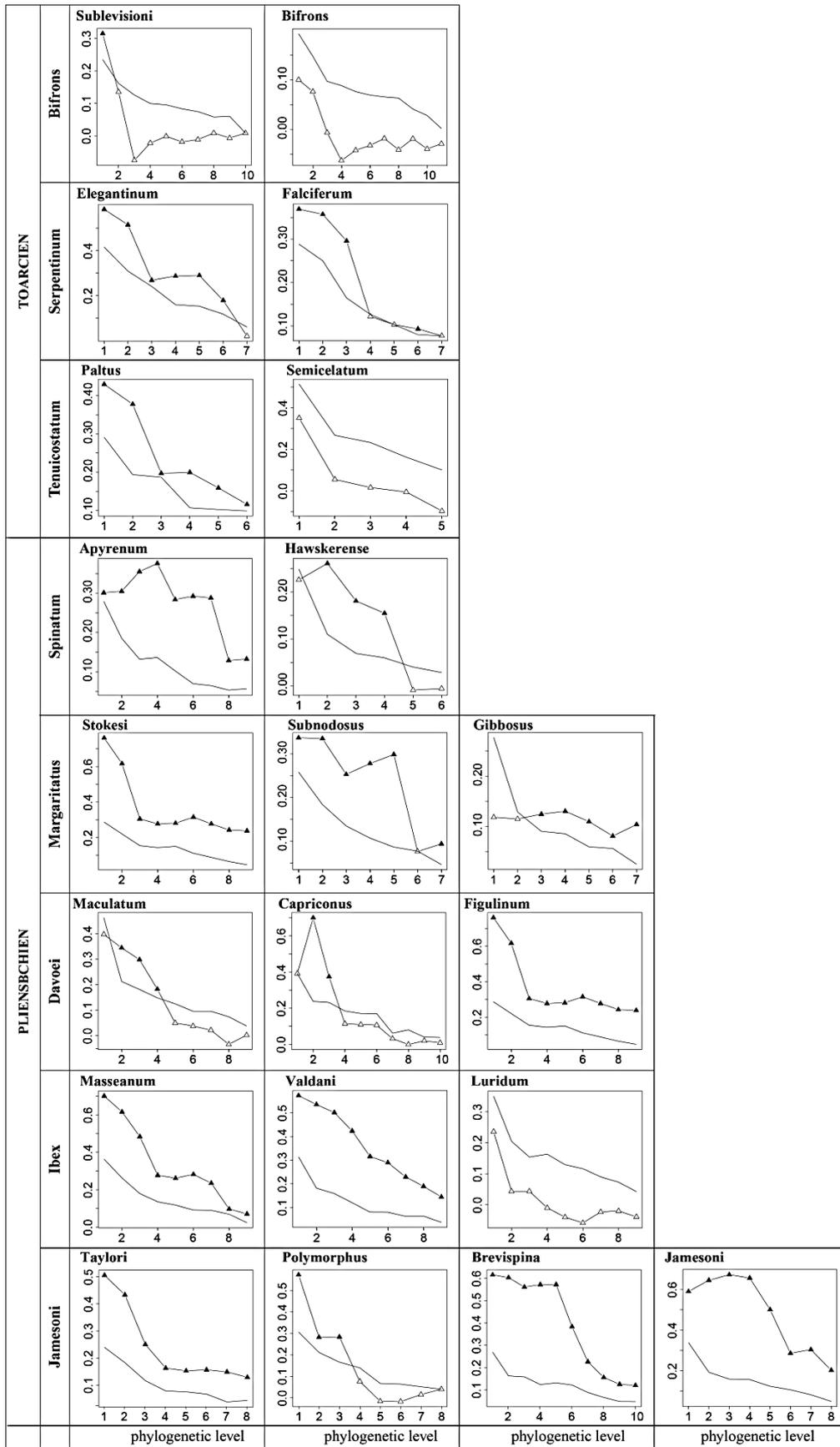


Figure 52 : Corrélogrammes du I de Moran pour les sous-zones du Pliensbachien et du Toarcien. Les figurés pleins indiquent les résultats significatifs. La ligne continue représente les valeurs supérieures du modèle nul.

3. Article publié

Deep-Time Phylogenetic Clustering of Extinctions in an Evolutionarily Dynamic Clade (Early Jurassic Ammonites)

Clotilde Hardy^{1*}, Emmanuel Fara¹, Rémi Laffont¹, Jean-Louis Dommergues¹, Christian Meister², Pascal Neige¹

1 Laboratoire Biogéosciences, UMR CNRS 6282, Université de Bourgogne, Dijon, France, **2** Département de Géologie et de Paléontologie, Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Geneva, Switzerland

Abstract

Conservation biologists and palaeontologists are increasingly investigating the phylogenetic distribution of extinctions and its evolutionary consequences. However, the dearth of palaeontological studies on that subject and the lack of methodological consensus hamper our understanding of that major evolutionary phenomenon. Here we address this issue by (i) reviewing the approaches used to quantify the phylogenetic selectivity of extinctions and extinction risks; (ii) investigating with a high-resolution dataset whether extinctions and survivals were phylogenetically clustered among early Pliensbachian (Early Jurassic) ammonites; (iii) exploring the phylogenetic and temporal maintenance of this signal. We found that ammonite extinctions were significantly clumped phylogenetically, a pattern that prevailed throughout the 6.6 Myr-long early Pliensbachian interval. Such a phylogenetic conservatism did not alter – or may even have promoted – the evolutionary success of this major cephalopod clade. However, the comparison of phylogenetic autocorrelation among studies remains problematic because the notion of phylogenetic conservatism is scale-dependent and the intensity of the signal is sensitive to temporal resolution. We recommend a combined use of Moran's I , Pearson's ϕ and Fritz and Purvis' D statistics because they highlight different facets of the phylogenetic pattern of extinctions and/or survivals.

Citation: Hardy C, Fara E, Laffont R, Dommergues J-L, Meister C, et al. (2012) Deep-Time Phylogenetic Clustering of Extinctions in an Evolutionarily Dynamic Clade (Early Jurassic Ammonites). PLoS ONE 7(5): e37977. doi:10.1371/journal.pone.0037977

Editor: Vincent Laudet, Ecole Normale Supérieure de Lyon, France

Received: February 13, 2012; **Accepted:** April 27, 2012; **Published:** May 25, 2012

Copyright: © 2012 Hardy et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: This work is part of the project "PhyloDiv" kindly funded by the Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB, <http://www.fondationbiodiversite.fr/>). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: clotilde.hardy@u-bourgogne.fr

Introduction

The disappearance of species has become a major scientific and societal concern over the last decades. On the one hand, conservation biologists are devoting much effort to understand current extinctions and their potential consequences. On the other hand, palaeontologists contribute to the debate by putting the current erosion of biodiversity into a deep-time perspective [1]. These two approaches to the study of extinction, despite using different data and scales, are currently getting closer as they both increasingly incorporate the same factor: phylogeny (e.g. [2,3]). In fact, this conceptual and methodological convergence has already revealed that most current extinction risks and past extinctions are phylogenetically non-random: taxa in some lineages are consistently more extinction-prone than others [2–9]. This phylogenetic clustering is frequent at several spatial and temporal scales, suggesting that extinction-related key traits (or combination of traits) are themselves phylogenetically conserved [2,3,6,10,11]. The most frequently identified factors contributing to extinction are large body size, narrow ecological tolerance, limited dispersal ability, or high trophic level. Not only do these life-history traits often covary, but they are also linked to other macroecological features such as small geographic range size and low abundance (e.g. [5,6,10,12–14]). Although all these factors do not directly evolve along the branches of the phylogeny, they often tend to be phylogenetically non-random. Such a pattern is interesting

because it may help to identify the ultimate causes of extinction and to evaluate the complex impact of extinction on the loss of evolutionary history [2,10–18].

From this recent endeavour, two observations can be made. The first one is that there is no consensus on how to quantify the phylogenetic signal of extinction (which is treated as a binary variable). Proposed techniques involve the Moran's I autocorrelation coefficient [19–21], the Pearson's correlation coefficient r [3], or indices using the sum of sister-clade differences [10,22,23]. These approaches differ in their exploitation of taxonomic/phylogenetic information and in their ability to yield comparable measures of phylogenetic signal strength.

The second observation is the dearth of quantitative studies dealing with the phylogenetic distribution of extinctions in the geological past (but see [2]). To our knowledge there is currently no high-resolution study on that subject, and evolutionarily dynamic clades (i.e., clades with high rates of taxonomic turnover) have not been investigated in that perspective. The fossil record offers a unique opportunity to assess the variation of the signal through time based on actually observed extinctions and survivals rather than on extinction risks [2,3,11,17].

Here, we introduce a species-level dataset on ammonites (extinct cephalopods) for the early Pliensbachian stage (Early Jurassic, 189.6Ma–183Ma, [24,25]). During that deep-time interval characterised by an important warming of seawaters [26,27], marine organisms showed background rates of extinction, a marked

provincialism, and significant variations in both diversity and morphological disparity, especially in the western part of the Tethys Ocean [28–33]. Our dataset has one of the best temporal resolutions available for such a remote geological interval, and it concerns a diverse clade with an excellent fossil record. Indeed, early Pliensbachian marine deposits are widely exposed in Europe and North Africa, and they yield abundant ammonite assemblages that have been extensively studied since the nineteenth century, chiefly for dating stratigraphic successions [32].

We then briefly review the approaches used to quantify the phylogenetic selectivity of extinctions and extinction risks, and we apply them to address the following questions: are early Pliensbachian ammonite extinctions phylogenetically clustered? If so, what are the phylogenetic levels concerned? How does that pattern vary over geological time and when the temporal resolution changes? To what extent does the survival of species correlate with the clustering of extinctions?

Materials and Methods

Datasets

Out of the 495 nominal species recorded in the literature, Dommergues et al. [32] presented a thoroughly revised dataset of 214 valid ammonite species in each chronozone and subchronozone of the early Pliensbachian interval (estimated mean duration ~2.2 Myr and ~0.7 Myr, respectively). Species were regarded as valid after a careful consideration of intra-specific variability, including some possible cases of sexual dimorphism [32,34]. This dataset covers the western Tethys and adjacent areas, *i.e.*, a surface of about 10^7 km². Here we further introduce extinction data and a phylogenetic hypothesis (Figure 1). It thus extends and updates Dommergues and Meister's [35] work and it is based on the same methodology. This composite tree is a cladistic formalization of the phylogenetic relationships among all well-established Pliensbachian ammonite clades, together with a thoroughly revised positioning of individual species within them (see also [32,36–41]).

In the absence of branch length information, all species are positioned at the same distance from the root, making our tree ultrametric. Distances were obtained after slicing the phylogeny at a regular nodal depth, with the most closely-related species being at a distance of one unit (see [21,42–44] for similar approaches). This comprehensive phylogenetic framework was then decomposed into as many sub-trees as there are different time intervals (3 chronozones and 10 subchronozones) in order to keep only the species actually present in those time spans (Figure S1). The use of ammonites to define biochronological units is not a confounding factor because less than 10% of the species are involved in the definition of these units in our samples and their removal from the dataset does not affect our results.

Measuring the phylogenetic distribution of extinctions: a brief review

An ideal method for measuring the phylogenetic distribution of extinctions should concomitantly fulfil the following criteria: (1) to be appropriate for binary traits; (2) to take the whole phylogeny into account at once (and not just a single phylogenetic or taxonomic level) and (3) to be independent from tree size, tree balance, phylogenetic resolution, and character prevalence (*i.e.*, the overall percentage of extinction), making the measured strength of the phylogenetic signal comparable across datasets.

Initially designed to evaluate spatial autocorrelation for quantitative variables, the Moran's I statistic [45] has later been borrowed to test for phylogenetic autocorrelation (*e.g.* [19,46]). Although this statistic was not initially proposed for binary

variables (*contra* criterion 1), it is regarded as a robust approach for detecting taxonomic patterns of extinction risk [16,20,21]. It is broadly insensitive to tree size and tree balance [20], but this statistic does not entirely satisfy criteria (3) because of its sensitivity to the percentage of extinction [20] and possibly to the number of taxa [3]. The Moran's I statistic can be calculated as follows:

$$I = \frac{n}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}} \times \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (z_i - \bar{z})(z_j - \bar{z})}{\sum_{i=1}^n (z_i - \bar{z})^2}$$

with n the total number of taxa, z the value of the variable (here extinction or survival), and w_{ij} the taxonomic or phylogenetic proximity between two taxa ($w_{ij} \geq 0$ and $w_{ij} = w_{ji}$).

Moran's I is usually displayed as a taxonomic correlogram in which autocorrelation values are plotted against successive taxonomic or phylogenetic levels [16,19–21,47]. In this case, w_{ij} is binary: it takes a value of 1 if taxa i and j belong to the same level, and equals 0 otherwise. The shape of correlograms provides information on the evolutionary rate of the trait (or combination of traits) under study. A constant rate across the phylogeny produces a correlogram exponentially decaying to 0 toward the basal-most phylogenetic levels and this can be regarded as an evolutionary null model [20,47]. Departures from this model can thus inform on the phylogenetic conservatism and depth of the signal.

Another, complementary option is to employ the generalized version of Moran's I (*sensu* [48,49]). In this version, w_{ij} is based on the whole topology of the tree and it actually measures the phylogenetic proximity between taxa i and j . Its advantage is to provide a single value of phylogenetic autocorrelation for an entire tree (thus satisfying criterion (2)). Following Pavoine et al. [49], we computed w_{ij} (referred to as a_{ij} in Pavoine et al. [49]) as the inverse of the product of the number of branches descending from each node in the path connecting i and j . This approach is analytically and conceptually adequate for our dataset because it enhances the power of Moran's test and is applicable to not fully-resolved trees.

It must be noted that in both versions of Moran's I , the calculated values are identical when either extinctions or survivals are investigated. This arises from the mathematical properties of this index and not necessarily from a phylogenetically symmetrical pattern of extinctions and survivals (see Figure S2 for a commented example). In turn, Moran's I actually measures an overall phylogenetic signal rather than the phylogenetic clustering of extinctions *per say*.

Using fossil data, Roy et al. [3] used the Pearson's product-moment correlation coefficient r to investigate the phylogenetic pattern of extinctions among bivalves for a single taxonomic level (genera within families). In order to investigate the phylogenetic signal through all taxonomic or phylogenetic levels, we propose here to use this method with correlograms in a manner similar to Moran's I . These two indices are related because they correspond to a covariance/variance ratio that always (Pearson's r) or usually (Moran's I) takes values in the interval $[-1, +1]$ (*e.g.* [50,51]). However, Pearson's r is not an autocorrelation index *per say*. Here it measures the correlation between two similarity matrices, one with taxonomic information (taxa in the same clade or not) and the other with co-extinction status (taxa co-extinct or not) [3]. This approach thus tests the correlation between two binary variables. In that particular case, Pearson's r corresponds to the Phi coefficient or Pearson's Phi (noted ϕ or r_ϕ) that is specifically designed for two binary variables, and is also equal to the

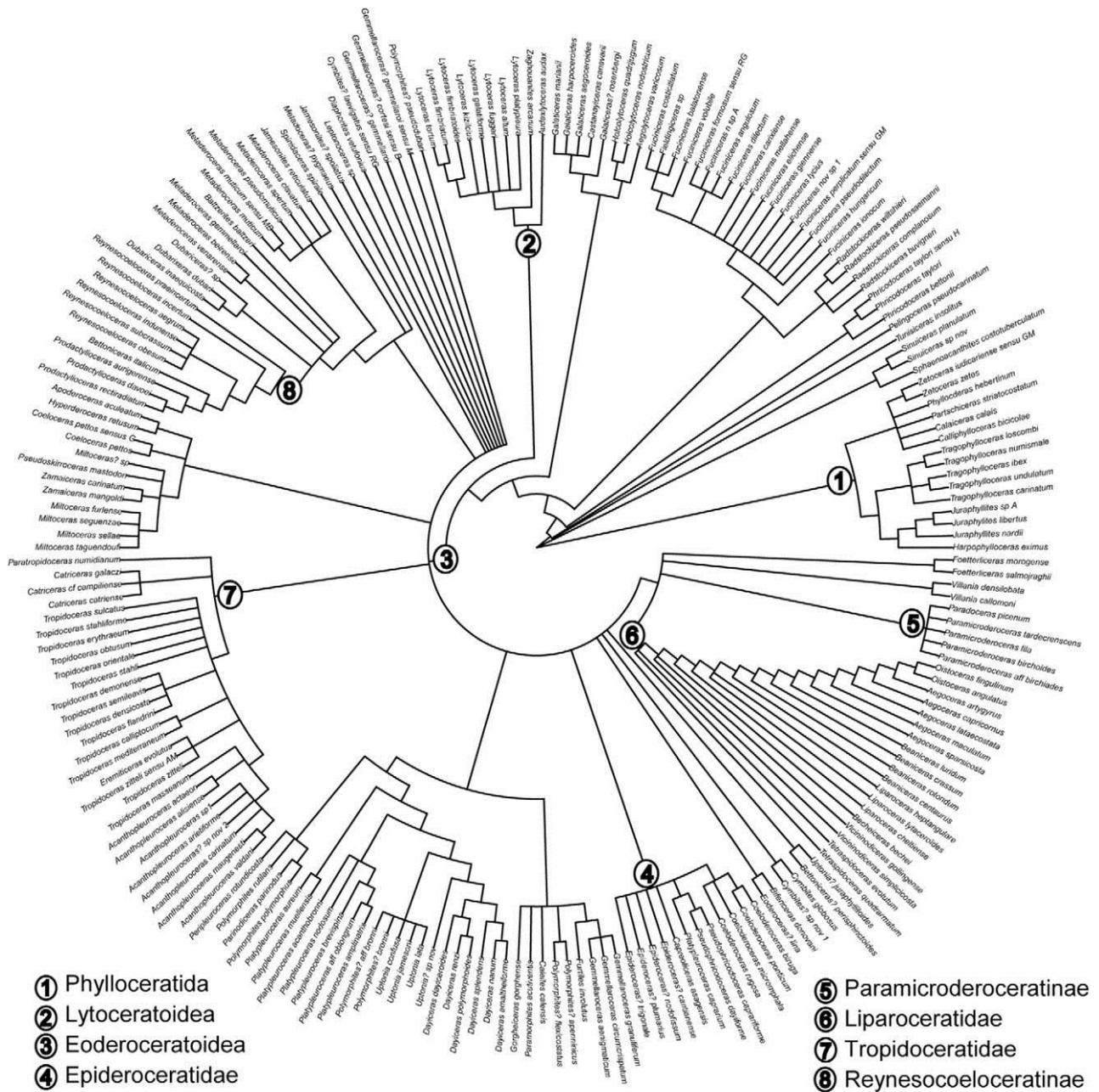


Figure 1. Species-level phylogenetic hypothesis for early Pliensbachian ammonites. Nodes 1 to 8 refer to the clades mentioned in the text.
doi:10.1371/journal.pone.0037977.g001

Spearman rank-order correlation coefficient r_s even when the latter is corrected for ties (e.g. [50,52]). Hereafter we shall refer to the Pearson's ϕ coefficient to emphasize the binary state of the variables. This method therefore satisfies criterion (1) but it does not take the whole phylogeny into account (contra criteria (2)). Its major advantage is that it distinguishes extinction and survival patterns, notably because the co-extinction matrix differs in structure from its survival counterpart (Figure 2).

More recently, Fritz and Purvis [23] derived an index, D , for measuring the phylogenetic signal of binary traits that fulfills

nearly all the above-mentioned criteria. Their proposal builds on previous studies that used the sum of sister-clade differences for assessing phylogenetic patterns of extinction risk [10,22]. Indeed, the D statistic scales the sum of sister-clade differences (Σd_{obs}) with those expected under a random (Σd_r) model and a Brownian (Σd_b) evolutionary model. These models are respectively generated after 1000 permutations of extinctions and 1000 evolutionary simulations under a Brownian motion (see [23] for details):

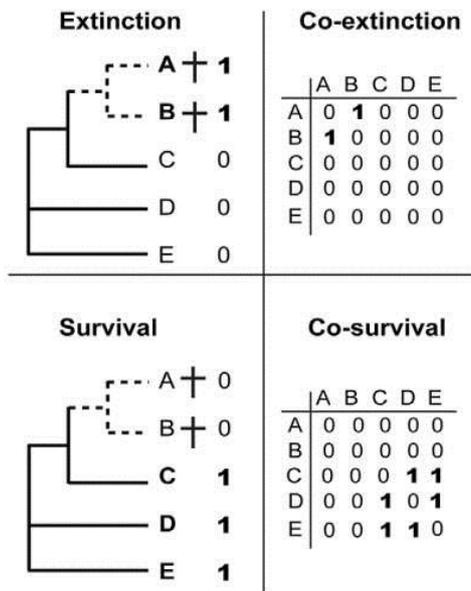


Figure 2. Co-extinction and co-survival matrices for a same theoretical phylogeny of five species (A–E) among which species A and B become extinct (daggers). The two matrices differ in structure when either extinctions or survivals are coded by “1”. doi:10.1371/journal.pone.0037977.g002

$$D = \frac{\sum d_{\text{obs}} - \sum \overline{d_b}}{\sum d_r - \sum \overline{d_b}} \quad [23]$$

A phylogenetically random binary trait yields a D value of 1, a trait with a Brownian (clumped) phylogenetic pattern has a D equal to 0, whereas values below 0 correspond to extremely clumped patterns. Note that by construction, D integrates information of both extinctions and survivals. This statistic is particularly suited for investigating phylogenetic patterns in successive time intervals because its scaling permits a direct comparison of the strength of the signal among datasets, regardless of trait prevalence, tree size and tree shape [23]. Nonetheless, Fritz and Purvis [23] mentioned that D may have practical limitations for small trees (<25 tips), for trees combining a relatively small size (<50 tips) and extreme levels of trait prevalence, and for trees with a poor resolution (<70%, as measured as the ratio of the number of nodes in the observed tree to the number in a completely resolved tree). In such cases, variation in D estimates is high and its statistical power reduced. Our dataset is mostly unaffected by these problems (Figure 3), but the rather low phylogenetic resolution (from 54% to 71%) suggests that significant D values will have to be interpreted cautiously.

In our study, statistical significance was tested against null models obtained after 1000 (Moran’s I) or 5000 (Pearson’s ϕ) permutations of extinct species (see also [3,20]). In other words, we randomly permuted the trait (extinction and survival) at the tips of the original phylogenetic topology. This simulates the null hypothesis in which extinctions are randomly distributed in the phylogeny (i.e. there is no phylogenetic autocorrelation in the data), and we used one-tailed tests with α sets at 5%. The D statistic was further tested against a Brownian distribution [23]. All indices and tests were computed in the statistical computing

language R [53]. We generated Moran’s I correlograms and null models with our own R program. Phylogenetic proximity for the generalized Moran’s I was computed with the *Maymat* R function provided by Pavoine et al. [49]. The D statistic was computed with Fritz and Purvis’ function *phylo.d* [23], which is part of the CAIC package [54]. We used the APE package [55] to read phylogeny data and to calculate phylogenetic distances.

We applied all these methods to early Pliensbachian ammonites at the chronozone and subchronozone temporal scales.

Results

Values of D and their associated probabilities show that the overall phylogenetic pattern is significantly non-random ($p_{\text{rand}} \leq 0.003$) in the three chronozones of the early Pliensbachian (Figure 3A, hatched bars). The D statistic further indicates that this pattern cannot be distinguished from a Brownian model (Jamesoni $p_{\text{brown}} = 0.57$; Ibex $p_{\text{brown}} = 0.39$; Davoei $p_{\text{brown}} = 0.99$). It also reveals that the phylogenetic clustering was particularly high in the Davoei chronozone ($D = -0.85$) and much lower in the Ibex chronozone ($D = 0.14$). Note that the generalized Moran’s I yields the same pattern (Figure 3B, hatched bars). Moran’s I correlograms are consistent with these results and further show that the phylogenetic pattern is significant at all phylogenetic levels (Figure 3C). Moreover, Moran’s I correlograms differ among the three chronozones. The correlogram for Ibex shows a concave decay, whereas Jamesoni and Davoei correlograms indicate a marked increase in clustering for medium phylogenetic levels (from level 4 to level 9, corresponding broadly to families). This hump-shaped pattern results from the significant clustering of both extinctions and survivals that superpose themselves at these phylogenetic levels. Indeed, Pearson’s ϕ correlograms show that the patterns of extinction and survival are neither identical nor symmetrical. Extinctions are significantly clustered at nearly all phylogenetic levels, except near the tips of the tree where only survivals are significantly clumped (Figure 3D).

The phylogenetically non-random pattern is also pervasive at the temporal resolution of the subchronozone. This major result remains unchanged when α is set at 1% or when the conservative Bonferroni correction is applied to account for multiple comparisons. Interestingly, although D and the generalized Moran’s I are mathematically different, they vary similarly through time (Figure 3A and 3B). These variations are consistent with the patterns obtained with correlograms (Figure S3). Note that D and I values are not correlated with extinction intensity (Spearman rank-order correlation coefficient $r_s = -0.177$, $p = 0.624$ for I , $r_s = 0.170$, $p = 0.638$ for D), as expected from both methodological and empirical investigations ([3,23], and unpublished simulations by C.H.). The only D value that does not significantly differ from random is found for the Capricornus subchronozone ($p_{\text{rand}} = 0.105$). The combination of a small tree size (35 species) and a low percentage of extinction (14%) in that time interval might be responsible for the lack of significance. More generally, the characterization of D can be ambiguous in some instances because of its dual comparison with random and Brownian distributions. This is the case for the Taylori and Luridum subchronozones, for which D is equal to 0.57 and it differs significantly from both distributions ($p_{\text{rand}} = 0.032$, $p_{\text{brown}} = 0.008$ for Taylori; $p_{\text{rand}} = 0.014$, $p_{\text{brown}} = 0.030$ for Luridum), whereas it cannot be distinguished from those two distributions in the Capricornus subchronozone ($p_{\text{rand}} = 0.105$, $p_{\text{brown}} = 0.286$). This ambiguity for D values close to 0.5 arises because the Brownian and random distributions, respectively centered on 0 and 1, either overlap or not. Note that these three particular cases correspond to

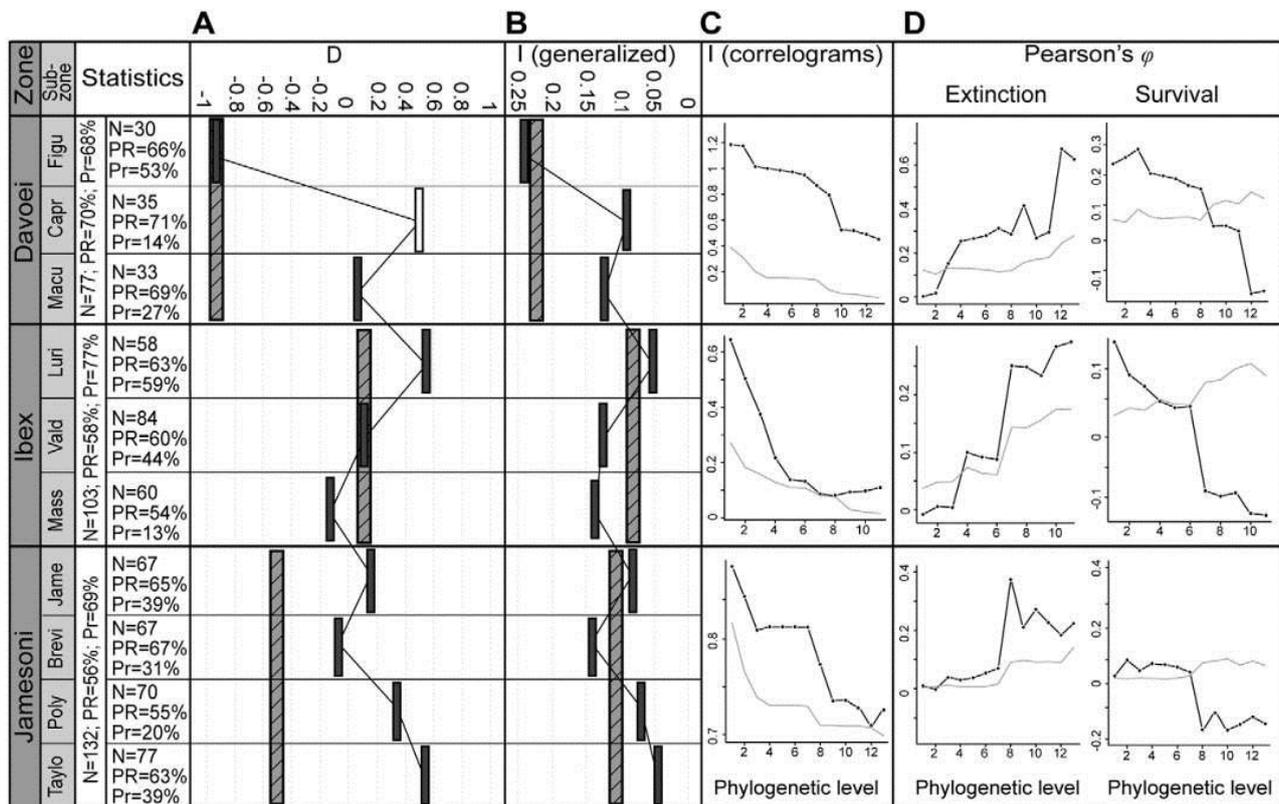


Figure 3. Phylogenetic distribution of ammonite extinctions and survivals. The first column provides the associated statistics for individual time bin (N: species richness, PR: phylogenetic resolution, Pr: prevalence of extinction). (A) and (B) show respectively Fritz and Purvis D and the generalized Moran's I for all chronozones and sub-chronozones of the early Pliensbachian. Vertical hatched bars and grey bars represent significantly non-random values at the chronozone and subchronozone level, respectively. The white bar corresponds to a D value that is not significant. Moran's I and Pearson's ϕ correlograms for chronozones are given in (C) and (D), respectively (black line). The thin grey line represents the upper 95% limit of the null model (phylogenetically random extinctions). The deeper the phylogenetic levels, the higher their values on the x-axis. Abbreviations of subchronozones: Taylo: Taylori, Poly: Polymorphus, Brevi: Brevispina, Jame: Jamesoni, Mass: Masseanum, Vald: Valdani, Luri: Luridum, Macu: Maculatum, Capr: Capricornus, Figu: Figulinum.
doi:10.1371/journal.pone.0037977.g003

the highest D values, that is, the weakest phylogenetic strength of the signal in our dataset. Figure 3A further indicates that D values obtained for the Jamesoni and Davoei chronozones do not reflect those of their respective subchronozones. In turn, it suggests that the strength of the phylogenetic signal cannot be inferred from one temporal scale to another.

Discussion

Our results show that the fate of early Pliensbachian ammonites was phylogenetically patterned. Pearson's ϕ further reveals that this signal is mainly due to significantly clumped extinctions. Because the character states "extinction" and "survival" are complementary, their respective phylogenetic patterns are related. When extinctions are extremely clumped phylogenetically, so are survivals. In such a case the statistical pattern is straightforward and is significant for both evolutionary destinies. However, significance might differ between extinction and survival patterns when the clustering is less pronounced. In this frequent situation, we recommend the use of Pearson's ϕ correlograms to dissect the overall phylogenetic signal into its extinction and survival components. This complements the use of Moran's I and D indices that encapsulate both aspects at once and for an entire phylogenetic tree. Moran's I correlograms permit to investigate the

overall signal at successive phylogenetic levels, whereas Fritz and Purvis' D enables to compare the strength of the signal across datasets because it is insensitive to trait prevalence and tree size and shape [23]. This strongly argues for a joint use of these quantitative indices because they highlight different facets of a same phenomenon and they answer different questions.

Pearson's ϕ correlograms suggest that the clustering of extinctions was phylogenetically deep for early Pliensbachian ammonites, whereas the opposite situation prevails for survivals. This profound phylogenetic conservatism of extinctions is particularly marked for the Eoderoceratoidea, in contrast with the long-ranging Lytoceratoidea and Phylloceratida. Within the Eoderoceratoidea however, the pervasive phylogenetic clustering is not properly speaking conservative as it affects small clades that took over each other through time (e.g., the Epideroceratidae and the clade gathering Paramicroderoceratinae and Liparoceratidae in the Jamesoni chronozone, the Tropidoceratidae in the Ibex chronozone, or the Reynesocoeloceratinae in the Davoei chronozone). Overall, the maintenance of major ammonite lineages results from two alternative strategies. Clades have either a few long-ranging species or many successive short-range species whose evolutionary dynamism compensates for – or is fuelled by – their clustered extinctions. This scale-dependent phylogenetic conservatism is superposed to the maintenance of a significant clustering

of extinction for all temporal intervals in the early Pliensbachian. Such a temporal maintenance occurred despite the environmental and biotic changes documented for that time span. This includes a significant warming of seawater temperatures (about 4 °C) during the Davoei chronozone [26,27], a sudden bloom of ammonite richness in the Valdani subchronozone [32], and the high and low origination rates characterising the Ibex and Davoei chronozones, respectively [32,33].

Geography may be a major confounding factor when investigating the phylogenetic autocorrelation of extinctions (*e.g.* [2,9,56]). However, for our dataset, preliminary investigations on palaeogeographical maps show that closely-related species becoming extinct or surviving were geographically scattered over the studied area. This is corroborated by other observations. For example, the strongest phylogenetic clustering of extinctions occurs in the Davoei chronozone (Figure 3), an interval whose salient distributional feature is the significant reduction in ammonite endemism ([57], and unpublished data).

Our study documents an evolutionarily volatile clade whose extinctions were significantly clumped phylogenetically throughout a 6.6 Myr-long interval. We thus rally to other authors who advocate methods correcting for phylogenetic autocorrelation when exploring biological traits involved in extinction or survival (*e.g.* [5,8,12,23,58]). The identification of such traits for early Pliensbachian ammonites is difficult, but they are certainly associated to their mode of life in shallow epicontinental seas. Alternatively, long-ranged ammonite species are phylogenetically clustered within Lytocoeratoidea and Phylloceratida, and their habitat, in the vicinity of oceanic basins, may have buffered them from environmental variations.

Finally, our work complements previous investigations as it is intermediate between neontological studies on extinction risks (*e.g.* [8,21,23]) and large-scale investigations on past extinctions [3]. However, much work remains to be done if we are to understand how the phylogenetic distribution of extinctions responds to environmental crises and to transitions in extinction regimes through time and across clades.

References

- Escarguel G, Fara E, Brayard A, Legendre S (2011) Biodiversity is not (and never has been) a bed of roses! *C R Biol* 334: 351–359 (DOI 10.1016/j.crevi.2011.02.006).
- Purvis A (2008) Phylogenetic approaches to the study of extinction. *Annu Rev Ecol Syst* 39: 301–319. (DOI 10.1146/annurev-ecolsys-063008-102010).
- Roy K, Hunt G, Jablonski D (2009) Phylogenetic conservatism of extinctions in marine bivalves. *Science* 325: 733–737. (DOI 10.1126/science.1173073).
- Raup DM (1991) Extinction: bad genes or bad luck? New York: W. W. Norton. 224 p.
- McKinney ML (1997) Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. *Annu Rev Ecol Syst* 28: 495–516. (DOI 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.495).
- Bennett PM, Owens IPF (1997) Variation in extinction risk among birds: Chance or evolutionary predisposition? *Proc R Soc B* 264: 401–408. (DOI 10.1098/rspb.1997.0057).
- Russell GJ, Brooks TM, McKinney MM, Anderson CG (1998) Present and future taxonomic selectivity in bird and mammal extinctions. *Conserv Biol* 12: 1365–1376. (DOI 10.1111/j.1523-1739.1998.96332.x).
- Purvis A, Cardillo M, Grenyer R, Collen B (2005) Correlates of extinction risk: phylogeny, biology, threat and scale. In: Purvis A, Gittleman JL, Brooks T, eds. *Phylogeny and conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 295–316.
- Bielby J, Cunningham AA, Purvis A (2006) Taxonomic selectivity in amphibians: ignorance, geography or biology? *Anim Conserv* 9: 135–143. (DOI 10.1111/j.1469-1795.2005.00013.x).
- Davies TJ, Fritz SA, Grenyer R, Orme CDL, Bielby J, et al. (2008) Phylogenetic trees and the future of mammalian biodiversity. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 11556–11563. (DOI 10.1073/pnas.0801917105).

Supporting Information

Figure S1 Ammonite phylogenetic trees for the 3 chronozones and 10 subchronozones of the early Pliensbachian. Species in red are those becoming extinct during the interval.

(PDF)

Figure S2 Application of Moran's I to extinction and survival patterns. A: Simple theoretical phylogenetic hypothesis for five species (A–E), among which species A and B become extinct in a same time interval (daggers); B: Vector corresponding to the coding of either extinctions or survivals as used by the Moran's I . Note that only this vector differs between extinctions and survivals, the W matrix is the same; C: Moran's I will take the same value for both survivals and extinctions due to the mathematical properties of this index. Similarly, Moran's I could not distinguish this pattern of extinction from one in which species C, D and E would become extinct although the phylogenetic distance between extinct species differ.

(PDF)

Figure S3 Moran's I and Pearson's ϕ correlograms for the 10 subchronozones of early Pliensbachian. In each graph the grey line corresponds to the upper 95% limit of the null model.

(PDF)

Acknowledgments

Discussions with Catherine Labruère, Ahmed Jebrane, Arnaud Brayard and Gilles Escarguel generated several ideas during the course of this work. We thank the two anonymous reviewers for their constructive comments that greatly improved the manuscript. This work is part of the project “PhyloDiv” and a contribution by the team “BioME” of the laboratory Biogéosciences, Dijon (France).

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: CH EF PN. Performed the experiments: CH RL. Analyzed the data: CH RL EF. Contributed reagents/materials/analysis tools: JLD CM. Wrote the paper: CH EF.

21. Corey SJ, Waite TA (2008) Phylogenetic autocorrelation of extinction threat in globally imperilled amphibians. *Diversity Distrib* 14: 614–629. (DOI 10.1111/j.1472-4642.2007.00448.x).
22. Sjöström A, Gross CL (2006) Life-history characters and phylogeny are correlated with extinction risk in the Australian angiosperms. *J Biogeogr* 33: 271–290. (DOI 10.1111/j.1365-2699.2005.01393.x).
23. Fritz SA, Purvis A (2010) Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. *Conserv Biol* 24: 1042–1051. (DOI 10.1111/j.1523-1739.2010.01455.x).
24. Gradstein FM, Ogg JG, Smith AG (2004) A geologic time scale 2004. Cambridge: Cambridge University Press. 610 p.
25. Ogg JG, Ogg G, Gradstein FM (2008) The concise Geologic Time scale. Cambridge: Cambridge University Press. 184 p.
26. Rosales I, Quesada S, Robles S (2004) Paleotemperature variations of Early Jurassic seawater recorded in geochemical trends of belemnites from the Basque-Cantabrian basin, northern Spain. *Palaeogeog Palaeoclim Palaeoecol* 203: 253–275. (DOI 10.1016/S0031-0182(03)00686-2).
27. Dera G, Pucéat E, Pellenard P, Neige P, Delsate D, et al. (2009) Water mass exchange and variations in seawater temperature in the NW Tethys during the Early Jurassic: Evidence from neodymium and oxygen isotopes of fish teeth and belemnites. *Earth Planet Sci Lett* 286: 198–207. (DOI 10.1016/j.epsl.2009.06.027).
28. Doyle P (1994) Aspects of the distribution of Lower Jurassic belemnites. *Palaeopelagos* 1: 109–121.
29. Dommergues J-L (1997) Le Jurassique inférieur. In: Cariou E, Hantzpergue P editors *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles* Bulletin du Centre Recherche, Elf Exploration et Production, Pau, Mémoire no. 17. pp 347–353.
30. Meister C, Stampfli G (2000) Les ammonites du Lias moyen (Pliensbachien) de la Néotéthys et de ses confins; compositions fauniques, affinités paléogéographiques et biodiversité. *Rev Paléobiol* 19: 227–292.
31. Dommergues J-L, Laurin B, Meister C (2001) The recovery and radiation of Early Jurassic ammonoids: morphologic versus palaeobiogeographical patterns. *Palaeogeog Palaeoclim Palaeoecol* 165: 195–213. (DOI 10.1016/S0031-0182(00)00160-7).
32. Dommergues J-L, Fara E, Meister C (2009) Ammonite diversity and its palaeobiogeographical structure during the early Pliensbachian (Jurassic) in the western Tethys and adjacent areas. *Palaeogeog Palaeoclim Palaeoecol* 280: 64–77. (DOI 10.1016/j.palaeo.2009.06.005).
33. Dera G, Neige P, Dommergues J-L, Fara E, Laffont R, et al. (2010) High-resolution dynamics of Early Jurassic marine extinctions: the case of Pliensbachian-Toarcian ammonites (Cephalopoda). *J Geol Soc Lond* 167: 21–33. (DOI 10.1144/0016-76492009-068).
34. Davis RA, Landman NH, Dommergues JL, Marchand D, Bucher H (1996) Mature modifications and dimorphism in ammonoid cephalopods. In: Landman NH, Tanabe K, Davis RA, eds. *Ammonoid Paleobiology*. Topics in Geobiology 13. New York: Plenum Press. pp 463–539.
35. Dommergues J-L, Meister C (1999) Cladistic formalisation of relationships within a superfamily of Lower Jurassic Ammonitina: Eoderocerataceae SPATH, 1929. *Rev Paléobiol* 18: 273–286.
36. Venturi F, Bilotta M (2008) New data and hypotheses on early Jurassic ammonite phylogeny. *Rev Paléobiol* 27(2): 859–901.
37. Venturi F, Rea G, Silvestrini G, Bilotta M (2010) Ammoniti: un viaggio geologico nelle montagne appenniniche. 368 p.
38. Hoffmann R (2010) New insights on the phylogeny of the Lytroceraoidea (Ammonitina) from the septal lobe and its functional interpretation. *Rev Paléobiol* 29: 1–156.
39. Bilotta M (2010) Aequiloboidea: A new Early Jurassic ammonite superfamily of the Mediterranean Tethys. *Geobios* 43: 581–604.
40. Dommergues J-L, Guilfray A, Dumont Th, Chevalier F (2011) La lumachelle à *Cardinia* (Bivalves) et *Alsabites* (Ammonites) du «Revers de Côte Dure» dans l'Hettangien de la couverture sédimentaire du Massif du Rochail (Oisans, Isère, France). *Rev Paléobiol* 30: 193–221.
41. Dommergues J-L, Meister C (2012) Significance of intermediate forms in phyletic reconstruction of ammonites: Early Jurassic *Phricodoceras* case study. *Acta Palaeontol Pol* In press. (DOI dx.doi.org/10.4202/app.2011.0148).
42. Izsák J, Papp L (1995) Application of the quadratic entropy indices for diversity studies of drosophilid assemblages. *Environ Ecol Stat* 2: 213–224. (DOI 10.1007/BF00456668).
43. Clarke KR, Warwick RM (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J Appl Ecol* 35: 523–531. (DOI 10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x).
44. Ricotta C (2004) A parametric diversity measure combining the relative abundances and taxonomic distinctiveness of species. *Diversity Distrib* 10: 143–146. (DOI 10.1111/j.1366-9516.2004.00069.x).
45. Moran PAP (1950) Notes on Continuous Stochastic Phenomena. *Biometrika* 37: 17–23. (DOI 10.1093/biomet/37.1-2.17).
46. Gittleman JL, Anderson CG, Gates SE, Luh HK, Smith JD (1998) Detecting Ecological Pattern in Phylogenies. In: McKinney ML, Drake JA, eds. *Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa, and Communities*. New York: Columbia University Press. pp 51–69.
47. Diniz-Filho JAF (2001) Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary processes. *Evolution* 55: 1104–1109. (DOI 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00630.x).
48. Upton GJG, Fingleton B (1985) Spatial data analysis by example. New York: Wiley. 432 p.
49. Pavoine S, Ollier S, Pontier D, Chessel D (2008) Testing for phylogenetic signal in phenotypic traits: new matrices of phylogenetic proximities. *Theor Popul Biol* 73: 79–91. (DOI 10.1016/j.tpb.2007.10.001).
50. Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, 2nd edn. Amsterdam: Elsevier Science. 853 p.
51. Fortin M-J, Dale MRT (2005) *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists* Cambridge: Cambridge University Press. 365 p.
52. Guilford J (1936) *Psychometric Methods*. New York: McGraw-Hill. Book Company. 559 p.
53. R Development Core Team 2010 R: a language and environment for statistical computing, version 2.12.0 Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. See R website. Available: <http://www.R-project.org>. Accessed 2012 May, 2.
54. Orme D, Freckleton R, Thomas G, Petzoldt T, Fritz S (2008) CAIC: comparative analyses using independent contrasts. R package version 1.0.4-94.
55. Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290. (DOI 10.1093/bioinformatics/btg412).
56. Cooper N, Bielby J, Thomas GH, Purvis A (2007) Macroecology and extinction risk correlates of frogs. *Global Ecol Biogeogr* 17: 211–221. (DOI 10.1111/j.1466-8238.2007.00355.x).
57. Dommergues J-L, El Hariri K (2002) Endemism as a palaeobiogeographic parameter of basin history illustrated by early- and mid-Liasic peri-Tethyan ammonite faunas. *Palaeogeog Palaeoclim Palaeoecol* 184: 407–418. (DOI 10.1016/S0031-0182(02)00276-6).
58. Jones KE, Purvis A, Gittleman JL (2003) Biological correlates of extinction risk in bats. *Am Nat* 161: 601–614. (DOI 10.1086/368289).

III. Application des indices statistiques sur une hypothèse taxinomique

A. Description de l'hypothèse taxinomique

En l'absence d'hypothèse phylogénétique, il est également possible d'utiliser la hiérarchie taxinomique comme proxy des relations de parenté. Cette approche, défendue notamment par Crozier et al (2005), répond à un problème pratique et semble robuste (voir aussi Gittleman et Kot 1990, Roy et al. 2009, Lockwood et al. 2010). La proximité phylogénétique est alors simplement codée par 1 pour les espèces appartenant au même groupe taxinomique et 0 pour les autres. Les inconvénients de cette méthode sont que tous les taxons d'un même clade sont considérés comme égaux et que les liens de parentés entre les clades supérieurs ne sont pas pris en compte. De plus il existe un risque de conserver des groupes dont la monophylie n'est pas établie.

Nous proposons, uniquement pour la base du Carixien, d'utiliser l'hypothèse phylogénétique pour obtenir une taxinomie reflétant les principaux groupes reconnus dans la littérature. Néanmoins la révision taxinomique des espèces effectuée pour la construction des bases de données et de la phylogénie est conservée. Cette analyse nous permettra d'explorer quelle pourrait être la perte d'information due à l'utilisation d'une hypothèse taxinomique à la place d'une hypothèse phylogénétique.

Trois niveaux taxinomiques principaux peuvent être déduits de notre hypothèse phylogénétique (tableau 8). Au sein des Psiloceratida, deux espèces ne sont classées ni dans un genre ni dans une famille, leur niveau taxinomique est alors désigné par le terme « *incertae_sedis* ». Au sein des Eoderoceratoidea, plusieurs espèces peuvent être regroupées dans un même groupe du 1^{er} niveau taxinomique mais ces groupes ne peuvent pas être désignés par un nom reconnu dans la littérature, ils sont alors indiqués par le terme « NI ». Ces clades regroupent généralement deux ou trois espèces, phylogénétiquement proches, mais ne pouvant pas être associées aux espèces des autres groupes de même niveau.

Les données d'extinction de chaque espèce sont utilisées pour déterminer s'il existe un groupement des extinctions à chaque niveau taxinomique. Pour tester statistiquement les éventuels groupements taxinomiques, on applique aux données les deux indices utilisés en corrélogramme : le I de Moran (Lockwood et al. 2010) ainsi que le ϕ de Pearson. Ces indices sont calculés pour les 3 zones et les 10 sous zones du Carixien.

Niveau 3	Niveau 2	Niveau 1
Phylloceratida	Phylloceratida	Juraphyllitidae
		Phylloceratidae
Aequilobida	Aequilobida	Sinuiceratidae
Psiloceratida	Incerta sedis 1	Incerta sedis 1
	Incerta sedis 2	Incerta sedis 2
	Phricodoceratidae	Phricodoceratidae
	Arietitoidea	Oxynoticeratidae
		Harpoceratinae
	Analytoceratoidea	Holcolytoceratidae
		Galaticeratinae
	Lytoceratoidea	Lytoceratoidea
	Eoderoceratoidea	NI1
		NI2
		NI3
		NI4
		Dubariceratidae
		Coeloceratidae
		Tropidoceratidae
		Polymorphitidae
		Furlitidae
Epideroceratidae		
Eoderoceratidae		
Liparoceratidae		
Paramicroderoceratinae		
Villania		
Foetterliceras		

Tableau 8 : Répartition des différents taxons des ammonites du Carixien dans 3 niveaux taxinomiques.

B. Résultats

Les corrélogrammes obtenus avec le ϕ de Pearson suggèrent que ce sont essentiellement les extinctions qui sont significativement groupées pour les 3 zones (figure 53). Les survies sont généralement distribuées aléatoirement dans les groupes taxinomiques à l'exception du niveau taxinomique le moins profond (niveau 1) dans la zone à Jamesoni (figure 53). Pour chaque zone, les résultats du I de Moran sont tous significatifs. On peut cependant noter que la forme des corrélogrammes diffère entre les 3 zones. Les courbes des zones à Jamesoni et Davoei ont un profil convexe tandis que celui de la zone à Ibex est concave (figure 53).

Les résultats pour les sous-zones ont des profils plus variés que ceux obtenus au niveau de la zone (figure 54). Le I de Moran montre que les deux premiers niveaux présentent un signal taxinomique significatif dans la majorité des sous-zones. Au contraire, au niveau le plus profond, les résultats sont majoritairement non significatifs (Taylora, Polymorphus, Jamesoni, Masseanum, Luridum, Maculatum, Capricornus, figure 54). Quatre sous-zones présentent un profil particulier. Dans les sous-zones à Brevispina, Valdani et Figulinum, les 3 niveaux taxinomiques ont un signal

significatif. Au contraire la sous-zone à Luridum montre une distribution aléatoire pour tous les niveaux taxinomiques.

Les résultats obtenus avec le ϕ de Pearson montrent que tous les niveaux taxinomiques des sous-zones à Brevispina, Valdani et Figulinum présentent des extinctions significativement groupées. Les sous-zones à Polymorphus, Masseanum et Capricornus présentent des extinctions groupées pour les deux premiers niveaux alors que les sous-zones à Taylori et Maculatatum montrent des extinctions groupées pour les deux niveaux les plus profonds. Seule la sous-zone à Jamesoni est caractérisée par des extinctions significativement groupées pour un seul niveau taxinomique (niveau 2). En accord avec les résultats du I de Moran, le ϕ de Pearson ne détecte aucun signal significatif pour les extinctions de la sous-zone à Luridum, et cela pour les trois niveaux taxinomiques étudiés ici. À

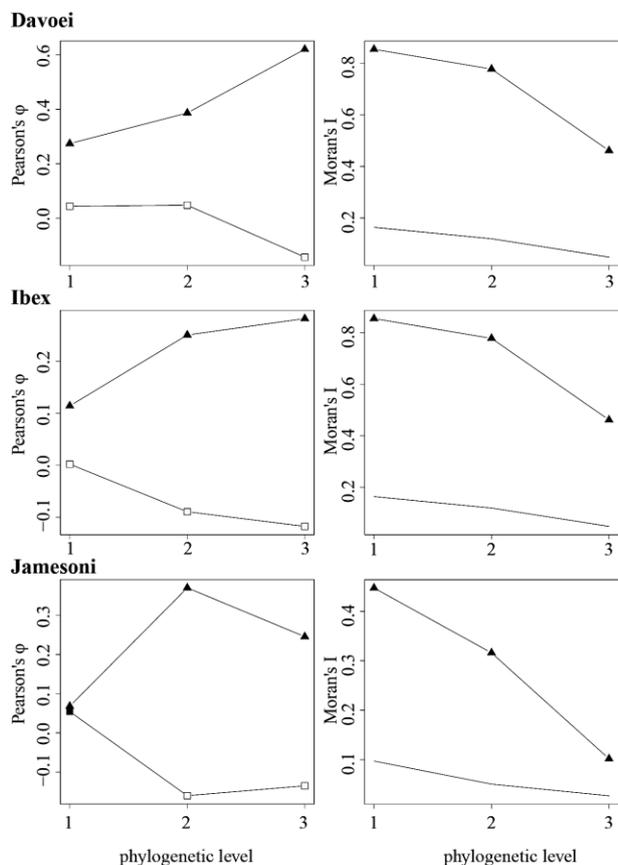


Figure 53 : correlogrammes du ϕ de Pearson et du I de Moran pour chaque zone du Carixien. Les figurés pleins représentent les résultats significatifs. Pour les correlogrammes du ϕ de Pearson, les triangles représentent la distribution des extinctions et les carrés celle des survies. Pour le I de Moran, la ligne pleine représente les valeurs supérieures du modèle nul obtenu après 1000 permutations.

l'exception de cette sous-zone, toutes les autres sont caractérisées par des extinctions significativement groupées au niveau taxinomique d'ordre 2. Les correlogrammes du ϕ de Pearson pour les survies et les extinctions révèlent que ces dernières sont responsables du signal taxinomique détecté avec les correlogrammes du I de Moran (figure 54). Pour la sous-zone à Taylori, le pattern observé est miroir entre les extinctions et les survies : lorsque l'un est significatif l'autre ne l'est pas. On peut au contraire observer des patterns identiques pour les extinctions et les survies, soit tous les deux significatif (par exemple les deux premiers niveaux de Figulinum, figure 54) ou tous les deux non significatifs (par exemple la sous-zone à Luridum, figure 54). Le cas des premiers niveaux taxinomique des sous-zones à Taylori et Jamesoni est particulièrement intéressant puisqu'ils sont les seuls à montrer une distribution non distinguable de l'aléatoire pour les extinctions et une distribution des survies significativement groupée. (figure 54).

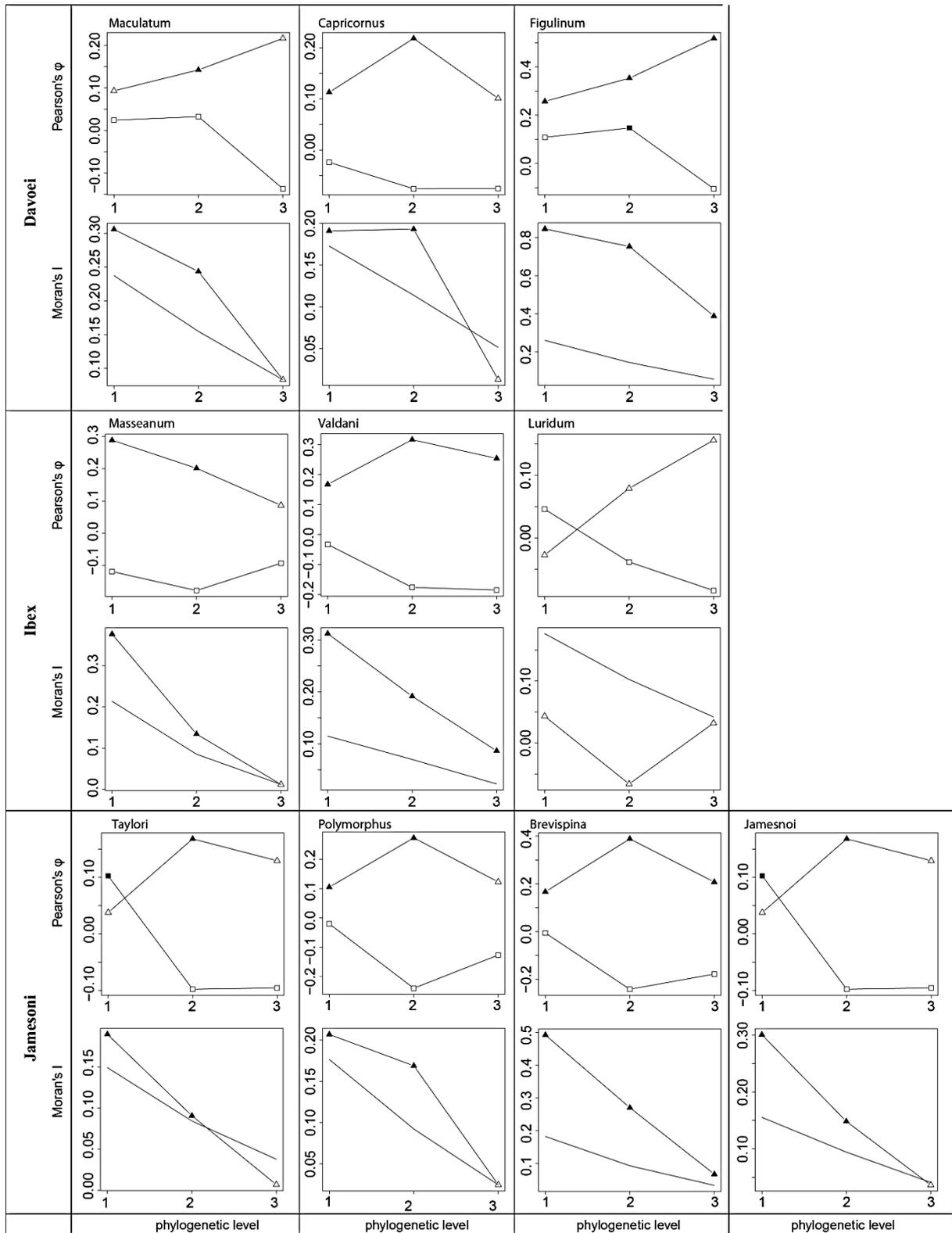


Figure 54 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson et du I de Moran pour chaque sous-zone du Carixien pour les trois niveaux taxinomiques. Les figurés pleins représentent les résultats significatifs. Pour les corrélogrammes du ϕ de Pearson, les triangles représentent la distribution des extinctions et les carrés celle des survies. Pour le I de Moran, la ligne pleine représente la limite supérieure du modèle nul obtenu après 1000 permutations.

Cette analyse de la distribution phylogénétique des extinctions basée sur une hypothèse taxinomique met en évidence un signal phylogénétique significatif pour la distribution des extinctions et des survies au cours du Carixien. Les corrélogrammes du ϕ de Pearson permettent de conclure que ce signal peut être considéré dans la majorité des cas comme une distribution phylogénétique groupée des extinctions. Ce phénomène concerne essentiellement le niveau taxinomique d'ordre 2 qui pourrait correspondre essentiellement au niveau de la famille. La sous-zone à Luridum est la seule à avoir une distribution phylogénétique aléatoire pour les extinctions et les survies à tous les niveaux phylogénétiques.

A l'instar de l'hypothèse phylogénétique étudiée dans les sections précédentes, l'hypothèse taxinomique simple employée ici révèle un groupement phylogénétique conservé des extinctions pour la majorité des zones et des sous-zones du Carixien. Une approche taxinomique présente l'avantage d'obtenir des résultats relativement simples en réduisant le nombre de niveaux taxinomiques. Cette analyse met également en évidence qu'il est possible d'obtenir des résultats exploitables par cette méthode. Cependant, l'utilisation de la taxinomie ne permet pas le calcul d'un indice global unique pour chaque zone et sous-zone. D'une part cela rend difficile la comparaison du signal phylogénétique entre différents intervalles de temps et à différentes résolutions temporelles. Ceci est un inconvénient majeur dans le cadre des études paléontologiques car celles-ci offrent justement l'opportunité d'évaluer la pérennité du signal. D'autre part, les indices utilisés ici en corrélogrammes (I de Moran et ϕ de Pearson) ne mesurent pas la force du signal phylogénétique comme peut le faire l'indice D . Un autre inconvénient est la perte d'information sur les relations phylogénétiques entre les espèces. Cette perte d'information est non seulement liée à l'utilisation d'une taxinomie mais également à l'utilisation des corrélogrammes. Ceux-ci comparent uniquement la distribution des extinctions entre les groupes d'un même niveau phylogénétique mais ne prennent pas en compte la hiérarchisation des groupes entre différents groupes phylogénétiques.

IV. Influence des espèces stratigraphiques sur la distribution phylogénétique des extinctions des ammonites du Carixien

A. Espèces indices et pseudo extinction

La biostratigraphie utilise des fossiles pour établir des biozones, unité fondamentale définie à partir de la présence d'une ou plusieurs espèces. L'évolution rapide des ammonites du Jurassique inférieur fait de ces dernières d'excellents fossiles biostratigraphiques. Le découpage biostratigraphique précis en zones et en sous-zones du Jurassique inférieur est ainsi basé fondamentalement sur la succession des faunes d'ammonites (Cariou & Hantzpergue 1997). Dans notre étude les biozones et leurs sub-divisions (sous-zones) sont basées sur des espèces d'ammonites

dites espèces indices, le FAD (first apparition data) et LAD de l'espèce indice *Oistoceras figulinum* contraint, par exemple, la sous-zone à Figulinum (tableau 9). La présence de ces espèces indices bien que peu nombreuses, laisse la possibilité d'un biais dans notre étude des extinctions. En effet, dans notre étude nous utilisons les LAD pour définir les extinctions. Si certaines espèces sont utilisées pour contraindre le cadre temporel, leur extinction dans les périodes qu'elles datent pourrait être considérée comme une pseudo-extinction. En effet, dans ces cas la fin de la zone ou de la sous-zone est contrainte par la disparition de l'espèce indice.

Zones	Espèces biostratigraphiques	Sous-zones	Espèces biostratigraphiques
Davoei	<i>Prodactylioceras davoei</i>	Figulinum	<i>Oistoceras figulinum</i>
		Capricornus	<i>Aegoceras capricornus</i>
		Maculatum	<i>Aegoceras maculatum</i>
Ibex	<i>Tragophylloceras ibex</i>	Luridum	<i>Beaniceras luridum</i>
		Valdani	<i>Acanthopleuroceras valdani</i>
		Masseanum	<i>Tropidoceras masseanum</i>
Jamesoni	<i>Uptonia jamesoni</i>	Jamesoni	<i>Uptonia jamesoni</i>
		Brevispina	<i>Platypleuroceras brevispina</i>
		Polymorphus	<i>Polymorphites polymorphus</i>
		Taylori	<i>Phricodoceras taylori</i>

Tableau 9: Liste des espèces d'ammonites biostratigraphiques, c'est-à-dire caractéristiques des zones et des sous-zones pour le Carixien d'après Dommergues *et al.* 1997. *Polymorphites polymorphus* et *Phricodoceras taylori* bien que caractéristiques des sous-zones auxquelles elles ont données leur nom ne sont pas considérées comme des pseudo-extinctions car elles ne s'éteignent pas à la fin de la sous-zone qu'elles caractérisent.

Nous nous proposons d'étudier ce biais potentiel sur la base de données du Carixien. La problématique est de déterminer dans quelle mesure ces espèces indices influencent les résultats de l'analyse de la distribution phylogénétique des extinctions. Les espèces indices pouvant être considérées comme des pseudo-extinctions sont identifiées et supprimées de notre jeu de données. La méthode employée pour mesurer le groupement phylogénétique des extinctions est la même que celle utilisée précédemment. Notre jeu de données comporte 214 espèces. Parmi ces espèces, une seule espèce indice caractérise chaque zone et sous-zones (Dommergues *et al.* 1997, tableau 9). Les sous-zones du Carixien peuvent également être divisées en zonules ou horizons cependant dans le cadre de nos analyses cette échelle temporelle n'est jamais utilisée. Pour cette raison les espèces biostratigraphiques qui définissent les zonules ne peuvent pas réellement être considérées comme des pseudo-extinctions.

Dans certains cas l'occurrence de l'espèce indice dans le registre fossile s'étend au-delà de la zone qu'elle définit. C'est le cas dans le Carixien pour les sous-zones à Taylori et à Polymorphus, dont les espèces indices, respectivement *Phricodoceras taylori* et *Polymorphites polymorphus*, ne s'éteignent pas à la fin de la sous-zone (Dommergues *et al.* 1997). Dans ces deux cas, la sous-zone se termine par la première occurrence de l'espèce indice de la sous-zone suivante. L'extinction de ces deux espèces ne peut donc pas être considérée comme des pseudo-extinctions.

Les arbres phylogénétiques pour chaque intervalle sont ensuite reconstruits en l'absence des espèces indices (Annexe 4). Dans cette analyse seuls les des indices I de Moran, et D sont calculés. Les indices R^2_{mtl} et R^2_{sel} ne permettant qu'une comparaison de la significativité du résultat.

B. Résultats

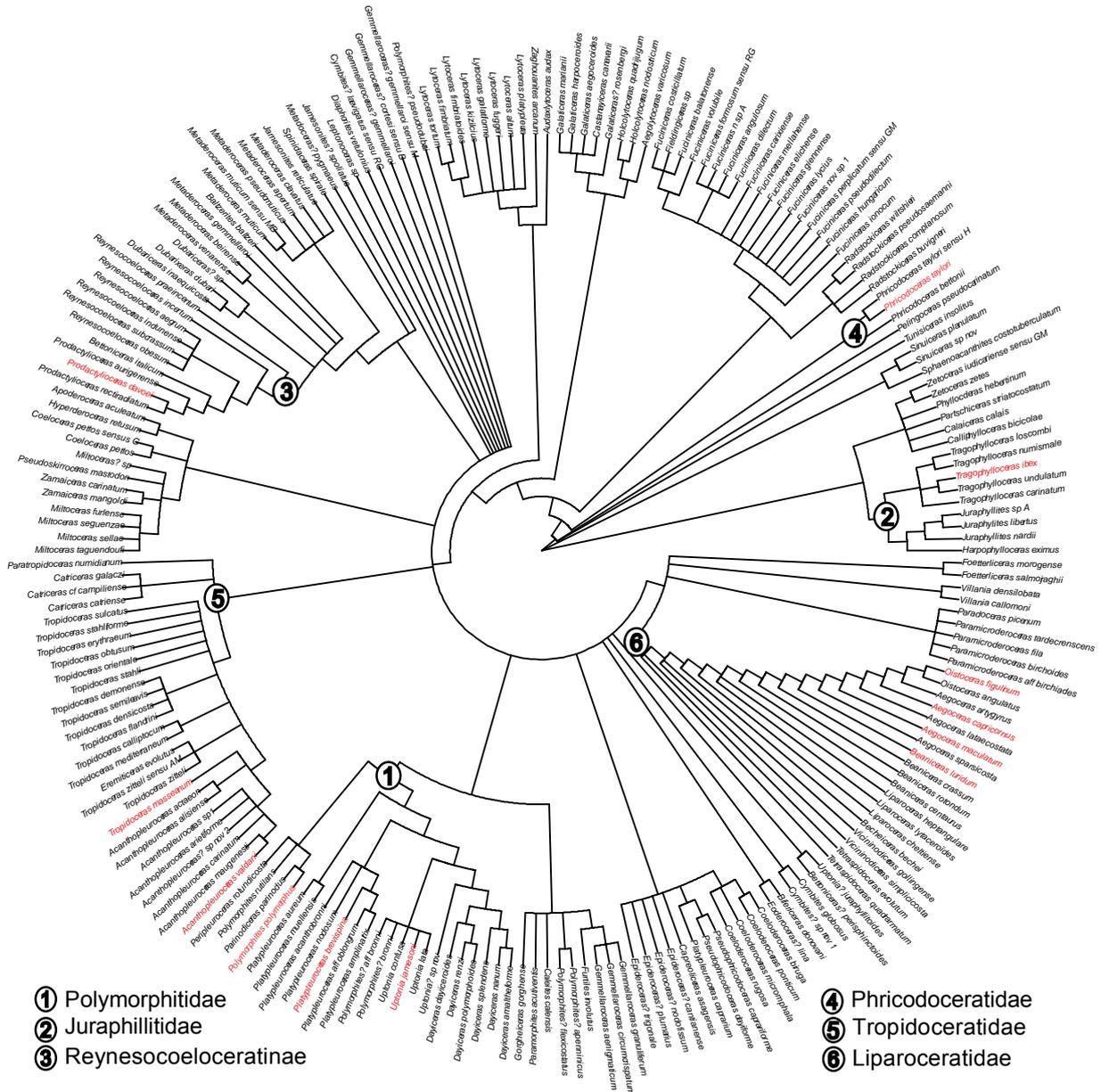


Figure 55 : Arbre phylogénétique des 214 espèces d'ammonites de la base de données du Carixien. Les espèces biostratigraphiques dont les extinctions sont potentiellement des pseudo-extinctions sont représentées en rouge. Les groupes contenant ces espèces sont numérotés de 1 à 6.

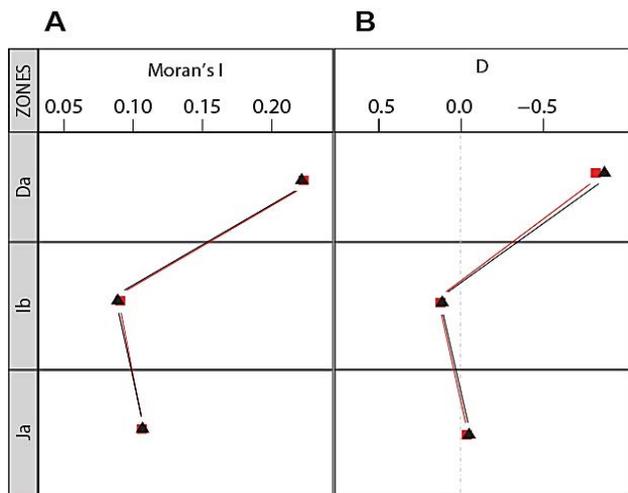


Figure 56 : Valeurs des indices I de Moran et du D pour les 3 zones du Carixien. En rouge les résultats obtenus avec toutes les espèces du Carixien et en noir les résultats obtenus en l'absence des espèces biostratigraphiques. Les figurés pleins représentent les résultats significatifs.

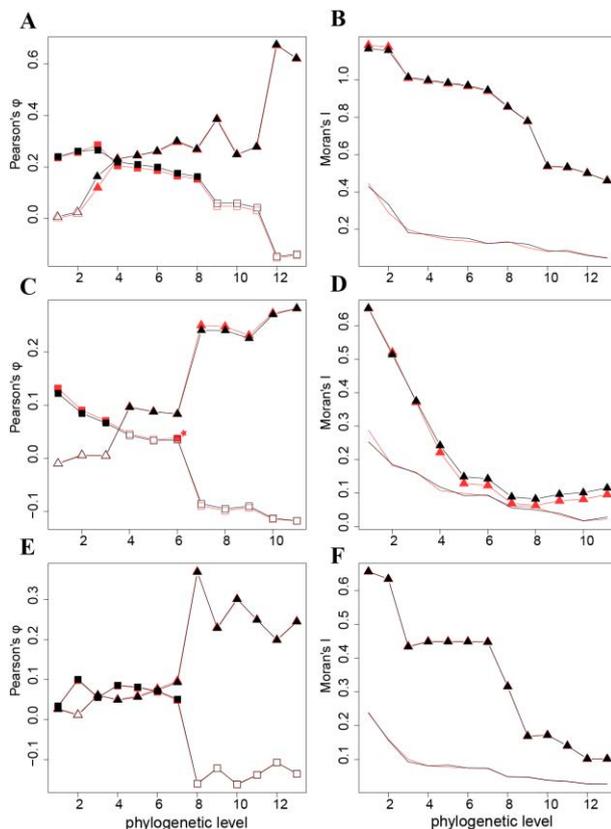


Figure 57 : Correlogrammes du ϕ de Pearson et du I de Moran pour les 3 zones du Carixien (Jamesoni : E et F, Ibex : C et D et Davoei : A et B). Les figurées rouges présentent les résultats pour toutes les espèces et les noirs, les résultats en absence des espèces indices. Pour tous les correlogrammes, les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Les résultats pour les extinctions (triangles) et les survies (carrés) sont représentés pour le ϕ de Pearson. Pour le I de Moran, le trait continu représente les valeurs supérieures du modèle nul.

Pour le Carixien, les 13 espèces indices sont dispersées dans 6 clades différents, et leur suppression ne doit donc pas modifier en profondeur la structure de la phylogénétique (figure 55). Les résultats obtenus pour les zones du Carixien sont identiques en présence ou en l'absence des espèces indices. Ni la valeur des indices ni leur significativité ne sont fondamentalement modifiées (figure 56). Les indices en correlogrammes confirment ce résultat avec des résultats très proches de ceux obtenus pour toutes les espèces du Carixien pour les zones à Ibex et à Davoei (figure 57A, B, C et D), voire même identiques pour la zone à Jamesoni (figure 57E et F). La distribution phylogénétique des extinctions et des survies pour les zones du Carixien n'est donc pas affectée par la présence d'espèces indices.

A l'échelle de la sous-zone, comme pour les zones, les résultats obtenus avec ou sans les espèces stratigraphiques sont très proches tant au niveau de la valeur des indices que de leur significativité (figure 58). Néanmoins, la significativité du résultat est différente pour le I de Moran dans la sous-zone à Capricornus. Lorsque toutes les espèces sont présentes, la valeur de l'indice est faible mais tout de même significative. Quand les espèces stratigraphiques sont absentes, la valeur de l'indice est toujours faible et non significative. Les résultats sont alors identiques à celui du D avec ou sans les espèces stratigraphiques. Pour rappel, les ammonites de cette sous-zone ont un groupement des extinctions dans les niveaux phylogénétiques plutôt superficiels.

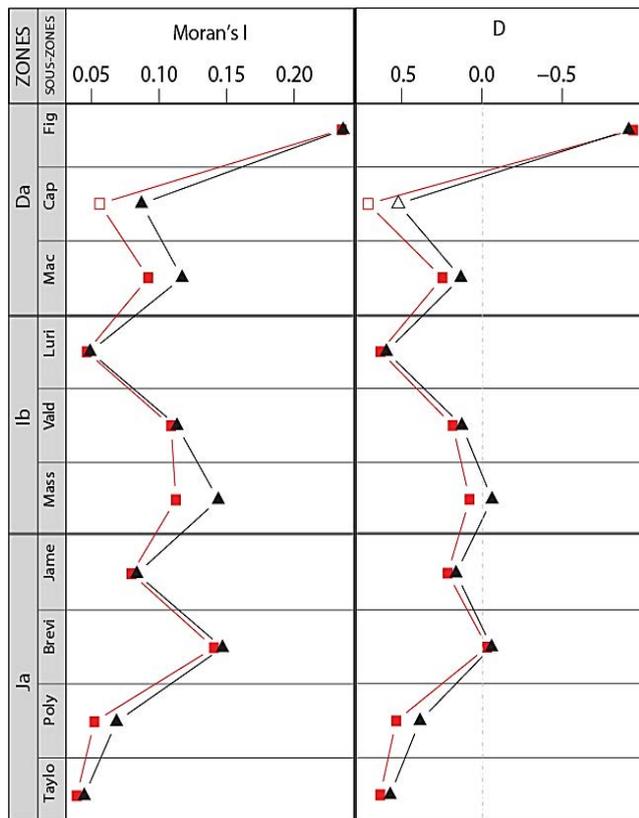


Figure 58 : Valeurs des indices I de Moran, D pour les 10 sous-zones du Carixien. En rouge, les résultats obtenus avec toutes les espèces du Carixien et en noir les résultats obtenus en l'absence des espèces stratigraphiques. Les figurés pleins représentent les résultats significatifs.

Les corrélogrammes du ϕ de Pearson et du I de Moran pour les sous-zones montrent plus de variations entre les résultats avec ou sans les espèces stratigraphiques (figure 59). Les variations concernent notamment le nombre de niveaux phylogénétiques dans les arbres analysés (figure 59, Brevispina, Maculatum, Capricornus, Figulinum). La suppression d'une espèce stratigraphique dans ces sous-zones diminue la profondeur de l'arbre et donc le nombre de niveaux phylogénétiques. Dans la sous-zone à Brevispina, la diminution de la profondeur ne change pas la significativité des résultats pour chaque niveau phylogénétique. En revanche la significativité de certains niveaux phylogénétiques est aussi modifiée pour les sous-zones de la zone à Davoei. Pour les sous-zones à Maculatum et à Figulinum, cette modification n'est pas suffisamment importante pour que le signal phylogénétique

des indices globaux (I de Moran, D) soit modifié. Pour la sous-zone à Capricornus (pour laquelle le signal phylogénétique était faible et non significatif pour l'indice D , figure 58), la suppression de l'espèce d'ammonite caractéristique de la sous-zone (*Aegoceras capricornus*) rend cohérent les résultats de l'ensemble des indices globaux. Il semble que pour cette sous-zone, la distribution phylogénétique des extinctions ne soient donc pas significativement groupée. Il faut également noter que le taux d'extinction dans cette sous-zones est très faible (12%). Lorsque le nombre d'extinctions est réduit, l'impact de la suppression d'une seule espèce éteinte est relativement important.

Pour conclure, l'impact des espèces indices sur l'analyse de la distribution phylogénétique des extinctions est relativement faible. D'une part parce que le nombre d'espèces pouvant être impliquées dans de possibles pseudo-extinctions est très faible, particulièrement lorsque l'analyse est réalisée à l'échelle des zones ou des sous-zones à ammonites. En effet, une seule espèce d'ammonite par zone et sous zone est supprimée dans ce cas. D'autre part, le signal phylogénétique des extinctions est généralement suffisamment fort pour ne pas être affecté par la suppression d'une espèce éteinte. C'est par exemple le cas pour la sous-zone à Figulinum. Le signal phylogénétique est donc bien porté par l'ensemble des espèces éteintes.

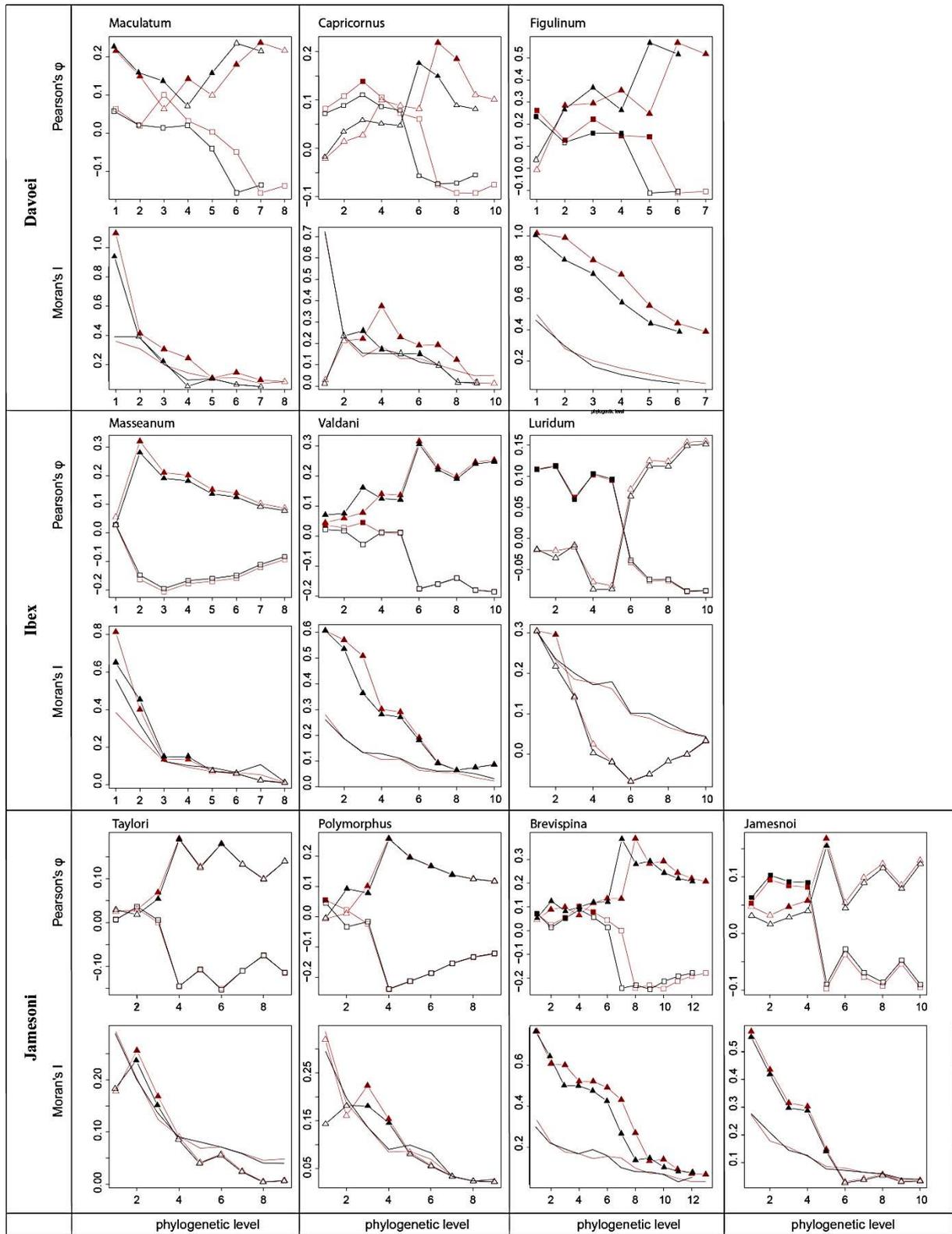


Figure 59 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson et du I de Moran pour les 10 sous-zones du Carixien. Les figurées rouges présentent les résultats obtenus avec toutes les espèces du Carixien et les noirs pour les résultats obtenus en absence des espèces stratigraphiques. Pour tous les corrélogrammes, les figurés pleins signalent les résultats significatifs. Les résultats pour les extinctions (triangles) et les survies (carrés) sont représentés pour le ϕ de Pearson. Pour le I de Moran, le trait continu indique les valeurs supérieures du modèle nul.

V. Influences des durées de vie des espèces sur la distribution phylogénétique des extinctions.

A. Durées de vie des espèces du Carixien

Une des particularités de la phylogénie du Carixien est de présenter deux grands clades dont la majorité des espèces traverse le Carixien : les Phylloceratidae et les Lytoceratoidea (Annexe 1). On peut alors se demander comment ces espèces à longue durée de vie (pour lesquels aucune extinction n'est observée sur la période étudiée) influencent le signal phylogénétique de la distribution des extinctions. En effet, si les espèces à longue durée de vie sont groupées dans la phylogénie, alors le groupement phylogénétique des extinctions et des survies des espèces du Carixien pourrait être simplement expliqué par regroupement de ces espèces à longue durée de vie. Dans un premier temps les espèces à longue durée de vie sont retirées du jeu de données du Carixien et la distribution phylogénétique des extinctions est de nouveau analysée.

La durée de vie des espèces d'ammonites du Carixien peut être évaluée par le nombre de zonules traversées. Cependant la résolution de la zonule nécessite un registre fossile riche et bien étudié. Au sein du jeu de données du Carixien, les espèces de la province nord-ouest européennes (NWE) sont les mieux documentées et les corrélations biostratigraphiques au sein de cette province sont bien établies (e.g. Dommergues *et al.* 2009). Des arbres phylogénétiques comprenant uniquement les espèces de la province NWE sont donc construits pour cette analyse.

Pour que les durées de vie des espèces influencent la distribution phylogénétique des extinctions, il faut que les relations phylogénétiques des ammonites influencent leur durée de vie. Pour cette analyse, on utilise le I de Moran ; le R^2mtl et le R^2sel sont également calculés pour comparaison. Les autres indices (D , ϕ de Pearson) ne permettent pas l'utilisation d'un caractère non binaire. Le caractère étudié est donc la durée de vie en nombre de zonules traversées par l'espèce, la matrice de proximité phylogénétique W_{ij} est identique à celle utilisée dans l'étude de la distribution phylogénétique des extinctions. Le signal obtenu indique la corrélation entre la phylogénie et la durée de vie des espèces, mais ne permet pas de savoir comment les durées de vie influencent la distribution phylogénétique des extinctions. Pour explorer cet aspect, les espèces à longues durées de vie sont retirées du jeu de données.

En parallèle, les espèces dont l'occurrence est limitée à une seule zonule, c'est-à-dire à durée de vie très courte, sont également étudiées. Leur distribution phylogénétique non aléatoire pourrait également influencer le groupement des extinctions.

La dernière étape est de déterminer si la distribution des extinctions présente un groupement phylogénétique significatif pour le jeu de données comprenant uniquement les espèces de la province NWE (annexe 5.2). La distribution phylogénétique des extinctions de chaque zone puis sous zone est évaluée avec les indices I de Moran et D .

B. Résultats

Question 1 : Sur les données initiales, est ce que groupement phylogénétique des extinctions est encore présent lorsqu'on supprime les espèces à longue durée de vie ?

Les espèces supprimées dans cette analyse sont celles qui traversent la totalité de l'intervalle du Carixien, soit neuf espèces : *Juraphylites libertus*, *Calliphyloceras bicicola*, *Calaiceras calais*, *Partschiceras striatocostatum*, *Phylloceras hebertinum*, *Zetoceras zetes*, *Radstockiceras wiltshieri*, *Lytoceras fimbriatum*, *Lytoceras tortum*. Le nouveau jeu de données présente donc neuf espèces en moins par rapport au jeu de donnée initial (annexe 5.1). En revanche, puisque ces neuf espèces ne s'éteignent pas durant le Carixien, le nombre d'extinctions n'est pas modifié.

En conséquence, la prévalence est légèrement plus forte dans toutes les zones et sous-zones. Seul l'indice *D*, indépendant de la prévalence, permettra de comparer la force du signal

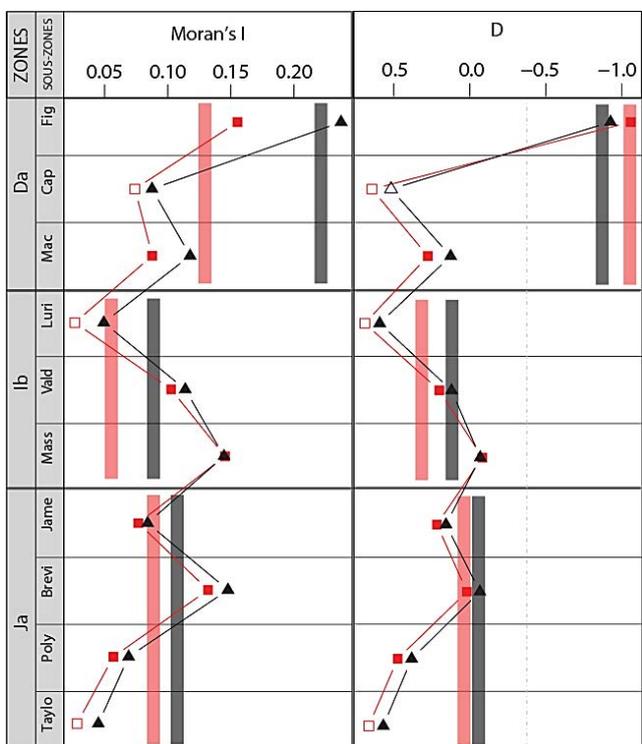


Figure 60 : Résultats du *I* de Moran et du *D* pour toutes les espèces nord-ouest européennes du Carixien. Les figurés noirs représentent les résultats obtenus avec toutes les espèces, les rouges ceux obtenus sans les espèces à longue durée de vie. Les résultats pour la zone sont indiqués par les rectangles. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs.

phylogénétique. Les différences dans les résultats entre le jeu de données initial et le jeu de données sans les espèces qui traversent tout le Carixien concernent principalement sous-zone à Taylori, à Luridum, et à Capriconus (figure 60). Dans ces zones le résultat du *D* ou du *I* de Moran devient non-significatifs. La significativité des résultats pour les autres sous-zones ainsi que pour les zones ne change pas (figure 60). Au niveau de la zone, la force du signal est légèrement plus faible dans les zones à Jamesoni et Ibex mais plus forte dans la zone à Davoei. Le groupement phylogénétique des extinctions et des survies est donc en partie lié aux espèces qui traversent la totalité du Carixien mais uniquement dans les sous-zones où la force du signal était déjà relativement faible (figure 60, indice *D*). Dans la majorité des cas le signal phylogénétique est peu affecté par les espèces à longue durée de vie.

Question 2 : Les durées de vie des espèces du NWE sont-elles phylogénétiquement groupées ?

Comme pour l'analyse de la distribution phylogénétique des extinctions, l'arbre phylogénétique de la figure 4 est décomposé pour chaque zone et sous-zone du Carixien. Les paramètres des arbres phylogénétiques sont donnés dans le tableau 10. Le jeu de données étant limité aux espèces du nord-ouest européen, le nombre d'espèces et donc la taille de l'arbre est beaucoup plus réduit que lors de l'analyse globale du Carixien (tableau 10). Les prévalences restent proches de celle du jeu de données initial avec souvent des valeurs légèrement plus fortes (tableau 10).

Zones	Sous-zones	Nombre d'espèces	Nombre d'extinctions	Préval. (%)	Résol. (%)	I de Colless	Profondeur	Nombre de Nœuds
Jamesoni		55 (132)	43 (91)	78 (69)	67 (56)	0.79 (0.761)	12 (15)	36 (74)
	Tay	33 (77)	12 (30)	36 (39)	66 (63)	0.79 (0.750)	9 (11)	21 (48)
	Pol	26 (70)	9 (14)	35 (20)	64 (55)	0.85 (0.829)	9 (11)	16 (38)
	Bre	25 (67)	10 (21)	40 (31)	79 (67)	0.84 (0.807)	11 (15)	19 (44)
	Jam	24 (67)	12 (26)	50 (39)	78 (65)	0.77 (0.749)	10 (12)	18 (43)
Ibex		50 (103)	39 (79)	78 (77)	73 (58)	0.84 (0.713)	13 (13)	36 (59)
	Mas	22 (60)	4 (8)	18 (13)	76 (54)	0.83 (0.705)	9 (10)	16 (32)
	Val	40 (84)	22 (37)	55 (44)	77 (60)	0.83 (0.705)	11 (12)	30 (50)
	Lur	24 (58)	13 (34)	54 (59)	87 (63)	0.67 (0.674)	11 (12)	20 (36)
Davoei		25 (44)	18 (30)	72 (68)	88 (70)	0.83 (0.687)	13 (15)	21 (30)
	Mac	14 (33)	4 (9)	29 (27)	92 (69)	0.52 (0.531)	8 (10)	12 (22)
	Cap	18 (35)	5 (5)	28 (14)	88 (71)	0.64 (0.586)	9 (12)	15 (24)
	Fig	16 (30)	9 (16)	56 (53)	80 (66)	0.61 (0.470)	8 (9)	12 (19)

Tableau 10 : Paramètres des arbres phylogénétiques et des extinctions pour le jeu de données réduit aux espèces du nord-ouest européens. Les valeurs pour le jeu de données du Carixien en entier sont données entre parenthèses.

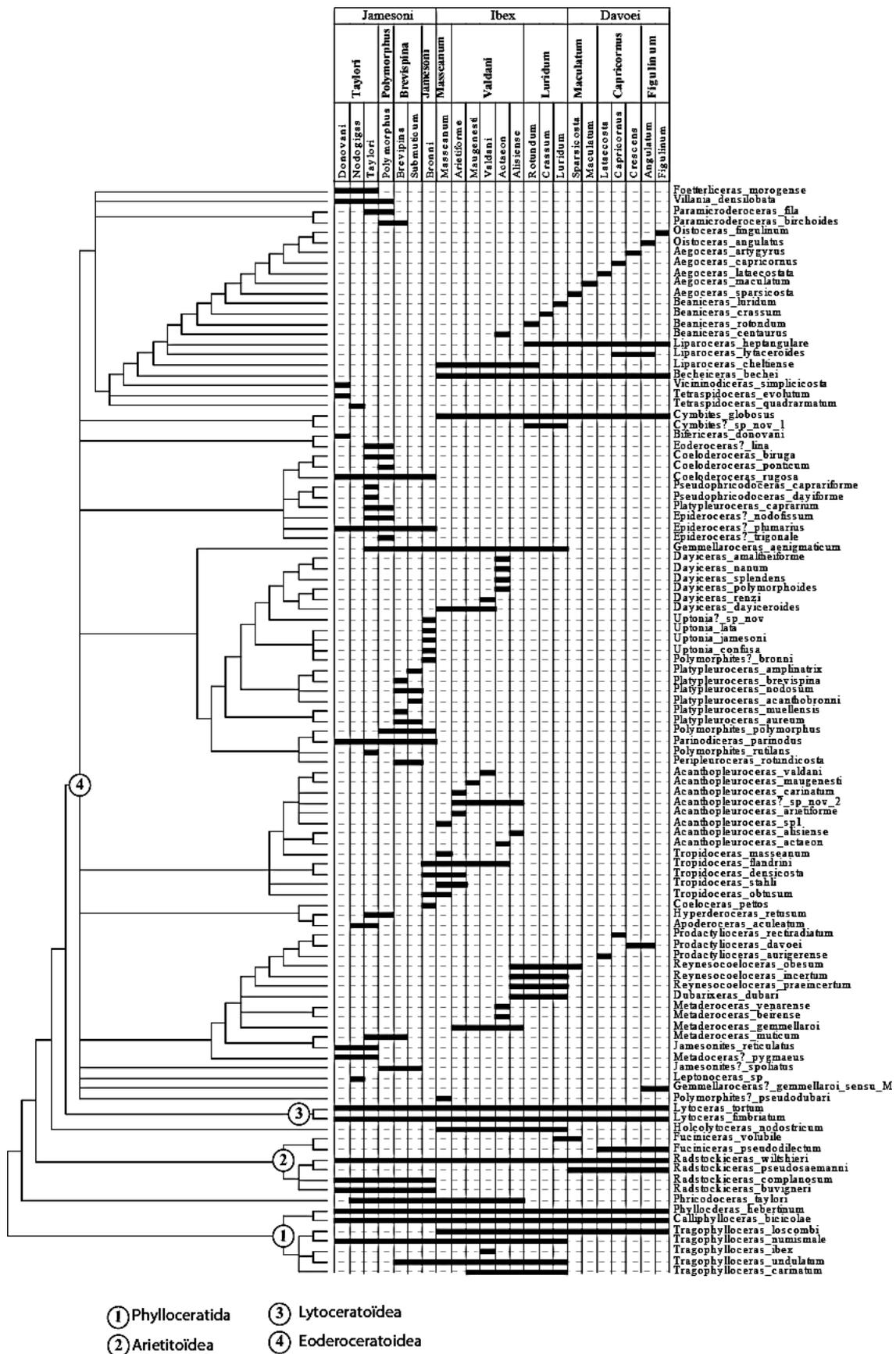


Figure 61 : Phylogénie et durée de vie des espèces nord-ouest européennes du Carixien. Les durées de vies sont exprimées en nombre de zonules traversées par l'espèce.

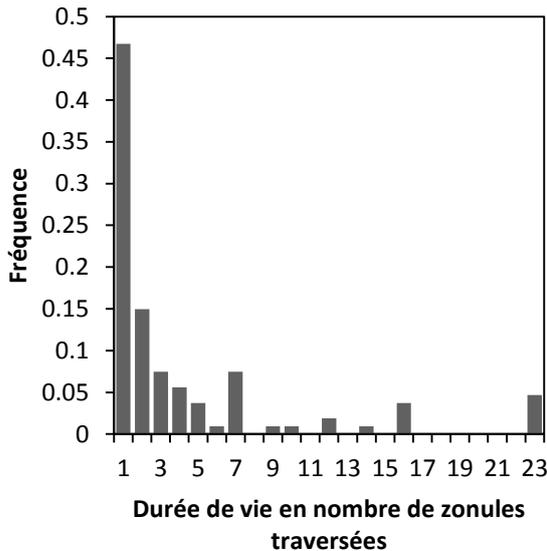


Figure 62 : Fréquence des durées de vie mesurées en nombre de zonules traversées pour toutes les espèces d'ammonites du Carixien.

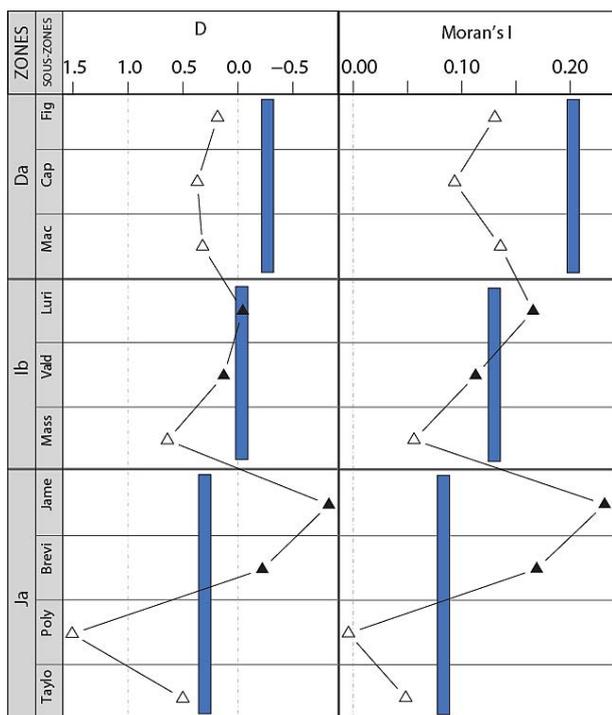


Figure 63 : Groupement phylogénétique des extinctions et des survies des espèces dont la durée de vie est de 1 zonule. Les rectangles bleus représentent les résultats pour toute la zone et les figurés triangles pour les sous-zones. Les figurés pleins indiquent les résultats significatifs.

$R^2mtl=0.58$, $pval<0,01$; $R^2sel=0.64$, $pval<0,01$). Le signal phylogénétique pour les durées de vie est retrouvé à l'échelle des zones du Carixien (figure 64). Le signal semble plus fort pour les zones à Jamesoni et à Davoei, mais ce résultat est à considérer avec précaution notamment pour la zone à

Les espèces d'ammonites du Carixien du nord-ouest européen présentent majoritairement des durées de vie courte, près de 50% des espèces ne sont présentes que dans une seule zonule (figure 61 et 62). La phylogénie des espèces nord-ouest européennes du Carixien est résumée dans la figure 61. Cette figure présente également la durée de vie des différentes espèces en nombre de zonules traversées. On peut remarquer sur cette figure que ces durées de vie ne semblent pas distribuées aléatoirement sur la phylogénie particulièrement en ce qui concerne les espèces à longue durée de vie regroupées au sein des Phylloceratidae et les Lytoceratoidea. Les Eoderoceratidae en revanche regroupent plutôt des espèces à courtes durées de vie (figure 61).

Les indices D et du I de Moran, en considérant les espèces à durées de vie réduite à une seule zonule, donnent un signal phylogénétique significatif ($D=0.36$ $pval<0.01$, et $I=0.09$, $pval<0.01$). Ce signal phylogénétique est toujours présent à l'échelle des zones du Carixien (figure 63). En revanche il ne concerne pas la majorité des sous-zones notamment pour celles constituant la zone à Davoei. Le signal est significatif dans les sous-zones à Brevispina, Jamesoni, Valdani et Luridum (figure 63).

Le groupement phylogénétique des durées de vie est mesuré par l'indice I de Moran, les indices R^2mtl et R^2sel sont également donnés à titre de comparaison (figure 64). Les durées de vie des espèces du Carixien présente un groupement phylogénétique ($I=0.14$, $pval<0,01$;

Davoei pour laquelle la taille de l'arbre et le nombre d'extinctions sont beaucoup plus faibles que dans les autres zones (25 espèces, voir tableau 10). A l'échelle des sous-zones, le signal phylogénétique est non significatif au niveau de la transition entre la zone à Ibex et la zone à Davoei, pour les sous-zones Maculatum (I de Moran et R^2mtl) ou Luridum et Maculatum (R^2mtl).

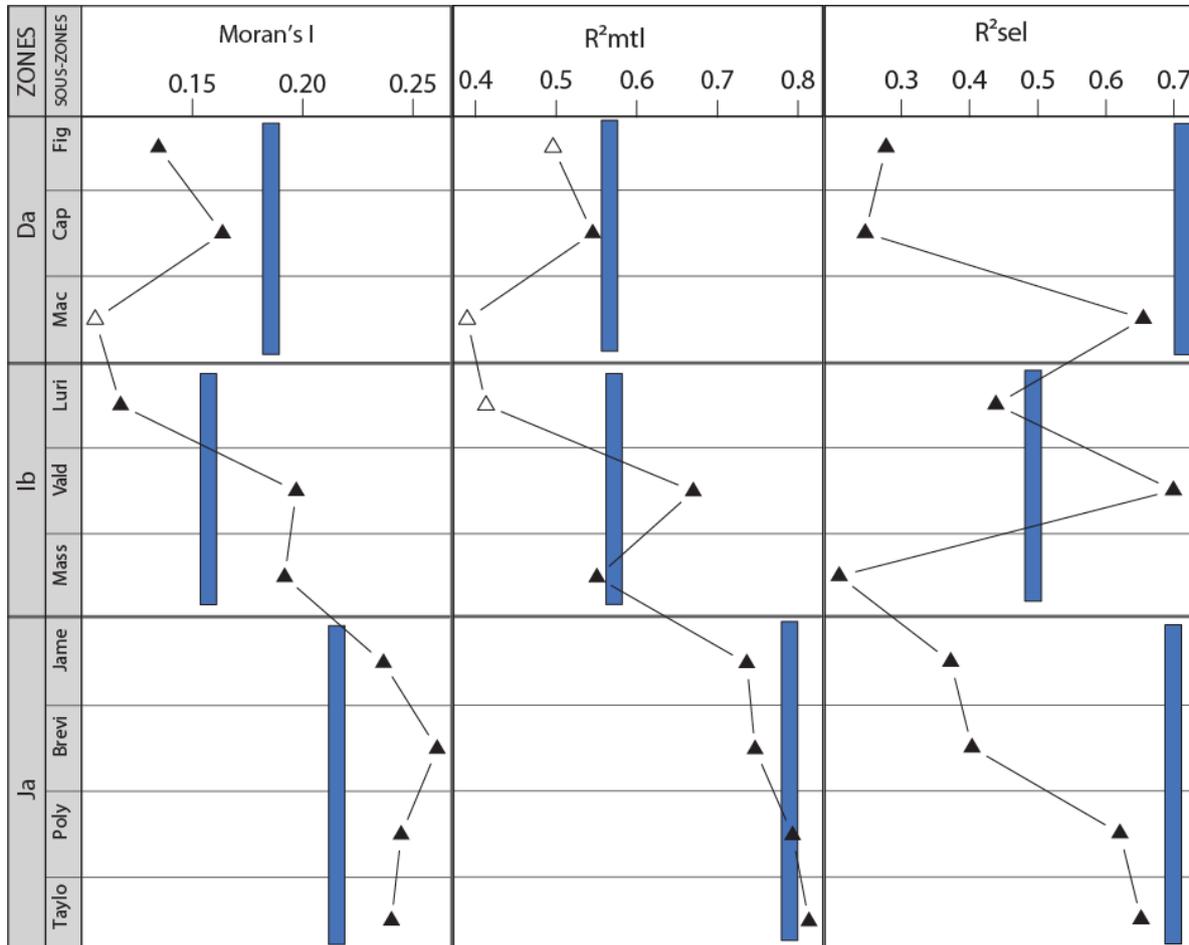


Figure 64 : Résultats du I de Moran, du R^2mtl et du R^2sel pour la distribution phylogénétique des durées de vie dans chaque zone (rectangles) et sous-zone (triangles) du Carixien. Les figurés pleins représentent les résultats significatifs.

Il existe donc un lien entre la durée de vie des espèces d'ammonites du nord-ouest européen et leur phylogénie. Ce groupement phylogénétique des durées de vie des espèces semble principalement lié aux espèces à longue durée de vie dans la zone à Davoei (figure 65, figuré vert). Pour les sous-zones, l'absence des espèces à longue durée de vie entraîne une perte du signal phylogénétique à Masseanum ainsi que pour toutes les sous-zones à partir de Luridum (figure 65, courbe verte). Les espèces à courte durée de vie n'ont pas une influence majeure sur le signal phylogénétique (figure 65, figuré rouge). Seul le signal phylogénétique de la sous-zone à Capricornus devient non-significatif (figure 65).

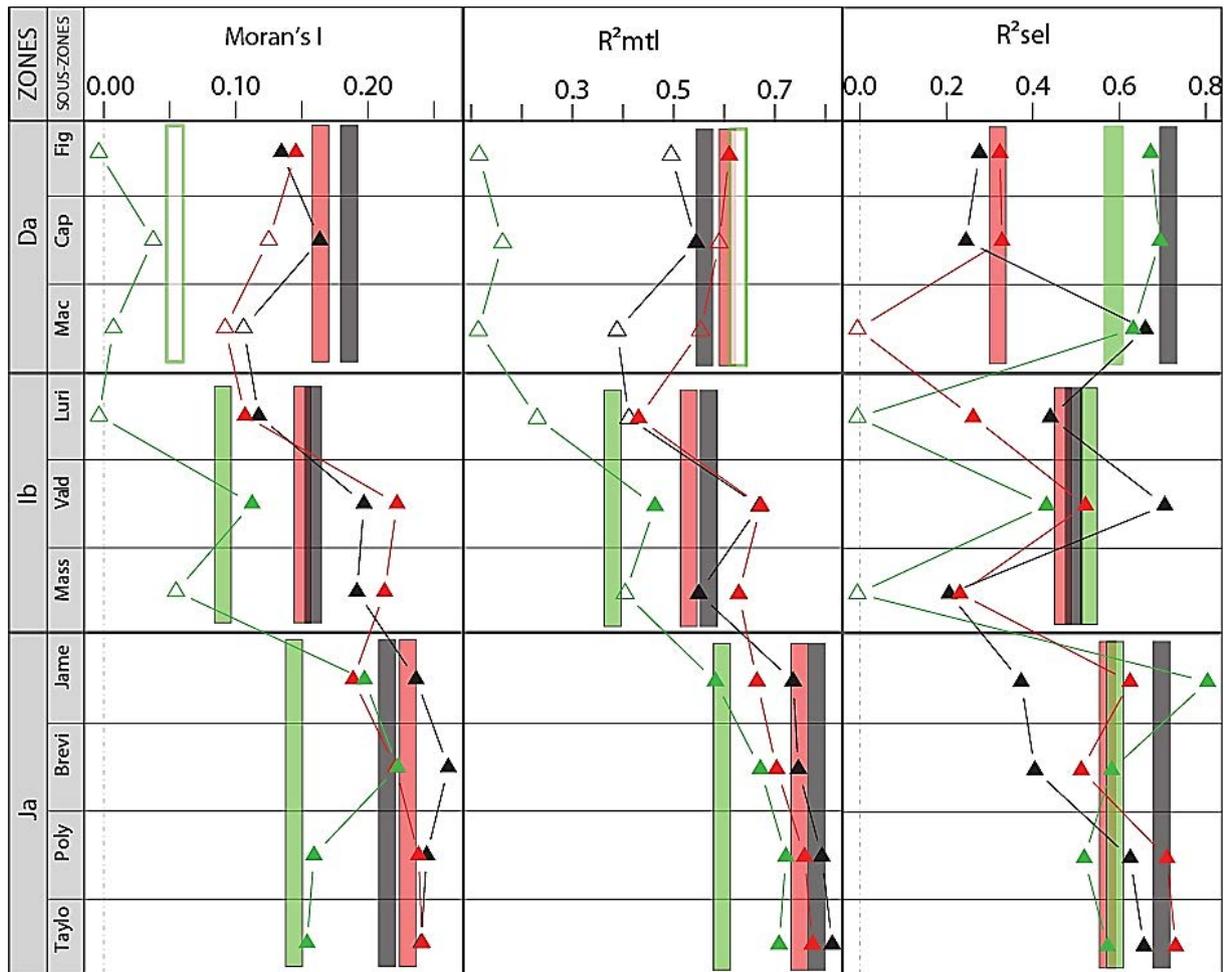


Figure 65 : Résultats du I de Moran, du R^2mtl et du R^2sel pour la distribution phylogénétique des durées de vie dans chaque zone (rectangles) et sous-zone (triangles) du Carixien. Les figurés pleins représentent les résultats significatifs. En noir : les résultats sur les données initiales, en rouge : les résultats en absence des espèces à courte durée de vie et en vert ceux en absence des espèces à longue durée de vie.

L'ensemble des résultats présentés ici montrent que les durées de vie des ammonites du Carixien ne sont pas aléatoirement réparties sur les feuilles de la phylogénie. Le signal phylogénétique est présent lorsque l'on considère l'ensemble des ammonites du Carixien mais également dans chaque zone de cet intervalle. A l'échelle des sous-zones, le signal phylogénétique pour les durées de vie semble moins prononcé à partir de la sous-zone à Luridum. Les espèces à durée de vie longue jouent un rôle non négligeable dans le groupement du signal phylogénétique aussi bien dans le jeu de données initial que pour les espèces d'ammonite nord-ouest européenne notamment à la fin de la zone à Ibex et dans la zone à Davoei. Elles ne sont cependant pas les seules responsables du signal phylogénétique puisque un signal phylogénétique significatif est généralement observé en leur absence notamment dans la zone à Jamesoni.

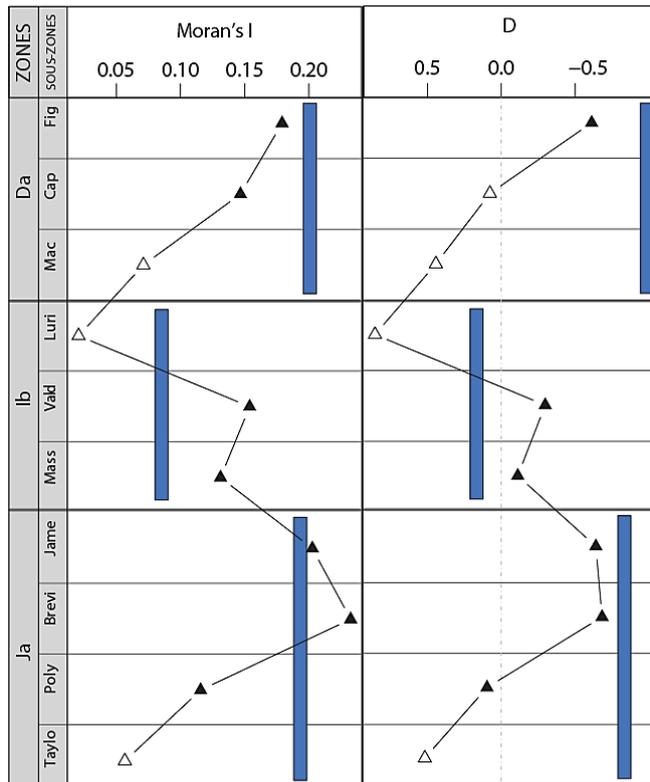


Figure 66 : Groupement phylogénétique des extinctions et des survies des espèces nord-ouest européennes pour les zones et les sous-zones du Carixien calculé avec un I de Moran et un D . Les rectangles représentent les résultats pour les zones et les triangles pour les sous-zones. Dans les deux cas les figurés pleins indiquent les résultats significatifs.

Le signal phylogénétique des extinctions et des survies est conservé au niveau des zones pour les espèces nord-ouest européennes (figure 66). Au niveau des sous-zones, le signal phylogénétique n'est plus significatif pour Taylori puis à la transition entre la zone à Ibex et Davoei pour les sous-zones à Luridum et à Maculatum (figure 66). Le signal phylogénétique reste significatif pour la majorité des sous-zones et notamment pour celle qui présentaient un groupement phylogénétique fort dans le jeu de données initial (Brevispina et Figulinum). L'absence de signal phylogénétique pour les extinctions et les survies pourrait être relié à l'absence de signal phylogénétique pour les durées de vie dans les sous-zone à Luridum et à Maculatum mais n'explique pas l'absence de signal dans la sous-zone à Taylori. Dans cette sous-zone les durées des espèces sont significativement groupées mais pas les extinctions impliquant qu'un groupement phylogénétique des durées de vie des espèces n'entraîne pas forcément un groupement phylogénétique des extinctions et/ou des survies et que d'autres paramètres doivent être pris en compte.

La relation entre la durées de vie des espèces est les extinctions est relativement simple à comprendre. En effet, la présence des groupes phylogénétique comportant uniquement des espèces à très courte durée de vie (donc très dynamique en termes de renouvellement d'espèces) devrait également montrer un groupement phylogénétique des extinctions à condition que suffisamment d'espèces du groupe s'éteignent dans le même intervalle. De même, la présence de groupes phylogénétique avec des espèces à longue durée de vie serait plutôt responsable d'un groupement phylogénétique significatif des survies.

Le signal phylogénétique des extinctions et des survies est conservé au niveau des zones pour les espèces nord-ouest européennes (figure 66). Au niveau des sous-zones, le signal phylogénétique n'est plus significatif pour Taylori puis à la transition entre la zone

VI. Répartition géographique et regroupement phylogénétique des ammonites du Carixien

A. Phylogénie et distribution géographique

La répartition géographique des espèces est un facteur étroitement liés à l'extinction et qu'il est important de prendre en compte. Les espèces à faible répartition géographique sont également généralement considérées comme plus à risque de s'éteindre que celles à large répartition géographique (*e.g.* McKinney 1997, Jablonski & Raup 1995). La phylogénie est également un facteur important à prendre en compte dans la dispersion des espèces. L'hypothèse de base est que les espèces phylogénétiquement proches présentent des traits biologiques similaires (traits d'histoire de vie, reproduction, taille du corps etc....) liés à la fois à leur aire de répartition géographique et leur risque d'extinctions (Purvis 2008, Bielby *et al.* 2006, Cooper *et al.* 2007).

La base de données du Carixien nous permet une première approche de cette problématique. En effet, les espèces d'ammonites du Carixien sont distribuées dans deux provinces paléogéographiques majeures : Téthys Méditerranéenne et Europe du Nord-Ouest (Dommergues *et al.* 2009). Les deux provinces sont abrégées respectivement par MED et NWE. La province méditerranéenne est elle-même divisée en trois sous-provinces : Méditerranéenne sens stricte (MED_SS), Austroalpine (AUSTRO), Pontique (PONT).

Ces données paléogéographiques nous permettrons de répondre à trois questions pour appréhender le rôle de la phylogénie dans la distribution géographique des ammonites du Carixien :

(1) Les provinces et sous-provinces contiennent-elles des espèces phylogénétiquement groupées?

(2) Les espèces appartenant exclusivement à une province ou une sous-province géographique sont-elles phylogénétiquement liées ?

(3) Les espèces présentes dans les 4 sous-provinces et jugées comme étant « cosmopolite » à l'échelle de l'étude appartiennent-elles à un même groupe phylogénétique ? Qu'en est-il des espèces qui sont présentes dans les deux provinces ?

Ces trois questions sont étudiées globalement pour tout l'intervalle du Carixien sur l'ensemble de la phylogénie, puis dans chaque zone et sous-zone de l'intervalle. Les indices I de Moran, D , ϕ de Pearson proposés dans l'étude sur la distribution phylogénétique des extinctions sont réutilisés dans cette étude. En effet, les facteurs utilisés dans l'analyse statistique sont de même nature que précédemment ; c'est -à-dire une hypothèse phylogénétique associée à un caractère binaire. Cette fois-ci, le caractère binaire est : présent ou absent dans la province (question 1, annexe 6.1), exclusif ou non dans la province (question 2, annexe 6.2) et partagé ou non entre les provinces (question 3, annexe 6.3).

B. Résultats

Question n°1 : Les provinces et sous-provinces contiennent-elles des espèces phylogénétiquement groupées?

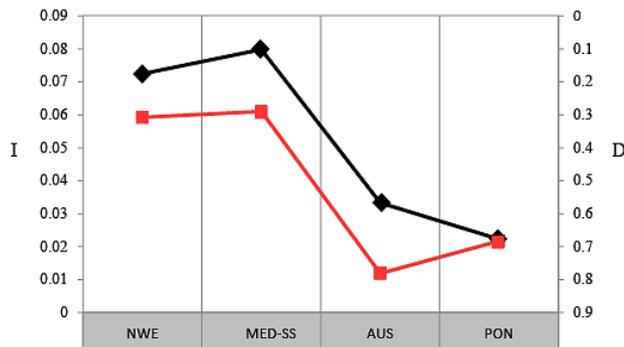


Figure 67 : Groupement phylogénétique des espèces d'ammonites présentes dans les sous-provinces géographiques du Carixien. En rouge, les résultats obtenus avec le D et en noir avec le I de Moran. Les figurés plein indiquent les résultats significatifs.

La province du NWE n'étant pas subdivisée, elle est considérée à la fois comme une province et une sous-province dans les analyses décrites ici. Les analyses révèlent que les sous-provinces sont caractérisées par un signal phylogénétique significatif dans la répartition géographique des espèces (figure 1). Ce signal semble moins fort dans les sous-provinces austroalpine (AUS) et pontique (PON) que dans la sous-province méditerranéenne au sens strict (MED_SS) et dans la province nord-ouest européenne (NWE, figure 67).

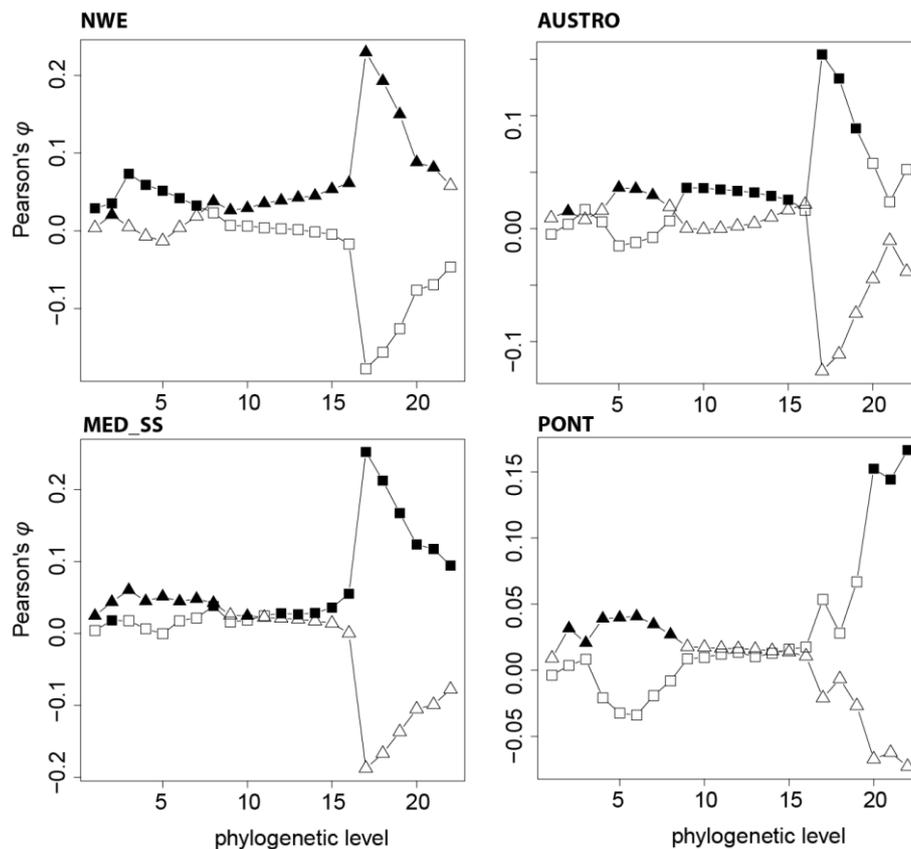


Figure 68 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson pour les espèces de chaque sous-province du Carixien. Les triangles représentent les espèces présentes dans la province, les carrés les espèces absentes. Dans les deux cas les figurés pleins montrent les résultats significatifs.

De manière similaire à la dichotomie extinctions / survies, les indices globaux (D et I de Moran) ne permettent pas de déterminer si le signal phylogénétique détecté est dû à un groupement phylogénétique des espèces présentes dans la province ou au contraire de celles qui en sont absentes.

Les corrélogrammes du ϕ de Pearson montrent que le signal n'est pas identique pour la province NWE et pour les 3 autres sous-provinces. En effet les sous-provinces MED_SS, AUSTRO et PONT présentent un signal phylogénétique significatif pour les niveaux phylogénétiques les plus proches des feuilles de l'arbre tandis que la province NWE livre un signal phylogénétique significatif pour les niveaux plutôt profonds. L'inversion de la tendance se fait entre les niveaux phylogénétiques 7 et 9 (figure 68).

Les ammonites du Carixien présentent donc un groupement phylogénétique dans chaque région mais le type de regroupement n'est pas le même entre la province du NWE et les sous-provinces du domaine méditerranéen (MED_SS, AUSTRO et PONT).

Les sous-provinces MED_SS, AUSTRO et PONT sont ensuite regroupées en une seule province MED. Comme précédemment un signal phylogénétique dans chaque province (tableau 11).

Province	D	Proba.	I de Moran	Proba.
NWE	0.31	0	0.07	0
MED	0.46	0	0.05	0

Tableau 11 : Résultats et probabilités associées du I de Moran et du D pour les deux sub-provinces et pour toutes les espèces d'ammonites du Carixien (toutes périodes de temps)

Les corrélogrammes montrent à nouveau un signal phylogénétique inversé entre les deux provinces pour les espèces présentes et celles absentes. La province MED présente un signal phylogénétique significatif pour les niveaux phylogénétiques les plus proches des feuilles de l'arbre tandis que la province NWE est caractérisée par un signal phylogénétique significatif pour les niveaux plutôt profonds. La tendance s'inverse entre les niveaux 7 et 8 (Figure 69).

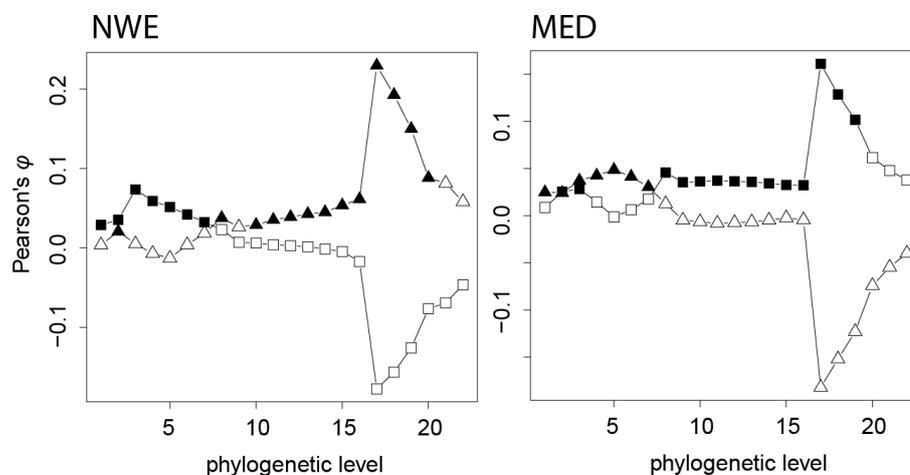


Figure 69 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson pour les deux provinces du Carixien. Les figurés triangles représentent le pattern pour les espèces présentes dans la province, les carrés celui des espèces absentes. Dans les deux cas les figurés pleins montrent les résultats significatifs.

Dans l'analyse réalisée à l'échelle de la zone, le signal phylogénétique pour la répartition géographique des espèces est conservé au cours du Carixien (figure 70). La province austroalpine (AUSTRO) se distingue des autres provinces par la perte du signal dans la zone à Ibex puis à Davoei avec l'indice D , et uniquement dans la zone à Davoei pour le I de Moran).

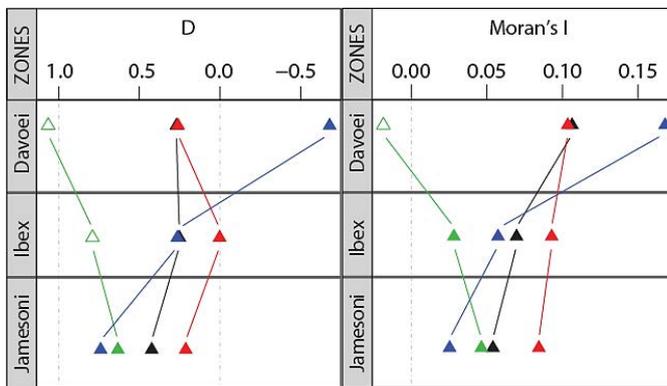


Figure 70 : D (à gauche) et I de Moran (à droite) pour chaque province et pour chaque zone du Carixien avec en noir : NWE ; rouge : MED ; vert : AUSTRO ; bleu : PONT. Les figurés pleins représentent les résultats pour lesquels les espèces sont significativement groupées en fonction de leur répartition géographique ($p < 0.05$).

La variation de la force du signal phylogénétique est faible au sein des régions biogéographiques nord-ouest européenne (NWE), méditerranéenne au sens strict (MED_SS) et austroalpine (AUSTRO) (figure 70, indice D), cette dernière présentant un signal phylogénétique plus faible sauf dans la zone à Jamesoni. La province austroalpine étant une zone de mélange faunique, les espèces la constituant semblent également avoir des origines plus variées d'un point de vue phylogénétique (Dommergues *et al.* 2009).

La province PONT présente une augmentation de la force du signal phylogénétique au cours du Carixien. La zone à Davoei montre ainsi, pour cette province, le plus fort signal phylogénétique toutes provinces et zones confondues. Cette province est aussi celle qui présente le moins d'espèces (10 espèces seulement pour la zone à Davoei et moins de 30 espèces pour les zones à Ibex et Jamesoni).

Les corrélogrammes associés aux résultats ci-dessus montrent une tendance similaire à celle observée sur la totalité du Carixien, mais le nombre de niveaux phylogénétiques significatifs est plus faible dans toutes les zones et toutes les provinces (figure 71).

Pour la zone à Jamesoni, les résultats pour les espèces présentes dans la province NWE ne sont pas significatifs pour les niveaux phylogénétiques profonds (figure 71). Pour rappel, les niveaux phylogénétiques les plus profonds ne sont généralement pas pris en compte dans l'analyse des corrélogrammes car ils sont généralement basés sur un petit nombre de paires, ce qui diminue la puissance du test (Legendre & Legendre 1998). Les espèces présentes dans la province NWE durant la zone à Jamesoni semblent donc phylogénétiquement groupées.

Les sous-provinces méditerranéennes montrent un groupement significatif des espèces pour les niveaux proches des feuilles de l'arbre (les 5 ou 6 premiers niveaux, figure 71). Pour ces provinces, les espèces sont effectivement groupées phylogénétiquement mais de manière plus superficielle.

Pour les zones à Ibex et à Davoei, la majorité des niveaux phylogénétiques pour la provinces NWE ne sont pas significatifs mais les corrélogrammes présentent tout de même des niveaux phylogénétiques significatifs pour des niveaux profonds (figure 71). Pour la province AUSTRO, les

niveaux phylogénétiques sont tous ou presque tous non significatifs. Cela confirme l'absence de signal phylogénétique significatif suggérée par le D et le I de Moran.

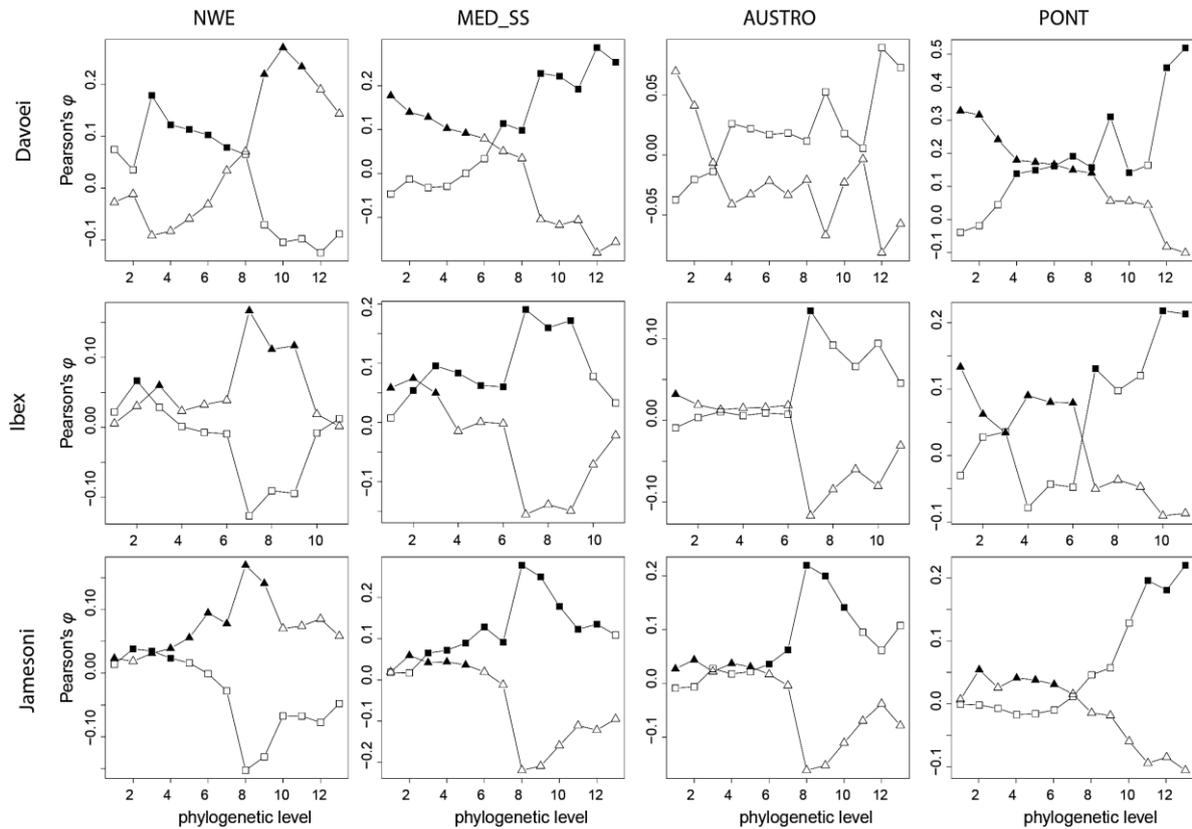


Figure 71 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson pour les quatre sous-provinces de chaque zone du Carixien. Les figurés triangle représentent les espèces présentes dans la province, les carrés celles absentes. Dans les deux cas les figurés pleins montrent les résultats significatifs.

Les corrélogrammes pour la sous-province MED_SS indiquent que les espèces présentes sont plutôt groupées superficiellement sur la phylogénie. Le signal phylogénétique pour les niveaux plus profonds est dû aux espèces qui sont absentes de cette sous-province. Les espèces présentes dans la sous-province PONT sont phylogénétiquement groupées sur des niveaux proches des feuilles. Pour cette province, on observe un signal phylogénétique fort entre les niveaux 4 et 8 durant la zone à Davoei en raison du groupement des espèces au sein des *Lytoceratoidea* et des *Juraphyllitidae* (annexe 1).

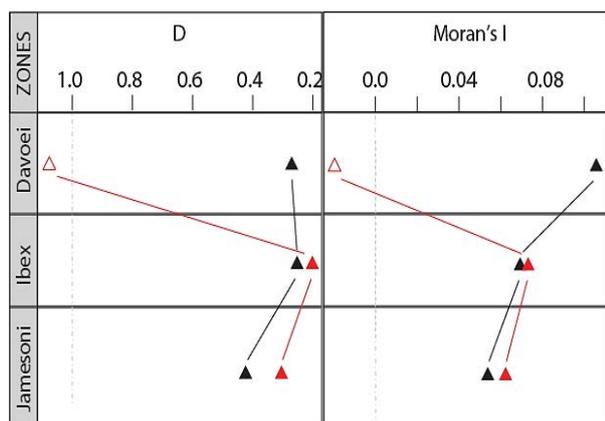


Figure 72 : D (à gauche) et I de Moran (à droite) pour chaque province et pour chaque zone du Carixien avec en noir : NWE ; rouge : MED. Les figurés pleins représentent les résultats pour lesquels les espèces sont significativement groupées en fonction de leur répartition géographique ($p < 0.05$).

Un groupement phylogénétique des espèces dans chaque province géographique est encore présent quand les sous-provinces méditerranéennes sont regroupées dans une seule province Méditerranéenne (figure 72).

Le signal phylogénétique est significatif pour les deux provinces (NWE et MED) dans les zones à Jamesoni et Ibex. Durant la zone à Davoei, le signal phylogénétique n'est plus significatif dans la province NWE (figure 72). Dans la province NWE, la force du signal phylogénétique augmente entre Jamesoni et Ibex puis se stabilise. Dans la province MED le signal phylogénétique est stable entre les zones à Jamesoni et Ibex puis chute dans la zone à Davoei (figure 72, indice D).

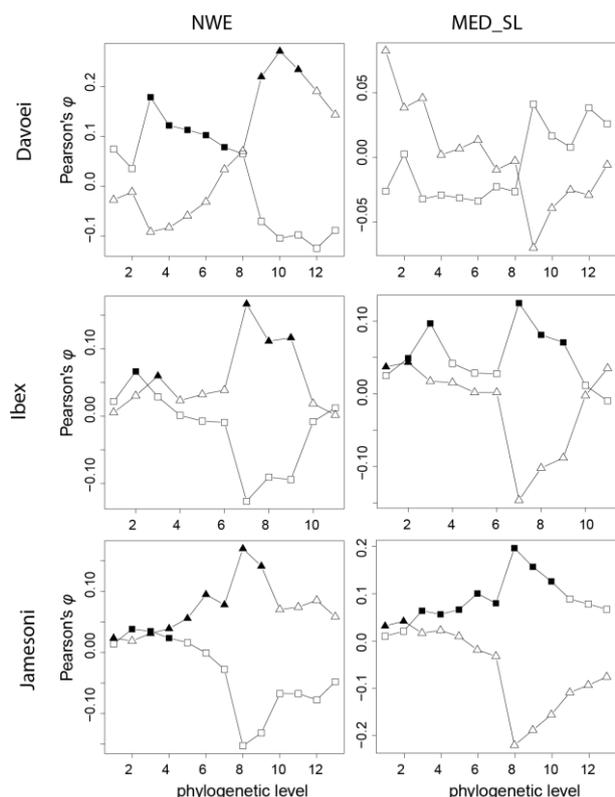


Figure 73 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson pour les provinces NWE et MED de chaque zone du Carixien. Les figurés triangles représentent les espèces présentes dans la province, les carrés celles absentes. Dans les deux cas les figurés pleins indiquent les résultats significatifs.

Les correlogrammes du ϕ de Pearson montrent des valeurs majoritairement non significatives à l'exception de la province NWE durant la zone à Jamesoni (figure 73). Dans cette province, les correlogrammes mettent en évidence un groupement phylogénétique significatif pour les niveaux 9 à 11 durant les zones à Ibex et à Davoei. Ce motif correspond visiblement au regroupement de toutes les espèces concernées au sein de la superfamille des Eoderoceratoidea (annexe 6).

Dans la province MED, les espèces sont groupées très superficiellement dans les zones à Jamesoni et Ibex (figure 73). Le signal phylogénétique observé avec les indices globaux est lié au regroupement des espèces absentes de la province. Le signal phylogénétique de cette province est donc miroir de celui de la province NWE.

Dans la zone à Davoei, les résultats sont tous non significatifs pour la province MED. En effet, la quasi-totalité des espèces de cet intervalle sont retrouvées dans cette province. Les 8 espèces absentes de cette province sont dispersées dans l'arbre phylogénétique, ce qui explique l'absence de groupement significatif aussi bien pour les espèces présentes (tous les groupes sont représentés à tous les niveaux) que pour les espèces absentes. Ces résultats pourraient traduire une certaine homogénéisation des faunes durant la zone à Davoei.

Question n°2 : Les espèces appartenant exclusivement à une province géographique sont-elles phylogénétiquement liées ?

Les régions biogéographiques sont définies par la présence d'espèces caractéristiques, et la question est ici de déterminer si ces espèces exclusives sont phylogénétiquement liées, et si oui, à quelles profondeurs phylogénétiques.

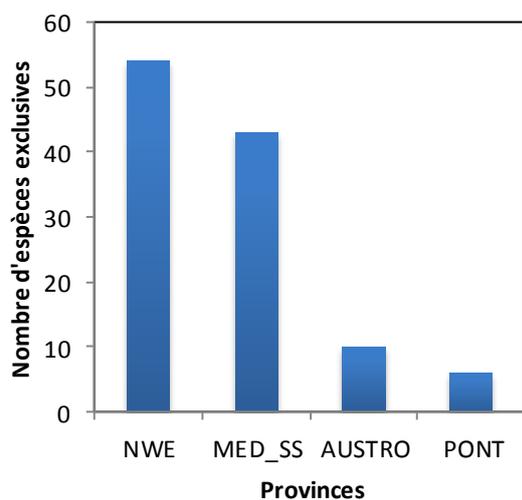


Figure 74 : Nombre d'espèces exclusives pour chaque sous-province à l'échelle du Carixien

Les résultats au niveau des 4 sous-provinces présentent un intérêt limité à cause du faible nombre d'espèces appartenant à chacune d'elles, particulièrement pour les sous-provinces AUSTRO et PONT (figure 74). Il est malgré tout important de noter que les espèces exclusives de ces provinces appartiennent à des taxons très différents (Annexe 6.3). Les résultats seront donc détaillés uniquement à l'échelle des provinces NWE et MED.

Les deux indices indiquent un signal phylogénétique significatif pour ces deux provinces (tableau 12). La force du signal est légèrement plus forte dans la province MED, mais elle reste globalement faible avec des valeurs proches de 0.5.

Province	Nombre d'espèces	D	Proba.	I de Moran	Proba.
NWE	54	0.46	0	0.05	0
MED	107	0.31	0	0.07	0

Tableau 12 : Résultats et probabilités associées du D et du I de Moran pour les deux provinces et pour toutes les espèces appartenant exclusivement à une des deux provinces du Carixien étudiées ici.

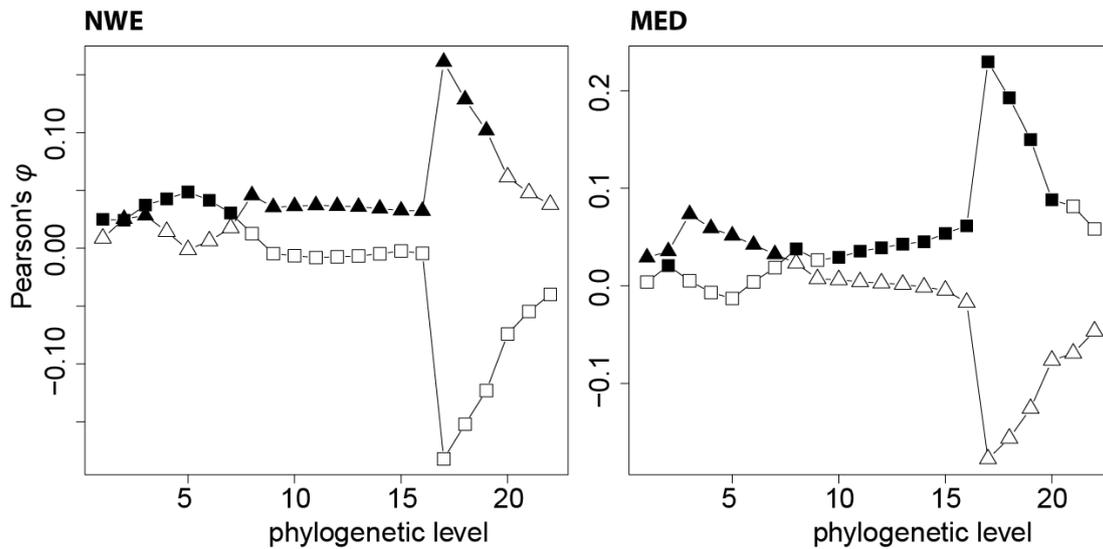


Figure 75 : Corrélogramme du ϕ de Pearson pour les espèces exclusives de chaque province à l'échelle du Carixien. Les triangles représentent les espèces exclusives de la zone et les carrés, les espèces non-exclusives. Les figurés pleins signalent les résultats significatifs.

Les résultats des corrélogrammes pour ces deux provinces (figure 75) sont directement issus des corrélogrammes de la figure 69 mais modifiés pour plus de clarté. En effet les corrélogrammes décrivent les résultats du ϕ de Pearson pour toutes les espèces présentes dans la province et pour les espèces qui en sont absentes. Les espèces absentes de la province correspondent également aux espèces exclusivement présentes dans l'autre province. Par exemple, la courbe avec les figurés carrés du NWE représente à la fois les résultats pour les espèces absentes du NWE celles exclusivement présentes dans la MED.

Les espèces exclusives de chaque province sont phylogénétiquement groupées mais les corrélogrammes indiquent que ce groupement phylogénétique n'est pas identique entre les deux provinces (figure 75). Les espèces NWE sont groupées pour la majorité des niveaux phylogénétiques, notamment pour tous les niveaux de 8 à 19. Ce signal pourrait être lié à la présence de nombreuses espèces de la famille des Polymorphitidae dont le rassemblement au sein d'un même groupe se fait au 8^{ème} niveau phylogénétique (Annexe 6.3). Les espèces exclusivement MED sont groupées pour les niveaux proches des feuilles de l'arbre (niveaux 1 à 7). La perte du signal semble liée à la présence de représentants de diverses familles d'ammonites (figure 75).

Si l'on s'intéresse à l'évolution du signal phylogénétique au cours du temps, le nombre d'espèces exclusives par provinces est encore diminué. La sous-province PONT ne possède aucune espèce exclusive dans la zone à Davoei (figure 76). Ces espèces appartiennent à des taxons variés et éloignés phylogénétiquement.

Cependant même en regroupant les sous-provinces méditerranéennes dans la province MED, la zone à Davoei ne compte que 8 espèces exclusives dans le NWE et seulement 19 dans la MED. Les effectifs sont donc relativement faibles et témoignent plutôt d'une baisse de l'effectif plutôt que d'une

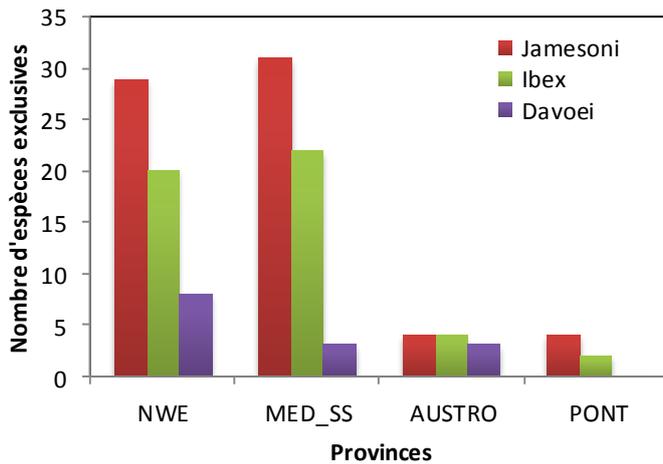


Figure 76: Nombre d'espèces exclusives pour chaque province et pour chaque zone du Carixien.

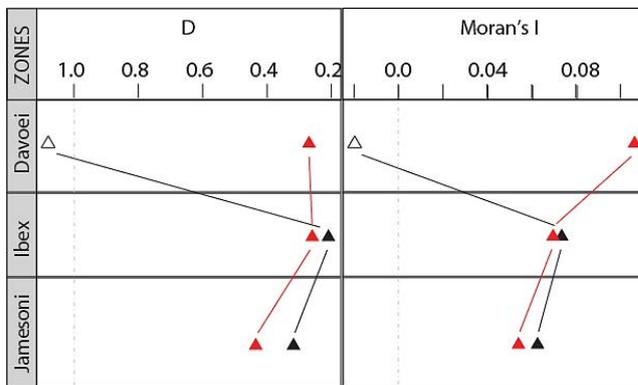


Figure 77 : D (à gauche) et I (à droite) pour chaque province (NWE en noir et MED en rouge) et pour chaque chronozone. Les figurés pleins représentent les résultats pour lesquels les espèces significativement groupés en fonction de leur répartition géographique. ($p < 0.05$).

diminution du nombre d'espèces exclusives qui est de l'ordre de 50% dans la province MED et de 20% pour le NWE dans chaque zone.

Un signal phylogénétique significatif est observé pour les zones à Jamesoni et à Ibex dans les deux provinces (figure 77). Dans la zone à Davoei, malgré le faible nombre d'espèces, les espèces exclusives sont phylogénétiquement groupées dans la province MED (figure 77). En revanche le signal est non significatif dans la province NWE.

Les arbres phylogénétiques de la zone à Davoei sont disponibles en annexe 6.3 et montrent que les 8 espèces exclusives du NWE sont réparties au sein des différentes familles présentes dans cette province. En revanche, les espèces de la province MED se concentrent au sein de différents groupes phylogénétiques et notamment les *Reynesocoeloceratinae* pour les branches les moins profondes et les *Harpoceratinae* et les *Phylloceratida* pour les branches plus basales.

Les correlogrammes du ϕ de Pearson confirment les résultats obtenus avec le *D* et le *I* de Moran (figure 78). Dans la zone à Jamesoni, les espèces exclusives des provinces sont bien des espèces phylogénétiquement proches par rapport à l'ensemble des espèces dans la province NWE. Pour la province MED en revanche, le signal obtenu est lié au groupement phylogénétique des espèces NWE et des espèces partagées entre les deux provinces. L'analyse de l'arbre associé à la province NWE et à la zone à Jamesoni montre un regroupement de la totalité des espèces exclusives dans le groupe des *Psiloceratida* (à l'exception de *Tragophylloceras undulatum*, annexe 6.3). Si l'on considère que les niveaux les plus profonds sont difficiles à interpréter statistiquement car basés sur un petit nombre de paires (Legendre et Legendre 1998), on peut conclure que le signal phylogénétique pour les espèces exclusives est relativement profond et conservé à diverses profondeurs de la phylogénie.

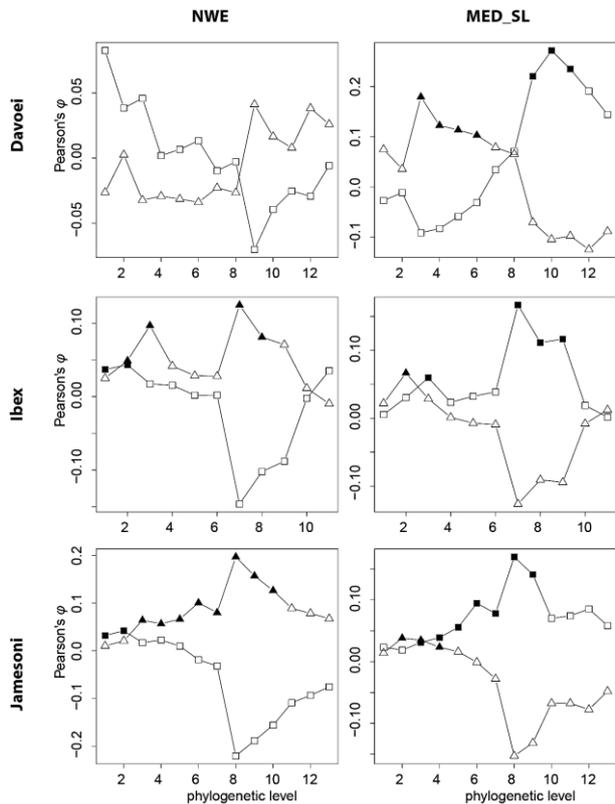


Figure 78 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson pour les espèces exclusives de chaque province. Les figurés triangles représentent les espèces exclusives de la zone et les carrés, les espèces non-exclusives. Les figurés pleins indiquent les résultats significatifs.

Cette caractéristique disparaît ensuite dans les zones à Ibex et à Davoei en raison de la disparition des espèces exclusives chez les Psiloceratida (par exemple disparition du genre *Platyleuroceras* entre Jamesoni et Ibex, figure 78 et annexe 6.3).

Contrairement à ce qui est observé dans les zones précédentes, les niveaux phylogénétiques 3 à 7 du corrélogramme de la zone à Davoei pour la province MED sont significatifs pour les espèces exclusives (figure 78). Ce signal est lié au regroupement des espèces exclusives au sein des Reynesocoeloceratinae et des Harpoceratinae (annexe 6.3). La réunion de ces deux groupes à l'intérieur des Psiloceratida au 8^{ème} niveau phylogénétique explique la perte du signal phylogénétique dans la province MED (figure 78).

Question n°3 : Les espèces présentes dans les 4 sous-provinces appartiennent-elles à un même groupe phylogénétique ? Qu'en est-il des espèces qui sont présentes dans les deux provinces ?

Pour l'ensemble du Carixien, seule 6 espèces sont présentes dans les 4 provinces biogéographiques : *Becheiceras bechei*, *Tropidoceras flandrini*, *Lytoceras fimbriatum*, *Radstockiceras complanosum*, *Phylloceras hebertinum* et *Calliphyloceras bicicolae* (figure 79). D'un point de vue phylogénétique, ces 6 espèces relativement cosmopolites appartiennent à des groupes phylogénétiques distincts. Ainsi *Phylloceras hebertinum* et *Calliphyloceras bicicolae* sont les deux seules espèces à appartenir à la même famille (Phylloceratidae). De plus, au sein des Psiloceratida, les espèces sont réparties dans 3 super-familles. Ces espèces communes aux quatre provinces ont une longue durée de vie, et aucun groupement phylogénétique n'est donc observé pour ces espèces dans les trois zones du Carixien.

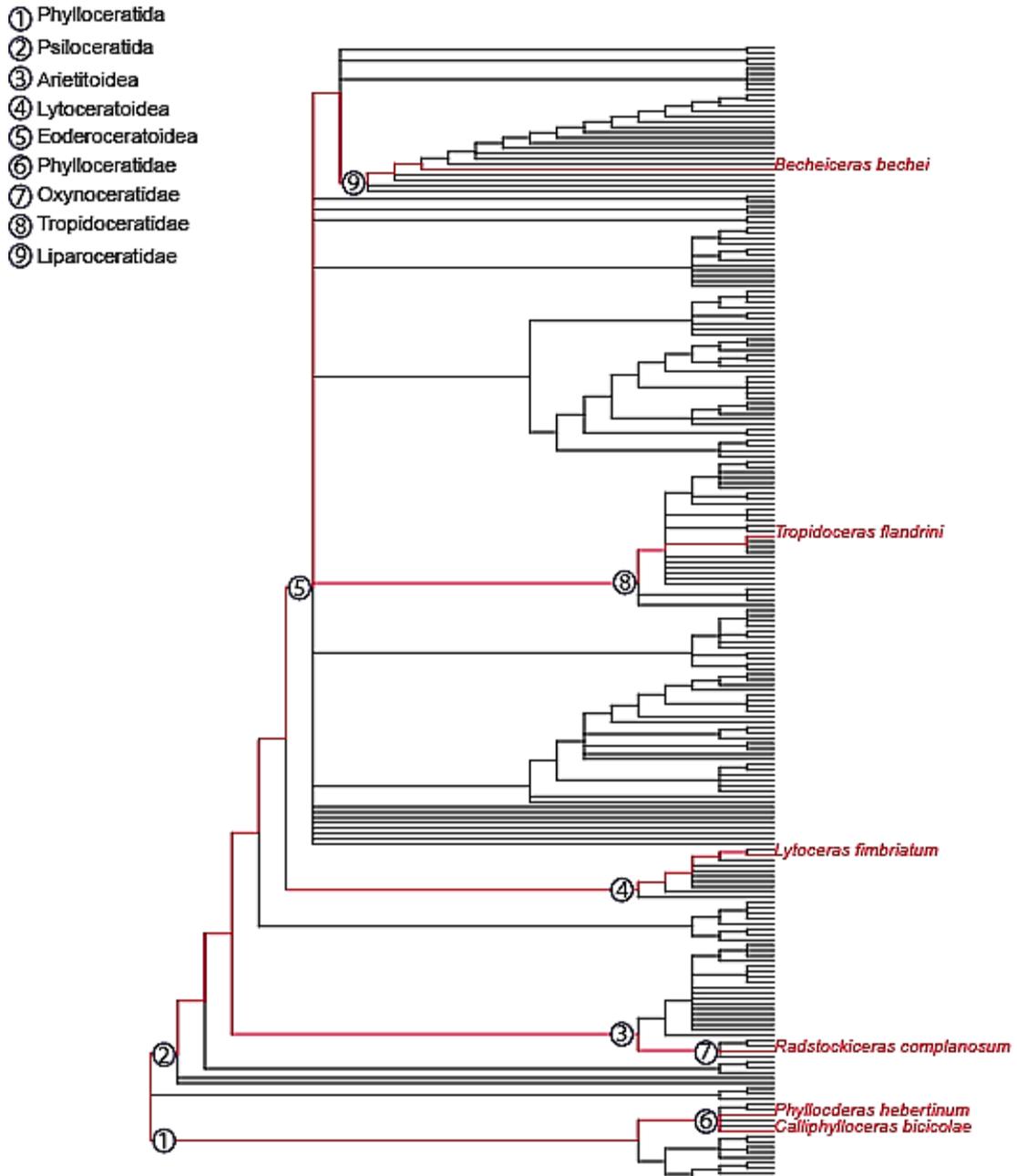


Figure 79 : Espèces exclusives des 4 sous-provinces du Carixien. Les principaux groupes taxinomiques auxquels elles appartiennent sont numérotés de 1 à 9 en commençant par les groupes les plus profonds.

A l'échelle de la province, les espèces communes aux provinces NWE et MED sont phylogénétiquement groupées au Carixien (figure 80). Ce signal est présent dans la zone à Jamesoni mais n'est plus significatif dans les zones à Ibex et à Davoei avec l'indice D uniquement (figure 80). Le pourcentage d'espèces partagées est variable d'une zone à l'autre (20% pour Jamesoni, 29% à Ibex et 39% à Davoei) mais la répartition phylogénétique de ces espèces n'est pas aléatoire durant la zone à Jamesoni. Le signal phylogénétique est le plus faible pour la zone à Ibex (figure 80, indice D), il reste également très faible (> 0.5) pour les autres zones et pour le Carixien.

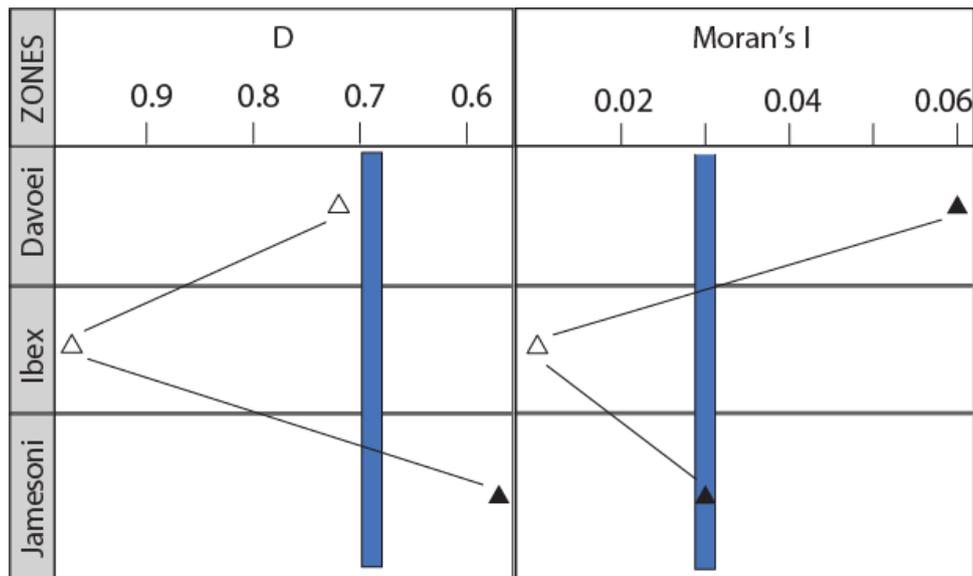


Figure 80 : D (à gauche) et I de Moran (à droite) pour les espèces partagées entre les provinces NWE et MED. Les résultats sont donnés pour le Carixien (rectangles bleus) puis pour chaque chronozone (figurés triangles). Les figurés pleins représentent les résultats pour lesquels les espèces sont significativement groupées ($p < 0.05$).

Tous les corrélogrammes du ϕ de Pearson montrent que la significativité du signal phylogénétique concerne une minorité de niveaux phylogénétiques pour tous les corrélogrammes quelle que soit la zone étudiée. On peut noter que la courbe des espèces non partagées (figuré carré, figure 81) correspond aux résultats qui seraient obtenus si l'on étudiait les espèces exclusives de l'une ou l'autre des deux provinces. En effet, il est possible que la caractéristique « être exclusive » soit phylogénétiquement conservée bien que les espèces aient dispersé dans des provinces différentes.

Pour le Carixien, les résultats des premiers niveaux phylogénétiques pour les espèces partagées sont significatifs (figure 81). Cela signifie que ces espèces sont groupées dans des clades plutôt superficiels (proches des feuilles de l'arbre). C'est le cas par exemple de *Lytoceras fimbriatum* et *Lytoceras tortum*. On observe également un résultat significatif pour les niveaux phylogénétique 15 et 16 c'est-à-dire pour des niveaux plus profonds (figure 81). En effet, pour ces niveaux phylogénétiques, les espèces partagées entre les deux provinces appartiennent principalement aux Liparoceratidae, Tropicoceratidae, Reynesoceratidae et Juraphyllitidae. Cependant ce signal n'est pas conservé dans les branches profondes de l'arbre à cause de la distribution de ces espèces, aussi bien au sein des Psiloceratida que des Phylloceratida (annexe 6.4).

Pour la zone à Jamesoni, le signal phylogénétique concerne uniquement les premiers niveaux (figure 81). Les espèces partagées entre les provinces sont donc groupées superficiellement dans la phylogénie. Il ne s'agit donc pas d'un signal phylogénétique très profond dans la phylogénie. Certaines espèces ont une large répartition biogéographique et elles partagent cette caractéristique avec les espèces qui leur sont phylogénétiquement très proches.

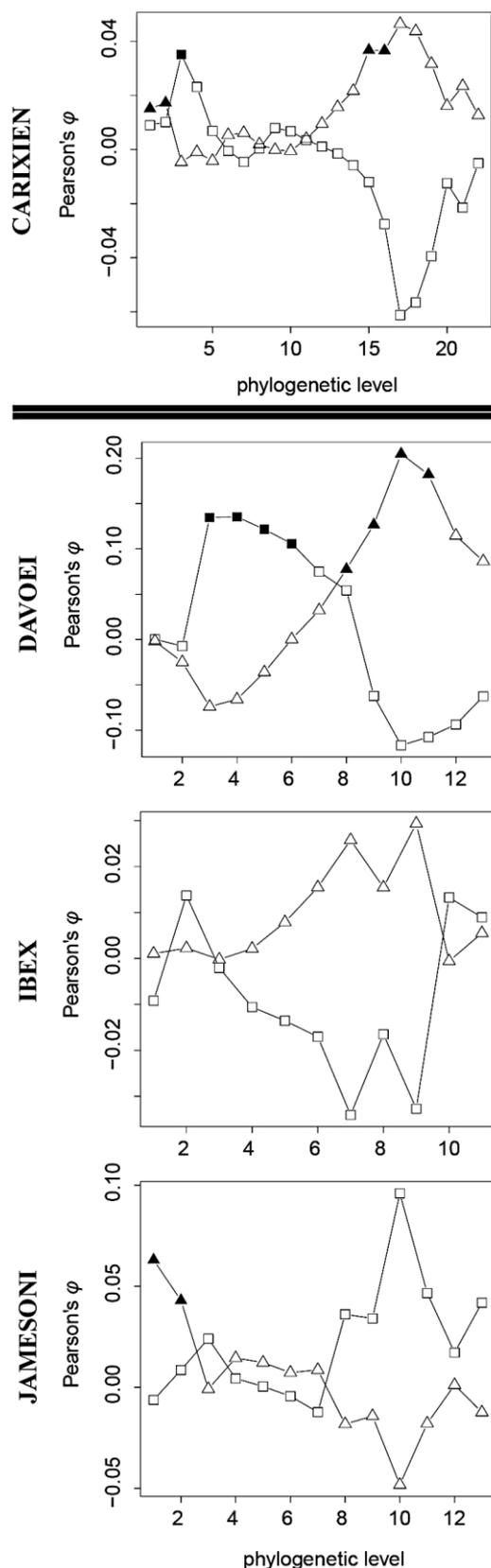


Figure 81 : Corrélogrammes du ϕ de Pearson pour les espèces partagées entre chaque province pour le Carixien. Les figurés triangles représentent les espèces partagées entre les provinces et les carrés, les espèces absentes d'au moins une province (NWE et MED). Les figurés pleins montrent les résultats significatifs.

Le corrélogramme de la zone à Ibex ne présente aucun résultat significatif, ce qui corrobore les valeurs du D et du I de Moran (figure 81). Les espèces capables de coloniser les deux provinces appartiennent à des taxons différents et sont bien réparties au sein de la phylogénie.

Le corrélogramme pour la zone à Davoei présente des niveaux significatifs plus profonds (niveaux 9, 10, 11, figure 81). Ces résultats sont probablement liés à la présence des Liparoceratidae qui concentrent la majorité des espèces partagées entre les deux provinces. Il est intéressant de noter que les espèces exclusives des deux provinces génèrent des valeurs significatives du ϕ de Pearson pour les niveaux 3 à 6 (figure 81).

Conclusion

Les espèces d'ammonites des provinces du Carixien sont phylogénétiquement groupées. Ce groupement phylogénétique est plus fort et plus profond dans la province NWE que dans la province MED et ses sous-provinces. Cependant toutes les analyses menées sur l'ensemble du Carixien livrent toujours un signal phylogénétique significatif pour les trois questions posées ici.

Au cours du Carixien, la force du signal phylogénétique tend à diminuer, particulièrement dans la province MED. Parmi les sous-provinces, la province austroalpine se distingue des autres par un signal phylogénétique très faible voire absent dès la zone à Ibex pour l'ensemble des espèces. Le signal phylogénétique pour les espèces exclusives disparaît dans la zone à Davoei pour la province NWE. Pour cette province, on observe donc un signal phylogénétique pour l'ensemble des espèces mais pas pour les espèces exclusives. Le signal

phylogénétique caractérisant les espèces exclusives dans la province MED est moins profond mais il est conservé dans toutes les zones du Carixien. Les espèces partagées entre les provinces ne semblent pas avoir un groupement phylogénétique fort, ou alors à un niveau phylogénétique très superficiel. Le groupement phylogénétique semble plus profond à Davoei mais reste non significatif.

DISCUSSION GENERALE

L'objectif de cette thèse a été de déterminer le rôle des relations phylogénétiques dans les extinctions et de suivre ce signal phylogénétique à l'échelle de plusieurs millions d'années. Il s'inscrit dans la nécessité de réaliser des études comparatives sur de nombreux groupes fossiles ou actuels pour déterminer si le lien entre phylogénie et susceptibilité aux extinctions est un état conservé dans l'histoire évolutive des taxons. D'un point de vue général, cette analyse peut être menée à différentes échelles spatiales et temporelles. Le travail présenté ici est original puisqu'il utilise un registre fossile très complet, entièrement révisé au niveau de l'espèce et particulièrement bien contraint spatialement et temporellement. Sa résolution phylogénétique et temporelle le placent comme un intermédiaire entre les études de la biologie de la conservation et celles portant sur les taxons fossiles. En effet, les études sur les extinctions actuelles sont généralement réalisées au niveau de l'espèce, ne prennent pas en compte directement l'histoire des clades dans le temps et considèrent uniquement un risque d'extinction (Owens & Bennett 2000, Cardillo 2003, Jones *et al.* 2003), tandis que les rares études sur le registre fossile utilisent généralement des groupes taxinomiques supérieurs et des extinctions observées (McKinney 1997, Purvis 2008, Roy *et al.* 2009). Nos résultats peuvent être discutés au regard de six questions fondamentales :

- (1) Quels sont les outils statistiques adaptés pour mesurer la distribution phylogénétique des extinctions ?
- (2) Quelle peut être l'influence de certaines caractéristiques particulières de notre jeu de données sur les résultats obtenus ?
- (3) L'intensité du signal phylogénétique peut-elle être mesurée et est-elle comparable d'un cas à un autre ? Existe-t-il des conditions particulières pour lesquelles la distribution phylogénétique des extinctions est aléatoire ?
- (4) Peut-on parler de conservatisme phylogénétique pour la susceptibilité aux extinctions ?
- (5) Quels sont les traits biologiques potentiellement responsables – le cas échéant - du groupement phylogénétique des extinctions ?

(1) *Quels sont les outils statistiques adaptés pour mesurer la distribution phylogénétique des extinctions ?*

Après une première exploration des indices utilisés dans la littérature, il est apparu que si ces indices mesuraient correctement le signal phylogénétique sur des données continues (Pagel 1999, Freckleton *et al.* 2002, Blomberg *et al.* 2003), la mesure d'un signal phylogénétique sur un trait binaire (tel que l'extinction) demandait encore des développements méthodologiques supplémentaires, notamment pour étudier la distribution phylogénétique des extinctions. Les principaux problèmes concernent la prise en compte des polytomies, l'absence d'information sur les longueurs de branches et la quantification et le test de la significativité de la distribution phylogénétique d'un caractère binaire. Ces problèmes sont fréquemment rencontrés avec les données fossiles et actuelles (Lockwood *et al.* 2002, Webb *et al.* 2002, Frits & Purvis 2010) et les recommandations exposées ici peuvent donc s'appliquer à ces deux types de données.

En théorie, un indice idéal pour mesurer la distribution phylogénétique des extinctions devrait englober de nombreuses facettes du signal, à savoir : (1) être approprié pour les données binaires, (2) prendre en compte la totalité de l'information phylogénétique, (3) tester la significativité du signal phylogénétique, (4) être capable de mesurer la force et la profondeur du signal, et (5) distinguer la part des extinctions et des survies dans le signal. Les indices utilisés dans ce travail permettent tous de déterminer s'il existe ou non un signal phylogénétique significatif (critère 3). L'utilisation de l'un ou l'autre de ces indices dépendra donc de la nature des données.

L'indice I de Moran est fréquemment utilisé en biologie de conservation (Lockwood *et al.* 2002, Diniz-Filho 2004, Corey & Waite 2008). Il présente l'avantage de pouvoir être utilisé sur des données phylogénétiques variées (distances phylogénétiques, groupes taxinomiques) et avec une variable continue ou binaire. Son emploi sous la forme généralisée (globale) et en corrélogramme permet d'obtenir simultanément un résultat unique pour l'ensemble de la phylogénie et d'appréhender la profondeur du signal. Cependant, son utilisation sur des données binaires ne semble pas particulièrement avantageuse par rapport à l'indice D de Fritz & Purvis (2010). En effet, sa sensibilité à la prévalence du trait, c'est-à-dire au nombre d'espèces éteintes par rapport au nombre total d'espèces, ne permet pas l'utilisation de la valeur de l'indice comme une mesure de la force du signal phylogénétique entre des jeux de données différents. Cependant, nous avons observé sur nos données que les valeurs du I de Moran et du D varient toujours dans le même sens. De plus, le I de Moran ne permet pas de connaître la part des extinctions par rapport à celle des survies dans le signal phylogénétique. Il faut cependant noter que dans le cas d'une variable non binaire l'indice D ne peut pas être utilisé. La variable contribue alors seule, selon la valeur attribuée à chaque espèce, au signal phylogénétique global. Dans ce cas le I de Moran est l'indice le plus approprié, et il mesure également la force du signal (Gittelman & Kot 1991).

Les indices R^2mtl et R^2sel ont été explorés ici et ils peuvent être utilisés dans le cadre de notre problématique. Cependant ils ne présentent pas réellement d'intérêt par rapport aux autres indices. Notamment ils ne satisfont pas deux des cinq critères attendus pour un indice idéal (mesure de la force du signal et distinction entre extinctions et survies). Le principal inconvénient du R^2mtl et du R^2sel est que la transformation de la matrice des distances phylogénétiques par une PcoA entraîne forcément une dégradation de l'information phylogénétique. Ainsi les premiers axes de la PcoA ne reflètent que les grandes distances entre les espèces c'est-à-dire les premières divisions de l'arbre phylogénétique à partir de la racine. C'est la raison pour laquelle le R^2mtl (qui sélectionne les axes en partant toujours du premier axe) ne détecte jamais les extinctions groupées de manière superficielle vers les feuilles de la phylogénie. Ces deux indices peuvent néanmoins être utilisés pour détecter un signal phylogénétique global au niveau des grands clades.

Les deux indices les plus prometteurs sont le D et les corrélogrammes du ϕ de Pearson. Le premier parce qu'en plus d'être capable de détecter la présence d'un signal phylogénétique, il en mesure aussi la force. Le deuxième parce qu'il donne la profondeur du signal et identifie la part de l'extinction de la part de la survie dans le signal phylogénétique. Pour une approche semblable à celle développée dans ce travail - c'est-à-dire en considérant l'extinction comme un caractère binaire - je recommanderais l'utilisation conjointe de ces deux indices pour explorer les diverses facettes du signal phylogénétique (significativité, force du signal, profondeur du signal, part des extinctions et des survies).

(2) *Quelle peut être l'influence des particularités de notre jeu de données sur les résultats obtenus ?*

L'analyse de la distribution phylogénétique des extinctions dans notre jeu de données peut être affectée par différents facteurs confondants.

Les premiers sont des particularités généralement attribuées aux jeux de données fossiles mais ceux-ci n'en n'ont pas l'exclusivité. Ils concernent notamment l'utilisation du niveau spécifique au lieu d'un groupe taxinomique supérieur comme le genre ou la famille. L'utilisation des espèces fossiles est toujours un sujet de discussion notamment parce que la définition pragmatique de l'espèce dans le registre fossile n'est évidemment pas soumise aux mêmes contraintes que pour les espèces actuelles. Notamment, la définition biologique de l'espèce n'étant pas testable, les espèces fossiles sont déterminées en utilisant les différences de morphologies comme une approximation des flux de gènes (Benton & Pearson 2001). Cependant l'utilisation de grands jeux de données d'organismes actuels et au niveau spécifique est généralement soumise à ce même biais par le simple fait que toutes les espèces étudiées n'ont généralement pas été testées au regard des exigences de la définition biologique de l'espèce. Le choix des ammonites comme modèle d'étude n'est pas anodin notamment parce que la morphologie de leurs coquilles a été particulièrement bien étudiée (Neige & Dommergues

1995, Dommergues *et al.* 2002) ce qui permet notamment d'appréhender des problèmes de convergence ou de dimorphisme sexuel (Davis *et al.* 1996).

Un autre facteur est l'utilisation des LAD pour déterminer les extinctions. En effet, une LAD peut potentiellement représenter, une absence artificielle ou une émigration de l'espèce plutôt qu'une véritable extinction. Le choix des ammonites du Jurassique Inférieur permet de limiter le risque de biais pour ce facteur. En effet, le registre fossile de cet intervalle est intensément étudié, les dépôts marins correspondant sont largement exposés en Europe et en Afrique du Nord et présentent d'abondants assemblages d'ammonites (Dommergues *et al.* 2001, 2009). Les LAD peuvent donc être considérées comme de bonnes approximations des extinctions dans notre jeu de données. Ce problème devra cependant être clairement analysé avant d'utiliser un groupe d'organismes dont le registre fossile est différent.

Le facteur suivant concerne les choix réalisés pour construire l'hypothèse phylogénétique. En particulier, le maintien de polytomies lorsqu'aucun argument sérieux ne permettait de déterminer les liens de parenté entre les taxons. Ce choix est apparu le plus conservateur et de nombreuses polytomies sont ainsi conservées jusqu'à la racine de l'arbre. En conséquence plusieurs clades sont donc considérés comme des groupes frères. La question est donc de savoir si la présence de ces polytomies peut affecter les résultats obtenus. Le signal phylogénétique mesuré ici devrait cependant être robuste car il concerne de nombreuses espèces éteintes et plusieurs niveaux phylogénétiques. Il est fort probable qu'il serait également mesuré si l'ensemble des polytomies étaient résolues. Cette question trouve également un élément de réponse dans l'analyse réalisée sur un cadre taxinomique pour lequel le signal phylogénétique reste significatif (Chapitre 3.III). Une utilisation directe de la taxinomie, même si elle ne permet pas de révéler toutes les nuances du signal phylogénétique, reflète la structure essentielle de la distribution phylogénétique des extinctions. Etant donné le nombre de groupes fossiles et actuels pour lesquels les données phylogénétiques sont absentes ou insuffisantes, il est important de souligner que la taxinomie peut être utilisée comme représentation de l'histoire évolutive.

Enfin, l'emploi des espèces d'ammonites comme indices biostratigraphiques pour la période étudiée peut aussi être un facteur générant des biais analytiques. Les tests effectués ici suggèrent que ces espèces n'influencent pas nos conclusions, notamment parce que le nombre d'espèces indices et/ou pouvant donc fournir des pseudo-extinctions est relativement faible par rapport au nombre total d'espèces éteintes (Chapitre 3. IV). De plus, la fin d'une zone et d'une sous-zone n'est pas uniquement déterminée par la LAD d'une espèce indice mais également, et parfois uniquement, par l'apparition de l'espèce indice de la zone ou sous zone suivante (Dommergues *et al.* 1997).

(3) *L'intensité du signal phylogénétique peut-elle être mesurée et est-elle comparable d'un cas à un autre ? Existe-t-il des conditions particulières pour lesquelles le signal phylogénétique est aléatoire ?*

Bien que la distribution phylogénétique des extinctions ait été étudiée avec divers groupes taxinomiques et à différentes échelles spatio-temporelles (McKinney 1997, Owens & Bennett 2000, Lockwood *et al.* 2002, Cardillo 2003, Jones *et al.* 2003, Roy *et al.* 2009, Purvis *et al.* 2000, 2005, 2008, Van Allen *et al.* 2012), il semble que la présence d'un groupement phylogénétique significatif des extinctions soit la norme. Notre étude ne fait pas exception car le signal phylogénétique des extinctions est significatif pour la grande majorité des zones et des sous-zones étudiées ici.

L'absence de signal phylogénétique significatif dans la sous-zone à Semicelatum est la plus marquante car cette sous-zone est associée à une crise d'extinctions de second ordre (Sepkoski 1986, Hallam 1986, 1987, Little & Benton 1995, Aberhan & Fürsich 2000, Macchioni & Cecca 2002, Cecca & Macchioni, 2004, Dera *et al.* 2009, 2010). C'est également le seul signal phylogénétique non significatif qui est également détecté au niveau de la zone (zone à Tenuicostatum). Bien que les extinctions des ammonites durant la crise d'extinction de second ordre semblent aléatoires, il n'est pas possible d'établir un lien direct entre l'intensité d'une crise d'extinction et la distribution phylogénétique de ce phénomène. En effet, l'absence de signal phylogénétique est aussi observée pour la sous-zone à Luridum qui n'est pas associée à un événement de crise d'extinction. La perte du signal phylogénétique n'est donc pas la signature exclusive d'une crise d'extinction. Cependant, cette sous zone est à la transition entre la zone à Ibex et à Davoei pour laquelle il a été déjà observé un renouvellement important des faunes d'ammonites (Meister & Stampfli 2000, Dommergues *et al.* 2009). Le signal phylogénétique des extinctions est significatif et profond pour les sous-zones à Paltus et à Elegantinum qui précèdent et succèdent respectivement à la sous-zone à Semicelatum. Cela suggère que la perte du signal ne pourrait être qu'un phénomène transitoire alors que la diminution de la diversité des ammonites s'étend de la fin de la zone à Margaritatus jusqu'au début de la zone à Bifrons (Dera *et al.* 2009). Il semblerait donc que les extinctions des espèces soient phylogénétiquement groupées jusqu'à l'événement de crise de second ordre. Ces observations amènent à l'hypothèse suivante : si des clades vulnérables sont très fortement touchés par les extinctions et que les taux d'apparition sont faibles, alors les clades vulnérables disparaissent les premiers. Si les facteurs externes responsables des extinctions s'intensifient encore, alors tous les clades sont touchés par l'extinction et celle-ci devient phylogénétiquement aléatoire.

Notre étude paléontologique nous permet de comparer la force et la profondeur du signal entre les différentes zones et sous-zones. Cette approche est un point fondamental de l'étude de la distribution phylogénétique des extinctions. Si le groupement phylogénétique des extinctions est généralement conservé sur l'intervalle du Pliensbachien et du Toarcien, les valeurs obtenues au niveau de la zone ne sont pas la simple addition des signaux observés à l'échelle des sous-zones. Cela suggère

que les résultats obtenus à une échelle temporelle ne sont pas extrapolables et ne peuvent pas prédire ceux qui sont acquis à une autre échelle.

Le groupement phylogénétique des extinctions peut concerner des clades profondément enracinés dans la phylogénie ou au contraire se concentrer sur les feuilles de l'arbre. Ces deux types de motifs ne sont pas équivalents. En effet, la perte d'un groupe profondément enraciné dans la phylogénie entraîne une perte de diversité phylogénétique plus importante (McKinney 1997, Purvis *et al.* 2000, Erwin 2008, Green *et al.* 2011). Dans notre cas, la perte de diversité phylogénétique peut également être observée à travers le groupement phylogénétique des survies. La significativité du groupement phylogénétique des extinctions n'est pas identique à celui des survies : si les extinctions concernent des groupes phylogénétiques d'espèces, les survies sont généralement réparties aléatoirement sur la phylogénie ou concerne des groupes d'espèces superficiels. Autrement dit les espèces survivantes se distribuent au sein de tous les clades même dans ceux qui concentrent les extinctions. La perte de diversité phylogénétique résultante ne devrait donc pas être particulièrement élevée. Cela conforte les simulations de Parhar & Mooers (2011) qui suggèrent que le groupement phylogénétique des extinctions est une condition nécessaire mais pas suffisante à la perte de la phylodiversité.

(4) *Peut-on parler de conservatisme phylogénétique pour la susceptibilité aux extinctions ?*

Dans notre étude, la présence d'un signal phylogénétique dans une zone ou une sous-zone indique que les espèces d'un même groupe ont conservé des caractéristiques héritées d'un ancêtre commun les rendant plus vulnérables à l'extinction que les espèces des autres groupes face aux variations environnementales. Le caractère « à risque d'extinction » pour les espèces qui ont vécu dans cet intervalle est donc phylogénétiquement conservé. Le résultat s'apparente à celui des études en biologie de la conservation menées dans l'actuel (Russell *et al.* 1998, Lockwood *et al.* 2002, Jones *et al.* 2003, Diniz-Filho 2004, Corey & Waite 2008). Un conservatisme phylogénétique pour la susceptibilité aux extinctions suggère notamment que les traits biologiques des espèces sont un déterminant important du risque d'extinction en interaction avec les facteurs extérieurs (Purvis *et al.* 2005). De plus, le fait que les espèces phylogénétiquement proches présentent un risque similaire d'extinction permettrait d'extrapoler le risque d'une espèce à ses espèces sœurs dans des études sur la biodiversité actuelle.

La particularité de notre étude est que l'on peut suivre le maintien ou non du signal phylogénétique des extinctions à travers des intervalles géologiques successifs. Au passage d'un intervalle à un autre, les espèces responsables du groupement phylogénétique des extinctions du premier intervalle sont par définition majoritairement absentes de la seconde, et pourtant le signal phylogénétique est généralement conservé. Deux cas sont alors possibles. Dans le premier cas, un clade différent est responsable du signal phylogénétique pour ce nouvel intervalle et il n'y a donc pas réellement de conservatisme du signal. Dans ce cas, la susceptibilité à l'extinction peut être maintenue

mais ce ne sont pas toujours exactement les mêmes clades ni forcément les mêmes traits qui sont concernés. Dans le deuxième cas quelques espèces du clade touché par les extinctions ont survécu et se sont diversifiées (ce cas de figure est fréquemment illustré par la présence d'une distribution aléatoire des survies). Ces espèces ont aussi hérité du caractère «à risque d'extinction» et sont de nouveau responsables d'un groupement phylogénétique des extinctions. La différence entre ces deux hypothèses est néanmoins difficile à distinguer parce que les clades ne sont pas plus indépendants entre eux que ne le sont les espèces. Ainsi pour les ammonites du Carixien, on observe généralement une succession de clades responsables du groupement phylogénétique des extinctions mais ces clades tendent à être phylogénétiquement proches puisqu'ils sont généralement issus d'un même groupe (les Eoderoceratidae). Cela suggère que les clades vulnérables aux extinctions présentent une plus grande dynamique macroévolutive avec des taux de renouvellement élevés. Or il est possible d'étudier les apparitions d'espèces de manière identique aux extinctions : existe-t-il un groupement phylogénétique des apparitions ? Et si oui, ce groupement concerne-t-il les mêmes clades que les extinctions ? Il est certain que l'étude phylogénétique combinée des apparitions et des extinctions de manière quantitative permettrait d'éclairer la dynamique de la biodiversité sous un angle nouveau.

Le conservatisme de la susceptibilité aux extinctions au cours d'intervalles de temps successifs est également mis en avant dans l'étude de Roy *et al.* (2009) sur les bivalves marins. Cette étude analyse le groupement phylogénétique des extinctions des genres au sein des familles sur un intervalle d'environ 200 millions d'années (du Jurassique à l'Actuel découpé en 26 intervalles temporels). Leur échelle temporelle et phylogénétique sont donc très différentes des nôtres. Un groupement phylogénétique des extinctions est détecté dans 9 des 26 intervalles étudiés alors qu'il concerne 19 sous-zones sur 21 dans notre travail. Cette comparaison illustre que la notion de conservatisme est relative et peut différer entre les études.

(5) *Quels sont les traits biologiques potentiellement responsables du groupement phylogénétique des extinctions ?*

L'identification d'un signal phylogénétique pour la disparition d'espèces n'est qu'une étape dans la compréhension du lien entre phylogénie et extinctions. L'étape suivante consiste à déterminer quels peuvent être les traits biologiques hérités responsables de cette vulnérabilité aux extinctions. Plusieurs traits ont déjà été identifiés comme étant à la fois des facteurs de risque d'extinction et des caractéristiques phylogénétiquement conservées (McKinney 1997, Russell *et al.* 1998, Purvis *et al.* 2000, Purvis 2008, Freckleton *et al.* 2002). L'aire de répartition géographique des espèces est un caractère particulièrement intéressant dans cette perspective (e.g. Jablonski 1986, Smith & Jeffery 1998, Manne *et al.* 1999, Jones *et al.* 2003, Foote 2003, Jablonski 2005, Payne & Finnegan 2007). Une répartition géographique restreinte est en effet considérée comme un facteur augmentant le risque d'extinction et sert même de critère pour classer les espèces actuelles sur la liste rouge de l'IUCN

(Dudley 2008). Ce paramètre peut être relié à la phylogénie dans la mesure où il est déterminé par des caractères eux-mêmes phylogénétiquement groupés, tels que la taille à l'âge adulte (Freckleton *et al.* 2002). Pour les ammonites du Jurassique, nous avons pu étudier la répartition géographique des espèces au Carixien afin de déterminer si la répartition géographique des espèces pouvait influencer le groupement phylogénétique des extinctions. Notre étude montre que les espèces ne sont pas réparties au hasard mais qu'il existe un groupement phylogénétique dans les différentes provinces biogéographiques et particulièrement pour la province nord-ouest européenne. Ce groupement phylogénétique concerne notamment les espèces spécifiques de chaque province biogéographique. La diminution du regroupement phylogénétique des espèces dans chaque province au cours du Carixien est probablement liée à une chute de l'endémisme durant la zone à Davoei (Dommergues & El Hariri 2002). Ces résultats ne portent pas directement sur l'aire géographique des espèces même si une occurrence de l'espèce dans un nombre important de localités pourrait éventuellement traduire une aire de répartition plus étendue. Cependant l'analyse des espèces partagées entre les provinces montre que leur groupement phylogénétique est relativement faible. De plus le groupement phylogénétique des extinctions est le plus fort pour la zone à Davoei, zone pour laquelle le nombre d'espèces partagées entre les provinces est le plus important.

Le deuxième type de données particulièrement bien étudié pour les ammonites du Jurassique sont les différents paramètres morphologiques de la coquille (Dommergues *et al.* 1996, Neige *et al.* 2001, McGowan 2004). L'analyse de la disparité morphologique des coquilles pourrait permettre d'élucider en partie le processus d'extinctions si l'on considère qu'elle est reliée à leur écologie ou du moins à l'environnement dans lequel elles évoluent (Westermann 1990, Marchand 1992). Dans le cadre de l'analyse de la distribution phylogénétique des extinctions, plusieurs questions peuvent être posées : est-ce qu'un type morphologique est préférentiellement éteint quand les extinctions sont phylogénétiquement groupées ? Existe-t-il un lien entre la variation de la disparité morphologique et la présence d'un groupement phylogénétique des extinctions ? Théoriquement si l'extinction est sélective pour un morphotype coquillier et que les morphologies tendent à être phylogénétiquement groupées, une baisse de la disparité morphologique devrait entraîner une extinction moins groupée voire aléatoire. Car l'extinction ne peut alors plus être sélective pour les morphes. En regard des analyses sur l'évolution de la disparité morphologique dans l'intervalle du Pliensbachien-Toarcien (Dera *et al.* 2010), cette hypothèse ne semble pas être vérifiée. En effet, alors que le groupement phylogénétique des extinctions est très variable entre les sous-zones à Taylori et à Margaritatus, la disparité morphologique est relativement élevée et stable. Inversement, le minimum de disparité est inféré pour la sous-zone à Paltus (Dera *et al.* 2010) durant laquelle le groupement phylogénétique des extinctions est significatif. Il est possible que la morphologie ne soit pas un facteur principal du groupement phylogénétique des extinctions, en particulier si les morphologies coquillières ne présentent pas de signal phylogénétique significatif. Bien que la phylogénie soit construite à partir de la morphologie des coquilles, cette question n'est pas triviale vu le nombre de caractères différents étudiés et des

possibles convergences. En outre, les caractères classiquement utilisés dans la distinction des espèces d'ammonites se réfèrent plutôt à l'ornementation (forme des côtes, présence de tubercules, ...) qu'à la forme générale du tube coquillier. Les perspectives d'étude alliant les extinctions, la morphologie et la phylogénie sont donc nombreuses et accessibles avec le jeu de données dont nous disposons.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- ABERHAN, M. & FURSICH, F.T., 1996. Diversity analysis of Lower Jurassic bivalves of the Andean Basin and the Pliensbachian–Toarcian mass extinction. *Lethaia*, **29**, 181–195.
- ABERHAN, M. & FURSICH, F.T., 2000. Mass origination versus mass extinction: the biological contribution to the Pliensbachian–Toarcian extinction event. *J. Geol. Soc.*, **157**, 55–60.
- AGAPOW, P.-M. & PURVIS, A., 2002. Power of eight tree shape statistics to detect nonrandom diversification: a comparison by simulation of two models of Cladogenesis. *Syst. Biol.* **51**, 866–872.
- ALROY, J., 2008. Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 11536–11542.

B

- BANERJEE, A. & BOYAJIAN, G.E., 1997. Selectivity of foraminiferal extinction in the late Eocene. *Paleobiology*, **23**, 347–357
- BENNETT, P.M. & OWENS, I.P.F., 1997. Variation in extinction risk among birds: Chance or evolutionary predisposition? *Proc. R. Soc. B.*, **264**, 401–408.
- BENTON, M. J., 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science*, **268**, 52–58.
- BENTON, M.J., 1993. *The fossil record 2*. London: Chapman & Hall.
- BENTON, M.J. & PEARSON, P.N., 2001. Speciation in the fossil record. *Trends Ecol. Evol.*, **16**, 405–411.
- BIELBY, J., CUNNINGHAM, A.A. & PURVIS, A., 2006. Taxonomic selectivity in amphibians: ignorance, geography or biology? *Anim. Conserv.*, **9**, 135–143.
- BILOTTA, M., 2010. Aequiloboidea: A new Early Jurassic ammonite superfamily of the Mediterranean Tethys. *Geobios*, **43**, 581–604.
- BININDA-EMONDS, O.R.P., GITTLEMAN, J.L. & PURVIS, A., 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol. Rev.*, **74**, 143–75.
- BLOMBERG, S.P. & GARLAND, T., 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J. Evol. Biol.*, **15**, 899–910.
- BLOMBERG, S.P., GARLAND, T. & IVES, A.R., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717–745.
- BORTOLUSSI, N., DURAND, E., BLUM, M. & FRANÇOIS, O., 2006. apTreeshape: statistical analysis of phylogenetic tree shape. *Bioinformatics*, **22**, 363–364

BROOKS, D. & MCLENNAN, D., 1991. *Phylogeny, Ecology and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*. Chicago: University of Chicago Press.

C

CARDILLO, M., 2003. Biological determinants of extinction risk: Why are smaller species less vulnerable? *Anim Conserv.*, **6**, 63–69.

CARDILLO, M. & BROMHAM, L., 2001. Body size and risk of extinction in Australian mammals. *Cons. Biol.*, **15**, 1435–1440.

CARDILLO, M., MACE, G.M., GITTLEMAN, J.L. & PURVIS, A., 2006. Latent risk and the future battlegrounds of mammal conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **103**, 4157–4161.

CARIOU, E. & HANTZPERGUE, P., 1997. *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles*. Pau ; Bulletin du Centre Recherche, Elf Exploration et Production, Mémoire no. 17.

CASWELL, B. A., COE, A.L. & COHEN, A.S., 2009. New range data for marine invertebrate species across the early Toarcian (Early Jurassic) mass extinction, *J. Geol. Soc.*, **166**, 859–872.

CECCA, F. & MACCHIONI, F., 2004. The two Early Toarcian (Early Jurassic) extinction events in ammonoids. *Lethaia*, **37**, 35–56.

CHEVERUD, J.M., DOW, M.M. & LEUTENEGGER, W., 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, **39**, 1335–1351.

CLARKE, K.R. & WARWICK, R.M., 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J. Appl. Ecol.*, **35**, 523–531.

COLLESS, D.H., 1982. Review of phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics, by E.O. Wiley, *Syst. Zool.*, **31**, 100.

COOPER, N., BIELBY, J., THOMAS, G.H. & PURVIS, A., 2007. Macroecology and extinction risk correlates of frogs. *Global Ecol. Biogeogr.*, **17**, 211–221.

COREY, S.J. & WAITE, T.A., 2008. Phylogenetic autocorrelation of extinction threat in globally imperilled amphibians. *Diversity Distrib.*, **14**, 614–629.

CROZIER, R.H., DUNNETT, L.J. & AGAPOW, P., 2005. Phylogenetic biodiversity assessment based on systematic nomenclature. *Evol. Bioinform. Online*, **1**, 11–36.

D

- DAMBORENEA, S.E., 2002. Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine palaeobiogeographic units based on benthonic bivalves. *Geobios Mém. Spec.*, **35**, 51–71.
- DAVIES, T.J., FRITZ, S.A., GRENYER, R., ORME, C.D.L., BIELBY, J., BININDA-EMONDS, O.R.P., CARDILLO, M., JONES, K.E., GITTLEMAN, J.L., MACE, G.M., & PURVIS, A., 2008. Phylogenetic trees and the future of mammalian biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 11556–11563.
- DAVIS, R.A., LANDMAN, N.H., DOMMERGUES, J.L., MARCHAND, D. & BUCHER, H., 1996. Mature modifications and dimorphism in ammonoid cephalopods. In: N.H. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis (Eds) *Ammonoid Paleobiology*. New York: Plenum Press. pp. 463–539.
- DERA, G. 2009. *Le rôle des changements paléoclimatiques sur l'évolution de la biodiversité au Pliensbachien et au Toarcien*. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, Dijon.
- DERA, G., NEIGE, P., DOMMERGUES, J.-L., & BRAYARD, A., 2011. Ammonite paleobiogeography during the Pliensbachian–Toarcian crisis (Early Jurassic) reflecting paleoclimate, eustasy, and extinctions. *Global Planet. Change*, **78**, 92–105.
- DERA, G., NEIGE, P., DOMMERGUES, J.-L., FARA, E., LAFFONT, R. & PELLENARD, P., 2010. High-resolution dynamics of Early Jurassic marine extinctions: the case of Pliensbachian-Toarcian ammonites (Cephalopoda). *J. Geol. Soc. Lond.*, **167**, 21–33.
- DERA, G., PUCEAT, E., PELLENARD, P., NEIGE, P., DELSATE, D., JOACHIMSKI, M.M., REISBERG, L. & MARTINEZ, M. 2009. Water mass exchange and variations in seawater temperature in the NW Tethys during the Early Jurassic: Evidence from neodymium and oxygen isotopes of fish teeth and belemnites. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **286**, 198–207.
- DESDEVISES, Y., LEGENDRE, P., AZOUZI, L. & MORAND, S. 2003 Quantifying Phylogenetically Structured Environmental Variation. *Evolution*, **57**, 2647–2652.
- DINIZ-FILHO, J.A.F., 2004. Phylogenetic autocorrelation analysis of extinction risks and the loss of evolutionary history in Felidae (Carnivora : Mammalia). *Evol. Ecol.*, **18**, 273–282.
- DINIZ-FILHO, J.A.F., DE SANT'ANA, C.E.R., & BINI, L. M., 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, **52**, 1247–1262.
- DOMMERGUES, J.-L., 2002. Les premiers Lytoceratoidea du Nord-Ouest de l'Europe (Ammonoidea, Sinémurien inférieur France). Exemple de convergence évolutive vers les morphologies « capricornes ». *Rev. Paléobiol.*, **21**, 257–277.
- DOMMERGUES, J.-L., MONTUIRE, S. & Neige, P., 2002. Size patterns through time: the case of the Early Jurassic ammonite radiation. *Paleobiology*, **28**, 423–434.

- DOMMERGUES, J.-L. & EL HARIRI, K., 2002. Endemism as a palaeobiogeographic parameter of basin history illustrated by early- and mid-Liassic peri-Tethyan ammonite faunas. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **184**, 407-418.
- DOMMERGUES, J.-L. & MEISTER C., 1999. Cladistic formalisation of relationships within a superfamily of Lower Jurassic Ammonitina: Eoderocerataceae SPATH, 1929. *Rev. Paléobiol.*, **18**, 273-286.
- DOMMERGUES, J.L. & MEISTER, C., 1991. Area of mixed marine faunas between two major paleogeographical realms, exemplified by the Early Jurassic (Late Sinemurian and Pliensbachian) ammonites in the Alps. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **86**, 265–282.
- DOMMERGUES, J.-L., FARA, E. & MEISTER, C., 2009. Ammonite diversity and its palaeobiogeographical structure during the early Pliensbachian (Jurassic) in the western Tethys and adjacent areas. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **280**, 64-77.
- DOMMERGUES, J.-L., LAURIN, B., & MEISTER, C., 2001. The recovery and radiation of Early Jurassic ammonoids: morphologic versus palaeobiogeographical patterns. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **165**, 195-213.
- DOMMERGUES, J.-L., MEISTER, C. & MOUTERDE, R., 1997. Pliensbachien. In : E. CARIOU & P. HANTZPERGUE (Eds) *Biostratigraphie du jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles*. Bulletin du centre de recherche ELF, Pau : Exploitation Production. pp . 15-23.
- DOMMERGUES, J.L., LAURIN, B. & MEISTER, C. 1996. Evolution of ammonoid morphospace during the Early Jurassic radiation. *Paleobiology*, **22**, 219–240.
- DONOVAN, D.T., CALLOMON, J.H. & HOWARTH, M.K., 1981. *Classification of Jurassic Ammonitina*. In: M.R. HOUSE & I.R. SENIOR (Eds) *The Ammonoidea*. London and New York : Systematics Association Spec. Vol. 18, Acad. Press. pp. 101–155.
- DOYLE, P., 1994. Aspects of the distribution of Lower Jurassic belemnites. *Palaeopelagos*, **1**, 109-121.
- DUDLEY, N., 2008. *Lignes directrices pour l'application des catégories de gestion aux aires protégées*. Gland: UICN Publications Services Unit.

E

- EHRlich, P.R. & WILSON, E.O., 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*, **253**, 758-762.
- ERWIN, D.H., 2008. Extinction as the loss of evolutionary history. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 11520-11527.

F

- FELSENSTEIN, J., 1985. Phylogenies and the comparative methods. *Am.Nat.*, **125**, 1-15.
- FLESSA, K.W. & JABLONSKI, D., 1984. Extinctions are here to stay. *Paleobiology*, **9**, 315-321.
- FOOTE, M., 2003. Origination and extinction through the Phanerozoic: a new approach. *Journal of Geology*, **111**, 125–148.
- FOOTE, M., 2000. Origination and extinction components of taxonomic diversity: general problems. *Paleobiology*, **26** (Suppl. to No. 4), 74-102.
- FRECKLETON, R.P., HARVEY, P. H. & PAGEL, M., 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *Am. Nat.* **160**, 712–726.
- FRITZ, S.A. & PURVIS, A., 2010. Selectivity in Mammalian Extinction Risk and Threat Types: a New Measure of Phylogenetic Signal Strength in Binary Traits. *Conserv. Biol.*, **24**, 1042-1051.

G

- GABILLY, J., 1976. *Le Toarcien à Thouars et dans le Centre-Ouest de la France. Biostratigraphie-Evolution de la faune (Harpoceratinae, Hildoceratinae)*. Paris : Série "Les stratotypes français", vol. 3, édit. C.N.R.S.
- GITTLEMAN, J. L. & KOT, M., 1990. Adaptation: Statistics and a Null Model for Estimating Phylogenetic Effects. *Syst. Zool.*, **39**, 227-241.
- GITTLEMAN, J.L., ANDERSON, C.G., GATES, S.E., LUH, H.K. & SMITH, J.D., 1998. Detecting Ecological Pattern in Phylogenies. In: M. L. MCKINNEY & J. A. DRAKE (Eds) *Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa, and Communities*. New York: Columbia Univ. Pr. pp. 51-69.
- GLAVIN, T., 2007. *The Sixth Extinction: Journeys Among the Lost and Left Behind*. New York : Thomas Dunne Books.
- GOLONKA, J., 2007. Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **244**, 297–307.
- GRADSTEIN, F.M., OGG, J.G., SMITH, A.G. & OGG, G.M., 2012. *A Geologic Time Scale*. Amsterdam: Elsevier Science.
- GRAFEN, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philos. T. Roy. Soc. B*, **326**, 119-157.
- GREEN, W. A., HUNT, G., WING, S.L. & DIMICHELE, W.A., 2011. Does extinction wield an axe or pruning shears? How interactions between phylogeny and ecology affect patterns of extinction. *Paleobiology*, **37**, 72-91.

GUÉX, J., 1982. Relations entre le genre *Psiloceras* et les Phylloceratida au voisinage de la limite Trias-Jurassique. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, **76**, 47–51.

GUÉX, J., 1987. Sur la phylogénèse des ammonites du Lias inférieur, *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, **78**, 455–469.

H

HALLAM, A., 1986. The Pliensbachien and Tithonian extinctions events. *Nature*, **319**, 765-768.

HALLAM, A., 1987. Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Jurassic of north west Europe. *Paleobiology*, **13**, 152–48 168.

HARDY, C., FARA, E., LAFFONT, R., DOMMERGUES, J.-L., MEISTER, C. & NEIGE, P., 2012. Deep-Time Phylogenetic Clustering of Extinctions in an Evolutionarily Dynamic Clade (Early Jurassic Ammonites). *PLoS ONE*, **7**, e37977.

HARNIK, P.G., 2011. Direct and indirect effects of biological factors on extinction risk in fossil bivalves. *PNAS*, **108**, 13594–13599.

HARVEY, P.H. & PAGEL, M.D., 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford : Oxford University Press.

HEARD, S.B. & MOOERS, A.O., 2000. Phylogenetically patterned speciation rates and extinction risks change the loss of evolutionary history during extinctions. *Proc. R. Soc. B*, **267**, 613-620.

HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.

HILTON-TAYLOR, C., 2000. *2000 IUCN Red List of Threatened Species*. Gland: IUCN Publications Services Unit.

HOWARTH, M.K., 1992. The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Great Britain, *Monograph of the Palaeontographical Society*, London, pp: 1-200, pls. 1-38.

I

IVES, A.R. & GARLAND, T., 2010. Phylogenetic Logistic Regression for Binary Dependent Variables. *Syst. Biol.*, **59**, 9-26.

IZSÁK, J. & PAPP, L., 1995. Application of the quadratic entropy indices for diversity studies of drosophilid assemblages. *Environ. Ecol. Stat.*, **2**, 213-224.

J

JABLONSKI, D., 2005. Mass extinctions and macroevolution. *Paleobiology*, **31**, 192–210.

JABLONSKI, D., 2001. Lessons from the past: evolutionary impacts of mass extinctions. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **98**, 5393–5398.

- JABLONSKI, D. 1986. Background and mass extinctions: The alternation of macroevolutionary regimes. *Science*, **231**, 129-133.
- JABLONSKI, D., & RAUP, D.M., 1995. Selectivity of end-Cretaceous marine bivalve extinctions. *Science*, **268**, 389–391.
- JANEVSKI, G.A. & BAUMILLER, T.K., 2009. Evidence for extinction selectivity throughout the marine invertebrate fossil record. *Paleobiology*, **35**, 553–564.
- JENKYNS, H.C., 1988. The early Toarcian (Jurassic) anoxic event: stratigraphic, sedimentary, and geochemical evidence. *Am. J. Sci.*, **288**, 101–151.
- JENKYNS, H.C., JONES, C.E., GRÖCKE, D.R., HESSELBO, S.P., PARKINSON, D.N., 2002. Chemostratigraphy of the Jurassic System: applications, limitations and implications for palaeoceanography. *J. Geol. Soc.*, **159**, 351–378.
- JONES, K.E., PURVIS, A., & GITTLEMAN, J.L., 2003. Biological correlates of extinction risk in bats. *Am. Nat.*, **161**, 601-614.

K

- KIRKPATRICK, M. & SLATKIN, M., 1993. Searching for evolutionary patterns in the shape of phylogenetic tree. *Evolution*, **47**, 1171-1181.
- KLUG, C., SCHATZ, W., KORN, D. & REISDORF, A.G. 2005. Morphological fluctuations of ammonoid assemblages from the Muschelkalk (Middle Triassic) of the Germanic Basin—indicators of their ecology, extinctions, and immigrations. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **221**, 7–34.

L

- LAWTON, J.H. & MAY, R.M., 1995. *Extinction Rates*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- LEAKEY, R. & LEWIN, R., 1996. *The Sixth Extinction: Biodiversity and its Survival*. London: Wcidenfeld & Nicolson.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L., 1998. *Numerical ecology, 2nd edn*. Amsterdam: Elsevier Science.
- LIANG, K-Y. & ZEGER, S.L., 1986. Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika*, **73**, 13–22
- LITTLE, C.T.S. & BENTON, M.J., 1995. Early Jurassic mass extinction: a global long-term event. *Geology*, **23**, 495–498.
- LOCKWOOD, J.L., RUSSELL, G.J., GITTLEMAN, J.L., DAEHLER, C.C., MCKINNEY, M.L. & PURVIS, A.; 2002. A metric for analyzing taxonomic patterns of extinction risk. *Conserv. Biol.*, **16**, 1137-1142.

M

- MACCHIONI, F. & CECCA, F., 2002. Biodiversity and biogeography of middle–late Liassic ammonoids: implications for the early Toarcian mass extinction. *Geobios*, **35**, 165–175.
- MCGOWAN, A.J. 2004. The effect of the Permo-Triassic bottleneck on Triassic ammonoid morphological evolution. *Paleobiology*, **30**, 369–395.
- MARTINS, E.P., 1996. Phylogenies, spatial autoregression, and the comparative method: a computer simulation test. *Evolution*, **50**, 1750–1765
- MANNE, L.L., BROOKS, T.M. & Pimm, S.L., 1999. Relative risk of extinction of passerine birds on continents and islands. *Nature*, **399**, 258–261.
- MARCHAND, D. 1992. Ammonites et paléoprofondeur : les faits, les interprétations. *Paleovox*, **1**, 49–68.
- MATSEN, F.A., MOSSEL, E. & STEEL, M., 2007. Mixed-up trees: The structure of phylogenetic mixtures. *Bull. Math; Biol.*, **70**, 1115–1139.
- MCARTHUR, J.M., DONOVAN, D.T., THIRLWALL, M.F., FOUKE, B.W. & MATTEY, D., 2000. Strontium isotope profile of the early Toarcian (Jurassic) oceanic anoxic event, the duration of ammonite biozones, and belemnite palaeotemperatures. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **179**, 269–285.
- MCKINNEY, M.L., 1997. Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **28**, 495–516.
- MCKINNEY, M.L., 1985. Mass extinction patterns of marine invertebrate groups and some implications for a causal phenomenon. *Paleobiology*, **11**, 227–233.
- MEISTER, C. & STAMPFLI, G., 2000. Les ammonites du Lias moyen (Pliensbachien) de la Néotéthys et de ses confins; compositions fauniques, affinités paléogéographiques et biodiversité. *Rev. Paléobiol.*, **19**, 227–292.
- MORAN, P.A.P., 1950. Notes on Continuous Stochastic Phenomena. *Biometrika*, **37**, 17–23.

N

- NEIGE, P. & ROUGET, I., 2002. Les ammonites du Toarcien de Chantonnay (Vendée, France) : analyse paléontologique, biostratigraphie et réflexion sur les Hildoceratinae. *Geodiversitas*, **24**, 765–784.
- NEIGE, P. & DOMMERGUES, J-L., 1995. Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Pliensbachian ammonites). *Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **196**, 411–438.
- NEIGE, P., BRAYARD, A. GERBER, S. & ROUGET, I., 2009. Les Ammonoïdes (Mollusca, Cephalopoda): avancées et contributions récentes à la paléobiologie évolutive. *CR Palevol*, **8**, 167–178.

NEIGE, P., ELMI, S. & RULLEAU, L., 2001. Crisis -What crisis? Quantification of the morphological disparity of ammonites at the Lias–Dogger boundary. *Bull. Soc. géol. France*, **172**, 257–264.

NEIGE, P., ROUGET, I. & MOYNE, S., 2007. Phylogenetic practices among scholars of fossil Cephalopods, with special reference to cladistics. In: N. H. LANDMAN, R. A. DAVIS & R. H. MAPES (Eds) *Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives* New York: Springer, pp. 3-14.

NEUMAYR, M., 1872. Über Jura-Provinzien. *Verh. k.k. Geol. Reichanst.*, **3**, 54-57.

NEUMAYR, M., 1883. Über klimatische zonen während der und Kreidezeit. *Denkscht. Akad. Wiss. Wien (Min. Kl)*, **47**, 277-310.

O

O'DOGHERTY, L., SANDOVAL, J. & VERA, J.A., 2000. Ammonite faunal turnover tracing sea-level changes during the Jurassic (Beltic Cordillera, southern Spain). *J. Geol. Soc.*, **157**, 723–736.

OWENS, I.P.F. & BENNETT, P.M., 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **97**, 12144–12148.

P

PAGE, K.N., 2003. The Lower Jurassic of Europe: its subdivision and correlation. *Geol. Surv. Den. Green. Bull.*, **1**, 23–59.

PAGE, K.N., 1996. Mesozoic ammonoids in space and time. In: N.H. LANDMAN, K. TANABE, & R.A. Davis (Eds) *Ammonoid paleobiology*. New York: Plenum Press. pp. 755-794.

PAGEL, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, **401**, 877–884.

PAGEL, M., 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. S. Lond. B*, **255**, 37-45.

PÁLFY, J. & SMITH, P.L., 2000. Synchrony between Early Jurassic extinction, oceanic anoxic event, and the Karoo-Ferrar flood basalt volcanism. *Geology*, **28**, 747–750.

PARADIS, E. & CLAUDE, J., 2002. Analysis of comparative data using generalized estimating equations. *J. Theor. Biol.*, **218**, 175–185

PARADIS, E., CLAUDE, J., STRIMMER, K., 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.

PARHAR, R.K. & MOOERS, A.Ø., 2011. Phylogenetically Clustered Extinction Risks Do Not Substantially Prune the Tree of Life. *PLoS ONE* **6**: e23528.

- PAVOINE, S., OLLIER, S. & DUFOUR, A.B., 2005. Is the originality of a species measurable? *Ecol. Lett.*, **8**, 579–586.
- PAVOINE, S., OLLIER, S., PONTIER, D. & CHESSEL, D., 2008. Testing for phylogenetic signal in phenotypic traits: new matrices of phylogenetic proximities. *Theor. Popul. Biol.*, **73**, 79-91.
- PAYNE, J.L. & FINNEGAN, S., 2007. The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proc. Natl.Acad. Sci. U.S.A.*, **104**, 10506–10511.
- PIMM, S.L., RUSSELL, G.J., GITTLEMAN, J.L. & BROOKS, T.M., 1995. The future of biodiversity. *Science*, **269**, 347–350.
- PRICE, P.W., 2003. *Macroevolutionary Theory on Macroecological Patterns*. Cambridge : Cambridge University Press.
- PURVIS, A., AGAPOW, P.M., GITTLEMAN, J.L. & MACE, G.M., 2000. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science*, **288**, 328-330.
- PURVIS, A., CARDILLO, M., GRENYER, R. & COLLEN, B., 2005. Correlates of extinction risk: phylogeny, biology, threat and scale. In: A. PURVIS, J.L. GITTLEMAN & T. BROOKS (Eds) *Phylogeny and conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 295-316.
- PURVIS, A., 2008. Phylogenetic Approaches to the Study of Extinction. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **39**, 301-319.

R

- R Development Core Team, 2010. R: a language and environment for statistical computing, version 2.12.0 Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. (See <http://www.R-project.org>.)
- RAUP, D.M., 1991. A kill curve for Phanerozoic marine species. *Paleobiology*, **17**, 37-48
- RAUP, D.M., 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. *J. Paleontol.*, **41**, 43-65.
- RAUP, D.M. & MICHELSON, A., 1965. Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*, **147**, 1294–1295.
- RAUP, D.M. & SEPKOSKI, J.J., 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, **215**, 1501–1503.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D., 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago : University of Chicago Press.
- RICOTTA, C., 2004. A parametric diversity measure combining the relative abundances and taxonomic distinctiveness of species. *Diversity Distrib.*, **10**, 143-146.
- RIVADENEIRA, M.M. & MARQUET, P.A., 2007. Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology*, **33**, 455–468

- ROHDE, R.A. & MULLER, R.A., 2005. Cycles in fossil diversity. *Nature*, **434**, 209-210.
- ROSALES, I., QUESADA, S. & ROBLES, S., 2004. Paleotemperature variations of Early Jurassic seawater recorded in geochemical trends of belemnites from the Basque-Cantabrian basin, northern Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **203**, 253-275.
- ROUGET, I., 2002. *Reconstruction phylogénétique chez les ammonites : confrontation des approches cladistique et stratigraphique. Le cas des Dayiceras (Ammonitina, Eoderoceratoidea)*. Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne, Dijon.
- ROUGET, I., NEIGE, P. & DOMMERGUES, J.-L., 2004. L'analyse phylogénétique chez les ammonites : état des lieux et perspectives. *Bull. Soc. géol. France*, **175**, 507-512.
- ROY, K., HUNT, G. & JABLONSKI, D., 2009. Phylogenetic Conservatism of Extinctions in Marine Bivalves. *Science*, **325**, 733-737.
- RULLEAU, L.M., BZCAUD, P. & NEIGE, P., 2003. Ammonites generally classified in the Bouleiceratinae sub-family Hildoceratidae, Toarcian: phylogenetic, biogeographic and systematic perspective. *Geobios*, **36**, 317-348.
- RUSSELL, G.J., BROOKS, T.M., MCKINNEY, M.M. & ANDERSON, C.G., 1998. Present and future taxonomic selectivity in bird and mammal extinctions. *Conserv. Biol.*, **12**, 1365-1376.

S

- SAUNDERS, W.B., GREENFEST-ALLEN, E., WORK, D.M. & NIKOLAEVA, S.V., 2008. Morphologic and taxonomic history of Paleozoic ammonoids in time and morphospace. *Paleobiology*, **34**, 128-154.
- SEPKOSKI, J.J., 1986. Phanerozoic overview of mass extinctions. In: D. M. RAUP & D. JABLONSKI (Eds) *Patterns and processes in the history of life*. Berlin: Springer. pp. 277-295.
- SJÖSTRÖM, A. & GROSS, C. L., 2006. Life-history characters and phylogeny are correlated with extinction risk in the Australian angiosperms. *J. Biogeogr.*, **33**, 271-290.
- SMITH, A.B., 2007. Marine diversity through the Phanerozoic: problems and prospects. *J. Geol. Soc.*, **164**, 731-745.
- SMITH, A.B., & JEFFERY, C. H., 1998. Selectivity of extinction among sea urchins at the end of the Cretaceous Period. *Nature*, **392**, 69-71.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F. J., 1995. *Biometry, 3d ed.* New York: WH Freeman,

T

- ter BRAAK, C.J.F., & SMILAUER, P., 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Ithaca, NY: Microcomputer Power.

TINTAN, H. & MOUTERDE, R. 1981. Classification et phylogénèse chez les ammonites jurassiques. *In: Proc. Inter. Symp. Concept. Meth. Paleo.*, Barcelona, 85-101

U

UPTON, G.J.G. & FINGLETON, B., 1985. *Spatial data analysis by example*. New York: Wiley.

V

VALENTINE, J.W. & JABLONSKI, D., 1986. Mass extinctions: Sensitivity of marine larval types. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83**, 6912-6914

VAN ALLEN, B.G., DUNHAM, A.E., ASQUITH, C.M. & RUDOLF, V.H.W., 2012. Life history predicts risk of species decline in a stochastic world. *Proc. R. Soc. B*, **279**, 691-2697.

VANE-WRIGHT, R.I., HUMPHRIES, C.J. & WILLIAMS, P.H., 1991. What to protect? systematics and the agony of choice. *Biol. Cons*, **55**, 235-254.

VENTURI, F., & BILOTTA, M., 2008. New data and hypotheses on early Jurassic ammonite phylogeny. *Rev Paléobiol*, **27**, 859–901.

VILLIER, L. & KORN, D., 2004. Morphological disparity of ammonoids and the mark of Permian mass extinctions. *Science*, **306**, 264–266.

W

WANG, S.C. & BUSH, A.M., 2008. Adjusting global extinction rates to account for taxonomic susceptibility. *Paleobiology*, **34**, 434–455.

WARWICK, R.M. & CLARKE, K.R., 1995. New 'biodiversity measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **129**, 301–305.

WEBB, C.O., 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *Am. Nat.* **156**,145–55.

WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., MCPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J., 2002. Phylogenies and community ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **33**, 475–505.

WESTERMANN, G.E.G., 1990. New developments in ecology of Jurassic Cretaceous ammonoids. . *In* : G. PALLINI, F. CECCA, S. CRESTA & M.SANTANTONIO (Eds) *Fossili, Evoluzione, Ambiente*. Pergola: Atti del secondo Convegno internazionale. pp. 459–78.

WILLIAMS, P.H., HUMPHRIES, C.J. & VANE-WRIGHT, R.I., 1991. Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities. *Aust. Syst. Bot.*, **4**, 665–679.

WILSON, D.S., 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**, 1984–2000.

Z

ZAKHAROV, V.A., MELEDINA, S.V. & SHURYGIN, B.N., 2003. Paleobiochores of Jurassic boreal basins. *Russ. Geol. Geophys.* **44**, 664–675.

ANNEXES

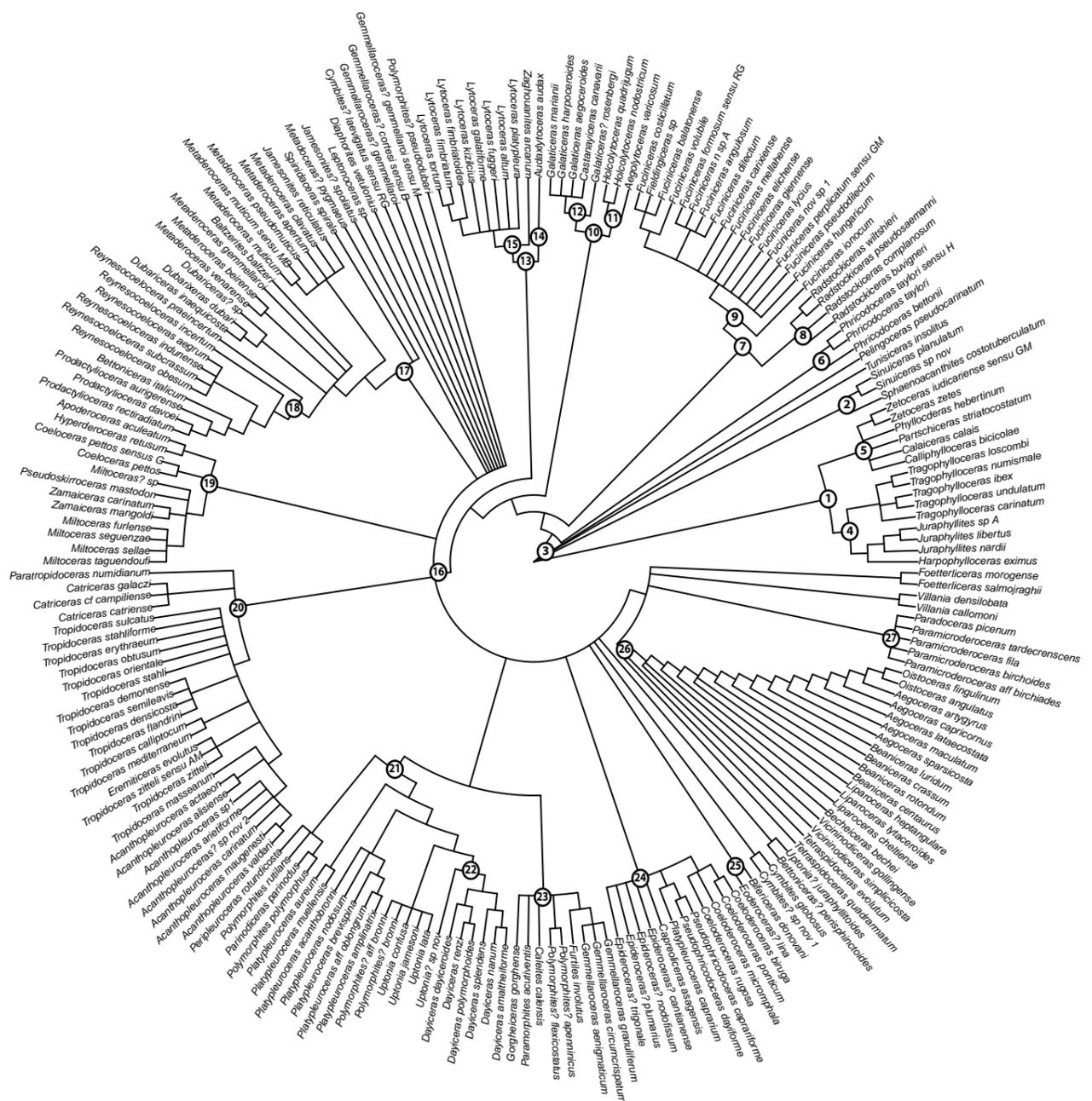
L'ensemble des annexes associées à ce travail sont présentées en format numérique sur le CDrom associées :

ANNEXES

Annexe 1 : Phylogénie des espèces du Carixien	1
Annexe 2 : Phylogénie des espèces du Pliensbachien et du Toarcien.	3
Annexe 3 : Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des extinctions.	5
Pour l'intervalle du Carixien.....	6
Pour l'intervalle du Pliensbachien-Toarcien.....	21
Annexe 4 : Phylogénies utilisées pour calculer la distribution phylogénétique des extinctions sans les espèces indices.	54
Annexe 5 : Phylogénies utilisées dans l'étude sur l'influence des durées de vie.....	68
Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des extinctions sans les espèces à longue durée de vie	69
Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des extinctions pour les espèces du NWE	83
Annexe 6 : Phylogénies utilisées pour l'étude de la répartition géographique et regroupement phylogénétique des ammonites du Carixien.....	97
Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des espèces selon leur répartition géographique	98
Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des espèces exclusives d'une province	119
Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des espèces partagées entre les provinces	139
Annexe 7 : Programmes R utilisés pour le calcul des indices statistiques et exemples de fichiers requis pour les programmes	PJ

ANNEXE 1

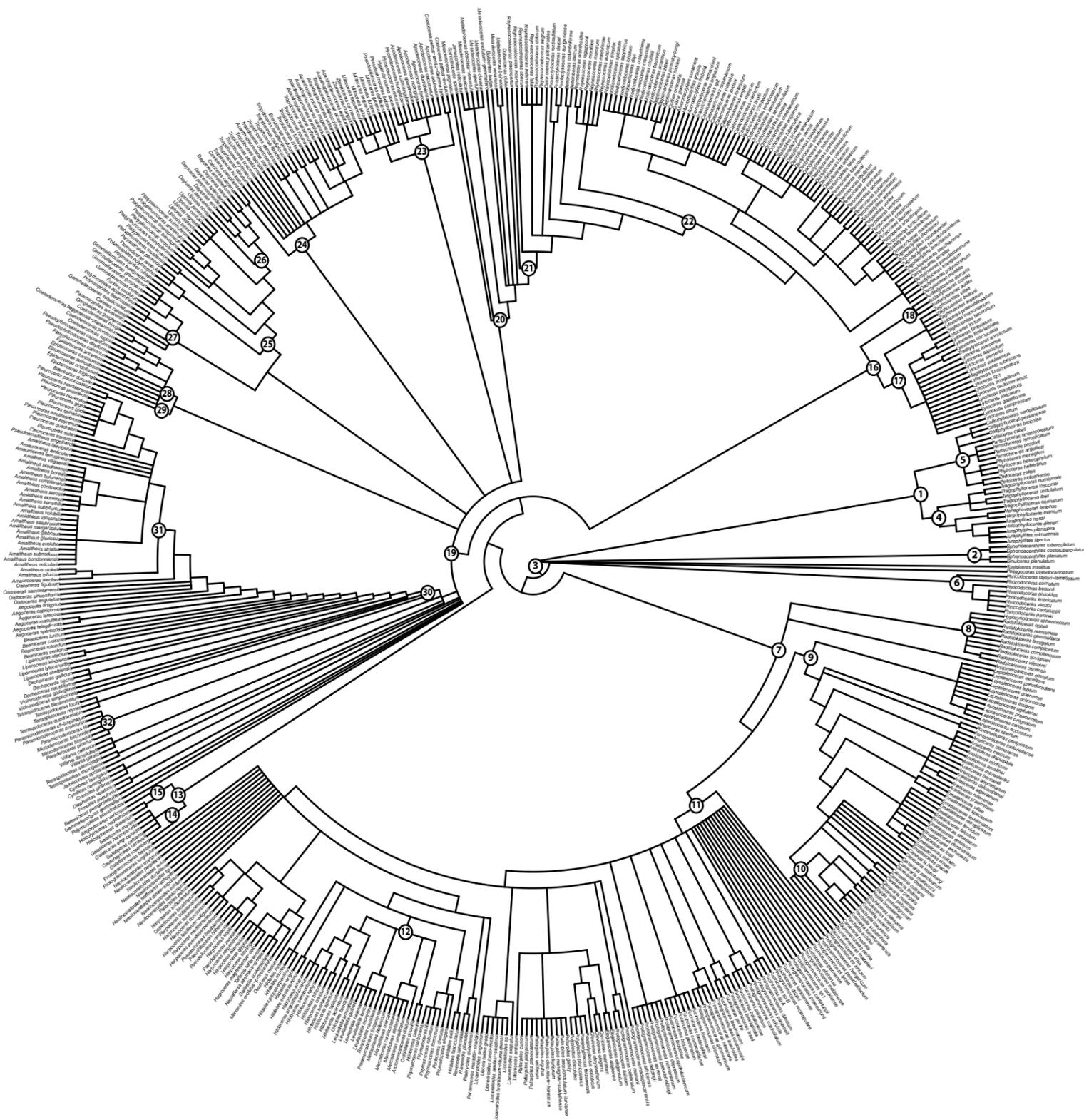
Phylogénie des espèces du Carixien



- | | | |
|------------------------------|-------------------------|--------------------------|
| ① Phyllocerata | ⑩ Analytoceratoidea | ⑲ Coeloceratidae |
| ② Aequiobida (Sinuiceratide) | ⑪ Holcolyoceratidae | ⑳ Tropidoceratidae |
| ③ Psilocerata | ⑫ Galaticeratinae | ㉑ Polymorphitidae |
| ④ Juraphyllitidae | ⑬ Lytoceratoidea | ㉒ Dayiceras |
| ⑤ Phyllocerata | ⑭ Nannolytoceratidae | ㉓ Furlitidae |
| ⑥ Phricodoceratidae | ⑮ Lytoceratidae | ㉔ Epideroceratidae |
| ⑦ Arietitoidea | ⑯ Eoderoceratoidea | ㉕ Eoderoceratidae |
| ⑧ Harpoceratinae | ⑰ Dubariceratidae | ㉖ Liparoceratidae |
| ⑨ Oxynoticeratidae | ⑱ Reynesocoeloceratinae | ㉗ Paramicroderoceratinae |

ANNEXE 2

Phylogénie des espèces du Pliensbachien
et du Toarcien.



- | | | | |
|-------------------------------|----------------------|-------------------------|--------------------------|
| ① Phylloceratida | ⑨ Arieticeratinae | ⑬ Lytoceratidae | ⑳ Epideroceratidae |
| ② Aequiobida (Sinuiceratidea) | ⑩ Bouleiceratinae | ⑭ Nannolytoceratidae | ㉑ Eoderoceratidae |
| ③ Psiloceratida | ⑪ Harpoceratinae | ⑮ Eoderoceratoidea | ㉒ Liparoceratidae |
| ④ Juraphillitidae | ⑫ Hildoceratinae | ⑯ Dubariceratidae | ㉓ Amaltheinae |
| ⑤ Phylloceratidae | ⑬ Analytoceratoidea | ⑰ Reynesocoeloceratinae | ㉔ Paramicroderoceratinae |
| ⑥ Phricodoceratidae | ⑭ Galaticeratinae | ⑱ Dactylioceratidae | ㉕ Polymorphitidae |
| ⑦ Arietitoidea | ⑮ Holcolytoceratidae | ㉒ Coeloceratidae | ㉖ Dayiceras |
| ⑧ Oxynoticeratidae | ⑯ Lytoceratoidea | ㉓ Tropidoceratidae | ㉗ Furlitidae |

ANNEXE 3

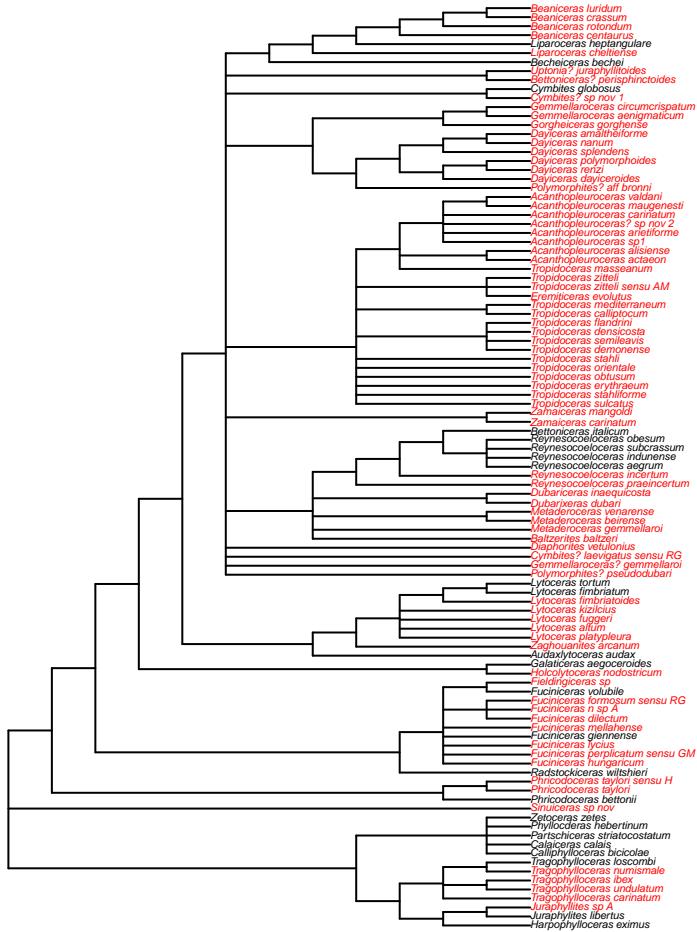
Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des extinctions

ANNEXE 3.1

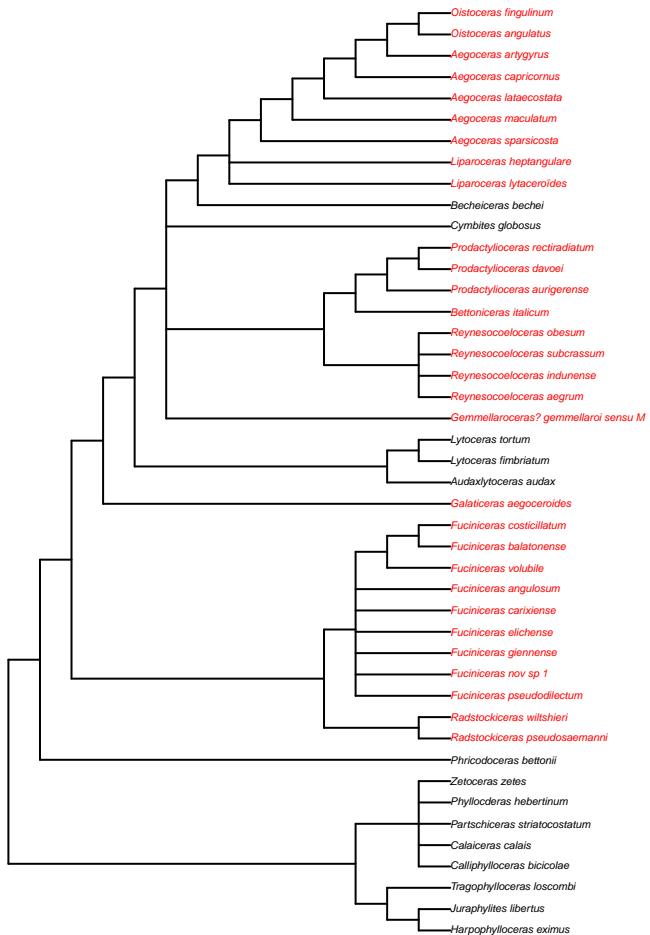
Phylogénies utilisées pour le calcul de la
distribution phylogénétique des extinctions

Intervalle du Carixien

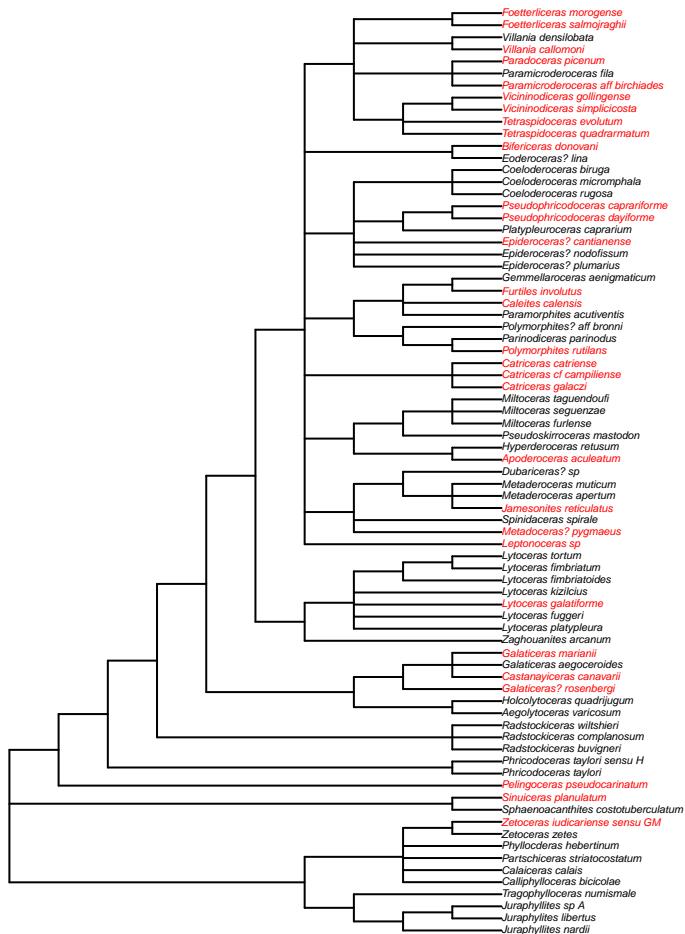
Zone à Ibx



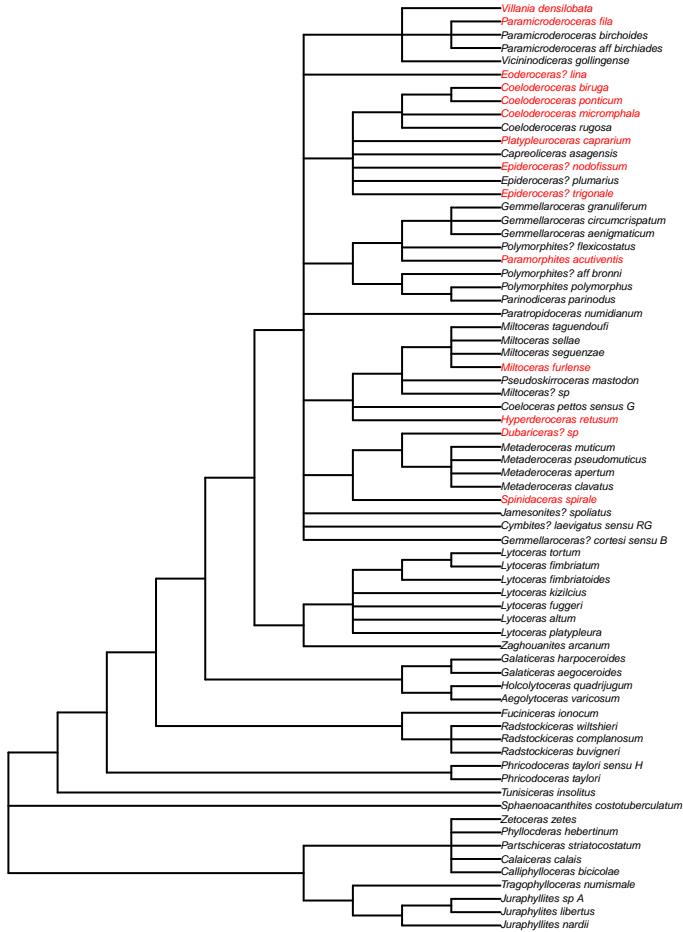
Zone à Davoei



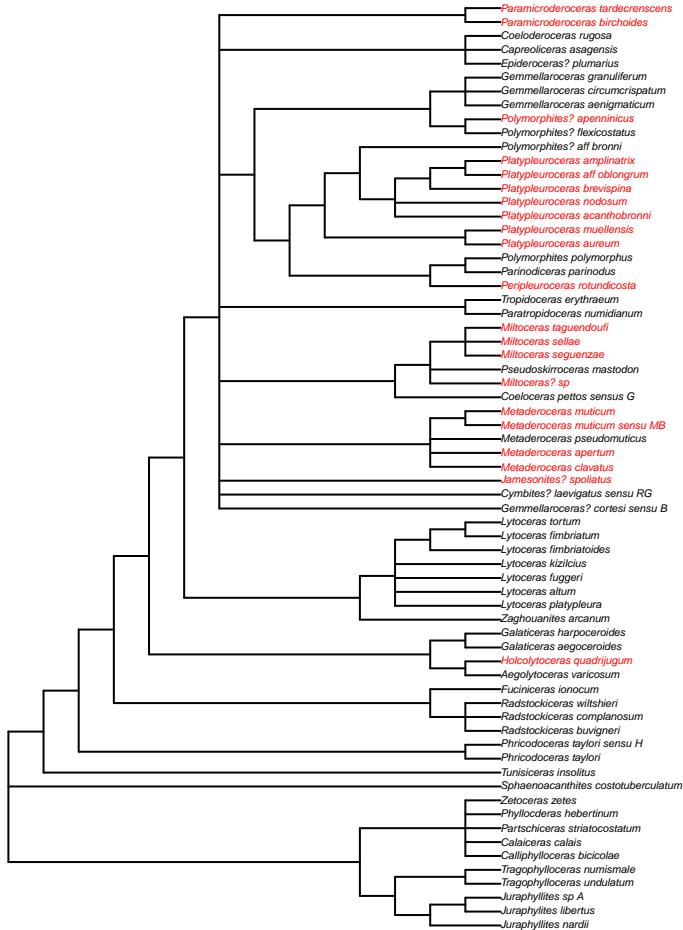
Sous-zone à Taylori



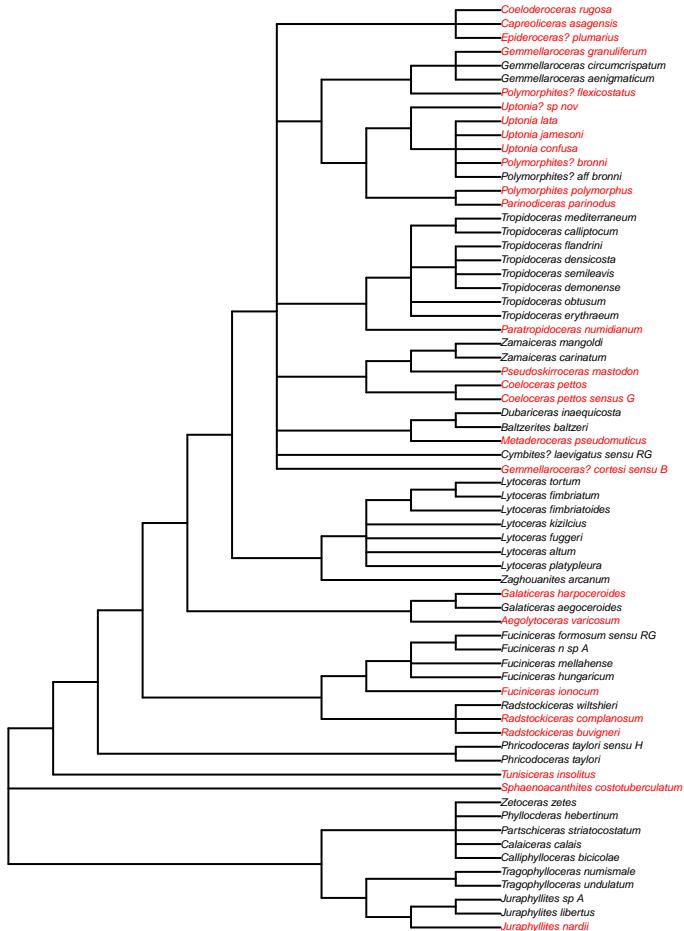
Sous-zone à Polymorphus



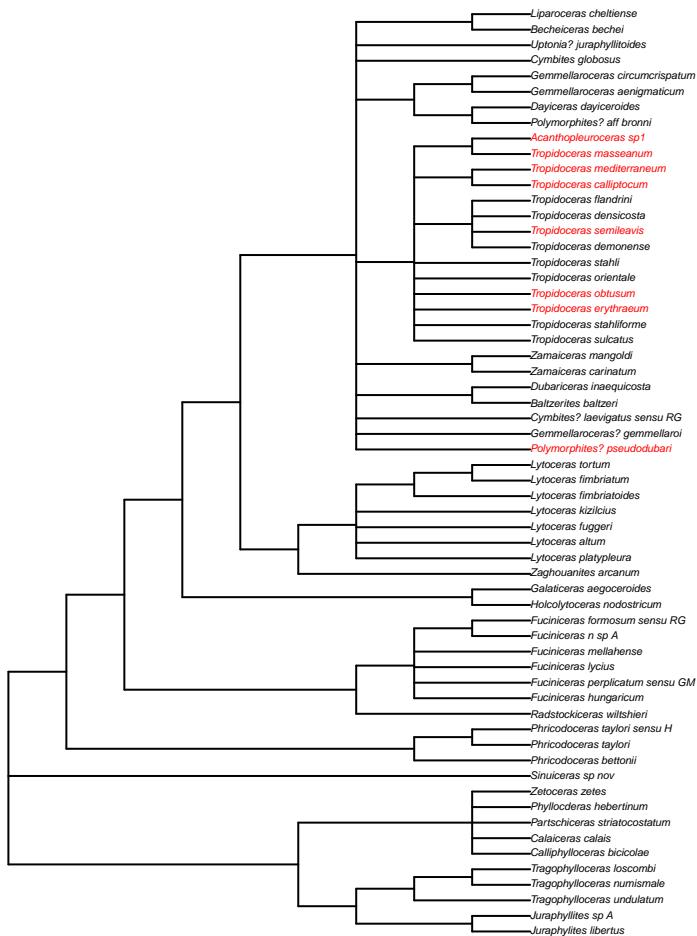
Sous-zone à Brevispina



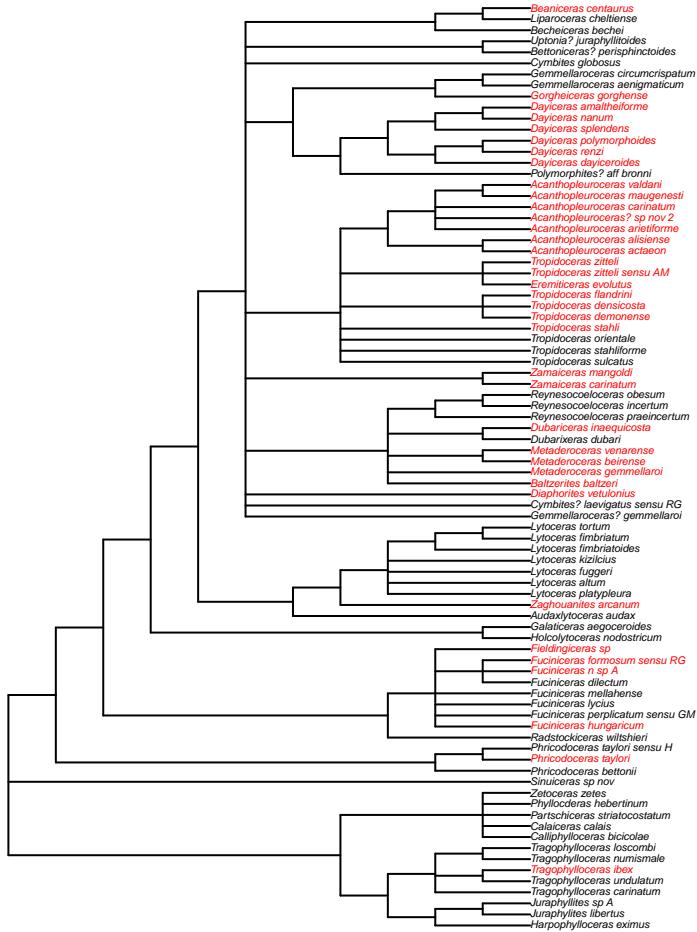
Sous-zone à Jamesoni



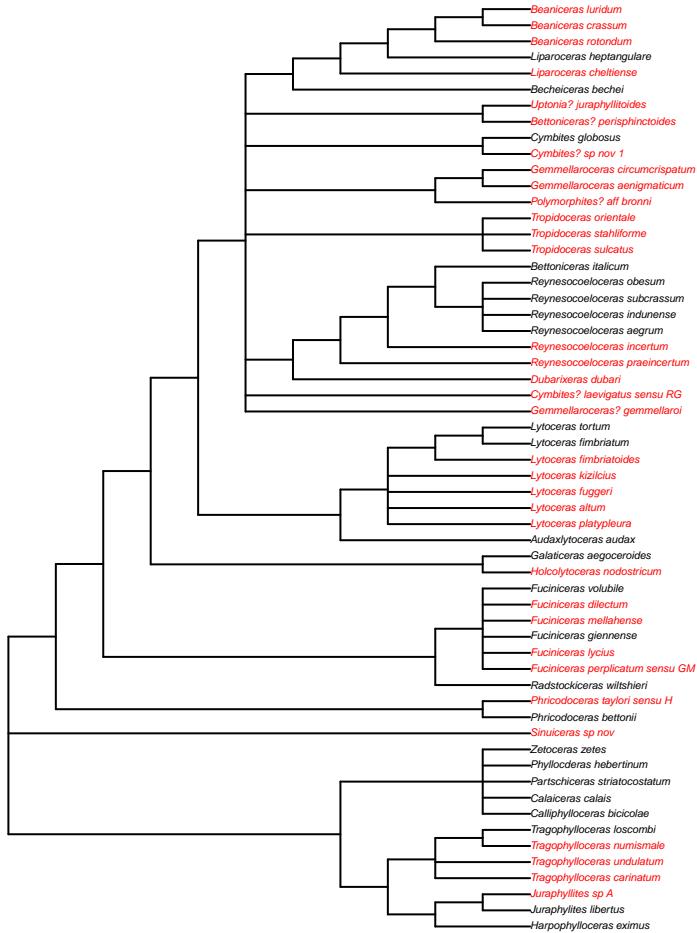
Sous-zone à Masseanum



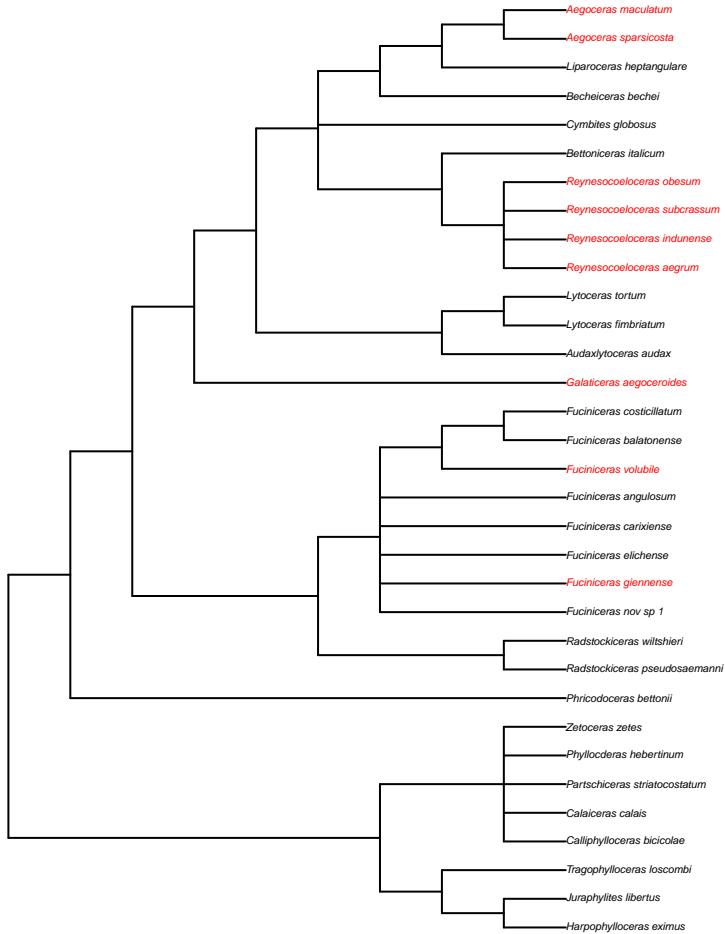
Sous-zone à Valdani



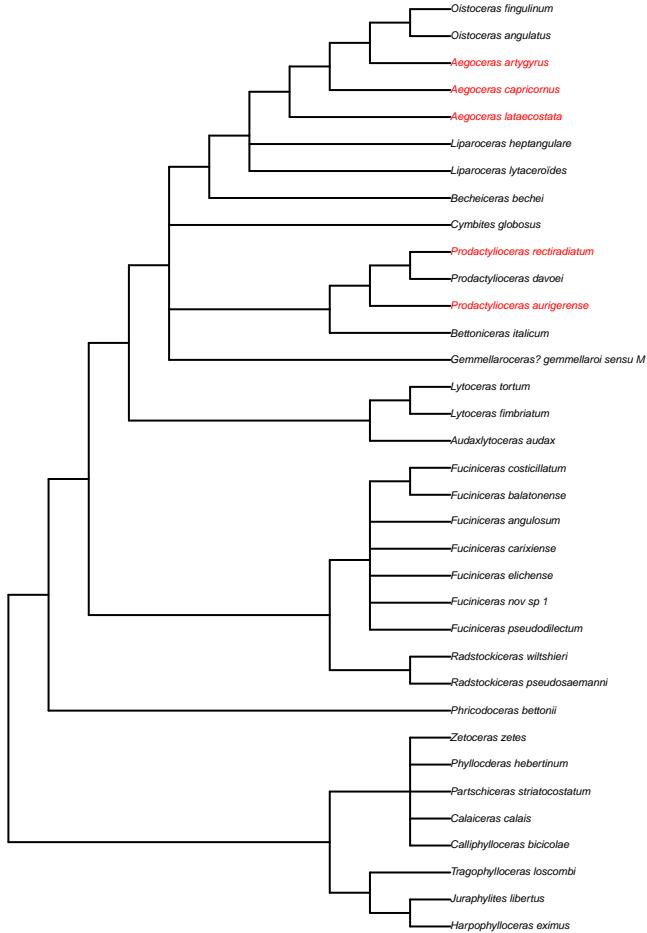
Sous-zone à Luridum



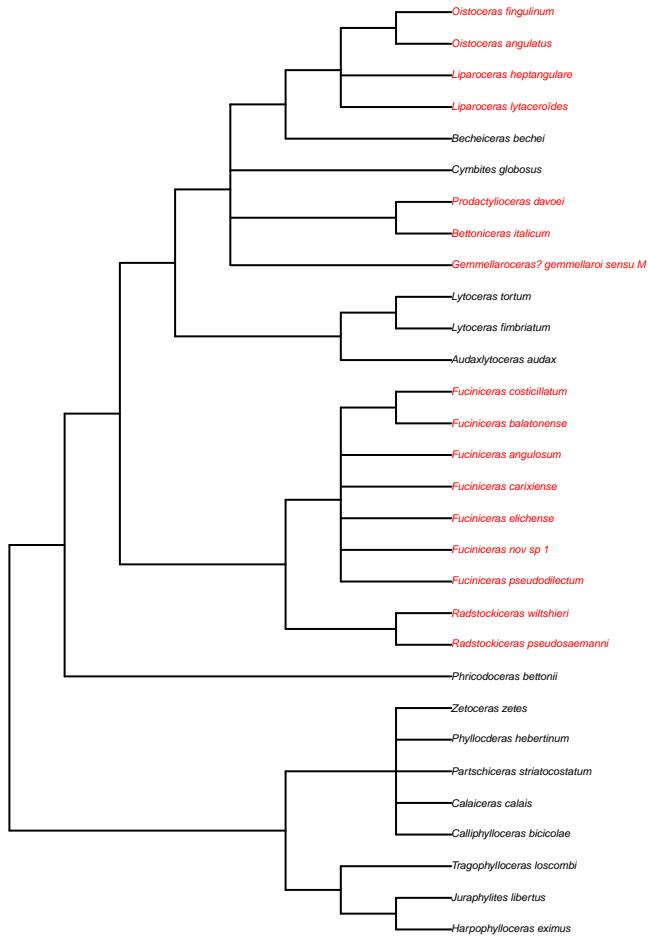
Sous-zone à Maculatum



Sous-zone à Capricornus



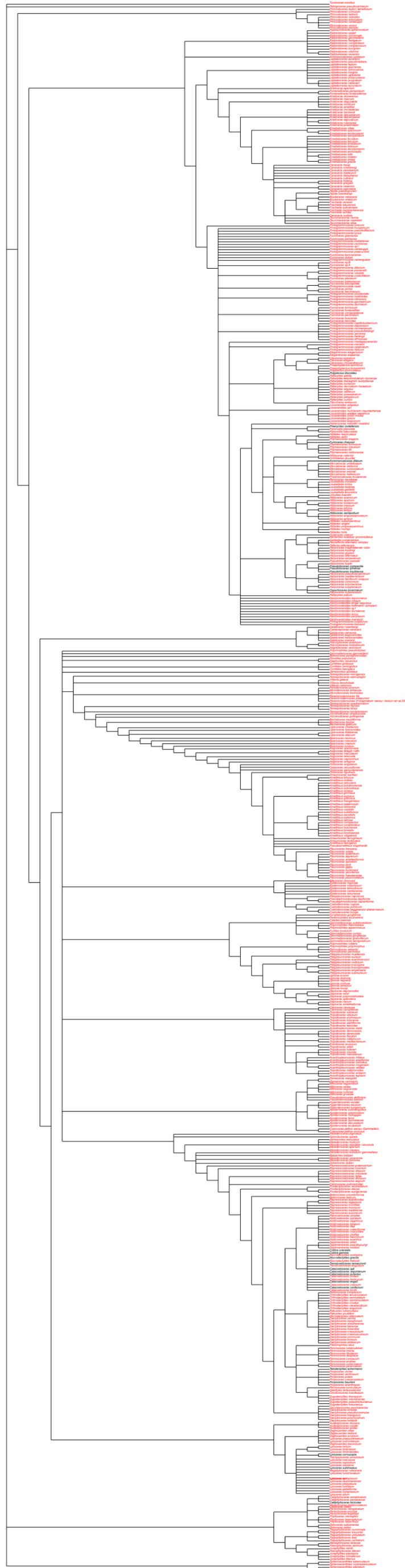
Sous-zone à Fugulinum



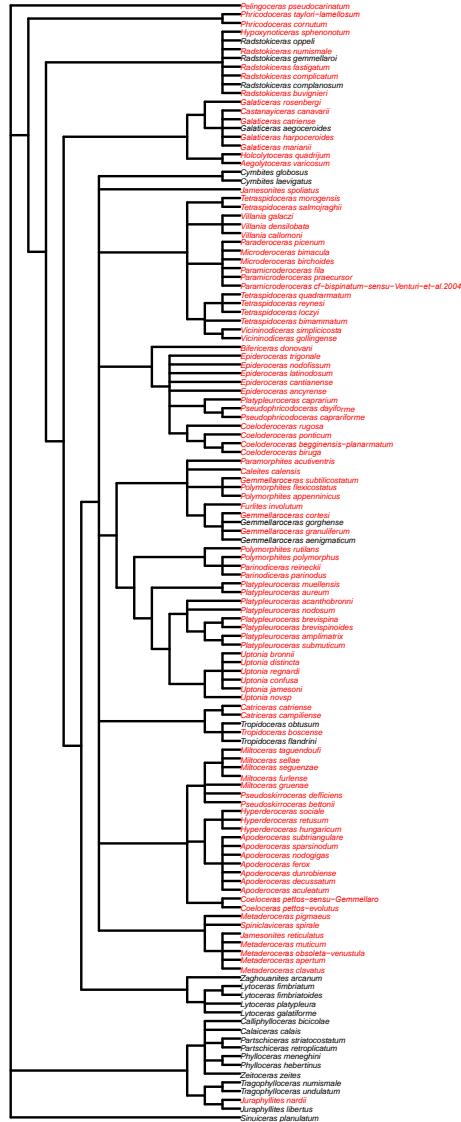
ANNEXE 3.2

Phylogénies utilisées pour le calcul de la
distribution phylogénétique des extinctions

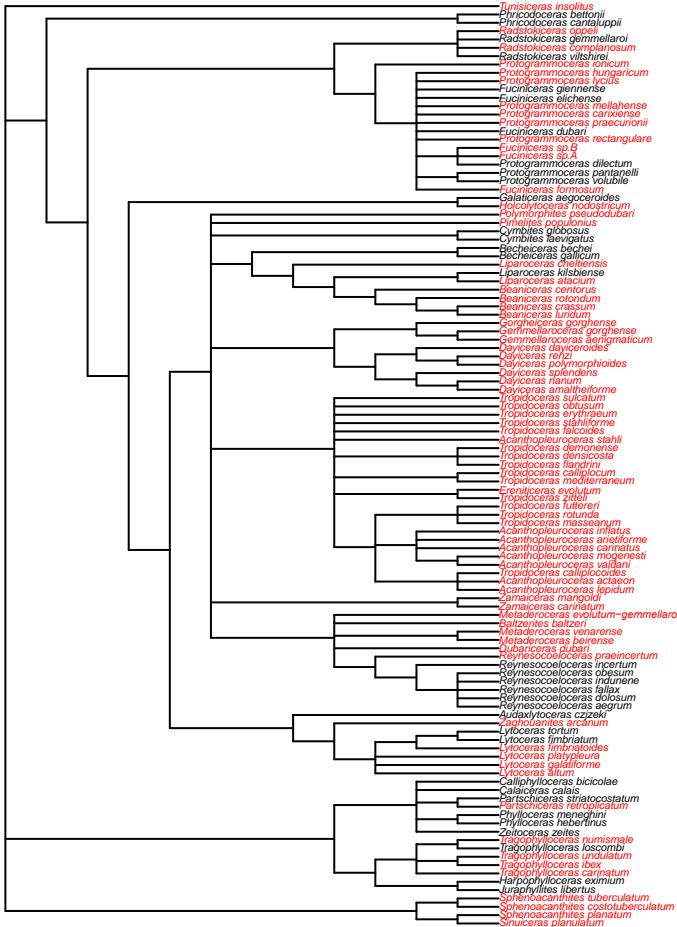
Intervalle du Pliensbachien-Toarcien



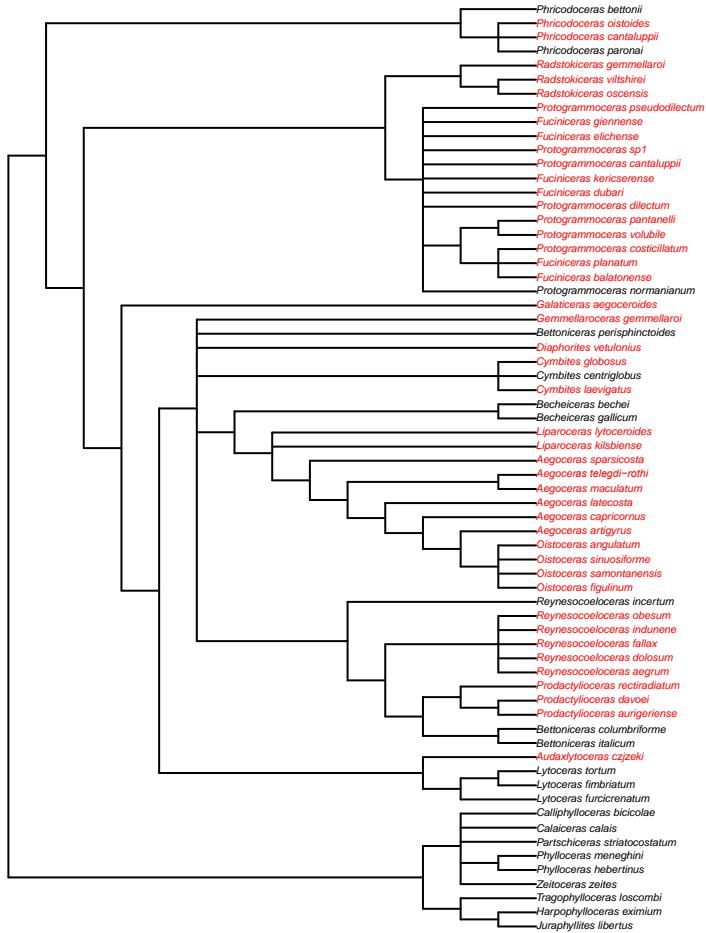
Zone à Jamesoni



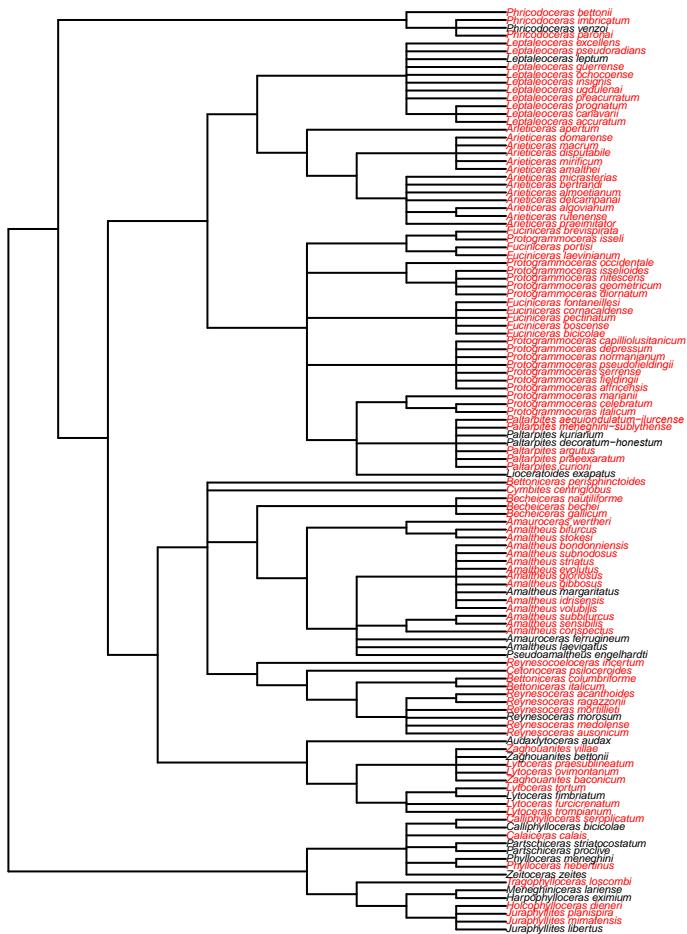
Zone à Ibex



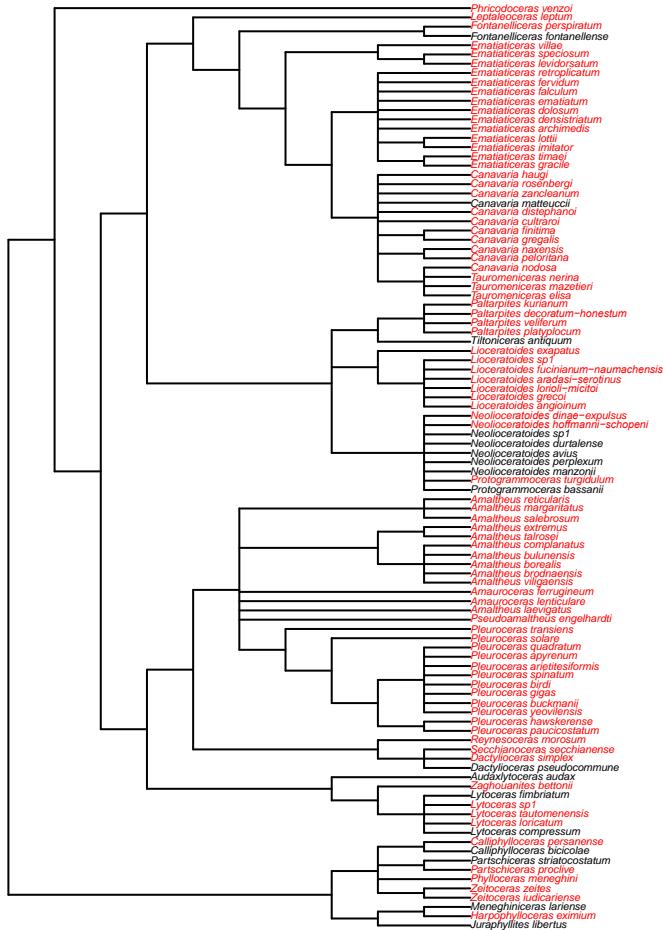
Zone à Davoei



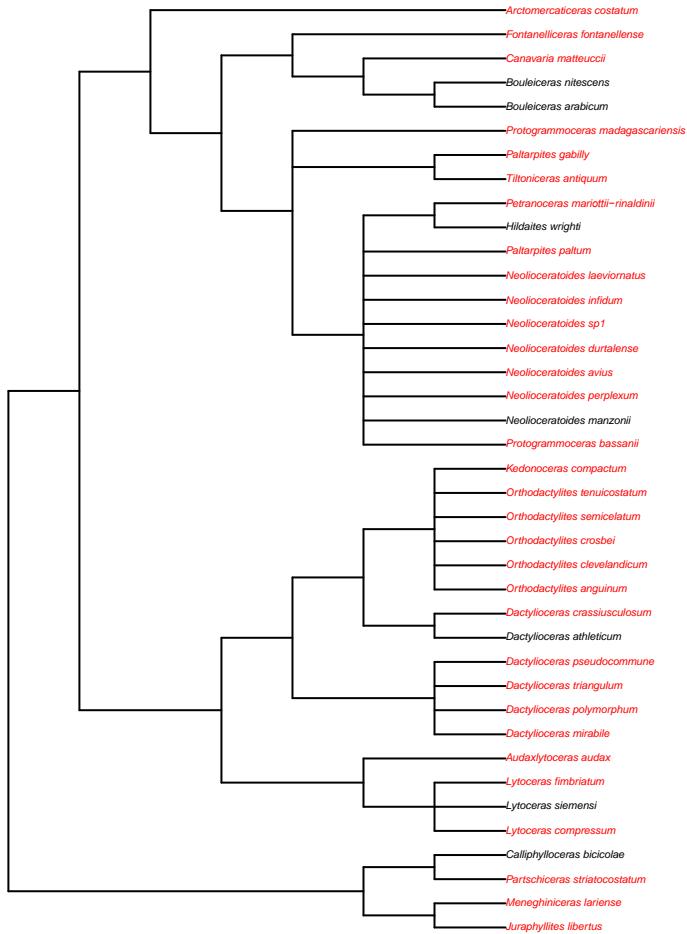
Zone à Margaritatus



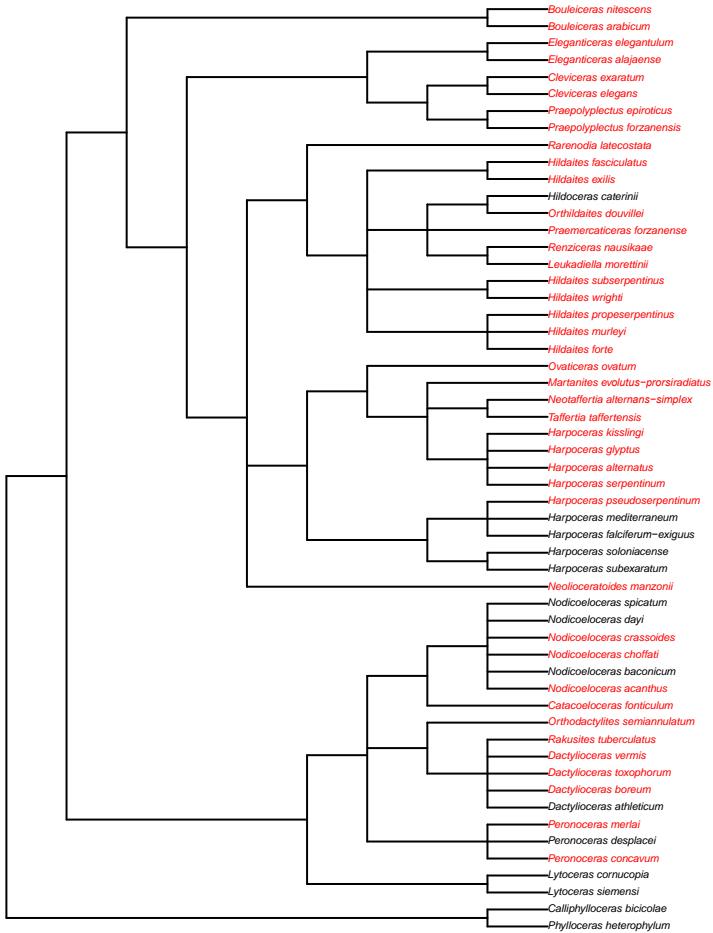
Zone à Spinatum



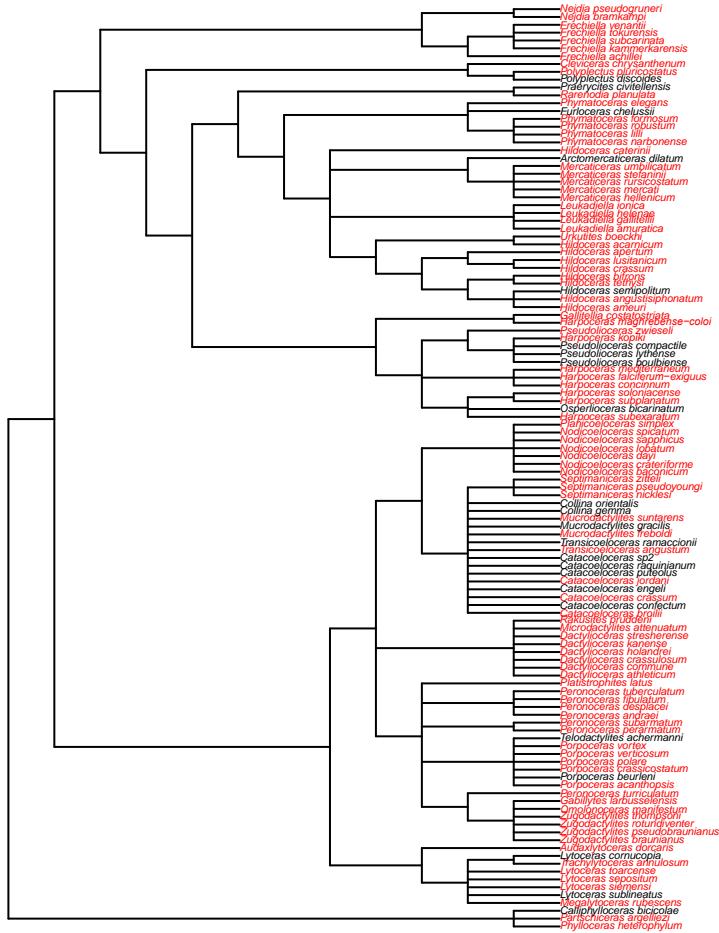
Zone à Tenuicostatum



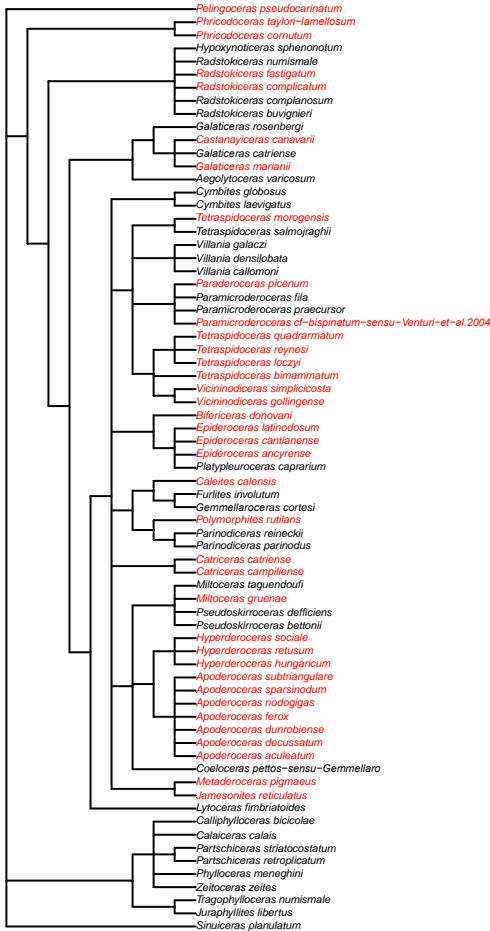
Zone à Serpentinum



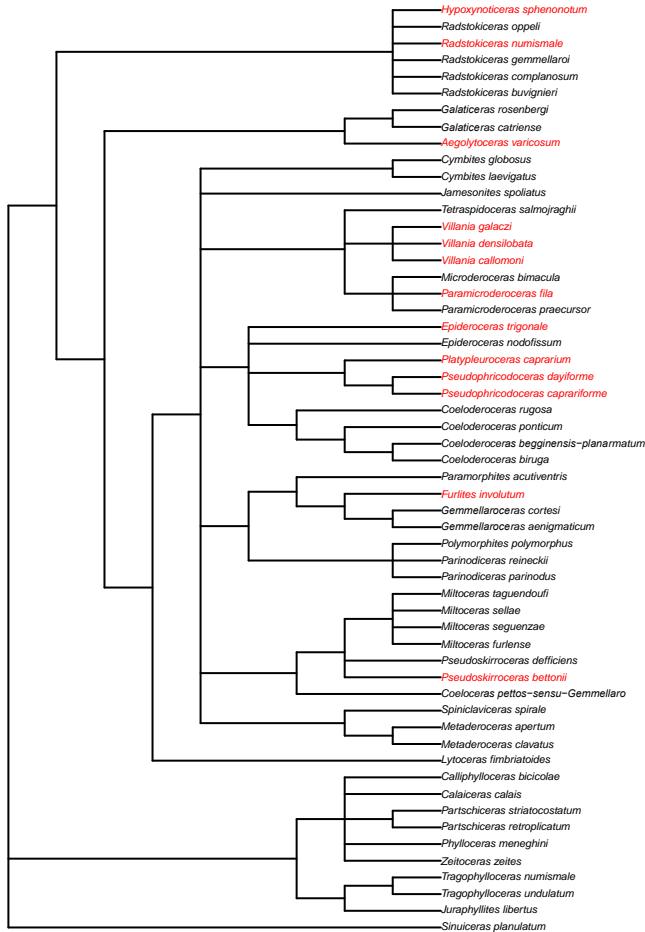
Zone à Bifrons



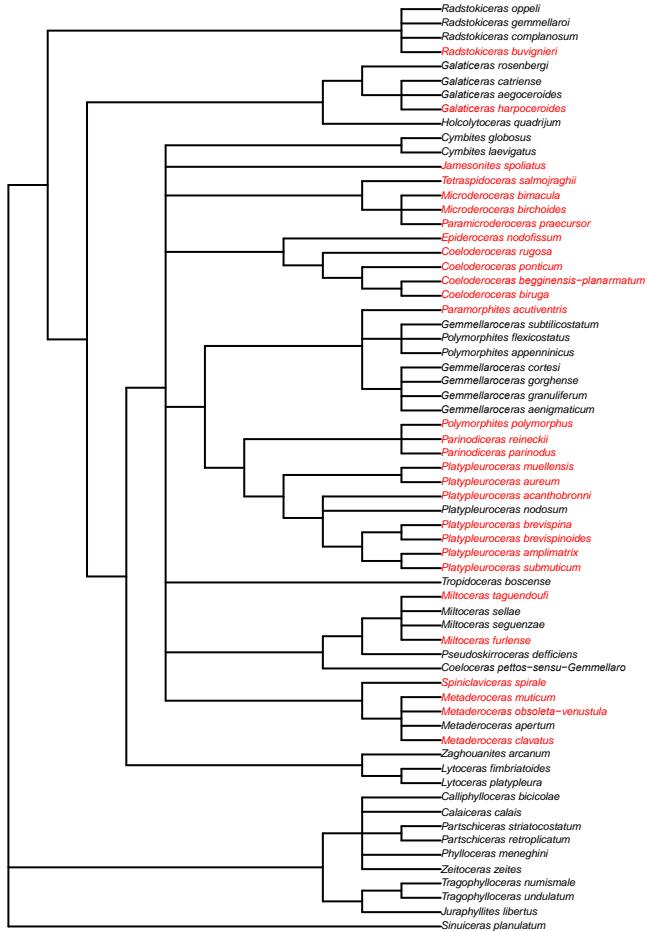
Sous-zone à Taylori



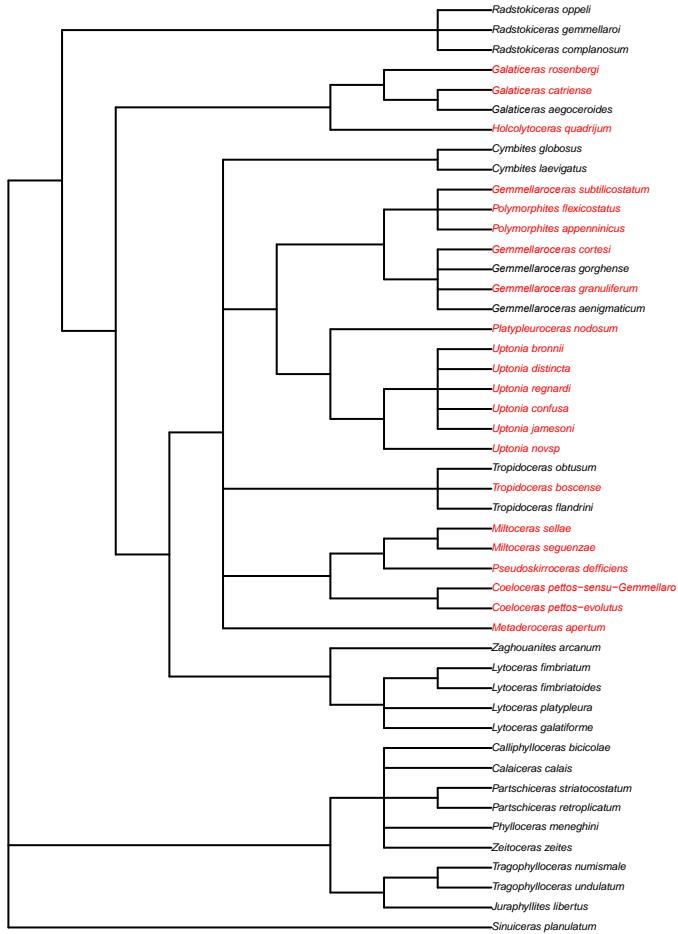
Sous-zone à Polymorphus



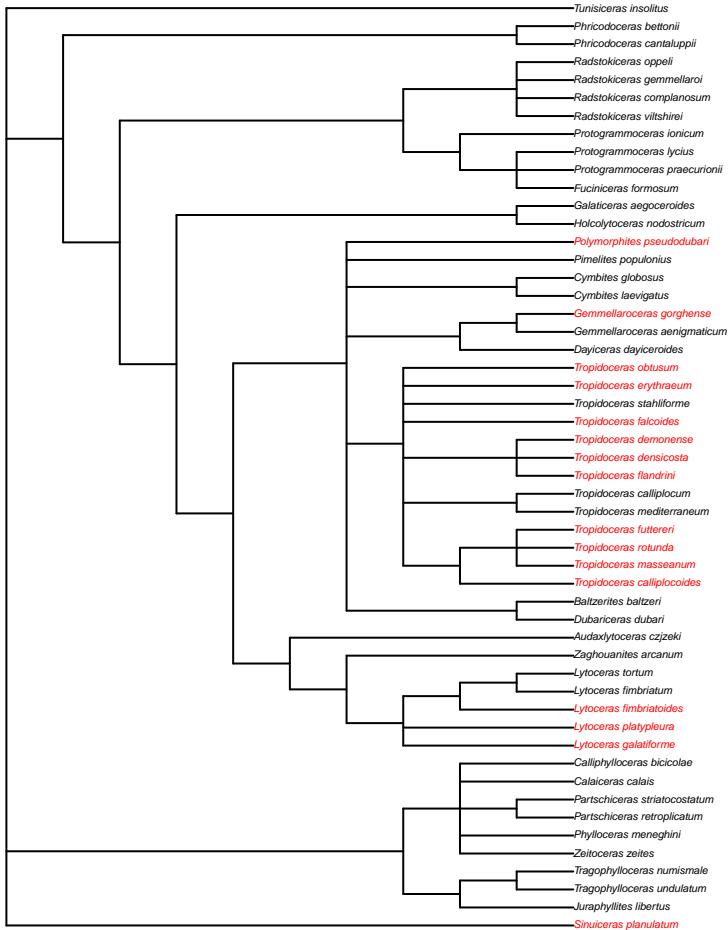
Sous-zone à Brevispina



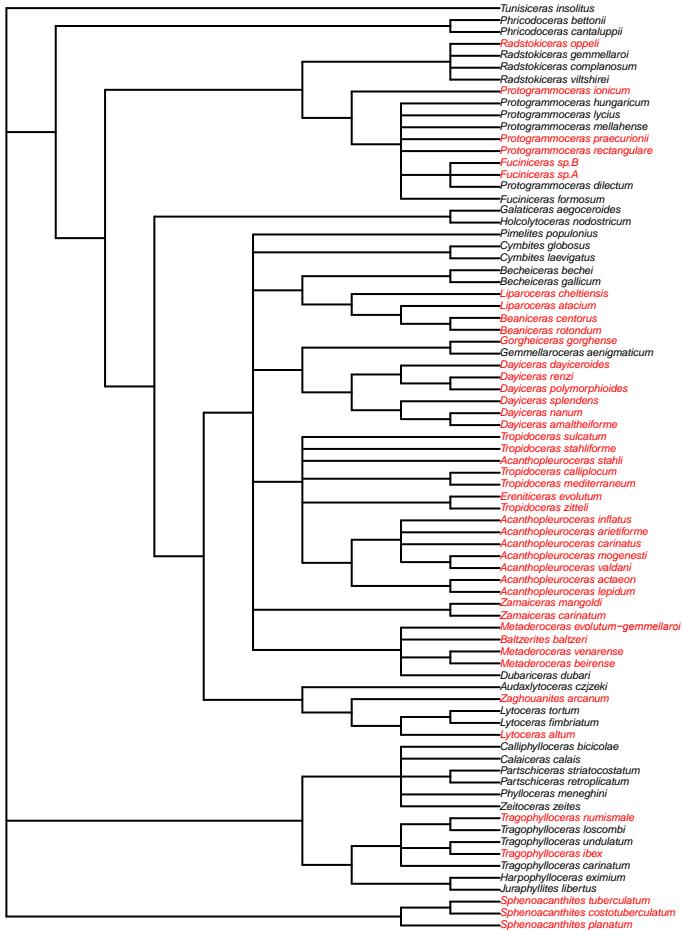
Sous-zone à Luridum



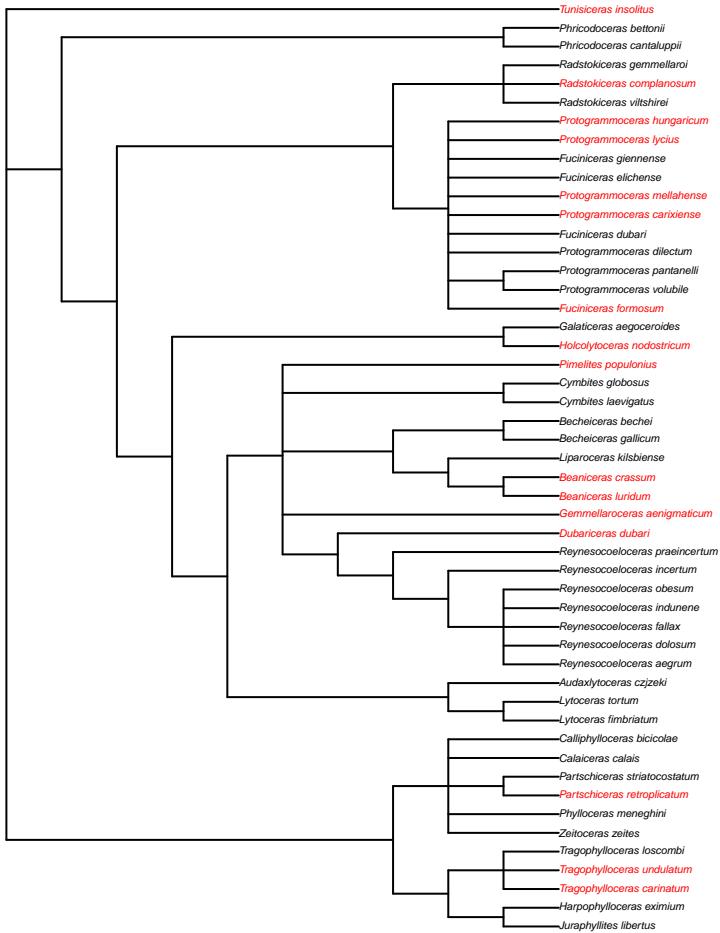
Sous-zone à Masseanum



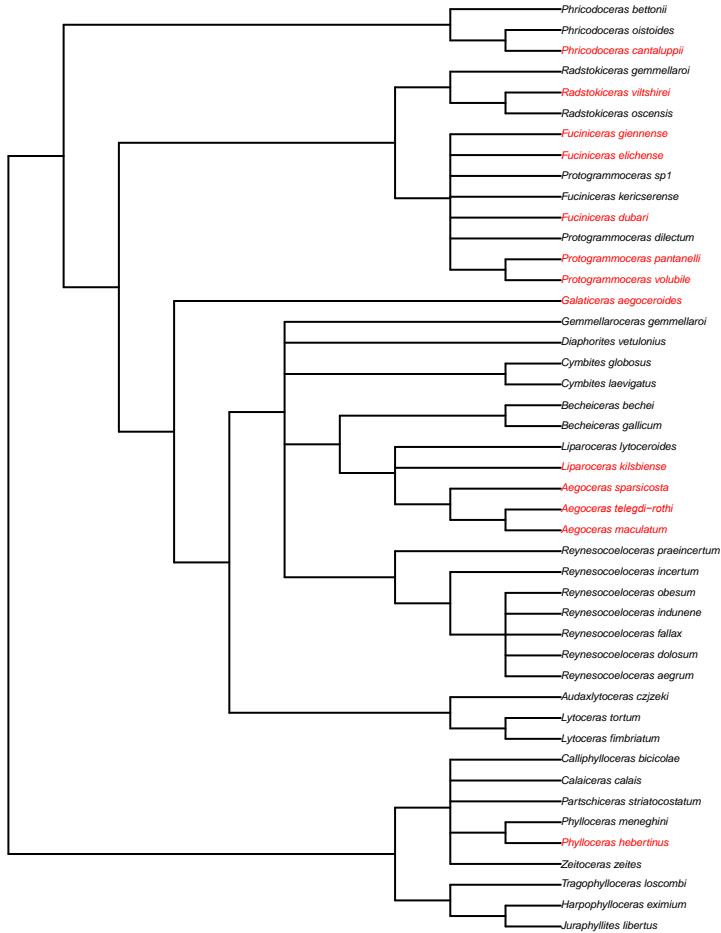
Sous-zone à Valdani



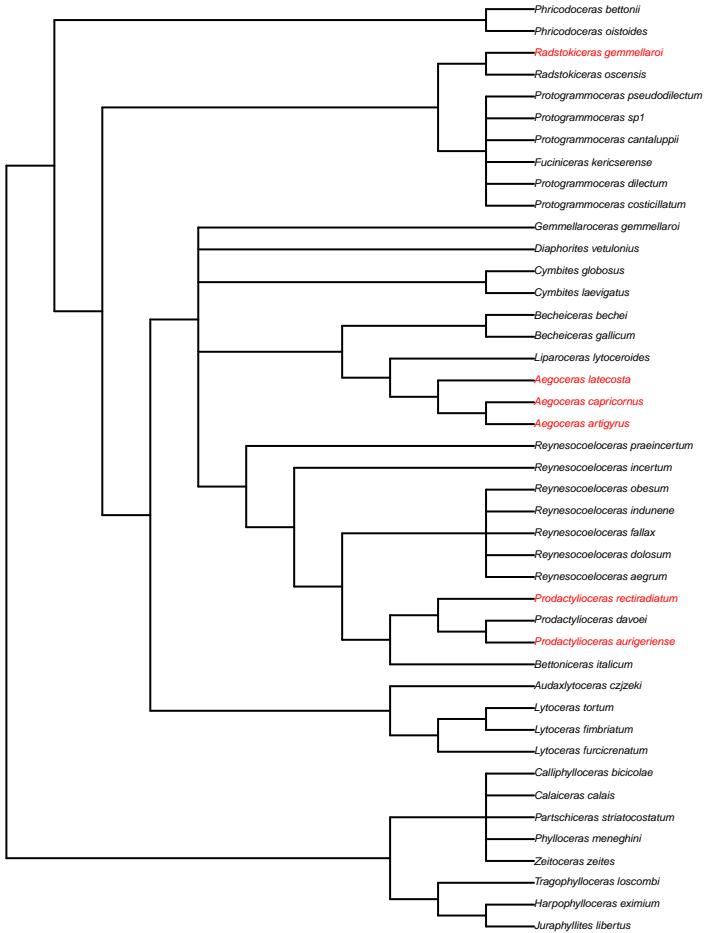
Sous-zone à Luridum



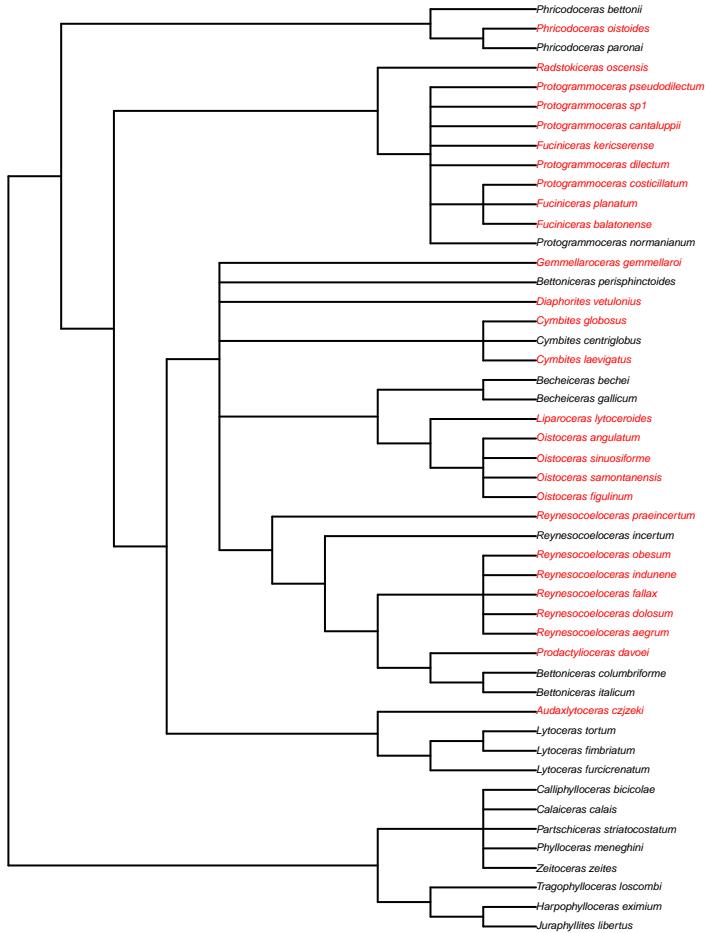
Sous-zone à Maculatum



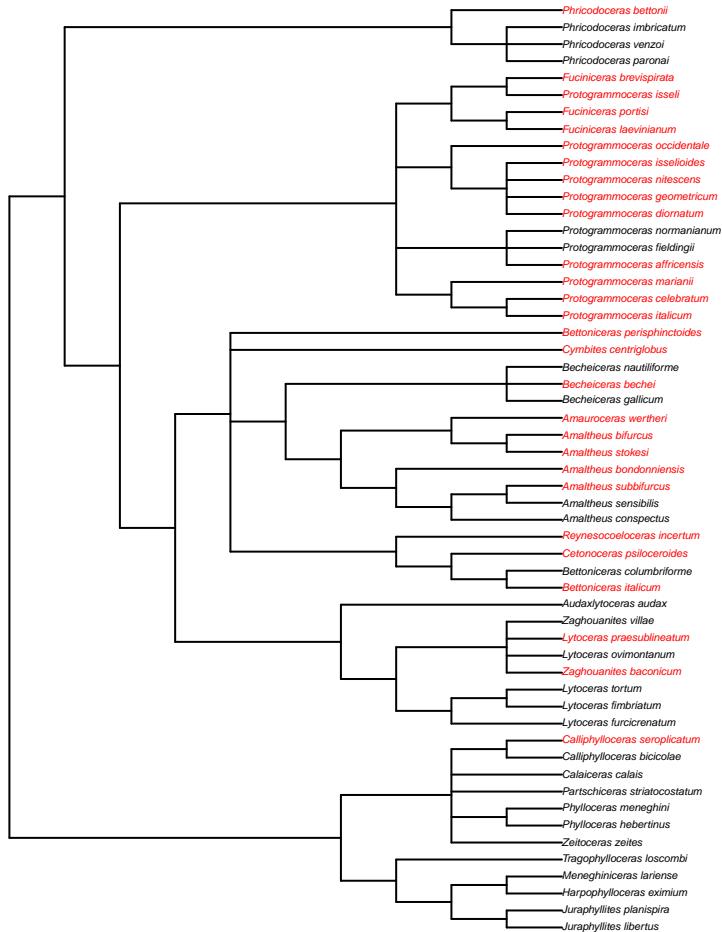
Sous-zone à Capricornus



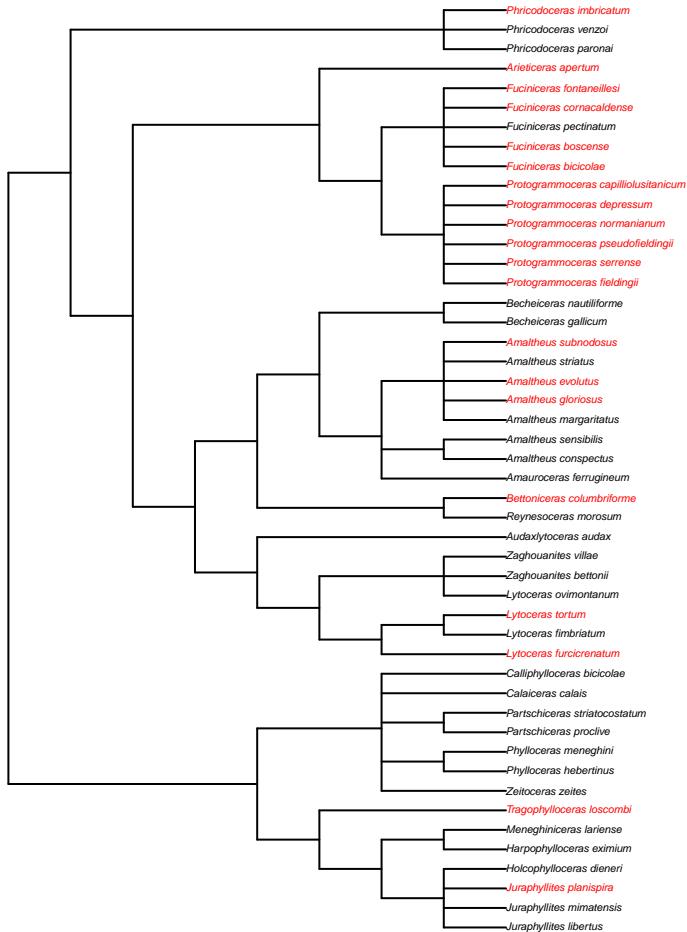
Sous-zone à Figulinum



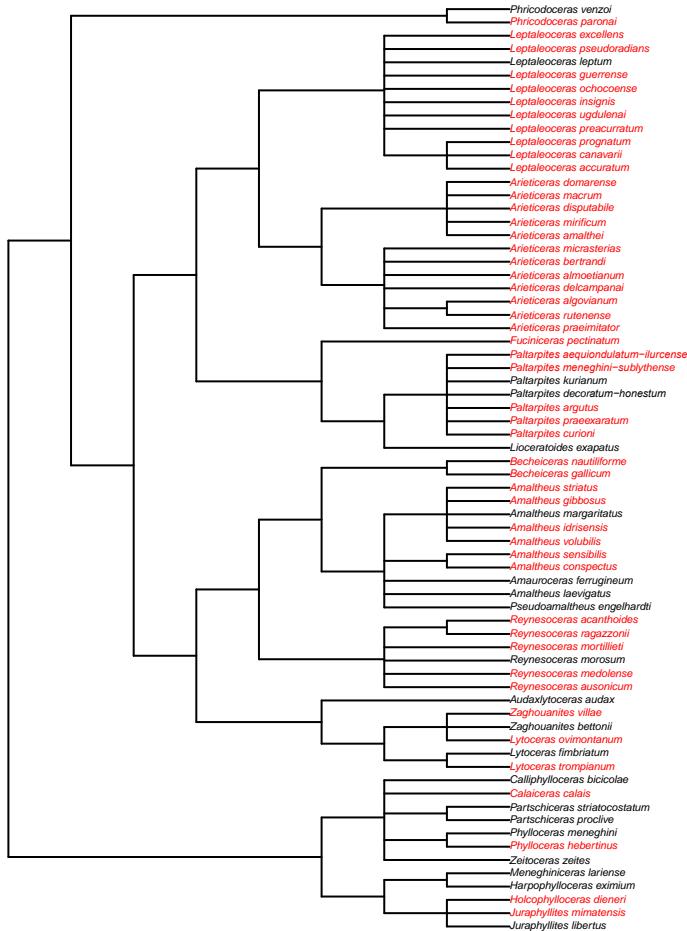
Sous-zone à Stokesi



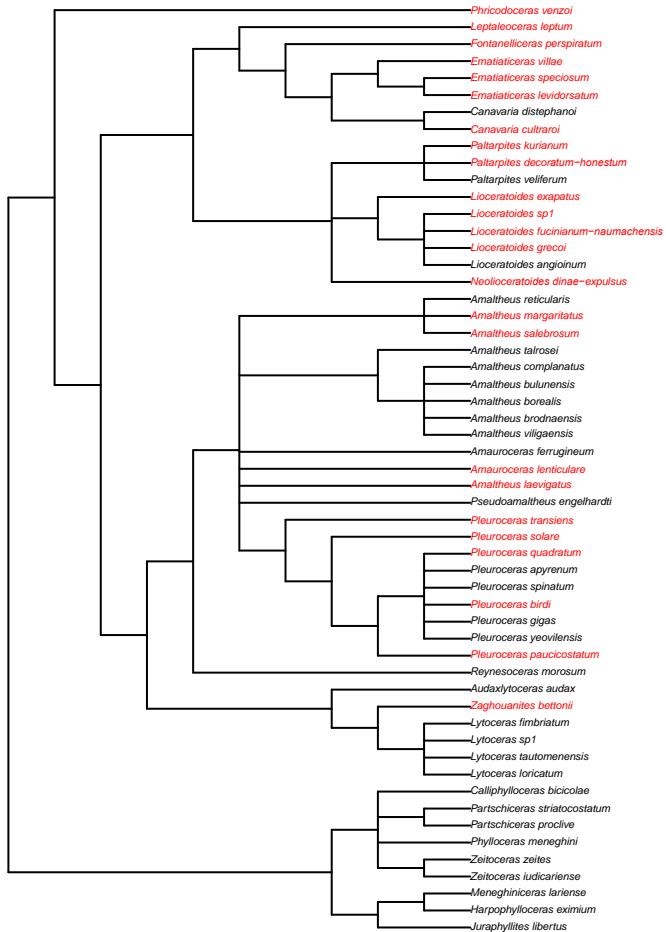
Sous-zone à Subnodosum



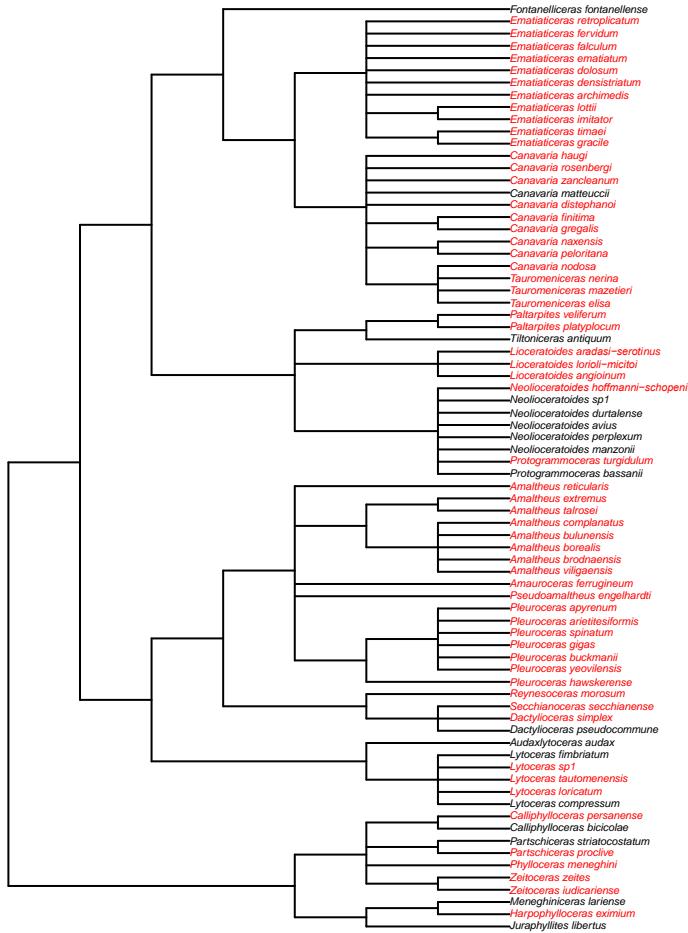
Sous-zone à Gibbosus



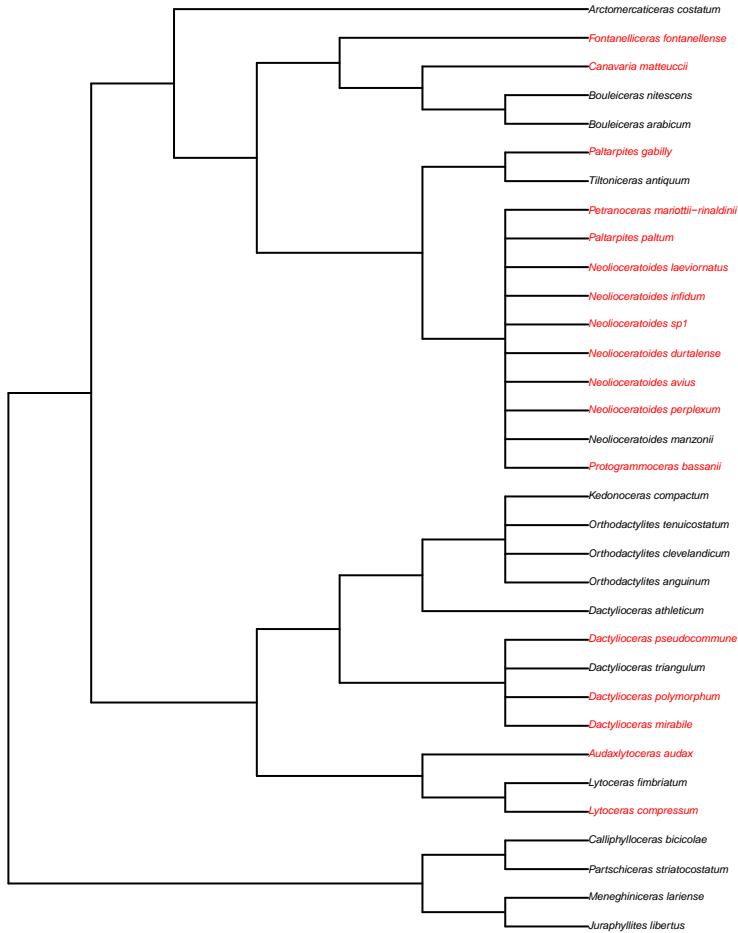
Sous-zone à Apyrenum



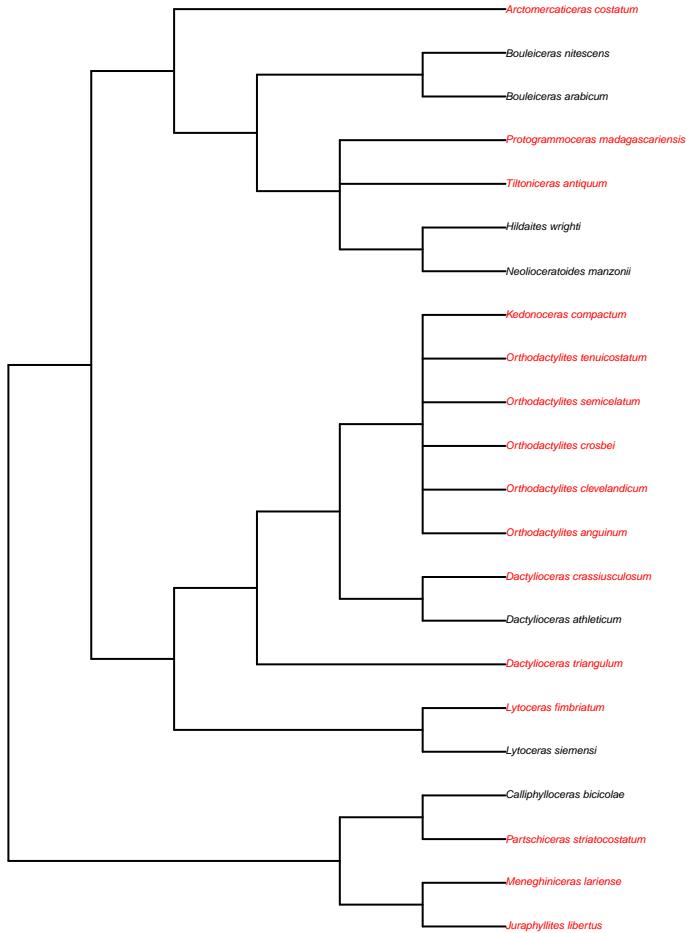
Sous-zone à Hawskerense



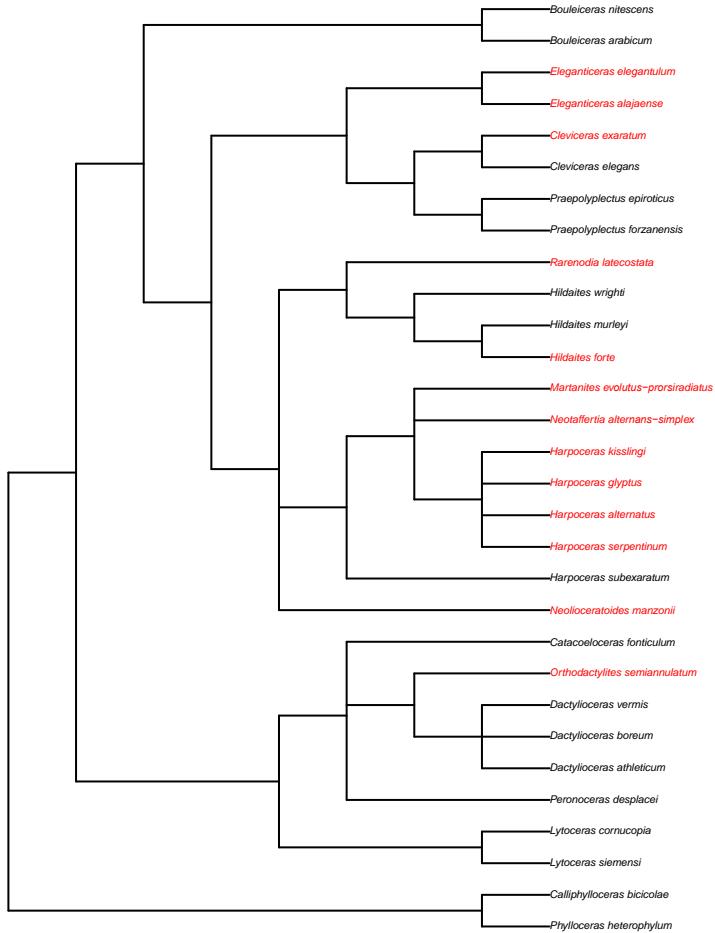
Sous-zone à Paltus



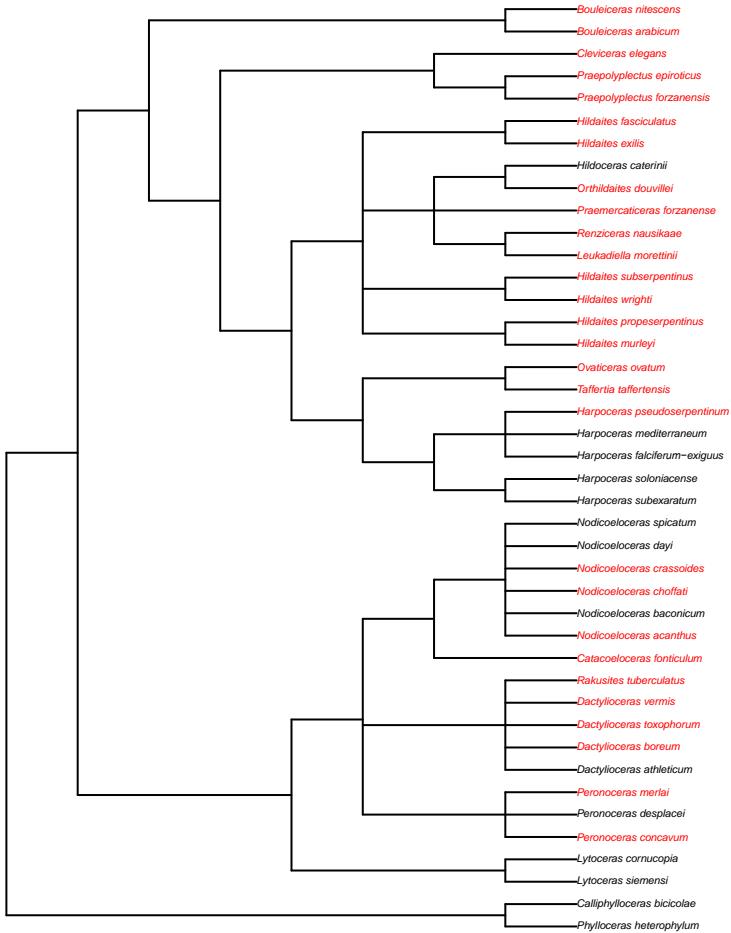
Sous-zone à Semicelatum



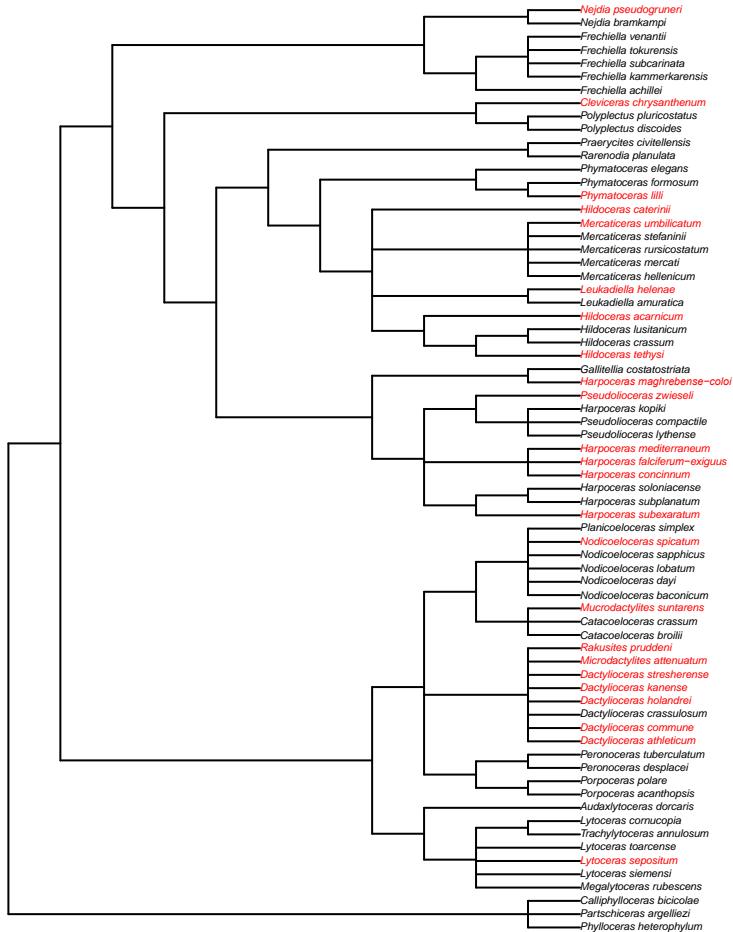
Sous-zone à *Elegantinum*



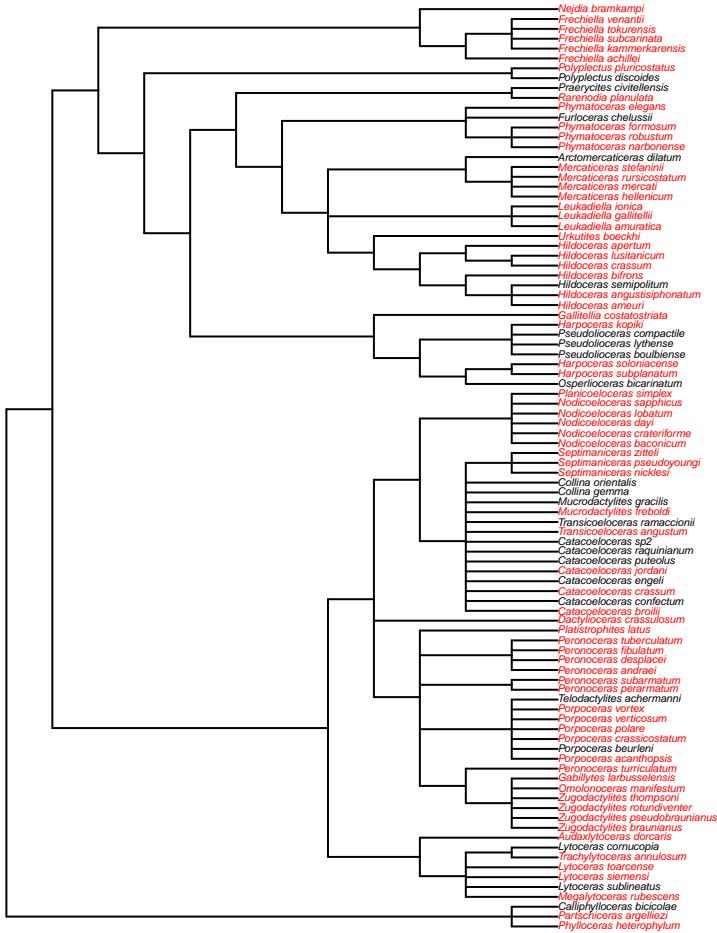
Sous-zone à Falciferum



Sous-zone à Sublevisioni



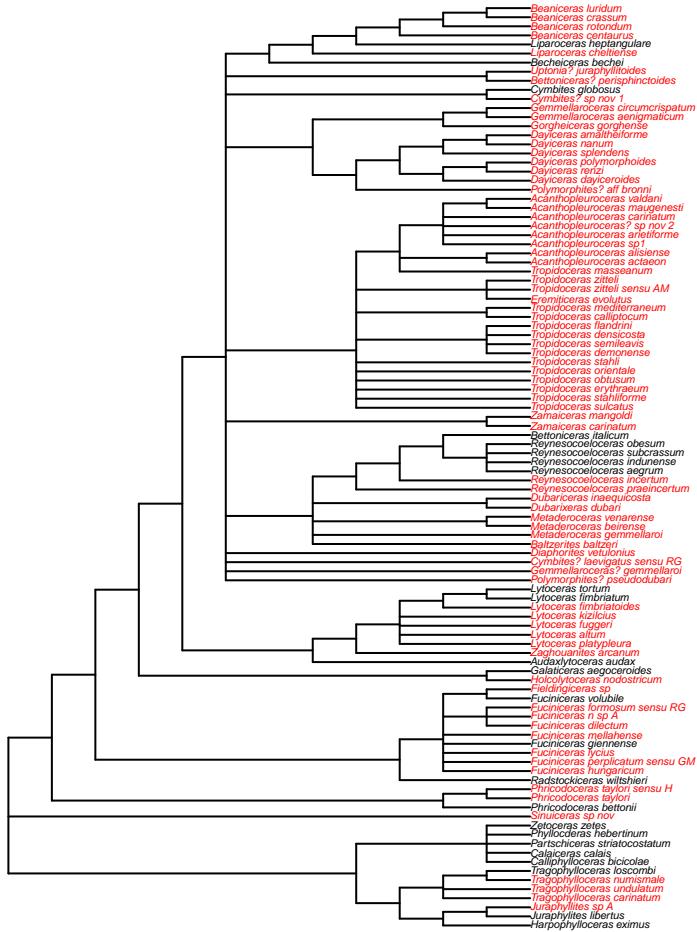
Sous-zone à Bifrons



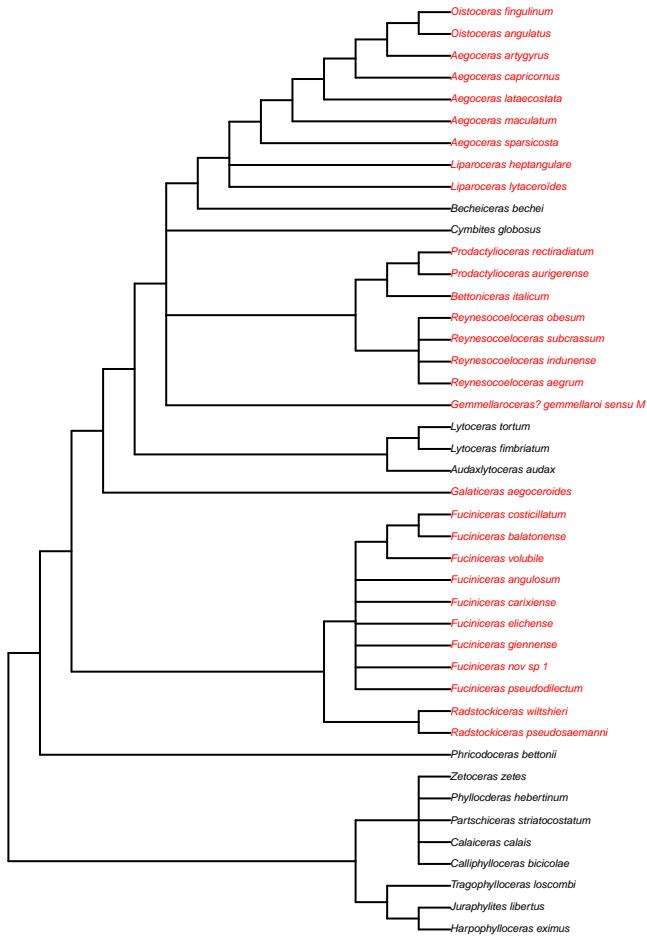
ANNEXE 4

Phylogénies utilisées pour calculer la distribution phylogénétique des extinctions sans les espèces indices.

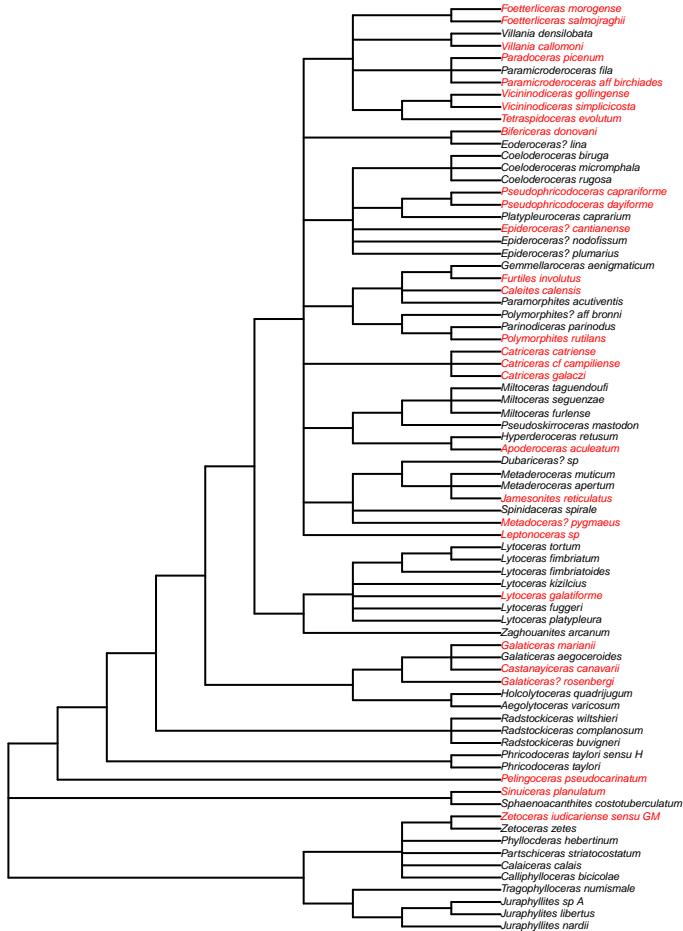
Zone à Ibex



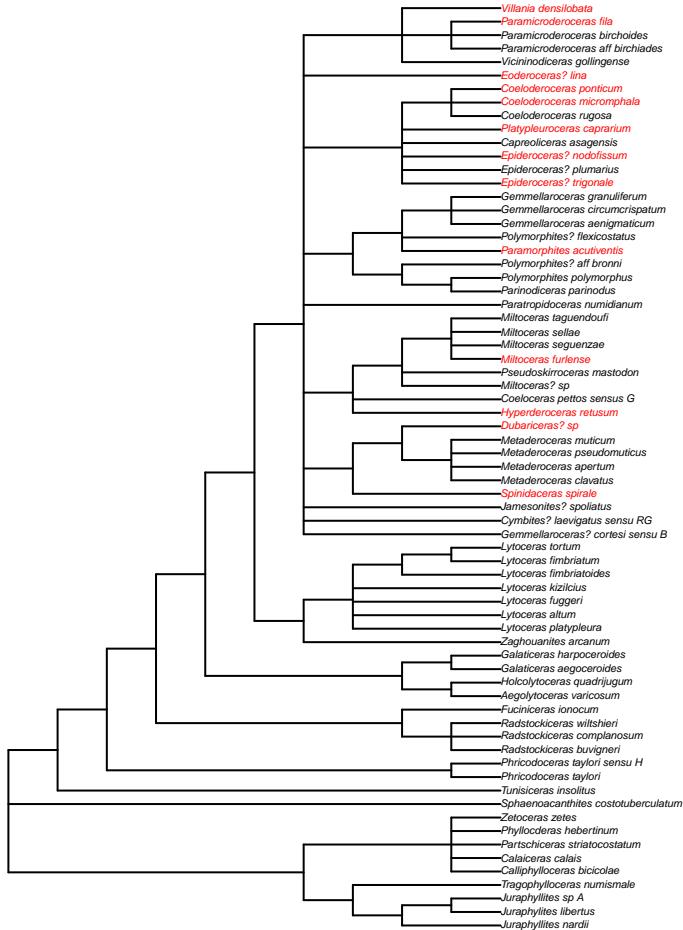
Zone à Davoei



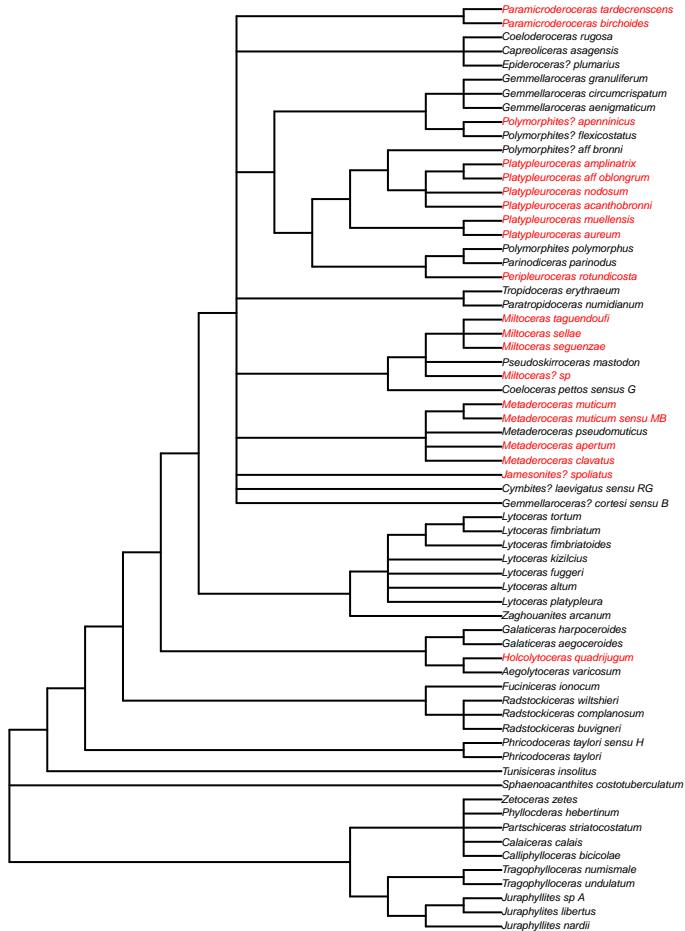
Sous-zone à Taylori



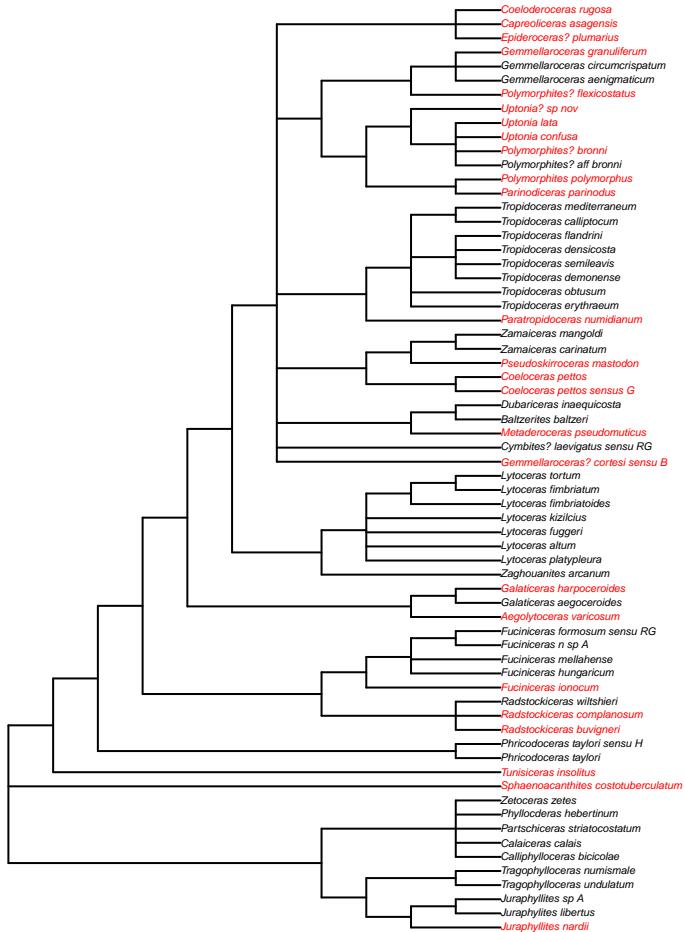
Sous-zone à Polymorphus



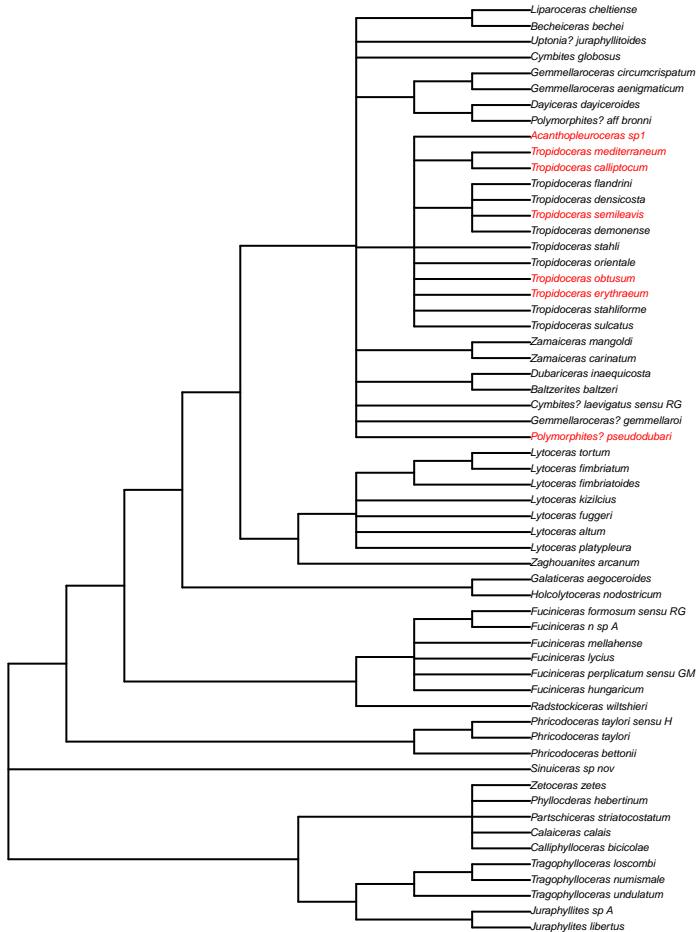
Sous-zone à Brevispina



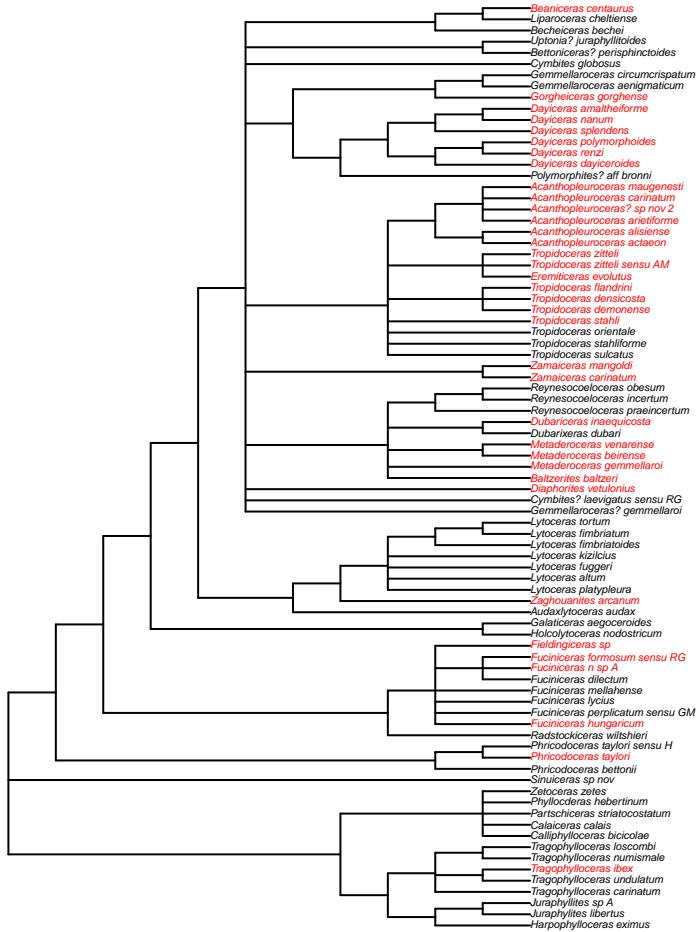
Sous-zone à Jamesoni



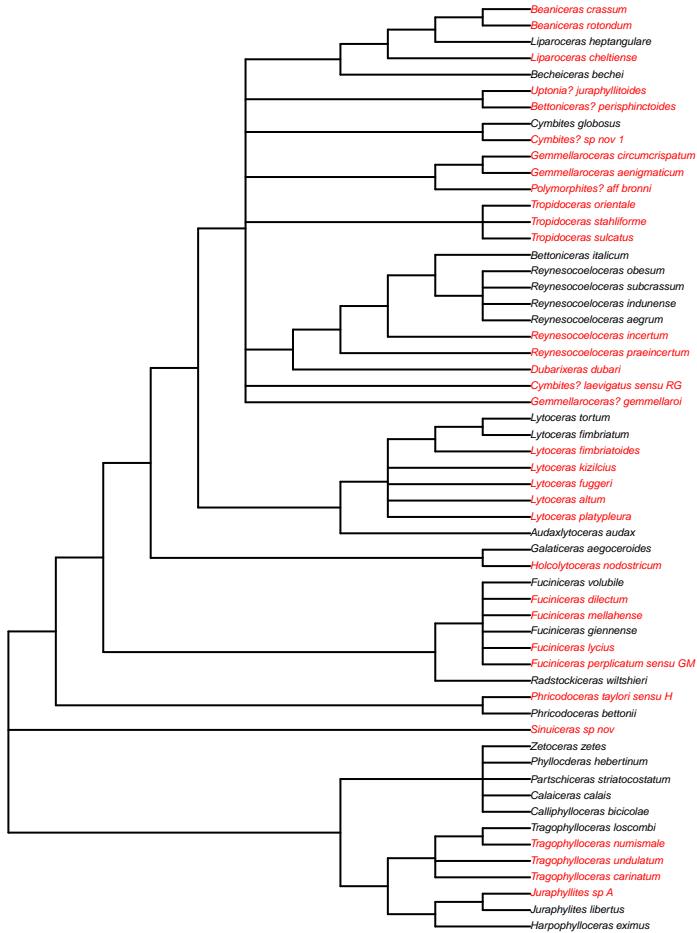
Sous-zone à Masseanum



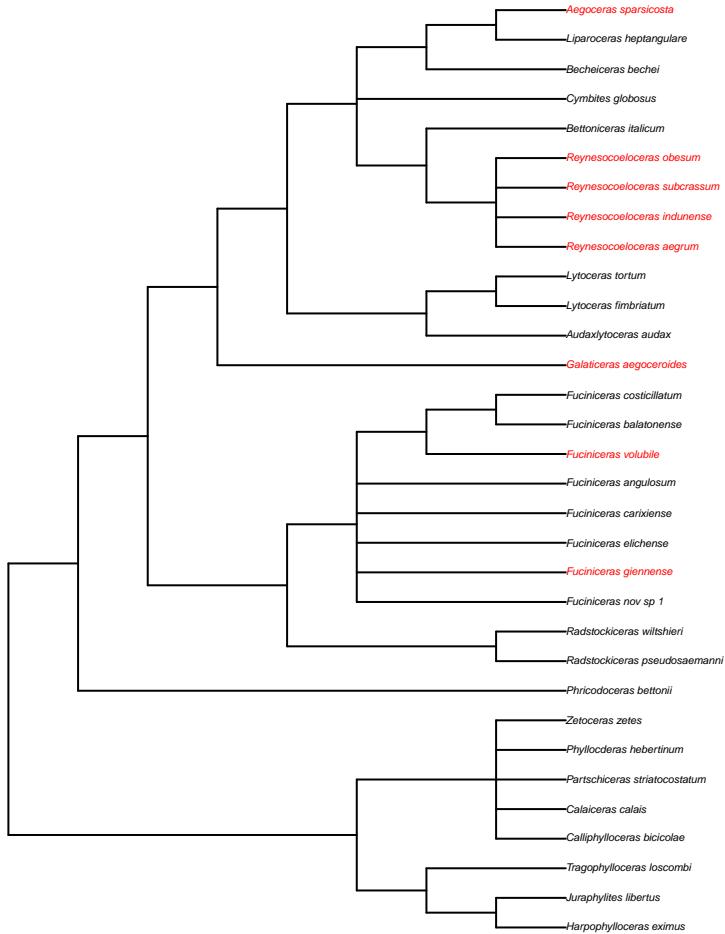
Sous-zone à Valdani



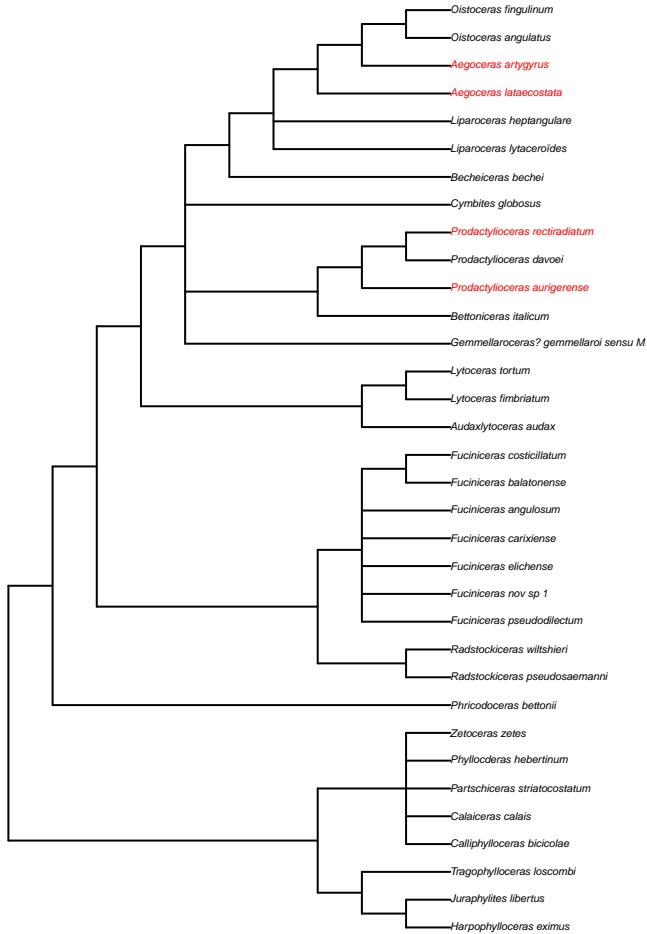
Sous-zone à Luridum



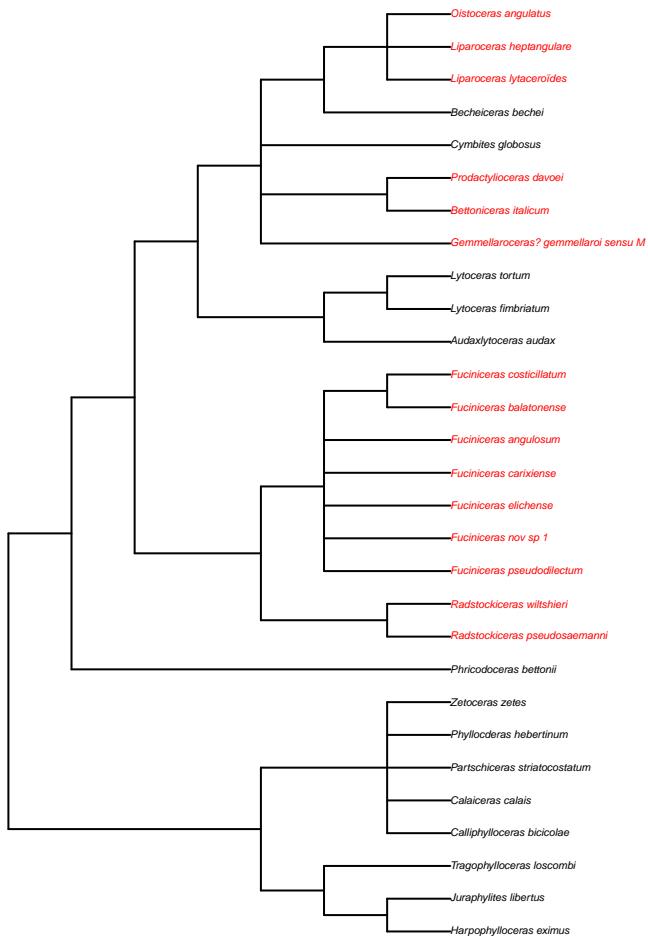
Sous-zone à Maculatum



Sous-zone à Capricornus



Sous-zone à Figulinum



ANNEXE 5

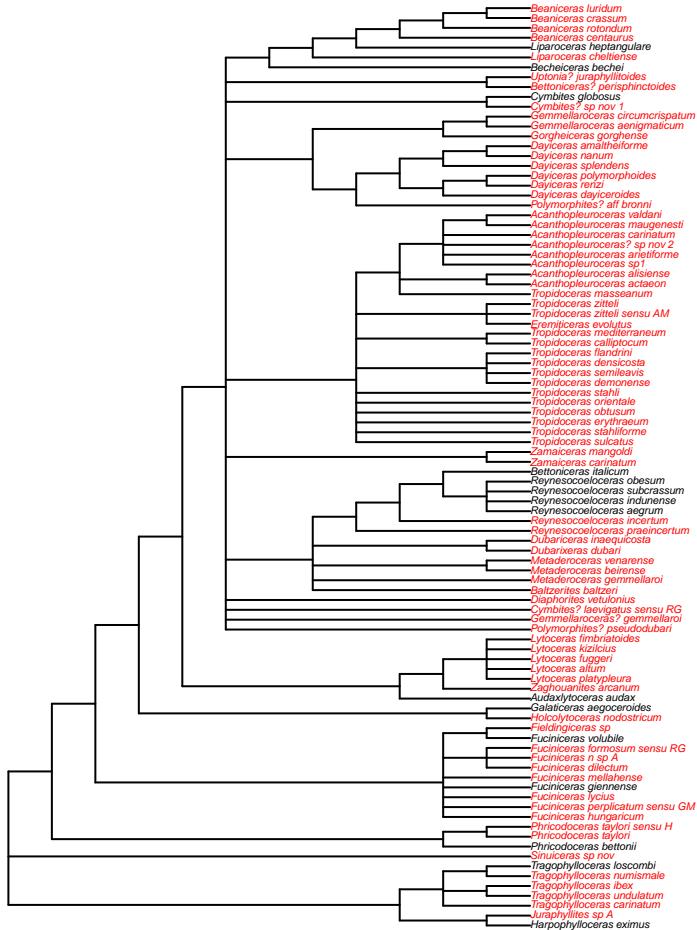
Phylogénies utilisées dans l'étude sur
l'influence des durées de vie

ANNEXE 5.1

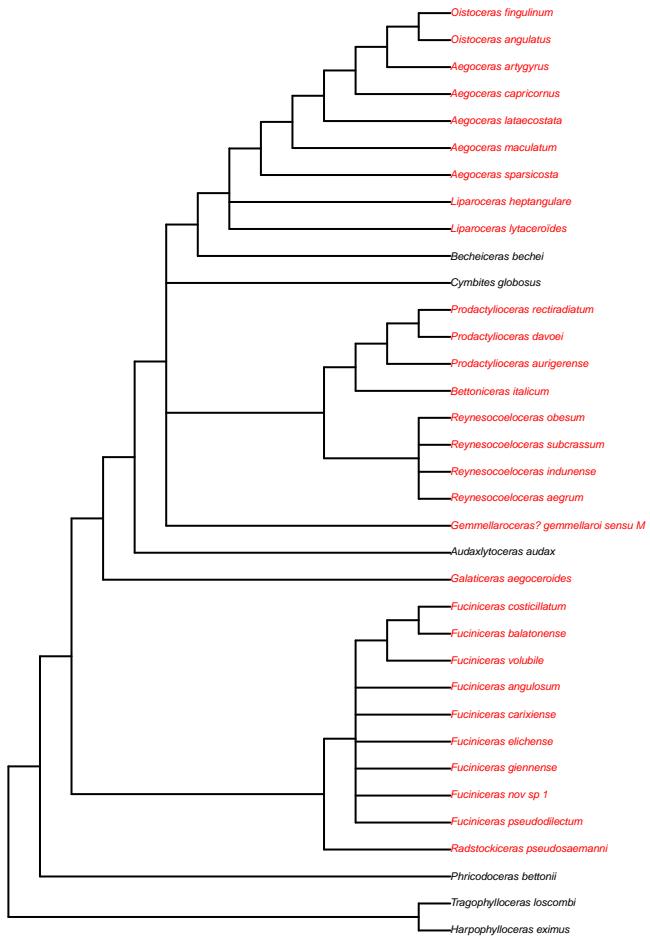
Phylogénies utilisées dans l'étude sur l'influence des durées de vie

Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des extinctions sans les espèces à longue durée de vie.

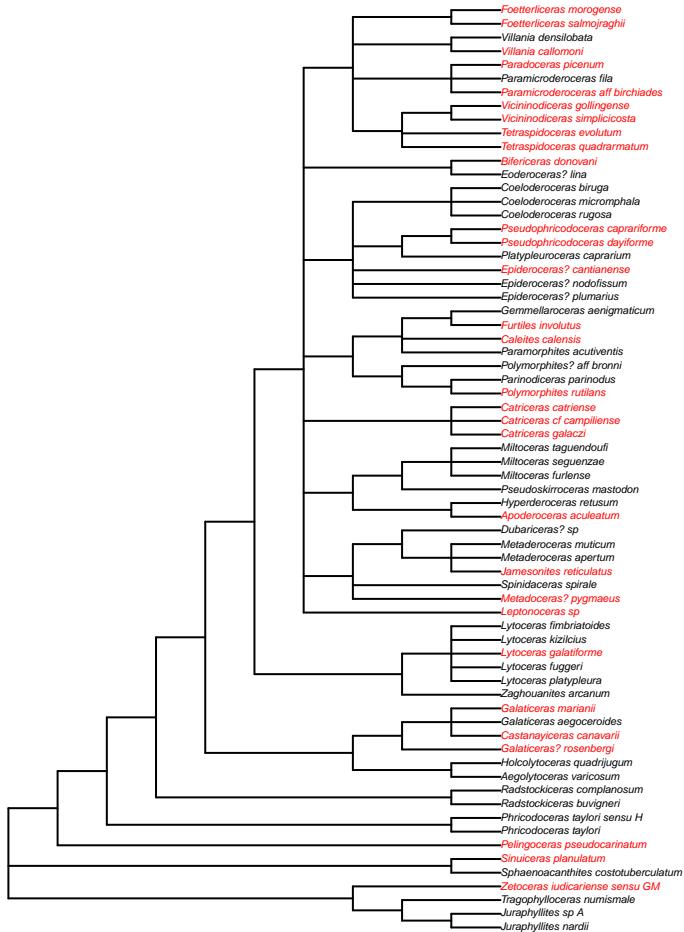
Zone à Ibx



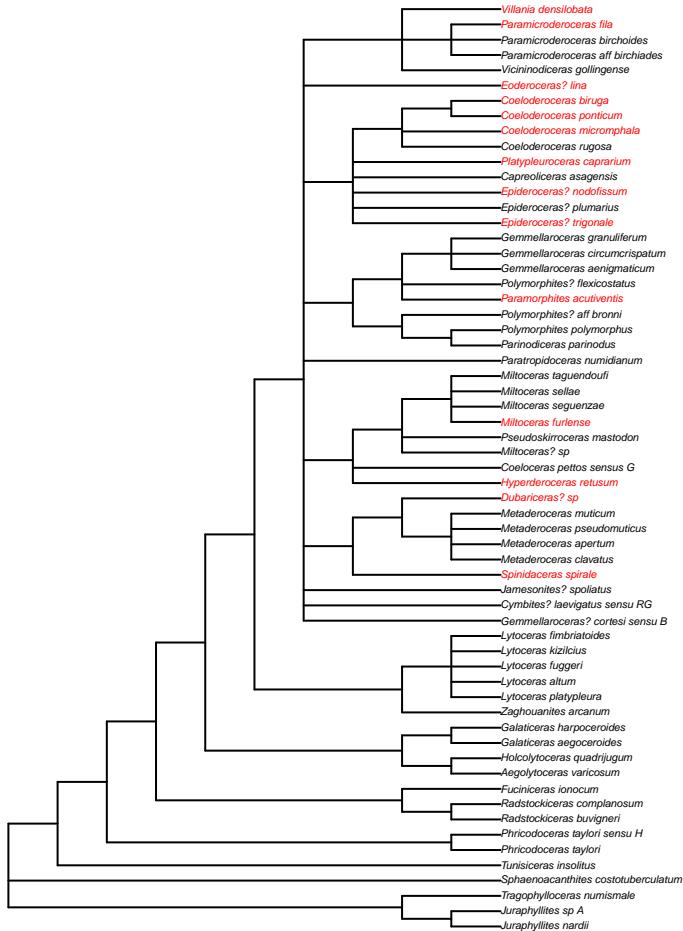
Zone à Davoei



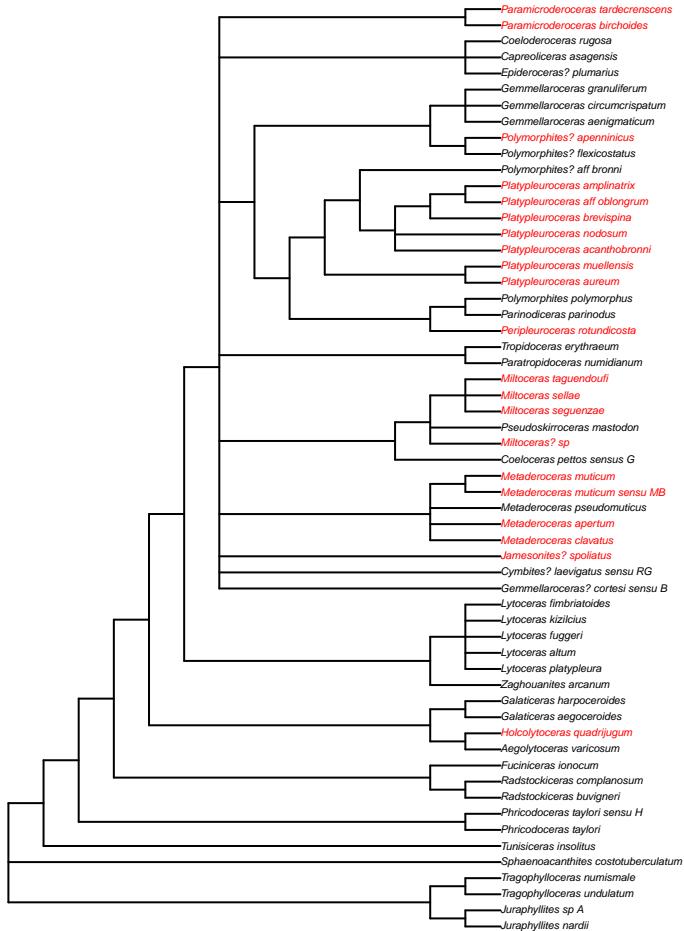
Sous-zone à Taylori



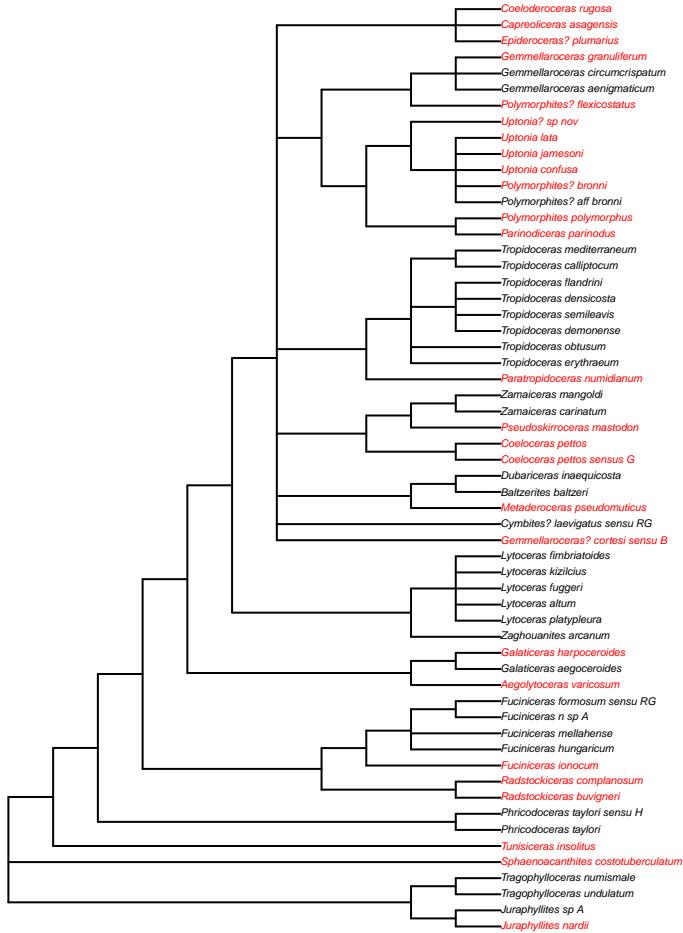
Sous-zone à Polymorphus



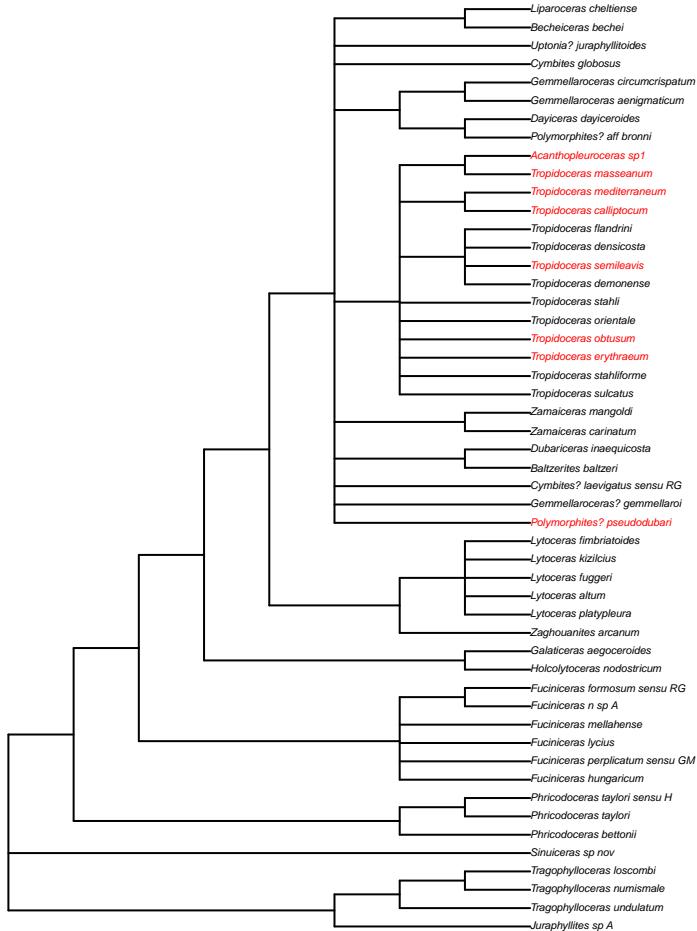
Sous-zone à Brevispina



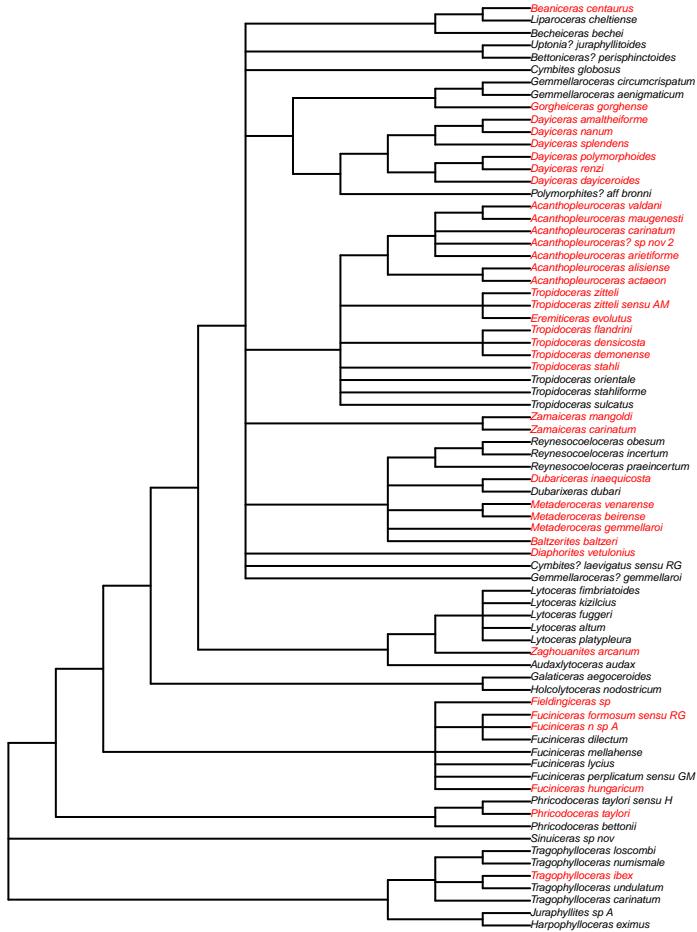
Sous-zone à Jamesoni



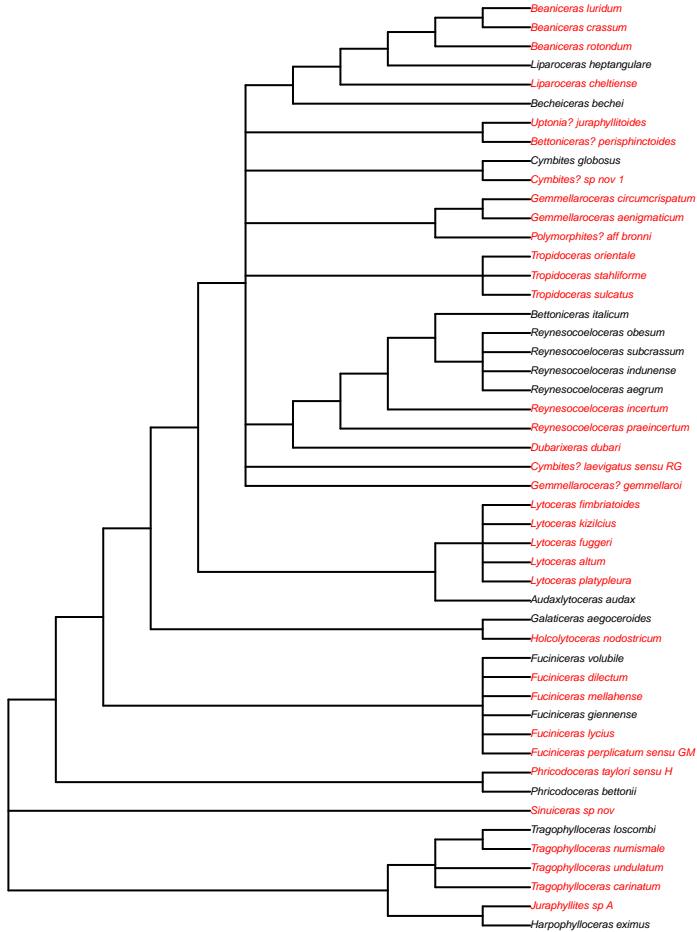
Sous-zone à Masseanum



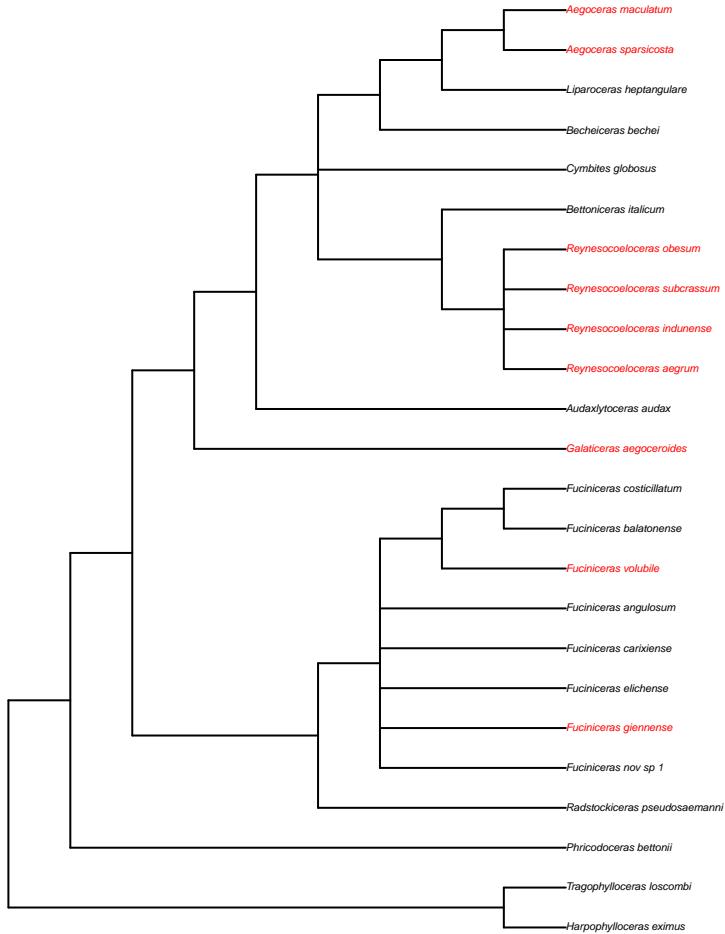
Sous-zone à Valdani



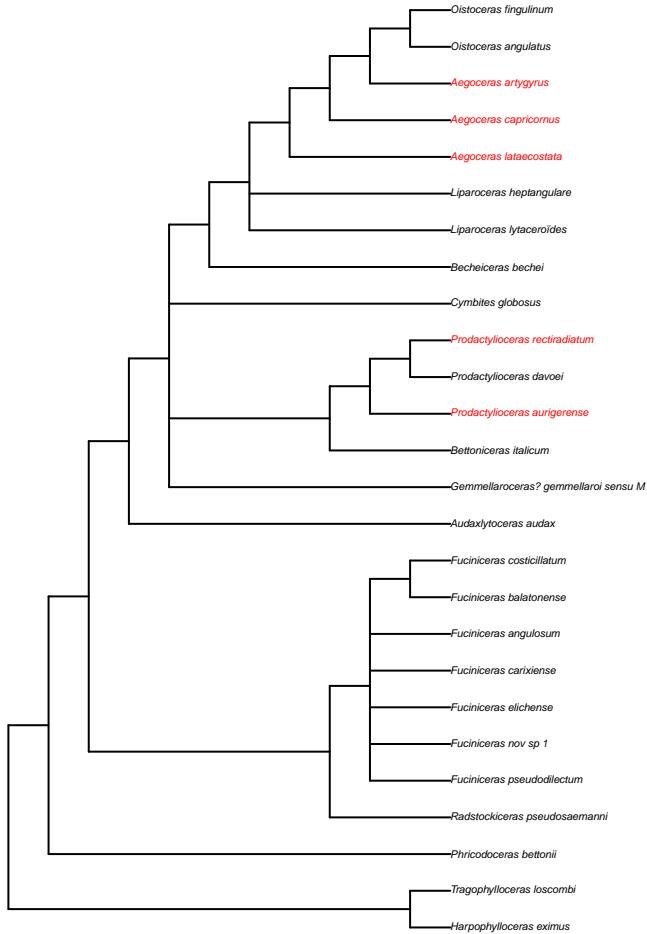
Sous-zone à Luridum



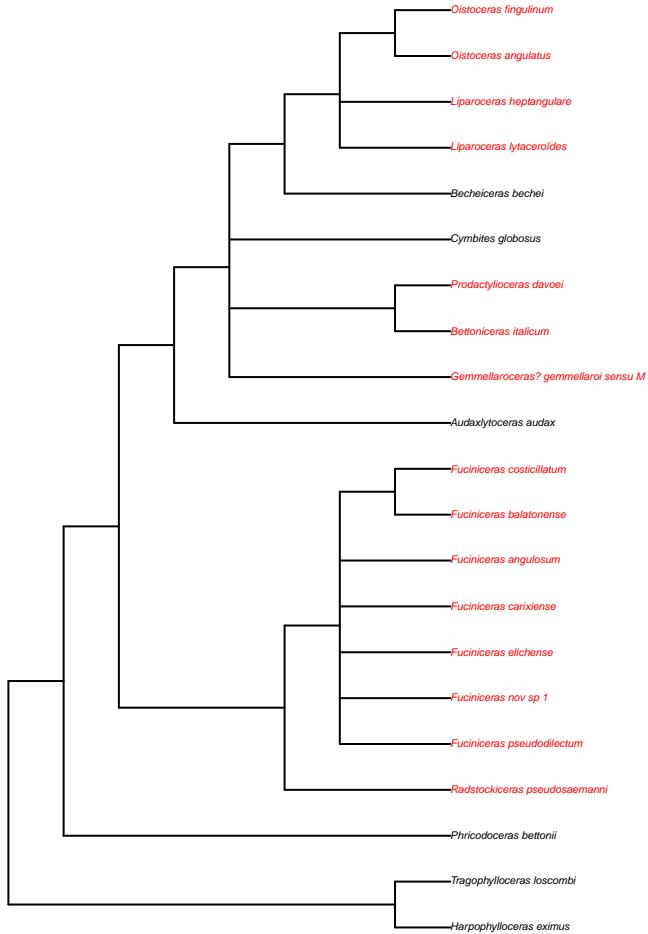
Sous-zone à Maculatum



Sous-zone à Capricornus



Sous-zone à Figulinum

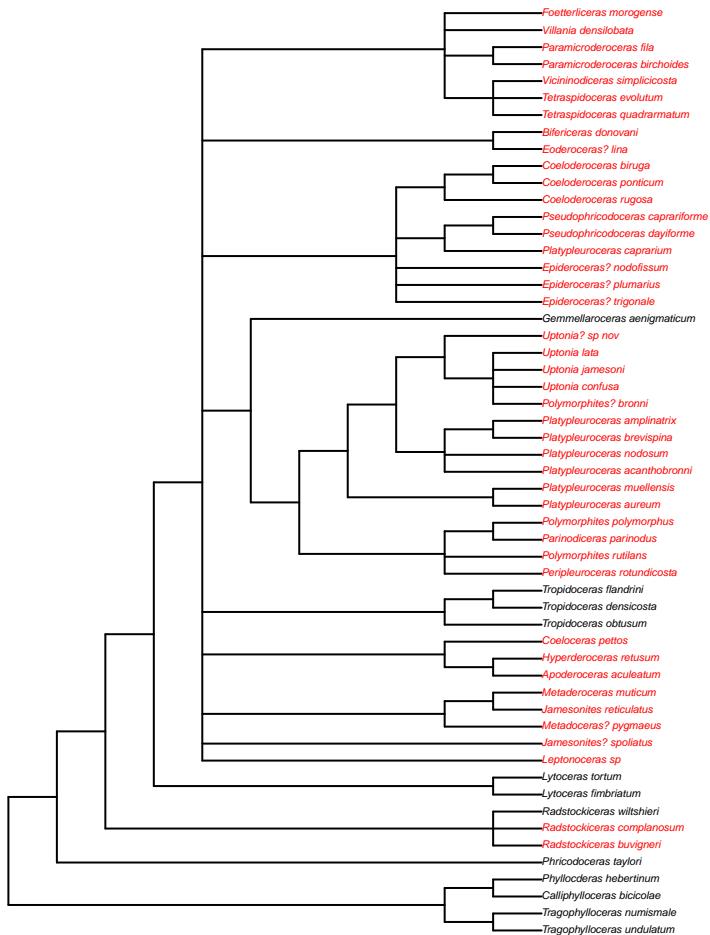


ANNEXE 5.2

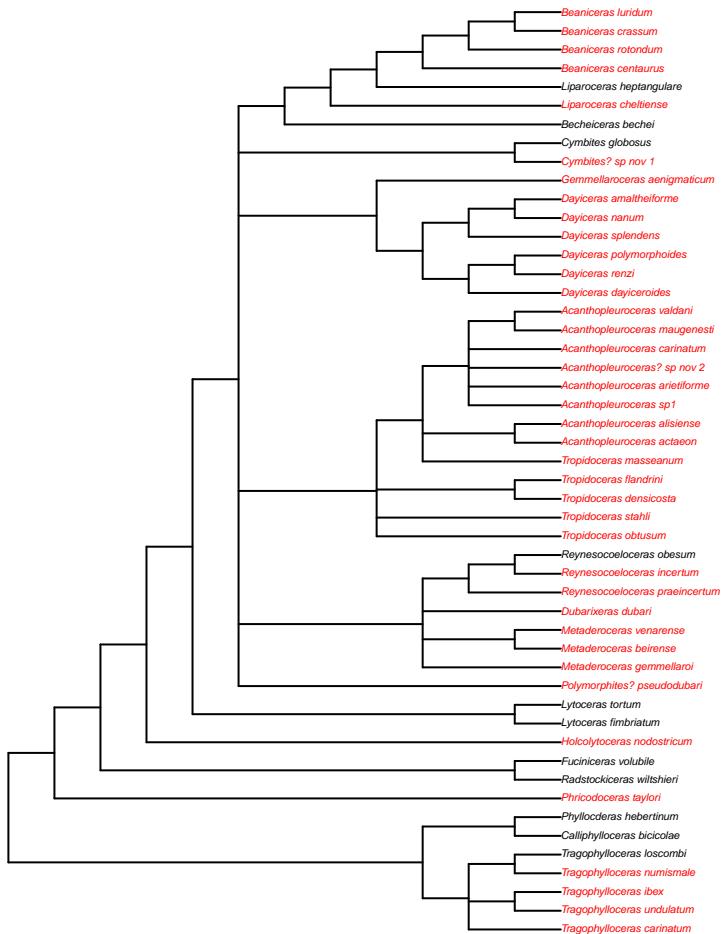
Phylogénies utilisées dans l'étude sur l'influence des durées de vie

Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des extinctions pour les espèces du NWE.

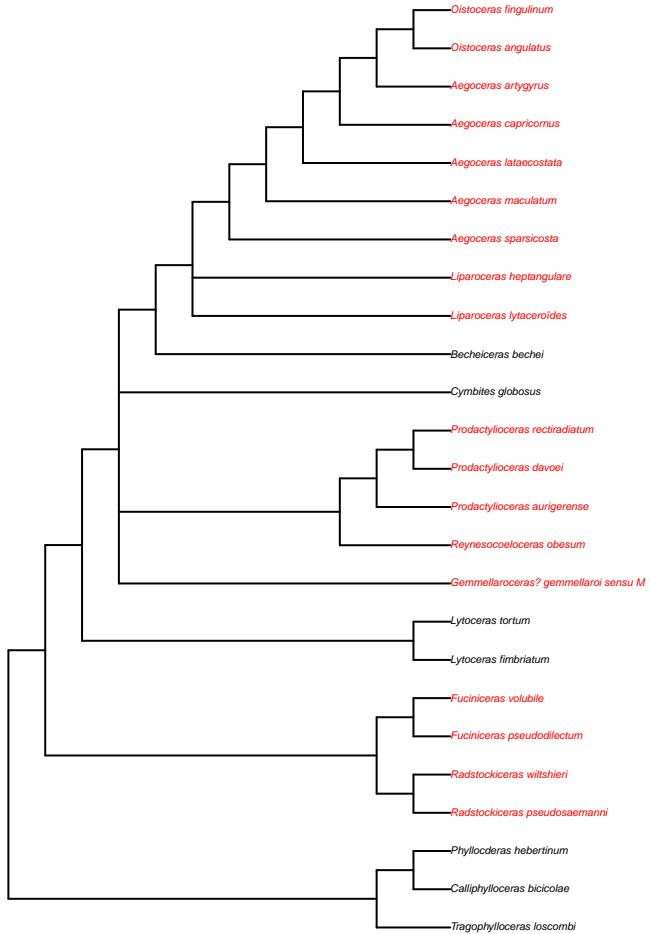
Zone à Jamesoni



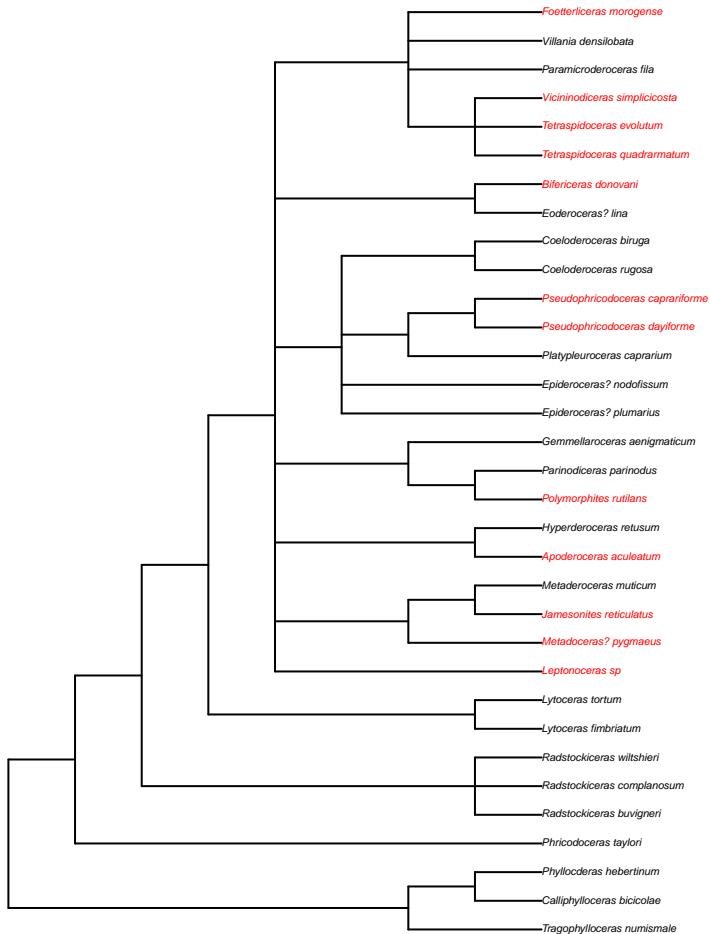
Zone à Ibex



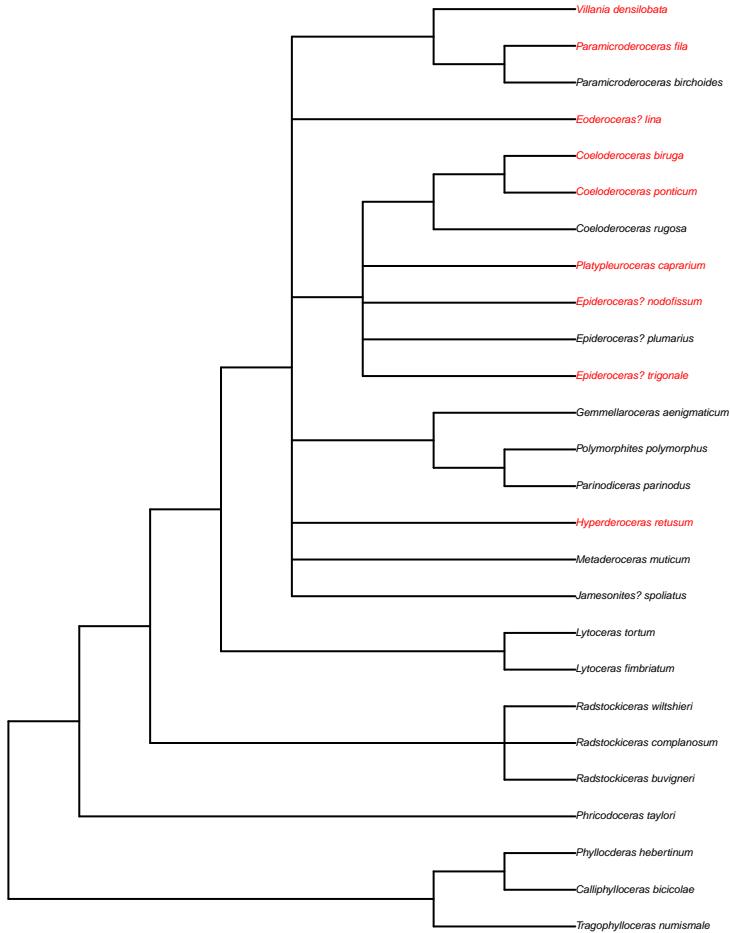
Zone à Davoei



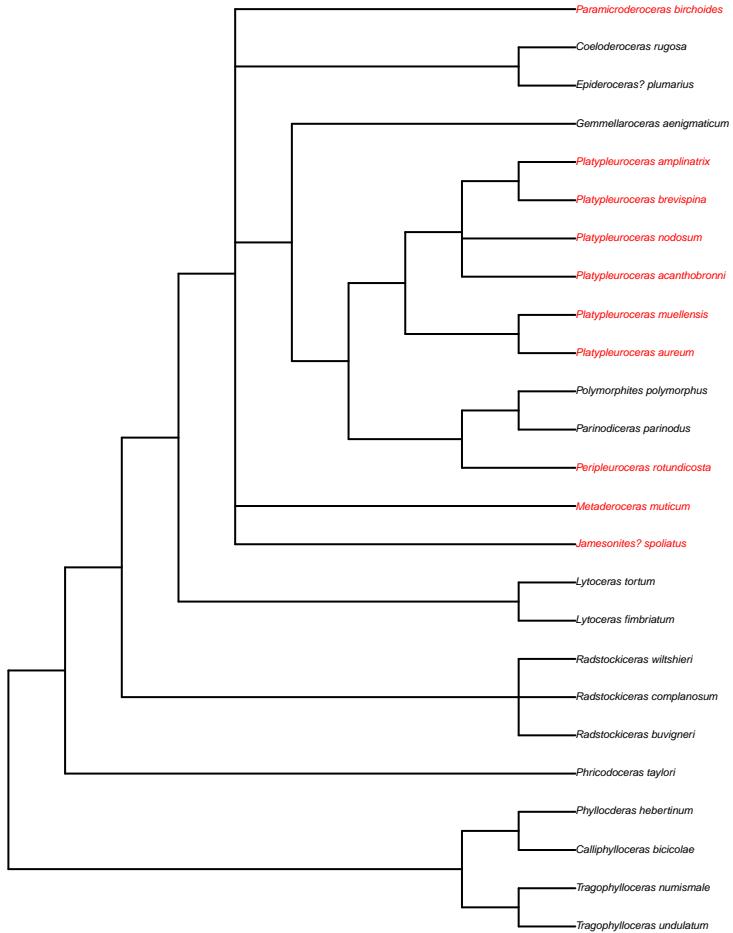
Zone à Taylori



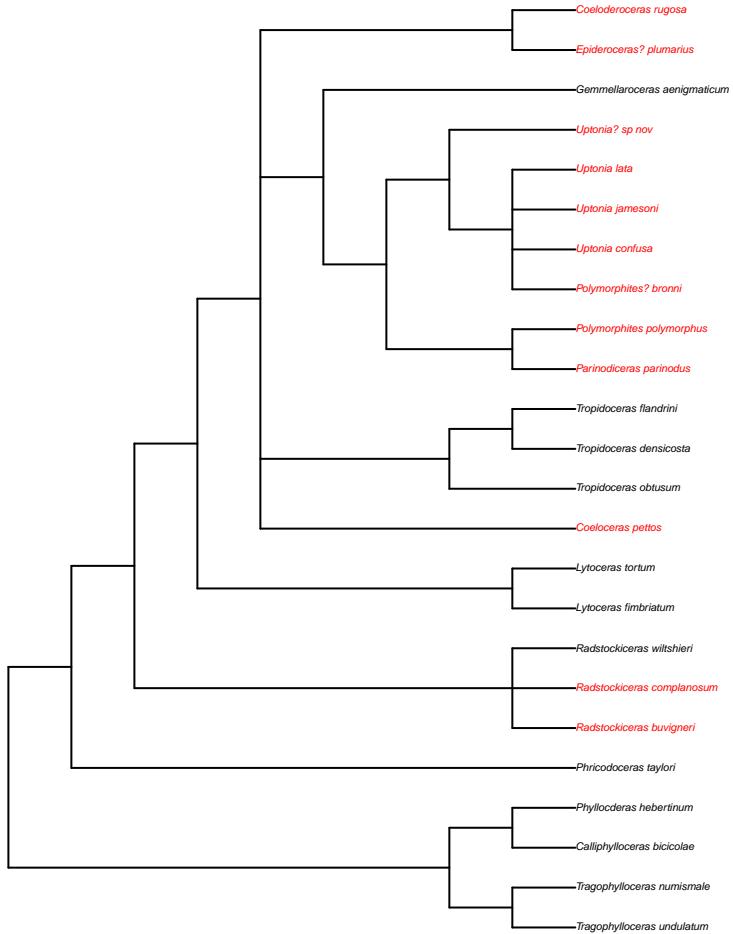
Zone à Polymorphus



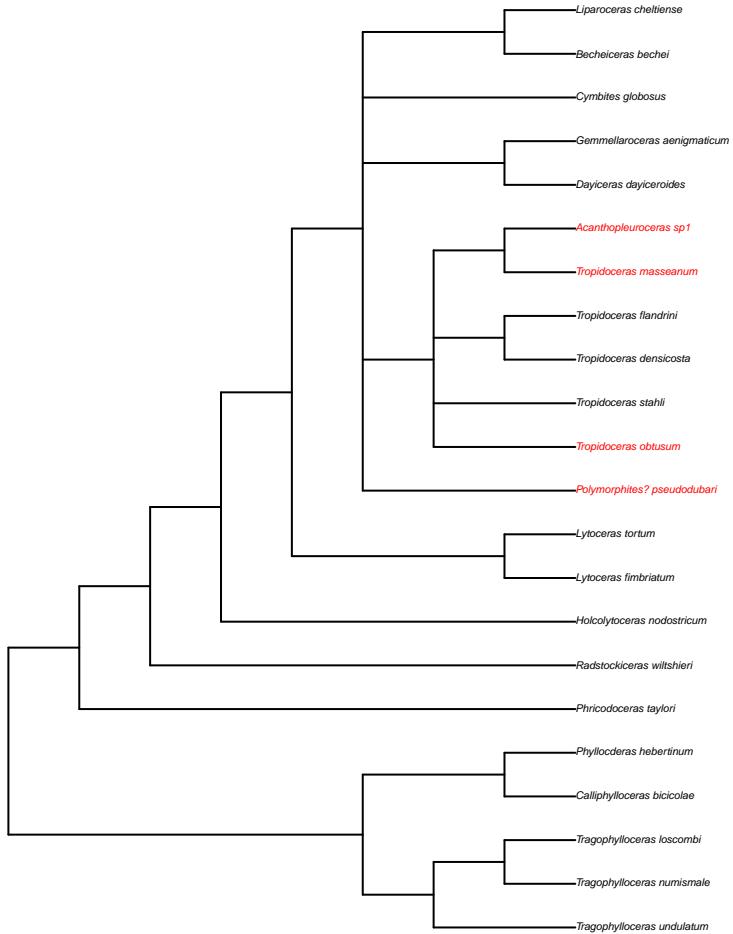
Sous-zone à Brevispina



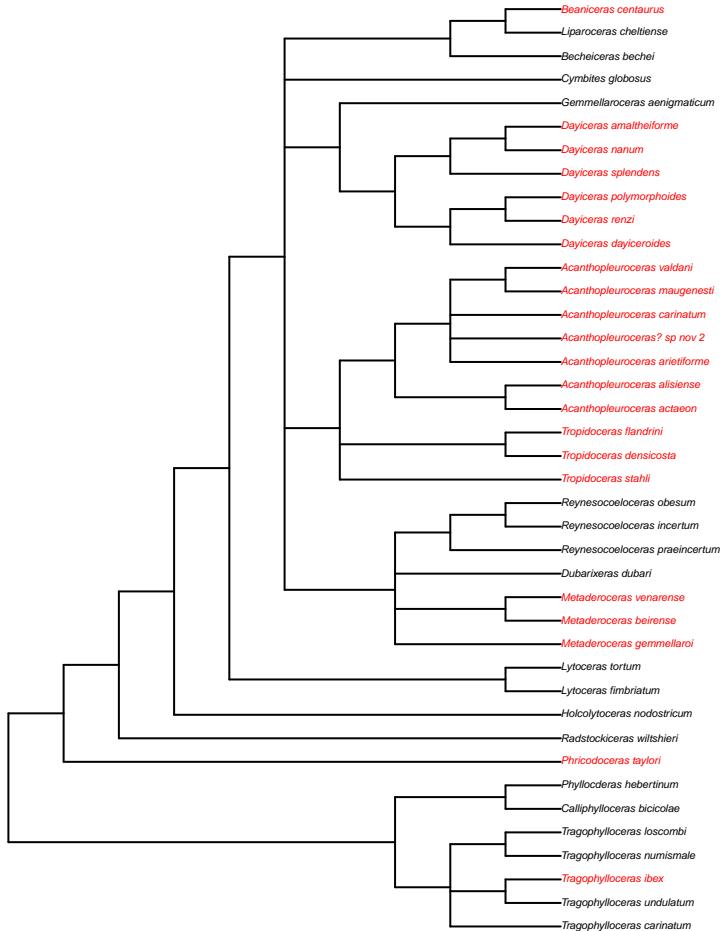
Sous-zone à Jamesoni



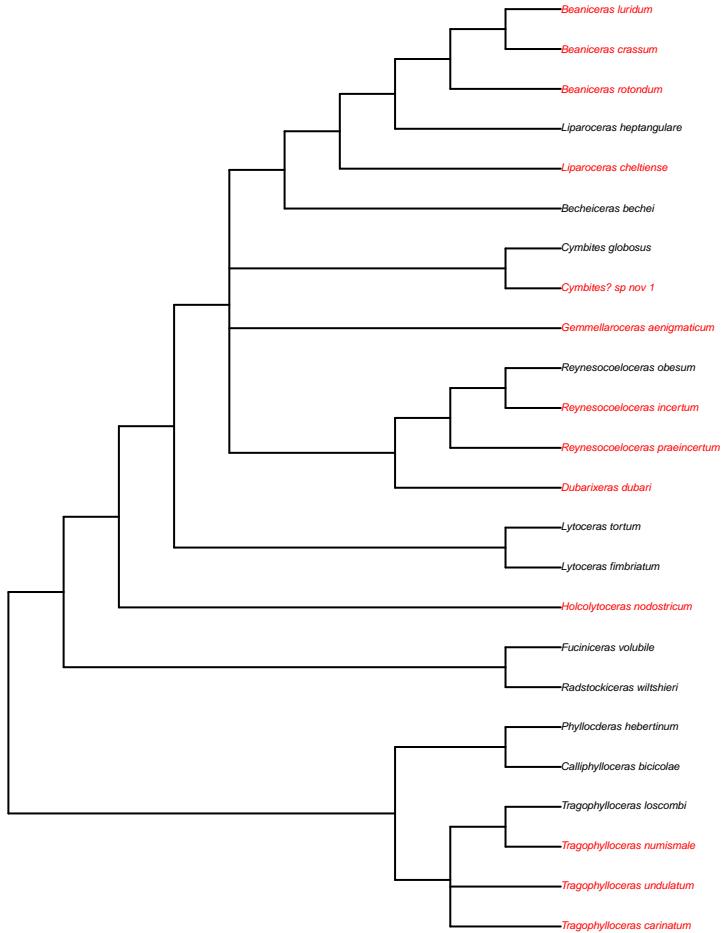
Sous-zone à Masseanum



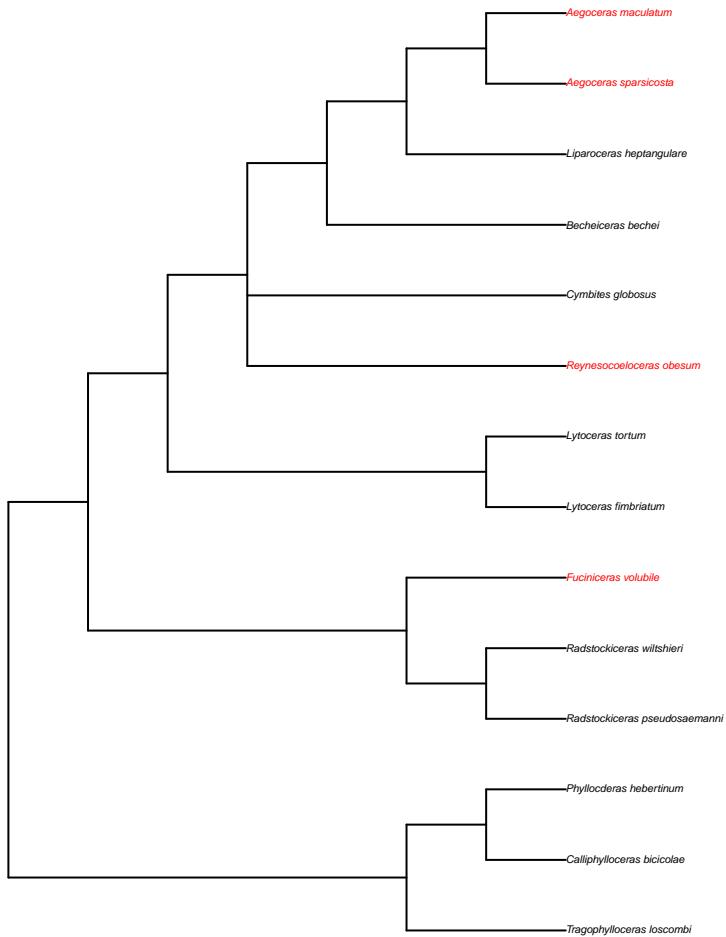
Sous-zone à Valdani



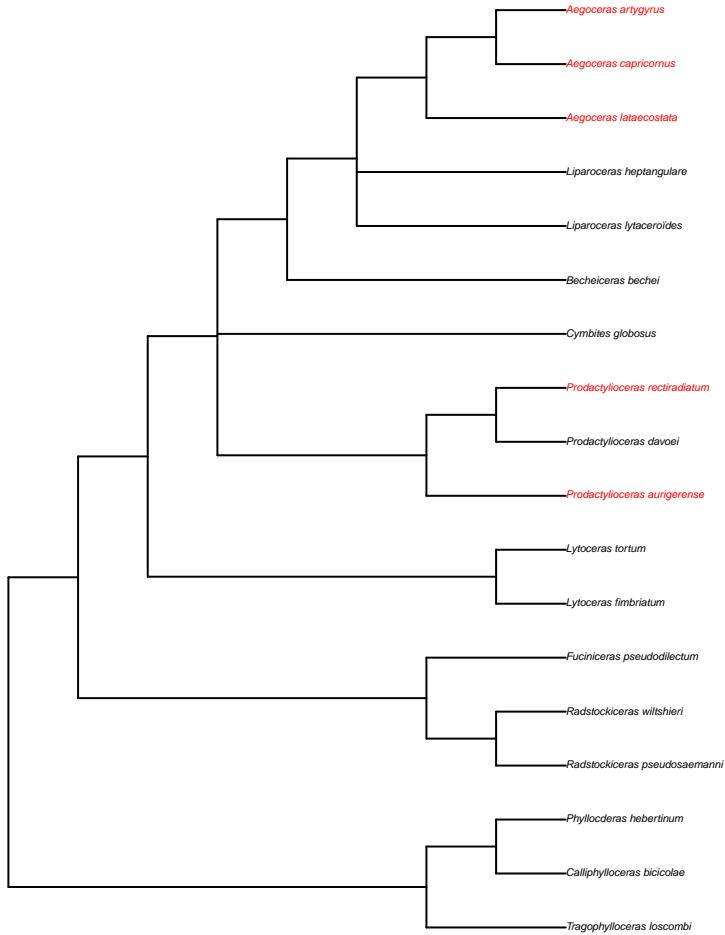
Sous-zone à Luridum



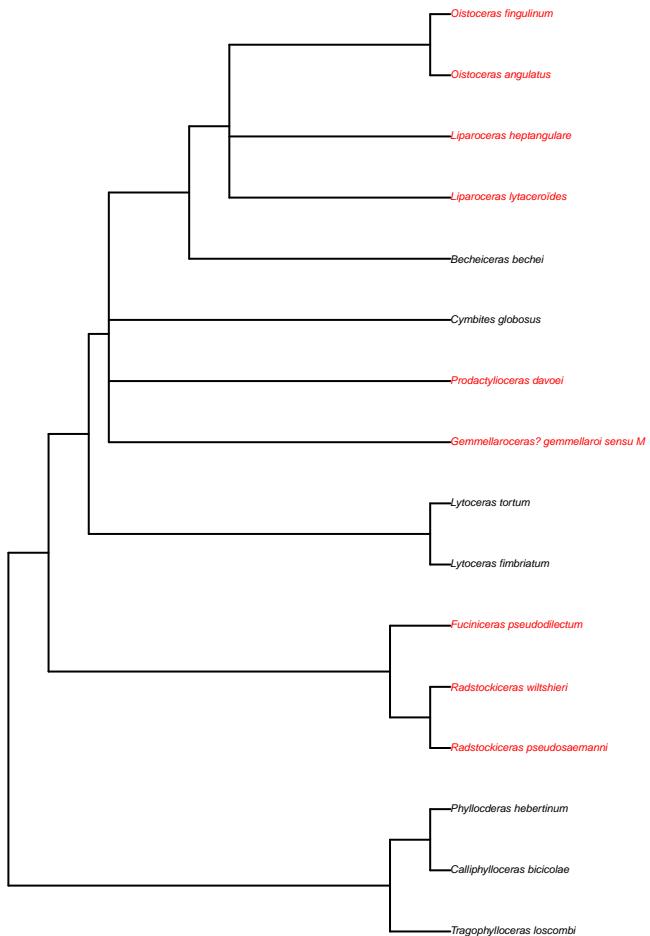
Sous-zone à Maculatum



Sous-zone à Capricornus



Sous-zone à Figulinum



ANNEXE 6

Phylogénies utilisées pour l'étude de la répartition géographique et regroupement phylogénétique des ammonites du Pliensbachien Inférieur

Pour chaque arbre phylogénétique :

En rouge les espèces présentes dans la province.

En noir, les espèces absentes de la province

Les provinces sont désignées par les abréviations utilisées dans l'étude :

NWE : Nord-ouest européennes

MED_SS : Méditerranéennes

AUSTRO : Austroalpines

PONT : Pontiques

MED_SL : Méditerranéennes, Austroalpines et Pontiques

ANNEXE 6.1

Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des espèces selon leur répartition géographique

Pour chaque arbre phylogénétique :

En rouge les espèces présentes dans la province.

En noir, les espèces absentes de la province

Les provinces sont désignées par les abréviations utilisées dans l'étude :

NWE : Nord-ouest européennes

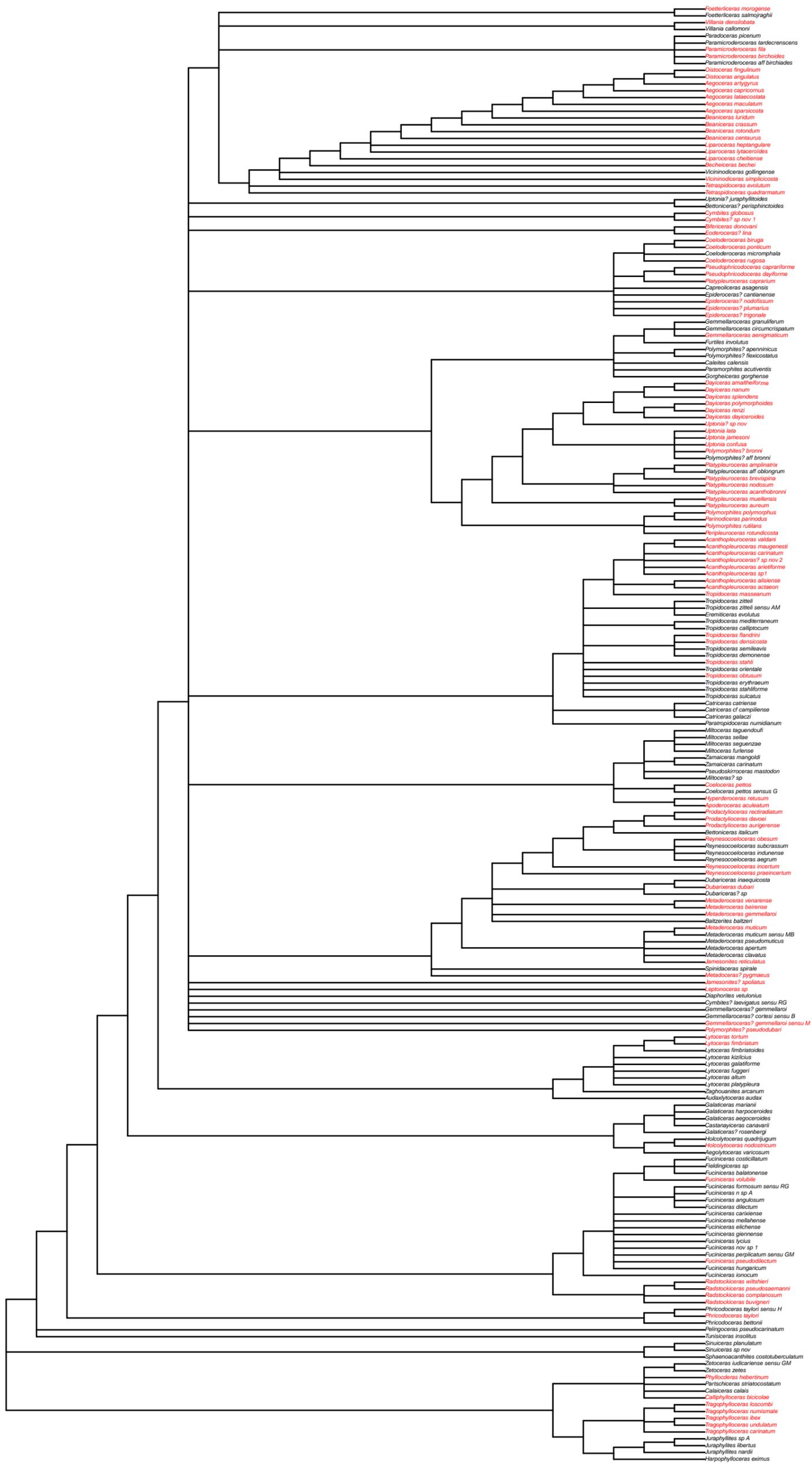
MED_SS : Méditerranéennes

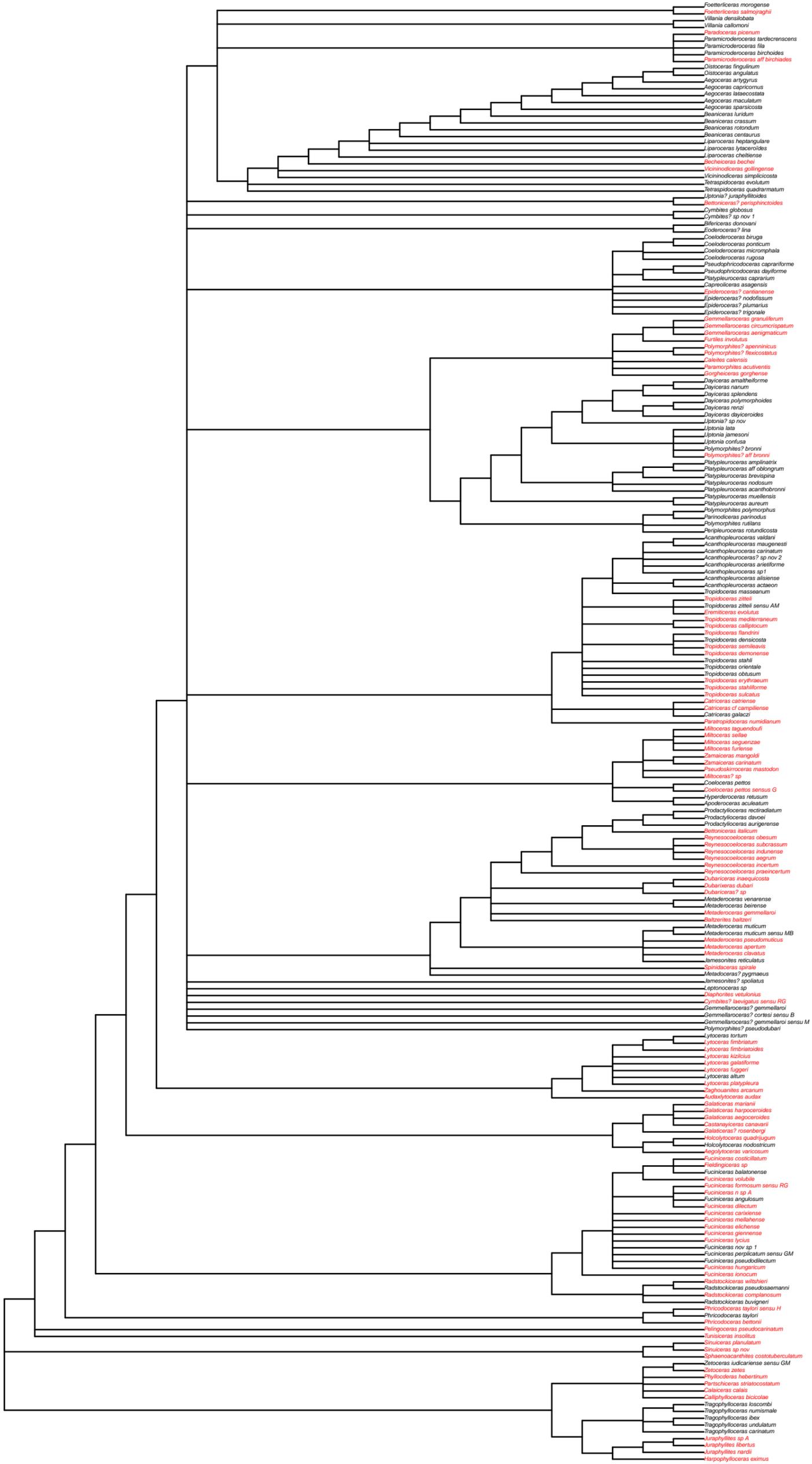
AUSTRO : Austroalpines

PONT : Pontiques

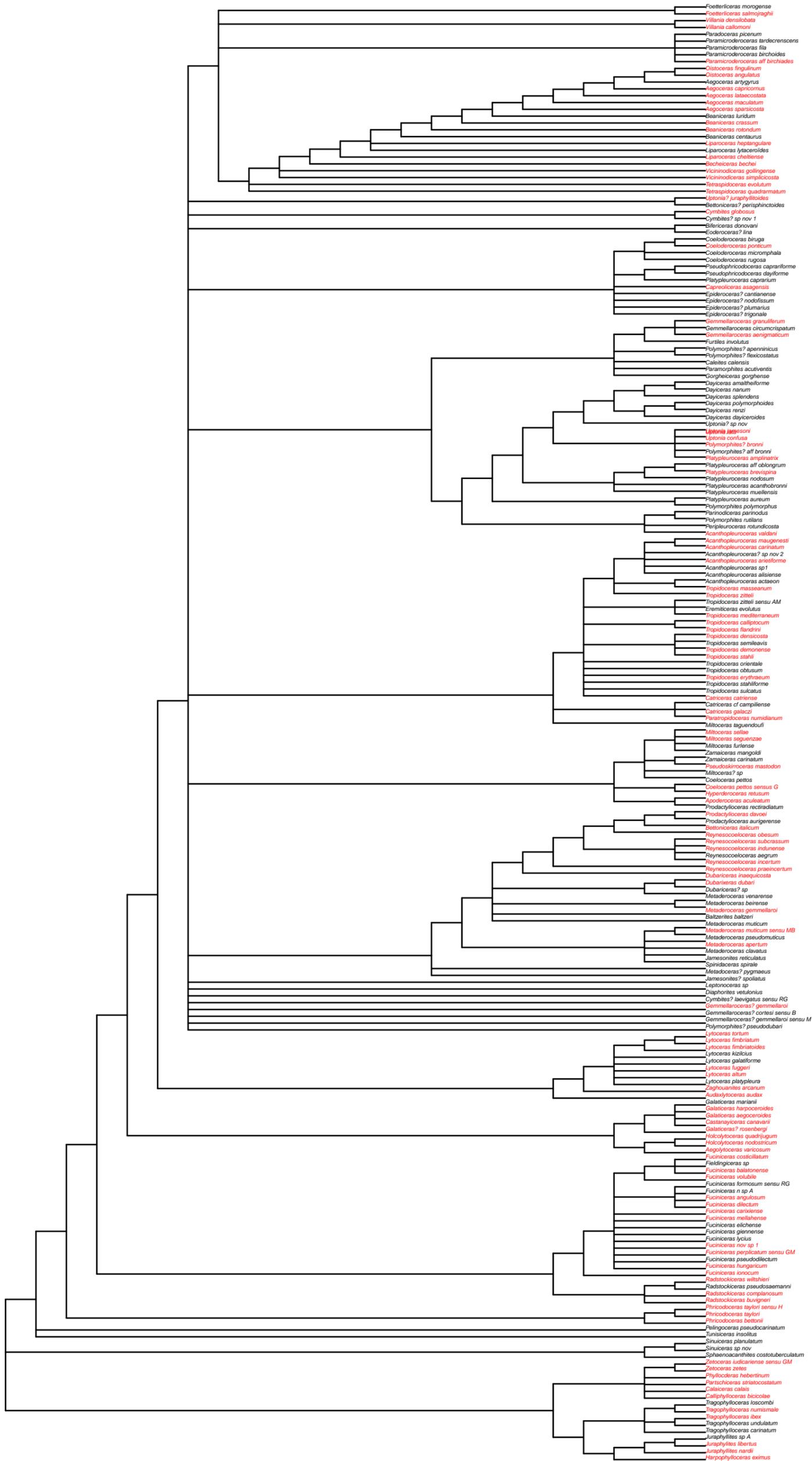
MED_SL : Méditerranéennes, Austroalpines et Pontiques

Carixien
Espèces NWE

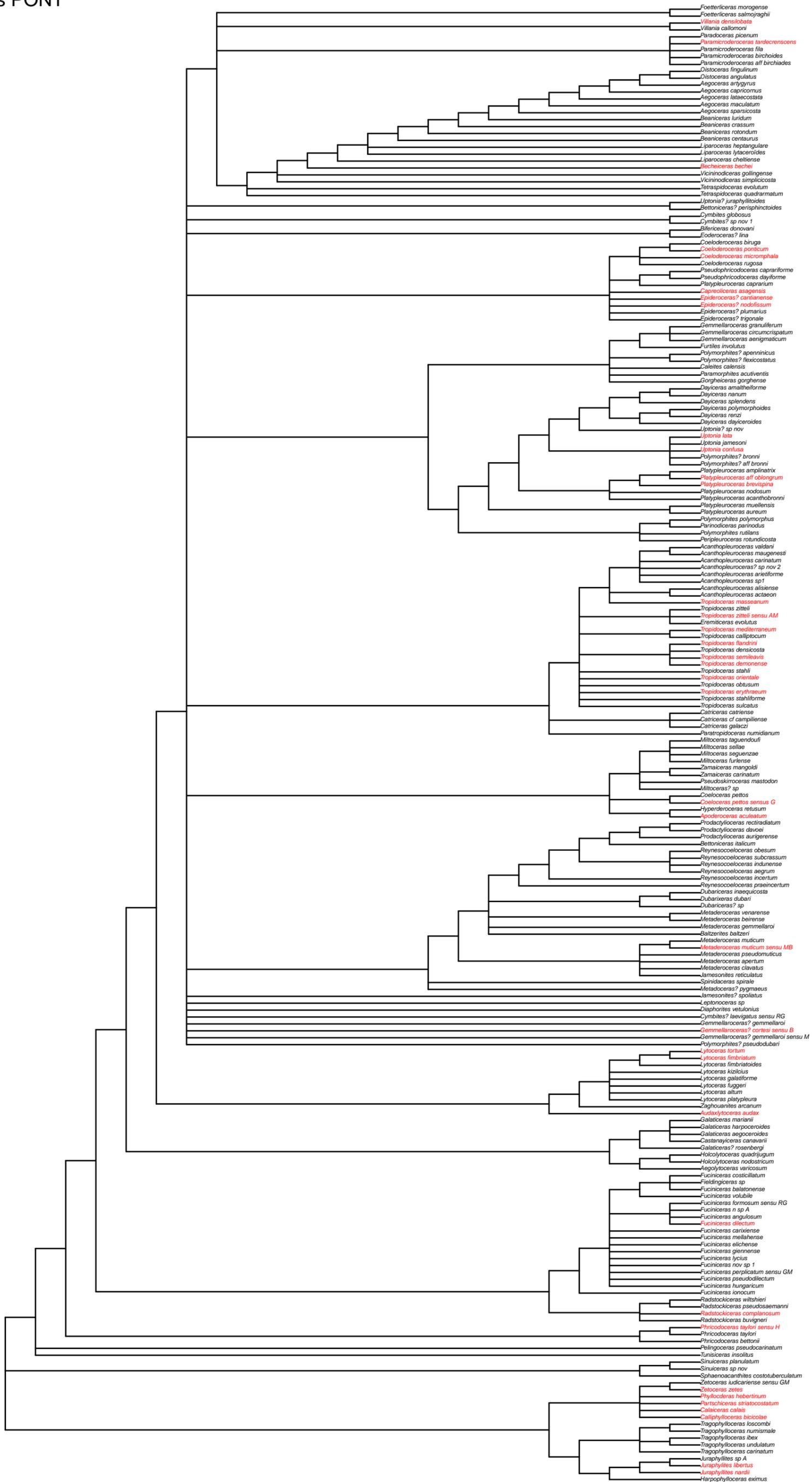




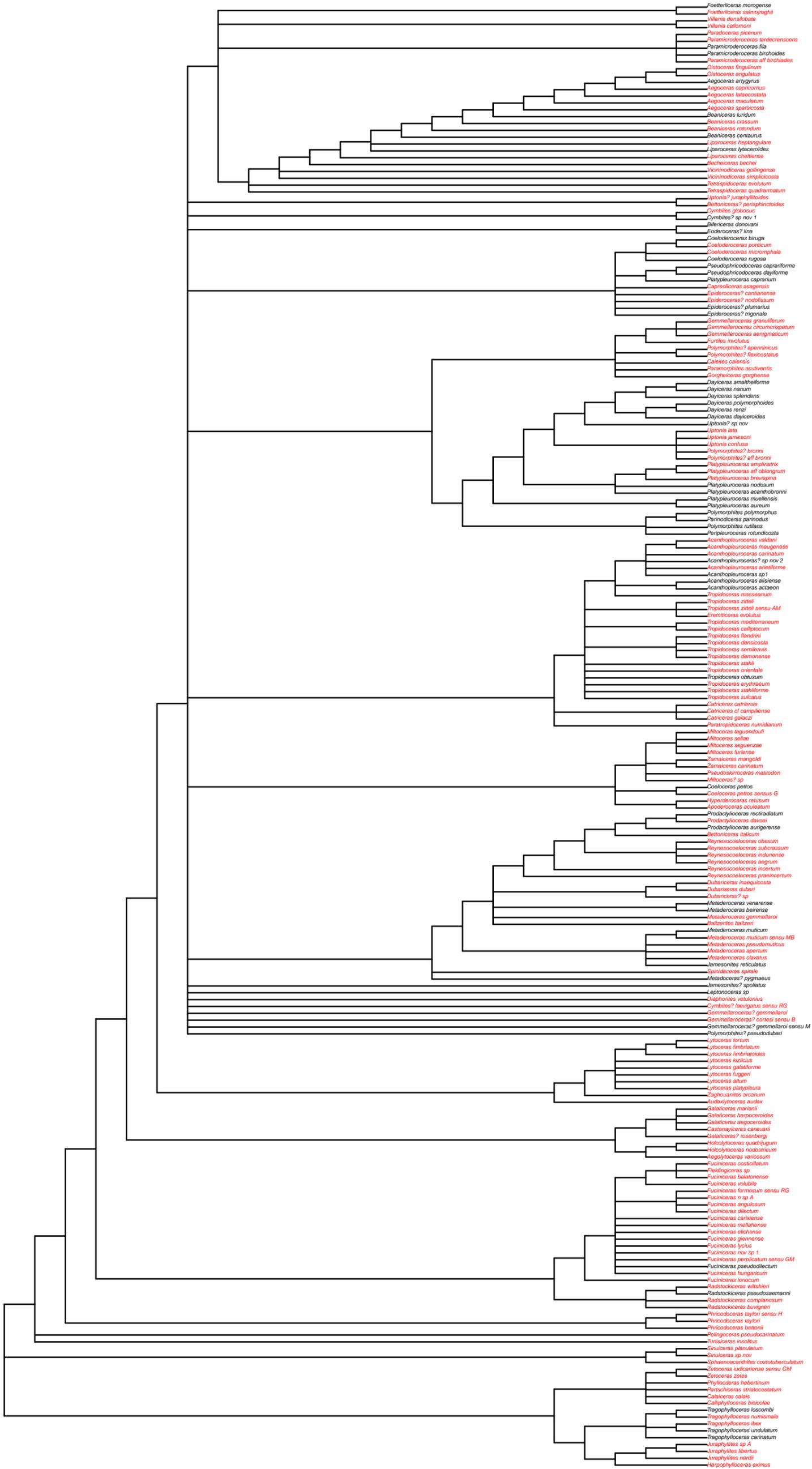
Carixien
Espèces AUSTRO



Carixien
Espèces PONT

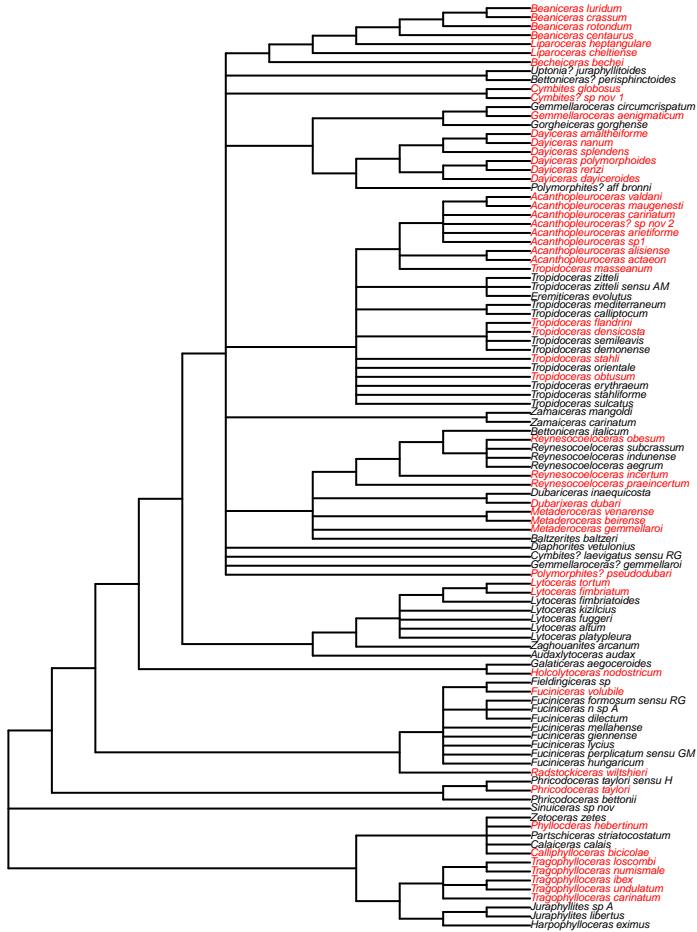


Carixien
Espèces MED_SL

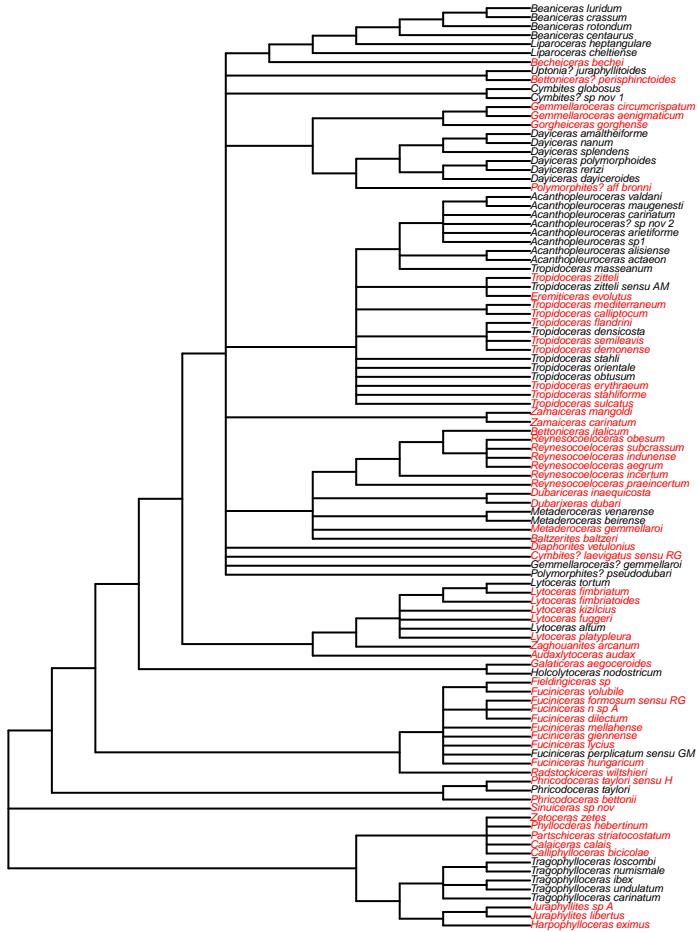


Zone à Ibex

Espèces NWE

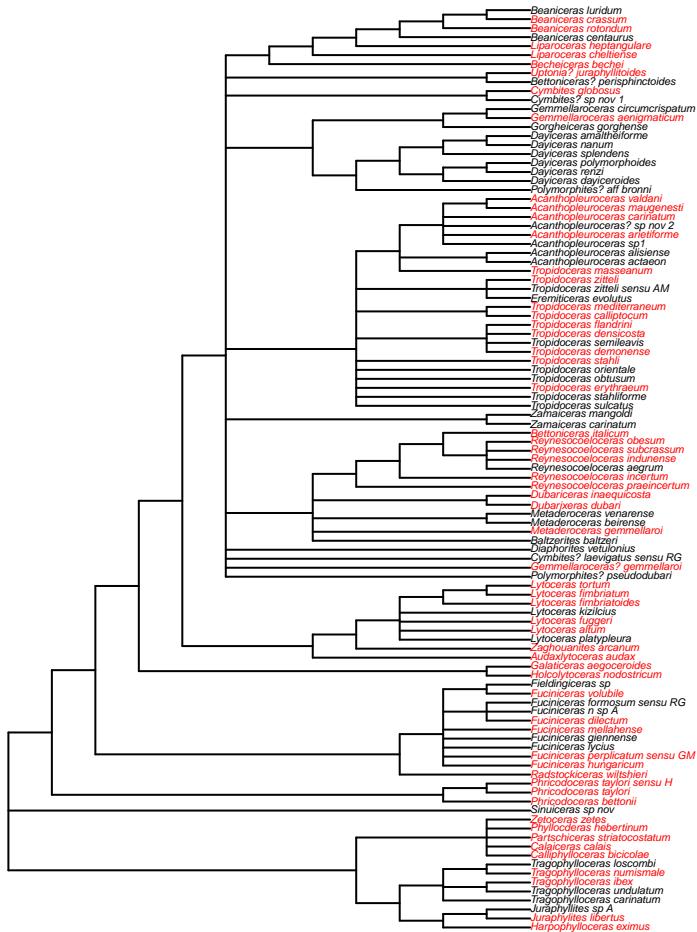


Zone à Ibx
Espèces MED_SS



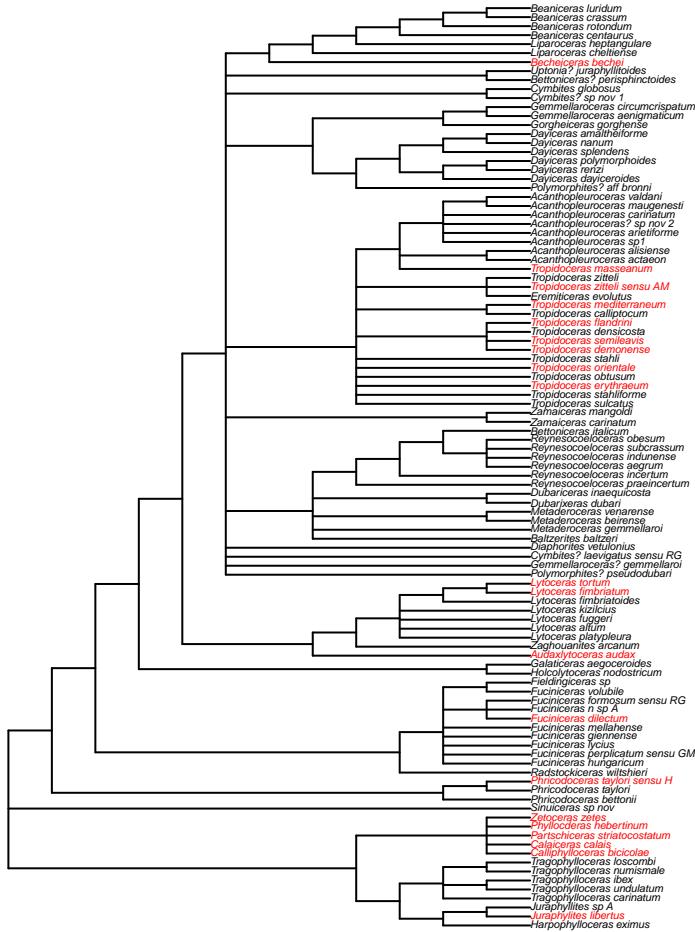
Zone à Ibex

Espèces MED_SS



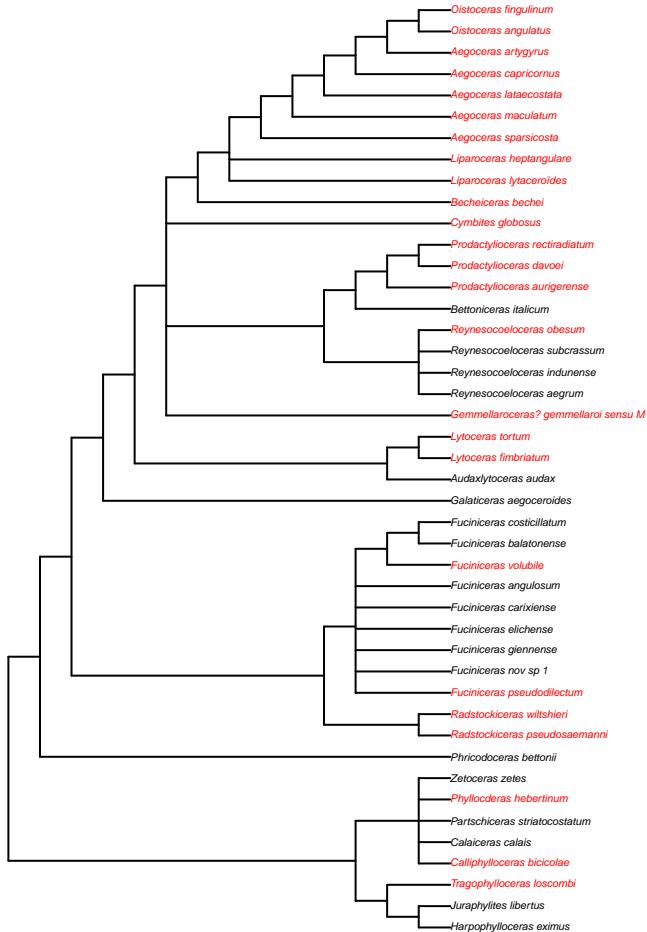
Zone à Ibx

Espèces PONT

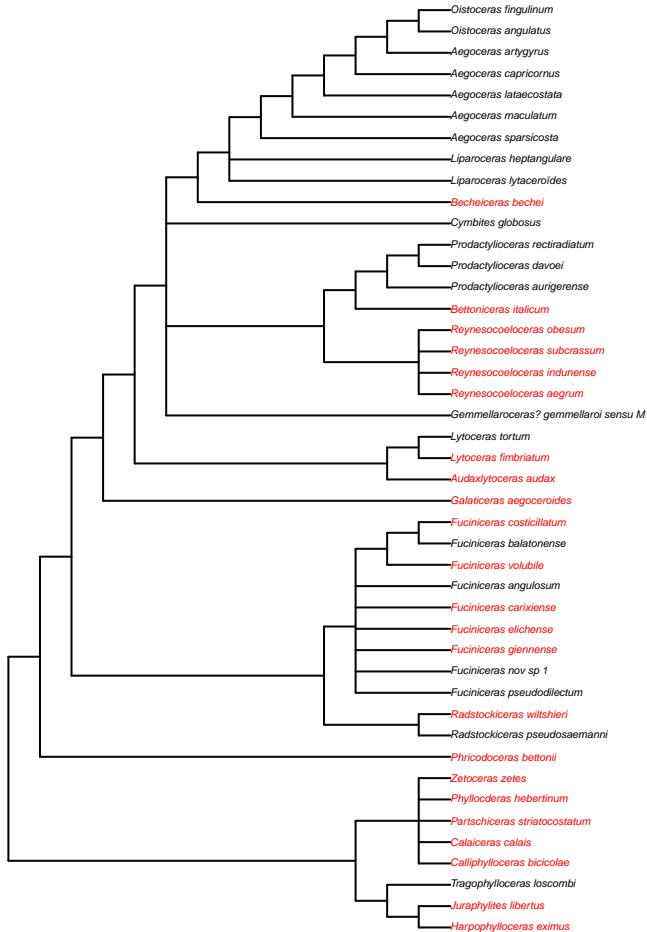


Zone à Ibex

Espèces NWE

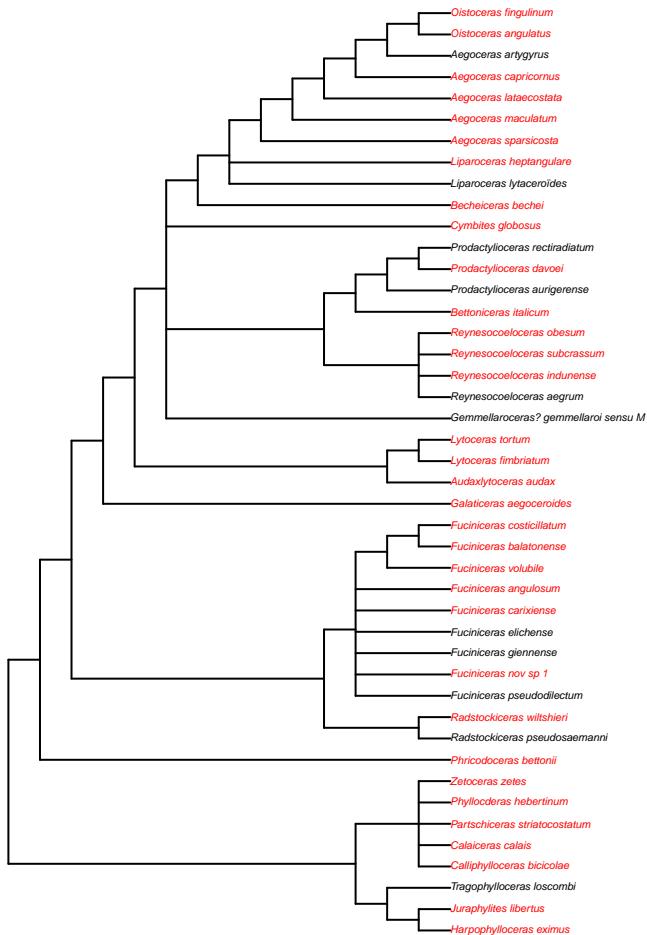


Zone à Davoei
Espèces MED_SS



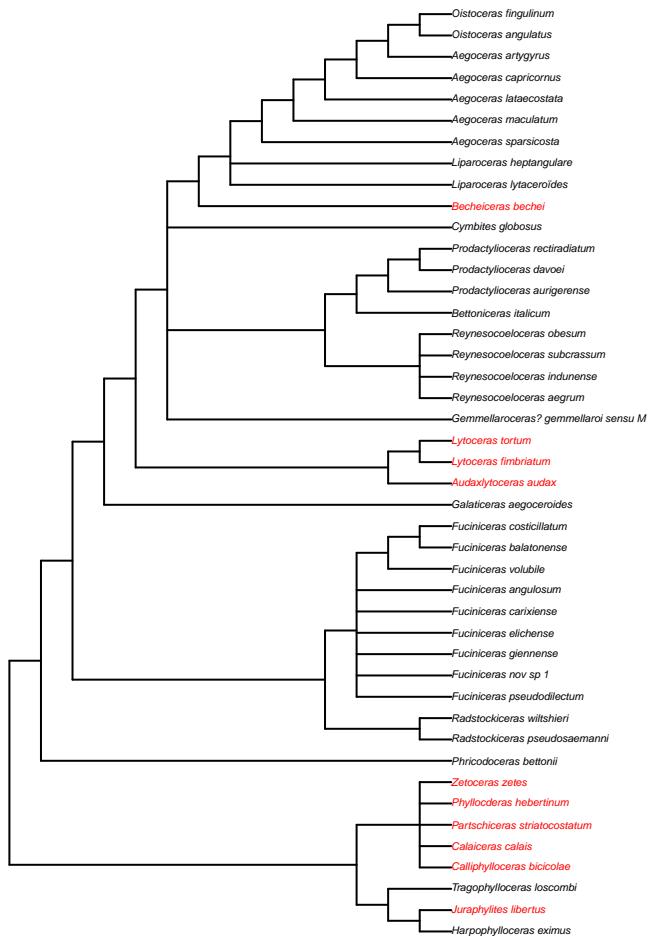
Zone à Davoei

Espèces MED_SS



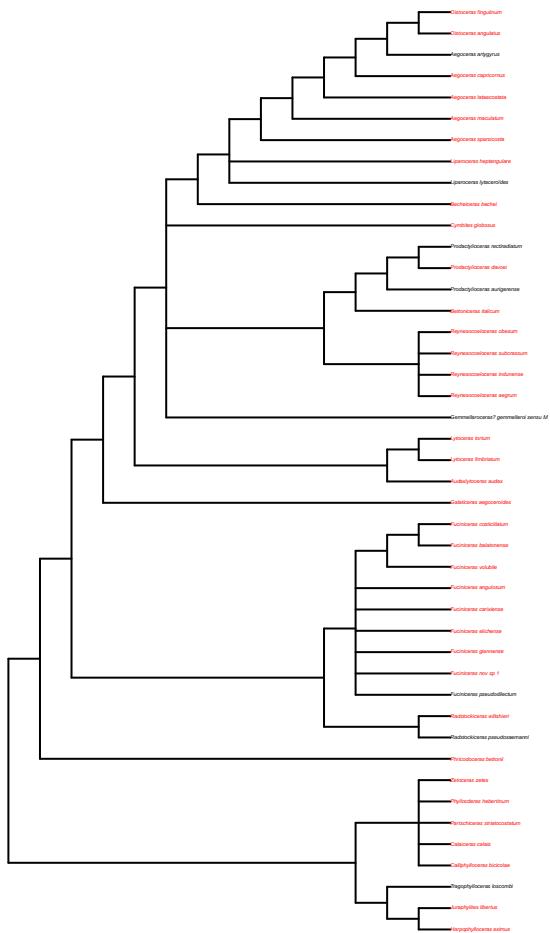
Zone à Davoei

Espèces PONT



Zone à Davoei

Espèces MED_SL



ANNEXE 6.2

Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des espèces exclusives d'une province

Pour chaque arbre phylogénétique :

En rouge : les espèces exclusives de la province.

Les provinces sont désignées par les abréviations utilisées dans l'étude :

NWE : Nord-ouest européennes

MED_SS : Méditerranéennes

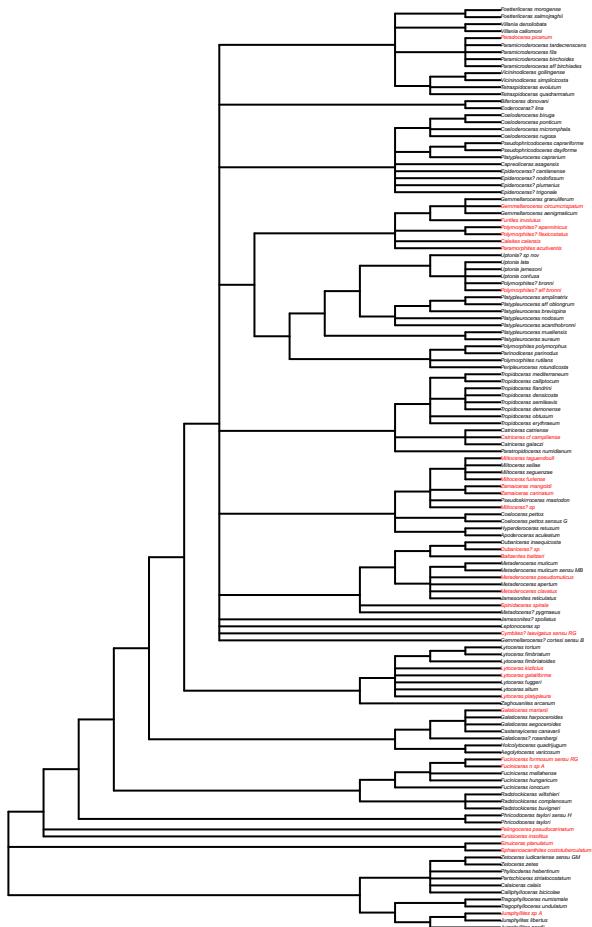
AUSTRO : Austroalpines

PONT : Pontiques

MED_SL : Méditerranéennes, Austroalpines et Pontiques

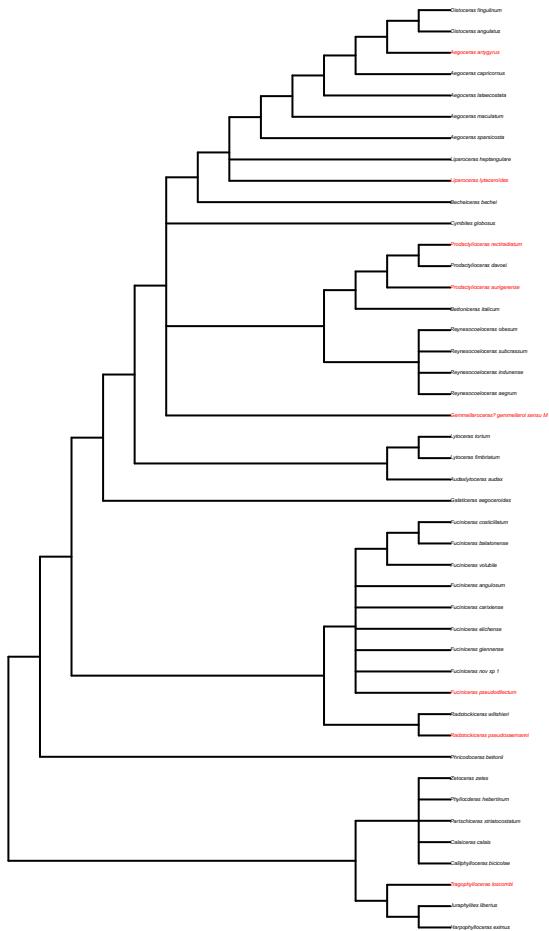
Zone à Jamesoni

Espèces exclusives MED_SS



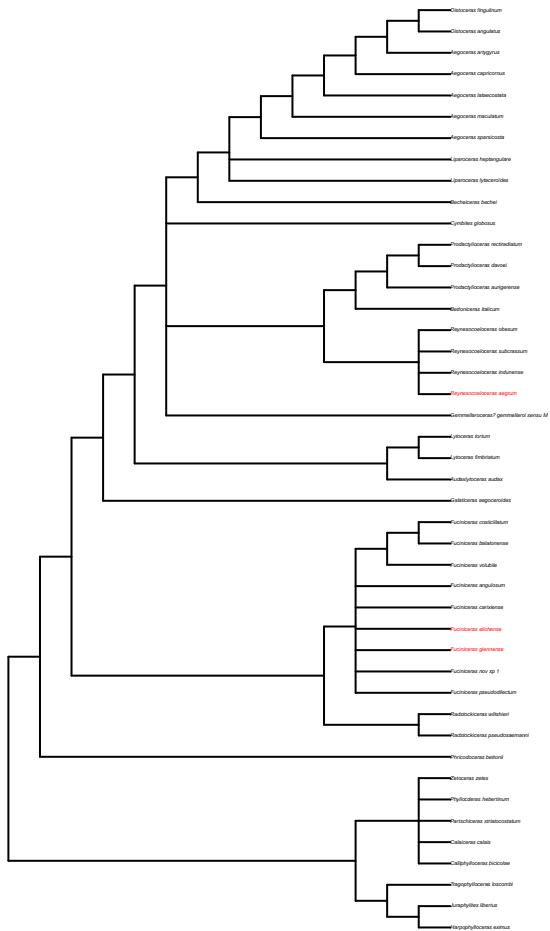
Zone à Davoei

Espèces exclusives NWE



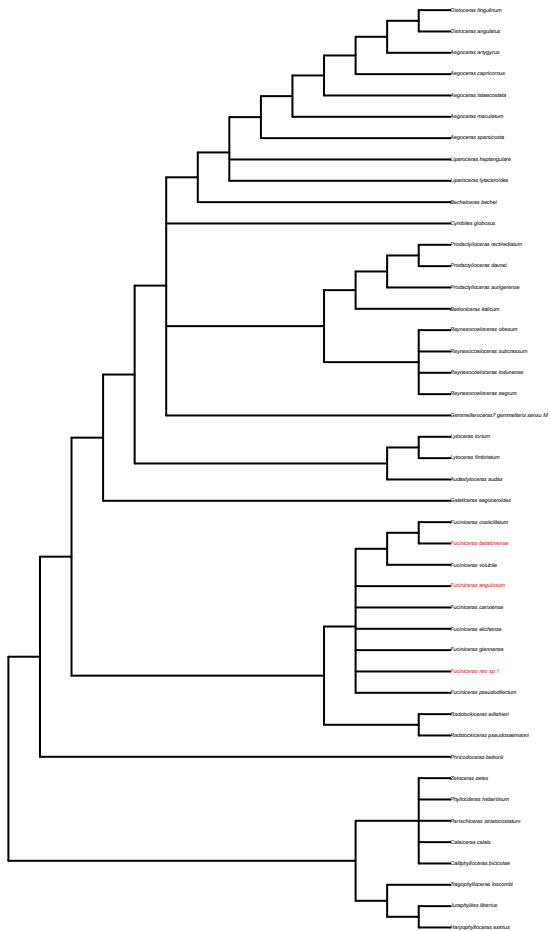
Zone à Davoei

Espèces exclusives MED_SS



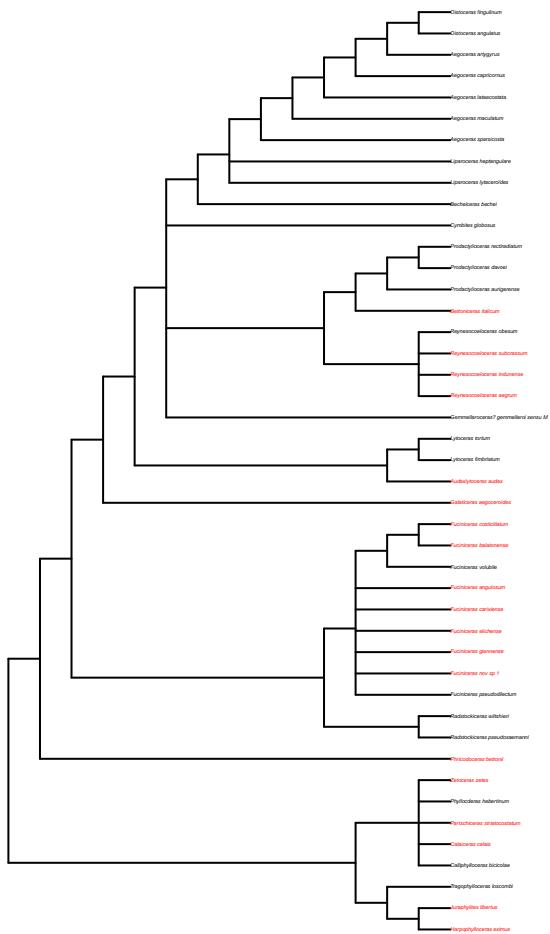
Zone à Davoei

Espèces exclusives AUSTRAL



Zone à Davoei

Espèces exclusives MED_SL



ANNEXE 6.3

Phylogénies utilisées pour le calcul de la distribution phylogénétique des espèces partagées entre les provinces.

Pour chaque arbre phylogénétique :

En rouge : les espèces entre les deux provinces désignées.

Les provinces sont désignées par les abréviations utilisées dans l'étude :

NWE : Nord-ouest européennes

MED_SS : Méditerranéennes

AUSTRO : Austroalpines

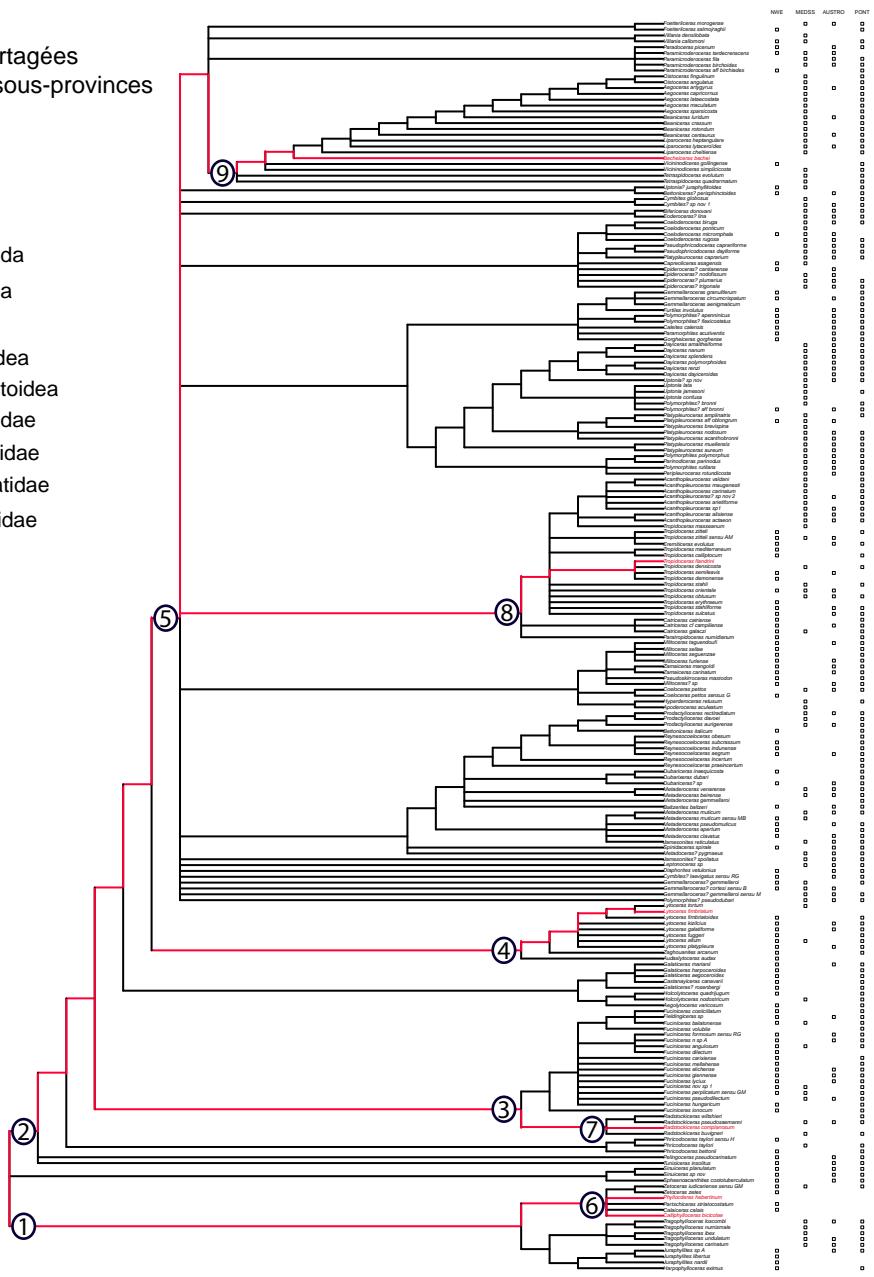
PONT : Pontiques

MED_SL : Méditerranéennes, Austroalpines et Pontiques

Carixien

Espèces partagées entre les 4 sous-provinces

- ① Phyllocerata
- ② Psilocerata
- ③ Arietitoidea
- ④ Lytoceratoidea
- ⑤ Eoderoceratoidea
- ⑥ Phylloceratae
- ⑦ Oxynoceratae
- ⑧ Tropidoceratae
- ⑨ Liparoceratae



Zone à Ibex

Espèces partagées NWE-MED_SL

