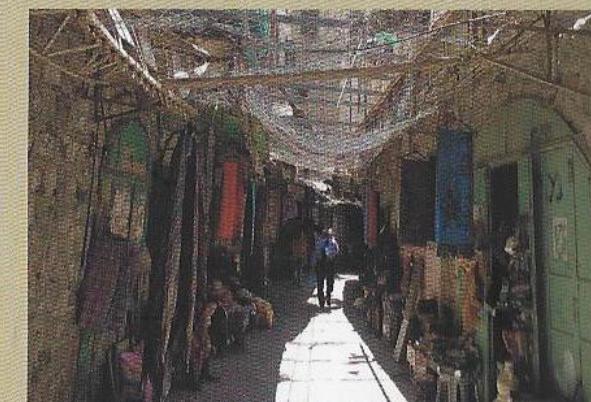


COLLOQUE DE CERISY

# BRASSAGES PLANÉTAIRES

JARDINER LE MONDE AVEC GILLES CLÉMENT

Coordonné par Patrick Moquay  
et Véronique Mure



## Chapitre 6

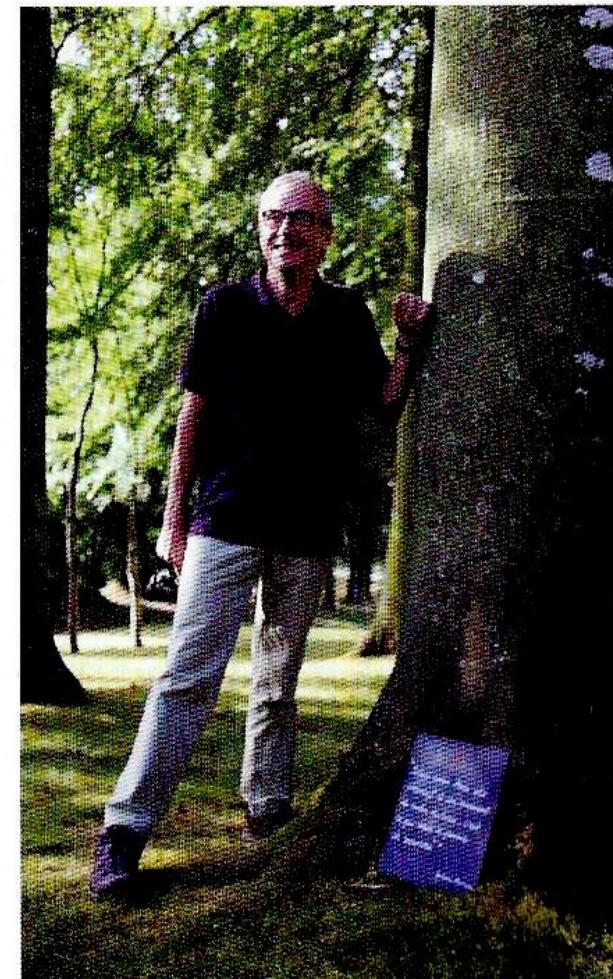
# Brassages génétiques, diversité et adaptation : l'exemple des chênes

Antoine Kremer

Notre époque est caractérisée par des changements climatiques de grande ampleur. À l'échelle des temps géologiques, cette information n'est pas vraiment une surprise. L'histoire de notre planète a été continuellement jalonnée de bouleversements climatiques et celle du monde vivant est profondément marquée de l'empreinte des changements environnementaux. Notre propre espèce, *Homo sapiens*, n'est-elle pas née à la suite d'un changement climatique qui a sévi en Afrique de l'Est? Pour le vivant, une modification du milieu ou une crise environnementale suscite un véritable défi évolutif, que les espèces peuvent surmonter pour se maintenir par différentes stratégies. Soit elles se déplacent et colonisent des milieux qui leur sont restés plus cléments, soit elles restent sur place et développent des mécanismes d'adaptation internes leur permettant de survivre aux nouvelles conditions générées par la crise environnementale. Ces deux stratégies ne sont pas exclusives et ont été empruntées par toutes les espèces. À l'échelle de la vie d'une espèce (et non pas d'un individu), on peut sans conteste affirmer que leur maintien n'a été garanti que grâce aux mouvements migratoires qui leur ont permis de répondre aux crises environnementales. Toute espèce a été, à un moment donné de son histoire,

un peuple de migrants, sans quoi elle aurait sans doute disparu.

Les chênes offrent un exemple emblématique illustrant l'importance des migrations pour le maintien d'une espèce au cours de son histoire<sup>1</sup>, mais de nombreux autres exemples tirés du monde biologique pourraient jouer le même rôle. Les chênes ont colonisé l'hémisphère nord, depuis les tropiques jusqu'aux régions boréales depuis le début de l'ère tertiaire. Ce succès évolutif interroge sur les stratégies biologiques, écologiques et génétiques qui ont contribué à l'expansion de ces espèces et à leur adaptation à des environnements extrêmement contrastés<sup>2</sup>. L'examen de ces mécanismes au travers d'approches multidisciplinaires associant biologie évolutive, histoire, écologie et génétique montre le rôle déterminant des échanges et des brassages génétiques, par graines et par pollen, dans la colonisation et l'adaptation au cours de changements environnementaux à différentes échelles de temps et



Antoine Kremer © Véronique Mure.

1. Antoine Kremer, Rémy J. Petit, 2001, *op. cit.*

2. Antoine Kremer, "Microevolution of European Temperate Oaks in Response to Environmental Changes", *Comptes rendus Biologie*, n° 339, 2016, p. 263-267.

d'espace<sup>3</sup>. Ces échanges par voie intraspécifique et interspécifique (hybridation entre espèces et introgression) ont notamment contribué à maintenir et enrichir une diversité génétique qui a facilité l'adaptation à ces changements environnementaux. Cette contribution, s'inspirant de l'histoire évolutive des chênes, propose d'illustrer la contribution des échanges et des brassages génétiques au maintien des espèces sur notre planète. Elle s'interroge aussi sur la question des conséquences des brassages à court terme sur les populations locales et montre comment la diversité générée par les brassages devient le véritable moteur de l'adaptation et de la stabilité à long terme.

### I. Un peuple de migrants

L'évolution du climat au cours du quaternaire est caractérisée par des variations de très grande ampleur se distinguant par l'alternance de climats froids et de climats chauds. On considère généralement qu'une quinzaine de cycles s'est ainsi écoulée, une période glaciaire durant approximativement 100 000 ans, et une période chaude (interglaciaire) de 10 000 à 20 000 ans<sup>4</sup>. Pendant les périodes glaciaires, l'Europe était partiellement couverte de glaciers et était devenue inhospitale aux animaux et aux plantes, et en particulier aux arbres. Et la

plupart des espèces étaient cantonnées au sud du continent (Espagne, Italie, Balkans). Quand le climat se refroidissait durant les séquences glaciaires, les espèces ne se régénéraient plus au centre et au nord et disparaissaient de ces régions. À l'inverse, au début des séquences interglaciaires, quand le climat se réchauffait, les espèces ont recolonisé le centre et le nord de l'Europe désormais devenus habitables.

Ces séquences climatiques généraient des pressions de sélection considérables qui ont conduit à l'éradication de nombreuses espèces forestières<sup>5</sup>. Sans exagérer, on peut utiliser une métaphore de course pour l'espace à l'issue de laquelle seules les espèces les plus rapides, et capables de coloniser les milieux libérés du froid en dépit des obstacles que constituaient les montagnes orientées ouest-est (Pyrénées, Alpes, Carpates) étaient gagnantes. L'hécatombe a été dramatique et de nombreuses espèces ont disparu d'Europe (Séquoia, Magnolia, Ginkgo, Liquidambar parmi les plus emblématiques). *A contrario*, celles qui se sont maintenues doivent leur salut à l'efficacité de leur stratégie de migration.

Les analyses conjointes menées en génétique des populations et en palynologie (analyse des pollens fossiles) ont permis de reconstituer les voies et les dynamiques de recolonisation au cours du dernier réchauffement interglaciaire (de -15 000 à -6 000 ans avant notre ère). Il ressort de ces reconstructions historiques que les vitesses

3. Antoine Kremer, Valérie Le Corre, Rémy J. Petit, Alexis Ducouso, "Historical and Contemporary Dynamics of Adaptive Differentiation in European Oaks", in Andrew DeWoody, John W. Bickham, Charles H. Michler, Krista M. Nichols, Gene E. Rhodes, Keith E. Woeste (dir.), *Molecular Approaches in Natural Resource Conservation*, Cambridge University Press, 2010, p. 101-122.

4. Donald Rapp, *Ice Ages and Interglacials*, Berlin, Springer Verlag, 2012, 406 p.

5. Mats Dynesius, Roland Jansson, "Evolutionary Consequences of Changes in Species' Geographical Distributions Driven by Milankovitch Climate Oscillations", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 97, 2000, p. 9115-9120.

de migration des espèces ont été très largement supérieures aux estimations issues des connaissances biologiques relatives aux déplacements des oiseaux ou rongeurs, agents disperseurs naturels des glands de chêne<sup>6</sup>. D'une certaine manière, la sélection naturelle générée par ces alternances climatiques a sélectionné des « super migrants ». Cet apparent paradoxe entre vitesse observée (à partir des restes fossiles) et vitesse estimée à partir des vecteurs biologiques de dispersion a été résolu par la prise en compte d'événements rares de dispersion à très longue distance<sup>7</sup>. La clef du paradoxe la plus vraisemblable est la contribution essentielle des îlots de fondation créés par ces événements, dont la croissance démographique remplit ensuite progressivement l'ensemble de l'espace<sup>8</sup>. L'image la plus illustrative est celle de sauts de puce dans toutes les directions et à longue distance. Chaque saut résultant en une population fondatrice qui va avoir son développement démographique propre et s'amalgamer aux autres îlots qui se sont développés de la même manière.

6. Simon Brewer, Christelle Hélyalleaume, Rachid Cheddadi, Jacques-Louis De Beaulieu, Jeanne-Marie Laurent, Joseph Le Cuziat, "Postglacial History of Atlantic Oakwoods: Context, Dynamics and Controlling Factors", *Botanical Journal of Scotland*, n° 57, 2005, p. 41-57.

7. Valérie Le Corre, Nathalie Machon, Rémy J. Petit, Antoine Kremer, "Colonization with Long-Distance Seed Dispersal and Genetic Structure of Maternally Inherited Genes in Forest Trees: A Simulation Study", *Genetical Research*, n° 69, 1997, p. 117-125.

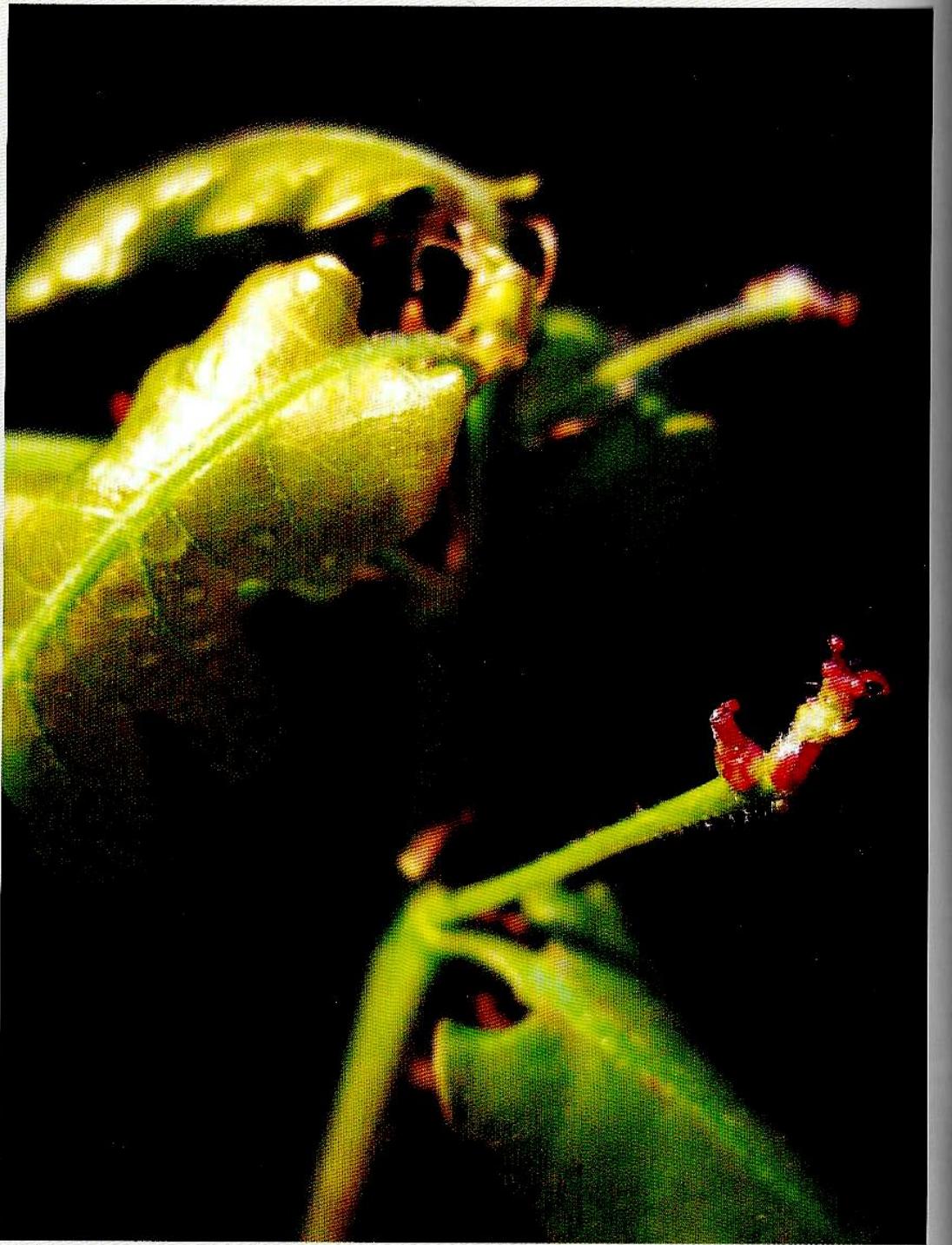
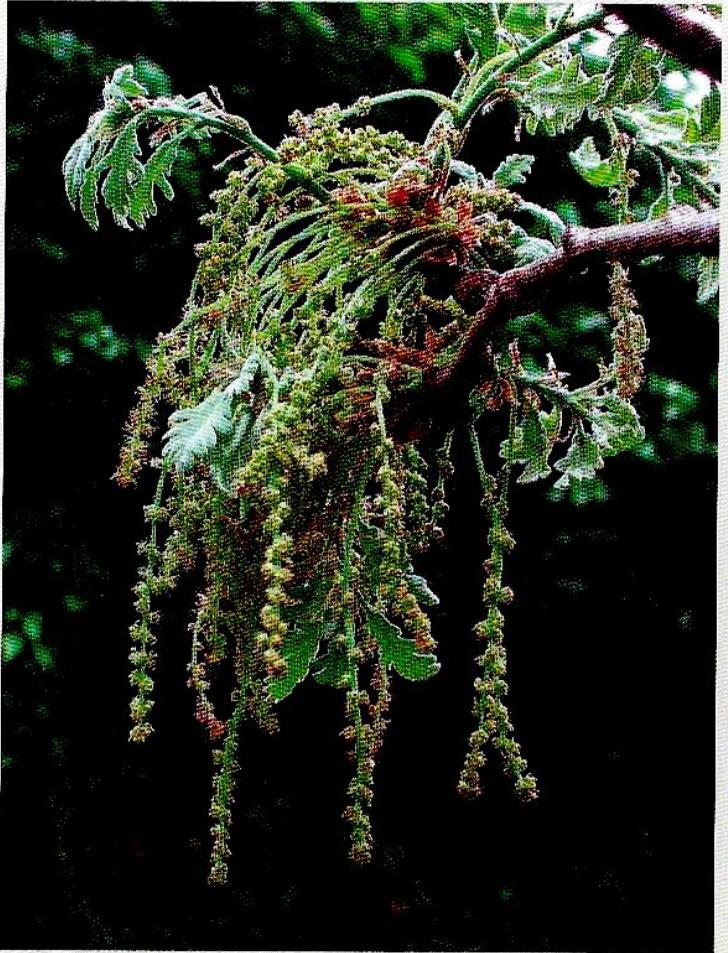
8. Antoine Kremer, "Did Early Human Populations in Europe Facilitate the Dispersion of Oaks?", *International Oaks*, n° 26, 2015, p. 19-29.



à un pédonculé,

ces arbres font partie de notre identité écologique collective, non seulement par leur omniprésence dans le paysage, mais aussi pour avoir prodigué nombre de services à notre espèce depuis notre présence commune dans l'hémisphère Nord. Par leur caractère massif et leur longévité, ils nous paraissent immuables, figés dans le temps et dans l'espace. Et pourtant, ils ont continuellement bougé, migrant au gré des changements environnementaux et des crises écologiques, sans oublier des mécanismes originaux de dispersion, contribuant ainsi à leur succès évolutif sur notre planète

© Antoine Kremer



Floraison mâle et femelle des chênes et dispersion des gènes.

Outre la migration par graines, les arbres peuvent disperser leurs gènes par le pollen, pour autant que le pollen puisse rencontrer et féconder une fleur femelle (b). Les grains de pollen des chênes sont produits par des chatons mâles (a), qui peuvent produire des millions de grains. Le pollen est dispersé par le vent en suivant les lois de l'aérodynamique. Une proportion non négligeable du pollen peut être emportée par des mouvements de turbulence de l'air dans les hautes couches de l'atmosphère et être dispersée à plusieurs dizaines de kilomètres

## II. Migration de chênes et dispersion de gènes

L'exemple des chênes (et des plantes de manière générale) permet d'illustrer une autre voie de migration, qui est celle des gamètes mâles transportés par les grains de pollen. Ici, le maintien de l'espèce est assuré par le transfert de ses gènes par le pollen qui, à la faveur de la rencontre d'un ovule va contribuer à la création d'un individu nouveau. Il s'agit donc également d'une forme de migration. Là encore les chênes sont des exemples singuliers, manifestant des potentialités d'échanges de gènes considérables en distance et en intensité entre forêts<sup>9</sup>.

Que savons sur la dispersion du pollen ? Nous avons tous vu, voire souffert, des pluies de pollen au printemps. Certains utilisent le terme de nuages de pollen, dont l'expression évoque la masse de gènes migrants et laisse augurer de la distance à laquelle les grains de pollen vont être dispersés. Le pollen des chênes est dispersé par le vent. La distance de dispersion résulte de l'effet de la gravité sur les grains et des mouvements de turbulence de l'air. Les études faites en forêts, basées sur des gènes marqueurs (des empreintes génétiques) montrent que la majorité des grains de pollen du chêne est dispersée à courte distance, quelques centaines de mètres, voire quelques kilomètres<sup>10</sup>. Néanmoins,

une fraction de ces pollens, certes plus faible, est entraînée par les mouvements de turbulence de l'air vers les hautes couches de l'atmosphère, où il peut être transporté à plusieurs centaines de kilomètres tout en gardant une viabilité suffisante<sup>11</sup>.

En d'autres termes, une forêt située au nord de l'Europe pourrait bénéficier de l'apport « naturel » de gènes venant de régions plus méridionales où se trouvent *a priori* des forêts mieux adaptées à des conditions plus chaudes ou sèches. Dans le contexte des changements climatiques actuels, on entrevoit le rôle que peuvent jouer les flux de gènes dans l'adaptation des chênes aux variations environnementales en cours. Vue de manière plus générale, la redistribution spatiale de l'information génétique *via* le pollen est un puissant mécanisme d'enrichissement de la diversité locale sur laquelle pourra jouer la sélection darwinienne pour faciliter l'adaptation des forêts.

## III. Des brassages transgressant les limites de l'espèce

La forme ultime du brassage est l'association de gènes au sein d'un même individu issu du croisement entre parents appartenant à des populations différentes. Il s'agit là de métissage intra individu, par comparaison à l'assemblage au niveau populationnel d'individus issus de populations différentes. Cette forme ultime du brassage devient la règle dès lors que la migration se fait *via* le pollen. La singularité des arbres, et tout particulièrement des chênes, est que ces

brassages se font aussi entre espèces différentes<sup>12</sup>. Les chênes (le genre *Quercus*) constituent en effet un collectif d'espèces, dont plusieurs coexistent au sein d'une même forêt. L'exemple qui nous est le plus commun en France et en Europe tempérée est celui du couple chêne sessile-chêne pédonculé, qui occupe une grande partie de nos forêts feuillues. Dans les conditions de cohabitation dans une même forêt ou dans des forêts voisines, ces deux espèces se croisent naturellement, en proportion certes plus faibles que les croisements entre arbres appartenant à la même espèce<sup>13</sup>.

Les chercheurs se sont interrogés sur la contribution des croisements interspécifiques à l'évolution des chênes. Est-ce le reliquat de l'histoire biologique de la séparation encore incomplète des espèces, c'est-à-dire assistons-nous au processus progressif de la séparation d'une espèce par rapport à une autre, qui n'est pas encore achevée, et qui de ce fait tolère encore des échanges entre elles ? S'agit-il au contraire de la création d'une troisième espèce, résultant de l'hybridation entre deux espèces déjà bien établies ? En fait, les apports de la génétique et de l'écologie ont abouti à des conclusions plus prosaïques, montrant que l'hybridation était un mécanisme contribuant à la fois à la migration et à l'adaptation de chaque espèce prise séparément. On a ainsi pu montrer

12. Olivier Lepais, Rémy J. Petit, Erwann Guichoux, Jessica E. Lavabre, Florian Alberto, Antoine Kremer, Sophie Gerber, "Species Relative Abundance and Direction of Introgression in Oaks", *Molecular Ecology*, vol. 18, 2009, p. 2228-2242.

13. Roberto Bacilieri, Alexis Ducouso, Rémy J. Petit, Antoine Kremer, "Mating System and Asymmetric Hybridization in a Mixed Stand of European Oaks", *Evolution*, vol. 50, 1996, p. 900-908.

9. Sophie Gerber, Joël Chadoeuf, Felix Gugerli, Martin Lascoux, Joukje Buiteveld, Joan Cottrell, Aikaterini Dounavi, Silvia Fineschi, Laura L. Forrest, Johan Fogelqvist, Pablo G. Goicoechea, Jan Svegaard Jensen, Daniela Salvini, Giovanni G. Vendramin, Antoine Kremer, "High Rates of Gene Flow by Pollen and Seed in Oak Populations across Europe", *PlosOne*, vol. 9, 2014, e85130.

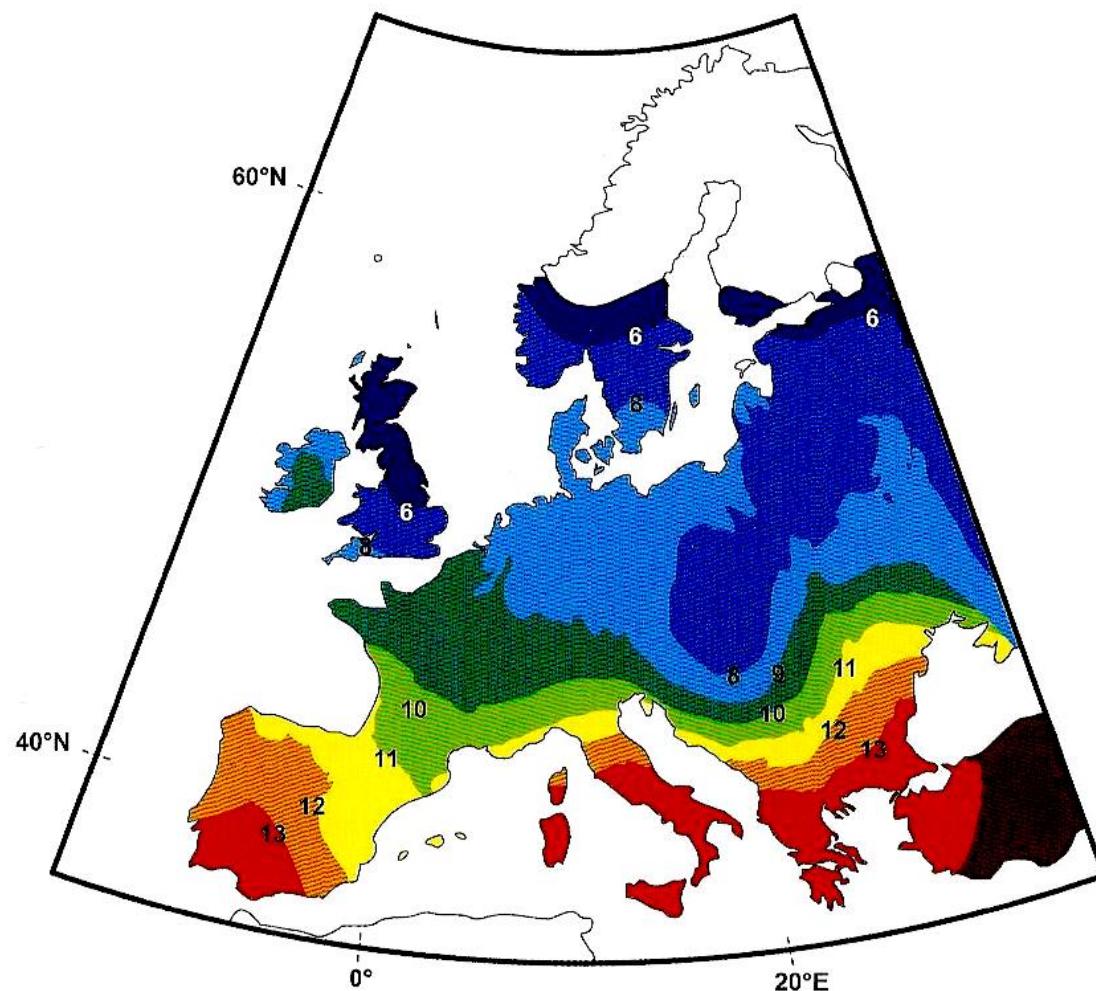
10. *Ibid.*

11. Jutta Buschbom, Yulay Yanbaev, Bernd Degen, "Efficient Long-Distance Gene Flow into an Isolated Relict Oak Stand", *Journal of Heredity*, n° 102, 2011, p. 464-472.

comment l'hybridation entre chêne sessile et chêne pédonculé suivie au cours de générations ultérieures par des croisements entre hybrides et chêne sessile (dit rétrocroisements) permettait à ce dernier de migrer par pollen<sup>14</sup>. En effet les rétrocroisements permettent au chêne sessile de se régénérer dans des forêts préalablement occupées par du chêne pédonculé. Dans ce scénario, l'hybridation est donc assimilable à un mécanisme de migration. Une espèce migrante en entraîne une autre en s'hybridant avec elle. Seuls les individus de la première espèce migrent, mais ils intègrent dans leur génome les gènes de la seconde, qui se régénère progressivement en recevant de plus en plus de gènes de sa propre espèce par pollen grâce aux hybridations répétées.

### Conclusion

On est frappé par la diversité des mécanismes génétiques et démographiques de migration déployés par les chênes pour surmonter le défi que constituent les changements environnementaux : migration des graines, dispersion des gènes par pollen, entraînement d'une espèce par une autre grâce à l'hybridation. D'un point de vue télologique, on pourrait y voir un moyen d'échapper à la contrainte de la nature sessile des plantes et des arbres. D'un point de vue darwinien, on pourrait y observer également une stratégie adaptative fruit de la sélection naturelle, qui s'est exercée de manière récurrente et directionnelle au cours des cycles climatiques du quaternaire. Seules les



Vitesse de la migration post glaciaire des chênes inférée à partir des restes polliniques.

Les chênes ont laissé des traces de leur présence dans le passé grâce aux grains de pollen conservés dans certains sols et tout particulièrement dans les tourbières. La datation de ces restes polliniques permet ainsi de reconstituer l'historique de la migration. Cette carte représente la répartition des chênes en Europe par tranche de 1000 ans avant notre ère, inférée à partir de restes polliniques. Elle a permis notamment de calculer les vitesses de migration des espèces (voir texte). Id'après Kremer and Hipp, 2020).

14. Rémy J. Petit, Catherine Bodénès, Alexis Ducouso, Guy Roussel, Antoine Kremer, "Hybridization as a Mechanism of Invasion in Oaks", *New Phytologist*, n° 161, 2003, p. 151-164.

1. Antoine Kremer, Andrew L. Hipp, « Oaks : an evolutionary success story », *New Phytologist*, 2019.

espèces dotées de mécanismes efficaces et diversifiés de migration réunissaient les qualités nécessaires pour se maintenir.

Par ailleurs, les brassages génétiques qui résultent de ces migrations ont pour conséquence d'enrichir la diversité génétique sur toute l'aire géographique occupée par les espèces. C'est ce que montrent les inventaires de diversité menés sur toute l'Europe dans les forêts de chênes<sup>15</sup>. En dépit des crises environnementales, des événements climatiques extrêmes de toute nature, il n'y a pas eu d'érosion de diversité. Elle a été continuellement maintenue, voire restaurée grâce aux mouvements migratoires de flux de pollen. Or la diversité génétique est la ressource nécessaire à l'adaptation, c'est la matière première sur laquelle la sélection naturelle peut trier les gènes permettant une meilleure adaptation locale. On comprend dès lors l'intérêt adaptatif de l'enrichissement en diversité résultant des brassages génétiques dus à l'hybridation avec d'autres espèces<sup>16</sup>. Bien que nous n'en ayons pas encore une preuve irréfutable, le génome du chêne sessile s'est sans doute enrichi de gènes venant du chêne pédonculé, lui ayant permis de coloniser une plus grande gamme de milieux.

La conséquence immédiate de ces mouvements répétés d'individus, gènes et espèces, est le renouvellement continu des populations au cours de l'histoire évolutive d'une espèce en un même endroit donné. Placé dans ce contexte historique, les notions d'autochtonie ou « indigénat » deviennent ainsi toutes relatives, ou ne peuvent avoir de signification que pour des périodes relativement restreintes. *A contrario*, et l'exemple des chênes le montre, le maintien d'une population « autochtone » dans le contexte historique de changements environnementaux, sans apports extérieurs de gènes, aurait sans doute conduit à son extinction. Finalement, le renouvellement continu des populations est aujourd'hui corroboré par le décryptage du génome d'individus contemporains. L'héritage génétique, au niveau de chaque arbre, est un patchwork, une mosaïque d'apports multiples de gènes, fruit des brassages génétiques entre populations qui se sont succédé<sup>17</sup>. À l'évidence, c'est ce que montrent également les analyses menées en génétique des populations humaines. Nous réunissons, au niveau de chaque individu, une diversité de gènes résultant de multiples brassages antérieurs. Nous sommes aujourd'hui la manifestation de l'histoire des migrations et de ces brassages.

15. Anne Zanetto, Antoine Kremer, "Geographical Structure of Gene Diversity in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. I. Monolocus Patterns of Variation", *Heredity*, n° 75, 1995, p. 506-517.

16. Thibault Leroy, Camille Roux, Laure Villate, Catherine Bodénès, Jonathan Romiguier, Jorge A. P. Paiva, Carole Dossat, Jean-Marc Aury, Christophe Plomion, Antoine Kremer, "Extensive Recent Secondary Contacts between Four European White Oak Species", *New Phytologist*, n° 214, 2017, p. 865-878.

17. *Ibid.*

**Antoine Kremer** est directeur de recherche à l'UMR BIOGECO à l'INRA de Bordeaux. Ses travaux portent sur la biologie évolutive des arbres en réponse aux changements environnementaux, en prenant pour exemple les chênes tempérés européens.