

## L'épopée des chênes européens

Antoine Kremer et Rémy Petit

INRA – unité de Recherches forestières  
Domaine de L'Hermitage, Pierroton, 33610 Pierroton  
antoine.kremer@pierroton.inra.fr

### Les forêts accélèrent leur progression par sauts de puce

Depuis la dernière glaciation, il y a quelque 18 000 ans, les forêts de chênes ont réinvesti le continent européen. L'empreinte de cette reconquête est inscrite dans l'ADN. Au cours des dix dernières années, une vaste étude européenne a inventorié et décrypté la diversité génétique dévoilant les stratégies de colonisation des espèces dominantes.

Dans la *Guerre des Gaules*, Jules César soulignait déjà le statut prépondérant du chêne dans la forêt gauloise. Aujourd'hui encore, le genre *Quercus* domine les forêts françaises et européennes, en surface et en revenus financiers compte tenu de la valeur de son bois. L'Europe abrite une vingtaine de quelques centaines d'espèces qui se répartissent dans l'hémisphère Nord, depuis les régions tropicales jusqu'aux limites septentrionales des zones tempérées. Deux d'entre elles, le chêne sessile *Q. petrae* et chêne pédonculé *Q. robur*, se maintiennent depuis les régions méditerranéennes jusqu'en Scandinavie et constituent la majorité des chênaies européennes. Ce statut de composante majeure des forêts leur confère un intérêt particulier : les traces de leur histoire récente étant abondamment disponibles dans les pollens fossiles, ce sont les espèces de choix pour étudier les facteurs évolutifs qui conditionnent l'organisation de la diversité génétique. Or, les interrogations concernant l'avenir de cette diversité face au réchauffement climatique annoncé se multiplient : sera-t-elle mise à rude épreuve comme certains le craignent ? Allons-nous assister à des dépérissements massifs, ou au contraire à une adaptation « en douceur » ?

La vaste étude de la diversité génétique des chênes menée à l'échelle du continent européen depuis dix ans apporte un tout nouvel éclairage sur ces questions. Coordonné par le laboratoire de génétique et d'amélioration des arbres forestiers de l'INRA Bordeaux-Cestas et associant treize laboratoires de huit pays, cet inventaire génétique a porté sur plus de deux mille six cents chênaies, soit un échantillonnage moyen d'une forêt tous les quarante à cinquante kilomètres. Un tel recensement de la diversité n'avait jamais été réalisé pour aucun organisme vivant, pas même l'homme. Les résultats, qui font l'objet d'un numéro spécial de la revue *Forest Ecology and Management*, révèlent les stratégies de colonisation et les mécanismes d'évolution des chênes.

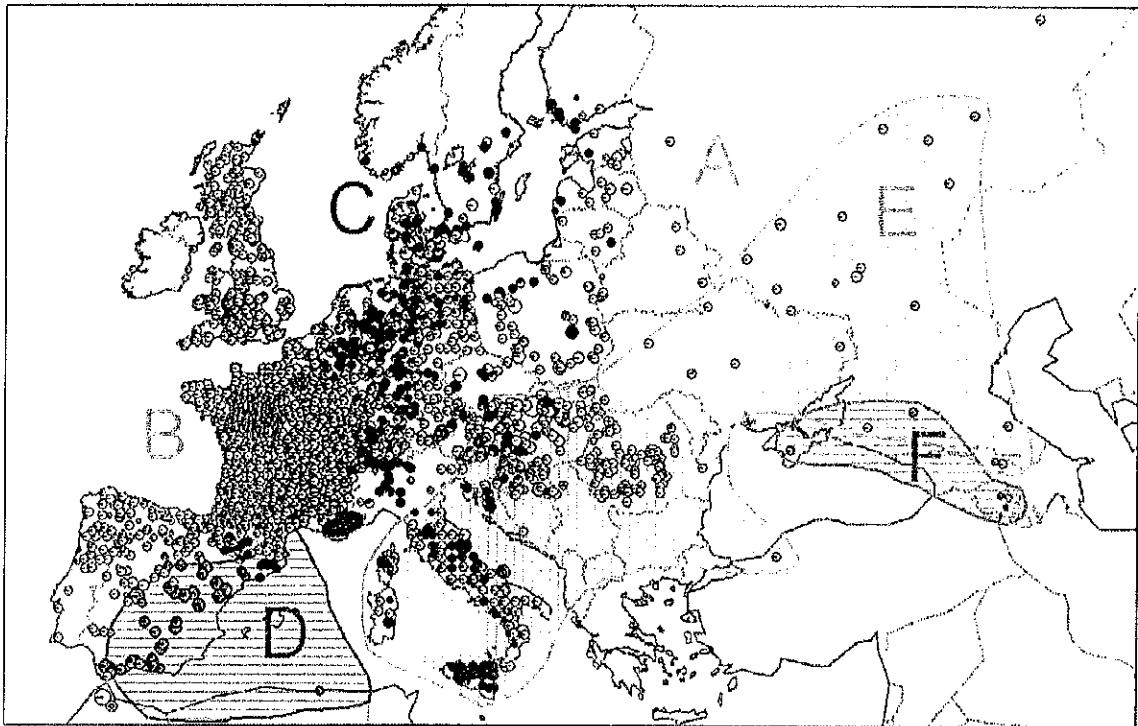
Si l'explosion du genre *Quercus* sur la Terre date de dix millions d'années, la diversité des chênaies actuelles résulte des changements climatiques du quaternaire, une succession d'une vingtaine d'alternances de périodes de glaciation et de réchauffements s'étendant sur les deux derniers millions d'années. Ces alternances se sont soldées par des cycles d'extinctions suivies de recolonisations qui ont sélectionné ou éradiqué certaines espèces.

Le dernier maximum glaciaire datant de 18 000 ans, nous nous sommes intéressés au scénario de la reconquête de l'Europe qui a suivi. Pour ce faire, nous avons associé deux approches, génétique et paléobotanique. Nous avons d'abord étudié la variabilité de l'ADN chloroplastique des deux chênes majoritaires sur le continent européen, le chêne sessile et le chêne pédonculé. Les chloroplastes, tout comme les mitochondries, renferment des molécules d'ADN et ont la particularité d'être transmis exclusivement par la mère, autrement dit de l'arbre qui a porté le fruit et non de celui qui a fourni le

pollen, comme l'ont montré les analyses de croisements contrôlés<sup>1</sup>. Or, la dispersion des végétaux s'effectue exclusivement par les graines. La répartition géographique actuelle des différents variants de l'ADN chloroplastique<sup>2</sup> doit donc témoigner des voies de migration empruntées par l'espèce.

### Cartographie génétique

En examinant ces ADN, nous avons dénombré quarante-deux variants, qui se regroupent en six lignées, c'est-à-dire six séries de variants dérivant les uns des autres par mutation, manifestant donc une certaine similarité génétique. Cette similarité est associée à une proximité géographique, en d'autres termes les variants appartenant à une même lignée se retrouvent géographiquement proches. Ces lignées possèdent une répartition bien particulière : elles occupent les tranches du continent européen grossièrement orientées sud/nord, certaines étant exclusivement cantonnées à l'ouest et d'autres confinées à l'est (fig. 1). Cette remarquable organisation géographique à l'échelle européenne, suggère notamment que les transferts de populations dus 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.



**Figure 1. L'analyse de la diversité génétique d'échantillons de 2 673 châtaignes européennes a révélé l'existence d'une quarantaine de variants que l'on regroupe en six grandes lignées (les six grisés). Leur distribution géographique témoigne d'une colonisation à partir de trois zones refuges : la péninsule Ibérique, l'Italie et les Balkans. (Source R. Petit/ Forest Ecology and Management)**

<sup>1</sup> S. Dumolin *et al.*, *Molecular Ecology*, 4, 129, 1995.

<sup>2</sup> L'ADN chloroplastique, comme son nom l'indique, est présent dans les chloroplastes qui sont des organites intracellulaires chargés de la photosynthèse. Les chloroplastes se multiplient dans la cellule végétale par divisions successives, et lorsque la cellule se divise, chacune des cellules filles hérite de la moitié des chloroplastes.

En complément de l'analyse génétique, l'exploitation de la banque européenne de données polliniques (EPD<sup>3</sup>) avec la collaboration de Jacques-Louis de Beaulieu de l'université de Marseille, sur la base d'environ six cents séquences de pollens fossiles<sup>4</sup> fait apparaître le scénario suivant : durant la dernière période glaciaire, les populations de *Quercus* ont été confinées dans trois zones refuges situées au sud du continent européen, l'une en Espagne actuelle, l'autre en Italie et la troisième dans les Balkans (fig. 2). Dès le début du réchauffement, il y a 15 000 ans, ces trois populations séparées depuis quelque 100 000 ans - ont entrepris la reconquête du continent en progressant vers le nord, à mesure que les glaces libéraient des espaces colonisables. Malgré un ralentissement entre - 11 000 et - 10 000 ans BP<sup>5</sup>, l'aire actuelle était entièrement occupée aux alentours de - 6 000 ans BP. La comparaison des données génétiques et des données palynologiques rend compte des voies de colonisation empruntées par les différentes lignées. Les reliefs, notamment les Alpes, ont parfois ralenti ou dévié cette avancée, mais la trajectoire sud/nord reste bien visible. Ainsi, les chênes des refuges ibériques ont principalement colonisé toute la zone située à l'ouest d'une ligne Toulouse-Cologne-Amsterdam et exclusivement les Îles britanniques.

Leurs homologues originaires des Balkans et d'Italie ont eux gagné la Russie et l'Europe orientale.

Le résultat le plus surprenant de l'analyse palynologique est la vitesse de cette progression : en moyenne les chênes ont avancé de 380 m par an, avec des pointes de 500 m par an à certaines périodes. Environ quatre fois plus que la vitesse estimée par les modèles numériques simulant la dispersion des glands par les agents habituels, à savoir une quarantaine d'espèces d'oiseaux (surtout des corvidés<sup>6</sup> et des picidés<sup>7</sup>) et de mammifères, en particulier des petits rongeurs. Il faut donc invoquer d'autres mécanismes pour expliquer cette rapidité. Outre la dispersion continue correspondant à une diffusion classique de l'espèce, nous avons simulé informatiquement un second type de dispersions. Celui-ci associe la diffusion à un mécanisme de « sauts de puce ». En pratique, on introduit dans le modèle de diffusion continue des événements de dispersion à très longue distance (quelques dizaines de kilomètres) ne se produisant que rarement. On montre ainsi que cette dispersion composite, même quand ces sauts de puce n'ont qu'une chance sur un million de survenir, augmente

## La conquête de l'Europe

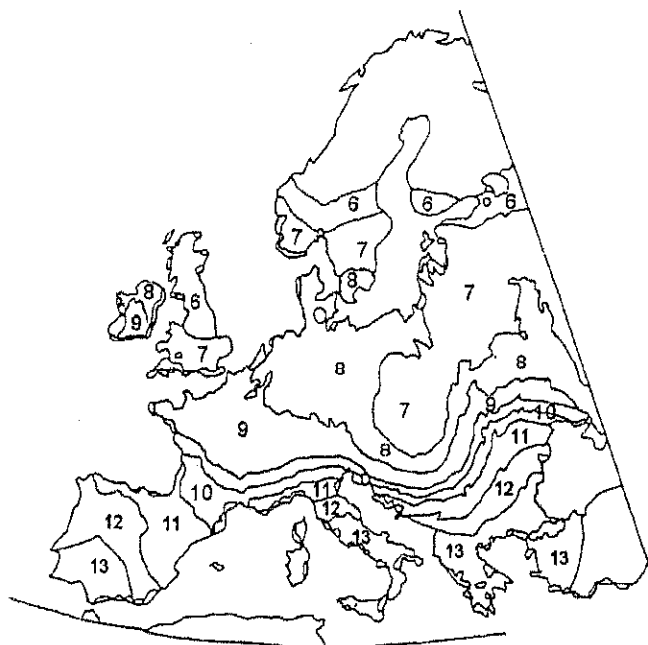


Figure 2. Grâce aux pollens fossiles, on retrace les migrations des chênes à feuilles caduques depuis la dernière glaciation. L'évolution est donnée par tranche de 1 000 ans depuis - 13 000 (13) jusqu'à - 6 000 (6). En moins de 6 000 ans, l'Europe entière a été colonisée avec des variations de vitesse selon les époques et des ralentissements locaux liés à des obstacles comme les Alpes.

© S. Brewer/Forest Ecology and Management

<sup>3</sup> L'EPD désigne l'European Pollen Data Base, la base de données palynologiques européenne qui se situe au centre universitaire d'Arles.

<sup>4</sup> Les pollens fossiles sont généralement conservés dans des tourbières. La forme de leur enveloppe permet d'identifier l'espèce émettrice, et ils sont généralement datés au carbone 14.

<sup>5</sup> BP signifie *before present* avec le présent fixé à 1950.

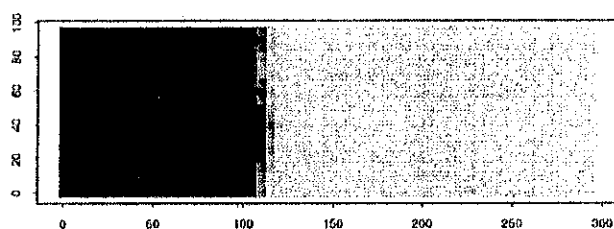
<sup>6</sup> Les corvidés incluent les corbeaux, les corneilles, les choucas, les pies, les geais, etc.

<sup>7</sup> Les picidés regroupent les pies (pivert, pic épeiche, pic noir, etc.).

de manière considérable la vitesse de propagation, jusqu'à atteindre les valeurs observées<sup>8</sup> (fig. 3). Pourquoi ? Parce que dans ce cas de figure, très en amont du front de migration, se forment des îlots qui suivent leur propre développement démographique avant d'être finalement rattrapés et englobés par la progression de l'espèce. Ces îlots jouent ainsi un remarquable rôle d'accélérateur de la dispersion.

### L'avantage des sauts de puce

#### A Dispersion par diffusion



#### B Dispersion composite

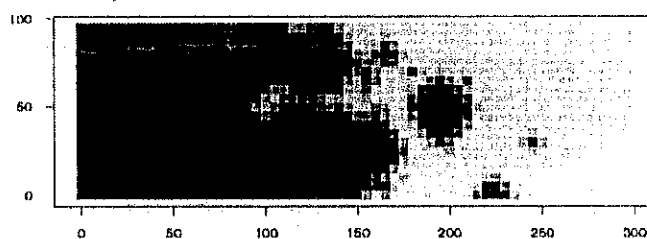


Figure 3. Les simulations numériques montrent qu'avec une progression par diffusion classique (en haut), les chênes avancent à la vitesse moyenne de 100 m/an. En revanche, avec les sauts de puce (en bas) ils vont quatre fois plus vite conformément aux observations ©d'après Y. Le Corre/Genetical Research

La distribution géographique de la diversité génétique chloroplastique semble confirmer cette interprétation. Toujours selon nos simulations informatiques, une diffusion continue réduit progressivement cette variabilité à mesure que l'on s'éloigne de la zone de départ. En effet, si l'on a dans la population initiale plusieurs variants, un petit nombre d'entre eux - ceux dont la vitesse de progression est la plus élevée - prennent nécessairement un avantage dans la course. Ils deviennent alors progressivement hégémoniques au front de migration. À l'inverse, la dispersion composite maintient la variabilité, en réinjectant périodiquement des gènes diversifiés dans les premières lignes. Or, sur le terrain, la variabilité reste importante même à des milliers de kilomètres des refuges méridionaux. De plus, on retrouve au sein des forêts des « tâches » génétiques distinctes qui sont vraisemblablement les traces relictuelles de ces îlots de dispersion<sup>9</sup>. Enfin, dernier argument en faveur de la dispersion composite : les cartes de variants chloroplastiques obtenues en modélisant la migration composite à l'échelle de tout le continent sont très proches de celles qui ont été dressées à partir des observations.

<sup>8</sup> V. Le Corre *et al.*, *Genetical Research*, 69, 117, 1997.

<sup>9</sup> R. J. Petit *et al.*, *Proceedings of National Academy of Science Usa*, 94, 9976, 1997.

### Coups d'accélérateur

Mais quelle est l'origine de ces « sauts de puce » ? La question mérite certainement d'être mieux étudiée, mais on peut dès à présent émettre quelques hypothèses quant aux agents responsables des dispersions à longue distance. Premiers candidats, les oiseaux comme le geai ou le corbeau freux sont capables de tels exploits : ils peuvent transporter les glands sur quelques dizaines de kilomètres sans nécessairement les consommer, ou en le faisant sans altérer leur capacité de germination. Les cours d'eau, quand ils coulent dans la bonne direction, sont également d'excellents candidats. Enfin on ne peut exclure que l'homme, qui progressait vers le nord d'une façon assez parallèle à celle de *Quercus*, ait emporté des réserves de glands - on sait qu'en période de disette il s'en est nourri - ou des branches porteuses de fruits pour construire des huttes.

L'étude de l'ADN nucléaire s'est révélée aussi instructive que celle l'ADN chloroplastique. Nous nous attendions à trouver une grande diversité de génomes nucléaires puisque les trois populations initiales, isolées les unes des autres depuis 100 000 ans, étaient très différentes et qu'elles avaient subi une dispersion composite conservant leur variabilité initiale. Or, nous avons au contraire constaté une extraordinaire homogénéité génétique des forêts depuis l'Espagne jusqu'à la Russie<sup>10</sup> du moins pour les gènes dits neutres, c'est-à-dire sans rôle adaptatif particulier.

Nous avons étudié la variabilité de seize de ces gènes à l'échelle du continent, et les résultats ont été chaque fois quasi identiques.

### Flux de pollen

Les différences génétiques, pour ces seize marqueurs, sont très faibles d'une forêt à l'autre, même quand celles-ci sont éloignées. Elles ne représentent que 2,5 % de la diversité totale, c'est-à-dire de l'ensemble des variations génétiques mesurées à l'échelle du continent. En d'autres termes, la diversité réside essentiellement dans les différences entre arbres et à l'intérieur d'une forêt. Comment expliquer cette observation ? Il faut prendre en compte le rôle des flux de pollen. Si ces derniers se sont rapidement amplifiés au cours du processus de reconquête, ils ont pu conduire à homogénéiser les forêts entre elles, un phénomène favorisé par les très grandes surfaces qu'occupaient les chênaies, de façon continue ou discontinue. Rappelons qu'un chêne émet plusieurs millions de grains de pollen chaque année, et que ces petites sphères de 25 µm pour 18 ng sont dispersées par le vent dans un rayon de plusieurs kilomètres. Nous avons testé cette hypothèse par des études expérimentales de dispersion de pollen et des recherches en paternité dans les peuplements de chêne : elles ont confirmé la plausibilité d'une uniformisation génétique par le pollen à l'échelle du continent.

L'étonnante homogénéité du génome nucléaire souffre cependant d'importantes exceptions. Si l'on s'intéresse uniquement aux gènes dits d'adaptation, c'est-à-dire aux gènes portant sur des caractères soumis à la sélection naturelle tels que la vitesse de croissance ou la date d'éclosion des bourgeons, on observe l'exact contraire de ce qui se passe avec les gènes neutres. Dans ce cas, les différences entre forêts représentent 40 % de la diversité totale, contre 2,5 % pour les gènes neutres : l'hétérogénéité devient donc très forte<sup>11</sup>. De plus, les variations géographiques de ces caractères suivent des lignes tout à fait différentes des tracés nord/sud que nous avons rencontrés avec les gènes chloroplastiques. La zonation qui s'établit pour les gènes d'adaptation suit les changements d'altitude et de latitude, traduisant le fait que les pressions de sélection naturelle de chaque milieu déterminent strictement la diversité de ces gènes et que les flux de pollen sont impuissants à rétablir l'homogénéité face aux pressions de l'environnement. Cette dernière remarque a une grande importance sur le plan sylvicole, puisque les gènes d'adaptation sont naturellement ceux qui intéressent les forestiers. Enfin, l'étude de l'ADN nous a révélé une remarquable stratégie utilisée par les chênes pour favoriser leur dissémination. Tout se passe comme si certaines espèces pouvaient se mettre à « coopérer » pour conquérir de nouveaux milieux : il y a, en effet, une sorte de « travail d'équipe » entre quatre espèces

<sup>10</sup> A. Zanetto, A. Kremer, *Heredity*, 75, 506, 1996.

<sup>11</sup> A. Kremer *et al.* *Range Wide Variation of Molecular Diversity and Phenotypic Variability in European Oaks*. In Proceedings of the Symposium on Forest Genetics, Trinity College, Dublin, Published by Coford (National Council for Forest Research and Development), ISBN 1 902696 02 6, 1999.

principales : *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pyrenaica* et *Q. pubescens* (respectivement chênes sessile, pédonculé, tauzin et pubescent). Cette découverte est venue de l'observation suivante : curieusement, à chaque fois que ces espèces coexistaient dans une forêt, elles partageaient le même génome chloroplastique. À moins d'imaginer qu'elles se soient différenciées toutes les quatre à partir d'ancêtres communs un très grand nombre de fois dans beaucoup de forêts différentes, il ne pouvait y avoir qu'une explication au phénomène : l'existence d'hybridation récurrentes et unidirectionnelles.

Les choses se passent à peu près ainsi. On sait que, contrairement aux animaux, les plantes s'hybrident couramment entre espèces d'un même genre, et les chênes n'échappent pas à cette règle. Notons au passage que la vision selon laquelle deux individus appartiennent à la même espèce quand leur croisement est fécond ne vaut pas ici. Il y a donc un important brassage de gènes entre les différentes espèces, et ce mécanisme permet à certaines d'entre elles, moins pionnières, de conquérir de nouveaux milieux en s'immisçant dans le génome d'autres grâce à des capacités pollinisatrices supérieures. Supposons, par exemple, qu'une espèce A s'hybride avec une espèce B pour former un hybride AB. Si le pollen de l'espèce A lui procure un avantage suffisant pour féconder à nouveau l'hybride AB, et que le processus se renouvelle pendant plusieurs générations, l'espèce A va se régénérer rapidement en utilisant les peuplements de B, même si cette dernière est l'espèce la plus pionnière. C'est précisément ce processus qui est à l'œuvre entre *Q. petraea* (le chêne sessile) et *Q. robur* (le chêne pédonculé) : ce dernier se répand facilement dans les milieux ouverts, alors que le premier reste spontanément cantonné à la forêt. La capacité du chêne sessile à polliniser préférentiellement son homologue pédonculé lui offre donc une formidable opportunité d'accéder à des milieux normalement hors de sa portée. Plus généralement, chacun des quatre membres de cette équipe possède une certaine spécialisation écologique (*Q. robur* dans les sols humides, *Q. petraea* dans les sols secs, *Q. pyrenaica* dans les sols acides et *Q. pubescens* dans les sols calcaires) et peut jouer le rôle de « tête de pont » dont, au bout du compte, profiteront tous les autres.

### Espèces opportunistes

L'image des espèces majeures des chênaies françaises et européennes qui se dégage de cette vaste investigation est donc celle d'arbres capables de coloniser à la moindre opportunité des espaces nouveaux. Leurs formidables facultés de dispersion (migration par sauts de puce, puissants flux de pollen, hybridation interspécifique et partage des rôles très original) sont sans doute le résultat des pressions de sélection générées par les cycles migration-extinction consécutifs aux changements climatiques du quaternaire.

Qu'en déduire pour les décennies à venir ? On peut s'attendre à ce que les mécanismes précédemment décrits soient particulièrement actifs sous l'effet de changements climatiques. Et, dans le scénario d'une migration des chênaies vers le nord et de leur retrait dans le sud, il y a tout lieu de croire que l'hybridation entre chênes des zones tempérées et des zones méditerranéennes jouera un rôle déterminant dans l'adaptation de ces espèces. L'histoire des derniers millénaires penche donc en faveur d'une redistribution géographique des espèces et de leurs hybrides en réponse aux changements climatiques annoncés ■