



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).

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

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 estompe 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* ➤

> *macrocarpa*) dans la partie centrale du Sud-Est où les deux espèces coexistent et où le chêne à bogue est soumis aux contraintes du changement climatique?

Concrètement, nous savons qu'un certain flux génétique existe entre les différentes espèces de chênes et que les gènes échangés diffèrent selon les espèces, l'endroit où elles se trouvent, les espèces voisines, le climat et le milieu. Nous savons également qu'une fois que les gènes passent d'une espèce à l'autre, ils peuvent se transmettre au-delà de l'aire de répartition de l'espèce en question, apparemment sous l'effet des flux de gènes et de la sélection environnementale. Ces exemples suggèrent que les flux de gènes ont pu jouer un rôle adaptatif dans l'évolution des chênes. En associant des études génomiques et écologiques, nous commençons tout juste à élucider ces processus.

Il nous reste encore à comprendre quels gènes et quels paramètres – période de floraison, milieu, distance géographique – déterminent la spéciation des chênes. Ainsi qu'à déterminer si les caractéristiques écologiques des espèces évoluent lorsqu'elles se développent ensemble ou seulement séparément. Pour l'heure, nous sommes sur le point de comprendre quels sont les gènes qui façonnent la différenciation entre espèces.

Ainsi, des travaux récents sur les chênes européens, menés à l'unité Biogeco de Bordeaux par Antoine Kremer et ses collègues, pointent des gènes impliqués dans l'aptitude à se croiser et à s'adapter à des conditions écologiques particulières telles que la tolérance à la sécheresse, au froid ou aux maladies. Mais ces résultats indiquent seulement que ces différences d'adaptation écologique varient selon les espèces, et non qu'elles guident la différenciation.

La même équipe a simulé différents scénarios de spéciation par analyse statistique pour tenter d'expliquer les variations génomiques entre quatre espèces de chênes blancs répandus en Europe (chêne sessile, *Quercus petraea*; chêne pubescent, *Q. pubescens*; chêne tauzin, *Q. pyrenaica*; chêne pédonculé, *Q. robur*), qui s'hybrident aujourd'hui quand elles coexistent. Ces chercheurs montrent que ces variations génomiques sont apparues sur des espèces formées dans des zones géographiques différentes en Europe, les flux de gènes entre espèces intervenant dans un second temps lorsque celles-ci sont entrées en contact à la fin du dernier âge glaciaire, il y a 20 000 ans. Ces données montrent que la «perméabilité» génétique a été maintenue malgré la longue séparation entre espèces, et que cette perméabilité (par hybridation avec le chêne pédonculé) a contribué à l'adaptation notamment du chêne sessile à des climats plus froids lors de sa migration vers le nord.

Et pour revenir au contexte américain, la coexistence de nombreuses espèces soulève la question de la contribution de l'hybridation à la grande diversité spécifique présente sur le nord du continent.

Comprendre quand, où et comment est apparue la diversité des chênes est fondamental pour prévoir comment ils peuvent résister et s'adapter aux transformations rapides de leur environnement. Les chênes ont rapidement recolonisé les terres à la suite du recul des glaciers continentaux il y a environ 20 000 ans.



Dans sa migration, le chêne sessile a suivi le chêne pédonculé en s'hybridant avec lui

L'hybridation y a également contribué, comme l'ont montré les études sur le couple chêne pédonculé-chêne sessile en Europe: dans sa migration postglaciaire, le chêne sessile a «suivi» le chêne pédonculé en s'hybridant avec lui.

Les connaissances que nous pouvons acquérir sur les avantages conférés par les transferts génétiques en matière d'adaptation sont essentielles pour prédire la résistance des chênes au changement climatique. Ces arbres devront notamment faire face à des maladies fongiques et à des insectes nuisibles auxquels ils n'ont jamais été confrontés. D'autant plus qu'en raison de printemps précoces, les insectes qui transportent des champignons pathogènes voient leur aire de répartition s'élargir et leur mode de reproduction se modifier. Les chênes pourraient avoir bien du mal à résister s'ils ne sont pas en mesure de faire face à ces nouvelles maladies et d'évoluer aussi rapidement que le climat change.

Notre défi pour la prochaine décennie, en tant que spécialistes de la biodiversité végétale, sera de déterminer comment la différenciation des espèces et les transferts de gènes entre elles influenceront sur l'évolution des populations de chênes et leur maintien. Si nous comprenons suffisamment bien ces processus, nous serons capables de prédire à quoi ressembleront nos forêts dans un siècle et au-delà. Nous espérons ainsi pouvoir guider la gestion forestière pour assurer la survie à long terme de ces arbres vitaux. ■

BIBLIOGRAPHIE

A. Kremer et A. L. Hipp, **Oaks : An evolutionary success story**, *New Phytologist*, vol. 226(4), pp. 987-1011, 2020.

T. Leroy et al., **Massive postglacial gene flow between European white oaks uncovered genes underlying species barriers**, *New Phytologist*, vol. 226, pp. 1183-1197, 2020.

T. Leroy et al., **Adaptive introgression as a driver of local adaptation to climate in European white oaks**, *New Phytologist*, vol. 226, pp. 1171-1182, 2020.

B. Fallon et J. Cavender-Bares, **Leaf-level trade-offs between drought avoidance and desiccation recovery drive elevation stratification in arid oaks**, *Ecosphere*, vol. 9(3), article e02149, 2018.