



HAL
open science

Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé.

Antoine Kremer, Rémy-J. Petit, Alexis Ducousso

► **To cite this version:**

Antoine Kremer, Rémy-J. Petit, Alexis Ducousso. Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé.. *Revue forestière française*, AgroParisTech, 2002, 54 (2), pp.111-130. 10.4267/2042/4907 . hal-03449505

HAL Id: hal-03449505

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03449505>

Submitted on 25 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

BIOLOGIE ÉVOLUTIVE ET DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DES CHÊNES SESSILE ET PÉDONCULÉ

ANTOINE KREMER - RÉMY-J. PETIT - ALEXIS DUCOUSSO

La diversité génétique est au centre des préoccupations actuelles sur l'avenir des forêts car on prévoit, pour les espèces qui les composent, des pressions de sélection d'une ampleur et d'une rapidité inédites, en liaison avec les changements climatiques vraisemblablement induits par les activités humaines. Or, la génétique évolutive nous apprend que la capacité d'adaptation des espèces dépend de la diversité génétique que celles-ci recèlent. Les Chênes font partie des espèces forestières les plus polymorphes au plan génétique (Kremer et Petit, 1993). Cette diversité est héritée de l'histoire des espèces et maintenue par des mécanismes biologiques qui leur sont propres. Notre objectif, dans cette contribution, est de mieux cerner l'héritage de l'histoire sur le niveau et l'organisation de la diversité génétique actuelle des Chênes et d'identifier les mécanismes biologiques grâce auxquels cette diversité peut se maintenir. Dans le cas des espèces forestières, l'histoire évolutive dépend encore largement des événements générés par les processus naturels (géologiques, climatiques...), par comparaison aux espèces cultivées, très fortement affectées par la domestication. Or, l'histoire évolutive des espèces végétales en Europe présente des analogies fortes avec celle prédite pour les siècles à venir. L'examen rétrospectif de l'évolution des Chênes au cours du Quaternaire ne présente donc pas qu'un intérêt académique, mais devrait fournir également des indications sur les réponses possibles des espèces aux sollicitations climatiques futures éventuelles.

Pourquoi une telle attention sur l'évaluation de la diversité génétique chez les Chênes ? Tout d'abord parce qu'ils sont une composante majeure (au plan écologique et économique) des forêts européennes. En second lieu, ils constituent des écosystèmes en eux-mêmes, hébergeant plusieurs centaines d'espèces (insectes, microorganismes) ("carrier species", selon les Anglo-Saxons). Il est possible que certains des mécanismes ayant affecté la diversité génétique des Chênes aient eu une incidence sur les autres espèces associées aux Chênes. Enfin, les gestionnaires s'interrogent sur les changements de composition des forêts en réponse aux changements climatiques. Allons-nous assister à des dépérissements massifs, ou la diversité génétique des Chênes leur permettra-t-elle de s'adapter à ces nouvelles conditions ? Pourquoi focaliser autant notre attention sur l'impact de l'histoire sur la diversité des Chênes ? Pour des espèces sociales comme les Chênes, la diversité génétique n'évolue qu'à faible vitesse et la réponse pourrait n'être perceptible qu'à une échelle de temps bien supérieure à celle d'une révolution (qui représente déjà 150 à 220 ans, et donc plusieurs générations humaines). Nos travaux nous ont montré que, pour comprendre l'organisation actuelle de la diversité génétique, il était indispensable de considérer des événements qui se sont produits plusieurs centaines de générations auparavant. Au-delà des facteurs évolutifs systématiques (mutations, migrations entre populations déjà établies) dont l'effet est bien expliqué — au moins au plan théorique — dans les ouvrages de génétique des populations, nous avons essayé de cerner l'impact de l'histoire sur la dynamique

des populations et sur les processus de colonisation, en associant différentes disciplines et méthodes (biologie et génétique de populations, paléobotanique, simulation informatique).

BREF APERÇU SUR L'HISTOIRE DES CHÊNES

Le genre *Quercus* comprend plusieurs centaines d'espèces (entre 200 et 600, selon les auteurs) réparties dans l'hémisphère Nord depuis les régions tropicales jusqu'aux limites septentrionales des zones tempérées. Leur nombre fait l'objet de polémiques entre les taxonomistes, en raison des nombreuses formes intermédiaires résultant de l'introggression entre espèces. La monographie du genre *Quercus* de Camus (1934-1954) est sans doute la plus complète et, au plan taxonomique, subdivise le genre en six grandes sections botaniques dont les plus importantes en nombre sont les Chênes blancs (*Lepidobalanus*, 152 espèces) et les Chênes rouges (*Erythrobalanus*, 136 espèces). Les Chênes colonisent des milieux extrêmement diversifiés, allant des zones arides (Afrique du Nord, Californie) aux zones tropicales humides (Colombie, Amérique centrale), en passant par les régions tempérées (Europe, Amérique du Nord, Asie centrale). En règle générale, c'est dans les régions tempérées que les aires de distribution occupent les plus vastes surfaces, à l'échelle des continents. En Europe, on dénombre une vingtaine d'espèces se répartissant pour moitié entre les Chênes de la section *Lepidobalanus* (Chênes blancs, ayant tous des feuillages caducifoliés, parfois marcescents) et les Chênes de la section *Cerris* (aux feuillages soit persistants soit caducifoliés). La richesse spécifique est plus importante dans les régions méditerranéennes que dans les zones tempérées. Le premier groupe comprend, en France et à l'état naturel, les Chênes pédonculé (*Quercus robur*), sessile (*Quercus petraea*), pubescent (*Quercus pubescens*) et tauzin (*Quercus pyrenaica*) ; appartient au deuxième les Chênes liège (*Quercus suber*), vert (*Quercus ilex*), kermès (*Quercus coccifera*) et chevelu (*Quercus cerris*). Seules deux espèces (Chêne sessile et Chêne pédonculé, *Quercus petraea* et *Quercus robur*) se maintiennent jusqu'en Scandinavie. Ce sont elles qui constituent la majorité des chênaies européennes de la zone tempérée.

Les premières traces de Chênes, identifiées par des restes fossiles en Amérique du Nord, remontent à l'Oligocène (il y a 35 millions d'années). Le genre *Quercus* explose littéralement vers la fin du Tertiaire, et on considère que la plupart des espèces actuelles s'étaient différenciées dès le Pliocène (il y a 10 millions d'années). La zone de diversification du genre se situe sans doute en Asie du Sud-Est ou en Amérique du Nord. Les nouvelles espèces apparurent à l'occasion de changements climatiques de grande amplitude durant le Tertiaire et restèrent confinées à des latitudes méridionales. Un nombre limité d'espèces faisait partie de la forêt mixte conifères-feuillus "transcontinentale" qui s'étendait de manière continue de l'Eurasie à l'Amérique du Nord jusqu'à la fin de l'ère tertiaire (Axelrod, 1983 ; Manos et Stanford, 2001). La distribution actuelle des Chênes résulte des alternances climatiques périodiques qui se sont amplifiées au Quaternaire. Au total, plus de 17 alternances de périodes glaciaires (de durée variant entre 50 à 100 000 ans) et interglaciaires (de durée variant entre 10 à 20 000 ans) se sont succédé depuis le début du Quaternaire, il y a 2 millions d'années. Ces alternances se sont soldées par des cycles de recolonisation-extinction qui ont très largement façonné la diversité actuelle des forêts. Elles ont en effet représenté un puissant facteur de sélection, et ont conduit à l'éradication en Europe de certaines espèces ou genres d'arbres forestiers (*Sequoia*, *Taxodium*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Tsuga*, *Carya*, *Pterocarya*...). Mais, au sein même des espèces qui ont persisté, cette diversité a pu être réduite ou au contraire augmentée, du fait de la fragmentation des aires. Les conséquences sur la diversité génétique future des changements climatiques annoncés soulèvent de nombreuses interrogations. Certains prédisent que celle-ci sera mise à rude épreuve, d'autres sont moins inquiets et fondent leur jugement sur l'adaptation des Chênes à ces changements en réponse aux alternances climatiques du passé, notamment depuis les dernières glaciations.

COMMENT ÉTUDIER LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DES CHÊNES ?

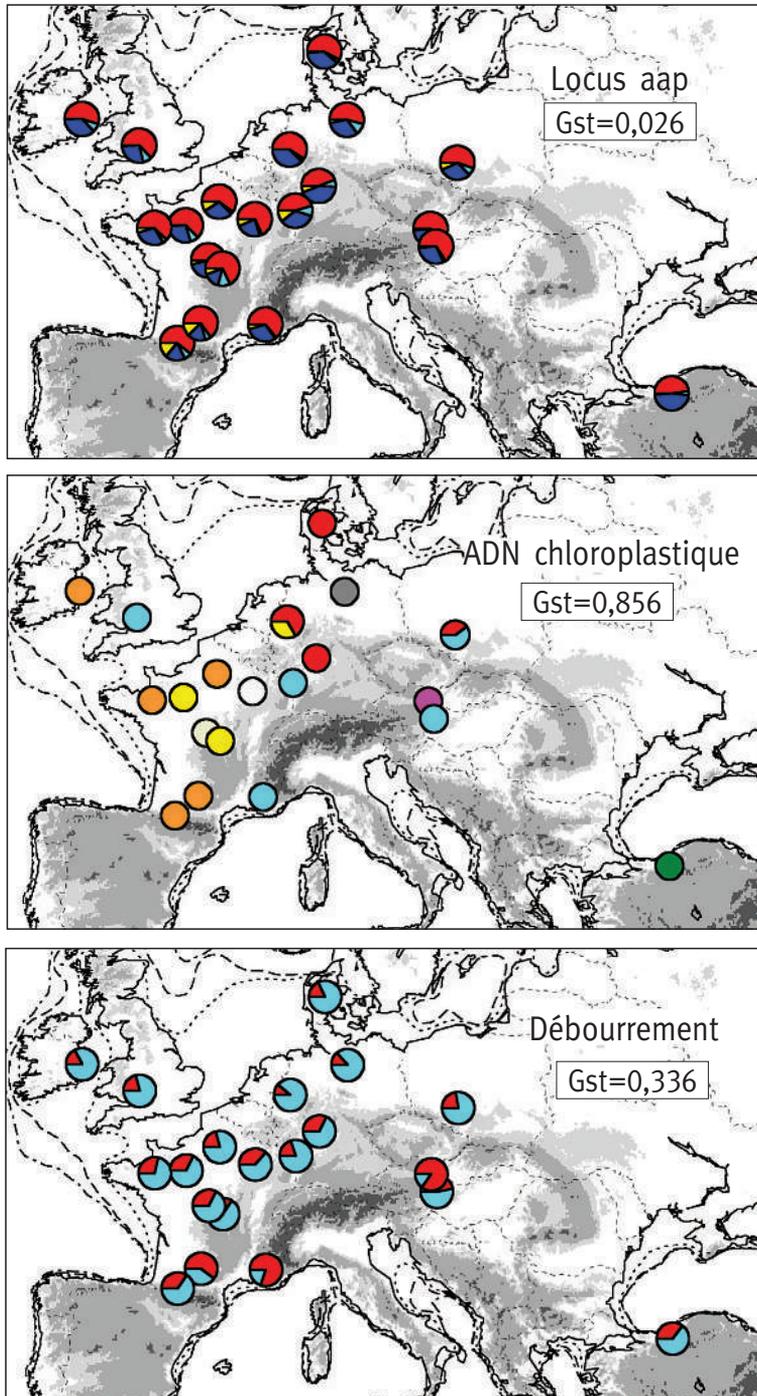
Depuis une dizaine d'années, des recherches sont menées à l'échelle européenne sur la description et l'évolution de la diversité génétique au sein des Chênes (principalement des espèces sessile et pédonculé), grâce notamment à l'aide significative de l'Union européenne. Cette analyse de la diversité porte non seulement sur des marqueurs moléculaires (ADN nucléaire et chloroplastique) mais aussi sur des caractères phénotypiques d'intérêt forestier et économique (croissance, forme, qualité du bois...). Pourquoi mesurer la diversité avec des outils et des marqueurs différents ? Le génome ne réagit pas de manière uniforme aux différentes pressions évolutives. On distingue généralement les régions du génome relativement insensibles à la sélection naturelle, souvent appelées "neutres", et qui évoluent selon le tempo imposé par leur propre dynamique (mutation) modulée par d'autres facteurs biologiques tels que les flux de gènes et la dynamique démographique des populations. Ces régions ont pour particularité de maintenir plus facilement une mémoire des événements génétiques (notamment les mutations) qui ont pu se produire au cours de l'histoire d'une espèce. À côté des régions dites "neutres", il faut mentionner celles qui sont soumises à la sélection naturelle (qualifiées de "non neutres" ou adaptatives), qui, en plus des forces évolutives déjà mentionnées, réagissent également aux facteurs du milieu, parce qu'elles comprennent des gènes impliqués dans l'adaptation à ces conditions. Pour résumer, on peut dire que les marqueurs ADN nucléaires étudiés à ce jour sont principalement "neutres", alors que les caractères phénotypiques mesurés dans les tests de provenances sont plutôt "non neutres" ou, par abus de langage, adaptatifs. À ce schéma forcément simplifié, il faut ajouter le cas particulier de l'ADN chloroplastique. Chez les Angiospermes, les chloroplastes (et donc l'ADN chloroplastique) ne sont transmis que par le gamète femelle, et donc disséminés par les glands, à l'exclusion du pollen ; les chloroplastes d'une graine sont en effet ceux de l'arbre-mère ayant donné naissance à cette graine. Cette particularité biologique propre aux Angiospermes a pu être vérifiée expérimentalement par l'analyse de croisements contrôlés chez les Chênes (Dumolin *et al.*, 1995). Ajoutée au fait que les chloroplastes ne renferment qu'une centaine de gènes, elle limite l'intérêt de l'analyse du polymorphisme de l'ADN chloroplastique en vue de l'estimation de la diversité pour des caractères d'adaptation. Par contre, la transmission exclusive de l'ADN chloroplastique par la voie maternelle lui confère un intérêt unique pour l'analyse rétrospective de la dispersion des semences.

Grâce au soutien financier de l'Union européenne, de véritables inventaires de la diversité génétique, à la fois pour des marqueurs "neutres" et "non neutres", ont pu être réalisés notamment chez le Chêne sessile, à l'échelle de l'aire de distribution de l'espèce. Ces inventaires ont en particulier permis de réaliser des cartes très détaillées de la répartition de la diversité. À l'instigation de l'INRA, un projet de recherche d'une ampleur considérable, associant seize laboratoires européens, s'est achevé en 1999 et a permis de construire des cartes de répartition de la diversité sur l'ensemble de l'aire de distribution des Chênes (Projet FAIR1 PL95-0297). Il avait le mérite de comparer les données génétiques aux données palynologiques disponibles dans la banque européenne de pollens fossiles (basée à Arles, à l'Institut méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie).

QUE SAVONS-NOUS DES DIVERSITÉS "NEUTRE" ET ADAPTATIVE ?

Pour les marqueurs nucléaires et pour les caractères adaptatifs mesurés en tests, des niveaux de diversité extrêmement élevés ont été observés dans toutes les forêts (figure 1, p. 114). En ce qui concerne les marqueurs "neutres", qu'il s'agisse de polymorphismes de protéines ou de séquences nucléotidiques (génome nucléaire), les valeurs atteintes sont parmi les plus élevées

FIGURE 1

**TROIS STRUCTURES DIFFÉRENTES DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE
CHEZ LE CHÊNE SESSILE**


La répartition et l'organisation de la diversité génétique varient considérablement selon la nature des caractères ou des gènes étudiés, en réponse aux effets différentiels des facteurs d'évolution des populations.

Cette figure illustre la distribution géographique de la diversité de trois caractères différents dans une vingtaine de forêts : un gène nucléaire "neutre" (aap qui code pour l'alanine aminopeptidase), des gènes chloroplastiques et un caractère adaptatif (la date de débourrement). Pour chacun de ces caractères, la diversité totale (sur l'ensemble des forêts et des arbres) est subdivisée en deux composantes additionnelles : la diversité entre forêts et la diversité intraforêts. Le rapport entre la diversité entre forêts et la diversité totale est donné par le paramètre G_{st} . Les différents variants pour chaque caractère (allèle, haplotype, ou score phénotypique) sont illustrés par des couleurs différentes. Le locus nucléaire aap se caractérise par une très grande homogénéité entre forêts ($G_{st} = 0,026$), illustrée par la répartition uniforme des allèles sur les différentes forêts à l'exception de quelques variations mineures. Cette répartition est quasi générale pour d'autres fragments nucléaires "neutres" et traduit l'importance des flux polliniques entre forêts. Le polymorphisme chloroplastique, tout au contraire, réside principalement entre forêts ($G_{st} = 0,856$) : les différents haplotypes sont très rarement partagés entre différentes forêts. Cette répartition représente l'empreinte laissée par les effets de fondation au cours de la colonisation ("saut de puces", voir texte). La notation de débourrement se caractérise par une organisation de la diversité plus équilibrée ($G_{st} = 0,336$). Cette structure résulte des pressions de sélection naturelle (facteurs climatiques) qui se sont exercées depuis que ces forêts se sont établies (Dumolin-Lapègue *et al.*, 1997 ; Ducoussou *et al.*, 1996 ; Zanetto et Kremer, 1995 ; Kremer *et al.*, 1997 ; Stephan *et al.*, 1996).

au sein du règne vivant (Zanetto et Kremer, 1995 ; Streiff *et al.*, 1998). Il en va de même pour la croissance en hauteur ou la date de débourrement, pour lesquelles les coefficients de variation (écart-type/moyenne) sont souvent supérieurs à 20 % (Ducouso *et al.*, 1996). Par contre, l'organisation géographique de la diversité mesurée avec ces différentes classes de marqueurs diffère considérablement.

- Les marqueurs neutres se caractérisent par une faible différenciation entre populations ; les fréquences de gènes varient très peu d'un peuplement à un autre. Moins de 3 % de la diversité totale (sur l'ensemble de l'aire) résident dans les différences entre forêts. Pour un même locus, des forêts situées aux deux extrémités de l'aire naturelle (Espagne et Russie par exemple) renferment souvent les mêmes allèles, avec des différences de fréquence ne variant guère plus que de 10 ou 20 % (Zanetto *et al.*, 1994 ; Zanetto et Kremer, 1995). Toutefois, même si les différences de fréquences alléliques sont faibles entre forêts, elles suivent généralement un gradient longitudinal.
- Les caractères adaptatifs mesurés en tests de provenances manifestent des différences entre forêts nettement plus élevées. Par comparaison aux marqueurs "neutres", plus de 40 % de la variabilité totale pour la croissance ou la date de débourrement sont attribuables aux différences entre forêts (Ducouso *et al.*, 1996 ; Stephan *et al.*, 1996). En outre, ces dernières suivent souvent un gradient géographique très différent de celui qui caractérisait les marqueurs "neutres". C'est le cas par exemple pour la date de débourrement, dont le gradient de variation est latitudinal, les provenances méridionales débourrant plus précocement que les provenances du Nord de l'aire de distribution.

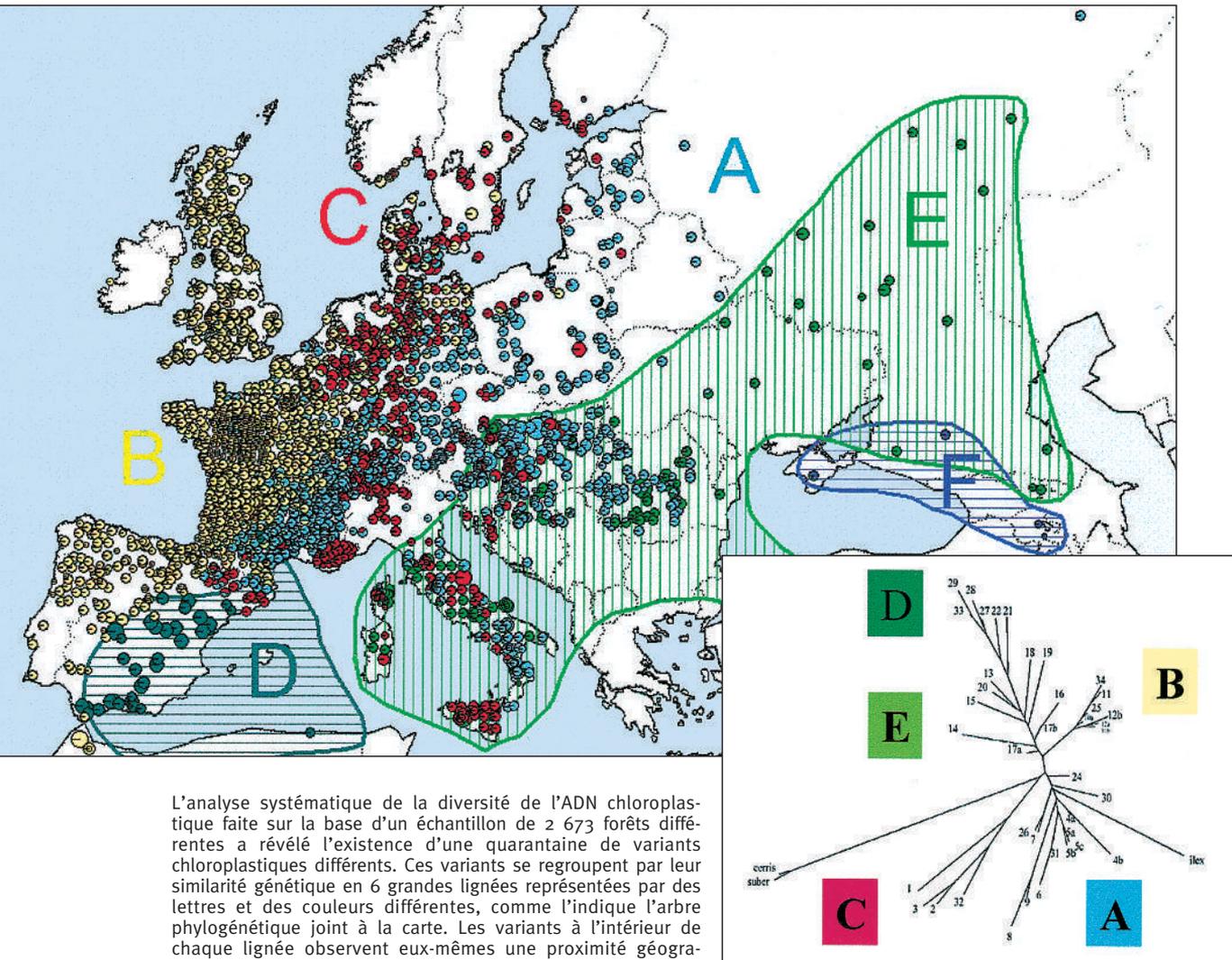
COMMENT RECONSTITUER L'HISTOIRE RÉCENTE DES CHÊNAIES ?

Deux approches complémentaires (génétique et paléobotanique) ont été associées pour reconstituer le scénario de la colonisation de l'Europe par les Chênes depuis la dernière glaciation. La première a consisté en l'analyse de la répartition géographique du polymorphisme de l'ADN chloroplastique. Comme nous l'avons déjà mentionné, l'ADN chloroplastique n'est transmis que par les glands, et non par le pollen. Or, une espèce végétale ne peut se disperser que par graines. La répartition géographique actuelle des différents variants de l'ADN chloroplastique devrait donc témoigner des voies de migration empruntées par l'espèce. Sur la base de l'inventaire systématique réalisé sur 2 673 populations (au sein du groupe des Chênes blancs), nous avons pu dénombrer 42 variants différents, qui se regroupent en six "lignées" (Petit *et al.*, 2002a ; Petit *et al.*, 2002b). Une lignée chloroplastique regroupe plusieurs variants ayant dérivé les uns des autres par mutation et qui manifestent donc une certaine similarité génétique. Cette dernière est souvent associée à une proximité géographique : les variants appartenant à une même lignée se retrouvent géographiquement proches. L'association entre similarité génétique et proximité géographique confère à l'ensemble du jeu de données une structure phylogéographique. Pour résumer, les différentes lignées occupent des zones réparties schématiquement selon un gradient longitudinal, certaines étant exclusivement cantonnées à l'Ouest et d'autres confinées à l'Est de l'Europe (figure 2, p. 116).

En complément de l'analyse génétique, l'exploitation de la banque européenne de données polliniques, sur la base d'environ 600 séquences de pollen, fait apparaître que les Chênes caducifoliés ont été confinés en trois zones géographiques du Sud de l'Europe durant la dernière période glaciaire (figure 3, p. 117) (Brewer *et al.*, 2002). Dès le réchauffement climatique (vers - 15000), les Chênes ont progressivement colonisé l'Europe, en marquant un ralentissement entre - 11000 et - 10000, pour finalement occuper la totalité de l'aire actuelle vers - 6000. La comparaison des données génétiques et des données palynologiques rend compte des voies de colonisation

empruntées par les Chênes. Il apparaît ainsi que les Chênes situés à l'ouest d'une ligne Toulouse-Cologne-Amsterdam sont principalement issus des refuges ibériques les plus occidentaux. Les îles britanniques ont été exclusivement colonisées à partir de Chênes issus de cette région. À l'inverse, les chênaies de l'Europe centrale et orientale ont été constituées par des migrants provenant très probablement des refuges balkaniques et italiens. L'inventaire de la diversité chloroplastique a globalement révélé une remarquable organisation géographique à l'échelle euro-

FIGURE 2 DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES VARIANTS D'ADN CHLOROPLASTIQUE CHEZ LES CHÊNES BLANCS

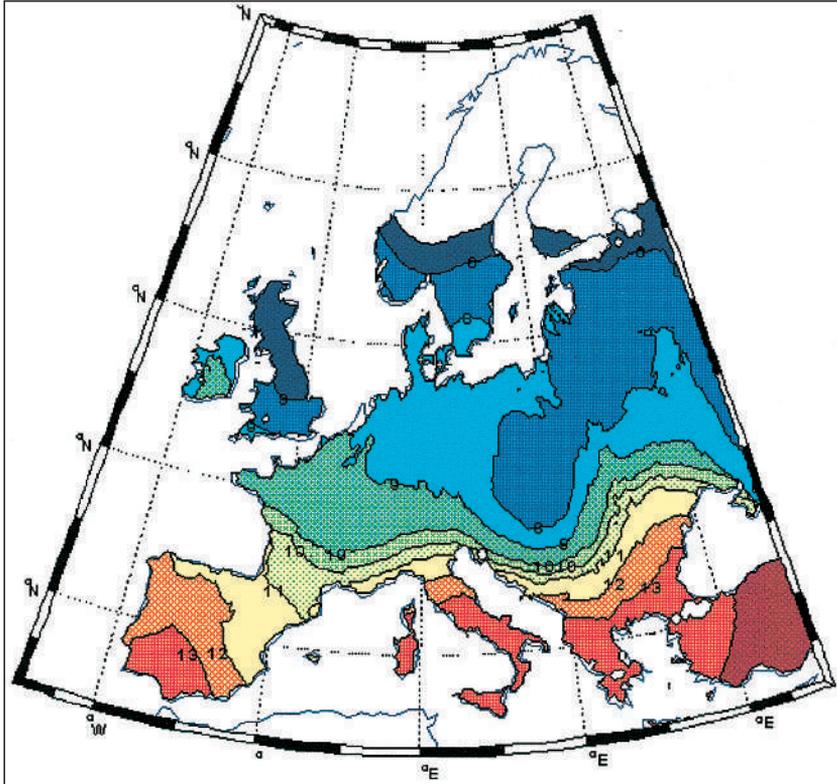


L'analyse systématique de la diversité de l'ADN chloroplastique faite sur la base d'un échantillon de 2 673 forêts différentes a révélé l'existence d'une quarantaine de variants chloroplastiques différents. Ces variants se regroupent par leur similarité génétique en 6 grandes lignées représentées par des lettres et des couleurs différentes, comme l'indique l'arbre phylogénétique joint à la carte. Les variants à l'intérieur de chaque lignée observent eux-mêmes une proximité géographique (structure phylogéographique).

La distribution géographique des lignées (et des variants) témoigne de la colonisation de l'Europe par les chênes à partir de plusieurs zones refuges présentes dans la partie méridionale (Péninsule Ibérique, Italie, Balkans) (Petit *et al.*, 2002a).

FIGURE 3 DISTRIBUION DES POLLENS FOSSILES DE CHÊNE EN EUROPE

Les données polliniques relatives aux chênes à feuilles caduques ont été extraites de la base de données des pollens fossiles (European Pollen Data Base), pour retracer leurs migrations depuis les dernières glaciations (il y a 18 000 ans). Les cartes ont été construites par tranche de 1 000 ans, depuis - 13000 jusqu'à - 8000, chaque tranche étant représentée par des couleurs différentes. En moins de 6 000 ans, l'Europe entière a été colonisée, avec des variations importantes de vitesse selon les époques. On notera également des ralentissements locaux dus notamment à la présence de barrières topographiques (chaîne des Alpes) (Brewer *et al.*, 2002).



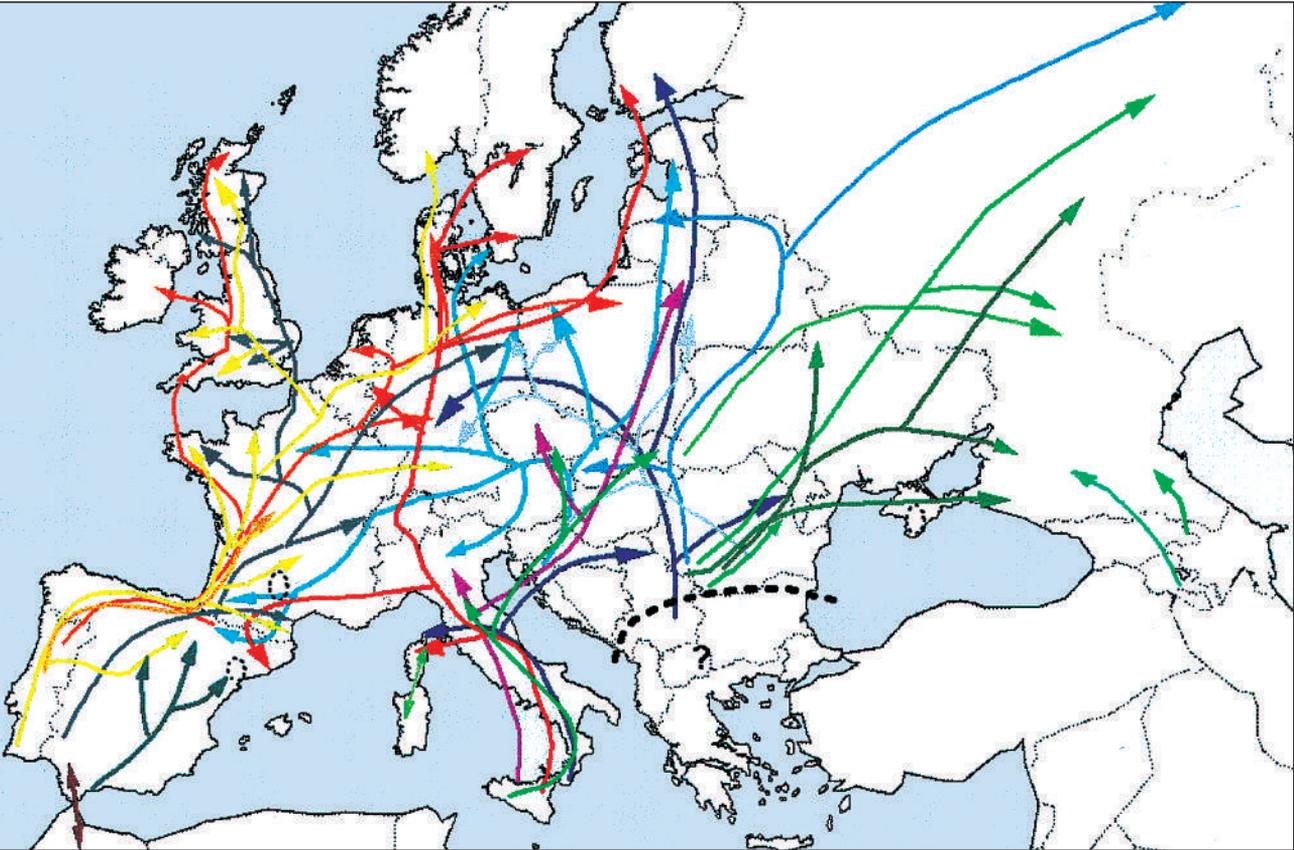
péenne, suggérant notamment que les transferts de populations liés à l'activité humaine n'ont joué qu'un rôle mineur dans la distribution actuelle, ou qu'ils se sont déroulés à une échelle spatiale très réduite. La confrontation des données palynologiques et génétiques a donc permis de reconstituer les principales voies de migration empruntées par les Chênes (figure 4, p.118).

QUE NOUS APPREND CETTE HISTOIRE SUR LA DYNAMIQUE DE LA COLONISATION ?

Le résultat le plus surprenant issu de l'analyse pollinique a été la vitesse à laquelle s'est faite la recolonisation. L'analyse des cartes polliniques (figure 3, ci-dessus), basée sur les données extraites de la base de données des pollens fossiles, montre que les Chênes ont progressé en moyenne à la vitesse de 380 mètres par an. La vitesse initiale, au début de la propagation de l'espèce, est encore plus importante (Brewer *et al.*, 2002). Si l'on compare ce chiffre aux caractéristiques des Chênes (délais de maturité sexuelle, dispersion des graines par gravité, par les rongeurs ou les oiseaux), ces vitesses sont tout simplement stupéfiantes. Il faut donc invoquer

FIGURE 4 VOIES DE RECOLONISATION EMPRUNTÉES PAR LES CHÊNES BLANCS EUROPÉENS

Cette carte fait la synthèse des deux précédentes. Les flèches indiquent les principales voies de migration suivies par les Chênes. La couleur des flèches correspond aux principaux variants chloroplastiques. On notera plus particulièrement les directions différentes empruntées par les migrants issus de refuges différents. Les Chênes issus d'Italie ont ainsi longé la Côte d'Azur avant même que les colonisateurs "ibériques" se soient imposés dans cette région. De la même manière, les refuges balkaniques ont également essaimé vers l'ouest (à l'instar des variants de couleur bleue sur la carte) par le Nord des Alpes, alors même que les migrants issus de la Péninsule Ibérique se sont déplacés vers le nord et le nord-est (Petit *et al.*, 2002b).



d'autres mécanismes pour expliquer une telle rapidité. Pour identifier ces mécanismes, nous avons fait appel à la simulation informatique (Le Corre *et al.*, 1997a). Nous avons essentiellement comparé deux mécanismes de dispersion. Le premier correspond à une diffusion continue de l'espèce, calibrée par nos connaissances relatives aux agents de dispersion. Le second est qualifié de dispersion composite et regroupe deux processus : la diffusion proprement dite et une dispersion par "sauts de puce" (figure 5, p. 119). Nous avons introduit dans le modèle de diffusion l'occurrence d'événements de dispersion à très longue distance (plusieurs dizaines de kilomètres) mais à des probabilités extrêmement faibles (de l'ordre de 5×10^{-6}). Les simulations informatiques ont montré que l'introduction d'événements de dispersion rares, mais à longue distance, avait un impact considérable sur la vitesse de recolonisation (Le Corre *et al.*, 1997a). Il se crée ainsi des "îlots" très en amont du front de migration, qui suivent leur propre développement démographique, et qui vont finalement fusionner quelques générations plus tard avec le

front de migration. Ce processus accélère considérablement la propagation de l'espèce. Ces simulations ont également permis de montrer que la dispersion composite permet de maintenir un polymorphisme plus élevé que la dispersion continue. En effet, la dispersion continue se caractérise par un appauvrissement progressif du nombre de variants chloroplastiques à mesure que le front de migration avance, alors que, dans le cas de la dispersion composite, le nombre de variants tend à être maintenu. Ces prédictions théoriques sont corroborées par les données expérimentales. En règle générale, au-delà des zones refuges, le nombre de variants ne diminue plus beaucoup avec la latitude. Quels agents peuvent être responsables de ces dispersions rares mais à longue distance qui ont accéléré la vitesse de migration et contribué à la distribution actuelle de la diversité ? Certains oiseaux, comme les geais, ou d'autres corvidés semblent capables de tels exploits. On ne peut exclure l'homme qui s'est nourri de glands en période de disette (Arsuaga, 2001). Le transport par les cours d'eau peut également être l'un des vecteurs de la dispersion à longue distance.

En appliquant ce modèle de dispersion à l'échelle européenne, nous avons essayé de reconstituer par simulation la migration des Chênes depuis leurs refuges jusqu'à leur distribution actuelle (figure 7, p. 121). Dans la plupart des simulations réalisées, la distribution géographique des variants chloroplastiques (ou haplotypes) issue de simulations s'ajuste assez bien à leur distribution actuelle (Le Corre, 1997a). Ces résultats confortent l'hypothèse qu'à chaque zone refuge correspondait en fait une, voire deux lignées d'haplotypes, et que la distribution géographique de chaque lignée traduit la voie migratoire des Chênes depuis leurs zones refuges. L'hypothèse des sauts de puces est également confortée par l'organisation spatiale actuelle de la diversité de l'ADN chloroplastique. Si des événements rares de dispersion à longue distance se sont produits, le nombre d'arbres fondateurs d'une forêt nouvelle issue d'un tel événement est forcément limité, générant de la sorte un goulot d'étranglement. C'est exactement ce que l'on observe. La grande majorité des chênaies actuelles (plus de 70 %) ne comprennent qu'un seul variant chloroplastique (Petit *et al.*, 1997 ; voir figure 1, p. 114 et figure 6, p. 120).

FIGURE 5
DYNAMIQUE ET VITESSE
DE LA RECOLONISATION DES CHÊNES

La colonisation postglaciaire des Chênes a été modélisée en se basant sur les connaissances relatives à la dispersion des glands. Deux processus ont ainsi été reproduits par ordinateur. D'une part, la migration par diffusion (A), qui correspond à la dispersion par les agents les plus communs (gravité, rongeurs, oiseaux). D'autre part, la migration par dispersion composite (B), qui combine dispersion par diffusion et dispersion rare et à longue distance.

Si la dispersion s'était effectuée uniquement par diffusion, la vitesse moyenne atteinte eût été de 100 par an. Cette vitesse est multipliée par un facteur 4 quand des événements très rares (probabilité de 5×10^{-6}), mais à longue distance (écart-type de dispersion 50 km), sont pris en compte (cas B) (Le Corre *et al.*, 1997a).

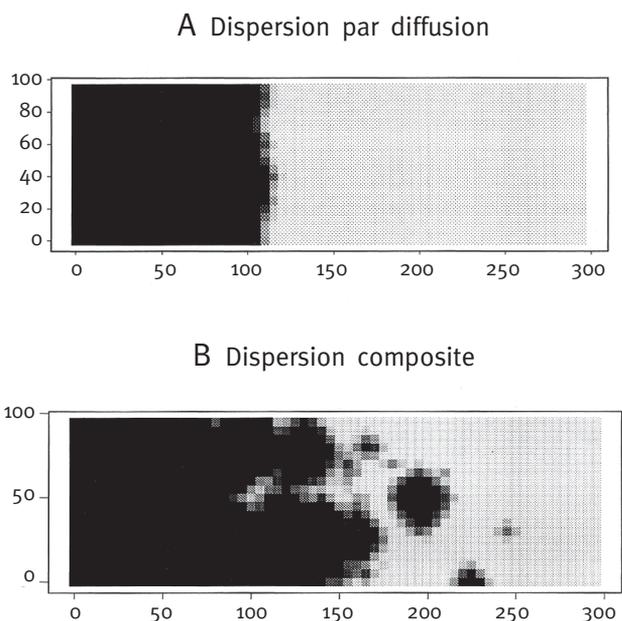
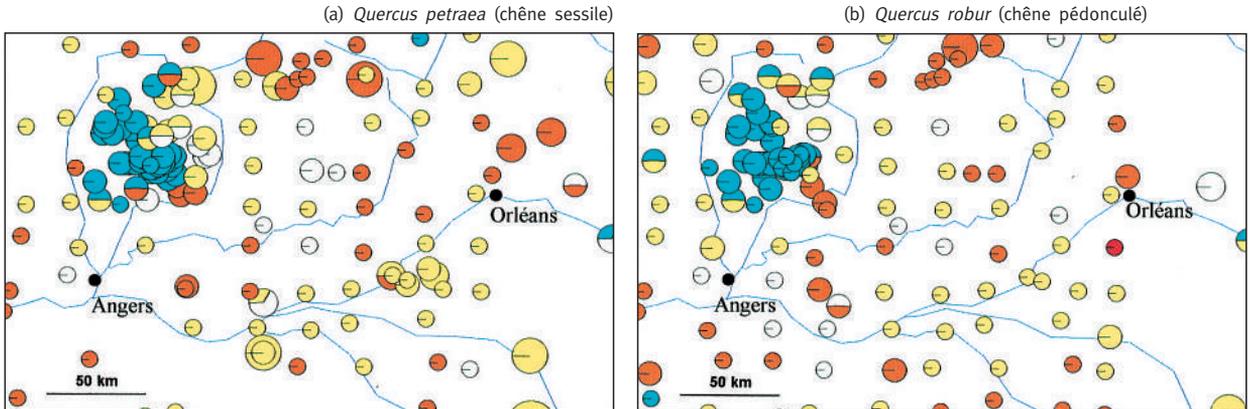


FIGURE 6

**PARTAGE DES GÉNOMES CHLOROPLASTIQUES
PAR LE CHÊNE SESSILE (a) ET LE CHÊNE PÉDONCULÉ (b)**

Les deux cartes correspondent à un gros plan de la distribution géographique (figure 2, p.116) des variants chloroplastiques dans l'Ouest de la France. L'inventaire porte sur un échantillonnage systématique des chênaies tous les 20 km. Chaque cercle correspond à une forêt (le diamètre est proportionnel au nombre d'arbres analysés, 5 en règle générale), et la couleur indique le variant chloroplastique présent.



Trois résultats remarquables apparaissent sur cette figure :

- Dans la très grande majorité des cas, les cercles ne sont constitués que d'une seule couleur : il y a une homogénéité très élevée à l'intérieur d'une forêt.
- Les deux espèces ont les mêmes variants chloroplastiques quand elles coexistent dans une même forêt, (ou une même zone géographique). Le partage des mêmes variants chloroplastiques résulte de l'hybridation unidirectionnelle entre les deux espèces (voir figure 9, p.125).
- La répartition de certains variants correspond à des grandes "taches" (diamètre de 20 à 30 km). Ces taches peuvent être interprétées comme les témoins actuels des îlots de colonisation résultant des "sauts de puces" (figure 5, p.119) (Petit *et al.*, 1997).

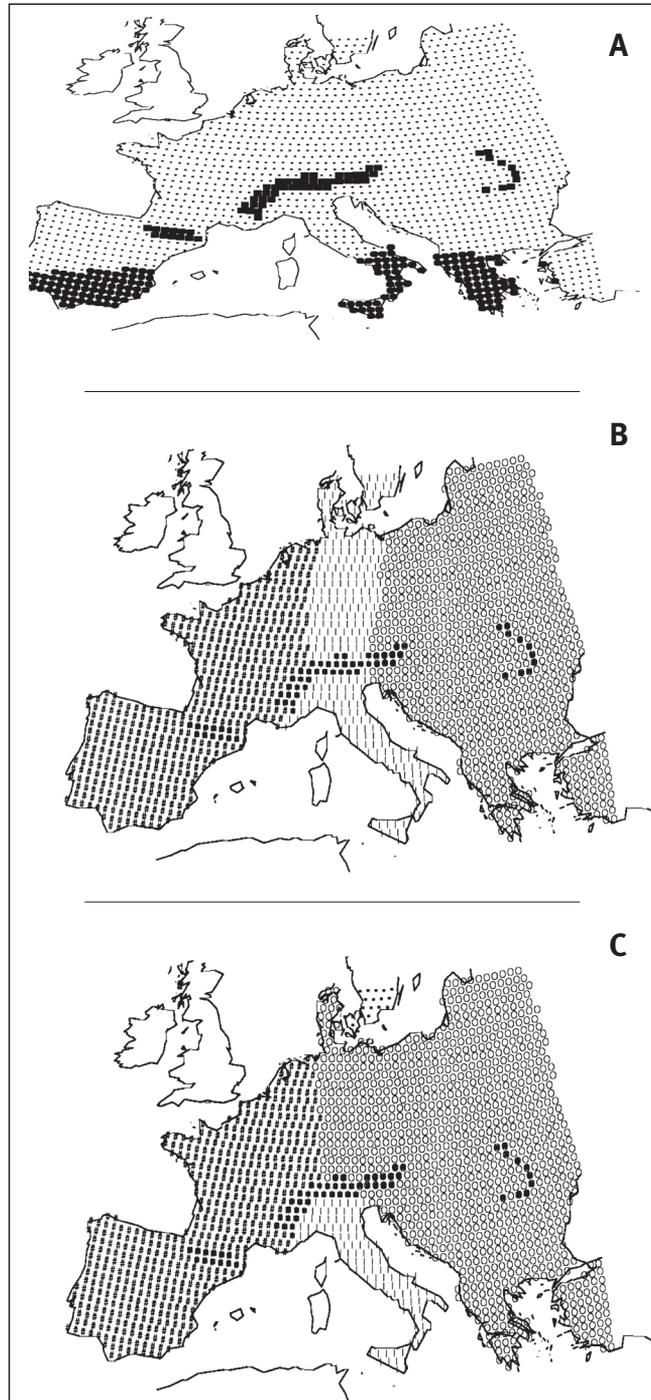
QUELLE EMPREINTE RESTE-T-IL DE L'HISTOIRE SUR LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE ACTUELLE ?

La confrontation entre données génétiques et palynologiques, d'une part, et résultats issus des simulations informatiques, d'autre part, suggère un scénario en plusieurs étapes pour la recolonisation à l'issue du retrait des glaciers. Tout d'abord, les Chênes étaient cantonnés dans trois refuges séparés durant toute la période glaciaire (plus de 100 000 ans) : Péninsule Ibérique, Italie et Balkans. On peut donc émettre l'hypothèse que les pools génétiques constituant les refuges glaciaires étaient, à l'issue de la dernière glaciation, différenciés génétiquement (pour les marqueurs "neutres", les caractères adaptatifs et l'ADN chloroplastique). Avec le réchauffement climatique, les Chênes ont rapidement colonisé l'Europe, en procédant, comme nous venons de l'évoquer, par "sauts de puce". La séparation initiale en trois unités et la migration sous forme de dispersion composite auraient dû contribuer à créer des forêts extrêmement différenciées, en réponse aux effets de fondation générés par les "sauts de puce" et à la différenciation héritée de la longue séparation en trois refuges. Qu'en est-il aujourd'hui ? Que reste-t-il de cette histoire ?

Les réponses à ces questions sont différentes selon les caractères considérés. L'analyse de la diversité des gènes nucléaires "neutres" (isozymes, ADN nucléaire), à l'échelle de l'aire de distribution du Chêne sessile (depuis l'Espagne jusqu'en Russie), révèle une extraordinaire homogénéité génétique entre les forêts (Zanetto et Kremer, 1995 ; Le Corre *et al.*, 1997b).

FIGURE 7

RECONSTITUTION DE LA MIGRATION DES CHÊNES PAR SIMULATION



La migration des Chênes a été reconstituée par simulation en se basant sur le modèle de dispersion à longue distance (figure 5, p.119). À la fin de l'ère glaciaire (A), on a considéré que les Chênes étaient cantonnés dans les trois zones refuges (Espagne, Italie, les Balkans) et que chaque zone était caractérisée par une lignée chloroplastique particulière.

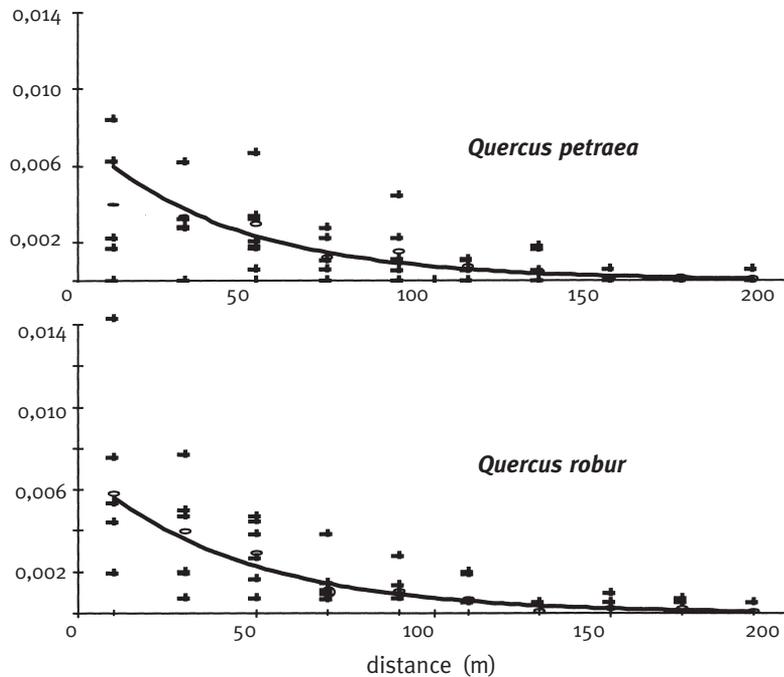
Plus d'une centaine de simulations ont ainsi été réalisées, dont les résultats sont illustrés dans les figures B et C, qui représentent la distribution géographique des trois lignées (symbolisées par des figurés différents) à l'issue de la colonisation.

Le cas B a été rencontré dans 40 % des simulations, alors que le cas C correspond à 25 % des simulations réalisées. La barrière constituée par les Alpes constitue le principal facteur de variation des simulations.

Dans certaines simulations, la migration des Chênes issus de la botte italienne a été totalement bloquée par la barrière alpine (cas C). Dans d'autres, elle a été suffisamment freinée pour que les migrations commencées à l'ouest de la Péninsule Ibérique et à l'est des Balkans limitent l'étendue actuelle des forêts issues du refuge italien (cas B).

On notera cependant que ce dernier cas est le plus fréquent et qu'il s'ajuste assez bien aux données observées (figures 2, p.116 et 4, p.118) (Le Corre, 1997).

FIGURE 8

DISPERSION DU POLLEN DANS UN PEUPEMENT ADULTE MÉLANGÉ
DE CHÊNE SESSILE ET DE CHÊNE PÉDONCULÉ

La dispersion du pollen a été étudiée dans une futaie adulte (100 ans) mixte de Chêne sessile et de Chêne pédonculé comprenant au total 400 arbres sur une surface carrée de 5,76 ha (250 x 250 m). Tous les arbres adultes présents ont fait l'objet d'analyses génétiques de manière à identifier leurs empreintes génétiques. Les empreintes génétiques ont également été relevées sur tous les glands produits par une douzaine d'arbres adultes. Les empreintes génétiques des graines ont ensuite été comparées aux empreintes génétiques de tous les arbres adultes de manière à retrouver le père pollinisateur de chaque graine. Ces données ont permis de construire les courbes de dispersion du pollen. Les deux diagrammes représentent la probabilité $y = f(x)$ pour qu'une graine récoltée sur un arbre donné ait été pollinisée par un arbre situé à une distance x de l'arbre mère. Ainsi, dans une futaie équiennne, un gland récolté sur un arbre a une probabilité de 0,006 d'avoir été pollinisé par un arbre situé à 10 mètres et de 0,0002 par un arbre situé à 150 mètres. En fait, l'intégrale des courbes de dispersion ci-dessus ne comprend que 30 % des événements de pollinisation : 70 % du pollen proviennent d'une distance supérieure à 200 mètres. Il faut donc imaginer que les courbes de dispersion se prolongent de manière asymptotique vers zéro sur de très longues distances de manière à comptabiliser ces pollinisations (Streiff *et al.*, 1999).

En d'autres termes, à l'échelle d'une forêt, il existe presque autant de diversité génétique qu'à l'échelle de l'Europe. Tout au plus reste-t-il un timide gradient de variation Est-Ouest des fréquences alléliques (figure 1, p. 114). Il s'agit là en quelque sorte d'une distribution longitudinale des 2,6 % de la diversité génétique dus aux différences entre populations. Comment expliquer dès lors ce paradoxe entre l'organisation actuelle de la diversité et l'empreinte qu'aurait dû laisser la migration postglaciaire ? En fait, le mouvement migratoire durant la colonisation a très rapidement été complété par des flux de pollen très importants, qui ont conduit à homogénéiser au plan génétique les forêts entre elles. Ces flux ont été d'autant plus efficaces en matière d'homogénéisation que les Chênes occupaient de très larges surfaces, de manière souvent continue. L'hypothèse de l'effacement progressif des différences génétiques entre forêts par les flux de pollen a été renforcée par des études expérimentales de dispersion de pollen réalisées au moyen

de recherches de paternité dans des chênaies (figure 8, p.122). Ces études suggèrent que la dispersion du pollen se caractérise sans doute également par des processus composites associant des flux à courte et longue distance. Même si peu de générations se sont écoulées depuis l'installation des chênaies, elles ont été suffisantes pour permettre cette homogénéisation à l'échelle de l'aire de distribution de l'espèce (Le Corre *et al.*, 1998).

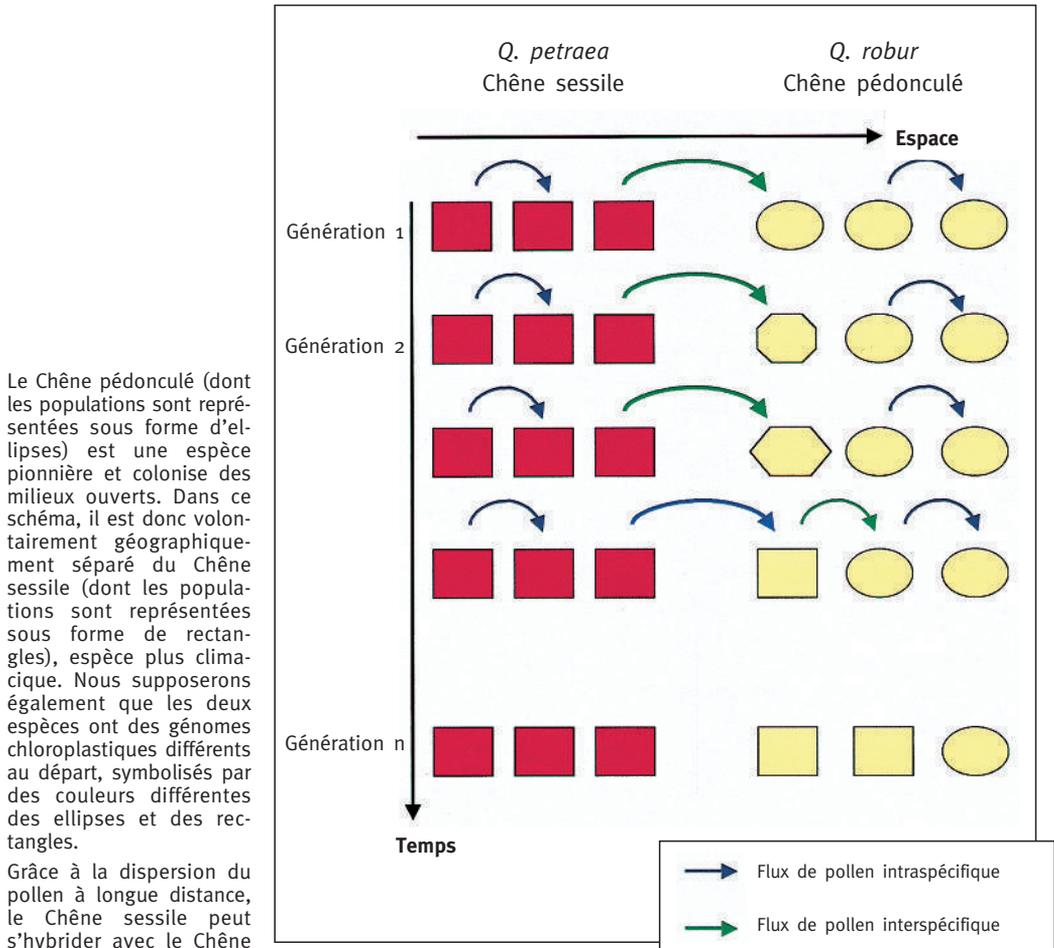
Quelle empreinte historique reste-t-il sur les caractères adaptatifs ? Cette question préoccupe bien évidemment tout aménagiste forestier ou biologiste de la conservation. Pour évaluer l'empreinte qu'aurait laissé le lieu d'origine (refuge postglaciaire) sur la diversité actuelle, diverses provenances issues de forêts voisines mais appartenant à des lignées chloroplastiques différentes ont été comparées entre elles pour les caractères adaptatifs (croissance, date de débournement, forme...). Prenons l'exemple du Nord-Est de la France où coexistent des chênaies appartenant à des lignées différentes. Ces provenances manifestent-elles également des différences pour les caractères adaptatifs ? Les comparaisons ont été effectuées dans des tests de provenances (Kremer *et al.*, 2002). Les analyses ont porté sur plus de 62 caractères phénotypiques dans 16 tests comparatifs plantés dans différents pays européens. Les résultats révèlent effectivement de fortes différences entre provenances, mais qui ne correspondent aucunement à des différences entre lignées chloroplastiques. Elles sont par contre corrélées aux distances géographiques séparant les provenances. Pour reprendre l'exemple du Nord-Est de la France, des provenances issues de cette région mais appartenant à des lignées chloroplastiques différentes ne manifestent que peu de différences pour les caractères adaptatifs. À l'inverse, des provenances danoises et pyrénéennes appartenant à la même lignée chloroplastique se caractérisent par des différences très importantes pour les caractères adaptatifs. Enfin, non seulement les provenances sont plus différenciées pour les caractères adaptatifs que pour les marqueurs "neutres", mais ces différences sont également différemment distribuées au plan géographique. Alors que les variations des fréquences des gènes "neutres" s'exprimaient selon un gradient longitudinal, les différences de date de débournement suivent au contraire un gradient altitudinal ou latitudinal (figure 1, p. 114). Comment interpréter ces différences de gradient de variation et d'organisation de la diversité des gènes "neutres" et des caractères adaptatifs ? Tout d'abord, les flux de gènes par le pollen ont effacé l'organisation héritée des périodes glaciaires et de la recolonisation, et homogénéisé les chênaies. Mais d'autres forces évolutives plus récentes ont réimprimé une nouvelle organisation qui s'est progressivement mise en place depuis que les chênaies se sont installées. Parmi ces forces, il faut bien évidemment évoquer les pressions de sélection naturelle générées par les conditions biotiques et abiotiques locales. Ces pressions sont généralement d'autant plus contrastées que les provenances sont éloignées géographiquement, expliquant en cela les corrélations entre distances géographiques et valeurs mesurées pour les caractères adaptatifs. Il faut pour cela supposer que les flux de pollen, malgré leur importance, sont impuissants à homogénéiser les différences générées par cette sélection naturelle.

COMMENT SE SONT COMPORTEES LES DIFFÉRENTES ESPÈCES AU COURS DE LA COLONISATION ?

Une des découvertes de ce travail, qui n'a pas encore été mentionnée, est le rôle de l'hybridation interspécifique dans l'évolution des Chênes et dans les processus de colonisation. Par souci de simplicité, dans les paragraphes précédents, nous nous étions retranché derrière le pluriel générique des "Chênes". La reconstitution de l'histoire de chaque espèce n'est en fait guère possible en l'état actuel des connaissances. Tout d'abord, les grains de pollen des Chênes sessile et pédonculé ne peuvent être distingués. Par ailleurs, les mêmes variants chloroplastiques se retrouvent chez les différentes espèces de Chênes étudiées, et montrent les mêmes répartitions

géographiques. Nous n'avons guère d'éléments, en dehors de la répartition actuelle des Chênes, permettant de reconstituer la distribution des espèces dans chacune des trois zones refuges au cours de la dernière époque glaciaire. Cependant, l'analyse comparative de la distribution géographique des variants de l'ADN chloroplastique nous a révélé des stratégies particulières de colonisation propres au Chêne sessile et au Chêne pédonculé. À notre grande surprise, nous avons très rapidement constaté que, chaque fois que les deux espèces coexistaient dans une même forêt, elles partageaient le même variant chloroplastique (Petit *et al.*, 1997). Dans l'inventaire de la diversité génétique de l'ADN chloroplastique sur l'ensemble de l'Europe (figure 2, p. 116), cette règle a été partout confirmée. L'homogénéité génétique des forêts pour l'ADN chloroplastique, mentionnée ci-dessus, reste vraie même si plusieurs espèces de Chênes sont présentes : il y a homogénéité totale, sans frontière d'espèces (figure 6, p. 120). Il n'y avait que deux interprétations possibles : soit les deux espèces au sein d'une même forêt descendent d'un même ancêtre commun porteur du variant chloroplastique unique, et ce processus s'est répété de manière systématique dans toutes les forêts ("création" multiple et indépendante des espèces de Chênes). Soit l'homogénéité des génomes chloroplastiques entre espèces présentes dans une forêt résulte d'hybridations récurrentes et unidirectionnelles : on peut parler d'une sorte de "résurrection" après mélange (figure 9, p. 125). La première hypothèse correspondrait à une "spéciation" convergente se reproduisant dans toutes les forêts et résultant de pressions de sélection locale. Cette hypothèse est hautement improbable, car elle aurait dû aboutir à des "espèces" différentes selon les forêts, même si les pressions de sélection sont assez semblables (caractère contingent de l'évolution). Or, les différences génétiques, même faibles, entre Chêne sessile et Chêne pédonculé sont remarquablement bien conservées sur leurs aires de distribution (Zanetto *et al.*, 1994 ; Bodénès *et al.*, 1996 ; Mariette, 2002). Nous avons donc favorisé l'hypothèse d'hybridations récurrentes et unidirectionnelles pour interpréter l'homogénéité de l'ADN chloroplastique intra-forêt ("résurrection") dont le principe est illustré sur la figure 9 (p. 125). Si deux espèces A et B s'hybrident de manière unidirectionnelle (pollen de l'espèce A vers ovule de l'espèce B), et si les croisements en retour (c'est-à-dire entre hybrides (A x B) et espèces parentales) se font également de manière unidirectionnelle (pollen de l'espèce A vers l'ovule de l'hybride A x B), on peut aisément montrer que l'espèce A est en fait "régénérée" par croisements successifs et acquiert le génome cytoplasmique de l'espèce B qui l'avait précédée dans cette forêt, et ceci au bout de quelques générations d'hybrides successives (figure 9, p. 125). Le caractère unidirectionnel de l'hybridation entre les deux espèces, le Chêne sessile (*Quercus petraea*) pollinisant relativement facilement le Chêne pédonculé (*Quercus robur*), alors que le croisement contraire est rare, a non seulement été observé dans les croisements contrôlés (Kleinschmit et Kleinschmit, 2000), mais a également été corroboré par analyse de la reproduction sexuée en forêt (Bacilieri *et al.*, 1996). Or, le Chêne pédonculé est une espèce plus pionnière, et se répand très rapidement dans les milieux ouverts, alors que le Chêne sessile se limite principalement aux milieux plus forestiers. Dans une situation de colonisation, le Chêne pédonculé devrait donc occuper les avant-postes du front de migration. Dans un tel schéma, l'hybridation unidirectionnelle constitue une formidable opportunité pour le Chêne sessile d'être entraîné par le Chêne pédonculé et d'occuper ces nouveaux milieux (figure 9, p. 125). L'hybridation avec le Chêne pédonculé permet donc au Chêne sessile de coloniser des espaces nouveaux en migrant par voie de pollen, et non par les graines, comme c'est la règle chez les plantes. Ce phénomène est sans doute responsable de la coexistence aussi fréquente des deux espèces en Europe. La dispersion du pollen étant beaucoup plus importante que celles des graines, l'alternative offerte au Chêne sessile de se propager par le pollen en s'hybridant au Chêne pédonculé lui permet de compenser ses capacités limitées de dispersion. L'hybridation joue donc un rôle capital dans l'histoire évolutive des deux espèces. Elle constitue un mécanisme à part entière de colonisation en permettant notamment au Chêne sessile d'occuper des espaces nouveaux. Elle intervient aussi dans le mécanisme de succession des espèces en contribuant par voie génétique au remplacement du Chêne pédonculé par le Chêne sessile.

FIGURE 9 HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE ET MIGRATION DU CHÊNE SESSILE PAR LE POLLEN



Le Chêne pédonculé (dont les populations sont représentées sous forme d'ellipses) est une espèce pionnière et colonise des milieux ouverts. Dans ce schéma, il est donc volontairement géographiquement séparé du Chêne sessile (dont les populations sont représentées sous forme de rectangles), espèce plus climatique. Nous supposons également que les deux espèces ont des génomes chloroplastiques différents au départ, symbolisés par des couleurs différentes des ellipses et des rectangles.

Grâce à la dispersion du pollen à longue distance, le Chêne sessile peut s'hybrider avec le Chêne pédonculé et produire des hybrides de première génération (symbolisés par des polygones). Si cette hybridation se poursuit toujours dans ce sens, y compris au niveau des backcross (croisement entre hybrides et espèces parentales), le Chêne sessile va progressivement être "régénéré" dans les peuplements de Chêne pédonculé. Ce processus d'introgression unidirectionnelle (hybridations récurrentes sur plusieurs générations) aboutira également à l'acquisition par le Chêne sessile du génome chloroplastique du Chêne pédonculé. Nos observations (croisements contrôlés et reproduction en forêt) montrent effectivement que l'hybridation est préférentiellement unidirectionnelle. Par ailleurs, ce mécanisme rend compte également du partage systématique des mêmes variants chloroplastiques par les deux espèces quand elles cohabitent dans les mêmes forêts que nous avons observées (figure 6, p.120).

LES CHÊNES, UN EXEMPLE D'OPPORTUNISME ÉVOLUTIF

L'exemple du complexe Chêne sessile - Chêne pédonculé a clairement mis en évidence l'intérêt à première vue paradoxal qu'il y avait à maintenir deux espèces séparées tout en autorisant des échanges génétiques entre elles. Le maintien des deux espèces permet au complexe de s'établir

dans des milieux variés (préférentiellement secs pour le Chêne sessile, bien alimentés en eau pour le Chêne pédonculé). Tout se passe comme si une certaine spécialisation était attribuée à chaque espèce au sein d'une même équipe. Sans aller jusqu'à évoquer le mot de mutualisme, l'"entraide" entre les membres de l'équipe passe en fait par l'hybridation, chaque membre pouvant entraîner l'autre vers la conquête de nouveaux milieux et l'occupation du terrain. Globalement, cette association spécialisation-hybridation, que nous qualifions d'opportunisme évolutif, a joué (et continuera très certainement de jouer) un rôle majeur dans l'histoire des deux espèces. Les processus en cause, colonisation et hybridation récurrente, se passent à des échelles de temps qui dépassent l'échelle d'une révolution forestière et sont, de ce fait, restés très longtemps méconnus. Mais ils sont responsables de la coexistence quasi générale des deux espèces dans les différentes forêts et des processus de succession qui modulent leur co-évolution. Il y a donc clairement un intérêt évolutif à maintenir les deux espèces séparées (spécialisation écologique), mais pas trop, de manière à toujours autoriser l'hybridation et donc la colonisation. L'éternel débat sur la spéciation au sein des Chênes n'est pas prêt de toucher à sa fin, si on se limite au concept traditionnel (morphologique, biologique ou phylogénétique) de l'espèce. Nos propres conclusions penchent vers un concept dynamique d'équilibre coût/bénéfice entre les deux fonctions de spécialisation et de colonisation. Dans la mesure où un tel équilibre a été trouvé au sein du complexe formé par le Chêne sessile et le Chêne pédonculé, une évolution vers une séparation génétique plus importante ne doit pas nécessairement s'ensuivre, comme le prédiraient certains modèles de spéciation. Si on extrapole le schéma précédent à l'ensemble des espèces appartenant au complexe des Chênes blancs européens (outre les Chênes sessile et pédonculé, les Chênes pubescents, tauzins, frainetto, faginé, etc.), l'opportunisme évolutif qu'offre l'association spécialisation-hybridation se trouve conforté. D'une part, le partage des rôles apparaît de manière beaucoup plus affirmée : en France, par exemple, le Chêne tauzin occupe surtout les milieux acides alors que le Chêne pubescent colonise au contraire les milieux plus calcaires. D'autre part, les données génétiques, ainsi que les croisements contrôlés, indiquent que les différentes espèces s'hybrident facilement entre elles. Cet opportunisme va sans doute être sollicité dans les décennies futures à l'occasion des changements climatiques, en offrant de réelles chances aux espèces les plus méridionales (Chêne pubescent ou tauzin, par exemple) de se propager rapidement vers le nord en s'hybridant avec des espèces tempérées (Chêne pédonculé notamment).

CONCLUSIONS

Que nous apprend ce survol historique sur les espèces majeures de Chênes des forêts françaises et européennes ? Il nous a permis tout d'abord de reconstituer les principales étapes de colonisation de l'Europe par les Chênes en révélant certains des mécanismes particuliers mis en jeu. Pour résumer, on pourrait évoquer cinq phases principales depuis le réchauffement climatique il y a 18 000 ans.

- À la fin de l'ère glaciaire, les peuplements de Chênes sessiles et pédonculés sont éclatés en trois zones refuges, isolées (totalement entre Péninsule Ibérique et les deux autres refuges, plus partiellement entre l'Italie et les Balkans). La période d'isolement de plus de 100 000 ans s'est sans doute soldée par une différenciation génétique élevée entre les trois refuges pour l'ensemble des caractères (gènes "neutres", ADN chloroplastique, caractères adaptatifs). La présence ou non des deux Chênes principaux dans les trois refuges n'est pas connue avec certitude.
- À mesure que le climat se radoucit, les Chênes migrent à partir des trois refuges, d'abord vers le nord puis dans des directions différentes selon leur origine. Cette progression s'est faite de

manière extrêmement rapide grâce notamment à des événements de dispersion rares mais à longue distance (“sauts de puces”). En générant des événements de fondation, la colonisation par “sauts de puces” a accentué la différenciation génétique entre forêts.

- Alors que les nouveaux peuplements se mettent progressivement en place, les échanges polliniques deviennent de plus en plus intenses et permettent notamment des communications génétiques entre forêts issues de refuges différents. Ces flux de gènes gommant progressivement la différenciation génétique pour tous les caractères adaptatifs ou les marqueurs nucléaires “neutres”. Par contre, les chloroplastes n’étant transmis que par les graines, les flux polliniques n’ont aucun impact sur la structure géographique des variants d’ADN chloroplastique. Cette structure reste en place et demeurera inchangée.
- Les peuplements installés sont soumis à des pressions environnementales locales, créant rapidement une différenciation génétique pour les caractères adaptatifs. L’organisation géographique de la diversité des gènes “neutres” n’est pas affectée par ces pressions sélectives ; elle tend progressivement vers une homogénéité de plus en plus élevée en réponse aux flux de pollen qui s’accroissent à mesure que l’espace se remplit.
- Ces quatre phases s’appliquent principalement au Chêne pédonculé. Le Chêne sessile est sans doute soumis aux mêmes processus, mais sa progression est très largement favorisée par l’hybridation avec le Chêne pédonculé. Le caractère systématique de l’hybridation lui permet d’occuper les mêmes forêts que le Chêne pédonculé et aboutit à une organisation géographique de la diversité (gènes “neutres” et caractères adaptatifs) identique à celle du Chêne pédonculé.

Ce survol historique nous a également révélé que les Chênes sont dotés de formidables mécanismes de dispersion (migration par “sauts de puces”, puissants flux de pollen, hybridation interspécifique) leur permettant de coloniser à la moindre opportunité des espaces nouveaux. Sans doute, ces mécanismes sont-ils le résultat des pressions de sélection générées par les successions d’alternance migration-extinction consécutives aux changements climatiques du Quaternaire. Ils bénéficient d’un partage des rôles tout à fait original entre espèces pour les fonctions de migration et d’occupation du milieu. Cette association hybridation-spécialisation accentue encore leur opportuniste en matière de colonisation d’espaces nouveaux.

Que peut-on en conclure pour l’avenir ? On peut prévoir que les mécanismes qui viennent d’être décrits soient particulièrement actifs sous l’effet des changements climatiques. On pourrait s’attendre notamment à ce que les Chênes méditerranéens colonisent très rapidement les zones plus septentrionales en s’hybridant avec les Chênes tempérés. En ce sens, l’histoire des derniers millénaires nous aiderait sans doute à mieux anticiper la redistribution géographique des espèces. Une inconnue toutefois provient du temps de réponse de ces arbres relativement à la vitesse des changements climatiques prédits. Les changements dont il est question seront-ils progressifs ou plus brutaux, associés à des dépérissements massifs ? Quelles seront les conséquences des modifications des paysages (fragmentation, gestion des forêts) sur cette dynamique ? Qu’advient-il des zones les plus méridionales où la diversité génétique des espèces est souvent très forte ? De nouvelles études associant plusieurs disciplines seront nécessaires pour donner des réponses à ces dernières questions dont la pertinence se confirme chaque année.

Antoine KREMER – Rémy-J. PETIT – Alexis DUCOUSSO
 Unité de Recherches forestières
 INRA
 69, route d’Arcachon
 F-33612 CESTAS CEDEX
 (Antoine.Kremer@pierroton.inra.fr)
 (Remy.Petit@pierroton.inra.fr)
 (Alexis.Ducouso@pierroton.inra.fr)

Remerciements

Nous remercions tous les étudiants en thèse et chercheurs contractuels qui ont contribué par leur recherches à cette synthèse (Roberto Bacilieri, Teresa Barreneche, Catherine Bodénès, Brigitte Demesure, Sylvie Dumolin-Lapègue, Valérie Le Corre, Stéphanie Mariette, Fabienne Moreau, Céline Latouche, Caroline Saintagne, Réjane Streiff, Anne Zanetto), les techniciens permanents et contractuels du laboratoire (M.-E. Bertocchi, J.-M. Louvet, M.-H. Pemonge, G. Roussel) qui ont participé aux analyses et à la mise en place des essais de provenance. Nos remerciements vont également à l'Office national des Forêts, qui gère les essais de provenances des Chênes et nous a constamment soutenu dans nos activités, et à l'Union européenne pour avoir financé ces recherches au cours de quatre projets consécutifs. Enfin, nous exprimons notre gratitude à tous les partenaires d'autres pays européens qui ont contribué à ce travail et à nos collègues de l'Université d'Aix-Marseille (J.-L. de Beaulieu, R. Cheddadi et S. Brewer) pour l'analyse des pollens fossiles de Chêne.

BIBLIOGRAPHIE

- ARSUAGA (J.-L.). — Le Collier de Néandertal. — Paris : Éditions Odile Jacob, 2001. — 340 p.
- AXELROD (D.I.). — Biogeography of oaks in the arcto-tertiary province. — *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 70, 1983, pp. 629-657.
- BACILIERI (R.), DUCOUSSO (A.), PETIT (R.), KREMER (A.). — Mating system and directional gene flow in a mixed oak stand. — *Evolution*, vol. 50, 1996, pp. 900-908.
- BODÉNÈS (C.), LABBÉ (T.), PRADÈRE (S.), KREMER (A.). — General vs local differentiation between two closely related white oak species. — *Molecular Ecology*, vol. 6, 1997, pp. 713-724.
- BREWER (S.), CHEDDADI (R.), BEAULIEU (J.-L. de), REILLE (M.) and Data contributors. — The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. — *Forest Ecology and Management*, vol. 156, n° 1-3, 2002, pp. 27-48.
- CAMUS (A.). — Les Chênes. Monographie du genre *Quercus*. — Paris : Éditions Paul le Chevallier, 1934-1954. — 3 volumes : 1314 p.
- DUCOUSSO (A.), GUYON (J.-P.), KREMER (A.). — Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.]. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 53, 1996, pp. 775-782.
- DUMOLIN (S.), DEMESURE (B.), PETIT (R.J.). — Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method. — *Theoretical and Applied Genetics*, vol. 91, 1995, pp. 1253-1256.
- DUMOLIN-LAPÈGUE (S.), DEMESURE (B.), FINESCHI (S.), LE CORRE (V.), PETIT (R.J.). — Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. — *Genetics*, vol. 146, 1997, pp. 1475-1487.
- KLEINSCHMIT (J.), KLEINSCHMIT (J.G.R.). — *Quercus robur-Quercus petraea* : a critical review of the species concept. — *Glas. sum. Pokuse*, vol. 37, 2000, pp. 441-452.
- KREMER (A.), KLEINSCHMIT (J.), COTTRELL (J.), CUNDALL (E.P.), DEANS (J.D.), DUCOUSSO (A.), KÖNIG (A.), LOWE (A.J.), MUNRO (R.C.), PETIT (R.J.), STEPHAN (R.B.). — Is there a correlation between chloroplastic and nuclear divergence, or what are the roles of history and selection on genetic diversity in European oaks ? — *Forest Ecology and Management*, vol. 156, n° 1-3, 2002, pp. 75-87.
- KREMER (A.), PETIT (R.-J.). — Gene diversity in natural populations of oak species. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 50, 1993, pp. 1865-2035.
- KREMER (A.), PETIT (R.), DUCOUSSO (A.). — Range wide variation of molecular diversity and phenotypic variability in European oaks. In : "Proceedings of the Symposium on Forest genetics" held at Trinity College, Dublin. — COFORD (National Council for Forest Research and Development), 1999 (ISBN 1 902696 02 6).

- KREMER (A.), ZANETTO (A.), DUCOUSSO (A.). — Multilocus and multitrait measures of differentiation for gene markers and phenotypic traits. — *Genetics*, vol. 145, 1997, pp. 1229-1241.
- LE CORRE (V.). — Organisation de la diversité génétique et histoire postglaciaire des Chênes blancs européens : approche expérimentale et par simulation. — Pierroton : INRA, 1997. — 114 p. (Thèse de l'Institut national agronomique).
- LE CORRE (V.), MACHON (N.), PETIT (R.J.), KREMER (A.). — Colonization with long-distance seed dispersal and genetic structure of maternally inherited genes in forest trees : a simulation study. — *Genetical Research*, vol. 69, 1997a, pp. 117-125.
- LE CORRE (V.), DUMOLIN-LAPÈGUE (S.), KREMER (A.). — Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oak *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. : the role of history and geography. — *Molecular Ecology*, vol. 6, 1997b, pp. 214-225.
- LE CORRE (V.), ROUSSEL (G.), ZANETTO (A.), KREMER (A.). — Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. III Patterns of variation identified by geostatistical analyses. — *Heredity*, vol. 80, 1998, pp. 464-473.
- MANOS (P.S.), STANFORD (A.M.). — The historical biogeography of *Fagaceae* : tracking the tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. — *Int. J. Plant Sci.*, vol. 162, n° 6 suppl., 2001, pp. S77-S93.
- MARIETTE (S.), COTTRELL (J.), CSAIKL (U.), GOICOECHEA (P.), KÖNIG (A.), LOWE (A.), VAN DAM (B.), BARRENECHE (T.), BODÉNÈS (C.), STREIFF (R.), BURG (K.), GROPE (K.), MUNRO (R.C.), TABBENER (H.), KREMER (A.). — Comparison of levels of genetic diversity detected with AFLP and microsatellite markers within and among mixed *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. robur* stands. — *Silvae genetica*, 2002 (sous presse).
- PETIT (R.-J.), CSAIKL (U.M.), BORDÁCS (S.), BURG (K.), COART (E.), COTTRELL (J.), VAN DAM (B.C.), DEANS (J.D.), DUMOLIN-LAPÈGUE (S.), FINESCHI (S.), FINKELDEY (R.), GILLIES (A.), GLAZ (I.), GOICOECHEA (P.G.), JENSEN (J.S.), KÖNIG (A.), LOWE (A.J.), MADSEN (S.F.), MÁTYÁS (G.), MUNRO (R.C.), PEMONGE (M.-H.), POPESCU (F.), SLADE (D.), TABBENER (H.), TAURCHINI (D.), DE VRIES (S.M.G.), ZIEGENHAGEN (B.), KREMER (A.). — Chloroplast DNA variation in European white oaks : phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2,600 populations. — *Forest Ecology and Management*, vol. 156, n° 1-3, 2002a, pp. 5-26.
- PETIT (R.-J.), BREWER (S.), BORDÁCS (S.), BURG (K.), CHEDDADI (R.), COART (E.), COTTRELL (J.), CSAIKL (U.M.), VAN DAM (B.C.), DEANS (J.D.), FINESCHI (S.), FINKELDEY (R.), GLAZ (I.), GOICOECHEA (P.G.), JENSEN (J.S.), KÖNIG (A.O.), LOWE (A.J.), MADSEN (S.F.), MÁTYÁS (G.), MUNRO (R.C.), POPESCU (F.), SLADE (D.), TABBENER (H.), DE VRIES (S.M.G.), ZIEGENHAGEN (B.), BEAULIEU (J.-L. de), KREMER (A.). — Identification of refugia and postglacial colonization routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. — *Forest Ecology and Management*, vol. 156, n° 1-3, 2002b, pp. 49-74.
- PETIT (R.-J.), PINEAU (E.), DEMESURE (B.), BACILIERI (R.), DUCOUSSO (A.), KREMER (A.). — Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 94, 1997, pp. 9996-10001.
- STEPHAN (B.R.), VENNE (H.), LIEPE (K.). — Intraspecific variation of *Quercus petraea* in relation to budburst and growth cessation. In : "Inter- and intra-specific variation in European oaks : Evolutionary implications and practical consequences" / A. Kremer and H. Muhs Eds, pp. 165-184. — Brussels : European Union, 1996.
- STREIFF (R.), DUCOUSSO (A.), LEXER (Ch.), STEINKELLNER (H.), GLÖSSL (J.), KREMER (A.). — Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. — *Molecular Ecology*, vol. 8, 1999, pp. 31-841.
- STREIFF (R.), LABBÉ (T.), BACILIERI (R.), STEINKELLNER (H.), GLOESSL (J.), KREMER (A.). — Within-population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. assessed with isozymes and microsatellites. — *Molecular Ecology*, vol. 7, 1998, pp. 317-328.
- ZANETTO (A.), KREMER (A.). — Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. I. Monoculus patterns of variation. — *Heredity*, vol. 75, 1995, pp. 506-517.
- ZANETTO (A.), ROUSSEL (G.), KREMER (A.). — Geographic variation of interspecific differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. — *Forest Genetics*, vol. 1, n° 2, 1994, pp. 111-123.

BIOLOGIE ÉVOLUTIVE ET DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DES CHÊNES SESSILE ET PÉDONCULÉ (Résumé)

Cet article est une synthèse des travaux réalisés sur l'analyse de la diversité génétique des Chênes sessile et pédonculé à l'échelle de l'aire de distribution des espèces prenant en compte la diversité moléculaire et phénotypique. La confrontation de données génétiques et historiques (pollens fossiles) a permis de reconstituer les principaux mécanismes qui ont façonné cette diversité et notamment ceux qui ont accompagné la colonisation post-glaciaire. Confinés dans trois zones refuges au cours du dernier âge glaciaire, les Chênes ont très rapidement, en moins de 8 000 ans, colonisé l'Europe grâce notamment à des dispersions rares mais à longue distance. La distribution géographique du polymorphisme de l'ADN chloroplastique témoigne encore de cette migration. Après la recolonisation, les flux de pollen ont homogénéisé au plan génétique les massifs forestiers et la sélection naturelle a, depuis, généré des différences pour les caractères adaptatifs. L'hybridation a joué un rôle très important au cours de cette histoire, en permettant notamment au Chêne sessile de migrer et de coloniser des espaces nouveaux par introgression dans les peuplements de Chêne pédonculé déjà établis.

DEVELOPMENTAL BIOLOGY AND GENETIC DIVERSITY OF SESSILE AND PEDUNCULATE OAK (Abstract)

The manuscript is a synthesis of ten years of research on the distribution of genetic diversity of European oaks (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) including molecular and phenotypic diversity. By comparing the genetic and historical data (fossil pollen), the main mechanisms that shaped diversity and especially the dynamics of postglacial colonisation were identified. Oaks were restricted in three refuge areas during the last glacial period and recolonised in less than 8000 years the whole European continent. The rapid colonisation was mostly due to rare but long distance dispersion events as witnessed by the extant geographic distribution of chloroplast DNA polymorphism. After colonisation, pollen flow among forests contributed to erase the genetic differentiation among stands. Finally natural selection pressures induced new genetic differences among provenances. Interspecific hybridisation was also an important dispersion mechanism enabling *Quercus petraea* to colonise new sites by introgression into *Quercus robur* stands.
