

Évolution passée et contemporaine des chênes

Antoine Kremer, Christophe Plomion, Thibault Leroy, Hermine Alexandre, Laura Truffaut, Sylvain Delzon, Alexis Ducousso, Brigitte Musch, Jose Manuel Torres Ruiz, Stefanie Wagner

▶ **To cite this version:**

Antoine Kremer, Christophe Plomion, Thibault Leroy, Hermine Alexandre, Laura Truffaut, et al.. Évolution passée et contemporaine des chênes. Revue forestière française, 2020, 72 (4), pp.297-318. 10.20870/revforfr.2020.5331 . hal-03206333

HAL Id: hal-03206333

https://agroparistech.hal.science/hal-03206333

Submitted on 23 Apr 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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Évolution passée et contemporaine des chênes

Antoine Kremer[a] – **Christophe Plomion**[a] – **Thibault Leroy**[a, c] – **Hermine Alexandre**[a] – **Laura Truffaut**[a] – **Sylvain Delzon**[b] – **Alexis Ducousso**[a] – **Brigitte Musch**[d] – **José Manuel Torres-Ruiz**[b, e] – **Stefanie Wagner**[f, g]

Les recherches en génétique et en biologie évolutive des espèces se sont considérablement enrichies des connaissances acquises sur la structure, la diversité et le fonctionnement des génomes actuels mais aussi anciens (fossiles) grâce aux progrès réalisés dans les méthodes de génotypage et de séquençage du génome. Ces acquis sont particulièrement illustrés dans les publications récurrentes sur l'histoire démographique et évolutive des primates et en particulier de notre propre espèce. Mais les progrès en biologie moléculaire ont rapidement essaimé vers les autres organismes animaux ou végétaux, et les arbres forestiers ont bénéficié de ces avancées. La publication de la première séquence du génome de l'homme remonte à 2001, celle du premier arbre forestier (Peuplier) à 2006, et celle du Chêne à 2018. En 2002, nous faisions une première synthèse, dans la *Revue forestière française*, sur l'évolution récente des chênes basée sur des connaissances acquises à partir d'une analyse très partielle du génome limitée à quelques marqueurs génétiques des génomes nucléaire et chloroplastique (Kremer *et al.*, 2002). Conjuguée aux données palynologiques, cette analyse a permis de reconstituer l'histoire des migrations des chênes en Europe depuis les dernières glaciations et leurs dynamiques démographiques actuelles sous l'effet des flux de gènes et de l'hybridation. L'objectif de la présente revue est de faire un nouveau point prenant en compte les travaux menés ces dernières années et de mettre en lumière les principaux résultats acquis non seulement sur l'histoire évolutive des chênes mais aussi sur les conséquences génétiques et écologiques attendues en sylviculture et gestion des peuplements. Au préalable, il convient de rappeler les principaux acquis et progrès techniques qui ont permis d'aboutir aux résultats actuels. Ces progrès peuvent être résumés en quatre points :

— l'obtention de la séquence d'un génome de référence du Chêne pédonculé (Plomion *et al.*, 2016 ; Plomion *et al.*, 2018). Sachant la très grande proximité génétique du Chêne pédonculé avec d'autres chênes blancs, cette séquence a valeur de référence pour un spectre plus large d'espèces du genre *Quercus*. Cette séquence a rapidement permis d'analyser la diversité génétique de populations de Chêne pédonculé, sessile, pubescent et tauzin (Leroy *et al.*, 2020a et 2020b) sur la base de l'ensemble de leur génome ;

— l'accès à de l'ADN ancien, extrait à partir de restes macrofossiles ou archéologiques (bois) (Wagner *et al.*, 2018). Même si les résultats sont aujourd'hui encore limités à l'ADN chloroplastique, la reconstitution du génome nucléaire en cours permettra d'explorer de manière diachronique les changements évolutifs qui ont accompagné l'histoire récente des chênes ;

a INRAE, Université de Bordeaux, UMR BIOGECO, 33610 Cestas, France
b INRAE, Université de Bordeaux, UMR BIOGECO, 33610 Pessac, France
c University of Vienna, Department of Botany and Biodiversity Research, Vienne 1030, Autriche
d Office national des forêts, INRAE, BIOFORA, 45160 Ardon, France
e INRAE, Université de Clermont-Auvergne, UMR PIAF, 63000 Clermont-Ferrand, France
f INRAE, CNRGV, 31326 Castanet Tolosan, France
g Université Paul Sabatier, CNRS, UMR AMIS, 31000 Toulouse, France

CC BY NC ND

— la réalisation d'une phylogénie (arbre de parenté des espèces) basée sur des données de polymorphisme génétique provenant de l'ensemble du génome (Hipp *et al.*, 2020c). Les phylogénies antérieures étaient construites sur des séquences d'un faible nombre de gènes, limitant la reconstitution de l'origine des différentes espèces (Hubert *et al.*, 2014). Utilisant des techniques différentes du séquençage mais appliquées à l'ensemble du génome, les chercheurs du Morton Arboretum ont obtenu un arbre phylogénétique très résolutif. Cette phylogénie permet d'explorer l'histoire évolutive ancienne des chênes et de comprendre l'origine des génomes actuels de ces espèces ;

— l'amélioration des techniques dites de génotypage par séquençage permettant d'inventorier la variation génétique à de nombreuses positions du génome et sur un grand nombre d'échantillons (Lesur *et al.*, 2018). Cette approche, appliquée à l'échelle de populations, a permis de reconstituer les relations de parenté entre arbres à l'intérieur des forêts sans connaissance *a priori* de leur généalogie. De ce fait, elle a ouvert la perspective d'étudier l'hérédité des caractères directement en forêt, sans réalisation de croisements contrôlés. Elle permet d'étudier l'hérédité des caractères directement en forêt, sans réalisation de croisements contrôlés.

En résumé, ces acquis ont facilité des approches plus globales et génériques au niveau génomique, taxinomique et écologique, réduisant de manière significative les incertitudes antérieures dues à des échantillonnages partiels de gènes, d'espèces ou de populations. Plusieurs publications de synthèse se sont fait récemment l'écho des résultats obtenus (Hipp *et al.*, 2020a et 2020b ; Kremer et Hipp, 2020) et un numéro spécial d'une revue internationale y a été consacré (Plomion et Martin, 2020). Nous essaierons d'en dégager ici les connaissances nouvelles en nous concentrant sur les chênes blancs présents en France (*Quercus petraea, Q. robur, Q. pubescens*, et *Q. pyrenaica*) et en les présentant suivant une trame temporelle depuis l'histoire ancienne de la diversification des chênes (échelle dite macroévolutive), l'histoire plus récente à l'intérieur d'une espèce (échelle dite microévolutive) jusqu'à l'époque contemporaine. Nous reviendrons au préalable sur deux acquis majeurs obtenus au cours de la dernière décennie, qui ont non seulement facilité nos propres recherches en génétique et en évolution des chênes, mais qui constituent aujourd'hui de véritables références internationales pour l'étude de ces espèces.

DE NOUVEAUX ACQUIS SCIENTIFIQUES POUR LE GENRE *QUERCUS*

L'obtention d'un génome de référence

Au-delà des connaissances nouvelles sur la structure, l'organisation et l'évolution du génome des chênes (tableau I, p. 299), l'accès à la séquence entière du génome a généré des informations qui ont des implications plus immédiates dans la biologie et l'écologie de ces espèces, et que nous résumons brièvement ici (Plomion *et al.*, 2016 ; Plomion *et al.*, 2018).

Le séquençage du génome de *Q. robur* a permis de confirmer la très grande diversité génétique présente au sein du chêne, en comparaison des autres arbres, ou même plus largement d'autres plantes. Le séquençage a porté sur un arbre présent sur le domaine de l'Hermitage d'INRAE à Pierroton, qui a permis par ailleurs de vérifier qu'il s'agissait bien d'un chêne pédonculé. Les inventaires précédents étaient basés sur des marqueurs moléculaires couvrant une fraction extrêmement réduite du génome. L'accès au génome entier a non seulement confirmé les résultats précédents mais a aussi fourni un inventaire bien plus exhaustif de la diversité génétique. Cette couche supplémentaire d'information sur la nature et sur les origines possibles de cette diversité génétique, jusqu'à présent inexplorée, n'a pu être décrite que par l'avancée méthodologique apportée par le séquençage. Sur les 716 millions de nucléotides que comprend le génome du Chêne (tableau I, p. 299), plus de 37 millions de variants génétiques simples (polymorphismes) ont été décrits au sein d'une population de 400 arbres, soit un site tous les 20 nucléotides en moyenne, ce qui est considérable quand ces données sont comparées à d'autres espèces (Leroy *et al.*, 2020a ;

Tableau I

Taille des chromosomes du Chêne pédonculé et nombre de gènes par chromosome
(Plomion, 2018)

Le Chêne pédonculé est diploïde. Il comporte 12 paires de chromosomes. La séquence du génome de référence du Chêne est un puzzle composé de 1 409 séquences d'ADN (représentant au total 814 282 569 nucléotides : A, T, C, G) dont 871 (représentant 716 645 885 nucléotides, soit 88 % de la taille du génome) ont pu être assemblées et orientées sur ses chromosomes grâce à la disponibilité d'une carte génétique (*cf.* 2e et 3e colonnes). Nous avons prédit et annoté 25 808 gènes (en moyenne 1 gène tous les 30 000 nucléotides) dont 23 239 (90 %) sont positionnés sur les 12 chromosomes (*cf.* leur distribution en 4e colonne).

Chromosome	Taille (nombre de nucléotides)	Nombre de séquences d'ADN	Nombre de gènes prédits
1	55 062 441	66	1 773
2	115 627 195	126	3 752
3	57 468 683	64	1 775
4	44 972 206	50	1 259
5	70 620 882	83	2 088
6	57 345 617	71	1 941
7	51 654 611	72	1 757
8	71 335 938	101	2 361
9	50 215 317	61	1 890
10	50 362 718	63	1 532
11	52 124 961	61	1 604
12	39 855 316	53	1 507
Total	716 645 885	871	23 239

Plomion *et al.*, 2018). Cette grande diversité génétique est une empreinte de multiples facteurs de l'histoire des chênes : origine des espèces, dynamiques migratoires, évolution démographique, échanges génétiques avec d'autres espèces, sélection naturelle, etc., qui représentent autant d'axes de recherche actuels et futurs, comme nous le verrons par la suite. Cette forte diversité contribue certes à un fort potentiel adaptatif du chêne au changement perpétuel de son environnement, ce qui est évidemment favorable à la persistance des chênes. Mais cette diversité conduit aussi à maintenir une fraction importante de variants génétiques légèrement défavorables dans son génome. À ce jour, aucune autre espèce végétale dont le génome est séquencé ne présente une fraction aussi importante de mutations défavorables (Chen *et al.*, 2017 ; Plomion *et al.*, 2018). Deux hypothèses sont généralement émises pour expliquer pourquoi de tels allèles ne sont pas rapidement éliminés par sélection naturelle. La première attribue le maintien à des mécanismes démographiques tels que l'expansion populationnelle associée à la colonisation postglaciaire qui a tendance à maintenir un excès d'allèles rares (dont certains peuvent être délétères) sur le front de migration, et le maintien de grandes tailles de populations dans les forêts. La deuxième hypothèse invoque les caractéristiques biologiques particulières (traits d'histoire de vie) des chênes telles que

la longévité, ou la fécondité élevée, qui permet de maintenir les populations en dépit d'une perte importante d'individus au stade juvénile.

Le séquençage du génome a également permis de mettre en évidence une source possible de ce polymorphisme. Chez les animaux, il est bien décrit que seules les mutations sur les lignées germinales (produisant les gamètes) peuvent être transmises à la génération suivante. Alors que les mutations accumulées dans les autres tissus cellulaires, appelées mutations somatiques, ne sont pas transmises. Contrairement aux animaux, il est généralement admis que les plantes n'ont pas des lignées cellulaires séparées. La conséquence est qu'une mutation se produisant dans les cellules du méristème apical va pouvoir être observée au sein des tissus végétatifs, mais aussi reproductifs, et donc potentiellement être transmise à la génération suivante. Chez le chêne, nous avons effectivement confirmé que des mutations accumulées au cours de la croissance du tronc et des branches peuvent effectivement être héritables. Il est donc probable que ces mutations contribuent à la forte diversité génétique des arbres, ce qui pourrait être particulièrement important pour des arbres à longue durée de vie comme les chênes. Il n'est pas exclu que ce moteur de diversité contribue également à la fraction des allèles défavorables évoquée précédemment. En résumé, il apparaît que la diversité génétique élevée est une propriété du genre *Quercus*, en réponse à une combinaison de facteurs intrinsèques (mutations somatiques), de processus historiques (démographie et colonisations) et de caractéristiques biologiques de l'espèce (grande longévité, fécondité élevée).

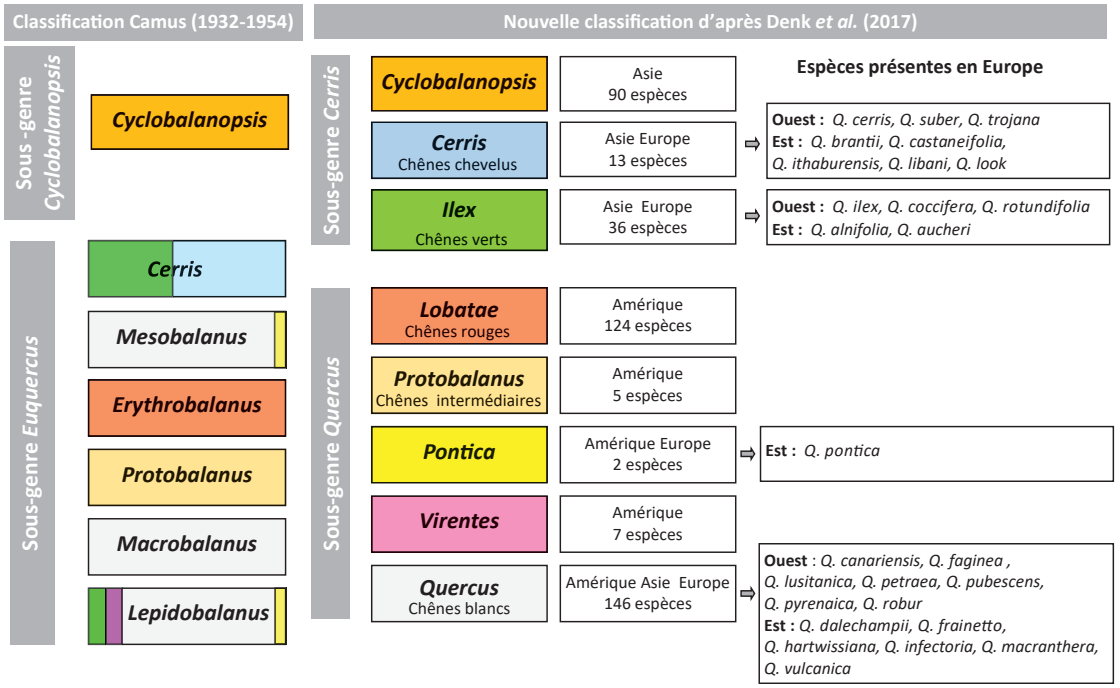
Enfin l'analyse de la composition en gènes du génome a révélé une expansion du répertoire de gènes impliqués dans les interactions biotiques, et en particulier les réactions de défense vis-à-vis des agents pathogènes, sous forme de duplication de ces gènes. Cette diversification rapide de certaines familles de gènes a également été relevée chez d'autres espèces ligneuses longévives comme les Eucalyptus, et suggère que la diversité des gènes associés aux mécanismes de résistance des plantes aux pathogènes est un facteur déterminant pour expliquer le caractère pérenne. Ces travaux offrent des perspectives de recherches nouvelles dans les interactions des chênes avec tout le cortège d'espèces qu'ils hébergent.

Stabilisation de la taxinomie du genre *Quercus*

L'exploration du génome et de sa diversité génétique au sein du genre *Quercus* a également contribué à l'édition d'une nouvelle taxinomie du genre, qui était restée de manière récurrente une pierre d'achoppement des botanistes (Denk *et al.*, 2017). Les classifications antérieures étaient basées principalement sur des caractères morphologiques, dont on a pu montrer que certains d'entre eux manifestaient une évolution convergente (c'est-à-dire des espèces présentant des morphologies similaires, bien qu'acquis indépendamment) dans différentes sections botaniques du genre et aboutissant à une grande confusion taxinomique (Denk *et al.*, 2017). La nouvelle classification se fonde sur de nouvelles données morphologiques relatives notamment aux grains de pollen, mais inclut surtout les données génomiques et prend en compte les connaissances les plus récentes sur l'histoire évolutive du genre (Denk *et al.*, 2017). L'apport de la génomique a été essentiel, grâce notamment à une prospection bien plus exhaustive du génome et un échantillonnage considérable du genre (plus de 250 espèces prises en compte à ce jour pour la reconstruction de l'arbre de parenté, parmi les 435 que comprend le genre) (Hipp *et al.*, 2020c). Sans faire appel à toutes les classifications antérieures, nous résumons ici les principaux changements par rapport à la classification de Camus (Camus, 1936, 1938, 1952) qui était traditionnellement utilisée en France, et qui était la plus exhaustive au niveau mondial (figure 1, p. 301). Les deux classifications considèrent deux sous-genres, qui ne sont pas les mêmes. La nouvelle classification considère notamment que toutes les espèces issues d'Asie (à l'exception des chênes blancs) appartiennent à un sous-genre différent (sous-genre *Cerris*), alors que Camus limitait ce sous-genre à la section *Cyclobalanopsis*. La nouvelle classification individualise deux nouvelles sections (*Ponticae* et *Virentes*) dans le sous-genre *Quercus* qui se trouvaient dans la section *Lepidobalanus* de Camus. Inversement, trois

Figure 1 **TAXINOMIE ET BIOGÉOGRAPHIE DU GENRE *QUERCUS***

Les analyses phylogénétiques récentes basées sur plus de 250 espèces (parmi les 435 que comporte le genre *Quercus*), conjuguées aux données morphologiques et prenant en compte l'histoire évolutive des espèces, ont conduit à redéfinir la classification taxinomique en 8 sections différentes réparties en deux sous-genres (sous-genre *Cerris*, essentiellement eurasiatique et sous-genre *Quercus* présent en Amérique du Nord et en Eurasie) (Denk *et al.*, 2017). Les espèces européennes qui étaient réparties en trois sections dans la classification de Camus (*Lepidobalanus, Mesobalanus* et *Cerris*) se trouvent désormais en quatre sections (*Cerris*, *Ilex*, *Pontica* et *Quercus*). Sur ce schéma, la correspondance entre les différentes sections des deux classifications est indiquée par les couleurs (les couleurs de référence étant celles de la nouvelle classification). Les espèces européennes (incluant Caucase et Proche Orient) sont mentionnées dans les encadrés relatifs à chaque section en les classant selon leur répartition géographique à l'Ouest ou à l'Est du continent, et en s'inspirant des espèces citées dans Le Hardy de Beaulieu et Lamant (2006a et 2006b). *Q. calliprinos* et *Q. crenata*, qui ne sont pas cités individuellement par ces deux auteurs, apparaissent respectivement dans le même clade que *Q. coccifera* et *Q. suber*, à qui ces deux taxons sont généralement rattachés.



sections (*Lepidobalanus*, *Macrobalanus*, *Mesobalanus*) individualisées dans la classification de Camus se trouvent réunies en une seule nouvelle section dans la nouvelle classification (section *Quercus*). On retiendra de cette classification, que les chênes français appartiennent en grande partie à la section *Quercus* (chênes blancs, *Quercus petraea, Q. robur, Q. pubescens* et *Q. pyrenaica*), à la section *Cerris* (chênes chevelus, *Q. suber*, *Q. cerris*) et à la section *Ilex* (chênes verts, *Q. ilex*, *Q. rotundifolia*, *Q. coccifera*). Les travaux actuels portent désormais sur la classification à l'intérieur des sections et notamment les deux sections les plus riches en espèces [section *Quercus* ou chênes blancs (146 espèces) et section *Lobatae* ou chênes rouges (124 espèces)]. À l'intérieur de la section *Quercus,* se distingue dès à présent le groupe des chênes blancs eurasiatiques (groupe des roburoids) auquel se rattache les quatre espèces françaises qui nous intéressent dans la présente revue (Hipp *et al.*, 2020c).

MACROÉVOLUTION

Migrations transcontinentales

Pour la première fois, la diversification des chênes blancs européens actuels (groupe roburoids de la section *Quercus*) a pu être reconstituée grâce à un arbre phylogénétique daté de l'ensemble du genre *Quercus* basée à la fois sur les données moléculaires et les connaissances les plus récentes en paléontologie (Cannon *et al.*, 2018 ; Hipp *et al.*, 2020a et 2020b). Le groupe roburoid est vraisemblablement issu d'un ancêtre des chênes blancs américains ayant migré depuis l'Amérique du Nord au début du Miocène *via* le pont Nord Atlantique qui reliait la Fennoscandie à l'Amérique du Nord *via* le Groenland (Denk *et al.,* 2010). Deux lignées se seraient différenciées dès lors entre roburoids asiatiques et roburoids européens entre 12 et 18 millions d'années. La lignée européenne connaît elle-même une diversification entre 7 et 12 millions d'années aboutissant aux espèces de chênes blancs que nous connaissons actuellement. Il est intéressant de remarquer que le taux de diversification à l'intérieur du groupe des roburoids est parmi les plus élevés du genre *Quercus*, et notamment en comparaison des autres chênes blancs en Amérique du Nord et des autres sections du genre (Kremer et Hipp, 2020). Malgré cette diversification plus élevée, le nombre d'espèces actuelles en Europe reste remarquablement plus faible qu'en Amérique du Nord ou en Asie (tableau I, p. 299). Il est fort probable que les chênes tout comme les autres genres ligneux ont connu des extinctions au cours des premiers cycles de glaciation qui se sont mis en place à la transition entre le Tertiaire et le Quaternaire il y a 2,6 millions d'années (Eiserhardt *et al.*, 2015 ; Latham et Ricklefs, 1993). Des restes fossiles d'espèces ayant des affinités avec les sections *Lobatae* (chênes rouges) ou *Cyclobalanopsis* et disparues aujourd'hui en Europe suggèrent que de telles extinctions ont sans doute eu lieu (Barron *et al.*, 2017).

Diversification des chênes blancs européens

Si l'on considère les quatre espèces actuelles de chêne blancs présents en France *(Q. petraea, Q. robur, Q. pubescens* et *Q. pyrenaica*), les analyses génétiques suggèrent une première séparation entre l'ancêtre du Chêne pédonculé actuel et l'ancêtre commun des trois autres espèces qui se situe entre 7 et 12 millions d'années (Leroy *et al.*, 2017). Puis une seconde séparation se serait produite entre l'ancêtre du Chêne tauzin et l'ancêtre commun aux Chênes sessile et pubescent. Parmi ces quatre espèces, les Chênes sessiles et pubescents seraient donc les plus proches cousins (figure 2, p. 303). La localisation de cette diversification n'est pas connue sur le continent européen, mais nos analyses et simulations en génétique des populations nous indiquent que ces espèces ont très probablement vécu isolées avant de se retrouver en contact entre elles à la fin du dernier glaciaire et au début de l'interglaciaire actuel (Leroy *et al.*, 2017 ; Leroy *et al.*, 2020b). Traditionnellement, on pensait que ces espèces étaient toujours en train de se séparer et accumulaient graduellement des différences entre elles. En fait, les analyses phylogénétiques et en génétique des populations nous indiquent que ces espèces étaient vraisemblablement plus différentes entre elles il y a 50 000 ans qu'on ne les connaît actuellement. La remise en contact aurait en effet conduit à ré-homogénéiser en partie leurs génomes. Il reste cependant une incertitude sur leur distribution géographique antérieure, avant leur remise en contact. Les données paléontologiques et palynologiques ne permettent pas de répondre à cette question, car les restes fossiles de bois ou de pollen ne permettent pas de distinguer les espèces de chênes blancs européens. Seul l'accès à de l'ADN fossile permettrait de répondre à cette interrogation.

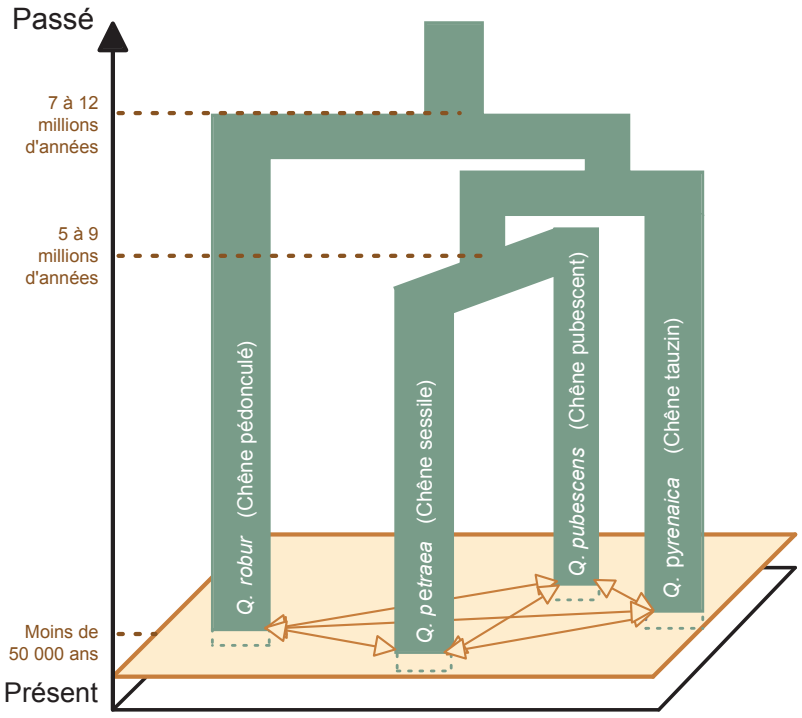
Maintien des espèces en dépit des échanges génétiques

Malgré leurs échanges génétiques récents, ces espèces conservent des caractéristiques propres : elles ont préservé à certains endroits de leurs génomes des différences génétiques, qui caractérisent les espèces. Là encore le séquençage a permis de stabiliser la notion d'espèce, qui était

Figure 2 **REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DE L'ARBRE DE PARENTÉ DES 4 ESPÈCES DE CHÊNES BLANCS PRÉSENTS EN FRANCE**

(d'après Leroy *et al.*, 2017)

Initialement basé sur un échantillon de 3 524 marqueurs génétiques de type SNP (Leroy *et al.*, 2017), cet arbre phylogénétique a été confirmé par une analyse plus exhaustive du génome portant sur plus de 9 millions de SNPs (Leroy *et al.*, 2020b). Cet arbre est daté en s'inspirant de la phylogénie datée réalisée par Hipp *et al.* (2020c) qui situe la séparation à l'intérieur des chênes blancs eurasiatiques à 7 à 12 millions d'années (voir texte), et que nous avons pris comme base de la séparation la plus ancienne entre les quatre chênes blancs français (entre *Q. petraea* - *Q. robur*). La séparation la plus récente est celle de *Q. petraea* et *Q. pubescens* (5 à 9 millions d'années). Ces quatre espèces ont connu une évolution séparée avant une remise en contact (schématisée par des flèches entre espèces à la base du schéma) à la fin du dernier âge glaciaire et au début de l'interglaciaire actuel, les contacts étant cependant plus anciens pour le couple *Q. petraea* - *Q. pubescens* que pour le couple *Q. petraea* et *Q. pyrenaica*.



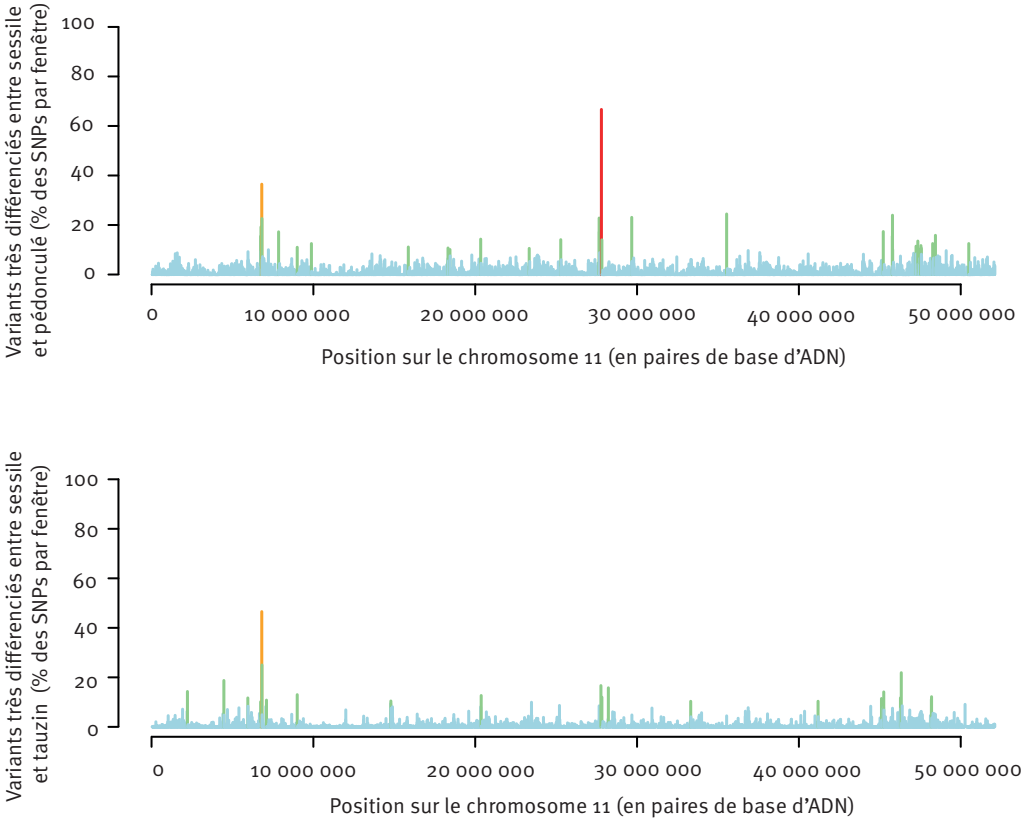
régulièrement remise en cause au sein du groupe des roburoids. Si la majorité du génome a été remodelée par les échanges génétiques entre les différentes espèces, à la suite de leur remise en contact, les analyses génétiques ont permis de mettre en évidence la persistance d'« îlots », c'est-à-dire des régions génomiques pour lesquelles les espèces présentent des variants génétiques différents. Ces « îlots » sont certes rares mais distribués sur l'ensemble des chromosomes (figure 3, p. 304). Plus de 200 régions ont ainsi été identifiées entre toutes les paires possibles de ces 4 espèces (Leroy *et al.*, 2020b). L'inventaire et l'analyse fonctionnelle des gènes dans ces régions fait aujourd'hui l'objet de travaux de recherche, mais les premières indications évoquent des gènes impliqués dans l'isolement reproductif et dans les résistances à différents stress biotiques et abiotiques (souvent en liaison avec les caractéristiques écophysiologiques actuelles de ces espèces), ainsi que dans la régulation de l'expression de gènes ciblés par certains facteurs de transcription dont la séquence est particulièrement différenciée entre ces espèces (Leroy *et al.*, 2020b).

Figure 3

DISTRIBUTION DE LA DIFFÉRENCIATION GÉNOMIQUE ENTRE DEUX ESPÈCES DE CHÊNE SUR LE CHROMOSOME 11 (entre *Q. petraea* et *Q. robur* sur la figure du haut, entre *Q. petraea* et *Q. pyrenaica* sur la figure du bas)

(d'après Leroy *et al.*, 2020b)

Cette figure est une représentation des différences de fréquences alléliques entre des marqueurs (SNP) manifestées le long du chromosome 11 (axe des abscisses), à titre d'exemple parmi les autres chromosomes. Le chromosome 11 comprend plus de 50 millions de nucléotides (voir tableau I, p. 299). En ordonnée figure la proportion de SNPs (exprimée en %, par unité de longueur) manifestant des différenciations génétiques importantes entre les deux espèces (ici F_{ST} › 0,5). F_{ST} est un indice de différenciation variant entre 0 et 1. Alors que, sur la majorité du chromosome, peu de SNP manifestent de différences entre espèces, plusieurs régions (incluant plusieurs SNPs groupés en cluster) manifestent de très fortes différences. Ce sont ces régions qui caractérisent au plan génomique les espèces, et qui sont désignées par le terme « îlots » dans le texte. On remarquera que certains « îlots » sont communs aux deux couples d'espèces, alors que d'autres sont particuliers à un couple donné. Les couleurs verte, orange et rouge correspondent aux régions du génome où la proportion de variants très différenciés entre les espèces est plus importante, comparativement à la majorité des zones du génome (bleu).



Sur un plan plus pratique, l'existence de ces zones génomiques qui restent marqueurs de l'espèce a permis de développer un outil de diagnostic permettant d'identifier les espèces sans ambiguïté. Cet outil moléculaire permet non seulement de connaître l'espèce, mais permet aussi de mieux caractériser la génétique des individus hybrides. Quand le diagnostic est fait sur un grand nombre de ces « îlots », cela permet en effet d'estimer le degré d'*admixture* de ces hybrides (« *admixture* »

est un anglicisme qui n'a pas d'équivalent en français, et qui désigne la coexistence dans le génome d'un individu d'une espèce donnée d'une fraction de génome héritée d'une ou plusieurs autres espèces). Cet outil est extrêmement efficace. Par exemple, nos premiers résultats suggèrent qu'en règle générale les chênes sessiles et les chênes pubescents ont une proportion faible, mais non négligeable de marqueurs des autres espèces. Cette proportion résiduelle (degré d'admixture) est-elle un simple héritage du passé ou joue-t-elle un rôle dans l'adaptation ? C'est un des axes de recherches actuellement en cours.

MICROÉVOLUTION

Compte tenu du contexte actuel, la capacité des arbres à s'adapter en réponse aux changements climatiques passés est une question fondamentale en génétique et écologie forestière. L'étude de l'évolution des chênes au cours du réchauffement climatique consécutif au dernier âge glaciaire, c'est-à-dire au cours des 15 000 dernières années, est un moyen de mieux comprendre ce potentiel adaptatif. Quelle est l'ampleur des différences génétiques que nous observons aujourd'hui dans le génome entre différentes chênaies, et comment se sont mises en place ces différences ? Comment ces différentes chênaies se sont localement adaptées au cours de ce réchauffement ? Ces interrogations mettent en jeu des hypothèses relatives à l'histoire de la recolonisation très largement traitée dans notre revue antérieure (Kremer *et al.*, 2002). Quelles que soient l'espèce et la population actuelle considérée en Europe tempérée, l'histoire nous enseigne que cette espèce a sans doute été en contact avec d'autres espèces, et qu'elle est vraisemblablement issue d'échanges entre populations issues de refuges différents. Nos interrogations portent donc également sur le rôle qu'ont pu jouer ces échanges (entre espèces et entre populations refuges) dans la différenciation génétique des chênaies actuelles.

Le support expérimental à ces travaux est constitué de deux collections de populations de Chêne sessile échantillonnées le long de deux gradients et qui ont fait l'objet de séquençage intégral de leur génome nucléaire (Leroy *et al.*, 2020a) :

— un gradient altitudinal dans deux vallées pyrénéennes, correspondant à une amplitude thermique de 7 °C ;

— un gradient latitudinal depuis le piedmont pyrénéen jusqu'au nord de l'Allemagne, incluant aussi une population irlandaise, correspondant à une amplitude thermique de 3,5 °C.

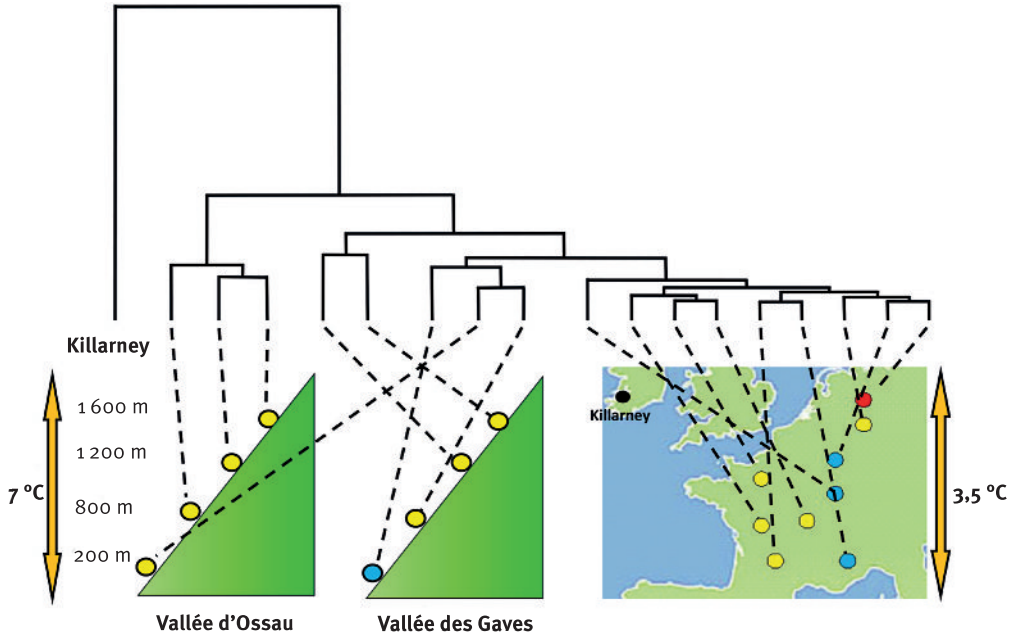
Ces collections ont été complétées par trois populations correspondant aux trois autres espèces de chênes blancs (pédonculé, pubescent et tauzin), ayant également fait l'objet de séquençage.

Différenciation populationnelle façonnée par l'histoire ou la géographie ?

L'analyse du polymorphisme sur les génomes entiers met en évidence une remarquable distribution spatiotemporelle des populations (figure 4, p. 306). Malgré la faible différenciation génétique globale au niveau génomique, les populations actuelles se structurent selon trois patrons : leur âge (depuis leur installation), leur distribution géographique et le gradient environnemental présent sur l'aire de distribution (notamment de température). Ces patrons sont partiellement confondus, ce qui complique l'interprétation des résultats : les populations dont les dates d'installation sont éloignées dans le temps sont souvent aussi les plus éloignées spatialement, et se trouvent aux extrémités du gradient environnemental. Comme le montre la figure 4, les différences génétiques sont plus importantes (branches plus longues) au sein des populations d'une même vallée pyrénéenne qu'entre des populations réparties depuis le sud de la France jusqu'au nord de l'Allemagne. En fait, ces différences génétiques entre populations traduisent l'histoire des migrations postglaciaires qui avaient été mises en évidence par les données palynologiques. Les populations dont l'installation est plus ancienne (celles des Pyrénées) manifestent des différences plus grandes

Figure 4 **DIFFÉRENCIATIONS GÉNÉTIQUES ENTRE PLUSIEURS POPULATIONS DE CHÊNE SESSILE ÉCHANTILLONNÉES LE LONG DE DEUX GRADIENTS ALTITUDINAL ET LATITUDINAL**
(Leroy *et al.*, 2020 a)

La partie supérieure de la figure représente une classification hiérarchique sous forme d'arbre des 18 populations basée sur des distances génétiques (ici covariances génétiques entre populations) obtenues à l'aide de 100 000 marqueurs échantillonnés au hasard dans le génome. Les longueurs de branches de l'arbre sont proportionnelles aux distances. Huit populations ont été échantillonnées dans deux vallées pyrénéennes et les dix autres populations en vallée depuis le Piedmont pyrénéen jusqu'au nord de l'Allemagne. Le gradient de température moyenne annuelle est de 7 °C dans le gradient altitudinal et de 3,5 °C le long du gradient latitudinal. Plusieurs tirages ont été réalisés, et la figure représente la classification la plus consensuelle. Les extrémités des branches correspondent aux populations de Chêne sessile et sont reliées par des tirets à leur lieu d'origine (moitié inférieure de la figure). La couleur des points correspondant à leur lieu d'origine indique la lignée maternelle à laquelle sont rattachées les populations selon leur empreinte génétique chloroplastique (jaune : lignée ibérique ; rouge : lignée italienne ; bleue : lignée balkanique). Les distances génétiques sont la résultante de toutes les forces évolutives qui ont contribué aux différences entre populations depuis leur installation au cours de l'Holocène (voir texte). Mais elles ne sont nullement liées à la lignée maternelle à laquelle appartiennent les populations.

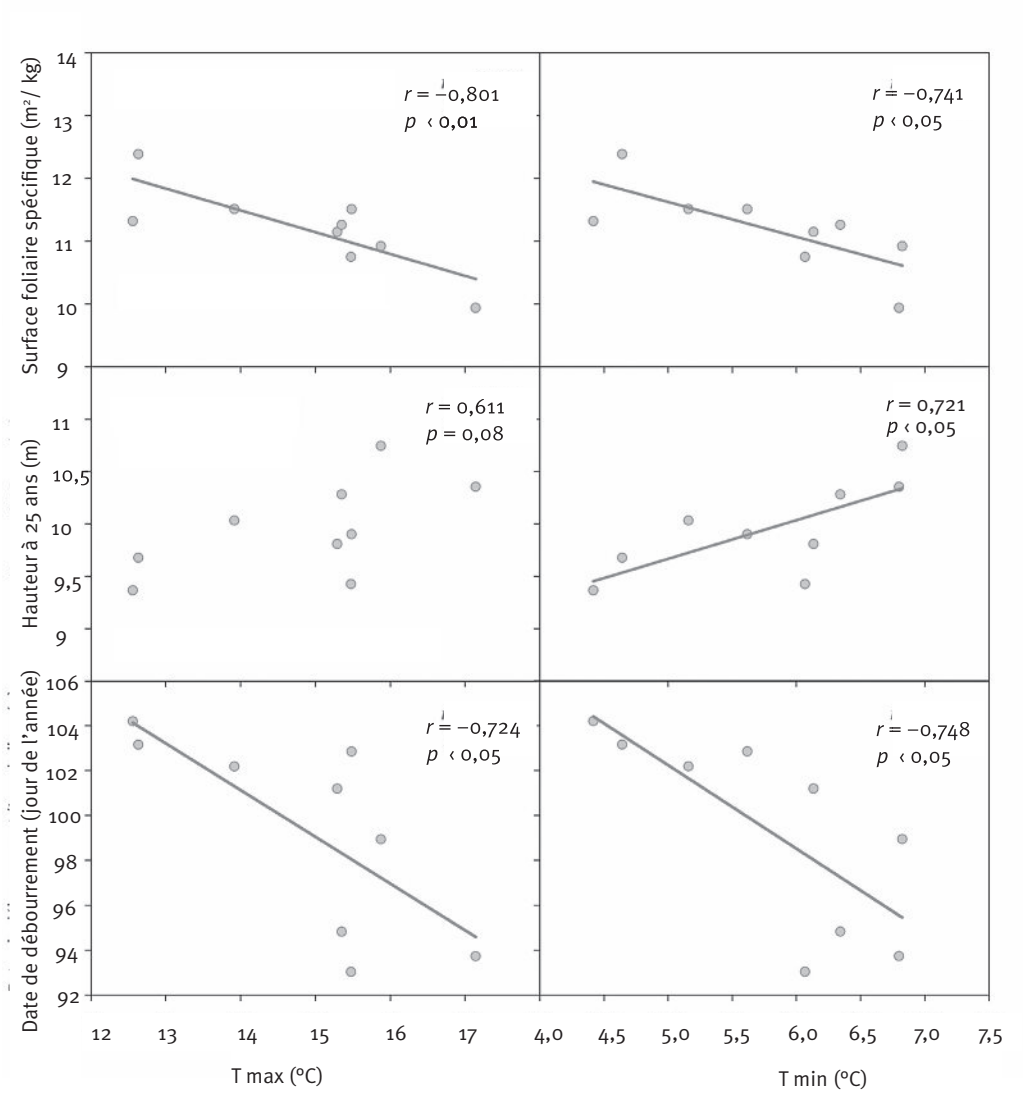


en liaison avec leur séparation plus ancienne, alors que les populations de plaine (France et Nord de l'Allemagne) plus récentes sont moins différenciées. Les différences entre les populations pyrénéennes révèlent un autre facteur d'évolution. Au facteur temporel générant les divergences entre populations, s'ajoutent les effets liés aux mécanismes de colonisation. La migration en altitude dans les Pyrénées s'est sans doute faite par petites populations, entre lesquelles les échanges génétiques sont plus limités, conduisant à amplifier les différences génétiques entre populations. Enfin, on ne peut exclure la sélection naturelle le long du gradient thermique relatif à l'altitude. L'effet combiné de ces facteurs et de la sélection permet d'interpréter les différences génétiques élevées entre populations géographiquement proches dans les Pyrénées.

Figure 5 **VARIATIONS CLINALES DE CARACTÈRES ADAPTATIFS CHEZ LE CHÊNE SESSILE, EN FONCTION DES TEMPÉRATURES MINIMALES ET MAXIMALES DES LIEUX D'ORIGINE DES PROVENANCES**

(Torres-Ruiz *et al.*, 2019)

Cette figure montre les variations de trois caractères, mesurés à l'âge de 25 ans dans un test de provenances, des populations de plaine représentées sur la figure 4 (p. 306). Malgré leur histoire récente (voir figure 4), ces populations ont divergé génétiquement pour leur croissance, leur date de débourrement et leur surface foliaire spécifique sans doute en réponse aux pressions de sélection générées par le gradient thermique présent sur leur aire de distribution. Les caractères plus physiologiques, notamment ceux liés à l'utilisation de l'eau n'ont pas divergé (non illustrés sur la figure mais voir le texte), suggérant que l'adaptation pour des caractères très intégratifs tels que la croissance ou la date de débourrement occasionne des ajustements suffisants et préservant la variation intrapopulation de caractères moins composites.



Quelle est l'empreinte de cette évolution sur les caractères phénotypiques d'intérêt écologique ou économique ? La réponse vient d'un test de provenances où les populations de plaine avaient été implantées il y a une trentaine d'années. Elles ont fait l'objet de multiples observations incluant des caractères de croissance, de phénologie (date de débourrement, et de sénescence des feuilles), de physiologie foliaire [teneur en carbone et azote des feuilles, surface foliaire, surface foliaire spécifique (rapport de la surface foliaire au poids sec des feuilles), densité stomatique] et des caractères en liaison avec le métabolisme de l'eau (discrimination isotopique du carbone 14, vulnérabilité à l'embolisme) (Lobo *et al.*, 2018 ; Torres-Ruiz *et al.*, 2019). Les résultats mettent en évidence des différences significatives pour des caractères très intégratifs (croissance, phénologie et surface foliaire spécifique des feuilles). En outre, ces variations sont parallèles au gradient des conditions climatiques (température ou précipitation) des lieux d'origine des provenances (figure 5, p. 307). De manière surprenante on ne décèle pas de différenciation pour les caractères autres liés à la physiologie et à l'utilisation de l'eau entre des populations issues de régions aussi contrastées que le Sud de la France (forêt de Grésigne ou de Vachères) et le Nord de l'Allemagne (forêt de Göhrde) ou de l'Irlande (forêt de Killarney), malgré le maintien d'une variation génétique intra-populationnelle de ces caractères. Une des hypothèses évoquées pour interpréter ces résultats est que la sélection pour des caractères très intégratifs permettrait une économie d'ajustement pour les autres caractères. Par exemple, une réduction de croissance peut générer des besoins en eau moins importants et donc des pressions de sélection réduites sur le métabolisme hydrique, malgré l'occurrence de sécheresse.

Peut-on déceler les empreintes génomiques des variations des caractères phénotypiques observées en test de provenances ? Pour ce faire nous avons recherché statistiquement les corrélations qui pouvaient exister entre les variations de fréquences alléliques au niveau de tous les sites nucléotidiques variables du génome du chêne et les variations de la date de débourrement des 18 populations représentées en figure 4 (p. 306). Au total plus de 1 500 sites ont ainsi été détectés, distribués dans plus de 200 régions génomiques, soit plus de 160 gènes (Leroy *et al.*, 2020a). Ces chiffres illustrent l'architecture génétique composite et multifactorielle (très nombreux gènes contribuant à un caractère) des caractères d'intérêt comme ici la date de débourrement, et la complexité du déterminisme génétique de ces caractères. Ils mettent également en évidence les multiples cibles génomiques sur lesquelles la sélection naturelle peut jouer, offrant sans doute un grand nombre d'alternatives pouvant aboutir à une meilleure adaptation des arbres et des populations.

Reste-t-il une contribution de l'origine des populations fondatrices ?

Un dernier point concerne la contribution éventuelle de l'origine des forêts actuelles, et notamment des « fondateurs » des forêts à leur différenciation génétique illustrée sur les figure 4 (p. 306) et figure 5 (p. 307). Nous savons que l'Europe tempérée a été colonisée à partir de plusieurs origines (refuges) qui étaient situées à la fin du dernier âge glaciaire en Espagne, Italie, les Balkans, la Turquie et que ces populations refuges étaient différenciées compte tenu de leur longue séparation (plus de 100 000 ans) durant la dernière période glaciaire. Est-ce que ces différences historiques ont été maintenues dans le génome nucléaire dans les populations actuelles ? Il reste aujourd'hui une empreinte de cette origine qui est visible dans le génome chloroplastique, et qui est illustrée par les trois couleurs (jaune, rouge et bleue) sur la figure 4 (p. 306). Les analyses d'ADN chloroplastique à partir de bois fossiles collectés en Europe dans des sites proches des forêts actuelles ont montré que l'empreinte de l'origine recueillie sur les forêts actuelles est identique à celle recueillie sur les bois fossiles (Wagner *et al.*, 2018). L'empreinte actuelle représentée sur la figure 4 correspond donc vraisemblablement à celle des premiers fondateurs. La classification hiérarchique des populations actuelles basées sur les distances génétiques nucléaires ne fait pas apparaître une structure liée à l'empreinte chloroplastique : il n'y a pas de ramification dans l'arbre de la figure 4 qui assemble séparément les populations selon leur origine. Au contraire, les

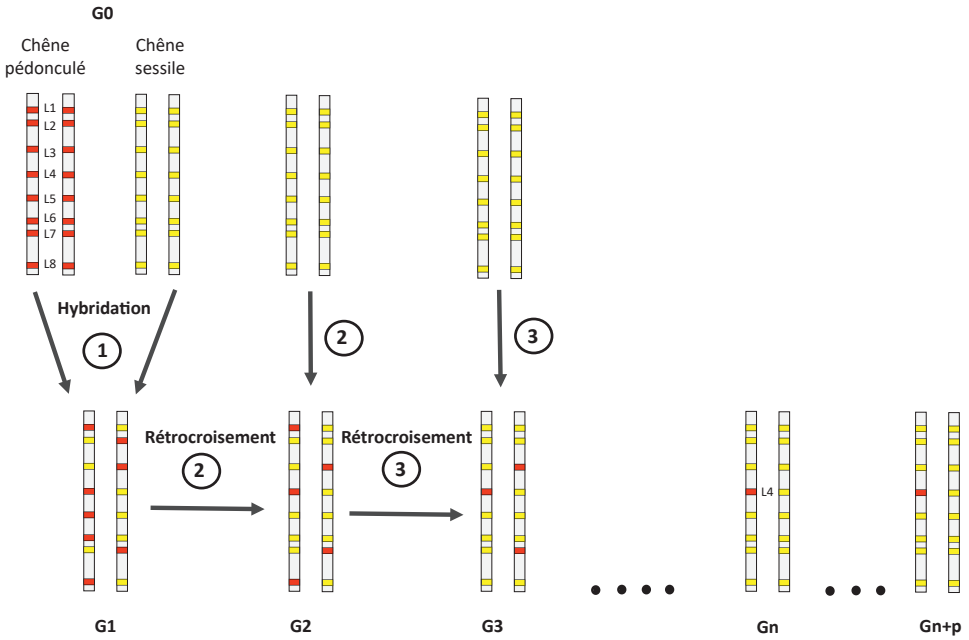
trois populations les plus septentrionales (Nord de l'Allemagne et Nord-Est de la France) qui correspondent à trois origines différentes se trouvent assemblées dans la même ramification et manifestent toutes les trois un débourrement tardif. Ces résultats suggèrent une érosion des différences génétiques liées à l'origine des populations, sans doute en réponse aux échanges génétiques consécutifs à la rencontre des voies de migration venant des refuges et des mécanismes évolutifs locaux (pression de sélection notamment) qui ont sévi depuis l'installation des peuplements. Les différences génétiques dans les forêts actuelles sont donc plus le reflet de processus qui ont eu cours durant l'Holocène, que de processus antérieurs relatifs à l'époque glaciaire.

Quelle a été la contribution des échanges entre espèces ?

L'arbre des distances génétiques des 18 populations (figure 4, p. 306) fait apparaître à sa racine une population irlandaise (Killarney), connue pour être fortement hybridée avec le Chêne pédonculé. Cette situation à la racine de l'arbre a conduit à émettre l'hypothèse que l'hybridation interspécifique avec le Chêne pédonculé aurait également pu contribuer aux variations de distances génétiques et à l'organisation de la classification hiérarchique illustrée en figure 4. Les analyses de distances génétiques entre les 18 populations ont donc été reconduites en y introduisant également les données génomiques relatives au Chêne pédonculé et aux deux autres espèces (tauzin, pubescent). Cette analyse avait pour objet d'évaluer si l'introduction d'échanges génétiques historiques entre l'une des trois autres espèces (pédonculé, pubescent ou tauzin) et les populations actuelles ou anciennes du Chêne sessile représentées sur la figure 4 permettaient de réduire la variance des distances génétiques qui n'était pas expliquée par l'arbre de la figure 4. Les résultats montrent que trois occurrences de tels échanges génétiques ont vraisemblablement eu cours. Ces échanges mettent tous en jeu le Chêne pédonculé (et non les deux autres espèces) et trois populations anciennes ou actuelles du Chêne sessile figurant sur cet arbre : du Chêne pédonculé vers la population Killarney, du Chêne pédonculé vers la population Chêne sessile Ossau 1 600 m, du Chêne pédonculé vers l'ancêtre commun de la population Chêne sessile Gaves 1 200 m et Gaves 1 600 m. Cela suggère que les populations de sessile situées en altitude dans les Pyrénées sont plus enrichies en variants génétiques qui sont typiques du Chêne pédonculé. Cette observation est corroborée par la nature des allèles montrant une variation de fréquence le long du gradient d'altitude dans les populations de Chêne sessile situées dans les deux vallées pyrénéennes. Ces allèles sont en effet situés dans les régions génomiques caractéristiques de l'espèce. Il faut donc imaginer qu'au cours de la colonisation des deux vallées, le Chêne sessile s'est hybridé avec le Chêne pédonculé et que certains allèles de ce dernier aient été bénéfiques pour ces populations sessiles conduisant à leur rétention au sein de leur génome. Ce processus, qu'on appelle introgression adaptative, nécessite l'hybridation entre les deux espèces (ici *Q. petraea* et *Q. robur*) puis de nombreux rétrocroisements, entre l'hybride et le Chêne sessile (figure 6, p. 310). Si les rétrocroisements sont toujours unidirectionnels (c'est-à-dire toujours avec la même espèce parentale Chêne sessile) au cours des générations, le processus aboutit *in fine* à la restauration du fond génétique très proche du Chêne sessile initial. Que se passe-t-il dans le génome de Chêne sessile dans les zones réputées maintenir l'intégrité de l'espèce ? Au cours des processus de rétrocroisements, tous les allèles propres au Chêne sessile sont *a priori* restaurés. Mais cette restauration aurait pu être incomplète, soit par faute de temps pour les rétrocroisements de se réaliser (ce qui peut être le cas en Irlande), ou parce que les individus encore porteurs d'allèles du Chêne pédonculé suite à l'hybridation sont maintenus parce qu'ils procurent un avantage adaptatif. Le Chêne pédonculé est une espèce dont l'aire de distribution s'étend plus au nord et plus à l'est de l'Europe que le Chêne sessile, on peut donc faire l'hypothèse que cette espèce dispose au sein de son génome d'allèles permettant de vivre dans des conditions plus froides. Par conséquent, les échanges génétiques ayant eu lieu ont vraisemblablement contribué à une adaptation des populations de Chêne sessile au froid à haute altitude dans les Pyrénées.

Figure 6 **ILLUSTRATION DU MÉCANISME DE L'INTROGRESSION ADAPTATIVE DU CHÊNE PÉDONCULÉ DANS LE CHÊNE SESSILE**

Cette figure résume les différentes étapes de l'introgression adaptative. Le génome d'un individu sessile et pédonculé est schématisé par une paire de chromosomes (espèces diploïdes) dans laquelle des « îlots » génomiques (L1 à L8) caractéristiques de l'espèce sont représentés par des couleurs différentes (rouge pour le pédonculé et jaune pour le sessile). La première étape est celle d'hybridation (phase 1 sur le schéma) entre les individus. Un individu hybride est créé en génération 1 (G1). Ce dernier se croise à la seconde génération avec un individu sessile (phase de rétrocroisement, étape 2) créant un hybride de seconde génération. Nous savons par ailleurs que les hybrides sont fertiles et que les croisements entre Chêne sessile (pollen) et Chêne pédonculé (ovule) sont plus fréquents que dans le sens inverse. Si ces rétrocroisements se poursuivent toujours avec un parent sessile, alors après *n* générations on aboutit à un individu sessile (tous les « îlots » sont jaunes). Mais, selon les pressions de sélection locale, il est possible que des individus ayant gardé quelques « îlots » pédonculé (ici L_4) soient avantagés et maintiennent ces « îlots » par la suite. *In fine*, le processus aboutit à un génome de Chêne sessile ayant quelques portions de génome de Chêne pédonculé. On parle d'introgression adaptative du Chêne pédonculé dans le Chêne sessile. C'est ce processus qui était sans doute à l'œuvre lors de la colonisation des vallées pyrénéennes et a permis au Chêne sessile d'atteindre des altitudes de 1 600 m (voir texte).



ÉVOLUTION CONTEMPORAINE

L'évolution biologique par sélection naturelle est un processus cumulatif au cours des générations successives. Comme nous venons de le voir, les différences génétiques que nous observons entre chênaies actuelles sont en partie le résultat de la sélection qui s'est exercée au cours de l'Holocène (soit quelques centaines de générations). Mais quelle est l'ampleur de l'évolution sur quelques décennies, soit une ou deux générations de chênes ? Bénéficiant des acquis en biologie moléculaire et des méthodes de génétique quantitative, nous avons mis en place une expérimentation

permettant d'estimer les changements génétiques qui se produisent au cours de deux générations successives chez le Chêne sessile et le Chêne pédonculé, dans un peuplement mixte conduit en sylviculture régulière (peuplement de la parcelle 26, de la forêt domaniale de La Petite Charnie) (Alexandre *et al.*, 2020 ; Truffaut *et al.*, 2017). Il s'agit là d'une approche diachronique différente de l'approche synchronique illustrée en figure 4 (p. 306), où la diversité génétique de différentes populations actuelles est comparée. Une telle approche vise à étudier l'évolution d'une même population au cours du temps (approche diachronique), ici suivie au cours de deux générations successives.

Pour réaliser ce suivi sur deux générations, l'expérimentation consistait dans la reconstruction de toutes les relations d'apparentement entre arbres à l'intérieur et entre deux générations successives, c'est-à-dire à identifier sur la base des marqueurs moléculaires les relations parent-descendants, ou frères-sœurs (Lesur *et al.*, 2018). Cette reconstruction permet de mesurer les succès reproducteurs des parents, de suivre les dynamiques démographiques des espèces, et d'appréhender les variations de nature génétique des caractères phénotypiques. La première génération consistait en une futaie adulte âgée de 100 ans qui a été régénérée. La coupe d'ensemencement a eu lieu en 1989 et la coupe définitive en 2000. La seconde génération était constituée du perchis issu de la régénération, sur lequel nos observations ont été conduites à partir de 2014. Les relations de parenté entre les semenciers, entre les arbres du perchis et entre les semenciers et leurs descendants ont été reconstruites à partir d'empreintes génétiques prélevées sur les deux générations, garantissant ainsi le statut taxinomique de tous les arbres (ici sessile et pédonculé) et retraçant leurs relations généalogiques.

Évolution démographique

Le suivi démographique et spatial des deux espèces fait clairement apparaître une expansion du Chêne sessile au détriment du Chêne pédonculé (figure 7, p. 312). Alors que les deux espèces occupaient sensiblement la même surface et étaient en proportions égales dans la première génération, le perchis manifeste une occupation nettement plus importante pour le Chêne sessile au détriment du Chêne pédonculé (Truffaut *et al.*, 2017). Ces variations démographiques s'expliquent par la valeur adaptative différente des deux espèces et la variation de ces valeurs adaptatives. La valeur adaptative (*fitness*) est le nombre de descendants survivants à la génération suivante que produisent les semenciers (en tant que parent mâle ou femelle). Cette valeur a été mesurée pour chaque semencier de la première génération. Elle intègre donc à la fois la fécondité des semenciers et la survie de leurs descendants durant la phase juvénile, jusqu'au stade perchis. La valeur adaptative est en moyenne plus élevée pour le Chêne sessile que pour le Chêne pédonculé. Cette supériorité vaut également pour la variabilité de la valeur adaptative, qui est en fait le moteur de l'évolution (Alexandre *et al.*, 2020). En théorie, les capacités d'adaptation ultérieure (au-delà des deux générations suivies ici) sont proportionnelles à la variance génétique de la valeur adaptative. Les apparentements entre arbres ont permis d'estimer la variance génétique de la valeur adaptative et ont montré qu'elle était supérieure chez le Chêne sessile, celle du Chêne pédonculé étant non significativement différente de zéro. Ces résultats corroborent les observations faites ces dernières années dans plusieurs forêts où les deux espèces coexistent, à savoir un déclin visible du Chêne pédonculé par rapport au Chêne sessile, accentué par le changement climatique. Ils montrent en plus que cette évolution est liée à des propriétés génétiques intrinsèques de l'espèce et que ce déclin va se poursuivre, qu'il y ait ou non changement climatique.

Changements génétiques

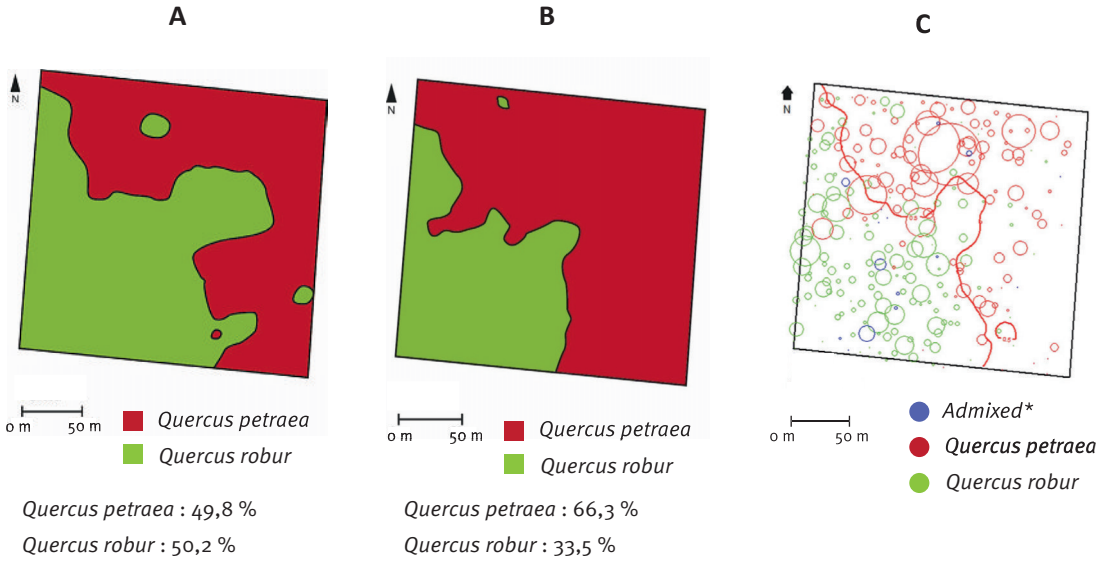
L'analyse diachronique menée sur les deux générations successives permet aussi d'estimer les changements génétiques qui ont pu affecter les différents caractères des deux espèces. Là encore les observations récentes dans les peuplements forestiers, y compris les chênes, ont souligné des variations notoires de certains caractères. Ainsi les chênes ont manifesté une croissance plus

Figure 7 **ÉVOLUTION DÉMOGRAPHIQUE ET SPATIALE DU CHÊNE SESSILE ET PÉDONCULÉ AU COURS DE DEUX GÉNÉRATIONS SUCCESSIVES DANS UN PEUPLEMENT MIXTE (PARCELLE 26 DE LA FORÊT DOMANIALE DE LA PETITE CHARNIE)**

(Kremer et Hipp, 2020 ; Truffaut *et al.*, 2017)

L'inventaire dans les deux espèces est fondé sur un échantillon exhaustif de tous les semenciers présents dans la génération 1 (A soit 426 arbres) et un échantillon systématique de 2 500 tiges dans le perchis de la génération 2 (B). Les aires occupées par les deux espèces sont figurées en rouge pour le Chêne sessile et en vert pour le Chêne pédonculé. Les chiffres en dessous des figures A et B correspondent aux effectifs relatifs aux deux espèces.

C représente schématiquement la valeur adaptative de chaque semencier présent dans A. Cette valeur correspond au nombre de descendants auxquels un semencier a contribué en tant que parent mâle ou femelle, et qui ont survécu jusqu'au stade perchis. Les cercles correspondent à chaque semencier et le diamètre du cercle est proportionnel à sa valeur adaptative. * *admixed* : voir définition page 304.



importante au cours des dernières décennies (Maes *et al.*, 2019), un débourrement plus précoce (Vitasse *et al.*, 2009), voire une augmentation de la production de glands (Caignard *et al.*, 2017). Ces variations visibles en cachent peut-être d'autres moins perceptibles. Mais elles soulèvent aussi la question de la signification adaptative de ces variations ? Y a-t-il une contribution génétique à ces variations, et si oui est-ce qu'elles contribuent à une augmentation de la valeur adaptative des arbres ?

Pour répondre à ces questions, nous avons réalisé un véritable scan phénotypique des arbres de la parcelle 26 en mesurant de nombreux caractères phénotypiques liés à des fonctions d'intérêt écologique et économique (croissance, phénologie, utilisation de l'eau, morphologie foliaire, structure du bois, résilience, défense de l'arbre vis-à-vis d'agents pathogènes). Au total, ce suivi a porté sur 56 caractères. Sans connaître les gènes qui contrôlent ces caractères, les méthodes employées, grâce notamment à l'accès aux relations d'apparentement entre arbres, permettent d'accéder à la valeur génétique de chaque caractère (c'est-à-dire la contribution des gènes à chaque caractère), et d'estimer cette valeur à chaque génération. Cette valeur englobe les effets de tous les gènes contribuant à chaque caractère sans les identifier individuellement (Alexandre *et al.*, 2020). Le sens des variations des valeurs génétiques, d'une génération à la suivante, donne en plus une

indication sur la direction de la sélection, fut-elle naturelle ou anthropique. Les résultats peuvent être résumés de la manière suivante :

— les caractères manifestant des variations génétiques (et donc évolutives) sont plus nombreux chez le Chêne sessile que chez le Chêne pédonculé ;

— chez les deux espèces, on note une augmentation de la croissance (hauteur ou diamètre) due à l'action des gènes ;

— chez les deux espèces, on note une variation des valeurs génétiques des caractères morphologiques allant dans le sens d'une plus grande pureté de l'espèce. Tout se passe comme si c'étaient les individus de morphologie foliaire plus « sessile » qui étaient favorisés chez le sessile, et les individus de morphologie plus « pédonculé » qui étaient sélectionnés chez le pédonculé ;

— chez le Chêne sessile, on note également une augmentation de la taille des feuilles associée à une diminution de leur surface foliaire spécifique (soit une augmentation de la « densité » des feuilles), et des variations notoires de la composition en métabolites secondaires du bois (en relation avec la résistance aux insectes ou aux pathogènes) ;

— de manière surprenante, nous n'avons pas pu détecter de variations génétiques de caractères liés à la phénologie, à l'utilisation de l'eau, à la densité du bois, ni chez le Chêne sessile ni chez le Chêne pédonculé.

Cette analyse génétique diachronique met clairement en évidence des changements génétiques sur des pas de temps relativement courts, comparés à l'échelle des temps de l'évolution. Ces variations sont sans doute la conséquence de la variabilité génétique élevée présente chez les deux espèces, dont certaines mutations initialement ni avantageuses ni défavorables peuvent devenir favorables suite à un changement environnemental d'origine naturelle ou anthropique. Elle met en évidence une augmentation de la croissance due à l'effet des gènes, résultant sans doute de l'action conjuguée de la sélection naturelle et de la sylviculture en futaie régulière. L'absence de changements génétiques de caractères liés à la phénologie ou au métabolisme de l'eau semble liée aux pressions modérées des facteurs sélectifs ayant pu agir sur les traits concernés pendant la période de régénération entre 1989 et 2014 (gel tardif pour le débourrement). La surprise vient des changements relatifs aux métabolites secondaires présents dans le bois (ici ellagitannins et composés volatils), suggérant que les pressions de nature biotique ont contribué de manière notoire à ces variations génétiques.

CONCLUSION

L'ensemble de ces résultats nous permet de mieux comprendre les origines anciennes et l'évolution plus récente des chênes blancs en France. Si ces connaissances nouvelles restent de prime abord surtout académiques et fondamentales, elles ouvrent des voies nouvelles pour anticiper l'évolution actuelle et future des chênaies. « Connaître le passé pour comprendre le futur ». Un enseignement majeur de cette histoire est l'importance des échanges génétiques entre espèces (ou entre lignées) dans le succès évolutif des chênes. Nous avions déjà évoqué dans notre revue antérieure le rôle moteur de l'hybridation dans la migration du Chêne sessile au cours de l'Holocène. Dans cette nouvelle contribution, nous y ajoutons que l'hybridation joue aussi un rôle primordial pour l'adaptation de ces espèces, *via* le transfert d'allèles bénéfiques entre les différentes espèces, illustré par l'adaptation au froid du chêne sessile dans les forêts pyrénéennes d'altitude. On peut présupposer que ces mêmes mécanismes sont déjà à l'œuvre dans le contexte du réchauffement actuel. Les chênes blancs dits tempérés (sessile, pédonculé) ont des espèces apparentées à tempérament plus méditerranéen (pubescent, faginé, zeen…), avec qui ils ont maintenu une interfertilité. Ces derniers pourraient par introgression adaptative contribuer à favoriser l'adaptation des chênes tempérés au changement climatique en cours. Concrètement, nos résultats militent en faveur du maintien, au besoin de la restauration, de la mixité spécifique des peuplements de chênes chaque fois que cela est possible et de ne pas privilégier la substitution d'espèces tempérées par

des espèces plus méditerranéennes dans les opérations de migration assistée. Dans le prolongement des applications potentielles des résultats relatifs aux échanges génétiques entre espèces, on peut suggérer de favoriser par hybridation naturelle ou artificielle l'introgression du Chêne sessile dans le Chêne pédonculé, dans le but de favoriser à terme le transfert d'adaptation génétique pour limiter le déclin du Chêne pédonculé. Malheureusement, les barrières au croisement du Chêne sessile par le Chêne pédonculé sont plus fortes que dans le sens inverse, mais de tels croisements existent en proportions très faibles dans les chênaies mixtes. À défaut, on peut aussi promouvoir une introgression par voie artificielle en réalisant des croisements dirigés.

Au-delà des applications dans la gestion des peuplements qui viennent d'être suggérées, et qui se placent sur un temps long, nos résultats offrent également des perspectives d'application à effet plus immédiat. Ils ont notamment permis de montrer que la sélection faite sur la base de la valeur phénotypique des caractères (dans les coupes d'ensemencement) peut avoir un effet génétique, et que la reconstruction des apparentements peut améliorer cette sélection en permettant d'accéder aux valeurs génétiques propres des différents caractères utilisés par le forestier. Plus concrètement, nos résultats ont montré que les techniques de sélection génétique artificielle, qui sont traditionnellement mises en œuvre dans des plantations contrôlées (tests de descendances issues de croisements contrôlés) peuvent être implémentées directement dans les forêts régénérées par voie naturelle. Pour l'instant, ces opérations représentent un certain coût logistique et financier, mais il n'est pas irréaliste d'envisager qu'elles puissent être appliquées à plus grande échelle lors des coupes d'ensemencement dans un futur pas très lointain. La suggestion est d'introduire dans le choix des semenciers des caractères d'intérêt adaptatif et économique, pour lesquels les méthodes évoquées dans cette revue permettront d'estimer les valeurs génétiques pour chaque arbre candidat au statut de semencier. Le forestier pourrait dès lors effectuer le choix des semenciers sur la base des valeurs génétiques de ces caractères, et non plus des valeurs phénotypiques. À lui de définir les caractères pertinents à utiliser dans ses critères de sélection. Tout se passe comme si la parcelle en régénération devenait son propre verger à graines !

Antoine KREMER – Christophe PLOMION –
Hermine ALEXANDRE –
Laura TRUFFAUT – Alexis DUCOUSSO
INRAE, Université de Bordeaux, UMR BIOGECO
INRAE
69 route d'Arcachon
F-33612 CESTAS
(auteur correspondant : antoine.kremer@inrae.fr)
(christophe.plomion@inrae.fr)
(herminealex@ntymail.com)
(truffaut.laura@gmail.com)
(alexis.ducousso@inrae.fr)

Thibault LEROY
INRAE, Université de Bordeaux, UMR BIOGECO
69 route d'Arcachon
INRAE
F-33612 CESTAS
et
University of Vienna
Department of Botany and Biodiversity Research
A-1030 VIENNE (AUTRICHE)
(thibault.leroy@univie.ac.at)

Sylvain DELZON
INRAE, Université de Bordeaux, UMR BIOGECO
INRAE
F-33610 PESSAC
(sylvain.delzon@u-bordeaux.fr)

Brigitte MUSCH
Office national des forêts, INRAE, BIOFORA
2163 avenue de la pomme de pin
CS 40001 ARDON
F-45075 ORLÉANS CEDEX 2
(brigitte.musch@onf.fr)

José Manuel TORRES-RUIZ
INRAE, Université de Bordeaux, UMR BIOGECO
INRAE
F-33610 PESSAC
et
INRAE, Université de Clermont-Auvergne, UMR PIAF
231 avenue du Brézet
F-63100 CLERMONT-FERRAND
(torresruizjm@gmail.com)

Stefanie WAGNER
INRAE, CNRGV
24 chemin de Borde-Rouge
CS 52627
Auzeville
F-31326 CASTANET TOLOSAN CEDEX
et
Université Paul Sabatier, CNRS, UMR AMIS
F-31000 TOULOUSE
(stefanie.wagner@inrae.fr)

Remerciements

Les travaux évoqués dans cette contribution ont été soutenus par l'ANR (projet GENOAK 2022-BSV6-009-02), par le PIA (Programme d'Investissement d'Avenir au travers du Labex COTE LBX-45 et du Labex ARBRE LBX-0002-02), et par l'Union européenne (Projet ERC TREEPEACE FP7-339728, réseau d'Excellence EVOLTREE EU-FP7-016322). Nous remercions le personnel des unités expérimentales d'INRAE de Nancy (UEFL, unité expérimentale forestière de Lorraine), de Toulenne et Bourran (UE 0393, INRAE, Domaine des Jarres, 33210 Toulenne), de Pierroton (UE 570, INRAE, Domaine de l'Hermitage, 33610 Cestas), ainsi que les techniciens de l'UMR BIOGECO (Benjamin Dencausse, Jean-Marc Louvet, Patrick Reynet) pour les observations phénotypiques pluriannuelles conduites dans les différentes plantations. Ces recherches ont bénéficié du soutien de l'Office national des forêts assurant le suivi des dispositifs hébergés dans les forêts domaniales de la Petite Charnie et de Sillégny. Nos remerciements s'adressent aussi au personnel de la plateforme Génome Transcriptome d'INRAE Bordeaux (Christophe Boury, Emilie Chancerel, Erwan Guichoux, Céline Lalanne) pour les extractions d'ADNs, le développement des marqueurs et le génotypage haut débit. Nous remercions la plateforme Bioinformatique GENOTOUL de la Génopole de Toulouse pour l'hébergement et la facilitation du traitement des données ainsi qu'HELIX VENTURE (Isabelle Lesur) pour l'analyse des données massives de séquençage du génome. Nous remercions le GENOSCOPE (Jean-Marc Aury et Karine Labadie) pour la réalisation des travaux de séquençage génomique. Enfin un grand merci à Andrew Hipp (Morton Arboretum), pour les échanges fructueux relatifs aux études macroévolutives et aux deux lecteurs anonymes pour leurs nombreuses suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDRE H., TRUFFAUT L., KLEIN E., DUCOUSSO A., CHANCEREL E., LESUR I., DENCAUSSE B., LOUVET J.M., NEPVEU G., TORRES-RUIZ J.M., LAGANE F., MUSCH B., DELZON S., KREMER A., 2020. How does contemporary selection shape oak phenotypes? *Evolutionary Applications*, 13, pp. 2772-2790.

BARRON E., AVERYANOVA A., KVACEK Z., MOMOHARA A., PIGG K.B., POPOVA S., MARIA POSTIGO-MIJARRA J., TIFFNEY B.H., UTESCHER T., ZHOU Z.K., 2017. The fossil history of *Quercus*. pp. 39-105. *In:* GIL-PELEGRIN E., PEGUERO-PINA J.J., SANCHO-KNAPIK D. éditeurs. *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L*. Springer. 544 p.

CAIGNARD T., KREMER A., FIRMAT C., NICOLAS M., VENNER S., DELZON S., 2017. Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. *Scientific Reports*, 7, 8555.

CAMUS A., 1936. Les chênes. Monographie du genre *Quercus*. Tome I. Genre *Quercus*. Sous-genre *Cyclobalanopsis* et sous-genre *Euquercus* (Section *Cerris* et *Mesobalanus*). Paris : Éditions Paul Lechevalier. 686 p.

CAMUS A., 1938. Les chênes. Monographie du genre *Quercus*. Tome II. Genre *Quercus*. Sous-genre *Euquercus* (Section *Lepidobalanus* et *Macrobalanus*). Paris : Éditions Paul Lechevalier. 830 p.

CAMUS A., 1952. Les chênes. Monographie du genre *Quercus*. Tome III. Genre *Quercus*. Sous-genre *Euquercus* (Section *Protobalanus* et *Erythrobalanus*). Monographie du genre *Lithocarpus*. Paris : Éditions Paul Lechevalier. 1314 p.

CANNON C.H., BRENDEL O., DENG M., HIPP A. L., KREMER A., KUA C.S. *et al*., 2018. Gaining a global perspective on Fagaceae genomic diversification and adaptation. *New Phytologist,* 218(3), pp. 894-897. doi:10.1111/nph.15101

CHEN J., GLEMIN S., LASCOUX M., 2017. Genetic diversity and the efficacy of purifying selection across plant and animal species. *Molecular Biology and Evolution*, 34, pp. 1417-1428.

DENK T., GRIMM G.W., MANOS P.S., DENG M., HIPP A.L., 2017. An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns. pp. 13-38. *In:* GIL-PELEGRIN E., PEGUERO-PINA J.J., SANCHO-KNAPIK D. éditeurs. *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L*. Springer. 544 p.

DENK T., GRIMSSON F., ZETTER R., 2010. Episodic migration of oaks to Iceland: evidence for a north atlantic «Land Bridge» in the latest Miocene. *American Journal of Botany, 97*, pp. 276-287.

EISERHARDT W. L., BORCHSENIUS F., PLUM C.M., ORDONEZ A., SVENNING J.C., 2015. Climate-driven extinctions shape the phylogenetic structure of temperate tree floras. *Ecology Letters*, 18, pp. 263-272.

HIPP A.L., MANOS P.S., CAVENDER-BARES J., 2020a. L'étonnant succès évolutif des chênes. *Pour La Science,* 516, pp. 42-52.

HIPP A.L., MANOS P.S., CAVENDER-BARES J., 2020b. Ascent of oaks. *Scientific American,* 323, pp. 42-49.

HIPP A.L., MANOS P.S., HAHN M., AVISHAI M., BODÉNÈS C., CAVENDER-BARES J., CROWL A., DENG M., DENK T., GAILING O., GONZALES-ELIZONDO M.S., GONZALEZ-RODRIGUEZ A., GRIMM G.W., JIANG X.L., KREMER A., LESUR I., MCVAY J.D., PLOMION C., RODRIGUEZ-CORREA H., SCHULZE E.-D., SIMEONE M.C., SORK V.L., VALENCIA-AVALOS S., 2020c. The genomic landscape of the global oak phylogeny. *New Phytologist,* 226, pp. 1198-1212.

HUBERT F., GRIMM G.W., JOUSSELIN E., BERRY V., FRANC A., KREMER A., 2014. Multiple nuclear genes stabilize the phylogenetic backbone of the genus *Quercus*. *Systematics and Biodiversity,* 12, pp. 405-423.

KREMER A., HIPP A.L., 2020. Oaks: an evolutionary success story. *New Phytologist*, 226, pp. 987-1011.

KREMER A., PETIT R.J., DUCOUSSO A., 2002. Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. *Revue forestière française*, 54 (2), pp. 111-127.

LATHAM R.E., RICKLEFS R.E., 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests. Energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos,* 67, pp. 325-333.

LE HARDY DE BEAULIEU A., LAMANT. T., 2006a. *Guide illustré des chênes*. Tome 1. Paris : Éditions du 8e. 688 p.

LE HARDY DE BEAULIEU A., LAMANT T., 2006b. *Guide illustré des chênes*. Tome 2. Paris : Éditions du 8e. 704 p.

LEROY T., LOUVET J.M., LALANNE C., LE PROVOST G., LABADIE K., AURY J.M., DELZON S., PLOMION C., KREMER A., 2020a. Adaptive introgression as a driver of local adaptation to climate in European white oaks. *New Phytologist*, 226, pp. 1171-1182.

LEROY T., ROUGEMONT Q., DUPOUEY J.L., BODÉNÈS C., LALANNE C., BELSER C., LABADIE K., LE PROVOST G., AURY J.M., KREMER A., PLOMION C., 2020b. Massive postglacial gene flow between European white oaks uncovered genes underlying species barriers. *New Phytologist,* 226, pp. 1183-1197.

LEROY T., ROUX C., VILLATE L., BODENES C., ROMIGUIER J., PAIVA J.A.P., DOSSAT C., AURY J.M., PLOMION C., KREMER A., 2017. Extensive recent secondary contacts between four European white oak species. *New Phytologist*, 214, pp. 865-878.

LESUR I., ALEXANDRE H., BOURY C., CHANCEREL E., PLOMION C., KREMER A., 2018. Development of Target sequence capture and estimation of genomic relatedness in a mixed oak stand. *Frontiers in Plant Science,* 9, 996.

LOBO A., TORRES-RUIZ J.M., BURLETT R., LEMAIRE C., PARISE C., FRANCIONI C., TRUFFAUT L., TOMASKOVA I., HANSEN J.K., KJAER E.D., KREMER A., DELZON S., 2018. Assessing inter- and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *Forest Ecology and Management,* 424, pp. 53-61.

MAES S. L., PERRING M.P., VANHELLEMONT M., DEPAUW L., VAN DEN BULCKE J., BRUMELIS G., BRUNET J., DECOCQ G., DEN OUDEN J., HARDTLE W., HEDL R., HEINKEN T., HEINRICHS S., JAROSZEWICZ B., KOPECKV M., MALIS F., WULF M., VERHEYEN V., 2019. Environmental drivers interactively affect individual tree growth across temperate European forests. *Global Change Biology,* 25, pp.201-217.

PLOMION C., AURY J.M., AMSELEM J., ALAEITABAR T., BARBE V., BELSER C., BERGES H., BODENES C., BOUDET N., BOURY C., CANAGUIER A., COULOUX A., DA SILVA C., DUPLESSIS S., EHRENMANN F., ESTRADA-MAIREY B., FOUTEAU S., FRANCILLONNE N., GASPIN C., GUICHARD C., KLOPP C., LABADIE K., LALANNE C., LE CLAINCHE I., LEPLE J.C., LE PROVOST G., LEROY T., LESUR I., MARTIN F., MERCIER J., MICHOTEY I., MURAT F., SALIN F., STEINBACH D., FAIVRE-RAMPANT P., WINCKER P., SALSE J., QUESNEVILLE H., KREMER A., 2016. Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. *Molecular Ecology Resources,* 16, pp. 254-265.

PLOMION C., AURY J.M., AMSELEM J., LEROY T., MURAT F.,DUPLESSIS S., FAYE S., FRANCILLONNE N., LABADIE K., LE PROVOST G., LESUR I., BARTHOLOME J., FAIVRE-RAMPANT P., KOHLER A., LEPLE J.C., CHANTRET N., CHEN J.,

DIEVART A., ALAEITABAR T., BARBE V., BELSER C., BERGES H., BODENES C., BOGEAT-TRIBOULOT M.B., BOUFFAUD M.L., BRACHI B., CHANCEREL E., COHEN D., COULOUX A., DA SILVA C., DOSSAT C., EHRENMANN F., GASPIN C., GRIMA-PETTENATI J., GUICHOUX E., HECKER A., HERRMANN S., HUGUENEY P., HUMMEL I., KLOPP C., LALANNE C., LASCOUX M., LASSERRE E., LEMAINQUE A., DESPREZ-LOUSTAU M.L., LUYTEN I., MADOUI M.A., MANGENOT S., MARCHAL C., MAUMUS F., MERCIER J., MICHOTEY C., PANAUD O., PICAULT N., ROUHIER N., RUE O., RUSTENHOLZ C., SALIN F., SOLER M., TARKKA M., VELT A., ZANNE A.E., MARTIN F., WINCKER P., QUESNEVILLE H., KREMER A., AND J. SALSE J., 2018. Oak genome reveals facets of long lifespan. *Nature Plants,* 4, pp. 440-452.

PLOMION C., MARTIN F., 2020. Oak genomics is proving its worth. *New Phytologist*, 226, pp. 943-946.

TORRES-RUIZ J. M., KREMER A., CARINS-MURPHY M.R., BRODRIBB T.J., LAMARQUE L.J., TRUFFAUT L., BONNE F., DUCOUSSO A., DELZON S., 2019. Genetic differentiation in functional traits among European sessile oak populations growing in a common garden. *Tree Physiology,* 39, pp. 1736-1749.

TRUFFAUT L., CHANCEREL E., DUCOUSSO A., DUPOUEY J.L., BADEAU V., EHRENMANN F., KREMER A., 2017. Fine-scale species distribution changes in a mixed oak stand over two successive generations. *New Phytologist,* 215, pp. 126-139.

VITASSE Y., DELZON S., DUFRENE E., PONTAILLER J.Y., LOUVET J.M., KREMER A., MICHALET R., 2009. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology,* 149, pp. 735-744.

WAGNER, S., LAGANE F., SEGUIN-ORLANDO A., SCHUBERT M., LEROY T., GUICHOUX E., CHANCEREL E., BECH-HEBELSTRUP I., BERNARD V., BILLARD C., BILLAUD Y., BOLLIGER M., CROUTSCH C., CUFAR K., EYNAUD F., HEUSSNER K.U., KOENINGER J., LANGENEGGER F., LEROY F., LIMA C., MARTINELLI N., MOMBER G., BILLAMBOZ A., NELLE O., PALOMO A., PIQUE R., RAMSTEIN M., SCHWEICHEL R., STAEUBLE H., TEGEL W., TERRADAS X., VERDIN F., PLOMION C., KREMER A., ORLANDO L., 2018. High-Throughput DNA sequencing of ancient wood. *Molecular Ecology,* 27, pp. 1138-1154.

ÉVOLUTION PASSÉE ET CONTEMPORAINE DES CHÊNES (Résumé)

Dans cette revue, nous faisons le point sur les connaissances récentes acquises sur l'évolution des chênes blancs européens, depuis les origines et la diversification du genre *Quercus* jusqu'à leur évolution contemporaine, notamment en lien avec l'évolution du climat. Nous rappelons comment ces avancées ont été rendues possibles par l'amélioration des méthodes théoriques et méthodologiques pour l'étude des génomes et des sciences de l'évolution. Les données paléontologiques, couplées à des méthodes de génétique des populations, ont par exemple permis de mieux dater l'émergence des chênes blancs européens et de comprendre leur histoire évolutive. Les chênes blancs européens se sont progressivement différenciés génétiquement les uns des autres ; mais à la fin de la dernière période glaciaire ils se sont retrouvés en contact et ont échangé massivement des gènes entre eux. Ce changement de trajectoire a contribué à homogénéiser les génomes de ces espèces, sauf à quelques zones précises de leur génome, expliquant les préférences écologiques et autres différences toujours observables entre elles. Ces échanges génétiques ont aussi conduit à transférer des adaptations entre espèces, comme par exemple l'adaptation à l'altitude du Chêne sessile. Enfin, à une échelle contemporaine, nos analyses révèlent les changements génétiques et démographiques sur deux générations chez le Chêne sessile et chez le Chêne pédonculé. En conclusion, cette revue évoque des applications possibles de ces résultats dans la gestion et la conservation des chênaies.

PAST AND PRESENT EVOLUTION OF OAK (Abstract)

The present review takes stock of recently acquired knowledge on the evolution of European white oaks, from their origin and the diversification of the genus *Quercus* up to their contemporary evolution, notably in link with the evolution of climate. We recall the way these advances were made possible thanks to the improvement of the theoretical and methodological methods for studying genomes and the improvement of the sciences of evolution. For example, paleontological data coupled with population genetics methods made it possible to better date the emergence of European white oaks and understand their evolutionary history. European white oaks progressively differentiated from one another from a genetic point of view; but the end of the last glacial period brought them into contact, and a massive exchange of genes ensued. This new pathway contributed to homogenise the genomes of these species, except in a few precise zones of their genomes that explain current ecological preferences and other observable differences across species. These genetic exchanges also led to the transfer of adaptations among species; e.g. for example, sessile oak grew adapted to altitude. Finally, at a contemporary time scale, our analyses reveal that genetic and demographic changes occurred within two generations in sessile oak and pedunculate oak. To conclude, the review suggests possible applications of these results to the management and conservation of oak groves.

Licence Creative Commons
Attribution + Pas de Modification + Pas d'Utilisation Commerciale (BY ND NC)