

**UNIVERSITE MONTPELLIER II**  
**SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

**THESE**

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER II**

**SPECIALITE** : Biologie de l'Evolution

**FORMATION DOCTORALE** : Biologie de l'Evolution et Ecologie

**ECOLE DOCTORALE** : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences, et Environnement

**Contribution à l'étude des facteurs responsables des grands patrons de biodiversité.**

Apports de l'étude du complexe de *Leonardoxa africana* (Fabaceae, Caesalpinioideae), plante à fourmis des forêts pluviales du Cameroun.

Par

**Guillaume LÉOTARD**

**Soutenue publiquement le 19 décembre 2007, jury composé de :**

Carlos BERNSTEIN, Directeur de Recherche CNRS, Université Lyon I	Rapporteur
Jérôme CHAVE, Chargé de Recherche CNRS, Université Paul Sabatier	Examineur
Tatiana GIRAUD, Chargé de Recherche CNRS, Université Paris-Sud XI	Rapporteur
Finn KJELLBERG, Directeur de Recherche CNRS, CEFÉ Montpellier	Directeur de thèse
Doyle McKEY, Professeur, Université de Montpellier II	co-Directeur de thèse
Serge MORAND, Directeur de Recherche CNRS, Université de Montpellier II	Examineur

# CONTRIBUTION A L'ETUDE DES FACTEURS RESPONSABLES DES GRANDS PATRONS DE BIODIVERSITE : APPORTS DE L'ETUDE DU COMPLEXE DE *LEONARDOXA AFRICANA* (FABACEAE, CAESALPINIOIDEAE), PLANTE A FOURMIS DES FORETS PLUVIALES DU CAMEROUN

---

## RESUME :

La biodiversité augmente des pôles aux tropiques. Les grandes oscillations climatiques dont l'intensité augmente lorsqu'on s'éloigne de l'équateur ont eu un effet fort, éliminant nombre d'espèces. On distingue les clades récents ( $\alpha$ -clades) qui résistent souvent mal à un cycle climatique complet et les  $\beta$ -clades qui ont déjà traversé de tels cycles et devraient persister.

De plus lorsque les espèces sont nombreuses, les interactions biotiques peuvent mener à des adaptations divergentes : la spéciation écologique serait fréquente sous les tropiques.

Le complexe de *Leonardoxa africana* gravite autour d'un point chaud de biodiversité, la région du mont Cameroun. Nos résultats suggèrent que *L. a. letouzeyi*, espèce myrmécophyte (associée à une fourmi spécifique) est un  $\beta$ -clade endémique du refuge, qui a donné deux  $\alpha$ -clades. L'un, une myrmécophyte de plaine, s'est étendu vers le sud récemment, ce qui a marqué la biologie de ses fourmis. L'autre est non-myrmécophyte et pousse dans l'étage sous-montagnard. Dans notre interprétation, les espèces sous-montagnardes résistent bien mieux que celles des plaines aux fluctuations faibles de climat, mais seraient éliminées lors des fluctuations majeures. L'espèce de plaine serait protégée des herbivores par les fourmis, l'autre par des tanins inductibles. L'hybride F1 serait contre sélectionné car maladapté. Dans le refuge, une population de *L. a. letouzeyi* a colonisé l'étage sous-montagnard et présente des similitudes fortes avec l'autre forme de cet étage. Ceci suggère une transition myrmécophyte vers non-myrmécophyte tirée par le milieu.

Spéciation écologique, interactions biotiques et oscillations climatiques sont déterminants pour la biodiversité.

**MOTS-CLES :** gradient latitudinal de biodiversité, point chaud de biodiversité, changement climatique, dynamiques d'aires de distribution, expansion, interaction biotique, spéciation écologique, myrmécophyte, mutualisme de protection, dorsale volcanique camerounaise, Afrique, tropique, forêt sous-montagnarde, *Petalomyrmex*, *Cataulacus*.

# MECHANISMS DRIVING MAJOR PATTERNS OF BIODIVERSITY: INSIGHTS FROM A STUDY OF THE *LEONARDOXA AFRICANA* SPECIES COMPLEX (FABACEAE, CAESALPINIOIDEAE), ANT-PLANTS OF THE CAMEROONIAN RAINFORESTS

---

## ABSTRACT:

Biodiversity increases from poles to tropics. The large climatic oscillations, the intensity of which increase with latitude, have a strong effect, eliminating numerous species. Recent clades ( $\alpha$ -clades) often go extinct at the next climatic oscillation while  $\beta$ -clades have already gone through several cycles and are hence more likely to survive.

Furthermore, when species are numerous, biotic interactions can lead to divergent adaptations: ecological speciation should be more prevalent in tropical regions.

The *Leonardoxa africana* complex has expanded from a biodiversity hotspot in the area of Mount Cameroon. Our results suggest that *L. a. letouzeyi*, a myrmecophyte (associated with a specific ant), is a  $\beta$ -clade restricted to the refuge and has given rise to two  $\alpha$ -clades. One a lowland myrmecophyte has recently expanded southwards, an event that has affected the biology of its associated ants. The other, non-myrmecophytic is restricted to the submontane forest. In our interpretation, species of the submontane forest resist better than lowland species to minor climatic oscillations, but are eliminated during major climatic events. The lowland species is protected from herbivores by ants, the submontane species by inducible tannins. The F1-hybrid is intermediate and hence maladapted. In the refuge, a population of *L. letouzeyi* has become submontane and it presents similitudes with the other submontane form: the transition from myrmecophyte to non-myrmecophyte seems to be selected by this habitat.

Ecological speciation, biotic interactions and climatic oscillations seem to be determinant for biodiversity.

**KEY-WORDS:** latitudinal diversity gradient, biodiversity hotspot, climatic change, range dynamics, expansion, biotic interaction, ecological speciation, myrmecophyte, protection mutualism, Cameroonian volcanic arc, Africa, tropics, submontane forest, *Petalomyrmex*, *Cataulacus*.