

> 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 déplaçaient 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 mycorhiziens 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 estompé 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 physiquement 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* ➤