

> 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.

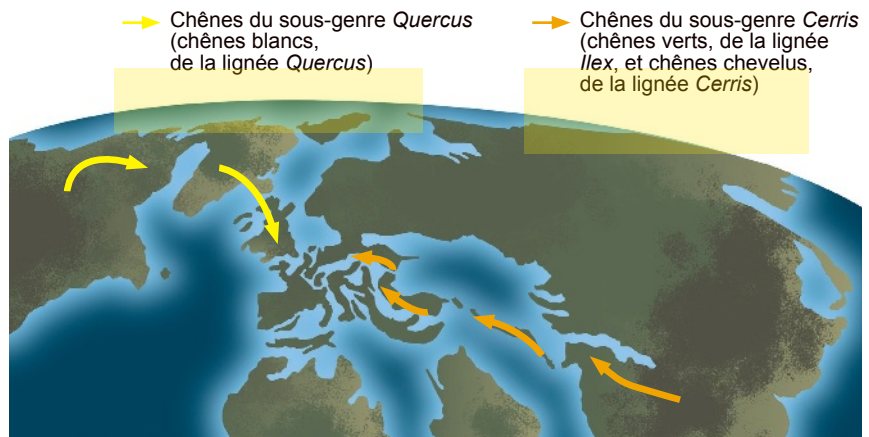
On peut affirmer que ces huit grandes lignées sont apparues tôt dans l'évolution des chênes, car l'un des plus anciens fossiles de chêne américain est un chêne blanc de 45 millions d'années provenant de l'île Axel Heiberg, au Nunavut, au Canada. On peut le distinguer des chênes rouges et de toutes les 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 >

L'HISTOIRE DES CHÊNES D'EUROPE



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).

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

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 demeurées 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