

L'étonnant succès évolutif des chênes

Andrew Hipp, Paul Manos et Jeannine Cavender-Bares

Les quelque 435 espèces de chênes dominent dans les forêts de tout l'hémisphère Nord. Comment ces arbres se sont-ils imposés et diversifiés à ce point ? Plusieurs équipes de recherche tentent de le comprendre en reconstituant l'histoire de leurs migrations – une épopée de près de 60 millions d'années.



En Caroline du Sud, sur l'île de Johns, *Angel Oak* est un vénérable chêne âgé de 400 à 500 ans, de l'espèce *Quercus virginiana* (appelée aux États-Unis *southern live oak*).

L'ESSENTIEL

> Les chênes forment un groupe d'espèces ligneuses très diversifiées, largement répandues dans l'hémisphère Nord, et d'importance écologique majeure.

> Les progrès récents de la génomique ont permis de reconstituer leur histoire évolutive et celle de leur diffusion.

> Ces recherches peuvent nous aider à gérer les forêts de chênes afin d'assurer leur maintien face au réchauffement climatique.

LES AUTEURS



ANDREW HIPPI
responsable
de l'herbier
au Morton
Arboretum à Lisle,
aux États-Unis



PAUL MANOS
professeur
au département
de biologie de
l'université Duke,
aux États-Unis



**JEANNINE
CAVENDER-BARES**
professeuse à la faculté
de sciences biologiques
de l'université du
Minnesota, aux États-Unis

Pour ceux qui connaissent les forêts nord-américaines, imaginez qu'on vous y dépose il y a 56 millions d'années. Vous n'auriez pas reconnu le paysage, quel que soit l'endroit où vous auriez été téléporté. À l'époque, à l'aube de l'Éocène, la Terre était plus chaude et plus humide qu'aujourd'hui. Une mer venait tout juste de se refermer au milieu des Grandes Plaines, cette zone aujourd'hui semi-aride qui traverse toute l'Amérique du Nord au centre du continent, du Canada (province du Saskatchewan) jusqu'au Texas au sud. Quant à la grande chaîne des montagnes Rocheuses, qui s'étend sur tout l'ouest du continent du nord au sud, elle n'avait pas encore atteint sa hauteur actuelle.

Les communautés végétales et animales étaient radicalement différentes. Dans le Haut-Arctique canadien (à l'extrême nord du continent américain), au lieu de la toundra actuelle au maigre couvert végétal, s'épanouissait une flore riche et variée grâce au maintien de températures positives toute l'année ; l'île d'Ellesmere, à l'extrême nord du Canada, en face de la côte nord-ouest du Groenland, abritait des alligators et des tortues géantes.

À quoi ressemblaient les forêts à cette époque ? À une forêt tropicale humide appréciée des primates dans ce qui est le sud-est actuel des États-Unis, alors que des forêts de feuillus recouvraient le nord-est : certaines espèces à feuillage caduc (qui tombe) telles que des ginkgos, des viornes, des bouleaux ou des ormes, d'autres aux larges feuilles persistantes. Les arbres à feuillage caduc, qui couvrent aujourd'hui 11 % des forêts allant du Mexique à l'Amérique du Nord, étaient encore peu nombreux. Mais ces paysages allaient radicalement changer avec la propagation et l'extraordinaire diversification d'un groupe d'espèces ligneuses d'importance écologique et économique majeure : les chênes.

Au cours de ces 56 millions d'années, les chênes, qui appartiennent tous au genre *Quercus*, sont passés d'une population unique,

indifférenciée, aux quelque 435 espèces que l'on trouve aujourd'hui dans l'hémisphère Nord sur les cinq continents, du Canada à la Colombie, de la Norvège à Bornéo. Ce sont des espèces clés des écosystèmes de cet hémisphère. Elles hébergent une grande biodiversité, des champignons aux guêpes, en passant par les oiseaux et les mammifères. Comme toutes les plantes, elles contribuent à rendre notre air respirable en séquestrant le dioxyde de carbone et en absorbant les polluants atmosphériques. Au cours des siècles, les sociétés humaines se sont nourries de leurs glands, ont utilisé leur bois pour construire habitations, meubles et bateaux. Les chênes figurent même en bonne place dans de nombreux mythes et légendes.

Quercus est le genre ligneux dominant des forêts de l'hémisphère Nord, du continent nord-américain tout comme de l'Amérique centrale, de l'Europe et de l'Asie. L'Amérique héberge environ 60 % des nombreuses espèces actuelles de chênes. En Amérique du Nord et au Mexique, cela représente aujourd'hui plus de biomasse forestière que toutes les autres plantes ligneuses.

Comment en est-on arrivé là ? Remonter la longue histoire de l'évolution des chênes permet d'appréhender nos forêts actuelles, leur biodiversité et leurs réseaux trophiques. Pendant des décennies, il était impossible de la reconstituer. Les scientifiques ne pouvaient que spéculer, car les restes fossiles étaient lacunaires et les techniques biomoléculaires, qui permettent de déduire des événements de l'évolution des organismes vivants à partir de leur ADN, n'étaient pas assez performantes.

Les progrès récents dans le séquençage et l'analyse du génome nous ont permis, avec l'aide d'autres chercheurs, de reconstituer une image détaillée de l'origine, de la diversification et de la diffusion des chênes. Comme nous allons le voir, il s'agit d'une remarquable réussite évolutive. Les résultats de ces recherches devraient également nous aider à prévoir comment ces arbres essentiels réagiront au changement climatique et à élaborer des plans de gestion pour assurer leur survie.

Les différences entre les grands groupes de chênes sont évidentes, même pour un observateur néophyte. Sur le continent américain, les chênes sont dominés par deux grandes lignées sur les huit qui existent aujourd'hui dans le monde : les chênes rouges (*red oaks* en anglais, qui forment ce qu'on appelle la section *Lobatae*) et les chênes blancs (*white oaks*, qui forment la section *Quercus*).

Les chênes rouges ont des feuilles dont les lobes ont des extrémités pointues, alors que celles-ci sont arrondies chez les chênes blancs (et les feuilles des chênes blancs contiennent plus de nutriments et enrichissent ainsi davantage les sols). Leur reproduction se distingue aussi. Le pollen transporté par le vent sur les fleurs femelles ne féconde l'ovule que l'année suivante pour donner naissance à des fruits matures – les glands –, alors que les glands des chênes blancs sont issus de fécondation qui s'est produite l'année même de la pollinisation. Il arrive même que les glands de chênes blancs germent avant de tomber. Les écureuils gris ne s'y trompent pas : ils cachent de préférence les glands de chênes rouges, car ils se conservent mieux que ceux de chênes blancs.

Parmi les autres différences notables, les chênes blancs parviennent mieux que les rouges à faire barrière à la propagation de maladies fongiques telles que le flétrissement du chêne. Due au champignon *Ceratocystis fagacearum*, dont les filaments (le mycélium) se propagent dans les vaisseaux par lesquels circule la sève, cette maladie entraîne la défoliation de l'arbre puis sa mort. Les chênes blancs sont capables d'obstruer efficacement les vaisseaux infectés en produisant des excroissances de cellules qu'on appelle des « thyllés ». Ce n'est pas le cas des chênes rouges, qui sont donc beaucoup plus sensibles à cette maladie. Leur bois reste d'ailleurs poreux. C'est aussi la raison pour laquelle les chênes blancs sont utilisés en tonnellerie ou pour la construction des navires, et non les chênes rouges.

Les insectes défoliateurs font d'ailleurs très bien la différence entre ces bois et la plupart ont une préférence pour les uns ou les autres. Même les champignons mycorhiziens, qui permettent aux racines des arbres de profiter des nutriments du sol, semblent distinguer les chênes rouges des blancs et la plupart favorisent des relations symbiotiques spécifiques.

VARIATIONS GÉNÉTIQUES ET HYBRIDATION

Au-delà de ces deux grandes lignées, les espèces de chênes étroitement apparentées sont particulièrement difficiles à distinguer. Les variations au sein d'une même espèce, conséquences de l'évolution des arbres, des variations génétiques entre individus et des réponses au milieu, sont souvent aussi

importantes que celles entre espèces. Sans compter que les chênes s'hybrident souvent entre eux, que ce soit au sein des lignées de chênes blancs ou rouges ou de chacune des six autres grandes lignées. Ces deux facteurs – la variabilité génétique au sein d'une espèce et l'hybridation – compliquent beaucoup la classification des chênes.

Cette hybridation rend également délicate la reconstitution de l'histoire évolutive des chênes, quand les analyses moléculaires classiques ne reposent que sur le séquençage d'un nombre limité de gènes. Car les données issues de gènes individuels retracent souvent des histoires différentes. Par ailleurs, une même espèce peut s'être hybridée avec de nombreuses autres espèces au cours de son passé, de sorte que l'analyse génétique sur différents gènes pris individuellement révèle parfois différentes histoires sur une même aire de répartition géographique. Ainsi, le génome du chêne est une véritable mosaïque façonnée tant par la spéciation que par l'hybridation. Se fonder sur le séquençage d'un seul ou de quelques gènes ne suffit pas pour reconstituer toute l'histoire.

Heureusement, les techniques ont évolué. Il y a deux décennies, nous ne pouvions mener nos recherches qu'à partir de séquences d'ADN de chloroplastes – les structures intracellulaires qui captent la lumière et assurent la photosynthèse – et de quelques gènes nucléaires (c'est-à-dire du noyau cellulaire). Cela suffisait pour discerner les principaux rameaux de l'arbre phylogénétique des différentes espèces de chênes. Mais pas pour atteindre les dernières branches, correspondant aux espèces actuelles.

En 2008, nous nous sommes rendu compte que les nouvelles techniques moléculaires que nous utilisons pour étudier l'hybridation et les différentes espèces de chênes rouges pouvaient également nous servir à retracer l'histoire évolutive des chênes. Depuis, en collaboration avec des collègues du monde entier, nous utilisons cette approche nommée RAD-seq ou « séquençage ciblé de régions génomiques adjacentes à des sites de restriction » : elle permet de lire de courtes séquences d'ADN très largement réparties dans l'ensemble du génome. Nous analysons ces données à l'aide de méthodes statistiques afin de reconstituer l'ordre dans lequel les espèces se sont ramifiées à partir d'ancêtres communs et celles qui se sont hybridées ensuite. En associant ces analyses aux données provenant des fossiles, nous sommes en mesure de remonter aux événements clés de l'évolution des chênes. Ainsi, malgré leur histoire génétique particulièrement complexe, nous avons pu déduire une grande partie de la spéciation des chênes et remonter jusqu'aux origines. Qu'avons-nous découvert ?

Nous ne saurons probablement jamais exactement quand et où les tout premiers >



Les feuilles des « chênes rouges » (ici une feuille – verte – de *Quercus rubra*) présentent des lobes dont les extrémités sont pointues ; celles des « chênes blancs » (ici une feuille de *Quercus alba* en couleur automnale) ont des extrémités de lobes de forme arrondie.

LA LONGUE MARCHE DES CHÊNES

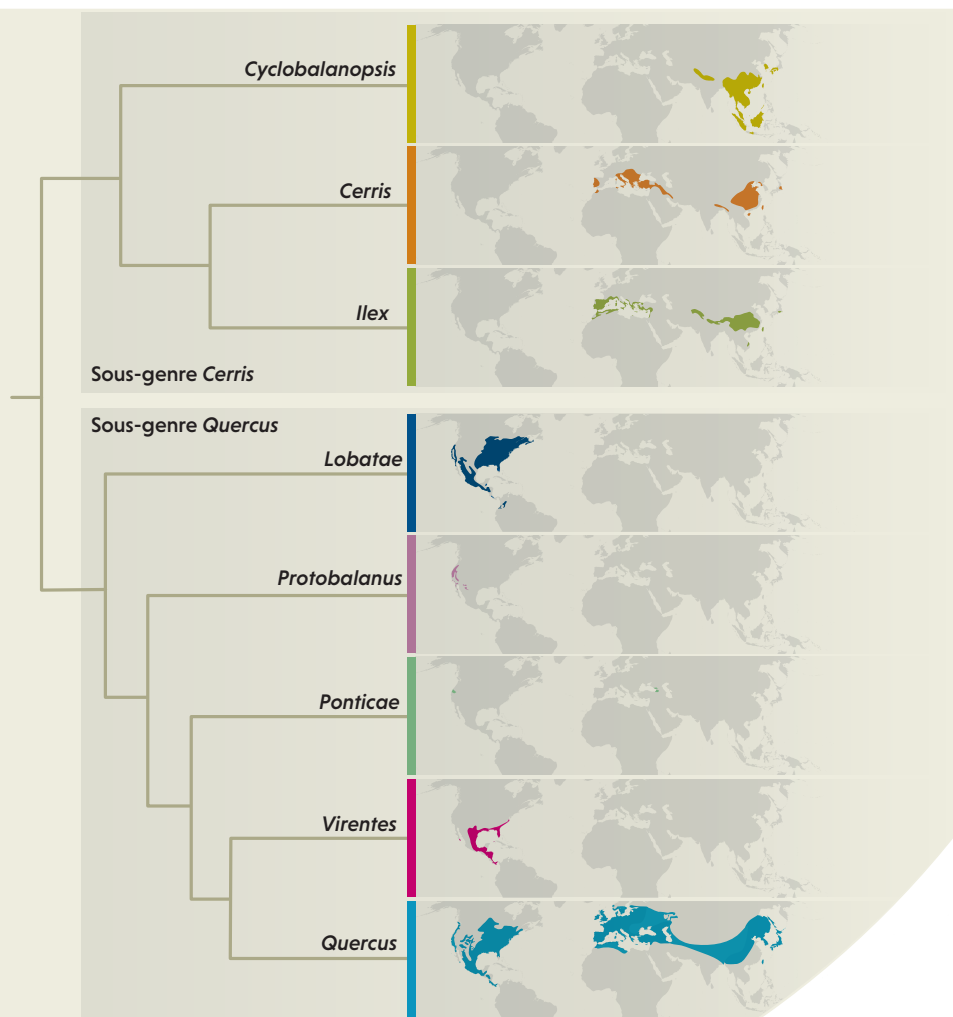
En quelque 56 millions d'années, 435 espèces de chênes sont apparues. Globalement, elles sont aujourd'hui présentes sur les cinq continents. En étudiant leurs génomes, des chercheurs ont pu reconstituer l'histoire évolutive de ces arbres. On comprend mieux d'où vient leur formidable diversité, en particulier sur le continent américain qui héberge environ 60 % des espèces

LA CLASSIFICATION DES CHÊNES

Toutes les espèces actuelles de chênes font partie du genre *Quercus*. Celui-ci comprend huit grandes lignées, qu'on appelle des « sections », dont deux se sont particulièrement répandues sur le continent américain : la section *Lobatae* (qu'on qualifie en général de chênes rouges) et la section *Quercus* (ou chênes blancs).

DIVERSITÉ AU SEIN DES COMMUNAUTÉS

Chênes rouges et chênes blancs poussent souvent ensemble dans les mêmes milieux en Amérique du Nord et centrale. Ces deux grandes lignées ont colonisé les mêmes zones et ont profité indépendamment des mêmes conditions écologiques. Par exemple, dans les basses terres de Floride, différentes espèces de chênes blancs se sont installées dans des milieux karstiques de sable, de broussailles et de ravins, milieux secs où les incendies sont fréquents. Deux autres communautés de chênes s'y sont également installées : des chênes rouges et des membres d'une troisième lignée, *Virentes* (qui ont un feuillage persistant).



Feuilles représentées à l'échelle les unes par rapport aux autres et dans l'ordre des arbres indiqués ci-dessus.

Temps (en millions d'années) 56 33,9 23 5,3 2,6 Aujourd'hui

PALÉOCÈNE ÉOCÈNE OLIGOCÈNE MIOCÈNE PLIOCÈNE Région biogéographique actuelle

VERS LES AMÉRIQUES

Les chênes blancs et les chênes rouges sont apparus ensemble et se sont diversifiés simultanément sur le continent américain. En migrant progressivement vers le sud, ces deux lignées se sont subdivisées de part et d'autre des montagnes Rocheuses : les espèces du côté ouest ont donné naissance aux chênes de Californie et du nord-ouest du Pacifique ; les espèces du côté est ont donné naissance aux chênes de l'est de l'Amérique du Nord. Ce dernier groupe s'est subdivisé en trois sous-groupes (Nord-Est, Sud-Est et texan). Tous ces chênes rouges et chênes blancs se sont ensuite répandus de l'est de l'Amérique du Nord jusqu'au Mexique, où ils ont connu un nouvel élan de diversification, sans oublier une migration vers l'Europe des chênes blancs exclusivement.

Ancêtre commun du sous-genre *Quercus*

Les barres grises indiquent l'incertitude sur les dates de divergences majeures

Chaque point terminal représente une espèce de chêne. Quelques-unes des espèces sont indiquées en rouge ; leurs feuilles sont illustrées en bas de la page de gauche.

Espèces de chênes rouges et chênes blancs

Ancêtre des chênes blancs eurasien

Lobatae

Protobalanus

Ponticae

Virentes

Quercus

Quercus shumardii

Q. falcata

Q. elliotii

Q. hemisphaerica

Q. myrtifolia

Q. virginiana

Q. geminata

Q. michauxii

Q. margarettae

Q. chapmanii

Texas et Nouveau-Mexique

Arizona et Nouveau-Mexique

Province floristique de Californie et nord-ouest du Pacifique

Est de l'Amérique du Nord

Mexique, Amérique centrale, Arizona et Nouveau-Mexique

Eurasie

SOURCES: T. Denk et al., *Oaks Physiological Ecology: Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* (ed. E. Gil-Pelegrin et al.), Springer, 2017 et P. Manos, *International Oaks*, vol. 27, 2016 (aires de répartition et classification) ; J. Cavender-Bares, *New Phytologist*, vol. 221, 2019 (schéma des communautés de Floride) ; Hilary Major (feuilles) ; A. L. Hipp et al., *New Phytologist*, vol. 217, 2018 (phylogénie nord-américaine)

> chènes sont apparus. En revanche, on a retrouvé dans des boues, près de Salzbourg, en Autriche, un peu de l'énorme quantité de pollen produite chaque printemps par une population de chènes. C'était il y a environ 56 millions d'années. Ces grains de pollen sont les plus anciens témoignages fossiles non équivoques de chènes qui aient été répertoriés. Ils ont la forme d'un ballon de rugby avec trois rainures dans le sens de la longueur; leur texture varie selon la lignée.

UNE LONGUE MARCHÉ VERS LE SUD

Rappelons qu'au début de l'Éocène, l'Amérique du Nord et l'Eurasie étaient reliées par des terres qui enjambaient les océans Atlantique et Pacifique tels que nous les connaissons aujourd'hui. Les plantes et les animaux évoluaient donc librement entre ces deux continents par ces connexions terrestres. Ainsi, les chènes constituaient très probablement une vaste forêt s'étendant sur les continents d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie. On ne peut donc pas affirmer que les tout premiers chènes sont originaires d'Eurasie et se sont déployés vers l'Amérique, ou l'inverse. La seule chose dont nous soyons à peu près sûrs est que les chènes viennent du «Nord».

On sait que, très peu de temps après leur apparition sur Terre, les chènes ont commencé à se séparer en deux grandes branches: le sous-genre *Cerris* que l'on retrouve aujourd'hui uniquement en Europe, Asie et Afrique du Nord, et le sous-genre *Quercus* présent essentiellement sur le continent américain mais aussi en Eurasie. Mais, au début, la séparation entre les continents n'était pas franche et des échanges restaient possibles. Ainsi, le plus ancien fossile attribué au chène à anneaux (de la section *Cyclobalanopsis* du sous-genre *Cerris*, voir l'encadré pages 46-47), ainsi nommé à cause des anneaux concentriques d'écaillés sur la cupule de son gland, a été identifié dans l'Oregon et date d'environ 48 millions d'années, alors que cette lignée n'existe aujourd'hui qu'en Asie du Sud-Est. À l'inverse, on a trouvé en Europe des fossiles de chènes rouges datant d'environ 35 millions d'années, alors que cette lignée est aujourd'hui spécifiquement américaine.

Une chose est sûre: lorsque les températures ont commencé à baisser, il y a environ 52 millions d'années, les chènes ont progressivement disparu au nord et se sont déplacés vers le sud tant en Eurasie qu'en Amérique du Nord. La séparation entre les deux continents était alors devenue plus nette. Aucune espèce de la branche eurasiennne n'a ensuite été observée sur le continent américain et seules deux sous-branches de la branche américaine ont été identifiées en Eurasie.

Avant de s'être acclimatés plus au sud, les chènes s'étaient subdivisés en huit grandes lignées, celles que nous connaissons aujourd'hui de par le monde. Trois d'entre elles n'existent que sur le continent américain et ont donné naissance aux chènes rouges (les arbres de la section *Lobatae*), aux chènes dits «dorés» ou «intermédiaires» (de la section *Protobalanus*) et aux chènes à feuillage persistant du Sud (de la section *Virentes*). Une lignée, celle des chènes blancs (de la section *Quercus*), originaire du continent américain, a fait un retour en Eurasie.

On peut affirmer que ces huit grandes lignées sont apparues tôt dans l'évolution des chènes, car l'un des plus anciens fossiles de chène américain est un chène blanc de 45 millions d'années provenant de l'île Axel Heiberg, au Nunavut, au Canada. On peut le distinguer des chènes rouges et de toutes les autres grandes lignées de chènes. Mais nous avons du mal à attribuer avec certitude les plus anciens fossiles à telle ou telle grande lignée. C'est en nous appuyant sur des données moléculaires que nous parvenons à estimer quand sont apparues des lignées indépendantes. Grâce à ces données moléculaires et aux fossiles sélectionnés, nous avons pu estimer que les huit grandes lignées mondiales de chènes sont apparues très tôt. Cela nous a permis de comprendre ce qui s'est passé ensuite lorsque les chènes d'Amérique du Nord ont connu leurs propres ramifications.

En même temps que le climat mondial se refroidissait, celui de l'Amérique du Nord devenait plus saisonnier. Les montagnes Rocheuses continuaient à s'élever, créant une sorte d'écran aux pluies pour le versant sous le vent, qui a progressivement asséché les Grandes Plaines. Les forêts tropicales et les forêts de feuillus persistants d'Amérique du Nord étaient repoussées vers le sud, et ont disparu partiellement ou totalement de certaines régions il y a environ 40 millions d'années. Une véritable aubaine écologique dont les chènes ont vite profité. De nombreuses empreintes de pollen et de feuilles attestent de leur présence dans des fossiles nord-américains datant de 35 millions d'années. Ainsi, à partir du nord du Mexique, le paysage tropical prenait de plus en plus une allure de climat tempéré.

DES SITUATIONS ÉCOLOGIQUES MISES À PROFIT

En progressant vers le sud, les chènes rouges et les chènes blancs se sont ensuite scindés en deux lignées, l'une à l'ouest des montagnes Rocheuses, qui a donné naissance aux chènes actuels de Californie et du nord-ouest du Pacifique (sections *Lobatae*, *Quercus* et *Protobalanus*), l'autre sur le côté est dont sont issues les trois lignées de chènes de l'est de >

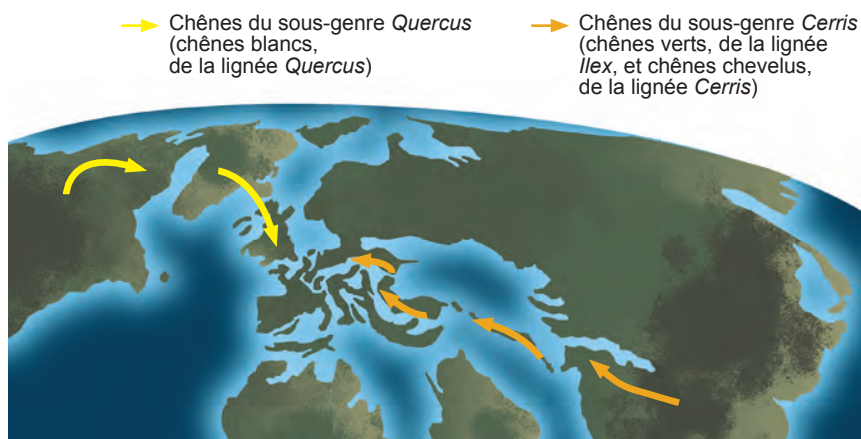
L'HISTOIRE DES CHÊNES D'EUROPE

Tout comme pour l'Amérique, les parties septentrionales de l'Europe et de l'Asie étaient couvertes d'une vaste forêt comprenant des chênes au début du Tertiaire (il y a environ 65 millions d'années), quand ces trois continents étaient connectés dans l'Atlantique nord par un pont terrestre reliant la Scandinavie au Groenland et au Canada. Cette forêt est à la base des deux sous-genres du genre *Quercus* (voir l'encadré pages 46-47), le sous-genre *Quercus* qui s'est différencié en Amérique du Nord et le sous-genre *Cerris* qui s'est différencié en Eurasie. L'Europe est par la suite devenue le réceptacle des mouvements migratoires de ces deux sous-genres, d'où une double histoire pour les chênes européens.

La première histoire retrace la migration des chênes blancs (sous-genre *Quercus*) d'Amérique du Nord vers l'Europe via le pont terrestre nord-atlantique, qui s'est progressivement disloqué en un chapelet d'îles, mais qui a permis la migration des espèces jusqu'au Miocène (voir la figure de l'encadré page 47 pour les périodes correspondant aux ères géologiques mentionnées ici).

Les fossiles de chênes blancs de cette époque, nombreux et largement répartis en Europe, en témoignent. La découverte de fossiles présentant des affinités avec les chênes rouges est plus rare et correspond à des populations préexistantes ne résultant sans doute pas de migrations d'Amérique du Nord. Pourquoi la différenciation parallèle chênes blancs/chênes rouges présente en Amérique du Nord ne s'est pas reproduite en Europe reste un mystère. Quoi qu'il en soit, ce sont les chênes blancs qui se sont diversifiés en Europe durant le Miocène, aboutissant aux espèces que nous reconnaissons aujourd'hui.

La seconde histoire est celle des chênes appartenant au sous-genre *Cerris*, et qui ont colonisé l'Europe à partir de l'Asie de l'Est. Là encore, ce sont les changements orogéniques (c'est-à-dire des reliefs) qui permettent de comprendre les voies migratoires suivies. Les premières présences de chênes asiatiques montrant des affinités avec les chênes des groupes actuels *Cerris* et *Ilex* remontent au début de l'Oligocène, quand



Sur cette carte montrant l'Eurasie et le nord de l'Amérique à l'Oligocène, il y a environ 30 millions d'années, sont indiquées les grandes voies de migration des chênes vers l'Europe (ces voies ne sont pas toutes contemporaines de cette époque précise).

le bassin méditerranéen et l'Asie Mineure étaient couverts par la mer Paratéthys. Les études paléontologiques et phylogénétiques suggèrent que les chênes verts ont emprunté un corridor constitué de forêts humides maintenues sur les marges du massif himalayen. Ces migrations se sont poursuivies via les îles de la Paratéthys en Europe et en Afrique du Nord.

La migration d'Amérique du Nord vers l'Europe a duré jusqu'au Miocène

Les changements climatiques occasionnés par le retrait de la Paratéthys ainsi que les cycles glaciaires-interglaciaires devenus de plus en plus prononcés au début du Pliocène ont été accompagnés d'extinctions de chênes. Bien que l'ampleur de ces extinctions reste mal connue, elle a conduit aux différences

actuelles du nombre d'espèces de chênes en Europe, en comparaison de l'Amérique du Nord et de l'Asie. Seule une trentaine d'espèces peuplent aujourd'hui l'Europe et l'Afrique du Nord, contre plus de 200 en Amérique du Nord et plus de 150 en Asie.

L'histoire européenne au cours du Pliocène est rythmée par les changements climatiques de grande ampleur dus à l'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires. Ces changements se sont accompagnés de mouvements migratoires récurrents depuis les zones demeurent suffisamment clémentes au cours des périodes froides (péninsules Ibérique, italienne, balkanique, Turquie) vers l'Europe centrale et septentrionale rendues accessibles en périodes chaudes.

Les analyses génétiques à partir d'ADN moderne et ancien, ainsi que l'exploitation des données sur les pollens fossiles, ont permis de retracer les dynamiques démographiques et les voies de migration empruntées par les chênes. Elles ont notamment mis en évidence que l'hybridation entre espèces a favorisé la dispersion, mais aussi l'adaptation, des arbres. Contrairement à l'Amérique du Nord, où la diversification entre espèces a contribué à l'expansion continentale des chênes, en Europe, ce sont les mécanismes évolutifs internes à l'espèce (dispersion, adaptation), stimulés en partie par l'hybridation, qui ont conduit à la répartition quasi générale d'un nombre limité d'espèces, et notamment du chêne sessile (*Q. petraea*) et du chêne pédonculé (*Q. robur*).

ANTOINE KREMER

Directeur de recherches émérite
au laboratoire Biogeco (Inrae et université
de Bordeaux), à Cestas



Des glands de chêne pédonculé, espèce parmi les plus répandues en Europe.

➤ l'Amérique du Nord (*Lobatae*, *Quercus* et *Virentes*). Cette dernière lignée s'est redifférenciée en trois ensembles reconnus aujourd'hui : celui du Nord-Est, du Sud-Est et un ensemble texan. Poursuivant leur longue « marche », chênes rouges et blancs de l'Est ont atteint le Mexique il y a 10 à 20 millions d'années, peut-être en passant par le Texas.

C'est la variété de milieux ouverts et d'habitats écologiques dues à la disparition des palmiers et des feuillus persistants qui ont permis aux chênes de se diversifier. On qualifie cette diversification de radiation évolutive : une évolution rapide, à partir d'un ancêtre commun, d'un ensemble d'espèces caractérisées par une grande diversité écologique et morphologique. Ces nouvelles populations de chênes, écologiquement très différentes les unes des autres, se sont progressivement isolées sur le plan reproductif : les échanges de gènes se sont faits au sein de chaque population de chênes plutôt qu'entre les différentes populations, et les mutations génétiques ont ainsi progressivement formé de nouvelles espèces. Les conséquences de cette diversification sont particulièrement spectaculaires au Mexique et en Amérique centrale, puisqu'on y trouve environ 40% de toutes les espèces de chênes du monde.

Comment expliquer cette radiation évolutive au Mexique ? Les chênes étant particulièrement adaptés au froid, en migrant vers le sud du Mexique, ils se sont installés plus en altitude dans les conditions écologiques qui leur convenaient le mieux, retrouvant en quelque sorte le milieu tempéré adapté à leur développement. On constate également que les espèces qui sont apparues dans les différentes régions du Mexique, à plus ou moins haute altitude, étaient capables de supporter des conditions plus ou moins sévères de sécheresse. De pair avec la séparation physique liée à l'altitude, cette différenciation écologique a très probablement aussi contribué à isoler les populations sur le plan de la reproduction. Rappelons par ailleurs que l'installation des chênes au Mexique étant relativement récente, on ne peut pas imputer leur grande diversité d'espèces à l'effet du temps.

Dès lors, si ce ne sont pas les températures locales plus élevées qui sont la cause de la grande diversité d'espèces de chênes présents au Mexique, mais une radiation évolutive notamment due à l'installation des chênes en altitude, pourquoi une telle diversité d'espèces n'est-elle pas apparue dans les montagnes Rocheuses ? Les conditions y étaient probablement trop rudes, avec de courtes saisons végétatives et des hivers froids. On y trouve une seule espèce, un chêne blanc, le chêne de Gambel (*Quercus gambelii*), dans une zone limitée au sud des Rocheuses.

On ne sait pas exactement ce qui a finalement arrêté la progression des chênes vers le

sud – peut-être une réduction trop importante de la saisonnalité ou une trop forte concurrence des espèces tropicales. Ces arbres sont néanmoins parvenus à traverser l'isthme de Panama pour atteindre le nord de l'Amérique du Sud. Mais ce n'est pas tout. Comme les chênes blancs et rouges s'étaient déjà séparés au moment où ils ont commencé à migrer vers le sud, l'histoire s'est en fait dédoublée. Elle s'est déroulée parallèlement, simultanément et aux mêmes endroits pour ces deux lignées, distinctes mais très proches.

Nous avons ainsi pu retracer l'histoire biogéographique que nous venons de décrire chez

Les chênes ont atteint le Mexique il y a 10 à 20 millions d'années, peut-être via le Texas

les chênes rouges comme chez les blancs : ces deux lignées se sont déplacées vers le sud, séparées autour des montagnes Rocheuses pour se diriger vers le Mexique à partir d'un ancêtre de l'est de l'Amérique du Nord. Cette double conquête du sud explique en partie tant la richesse en espèces que l'abondance des chênes sur le continent américain.

RELATIONS DE BON VOISINAGE

L'un des aspects les plus passionnants de nos recherches a été de pouvoir associer des analyses génomiques, qui permettent de comprendre l'arbre de parenté des chênes, à des études physiologiques qui lèvent le voile sur l'adaptation des espèces au climat et au milieu, ainsi qu'à des analyses de communautés d'espèces associées aux chênes.

Nous avons ainsi établi que, à mesure qu'ils se déployaient vers le sud et se diversifiaient, les chênes blancs et les chênes rouges ont rencontré des milieux similaires et s'y sont adaptés. Parallèlement et à plusieurs reprises, ils ont ainsi résolu les mêmes problèmes écologiques, et de façon inédite. On trouve ainsi souvent des chênes rouges et des chênes blancs poussant ensemble dans les mêmes milieux. Par exemple, sur les sols rocheux pauvres et les falaises de l'est des États-Unis, on trouve le chêne blanc *Quercus stellata*, ou chêne à poteaux, au bois dur et



résistant. À proximité, on trouve le chêne rouge *Quercus marilandica*, ou chêne du Maryland, communément appelé chêne noir. Dans les montagnes du sud de l'Arizona, l'emblématique chêne blanc *Quercus arizonica* pousse souvent à côté du chêne rouge *Quercus emoryi*.

Cette cohabitation dans les formations forestières est présente dans la majeure partie du pays, mais avec une autre caractéristique intrigante: on trouve rarement ensemble des chênes étroitement apparentés dans la même lignée, alors que des espèces génétiquement plus éloignées ont tendance à pousser à proximité. C'est le cas par exemple dans les montagnes Chiricahua du sud de l'Arizona: différentes espèces de chênes blancs se succèdent sur des zones étendues en montant en altitude. Il en est de même pour les chênes rouges. Autre exemple: dans les basses terres de Floride, on trouve différentes espèces de chênes blancs et de chênes rouges à travers des milieux de sable, de broussailles et de ravins, façonnés par la topographie karstique et les incendies.

Comment expliquer cette coexistence entre espèces? La différenciation écologique au sein des chênes rouges et blancs tient en partie au fait qu'aucune espèce n'est adaptée à tous les milieux. Au contraire, les espèces ont tendance à se spécialiser pour s'installer sur une zone limitée du milieu disponible. Autrement dit, chez les chênes, des compromis physiologiques apparaissent au sein de chaque lignée, ce qui subdivise en quelque sorte le milieu de telle façon que les espèces proches parentes ont moins de chance de cohabiter.

Par exemple, dans les montagnes Chiricahua, c'est la résistance à la sécheresse, plus ou moins forte en fonction de l'altitude, qui dicte l'abondance des différentes espèces. Au pied de ces monts, on trouve les espèces adaptées à la sécheresse, dont les feuilles

Ce gland fossile, trouvé dans l'Oregon, date de l'Éocène (époque qui s'étend de 56 à 34 millions d'années avant le présent).

tombent lors des saisons sèches. À plus haute altitude, là où l'humidité est plus importante, sont installées des espèces qui tolèrent bien les fluctuations quotidiennes de disponibilité en eau: leurs feuilles supportent sans dommage de plus faibles teneurs en eau.

En Floride, région au relief plutôt plat, ce sont d'autres phénomènes qui structurent les communautés de chênes: l'humidité du sol et l'intensité des feux qui y sévissent régulièrement. Certaines espèces présentent des compromis entre taux de croissance et tolérance à la sécheresse en fonction de l'humidité du sol. D'autres jouent sur l'épaisseur de l'écorce et la capacité à drageonner selon l'intensité des feux. Que ce soit en Floride, dans l'Arizona ou même ailleurs aux États-Unis, on retrouve de tels compromis tant chez les chênes rouges que chez les chênes blancs, et les arbres des deux lignées ayant des traits convergents tendent à cohabiter.

Chênes rouges et blancs ont même tendance à mieux coexister dans un milieu donné car ils ne sont pas sensibles aux mêmes maladies: cela limite les risques d'épidémie. On a même montré que les deux lignées de chênes peuvent faciliter réciproquement leur installation en créant un environnement pédologique favorable aux champignons mycorrhiziens dont ils ont besoin pour acquérir les nutriments du sol. Ensuite, une fois la forêt établie, les chênes deviennent l'espèce dominante et empêchent les autres espèces de s'installer.

Nos travaux montrent clairement que l'histoire évolutive des chênes a façonné des interactions écologiques complexes qui permettent d'expliquer pourquoi ces arbres sont si abondants et les espèces si diversifiées en Amérique du Nord.

L'HYBRIDATION, MÉCANISME DE DIVERSIFICATION ET D'ADAPTATION

Après avoir retracé en détail l'histoire des ramifications de l'arbre «généalogique» des chênes, nous nous sommes intéressés à la propension de ces arbres à s'hybrider. On considère souvent que l'hybridation est réductrice, qu'elle estompe les différences génétiques entre espèces. L'histoire des chênes prouve le contraire: collectivement ils constituent ce que l'on appelle un «syngaméon», un ensemble d'espèces qui reste écologiquement et physiologiquement distinctes malgré un flux génétique continu entre elles.

On pense d'ailleurs que des gènes migrant entre les espèces du syngaméon du chêne pourraient aider celles-ci à s'adapter à de nouveaux environnements. Ainsi, les gènes du chêne à poteaux (*Quercus stellata*) facilitant l'adaptation à la sécheresse ne pourraient-ils pas contribuer, par hybridation naturelle, à améliorer l'adaptation du chêne à bogue (*Quercus* >

> *macrocarpa*) dans la partie centrale du Sud-Est où les deux espèces coexistent et où le chêne à bogue est soumis aux contraintes du changement climatique?

Concrètement, nous savons qu'un certain flux génétique existe entre les différentes espèces de chênes et que les gènes échangés diffèrent selon les espèces, l'endroit où elles se trouvent, les espèces voisines, le climat et le milieu. Nous savons également qu'une fois que les gènes passent d'une espèce à l'autre, ils peuvent se transmettre au-delà de l'aire de répartition de l'espèce en question, apparemment sous l'effet des flux de gènes et de la sélection environnementale. Ces exemples suggèrent que les flux de gènes ont pu jouer un rôle adaptatif dans l'évolution des chênes. En associant des études génomiques et écologiques, nous commençons tout juste à élucider ces processus.

Il nous reste encore à comprendre quels gènes et quels paramètres – période de floraison, milieu, distance géographique – déterminent la spéciation des chênes. Ainsi qu'à déterminer si les caractéristiques écologiques des espèces évoluent lorsqu'elles se développent ensemble ou seulement séparément. Pour l'heure, nous sommes sur le point de comprendre quels sont les gènes qui façonnent la différenciation entre espèces.

Ainsi, des travaux récents sur les chênes européens, menés à l'unité Biogeco de Bordeaux par Antoine Kremer et ses collègues, pointent des gènes impliqués dans l'aptitude à se croiser et à s'adapter à des conditions écologiques particulières telles que la tolérance à la sécheresse, au froid ou aux maladies. Mais ces résultats indiquent seulement que ces différences d'adaptation écologique varient selon les espèces, et non qu'elles guident la différenciation.

La même équipe a simulé différents scénarios de spéciation par analyse statistique pour tenter d'expliquer les variations génomiques entre quatre espèces de chênes blancs répandus en Europe (chêne sessile, *Quercus petraea*; chêne pubescent, *Q. pubescens*; chêne tauzin, *Q. pyrenaica*; chêne pédonculé, *Q. robur*), qui s'hybrident aujourd'hui quand elles coexistent. Ces chercheurs montrent que ces variations génomiques sont apparues sur des espèces formées dans des zones géographiques différentes en Europe, les flux de gènes entre espèces intervenant dans un second temps lorsque celles-ci sont entrées en contact à la fin du dernier âge glaciaire, il y a 20000 ans. Ces données montrent que la «perméabilité» génétique a été maintenue malgré la longue séparation entre espèces, et que cette perméabilité (par hybridation avec le chêne pédonculé) a contribué à l'adaptation notamment du chêne sessile à des climats plus froids lors de sa migration vers le nord.

Et pour revenir au contexte américain, la coexistence de nombreuses espèces soulève la question de la contribution de l'hybridation à la grande diversité spécifique présente sur le nord du continent.

Comprendre quand, où et comment est apparue la diversité des chênes est fondamental pour prévoir comment ils peuvent résister et s'adapter aux transformations rapides de leur environnement. Les chênes ont rapidement recolonisé les terres à la suite du recul des glaciers continentaux il y a environ 20000 ans.

Dans sa migration, le chêne sessile a suivi le chêne pédonculé en s'hybridant avec lui

L'hybridation y a également contribué, comme l'ont montré les études sur le couple chêne pédonculé-chêne sessile en Europe: dans sa migration postglaciaire, le chêne sessile a «suivi» le chêne pédonculé en s'hybridant avec lui.

Les connaissances que nous pouvons acquérir sur les avantages conférés par les transferts génétiques en matière d'adaptation sont essentielles pour prédire la résistance des chênes au changement climatique. Ces arbres devront notamment faire face à des maladies fongiques et à des insectes nuisibles auxquels ils n'ont jamais été confrontés. D'autant plus qu'en raison de printemps précoces, les insectes qui transportent des champignons pathogènes voient leur aire de répartition s'élargir et leur mode de reproduction se modifier. Les chênes pourraient avoir bien du mal à résister s'ils ne sont pas en mesure de faire face à ces nouvelles maladies et d'évoluer aussi rapidement que le climat change.

Notre défi pour la prochaine décennie, en tant que spécialistes de la biodiversité végétale, sera de déterminer comment la différenciation des espèces et les transferts de gènes entre elles influenceront sur l'évolution des populations de chênes et leur maintien. Si nous comprenons suffisamment bien ces processus, nous serons capables de prédire à quoi ressembleront nos forêts dans un siècle et au-delà. Nous espérons ainsi pouvoir guider la gestion forestière pour assurer la survie à long terme de ces arbres vitaux. ■

BIBLIOGRAPHIE

A. Kremer et A. L. Hipp, **Oaks : An evolutionary success story**, *New Phytologist*, vol. 226(4), pp. 987-1011, 2020.

T. Leroy et al., **Massive postglacial gene flow between European white oaks uncovered genes underlying species barriers**, *New Phytologist*, vol. 226, pp. 1183-1197, 2020.

T. Leroy et al., **Adaptive introgression as a driver of local adaptation to climate in European white oaks**, *New Phytologist*, vol. 226, pp. 1171-1182, 2020.

B. Fallon et J. Cavender-Bares, **Leaf-level trade-offs between drought avoidance and desiccation recovery drive elevation stratification in arid oaks**, *Ecosphere*, vol. 9(3), article e02149, 2018.