



**HAL**  
open science

# Diversification, Innovation Clé et Caractères d'intérêt: L'exemple Du Rôle de l'eusocialité Sur La Diversification Des Termites (Insectes: Dictyoptères)

Frédéric Legendre, Fabien Condamine

► **To cite this version:**

Frédéric Legendre, Fabien Condamine. Diversification, Innovation Clé et Caractères d'intérêt: L'exemple Du Rôle de l'eusocialité Sur La Diversification Des Termites (Insectes: Dictyoptères). *Biosystema*, 2018, 31, pp.69–84. hal-03854961

**HAL Id: hal-03854961**

**<https://hal.science/hal-03854961>**

Submitted on 3 Jan 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Diversification, innovation clé et caractères d'intérêt: l'exemple du rôle de l'eusocialité sur la diversification des termites (Insectes: Dictyoptères)

Frédéric LEGENDRE<sup>1</sup> & Fabien L. CONDAMINE<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut de Systématique, évolution, biodiversité (ISYEB), Muséum national d'histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, CP 50, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

<sup>2</sup> CNRS, UMR 5554 Institut des sciences de l'évolution (Université de Montpellier), Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier, France.

**Résumé:** Comprendre la dynamique de diversification des clades, quand et comment le nombre d'espèces d'un clade augmente et décroît, est de plus en plus étudié en ayant recours à des arbres phylogénétiques datés. La structure de ces arbres datés (ou chronogrammes) permet d'estimer les taux de spéciation ( $\lambda$ ) et d'extinction ( $\mu$ ) à partir desquels le taux net de diversification ( $r = \lambda - \mu$ ) est dérivé. Des changements dans la dynamique de diversification peuvent être identifiés et reliés à des caractéristiques des organismes pour en déchiffrer les mécanismes potentiels sous-jacents. Nous illustrons cette démarche au sein d'un groupe d'insectes, l'ordre des Dictyoptères (mantes, blattes et termites), en testant si l'eusocialité (présente que chez les termites) a joué un rôle d'innovation clé qui, par définition, aurait contribué à un accroissement majeur de diversification chez ces insectes. Nous utilisons ce cas d'étude pour insister sur certains points méthodologiques, dont la délimitation des caractères d'intérêt. En utilisant une combinaison de trois approches phylogénétiques pour estimer la diversification, nous trouvons que l'eusocialité, au sein des Dictyoptères, a favorisé la diversification des termites et constitue probablement une innovation clé.

**Abstract:** Understanding the dynamics of clade diversification, when and how clades wax and wane, is increasingly being studied using time-calibrated phylogenetic trees. The topology and branching times of these dated trees (or chronograms) make it possible to estimate the speciation ( $\lambda$ ) and extinction ( $\mu$ ) rates from which the net diversification rate ( $r = \lambda - \mu$ ) is computed. Changes in the dynamics of diversification can be identified and potentially linked to characteristics of organisms to decipher the underlying evolutionary mechanisms. We

illustrate this approach within a group of insects, the order Dictyoptera (mantises, cockroaches and termites), by testing whether eusociality (present only in termites) has acted as a key innovation that, by definition, would have contributed to a major increase in diversification among these insects. We use this case study to emphasize some methodological points, including the delimitation of the characters of interest. Using a combination of three phylogenetic approaches to estimate diversification, we found that eusociality, within the Dictyoptera, has spurred the diversification of termites and is likely a key innovation.

## 1] Introduction

### 1.1] Dynamique de diversification et approches phylogénétiques

Comprendre quand et comment le nombre d'espèces d'un clade augmente et décroît («*wax and wane*» en anglais) au cours du temps, quand et comment un clade se diversifie, une question de longue date en biologie (Simpson 1944). Cette question a d'abord été traitée essentiellement à l'aide du registre fossile, mais, du fait de l'incomplétude de ce dernier, des approches alternatives et complémentaires se sont développées. Parmi celles-ci, les méthodes les plus récentes reposent sur les arbres phylogénétiques à partir desquels il est possible d'estimer des paramètres de taux de spéciation (noté  $\lambda$  – distinct du  $\lambda$  de Pagel évoqué par ailleurs dans ce volume) et d'extinction (noté  $\mu$ ) des clades (Nee 2006, Stadler 2013, Morlon 2014). Le taux net de diversification (noté  $r$ ) d'un clade est alors défini comme la différence entre ces deux taux (soit  $r = \lambda - \mu$ ).

Les méthodes phylogénétiques pour étudier la diversification des organismes s'appuient sur les travaux de Hey (1992) et Nee *et al.* (1992, 1994a,b). Ces auteurs ont montré comment des modèles simples de diversification, appelés modèles de naissance-mort (*birth-death models* – où spéciation et extinction sont associées à la naissance ou la mort d'une lignée, respectivement), pouvaient se traduire sous la forme de prédictions concernant des arbres phylogénétiques. Autrement dit, l'étude de l'allure générale d'un arbre phylogénétique, de ses longueurs de branches, de sa topologie, permet de nous renseigner sur la dynamique de diversification (Ricklefs 2007; Fig. 1). Depuis, ces méthodes se sont complexifiées, ainsi que les différents modèles sous-jacents, et l'approche phylogénétique de l'étude de la diversification est devenue prédominante en biologie de l'évolution. Ces méthodes et les modèles associés ont été passés en revue à diverses reprises (e.g. Pennell & Harmon 2013, Pyron & Burbrink 2013, Stadler 2013, Morlon 2014) et ne seront pas

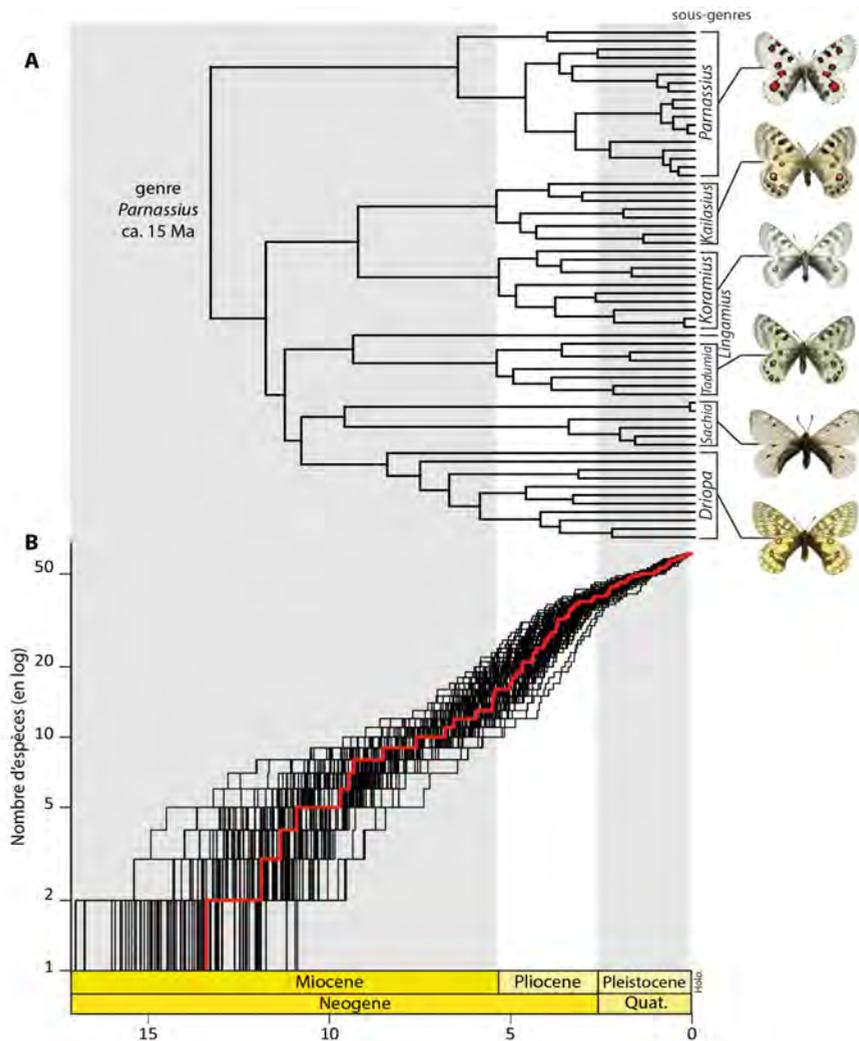


FIGURE 1. Lien entre phylogénie datée (A) et dynamique de diversification (B) chez les Apollons (Papilionidae, Parnassiinae) [adaptée de Condamine (2018)]. A partir d'un arbre phylogénétique daté (ou chronogramme), un graphique de lignées à travers le temps (*Lineages Through Time* ou *LTT plots*) peut être calculé. Ce graphique s'appuie sur la forme de l'arbre pour représenter le nombre de lignées (i.e., le nombre de branches) au cours du temps. La trajectoire qui en découle permet d'évaluer si la diversification du clade a été régulière ou d'identifier des accélérations/ralentissements de cette diversification. Les trajectoires (en noir) reposent sur des chronogrammes alternatifs et constituent une forme d'intervalle de confiance du *LTT plot*.

détaillés ici. Toutefois, soulignons que les modèles peuvent être, par exemple, temps-dépendants, clade-dépendants ou encore caractère-dépendants, c'est-à-dire que des changements dans la dynamique de diversification peuvent être recherchés ou attendus à une période donnée, dans un clade donné (Morlon *et al.* 2011) ou selon des caractéristiques données des organismes (Maddison *et al.* 2007, Goldberg *et al.* 2012). Dans ce dernier cas, les caractères doivent être délimités avec d'autant plus de soin que leur influence sur la dynamique de diversification constitue l'hypothèse testée.

Certains caractères sont si marquants qu'ils ont été qualifiés d'innovations clés. On les définit comme étant des nouveautés évolutives qui permettent à des organismes ou à des clades de connaître un succès remarquable, que ce soit en termes de valeur sélective ou de diversification (Heard & Hauser 1995). Citons par exemple l'acquisition des ailes ou d'une métamorphose complète chez les insectes (Nicholson *et al.* 2014, Condamine *et al.* 2016), de l'hypocone sur les dents des mammifères (Hunter & Jernvall 1995), ou d'un métabolisme acide crassulacéen chez certaines plantes (Silvestro *et al.* 2014).

Dans cet article, reprenant les résultats de Legendre & Condamine (2018), nous étudions la dynamique de diversification chez un groupe d'insectes, les Dictyoptères, comprenant les mantes, les blattes et les termites. Plus spécifiquement, nous évaluons si une innovation clé, le mode de vie eusocial retrouvé chez tous les termites, est associée à une dynamique de diversification particulière par rapport à celle de leurs proches parents (i.e. blattes et mantes) qui n'ont pas acquis l'eusocialité.

## 1.2] Eusocialité et dynamique de diversification

L'eusocialité, système social le plus intégré, est défini par un soin coopératif apporté aux jeunes, un chevauchement des générations au sein de la colonie et une division du travail reproducteur (i.e. certains individus sont stériles, d'autres assurent la fonction de reproduction ; Fig. 2). Ce système social est relativement rare, même s'il est apparu à diverses reprises (Bourke 2011), aussi bien chez les insectes (de 7 à 20 fois selon la définition précise de l'eusocialité), les crustacés (au moins trois fois) et les mammifères (au moins deux fois).

À l'échelle macroévolutive, l'origine de l'eusocialité a fait l'objet de nombreuses études portant par exemple sur les dates d'origines de ce système social ou sur les facteurs potentiels associés à son origine (voir figure 1 dans Legendre & Condamine 2018). Par contre, le rôle

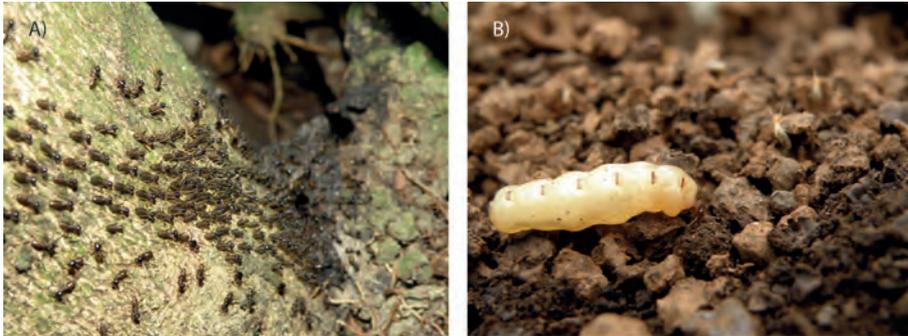


FIGURE 2. Castes chez les termites. A) Soldats et ouvriers (stériles) de *Nasutitermitinae* de Singapour. La colonne d'ouvriers est encadrée de quelques soldats reconnaissables à leur nasus (i.e. projection sur la tête) par lequel une sécrétion de défense peut être excrétée. B) Reine (fertile) de *Microcerotermes* sp. de Nouvelle-Calédonie qui a été délogée de son nid accompagnée d'un ouvrier en arrière-plan. Cette reine a perdu ses ailes et connu un développement spectaculaire de son abdomen (on parle de physogastrie) après accouplement.

de l'eusocialité sur la dynamique de diversification des êtres vivants a été très peu étudié. La reconstruction de larges phylogénies et le développement des méthodes comparatives phylogénétiques permettent aujourd'hui de tester les hypothèses à ce sujet. L'eusocialité a-t-elle pu jouer un rôle moteur dans la diversification des Dictyoptères ou au contraire un rôle de frein à leur diversification? Les deux hypothèses existent dans la littérature (Wilson 1992, Davis *et al.* 2009) et peuvent toutes deux être défendues sur un plan théorique. Elles n'ont en revanche que très rarement été testées empiriquement.

L'eusocialité est un système social complexe dont la caractérisation recouvre de nombreux caractères, et différents états pour chacun de ces caractères. Par exemple, le soin coopératif apporté aux jeunes peut s'opérer de diverses manières. Derrière le terme eusocialité se cache donc une certaine variabilité, ce qui a amené des auteurs à parler de continuum d'eusocialité (Sherman *et al.* 1995). Dès lors, on ne peut se satisfaire de parler d'eusocialité : ce terme trop réducteur englobe des caractéristiques variées et ne nous permet pas de savoir exactement à quoi il fait référence (où nous plaçons-nous sur le continuum d'eusocialité?). Il est donc nécessaire de définir précisément ces caractéristiques et notamment celles suspectées de pouvoir jouer sur la dynamique de diversification des clades, comme la caste des ouvriers ou le système digestif des termites (Fig. 3). Ces deux caracté-

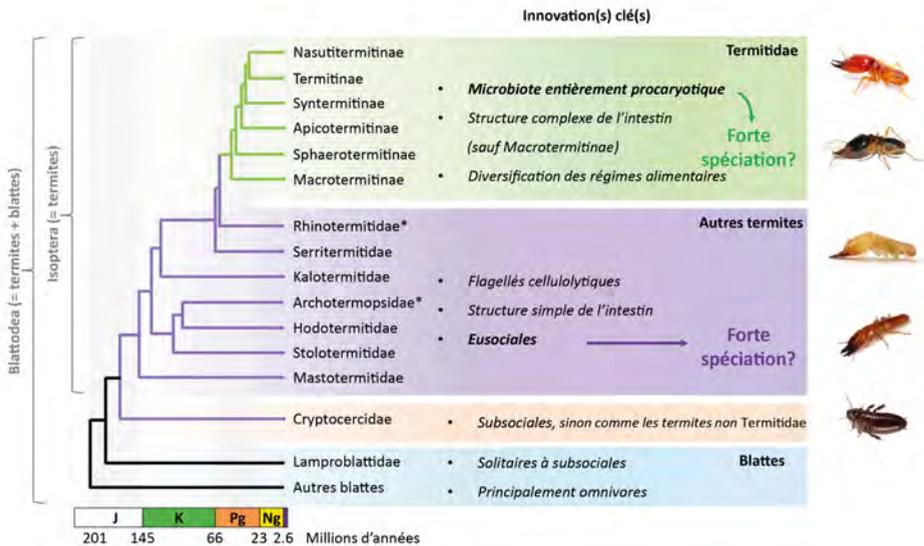


FIGURE 3. Phylogénie simplifiée des Blattodea (blattes + termites) se focalisant sur les termites (tous eusociaux) et leur groupe-frère (le genre de blattes sub-sociales *Cryptocercus*). À droite, des caractéristiques biologiques, dont des innovations clés potentielles en gras, sont listées. La ligne pointillée pour le MRCA des Blattodea indique que le groupe est plus ancien que 201 millions d'années; \* = famille paraphylétique.

ristiques présentent des états différents selon les espèces de termites qui ne vont alors pas être en mesure d'exploiter les ressources de manière équivalente, ce qui, transposé à une échelle macroévolutive, peut influencer sur la dynamique de diversification de ces insectes.

## 2] Matériels et méthodes

### 2.1] Arbre phylogénétique

Nous avons utilisé la phylogénie datée la plus récente et comprenant la plus grande couverture taxonomique (Legendre *et al.* 2015; Fig. 4). Cette phylogénie comprend 762 taxons et a été reconstruite à partir de quatre marqueurs mitochondriaux et deux marqueurs nucléaires. Les datations ont été réalisées grâce à 17 calibrations fossiles, dont le placement aux différents nœuds de l'arbre a été justifié, et à une contrainte d'âge maximale à la racine de l'arbre. Ainsi, les branches de cette phylogénie datée sont proportionnelles au temps.

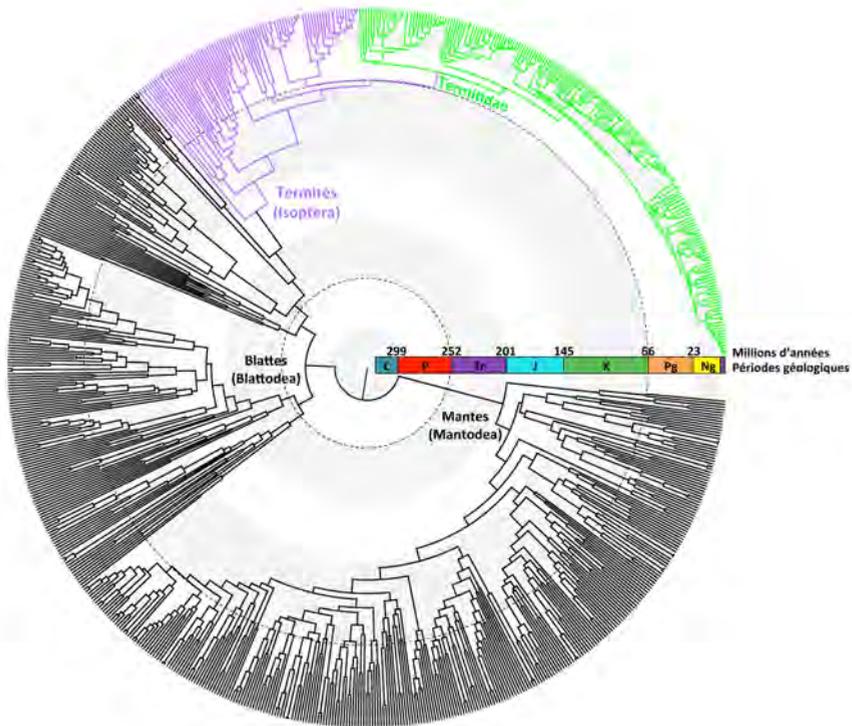


FIGURE 4. Phylogénie datée des Dictyoptères [adaptée de Legendre et al. (2015)] dans laquelle les mantes sont groupe-frère des (blattes + termites). Au sein des termites, les Termitidae, famille la plus diversifiée, sont représentés en vert. Abréviations des périodes géologiques : C = Carbonifère, P = Permien, Tr = Trias, J = Jurassique, K = Crétacé, Pg = Paléogène et Ng = Néogène.

## 2.2] Caractères d'intérêt et analyses de diversification caractère-dépendantes

Trois caractères d'intérêt pouvant avoir une influence sur la dynamique de diversification ont été retenus : l'eusocialité, les ouvriers et le microbiote du tube digestif. L'eusocialité a été codée de manière binaire (présente chez les termites et absente chez les autres Dictyoptères) et son rôle sur la dynamique de diversification a été évalué avec le modèle BiSSE (*Binary State Speciation and Extinction*, Maddison et al. 2007, FitzJohn 2012). Les ouvriers ont été codés en trois états : absent, présent sous forme de pseudergates, présent sous forme d'ouvriers « vrais ». Pseudergates et ouvriers « vrais » se dif-

férencient selon des critères morphologiques, comportementaux et développementaux (Noirot & Pasteels 1987; Fig. 5). Le rôle des ouvriers sur la dynamique de diversification a été testé avec le modèle MuSSE (*Multi-State Speciation and Extinction*, FitzJohn *et al.* 2009, FitzJohn 2012). Ce même modèle a aussi été utilisé pour le troisième type de caractère d'intérêt qui a également été codé en trois états. Soit le microbiote est entièrement procaryote (chez les Termitidae), soit il existe des flagellés cellulolytiques (autres termites et *Cryptocercus*), soit il n'y a pas de microbiote spécialisé pour la digestion de la cellulose (tous les autres Dictyoptères).

Ces codages ne sont cependant pas parfaits (e.g. catégories grossières pour l'eusocialité ou les castes d'ouvriers – Legendre *et al.* 2013, Legendre & Grandcolas 2018) et souffrent de plus d'un manque de connaissances pour certains taxons, notamment sur le microbiote des blattes. Enfin, ce ne sont pas nécessairement les seuls caractères pertinents pour étudier l'influence de l'eusocialité sur la dynamique de diversification des Dictyoptères. Ces limitations ont été considérées en créant deux codages alternatifs : dans le premier les Macrotermitinae n'étaient pas codés avec les

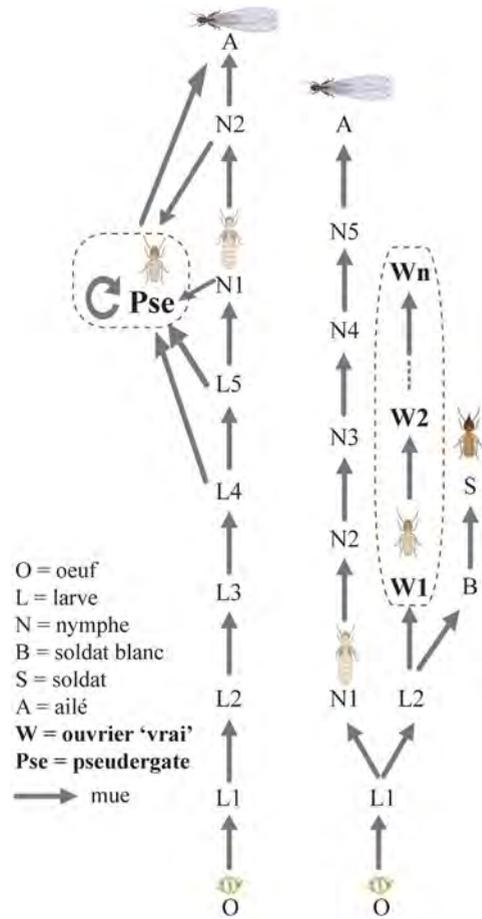
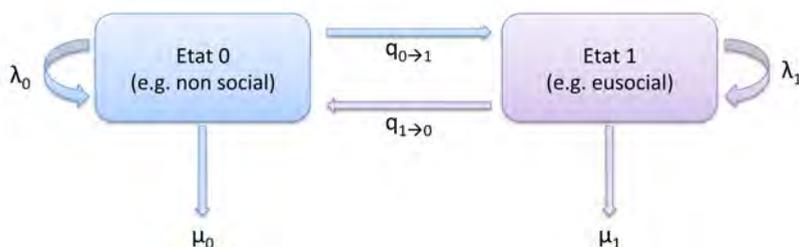


FIGURE 5. Trajectoires développementales chez les termites illustrant le critère développemental de Noirot & Pasteels (1987) utilisé pour distinguer les ouvriers « vrais » (W) des pseudergates (Pse). À gauche la trajectoire est linéaire et le lien entre pseudergates et individus reproducteurs existe; à droite la trajectoire stérile (ouvriers « vrais » et soldats) bifurque précocement et de manière irréversible de la trajectoire sexuée.

Termitidae mais avec les autres termites, du fait de la structure relativement simple de leur intestin postérieur; dans le second les blattes xylophages étaient codées comme possédant des flagellés cellulolytiques, même si cela n'a pas toujours été étudié.

Le modèle BiSSE contient six paramètres: deux taux de spéciation, deux taux d'extinction (un pour chaque état de caractère) et deux taux de transition entre état de caractère (Fig. 6a). De manière analogue, mais appliqué à trois états de caractère, le modèle MuSSE contient 12 paramètres (trois pour la spéciation et l'extinction, et six pour les transitions; Fig. 6b). Pour chaque modèle, le critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) a été calculé et le modèle le plus adéquat a été choisi en fonction de la différence entre AICc ( $\Delta AIC$ ) et du poids d'Akaike ( $AIC\omega$ ). Un  $\Delta AIC$  supérieur à 2 et un  $AIC\omega$

a) Modèle pour caractères binaires (BiSSE)



b) Modèle pour caractères à état multiple (MuSSE)

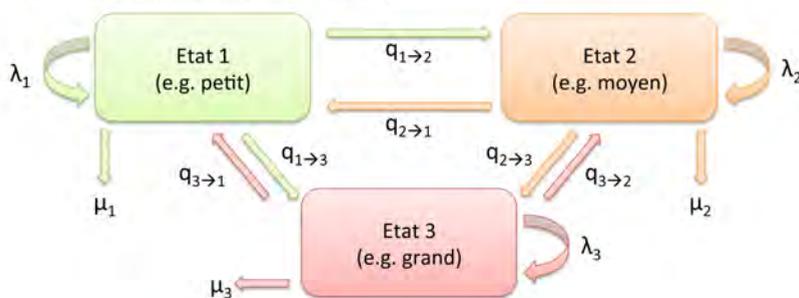


FIGURE 6. Schémas illustrant les paramètres estimés par les modèles trait-dépendants. Les états, les paramètres et les transitions autorisés dans a) BiSSE et b) MuSSE. Les deux modèles ont un paramètre de taux de spéciation ( $\lambda$ ) et un paramètre de taux d'extinction ( $\mu$ ) dépendant de l'état, ainsi que des changements d'état anagénétique ( $q$ ) entre états de caractère. BiSSE permet d'étudier des caractères binaires alors que MuSSE permet d'étudier plus de deux états de caractères.

supérieur à 0,5 ont été considérés comme significatifs. Les modèles BiSSE et MuSSE étant sensibles à l'intensité de l'échantillonnage taxonomique, une fraction d'espèces échantillonnées a été renseignée afin que ces modèles prennent en compte le fait que l'échantillonnage taxonomique est incomplet.

### 2.3] Analyses de diversification « temps- et clade-dépendante »

Deux approches reposant sur des processus naissance-mort ont été utilisées, l'une en maximum de vraisemblance (MV ; RPANDA ; Morlon *et al.* 2011) et l'autre développée dans un contexte bayésien (BAMM ; Rabosky *et al.* 2013). L'approche RPANDA autorise des variations, dans le temps et selon les lignées, des taux de spéciation et d'extinction, et ne suppose donc pas un taux d'extinction constant au cours du temps, contrairement à BAMM. En outre, cette méthode permet de retrouver des taux de diversification négatifs (i.e. le taux d'extinction peut dépasser localement le taux de spéciation).

Six modèles de diversification en MV ont été testés avec RPANDA : i) un modèle de type Yule où la spéciation est constante et l'extinction est nulle ; ii) un modèle naissance-mort constant, où les taux de spéciation et d'extinction sont constants ; iii) un modèle à taux de spéciation variable sans extinction ; iv) un modèle à taux de spéciation variable avec extinction constante ; v) un modèle à taux de spéciation constant et taux d'extinction variable ; vi) un modèle où taux de spéciation et d'extinction varient. Les résultats des modèles ont été comparés, après calcul de leurs vraisemblances, avec le critère d'Akaike corrigé par la taille de l'échantillon (AICc).

Pour tester nos hypothèses sur le rôle des caractères d'intérêt sur la dynamique de diversification, nous avons comparé les vraisemblances des modèles lorsque les changements de taux se produisaient aux branches correspondant à l'origine de l'eusocialité (i.e. le nœud du MRCA – *Most Recent Common Ancestor* – des termites) ou nœuds subséquents jusqu'au MRCA des Termitidae (i.e. le nœud correspondant à l'origine d'un microbiote entièrement procaryote).

Enfin, BAMM est une méthode bayésienne permettant de détecter automatiquement des changements dans les taux de diversification sans avoir recours à des hypothèses *a priori* sur le lieu de ces changements (le nombre de changement étant gouverné par une distribution *a priori* de type Poisson). Dans BAMM, le taux de spéciation peut varier au cours du temps, alors que le taux d'extinction est constant. Différentes valeurs de paramètres ont été utilisées dans les analyses

conduites avec BAMM. De plus amples détails sur les conditions d'analyses sont fournis dans Legendre & Condamine (2018).

### 3] Résultats et discussion

#### 3.1] Dynamique de diversification

Les différentes analyses de diversification clade-dépendante convergent en termes de résultats et indiquent qu'un changement majeur dans la dynamique de diversification des Dictyoptères aurait eu lieu au sein des termites. Quels que soient les paramètres des analyses BAMM, une augmentation majeure dans le taux net de diversification ( $r$ ) est retrouvée au sein des termites (Fig. 7d). Similairement, toutes les analyses RPANDA autorisant un changement de diversification dans les termites sont statistiquement mieux soutenues que l'analyse sans aucun changement de diversification. De plus, les analyses menées avec RPANDA permettent de localiser plus précisément ce changement au sein des termites. Le scénario le mieux soutenu est celui dans lequel un changement de diversification se produit le long d'une branche contenant uniquement des espèces avec des ouvriers « vrais » ( $\Delta AIC \geq 12.7$ ).

Ces résultats sont corroborés et affinés à travers les analyses de diversification caractère-dépendante. Celles-ci montrent que le modèle le mieux adapté aux données comprend différents taux d'extinction et de spéciation selon les états de caractères. Ainsi, les lignées eusociales présentent des taux de spéciation et d'extinction supérieurs aux taux des lignées non eusociales, et leur taux net de diversification est deux fois supérieur à la diversification des blattes et mantes (analyse BiSSE ; Fig. 7a). Les analyses MuSSE suggèrent de plus que les lignées avec des ouvriers « vrais » ont une diversification significativement supérieure aux autres lignées, même celles avec des pseudergates (Fig. 7b). De la même manière, les analyses MuSSE laissent penser que le microbiote du tube digestif pourrait jouer un rôle sur la dynamique de diversification de ces insectes (Fig. 7c).

Ces analyses suggèrent que l'eusocialité a eu un impact significatif sur la dynamique de diversification des Dictyoptères. Les taux d'extinction et de spéciation sont tous les deux plus élevés, mais cet accroissement est plus fort pour le second. Ceci se traduit donc par un taux net de diversification plus grand pour les lignées eusociales. Ainsi, l'eusocialité aurait joué un rôle moteur dans la diversification de ces insectes, tout particulièrement dans les lignées présentant des ouvriers « vrais ».

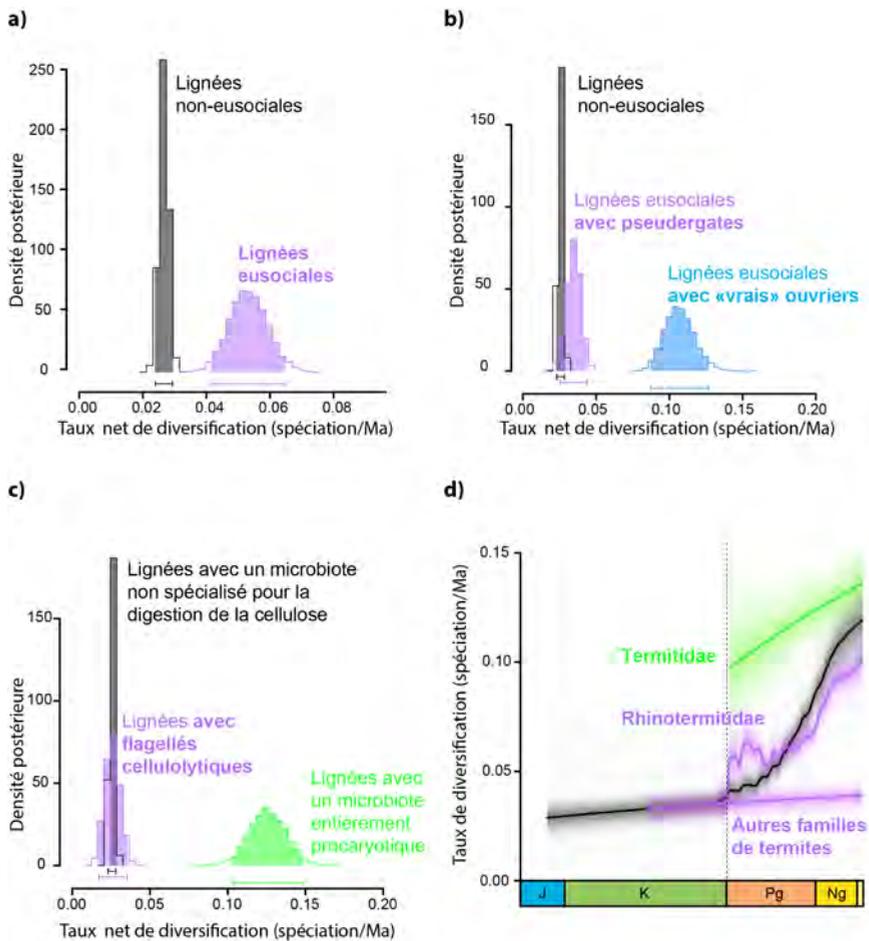


FIGURE 7. Dynamique de diversification chez les Dictyoptères et innovations clés. a) Les résultats des analyses BiSSE montrent que les lignées eusociales ont un taux net de diversification supérieur à celui des lignées non eusociales. b) Les résultats des analyses MuSSE montrent que les lignées avec des ouvriers «vrais» ont un taux net de diversification plus élevé que les autres lignées de Dictyoptères, y compris les termites avec des pseudergates. c) Les résultats des analyses MuSSE montrent que les lignées avec un microbiote entièrement procaryotique (et une structure complexe de l'intestin postérieur) ont un taux net de diversification plus élevé que les autres lignées de Dictyoptères. d) Les analyses BAMM suggèrent un fort accroissement du taux net de diversification chez les termites, notamment chez les Termitidae et les Rhinotermitidae. Les ombres autour des courbes correspondent à des intervalles de confiance dans l'estimation des paramètres.

Des sociétés d'insectes, surtout celles comprenant des ouvriers «vrais», ont pu permettre aux termites de surpasser les autres espèces et d'accroître leurs possibilités de spécialisation écologique. Ce scénario, classiquement mis en évidence en écologie (et donc à une échelle de temps relativement restreinte) pourrait donc être transposé à une échelle de temps macroévolutive (i.e. sur plusieurs millions d'années).

### 3.2] Caractères d'intérêt et échantillonnage

Ces résultats méritent, cependant, d'être relativisés à la lumière de la qualité des données primaires dont nous disposons et sur lesquelles s'appuie la délimitation des caractères d'intérêt, notamment les castes d'ouvriers et le microbiote du tube digestif.

Les castes d'ouvriers ont depuis toujours été séparées en deux catégories chez les termites. Des travaux récents ont pourtant souligné les limites associées à ces deux catégories. Par exemple, les ouvriers de *Psammotermes hybostoma* et de *Glossotermes oculatus* ne correspondent pas parfaitement ni à la définition de la caste des ouvriers «vrais» ni à celle des pseudergates (Bourguignon *et al.* 2009, 2012). Les ouvriers de termites pourraient donc être plus diversifiés que ce que les deux types classiquement utilisés ne le laissent penser. Ceci a d'inévitables conséquences sur notre compréhension du rôle de ces castes sur l'évolution des termites, dont leur dynamique de diversification.

De manière analogue, les résultats concernant le microbiote du tube digestif ne sont pas détaillés ici car les données à disposition et leur codage méritent d'être améliorés. En effet, ce microbiote n'a été étudié que chez quelques espèces. De plus, lorsqu'il est connu, ce microbiote ne se résume pas forcément de manière évidente à deux ou trois états, comme les ouvriers ne se résument pas à deux types. Par ailleurs, le microbiote peut être considéré comme un caractère isolé pour être analysé dans un cadre comparatif phylogénétique, mais il n'est pas isolé biologiquement. Ainsi, dans le rôle de décomposition de la cellulose, le microbiote et la structure de l'intestin participent conjointement à une dégradation plus ou moins efficace de la cellulose. C'est pourquoi des codages alternatifs ont été envisagés (cf. le cas des Macrotermitinae), tout en s'assurant de limiter le nombre d'états de caractère qui influence la robustesse et la puissance des résultats.

Enfin, l'échantillonnage de la diversité spécifique totale des Dictyoptères est assez faible (8 %) et pourrait biaiser les résultats

obtenus (Cusimano & Renner 2010). Un faible échantillonnage favorise l'inférence de taux de diversification en décroissance vers le présent, alors qu'un meilleur échantillonnage pour un groupe pourrait favoriser la découverte d'un changement de diversification. Cependant l'échantillonnage est relativement homogène à travers l'arbre phylogénétique, à l'exception de la sous-famille des Panesthiinae qui est plus densément échantillonnée que le reste de l'arbre. Mais plus important, la partie de l'arbre des termites n'est pas mieux échantillonnée que les autres groupes (Legendre *et al.* 2015). De plus, nous ne trouvons pas de décroissance des taux de diversification comme on aurait pu s'y attendre, mais au contraire des accélérations de diversification sont inférées. Par conséquent, l'impact de l'échantillonnage taxonomique sur les conclusions tirées ici est vraisemblablement limité.

## Références

- Bourguignon T., J. Sobotnik, R. Hanus & Y. Roisin. 2009. Developmental pathways of *Glossotermes oculatus* (Isoptera, Serritermitidae): at the cross-roads of worker caste evolution in termites. *Evolution and Development* 11 : 659-668.
- Bourguignon T., J. Šobotník, D. Sillam-Dussès, P. Jiroš, R. Hanus, Y. Roisin & T. Miura. 2012. Developmental pathways of *Psammotermes hybostoma* (Isoptera: Rhinotermitidae): old pseudergates make up a new sterile caste. *PloS One* 7: e44527.
- Bourke A. 2011. *Principles of social evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Condamine F.L. 2018. Limited by the roof of the world: mountain radiations of Apollo swallowtails controlled by diversity-dependence processes. *Biology Letters* 14 : 20170622.
- Condamine F.L., M.E. Clapham & G.J. Kergoat. 2016. Global patterns of insect diversification: towards a reconciliation of fossil and molecular evidence? *Scientific Reports* 6 : 19208.
- Cusimano N. & S.S. Renner. 2010. Slowdowns in diversification rates from real phylogenies may not be real. *Systematic Biology* 59: 458-464.
- Davis R.B., S.L. Baldauf & P.J. Mayhew. 2009. Eusociality and the success of the termites: insights from a supertree of dictyopteran families. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1750-1761.
- FitzJohn R.G. 2012. Diversitree: comparative phylogenetic analyses of diversification in R. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 1084-1092.

- FitzJohn R.G., W.P. Maddison & S.P. Otto. 2009. Estimating trait-dependent speciation and extinction rates from incompletely resolved phylogenies. *Systematic Biology* 58: 595-611.
- Goldberg E.E. & B. Igić. 2012. Tempo and mode in plant breeding system evolution. *Evolution* 66: 3701-3709.
- Heard S.B. & D.L. Hauser. 1995. Key evolutionary innovations and their ecological mechanisms. *Historical Biology* 10: 151-173.
- Hey J. 1992. Using phylogenetic trees to study speciation and extinction. *Evolution* 46: 627-640.
- Hunter J. P. & J. Jernvall. 1995. The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92: 10718-10722.
- Legendre F. & F.L. Condamine. 2018. When Darwin's Special Difficulty Promotes Diversification in Insects. *Systematic Biology* 67: 873-887.
- Legendre F. & P. Grandcolas. 2018. The evolution of sociality in termites from cockroaches: A taxonomic and phylogenetic perspective. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental : Evolution Molecular and Developmental Evolution* 330 : 279-287.
- Legendre F., A. Nel, G.J. Svenson, T. Robillard, R. Pellens & P. Grandcolas. 2015. Phylogeny of Dictyoptera: dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence. *Plos One* 10: e0130127.
- Legendre F., M.F. Whiting & P. Grandcolas. 2013. Phylogenetic analyses of termite post-embryonic sequences illuminate caste and developmental pathway evolution. *Evolution & Development* 15: 146-157.
- Maddison W.P., P.E. Midford & S.P. Otto. 2007. Estimating a binary character's effect on speciation and extinction. *Systematic Biology* 56: 701-710.
- Morlon H. 2014. Phylogenetic approaches for studying diversification. *Ecology letters* 17: 508-25.
- Morlon H., T.L. Parsons & J.B. Plotkin. 2011. Reconciling molecular phylogenies with the fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 : 16327-16332.
- Nee S. 2006. Birth-Death Models in Macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 1-17.
- Nee S., E.C. Holmes, R.M. May & P.H. Harvey. 1994. Extinction rates can be estimated from molecular phylogenies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 344: 77-82.
- Nee S., R.M. May & P.H. Harvey. 1994. The reconstructed evolutionary process. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 344: 305-11.
- Nee S., A.O. Mooers & P.H. Harvey. 1992. Tempo and mode of evolution revealed from molecular phylogenies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 89: 8322-8326.
- Nicholson D.B., A.J. Ross, P.J. Mayhew, D.B. Nicholson, A.J. Ross & P.J. Mayhew. 2014. Fossil evidence for key innovations in the evolution of insect diversity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 281: 20141823.

- Noirot C. & J.M. Pasteels. 1987. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Experientia* 43: 851-952.
- Pennell M.W. & L.J. Harmon. 2013. An integrative view of phylogenetic comparative methods: Connections to population genetics, community ecology, and paleobiology. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1289 : 90-105.
- Pyron R.A. & F.T. Burbrink. 2013. Phylogenetic estimates of speciation and extinction rates for testing ecological and evolutionary hypotheses. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 729-736.
- Rabosky D.L. & D.R. Matute. 2013. Macroevolutionary speciation rates are decoupled from the evolution of intrinsic reproductive isolation in *Drosophila* and birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 15354-15359.
- Ricklefs R.E. 2007. Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 601-610.
- Sherman P.W., E.A. Lacey, H.K. Reeve & L. Keller. 1995. The eusociality continuum. *Behavioral Ecology* 6: 102-108.
- Silvestro D., G. Zizka & K. Schulte. 2014. Disentangling the effects of key innovations on the diversification of bromelioideae (Bromeliaceae). *Evolution* 68: 163-175.
- Simpson G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press. New York.
- Stadler T. 2013. Recovering speciation and extinction dynamics based on phylogenies. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 1203-1219.
- Wilson E.O. 1992. The Effects of Complex Social Life on Evolution and Biodiversity. *Oikos* 63: 13-18.