

## 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**  
professeure 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 « thylls ». 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.