

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.

LA LONGUE MARCHE DES CHÊNES

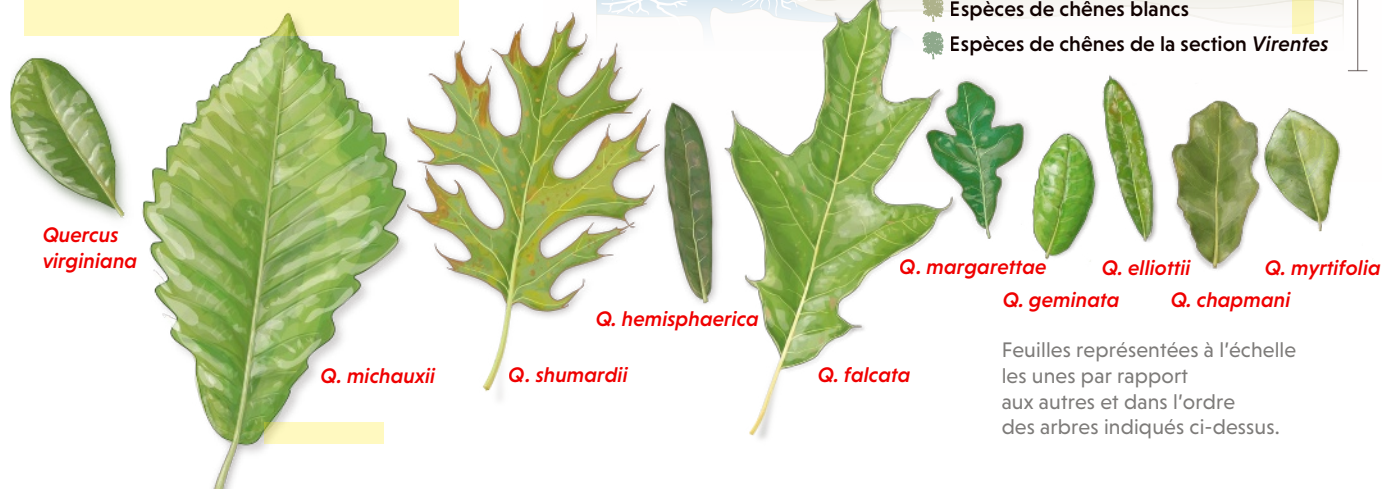
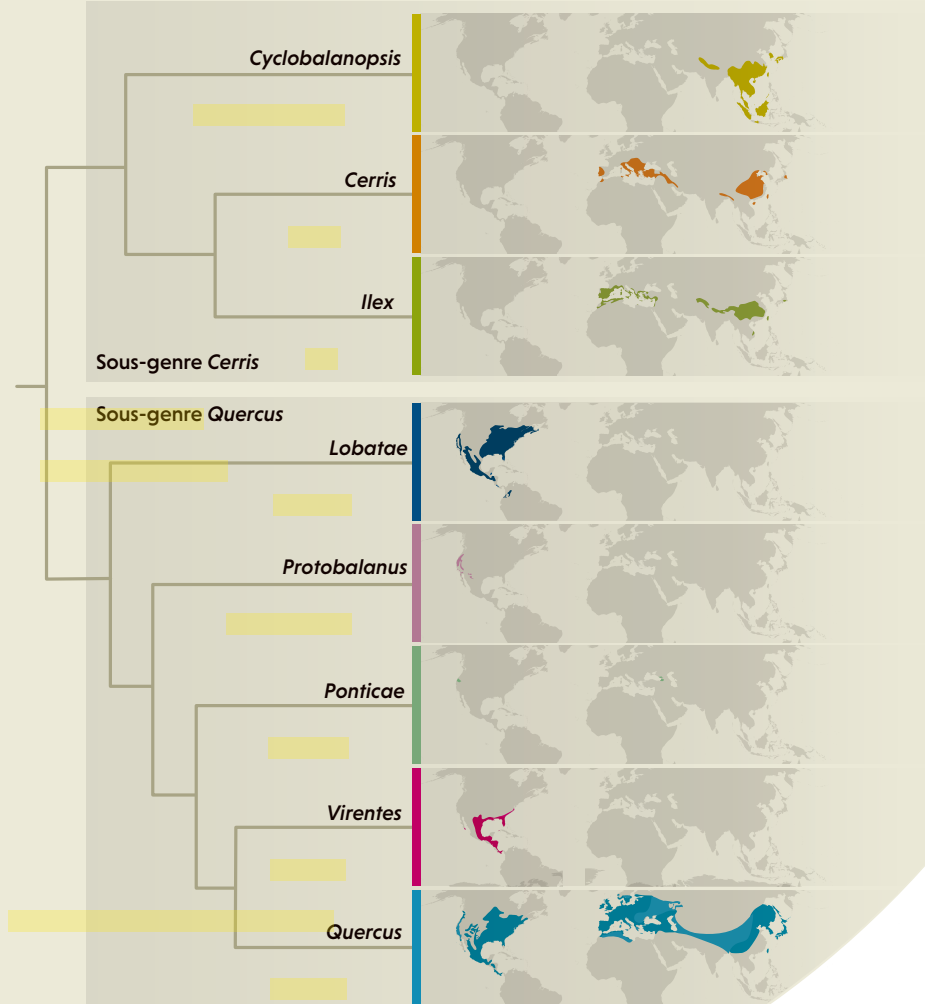
En quelque 56 millions d'années, 435 espèces de chênes sont apparues. Globalement, elles sont aujourd'hui présentes sur les cinq continents. En étudiant leurs génomes, des chercheurs ont pu reconstituer l'histoire évolutive de ces arbres. On comprend mieux d'où vient leur formidable diversité, en particulier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

PALÉOCÈNE

ÉOCÈNE

33,9

OLIGOCÈNE

23

MIOCÈNE

5,3

PLIOCÈNE

2,6

Aujourd'hui

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 eurasiens

Quercus

Protobalanus

Ponticae

Virentes

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-Pelegrín 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)

> chênes 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 chênes. C'était il y a environ 56 millions d'années. Ces grains de pollen sont les plus anciens témoignages fossiles non équivoques de chênes 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 chênes 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 chênes 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 chênes viennent du «Nord».

On sait que, très peu de temps après leur apparition sur Terre, les chênes 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 chêne 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 chênes 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 chênes 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 chênes 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 chênes rouges (les arbres de la section *Lobatae*), aux chênes dits «dorés» ou «intermédiaires» (de la section *Protobalanus*) et aux chênes à feuillage persistant du Sud (de la section *Virentes*). Une lignée, celle des chênes 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 chênes, car l'un des plus anciens fossiles de chêne américain est un chêne blanc de 45 millions d'années provenant de l'île Axel Heiberg, au Nunavut, au Canada. On peut le distinguer des chênes rouges et de toutes les autres grandes lignées de chênes. 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 chênes sont apparues très tôt. Cela nous a permis de comprendre ce qui s'est passé ensuite lorsque les chênes 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 chênes 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 chênes rouges et les chênes blancs se sont ensuite scindés en deux lignées, l'une à l'ouest des montagnes Rocheuses, qui a donné naissance aux chênes 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 chênes de l'est de >