

Évolution adaptative des chênes et changement climatique

Par Antoine KREMER

UMR Biodiversité, Gènes et Communautés de l'INRAE - Université de Bordeaux

Cet article met l'accent sur les mécanismes évolutifs à l'œuvre dans les peuplements forestiers, qui pourraient contribuer à leur adaptation au changement climatique en cours, dans le contexte de leur renouvellement par régénération naturelle. En prenant pour exemple les chênes, il s'appuie sur les connaissances acquises sur les trajectoires historiques, à différentes échelles de temps, qui ont modulé les réponses des arbres à des crises écologiques antérieures. Il s'attache ensuite à décrire les mécanismes de sélection naturelle et d'introgression adaptative, qui façonnent l'adaptation à l'évolution climatique en cours. Enfin, dans un dernier paragraphe sont évoqués les enseignements qui peuvent être tirés de cette analyse en matière de gestion et de sylviculture.

Introduction

Le dérèglement climatique actuel interroge sur les capacités d'adaptation des forêts à ces changements environnementaux. L'évolution biologique, au sens darwinien du terme, peut-elle suivre l'évolution climatique en cours ? Une des contraintes évolutives le plus souvent évoquée chez les arbres, est leur longueur de génération qui pourrait ralentir leur évolution génétique. Les nombreux exemples de dépérissement consécutifs à des sécheresses répétées récentes sont autant d'illustrations des défis adaptatifs que soulève l'évolution climatique et auxquels les gestionnaires forestiers sont confrontés (Brodrigg *et al.*, 2020). Les réponses à ces questions font appel aux mécanismes évolutifs propres aux arbres qui ont façonné leur histoire et leurs réponses aux multiples sollicitations environnementales. Le recours aux enseignements tirés des connaissances de la biologie évolutive des arbres tient une place centrale dans ce débat (Hipp *et al.*, 2020). Que nous apprennent les trajectoires passées ? Comment les espèces forestières ont-elles réagi aux crises écologiques antérieures ? Peut-on en tirer des conclusions sur l'évolution actuelle en cours ? Les recherches récentes en génétique des populations et en biologie évolutive des peuplements forestiers ont permis d'appréhender les mécanismes génétiques, démographiques et écologiques, à différentes échelles de temps, qui ont modulé leur évolution et qui sont bien évidemment actifs dans le contexte actuel (Kremer et Hipp, 2020 ; Kremer *et al.*, 2010). Au-delà de ce regard rétrospectif, les défis présents incitent à en tirer des enseignements relatifs à la gestion forestière permettant de stimuler ces mécanismes. Peut-on accélérer l'évolution biologique des peuplements forestiers lors des interventions sylvicoles ? Cet article, en prenant pour exemple les chênes tempérés, aborde donc résolument la question de l'adaptation darwinienne par maintien des peuplements en place et régénération naturelle, en tirant bénéfice

des processus évolutifs des arbres, en complément des transferts de populations par plantation évoqués par ailleurs dans ce numéro spécial.

Les leçons de l'histoire

La plupart des espèces ligneuses forestières, notamment les chênes blancs (chêne sessile, chêne pédonculé, chêne pubescent, chêne tauzin) tels que nous les connaissons aujourd'hui, sont présentes sur notre continent depuis la fin de l'ère tertiaire (Leroy *et al.*, 2017). Elles ont connu au cours de leur histoire des changements climatiques de grande ampleur, notamment au cours des cycles glaciaires interglaciaires (Rull, 2020). Que nous apprend leur évolution au cours de ces changements ? Le refroidissement climatique qui caractérise la transition entre l'ère tertiaire et quaternaire, et notamment la mise en place des tout premiers cycles glaciaires s'est accompagné de l'extinction de nombreuses espèces forestières (Svenning, 2003). Les cycles glaciaires interglaciaires les plus récents n'ont connu que peu d'extinction d'arbres (Magri *et al.*, 2017). En particulier la période de réchauffement postglaciaire actuelle, qui a démarré il y a plus de 15 000 ans, ne s'est pas soldée que par un nombre très limité de disparitions d'espèces ligneuses en Europe. L'interprétation de ces données est que les premiers cycles glaciaires interglaciaires ont généré un véritable tri sélectif en faveur des espèces les plus résilientes aux alternances climatiques, capables de recoloniser rapidement les espaces libérés par le réchauffement et de s'y adapter (Dynesius et Jansson, 2000). Les résultats en génétique des populations mentionnant le maintien de diversité génétique élevée en dépit des variations démographiques de grande ampleur (expansion rétraction de populations en réponse aux cycles glaciaires interglaciaires) corroborent la résilience des espèces actuelles (Milesi *et al.*, 2023; Petit *et al.*, 2003). En complément

aux trajectoires évolutives sur le temps très long, les dynamiques évolutives postérieures à des crises climatiques plus récentes, traduisent également les capacités de récupération. On peut citer à cet égard les sécheresses extrêmes qui ont eu lieu au siècle dernier (1921, fin des années 1940, 1976 notamment), qui ont généralement été suivies de dépérissements, mais dont les peuplements affectés se sont depuis reconstitués (Delatour, 1983). Un examen détaillé de ces événements montre que les mortalités sont rarement totales, et que les peuplements se sont reconstitués à partir des arbres survivants à ces crises. En résumé, l'histoire évolutive sur différentes échelles de temps suggère des capacités de résilience réelles, qui interrogent sur leur efficacité à l'époque contemporaine. Quels ont été les mécanismes opérant durant ces périodes passées et peuvent-ils contribuer aujourd'hui à l'adaptation des arbres au changement climatique en cours ?

La sélection naturelle

Il peut paraître trivial d'évoquer la sélection naturelle comme mécanisme d'évolution adaptative des arbres. Mais l'évocation des particularités de la sélection naturelle inhérentes aux arbres suffit pour en démontrer l'efficacité dans des peuplements forestiers renouvelés par régénération naturelle. C'est lors de la phase de renouvellement d'un peuplement que s'opèrent les changements génétiques au niveau populationnel qui conditionnent l'évolution du peuplement, par tri sélectif des semis les mieux adaptés. La plupart des espèces forestières actuelles sont en effet régénérées par voie naturelle, par croisements « libres » entre les arbres adultes constituant les peuplements forestiers. Les semis, résultant de ces croisements, se développent librement pendant une période juvénile qui peut durer jusqu'à une quinzaine d'années avant la première intervention humaine (Jarret, 2004). Durant cette période juvénile, le succès des semis dépend de leurs capacités à mobiliser les ressources disponibles (eau, éléments minéraux) et à échapper aux différents prédateurs (vertébrés, insectes, champignons...) par rapport à leurs voisins directs. L'efficacité de ce tri sélectif en termes d'adaptation, c'est-à-dire les différences génétiques entre les deux générations, entre les semis survivants et leurs parents, dépend principalement de trois facteurs (Walsh et Lynch, 2018) :

- la diversité du pool génétique constitué par les parents ;
- l'intensité de sélection, caractérisé par le taux de sélection (le rapport entre l'effectif des semis survivants et l'effectif des semis lors de l'ensemencement) ;
- le contrôle génétique des propriétés phénotypiques contribuant à la survie.

Dans le jargon généticien, la combinaison de ces trois composantes désigne le « potentiel adaptatif » d'une population : chacune de ces composantes contribue positivement à l'augmenter. Trois décennies de recherche en génétique forestière ont apporté des connaissances essentielles sur ces composantes, qui suggèrent un potentiel adaptatif considérable au sein

des peuplements de chênes. En premier lieu, il convient de citer leur niveau très élevé de diversité génétique, maintenu grâce notamment à leur dynamiques démographiques (Gailing *et al.*, 2021 ; Plomion *et al.*, 2018). Tout nouveau variant génétique, contribuant à la diversité, est généré par un événement mutationnel et son destin dépend principalement de la taille de la population au sein de laquelle il est né. Si cette taille est faible, le nouveau variant a de fortes chances de disparaître. Or les arbres maintiennent des tailles de populations élevées, grâce notamment aux échanges de gènes par pollen, intenses et à longue distance (Kremer *et al.*, 2012). L'enrichissement en diversité génétique est donc continu au cours de l'histoire et on note également peu d'érosion de la diversité lors de la migration des espèces, entre les extrémités actuelles de leurs aires naturelles. En second lieu, l'intensité de sélection est également très élevée. Dans le cas particulier de régénération naturelle du chêne sessile ou pédonculé, plus de 95 % des semis sont éliminés principalement par sélection naturelle au cours de la phase juvénile. À titre d'illustration, la densité de semis de chênes peut varier de 100 000 à 1 million à l'hectare, alors que ne subsistent qu'une dizaine de milliers à l'issue de la phase juvénile (Jarret, 2004). Enfin, concernant la troisième composante, les résultats issus de travaux menés en génétique quantitative montrent que les principaux caractères phénotypiques contribuant à la valeur adaptative d'un semis sont héréditaires en peuplements naturels (Alexandre *et al.*, 2019). En résumé, ces résultats expérimentaux relatifs aux composantes du « potentiel adaptatif » des chênes traduisent de réelles potentialités d'évolution génétique en une seule génération. On ne peut cependant affirmer que l'ampleur des changements génétiques attendus au vu du potentiel adaptatif des chênes pourrait compenser l'inertie évolutive générée par les longueurs de générations. Une métaphore empruntée au sport illustre de manière plus démonstrative la course engagée par l'évolution génétique pour suivre l'évolution climatique : les foulées (générations) sont peu nombreuses, mais l'ampleur de chaque foulée peut être considérable.

Ces prédictions ont récemment été confirmées par des résultats expérimentaux issus de suivis génétiques temporels conduits dans des forêts de chêne sessile lors de transition climatique entre la période froide sévissant à la fin du Petit Âge Glaciaire (1670-1850) et le réchauffement au début de l'Anthropocène (1850-2000). L'analyse des variations génétiques au niveau du génome et au niveau des phénotypes, conduites à ces échelles de temps, a mis en évidence des changements significatifs, lors de cette transition (Caignard *et al.*, 2024 ; Saleh *et al.*, 2022).

L'introgession adaptative

Les chênes européens regroupent une trentaine d'espèces, dont le plus grand nombre est présent en région méditerranéenne. Elles colonisent des milieux écologiques différents variant selon des gradients hydrique, climatique, ou minéral. Plusieurs d'entre elles, notamment les chênes blancs (chêne sessile, chêne pédonculé, chêne pubescent, chêne tauzin...)

sont interfécondes et s'hybrident librement entre elles quand elles occupent les mêmes forêts (Lepais et Gerber, 2011). L'analyse comparative du génome des espèces interfécondes montre qu'elles ont hérité au cours de leur histoire une portion, certes réduite, de gènes venant de leurs voisines avec lesquelles elles ont échangé des gènes et ont co-évolué (Leroy *et al.*, 2020b). On parle dès lors d'introgression d'une espèce X (donneuse) dans une espèce Y (réceptrice). Le processus d'introgression nécessite une première génération d'hybridation entre les deux espèces, suivie de plusieurs générations de rétrocroisements (croisement entre l'hybride X*Y avec une des espèces parentales). On peut dès lors s'interroger si les gènes introgressés depuis l'espèce donneuse confèrent à l'espèce réceptrice une meilleure adaptation aux conditions de milieu propice à l'espèce donneuse. Dans ce cas l'introgression devient adaptative dans l'espèce réceptrice (Suarez-Gonzalez *et al.*, 2018).

Un exemple d'introgression adaptative qui nous est familier, est celui de l'introgression de gènes de l'homme de Néandertal dans le génome de l'homme moderne. Même si cette introgression demeure faible, nous savons aujourd'hui qu'elle a contribué à une meilleure adaptation de l'homme moderne venant d'Afrique aux conditions environnementales sévissant en Europe (Reilly *et al.*, 2022). Dans le cas des chênes, de nombreux exemples au sein de différentes sections botaniques ont mis en évidence la réalité de l'introgression (Lazic *et al.*, 2021), mais la nature adaptative a pour l'instant été peu explorée et fait aujourd'hui l'objet de travaux intensifs en génomique et en écologie. Dans le cas particulier du couple chêne sessile-chêne pédonculé, nous avons pu mettre en évidence l'introgression du chêne pédonculé dans les populations d'altitude du chêne sessile dans les Pyrénées (Leroy *et al.*, 2020a). On sait que le chêne pédonculé manifeste une meilleure résistance au froid que le chêne sessile, dont témoigne sa présence dans des régions plus septentrionales. Dans cet exemple, l'introgression a conféré une meilleure adaptation au froid au chêne sessile en altitude dans les Pyrénées. Dans une étude plus détaillée portant sur deux espèces asiatiques (*Quercus acutissima* - *Q. variabilis*), nous avons pu montrer que l'introgression était très répandue, et qu'elle dépendait des conditions écologiques : les mêmes régions génomiques introgressées se retrouvent sur des conditions de milieu identiques, renforçant l'hypothèse d'introgression adaptative dans ce cas (Fu *et al.*, 2022).

Dans le contexte du changement climatique, l'introgression adaptative est sans doute déjà à l'œuvre dans les peuplements mixtes de chênes et notamment dans ceux qui associent chênes tempérés (chêne sessile, chêne pédonculé) et chênes à tempérament méditerranéen (chêne pubescent, chêne tauzin). Le chêne pubescent est présent sur plus de la moitié méridionale de notre territoire et s'hybride fréquemment avec le chêne sessile, mais aussi avec le chêne pédonculé (Timbal et Aussenac, 1996). Même si le processus d'introgression nécessite une durée relativement longue (plusieurs générations) au regard de la temporalité des changements climatiques, les peuplements mixtes en place aujourd'hui, sont eux-mêmes déjà introgressés et

constituent de ce fait un pool génétique sur lequel la sélection naturelle peut trier les arbres les plus adaptés. Les dynamiques de migration, elles-mêmes stimulées par le réchauffement, auront tendance à accroître la mixité (tempéré-méditerranéen) des peuplements.

Enseignements pour la gestion

L'examen des mécanismes évolutifs de nature adaptative, passés et actuels, à l'œuvre dans les peuplements renouvelés par régénération naturelle permet d'identifier plusieurs leviers d'action du sylviculteur susceptibles d'améliorer leur efficacité.

La temporalité

L'évolution darwinienne s'incrémente au pas de la génération : les changements génétiques au niveau populationnel ne se concrétisent que lors de la création d'une nouvelle génération. Or les durées actuelles de génération dans les peuplements forestiers ne sont pas les délais de première fructification, mais les délais de rotation, correspondant à l'âge des semenciers lors de l'ensemencement de la génération suivante, soit au moins 150 ans dans le cas des chênes (Jarret, 2004). Ces délais génèrent une inertie évolutive, amplifiée par la maladaptation des vieux semenciers, qui ont été sélectionnés sous d'autres conditions écologiques que celles prévalant actuellement. Nos travaux d'évolution génétique, qui ont été conduits rétrospectivement lors de la transition climatique entre le Petit Âge Glaciaire et l'Anthropocène, ont clairement mis en évidence des trajectoires adaptatives différentes entre les arbres nés pendant la période froide et ceux nés durant le réchauffement de l'Anthropocène (Caignard *et al.*, 2024 ; Saleh *et al.*, 2021). Le renouvellement à partir d'un pool génétique très ancien peut donc constituer un frein à l'évolution adaptative au réchauffement en cours. Ces résultats militent en faveur d'un renouvellement plus rapide des chênaies, à partir de semenciers plus jeunes.

Le potentiel adaptatif

Trois composantes contribuent au potentiel adaptatif d'une population (voir le paragraphe « La sélection naturelle » : diversité, intensité de sélection, hérédité). Seule l'intensité de sélection peut être modulée de manière significative par l'action du sylviculteur. La diversité génétique est une propriété de la population, héritée de son histoire. Elle s'est progressivement constituée sous l'action de la mutation et enrichie par les flux de gènes (intra et interspécifique). Sauf à étoffer la diversité par apport extérieur (semis ou plantation artificielle complémentaire), la diversité n'est pas modulable par l'action humaine lors de la régénération. On peut cependant recommander au sylviculteur de conduire la régénération lors d'une année de bonne floraison de manière à maintenir le niveau de diversité préexistant. L'hérédité des caractères contribuant à la valeur adaptative est également une propriété génétique de la population, héritée de son histoire, et donc non façonnable par le sylviculteur.

L'intensité de sélection peut par contre être augmentée par la sylviculture, en amplifiant la densité de semis, et en allongeant la phase juvénile, c'est-à-dire la durée pendant laquelle s'exerce la sélection naturelle avant la première opération de nettoyage ou la première éclaircie. La densité de semis peut être accrue en cumulant plusieurs années de fructification lors de l'ensemencement, en sylviculture régulière ou irrégulière. Une intensité de sélection plus élevée conduira à des changements adaptatifs plus importants.

La composition des peuplements

Le paragraphe sur l'introgession adaptative conduit tout naturellement à recommander le maintien de la mixité des peuplements lors des éclaircies, et lors de la régénération naturelle. La mixité enrichit d'une part la diversité génétique des espèces et elle favorise d'autre part l'échange de gènes à intérêt adaptatif entre espèces. Une manière d'accélérer l'introgession par la sylviculture serait de favoriser dans les éclaircies les arbres dont le taux d'introgession est élevé. On dispose effectivement de marqueurs génomiques diagnostiques qui permettent par génotypage de mesurer ce taux sur chaque arbre, à un coût relativement modique (Kremer *et al.*, 2024). On pourrait donc prendre en compte ces données en plus des observations phénotypiques pour décider des arbres qui seraient maintenus lors des opérations d'éclaircie. *A fortiori*, une telle méthode serait recommandée lors du choix des semenciers avant les coupes d'ensemencement.

Conclusion

Jusqu'à une date récente encore, l'évolution biologique des arbres dans le contexte du changement climatique était rarement invoquée pour en inférer des règles de gestion adaptative. Les travaux menés sur les chênes ont montré que cette évolution pouvait répondre relativement rapidement aux sollicitations du milieu. Les principaux mécanismes d'évolution, rappelés dans cette contribution, sont évoqués de manière très générique même s'ils font référence aux chênes, sur lesquels ils ont fait l'objet de travaux très intensifs. Si le changement climatique constitue effectivement un facteur sélectif très prégnant, quelle que soit l'espèce considérée, le tempo de l'évolution adaptative qui en découle variera selon les contextes démographiques, les sylvicultures et les méthodes de régénérations employées pour chaque espèce. L'exemple des chênes traité ici constitue un cadre assez général correspondant à toutes les espèces grégaires, à large taille de population, couvrant une aire de distribution relativement continue (chênes, hêtre, épicéa, pin maritime, sapins...) et renouvelées par régénération naturelle. Les espèces caractérisées par de petites tailles de populations, plus isolées génétiquement par rapport à leurs voisines, peuvent être sujettes à des effets de dérive génétique, dont l'issue peut être plus aléatoire. Enfin, l'introgession adaptative, particulièrement étudiée chez les chênes aujourd'hui, est sans doute à l'œuvre également dans d'autres genres d'arbres forestiers, pour lesquels il existe également des espèces

à tempérament méditerranéen s'hybridant avec leur congénères tempérés (sapins, pins, épicéas...).

Bibliographie

- ALEXANDRE H., TRUFFAUT L., DUCOUSSO A., LOUVET J. M., NEPVEU G., TORRES-RUIZ J. M., LAGANE F., FIRMAT C., MUSCH B., DELZON S. & KREMER A. (2019), "In situ estimation of genetic variation of functional and ecological traits in *Q. petraea* and *Q. robur*", *Tree Genetics & Genomes*, 16, p. 32.
- BRODRIBB T. J., POWERS J., COCHARD H. & CHOAT B. (2020), "Hanging by a thread? Forests and drought", *Science*, 368, pp. 261-266.
- CAIGNARD T., TRUFFAUT L., DELZON S., DENCAUSSE B., LECACHEUX L., TORRES-RUIZ J. M. & KREMER, A. (2024), "Fluctuating selection and rapid evolution of oaks during recent climatic transitions", *Plants People & Planet*, 6, pp. 221-237.
- DELATOUR C. (1983), « Les dépérissements de chênes en Europe », *Revue Forestière Française*, 35, pp. 265-282.
- DYNESIUS M. & JANSSON R. (2000), "Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, pp. 9115-9120.
- FU R. R., ZHU Y. X., LIU Y., FENG Y., LU R. S., LI Y., LI P., KREMER A., LASCOUX M. & CHEN J. (2022), "Genome-wide analyses of introgression between two sympatric Asian oak species", *Nature Ecology & Evolution*, 6, 7, pp. 924-935
- GAILING O., HIPPA A. L., PLOMION C. & CARLSON J. E. (2021), "Oak population genomics", in RAJORA O. (ed.), *Population Genomics*, Springer.
- HIPPA A. L., MANOS P. S. & CAVENDER-BARES J. (2020), "Ascent of oaks", *Scientific American*, 323, pp. 42-49.
- JARRET P. (2004), *Chênaie atlantique*, Paris, Lavoisier.
- KREMER A., DELCAMP A., LESUR I., WAGNER S., RELLSTAB C., GUICHOUX E. & LEROY T. (2024), "Whole-genome screening for near-diagnostic genetic markers for white oak species identification in Europe", *Annals of Forest Science*, in press.
- KREMER A. & HIPPA A. L. (2020), "Oaks: an evolutionary success story", *New Phytologist*, 226, pp. 987-2011.
- KREMER A., LE CORRE V., PETIT R. J., DUCOUSSO A. & PALUMBI S. R. (2010), "Historical and contemporary dynamics of adaptive differentiation in European oaks" in DE WOODY J.A., BICKHAM J.W., MICHLER C.H., NICHOLS K.M., RHODES O.E., WOESTE K.E. (eds.), *Molecular approaches in natural resource conservation and management*, Cambridge University Press, pp. 101-122.
- KREMER A., RONCE O., ROBLEDO-ARNUNCIO J. J., GUILLAUME F., BOHRER G., NATHAN R., BRIDLE J. R., GOMULKIEWICZ R., KLEIN E. K., RITLAND K., KUPARINEN A., GERBER S. & SCHUELER S. (2012), "Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change", *Ecology Letters*, 15, pp. 378-392.
- LAZIC D., HIPPA A. L., CARLSON J. E. & GAILING O. (2021), "Use of genomic resources to assess adaptive divergence and introgression in oaks", *Forests*, 12, p. 690.
- LEPAIS O. & GERBER S. (2011), "Reproductive patterns shape introgression dynamics and species succession within the European white oak species complex", *Evolution*, 65, pp. 156-170.
- 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.

MAGRI D., DI RITA F., ARANBARRI J., FLETCHER W. & GONZALEZ-SAMPERIZ P. (2017), “Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: Timing and trends”, *Quaternary Science Reviews*, 163, pp. 23-55.

MILESI P., KASTALLY C., DAUPHIN B., CERVANTES S., BAGNOLI F., BUDDE K. B., CAVERS S., FADY B., FAIVRE-RAMPANT P., GONZALEZ-MARTINEZ S. C., GRIVET D., GUGERLI F., JORGE V., LESUR-KUPIN I., OJEDA D. I., OLSSON S., OPGENOORTH L., PINOSIO S., PLOMION C., RELLSTAB C., ROGIER O., SCALABRIN S., SCOTTI I., VENDRAMIN G. G., WESTERGREN M., LASCOUX M., GENTREECONSORTIUM&PYHÄJÄRVIT.(2023), “Resilience of genetic diversity in forest trees over the Quaternary”, *BioRxiv*, <https://doi.org/10.1101/2023.01.05.522822>

PETIT R. J., AGUINAGALDE I., DE BEAULIEU J. L., BITTKAU C., BREWER S., CHEDDADI R., ENNOS R., FINESCHI S., GRIVET D., LASCOUX M., MOHANTY A., MÜLLER-STARCK G. M., DEMESURE-MUSCH B., PALMÉ A., MARTÍN J. P., RENDELL S. & VENDRAMIN G. G. (2003), “Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity”, *Science*, 300, pp. 1563-1565.

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., LEPLÉ, 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., MADOUÏ M. A., MANGENOT S., MARCHAL C., MAUMUS F., MERCIER J., MICHOTÉY 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. & SALSE J. (2018), “Oak genome reveals facets of long lifespan”, *Nature Plants*, 4, pp. 440-452.

REILLY P. F., TJAHDIA, MILLER S. L., AKEY J. M. & TUCCI S. (2022), “The contribution of Neanderthal introgression to modern human traits”, *Current Biology*, 32, pp. R970-R983.

RULL V. (2020), *Quaternary ecology, evolution and biogeographic*, Academic Press.

SALEH D., CHEN J., LEPLÉ J. C., LEROY T., TRUFFAUT L., DENCAUSSE B., LALANNE C., LABADIE K., LESUR I., BERT D., LAGANE F., MORNEAU F., AURY J. M., PLOMION C., LASCOUX M. & KREMER A. (2022), “Genome-wide evolutionary response of European oaks during the Anthropocene”, *Evolution Letters*, 6, pp. 4-20.

SUAREZ-GONZALEZ A., LEXER C. & CRONK Q. C. B. (2018), “Adaptive introgression: a plant perspective”, *Biology Letters*, 14, pp. 20170688.

SVENNING J. C. (2003), “Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora”, *Ecology Letters*, 6, pp. 646-653.

TIMBAL J. & AUSSENAC G. (1996), “An overview of ecology and silviculture of indigenous oaks in France”, *Annals of Forest Science*, 53, pp. 649-661.

WALSH B. & LYNCH M. (2018), *Evolution and selection of quantitative traits*, Oxford, Oxford University Press.