

## **Université Toulouse III – Paul Sabatier**

Master BI/BEE – Mention Bioinformatique et Génomique  
Environnementale

# **Admixture et spéciation : Perspectives génomiques sur le rôle du flux de gènes dans la diversification des espèces**

Florent LE QUELLEC

Revue scientifique dans le cadre de l'UE *Communication scientifique – MG2E*

Année universitaire 2025–2026



Licence **Creative Commons BY-NC 4.0**

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>

## Résumé

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Cadre théorique : spéciation et admixture</b>	<b>3</b>
2.1	Définitions et modèles classiques de la spéciation . . . . .	3
2.2	L'admixture comme processus évolutif . . . . .	5
2.3	Apports récents de la génomique et de la bio-informatique . . . . .	5
<b>3</b>	<b>Étude de cas : l'admixture chez les canidés nord-américains</b>	<b>7</b>
3.1	Contexte et problématique . . . . .	7
3.2	Données et approches utilisées (VILAÇA et al. 2023) . . . . .	7
3.3	Résultats principaux . . . . .	8
3.4	Portée des résultats . . . . .	8
<b>4</b>	<b>Comparaisons avec d'autres systèmes biologiques</b>	<b>8</b>
4.1	Admixture chez les humains et Néandertaliens . . . . .	8
4.2	Flux de gènes et diversification chez les plantes . . . . .	9
<b>5</b>	<b>Apports et limites des approches génomiques</b>	<b>9</b>
5.1	Forces : puissance de résolution, datation fine, reconstruction historique	9
5.2	Limites : couverture, échantillonnage, interprétation des signaux . . . . .	10
5.3	Pistes futures : ADN ancien, intégration éco-évo, modélisation avancée	11
<b>6</b>	<b>Synthèse et perspectives</b>	<b>11</b>

# 1 Introduction

Depuis 1859, avec la publication de L'Origine des espèces, le monde de la biologie et de l'écologie a été profondément bouleversé par les travaux du naturaliste anglais Charles Darwin, qui proposa la théorie de l'évolution selon laquelle les espèces actuelles ont évolué au cours du temps à partir d'ancêtres communs (DARWIN 1859). Un siècle plus tard, en 1953, la découverte de la structure de l'ADN par Rosalind Franklin, James Watson et Francis Crick a transformé notre compréhension du vivant, en reliant la génétique aux principes darwiniens (WATSON et CRICK 1953). Cette révolution biologique a profondément modifié notre vision de la spéciation, en révélant que le flux génétique peut être à la fois un frein à la divergence des populations et un moteur de diversification, selon les contextes écologiques et évolutifs.

Il est important, avant d'aller plus loin, de comprendre cette notion de spéciation. Le terme apparaît pour la première fois en 1906 dans l'article Factors of Species-Formation rédigé par O. F. Cook, qui définit la spéciation comme le processus par lequel de nouvelles espèces se forment à partir d'ancêtres communs. Cook souligne que ce processus repose sur l'apparition de mécanismes en particulier environnementale conduisant à un isolement reproductif, autrement dit à l'interruption du flux de gènes entre populations (Cook 1906).

Cependant, l'utilisation de la génomique montre que cette définition n'est pas tout à fait exacte. En effet, de nombreuses études mettent en évidence des phénomènes d'admixture entre espèces. L'admixture n'est rien d'autre qu'un flux de gènes, ce qui implique donc des reproductions entre des groupes censés être reproductivement isolés selon la définition de Cook.

Comprendre la façon dont le flux de gènes influence la spéciation constitue aujourd'hui un enjeu central en biologie évolutive, car il permet de mieux appréhender les mécanismes à l'origine de la diversification du vivant et de redéfinir les limites entre espèces. Cette revue cherche ainsi à comprendre dans quelle mesure l'admixture, c'est-à-dire le flux de gènes entre lignées divergentes, constitue un frein ou un moteur de la spéciation.

Nous présenterons d'abord les concepts fondamentaux liés à la spéciation et à l'admixture, avant d'analyser le cas d'étude de l'article choisi portant sur les canidés nord-américains, puis nous élargirons la réflexion à d'autres systèmes biologiques et aux apports récents de la bioinformatique, en particulier de la génomique.

## 2 Cadre théorique : spéciation et admixture

### 2.1 Définitions et modèles classiques de la spéciation

La spéciation est une notion clé en écologie évolutive : elle désigne le mécanisme par lequel se forment de nouvelles espèces. Introduit en 1906 par O. F. Cook, le terme a connu depuis d'importantes évolutions conceptuelles. Cook proposait une définition essentiellement cladistique, c'est-à-dire qu'il concevait la spéciation comme la division d'une lignée ancestrale en deux lignées distinctes, généralement sous l'effet de facteurs extérieurs tels que des changements environnementaux (Cook 1906).

Environ trente ans plus tard, Theodosius Dobzhansky renouvelle profondément cette conception en réconciliant la théorie darwinienne de l'évolution et la génétique mendélienne. Il montre que la spéciation n'est pas un simple incident de l'évolution, mais un processus évolutif à part entière, résultant de l'accumulation de différences génétiques conduisant à l'isolement reproductif entre populations. Ainsi, la spéciation devient chez Dobzhansky une conséquence directe de l'évolution, pouvant être favorisée (mais non exclusivement causée) par des modifications de l'environnement (DOBZHANSKY 1951).

À la même période, Ernst Mayr propose une définition précise du terme espèce :

*“Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups.”*

Cette définition, encore largement utilisée aujourd'hui, a été complétée pour inclure la notion de descendance viable et féconde. Mayr introduit également le concept de spéciation allopatrique, selon lequel la formation de nouvelles espèces résulte d'un isolement géographique durable (MAYR 1942).

Ainsi, une distinction s'impose entre les différents modèles de spéciation :

- Spéciation allopatrique : elle repose sur un isolement géographique complet (séparation par une montagne, un rift, une mer, etc.), empêchant le flux de gènes entre les populations.
- Spéciation parapatérique : elle se produit entre des populations partiellement isolées, vivant dans des milieux aux conditions écologiques différentes. La sélection naturelle et la dérive génétique favorisent alors leur divergence malgré un flux génétique limité.

la notion de speciation se developpe encore, dans les années 60-80, les travaux sur la génomique avance, ce qui vient, modifier la vision des choses, on ne regarde non

plus le phénotype, mais on y rajoute en plus le génotype dans la spéciation. Avec les travaux de J. Maynard Smith, un met en avant une nouvelle forme de spéciation :

— La spéciation sympatrique : Sous des conditions spécifiques, la spéciation sympatrique est possible grâce à la sélection disruptive et à l'apparition d'isolements reproductifs dans un même espace géographique par polymorphisme génétique et comportemental.(MAYNARD SMITH 1966)

Parallèlement, le développement de la phylogénétique moléculaire a profondément transformé l'étude de l'évolution. L'analyse des séquences d'ADN permet désormais de reconstruire les relations évolutives entre espèces de façon quantitative. Les travaux pionniers de Joseph Felsenstein (FELSENSTEIN 1981) ont introduit des approches informatiques et statistiques fondées sur la vraisemblance, ouvrant la voie à une compréhension génomique de la divergence et de la spéciation.

Des travaux récents portant sur l'hybridation ont conduit à repenser la définition classique de la spéciation, en la rendant moins dépendante de la notion d'isolement reproductif strict. L'article de SCHUMER et al. (2018) illustre cette évolution en montrant la complexité du concept d'espèce et du processus de spéciation. Pour ces auteurs, la spéciation est un processus évolutif continu, au sein duquel des barrières reproductive partielles coexistent avec des échanges de gènes entre lignées. L'isolement reproductif n'est donc pas absolu, et l'hybridation fait partie intégrante de l'histoire évolutive des espèces. Les auteurs concluent que l'hybridation ne contredit pas la spéciation; au contraire, elle en révèle la nature dynamique et graduelle, dont les effets dépendent notamment du taux de recombinaison génétique au sein des génomes hybrides.

La synthèse de PEÑALBA et al. (2024), redéfinissent la spéciation comme un processus évolutif continu plutôt que comme un événement ponctuel. Les auteurs montrent que l'hybridation et l'admixture ne contredisent pas la spéciation, mais en constituent au contraire une composante dynamique. Le flux de gènes entre lignées divergentes peut tantôt ralentir la différenciation, tantôt favoriser l'émergence de nouvelles combinaisons adaptatives et même de nouvelles espèces. Ainsi, la spéciation est aujourd'hui perçue comme un continuum génomique, modulé par la sélection naturelle, la recombinaison et la structure du flux de gènes, où l'isolement reproductif est rarement absolu.

Ces avancées montrent que la spéciation n'est pas une rupture nette, mais un processus où la divergence évolutive peut coexister avec un certain flux de gènes. Dans cette optique, l'admixture émerge comme un mécanisme central, capable à la fois de freiner la différenciation et de stimuler l'innovation génétique.

## 2.2 L'admixture comme processus évolutif

Pour introduire la notion d'admixture, il est essentiel de comprendre celle de flux de gènes. Le flux de gènes se définit comme un échange d'allèles entre deux populations, généralement au sein d'une même espèce. Il contribue à maintenir la cohésion génétique entre populations en empêchant leur divergence.

L'admixture, quant à elle, désigne un flux de gènes entre des populations ou des espèces préalablement isolées. Ce phénomène se produit souvent dans des *zones hybrides*, c'est-à-dire des régions où deux espèces génétiquement proches entrent en contact et peuvent s'hybrider. Les hybrides issus de ces croisements sont le plus souvent stériles (incapables de transmettre leur génome) mais certains peuvent être viables et fertiles. Dans ce cas, ils participent au transfert de matériel génétique entre espèces, un processus appelé introgression. Lorsque les gènes introgressés confèrent un avantage sélectif, on parle alors d'introgression adaptative.

Un exemple bien documenté est celui de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) et de la souris d'Afrique du Nord (*Mus spretus*). L'étude de ORTH et al. (2002) met en évidence une introgression naturelle, bien que partielle, ayant permis le transfert d'un gène de résistance à certains pesticides vers des populations de souris domestiques. Si un tel processus d'admixture persiste sur de longues périodes, il peut conduire à la formation d'une nouvelle espèce hybride, un phénomène appelé spéciation hybridique (VILAÇA et al. 2023).

Les flux génétiques peuvent ainsi avoir deux conséquences majeures. D'une part, une homogénéisation des allèles entre populations, qui tend à réduire leur différenciation et constitue donc un frein à la spéciation. Par exemple, chez certaines espèces migratrices qui se reproduisent dans des zones communes, le brassage génétique important maintient une forte connectivité entre populations et empêche leur divergence. D'autre part, les flux génétiques peuvent être sources d'innovation génétique, en favorisant l'émergence de nouvelles combinaisons adaptatives et l'accroissement de la diversité génétique au sein des espèces. Cet effet, inverse de l'homogénéisation, agit alors comme un moteur de spéciation : les introgressions génétiques peuvent différencier suffisamment le génome des hybrides de celui des espèces parentales pour conduire à la formation de nouvelles lignées.

## 2.3 Apports récents de la génomique et de la bio-informatique

Les progrès de la génomique et de la bio-informatique ont profondément renouvelé notre compréhension des processus de spéciation et d'admixture. Les approches

modernes ne se limitent plus à la comparaison de quelques marqueurs moléculaires, mais exploitent désormais des génomes complets pour estimer à la fois la divergence évolutive et le flux de gènes entre populations. Ces analyses permettent d'identifier les régions du génome impliquées dans l'isolement reproductif, de détecter les signatures d'introgression et de quantifier l'intensité du flux génétique au cours du temps (SEEHAUSEN et al. 2014).

L'un des outils les plus utilisés pour mesurer l'admixture est la statistique D, ou test ABBA–BABA, initialement développé pour détecter l'introgression entre humains modernes et Néandertaliens. Ce test compare les fréquences d'allèles partagés entre quatre taxons pour inférer la présence d'un flux de gènes non explicable par la phylogénie seule. Une valeur significative de D indique une violation de la bifurcation stricte, et donc un événement d'admixture interspécifique (DURAND et al. 2011 ; GREEN et al. 2010). Des variantes récentes ( $f_4$ -ratio, f-branch) permettent d'estimer la proportion d'ascendance introgressée dans les génomes.

D'autres approches, comme les modèles de coalescence ou les méthodes basées sur la probabilité des histoires démographiques, permettent d'estimer la chronologie et l'intensité du flux de gènes. Parmi elles, MSMC2 (*Multiple Sequentially Markovian Coalescent*) reconstruit la variation du taux de coalescence au cours du temps à partir de génomes entiers, offrant une estimation fine du moment où les lignées ont cessé d'échanger des gènes (SCHIFFELS et DURBIN 2014). Cette approche a notamment permis d'identifier des épisodes anciens d'admixture entre espèces humaines et chez de nombreux vertébrés.

Les méthodes d'inférence bayésienne et de simulation sont également devenues essentielles pour tester des scénarios de spéciation. Les approches dites Approximate Bayesian Computation (ABC) permettent de comparer des modèles démographiques en simulant des jeux de données sous différentes hypothèses d'isolement ou de flux de gènes. L'intégration récente de l'apprentissage automatique, via des techniques comme ABC-Random Forest (ABC-RF), améliore la puissance et la robustesse de ces analyses (PUDLO et al. 2016 ; RAYNAL et al. 2019).

Ces outils, couplés à des approches de cartographie du génome et de détection de sélection (par exemple les statistiques  $F_{ST}$ ,  $d_{XY}$ , ou les analyses de déséquilibre de liaison), permettent aujourd'hui de visualiser la spéciation comme un mosaïque géométrique. Certaines régions du génome montrent une forte différenciation (souvent liées à des barrières reproductives) alors que d'autres restent perméables au flux de gènes. Cette vision, qualifiée de "continuum de spéciation", révèle la complexité du processus évolutif, combinant divergence, hybridation et sélection naturelle (KULMUNI et al. 2020 ; Roux et al. 2016).

En résumé, la génomique et la bio-informatique fournissent aujourd’hui les outils indispensables pour quantifier et visualiser le flux de gènes au cours de la spéciation. Elles permettent de dépasser les modèles conceptuels historiques en offrant une approche intégrée reliant structure du génome, histoire démographique et forces évolutives responsables de la diversification du vivant.

### 3 Étude de cas : l’admixture chez les canidés nord-américains

#### 3.1 Contexte et problématique

La phylogénie des canidés nord-américains, notamment celle des loups, coyotes et hybrides présumés, constitue un cas emblématique des difficultés à délimiter les espèces lorsque le flux de gènes persiste après la divergence. Depuis plusieurs décennies, la validité du statut spécifique du *loup de l’Est* (*Canis lycaon*) fait l’objet d’un débat intense : s’agit-il d’une espèce distincte, d’une sous-espèce du loup gris (*C. lupus*) ou d’un hybride stable entre le loup gris et le coyote (*C. latrans*) ? Cette question n’est pas qu’académique : elle conditionne les politiques de conservation, notamment au Canada et aux États-Unis, où le statut juridique des populations dépend de leur reconnaissance taxonomique.

#### 3.2 Données et approches utilisées (VILAÇA et al. 2023)

Pour tester les hypothèses concurrentes sur l’origine du loup de l’Est, VILAÇA et al. (2023) ont analysé des génomes entiers issus de plusieurs populations de loups, coyotes et hybrides. L’étude s’appuie sur des approches de coalescence et de simulation génomique permettant d’estimer à la fois les temps de divergence et les proportions d’admixture entre lignées. Les auteurs ont notamment mobilisé :

- des tests d’introgression fondés sur les *D-statistics* (tests ABBA-BABA) pour quantifier les flux de gènes récents et anciens ;
- la méthode MSMC2 (*Multiple Sequentially Markovian Coalescent*) pour reconstruire l’histoire démographique des lignées ;
- et des approches de modélisation bayésienne (ABC-RF) pour comparer différents scénarios de divergence avec ou sans flux de gènes.

### **3.3 Résultats principaux**

Les analyses confirment que les trois lignées principales (*C. lupus*, *C. lycaon* et *C. latrans*) ont divergé il y a environ 60 à 70 000 ans, mais que des événements d'admixture multiples ont eu lieu depuis cette séparation. En particulier, le loup de l'Est apparaît comme une lignée distincte, ayant connu des échanges génétiques anciens avec le coyote. Les tests de modèles évolutifs montrent qu'un scénario à trois espèces distinctes, mais connectées par des flux de gènes post-divergence, explique mieux les données qu'un modèle à deux espèces avec hybridation récente. Ces résultats indiquent une mosaïque génomique complexe, où certaines régions du génome reflètent la divergence ancienne, tandis que d'autres conservent des signatures d'introgression récente.

### **3.4 Portée des résultats**

Cette étude remet en cause la vision dichotomique selon laquelle hybridation et spéciation seraient incompatibles. Elle illustre comment l'admixture peut contribuer à la diversification, en permettant l'introduction de variations adaptatives sans effacer les barrières d'isolement reproductif. Sur le plan méthodologique, elle démontre la puissance des approches génomiques intégrées (coalescence, tests d'introgression et inférences bayésiennes) pour démêler les histoires évolutives réticulées. Enfin, ce cas met en lumière les enjeux pratiques : dans les canidés, la distinction entre hybrides récents et lignées stabilisées a des conséquences directes sur la gestion de la biodiversité et la protection légale des populations.

## **4 Comparaisons avec d'autres systèmes biologiques**

### **4.1 Admixture chez les humains et Néandertaliens**

Le genre *Homo* n'échappe pas aux processus d'admixture. Des études génomiques majeures ont révélé que les humains modernes (*Homo sapiens*) ont hérité d'environ 1 à 2 % de leur ADN des Néandertaliens (*Homo neanderthalensis*), une espèce humaine éteinte ayant coexisté avec eux en Eurasie jusqu'à il y a environ 40 000 ans (GREEN et al. 2010).

Ces travaux, fondés sur le séquençage complet du génome néandertalien, ont mis en évidence un flux de gènes ancien entre lignées humaines autrefois considérées comme strictement séparées. (PRÜFER et al. 2014)

L'admixture a eu lieu après la sortie d'Afrique des populations de *H. sapiens*, probablement au Proche-Orient ou en Europe, et a contribué à l'introduction de variants génétiques impliqués dans l'immunité, la kératinisation ou encore l'adaptation aux climats froids.

Ce cas emblématique illustre que l'isolement reproductif entre espèces proches peut être perméable, même chez les hominidés, et que l'admixture peut façonner l'évolution adaptative plutôt que la contrecarrer. Il constitue également un jalon historique dans l'étude de la spéciation, puisque c'est grâce à ces analyses que des méthodes comme la *D-statistic* (test ABBA–BABA) ont été développées pour détecter l'introgression génétique entre lignées divergentes (DURAND et al. 2011).

## 4.2 Flux de gènes et diversification chez les plantes

Les plantes offrent un autre exemple intéressant de l'impact de l'admixture sur la spéciation. C'est l'admixture qui a permis cette diversification de plante agricole. Par exemple, le maïs (*Zea mays*) est issu d'un processus complexe d'hybridation entre différentes espèces sauvages du genre *Zea*, notamment le téosinte (*Zea mays ssp. parviglumis*). Ou encore le blé (*Triticum aestivum*) qui est un hybride allopolyploïde résultant de croisements entre plusieurs espèces de graminées, notamment *Triticum urartu*, *Aegilops speltoides* et *Aegilops tauschii* (FELDMAN, BONJEAN et al. 2001 ; FELDMAN et KISLEV 2007).

Ces hybridations ont permis l'introduction de gènes conférant des traits agronomiques avantageux, tels que la résistance aux maladies, l'adaptation aux conditions climatiques variées et l'amélioration des rendements. L'admixture a ainsi joué un rôle crucial dans la domestication et l'amélioration des plantes cultivées, en favorisant la diversité génétique nécessaire à l'adaptation aux environnements agricoles.

# 5 Apports et limites des approches génomiques

## 5.1 Forces : puissance de résolution, datation fine, reconstruction historique

Il est indéniable que les approches génomiques ont révolutionné l'étude de la spéciation et de l'admixture. En permettant d'accéder à la totalité des génomes, offrant une vision puissante de la diversité génétique, du flux de gènes et des mécanismes adaptatifs sous-jacents.

Contrairement aux marqueurs moléculaires traditionnels, qui ne capturent qu'une fraction limitée de la variation génétique, les génomes entiers permettent d'identifier des signatures fines d'introgression et de divergence. La bioinformatique a permis de cartographier ces génomes, donc de discriminer à cette échelle, révélant des zones de forte différenciation (barrières reproductives) et des régions perméables au flux de gènes, donc des régions associées à des gènes sous sélection. (Roux et al. 2016 ; Seehausen et al. 2014)

Les méthodes modernes, telles que les D-statistics, MSMC2 et ABC-RF, offrent une capacité sans précédent à dater les événements d'admixture et à reconstruire l'histoire démographique des populations. Elles permettent de quantifier précisément les proportions d'introgression, de modéliser des scénarios complexes de spéciation avec flux de gènes, et d'estimer les temps de divergence avec une résolution temporelle fine (Pudlo et al. 2016 ; Schiffels et Durbin 2014). Les méthodes bayésiennes et de simulation permettent également de tester rigoureusement des scénarios évolutifs, en intégrant l'incertitude et la variabilité des données génomiques, permettant d'estimer la vraisemblance des modèles proposés. (Pudlo et al. 2016 ; Raynal et al. 2019)

Combinées, elles offrent une puissance d'analyse pour relier la structure du génome, l'histoire démographique et les forces évolutives responsables de la diversification du vivant.

Cependant, cette section examine les principaux apports, les limites méthodologiques et les perspectives futures de ces approches.\*

## 5.2 Limites : couverture, échantillonnage, interprétation des signaux

Malgré leurs avancées, les approches génomiques présentent plusieurs limites méthodologiques importantes. Tout d'abord, la qualité et la couverture des données génomiques influencent fortement la fiabilité des inférences. Des séquences incomplètes ou de faible profondeur peuvent introduire des biais dans l'estimation des fréquences alléliques, affectant ainsi les tests d'introgression et les modèles démographiques (Han et al. 2014). De plus, l'échantillonnage des populations est limité, pouvant conduire à des sous-estimations de la diversité de nos résultats, en particulier des espèces éloignées des espèces modèle.

La complexité des histoires évolutives, souvent marquées par des événements multiples d'admixture, de sélection et de dérive génétique, complique l'interprétation des signaux génomiques. Par exemple, des signatures d'introgression peuvent être confondues avec des effets de convergence adaptative ou de variation démographique, ren-

dant difficile la distinction entre flux de gènes et autres processus évolutifs (JOLY et al. 2009).

### 5.3 Pistes futures : ADN ancien, intégration éco-évo, modélisation avancée

Les perspectives actuelles visent à dépasser ces limites en intégrant de nouvelles sources de données et des cadres analytiques plus réalistes. L'étude de l'ADN ancien ouvre la possibilité d'observer directement les flux de gènes au cours du temps, en retracant les événements d'admixture passés plutôt que de les inférer uniquement à partir des génomes contemporains (GREEN et al. 2010 ; PRÜFER et al. 2014). Ces données temporelles, combinées aux modèles de coalescence, permettent d'estimer plus finement la durée et la direction des flux génétiques.

Parallèlement, l'intégration de la dimension écologique et des modèles éco-évolutifs (qui relient environnement, sélection et démographie) constitue une voie prometteuse. Ces approches visent à comprendre comment les gradients écologiques, les pressions de sélection locales et la connectivité des habitats façonnent la mosaïque génomique de la spéciation. Enfin, les développements récents en modélisation bayésienne hiérarchique et en apprentissage profond (deep learning évolutif) laissent entrevoir une automatisation partielle de l'inférence démographique, tout en intégrant la complexité des paysages génétiques et environnementaux.

En somme, les approches génomiques ont profondément transformé notre compréhension de la spéciation et de l'admixture. Elles offrent une vision quantitative et dynamique des échanges génétiques, mais exigent une interprétation prudente et contextualisée. L'avenir de la discipline repose sur la combinaison de la génomique, de l'écologie et de la modélisation, pour appréhender la diversification du vivant comme un processus intégratif et multidimensionnel.

## 6 Synthèse et perspectives

L'ensemble des travaux étudiés souligne que l'admixture n'est pas une exception mais un processus omniprésent. Elle peut retarder ou accélérer la spéciation, selon le contexte écologique et génétique.

## Références

- Cook, O. F. (1906). « Factors of Species-Formation ». In : *Science* 23.587, p. 506-507. DOI : [10.1126/science.23.587.506](https://doi.org/10.1126/science.23.587.506).
- DARWIN, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London : John Murray.
- DOBZHANSKY, T. (1951). *Genetics and the Origin of Species*. 3rd. Third revised edition. New York : Columbia University Press.
- DURAND, E. Y., N. PATTERSON, D. REICH et M. SLATKIN (2011). « Testing for ancient admixture between closely related populations ». In : *Molecular Biology and Evolution* 28.8, p. 2239-2252. DOI : [10.1093/molbev/msr048](https://doi.org/10.1093/molbev/msr048).
- FELDMAN, M., A. BONJEAN et W. ANGUS (jan. 2001). « The Origin of cultivated wheat ». In : *The Origin of Cultivated Wheat. In the Wheat Book*, p. 1-56.
- FELDMAN, M. et M. E. KISLEV (2007). « Domestication of emmer wheat and evolution of free-threshing tetraploid wheat ». In : *Israel Journal of Plant Sciences* 55, p. 207-221. DOI : [10.1560/IJPS.55.3-4.207](https://doi.org/10.1560/IJPS.55.3-4.207).
- FELSENSTEIN, J. (1981). « Evolutionary trees from DNA sequences : A maximum likelihood approach ». In : *Journal of Molecular Evolution* 17.6, p. 368-376. DOI : [10.1007/BF01734359](https://doi.org/10.1007/BF01734359).
- GREEN, R. E., J. KRAUSE, A. W. BRIGGS, T. MARICIC, U. STENZEL, M. KIRCHER, N. PATTERSON, H. LI, W. ZHAI, M. H.-Y. FRITZ et al. (2010). « A draft sequence of the Neandertal genome ». In : *Science* 328.5979, p. 710-722. DOI : [10.1126/science.1188021](https://doi.org/10.1126/science.1188021).
- HAN, E., J. S. SINSHEIMER et J. NOVEMBRE (2014). « Characterizing bias in population genetic inferences from low-coverage sequencing data ». In : *Molecular Biology and Evolution* 31.3, p. 723-735. DOI : [10.1093/molbev/mst229](https://doi.org/10.1093/molbev/mst229).
- JOLY, S., P. A. McLENACHAN et P. J. LOCKHART (2009). « A statistical approach for distinguishing hybridization and incomplete lineage sorting ». In : *The American Naturalist* 174.2, E54-E70.
- KULMUNI, J., R. K. BUTLIN et K. LUCEK (2020). « Towards the completion of speciation : The evolution of reproductive isolation beyond the first barriers ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 375.1806, p. 20190528. DOI : [10.1098/rstb.2019.0528](https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0528).
- MAYNARD SMITH, J. (1966). *Sympatric Speciation*. Chicago : The University of Chicago Press.
- MAYR, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. New York : Columbia University Press.
- ORTH, A., K. BELKHIR, J. BRITTON-DAVIDIAN, P. BOURSOT, T. BENAZZOU et F. BONHOMME (2002). « Hybridation naturelle entre deux espèces sympatriques de souris Mus mus-

culus domesticus L. et Mus spretus Lataste ». In : *Comptes Rendus Biologies* 325.2, p. 77-87.

PEÑALBA, J. V., A. RUNEMARK, J. I. MEIER, P. SINGH, G. O. U. WOGAN, R. SÁNCHEZ-GUILLÉN, J. MALLET, S. J. ROMETSCH, M. MENON, O. SEEHAUSEN, J. KULMUNI et R. J. PEREIRA (2024). « The Role of Hybridization in Species Formation and Persistence ». In : *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* a041445. Advanced Online Publication. DOI : [10.1101/cshperspect.a041445](https://doi.org/10.1101/cshperspect.a041445).

PRÜFER, K., F. RACIMO, N. PATTERSON, F. JAY, S. SANKARARAMAN, S. SAWYER, A. HEINZE, G. RENAUD, P. H. SUDMANT, C. de FILIPPO, H. LI, S. MALLICK, M. DANNEMANN, Q. FU, M. KIRCHER, M. KUHLWILM, M. LACHMANN, M. MEYER, M. ONGYERTH, M. SIEBAUER, C. THEUNERT, A. TANDON, P. MOORJANI, J. PICKRELL, J. C. MULLIKIN, S. H. VOHR, R. E. GREEN, I. HELLMANN, P. L. F. JOHNSON, H. BLANCHE, H. CANN, J. O. KITZMAN, J. SHENDURE, E. E. EICHLER, E. S. LEIN, T. E. BAKKEN, L. V. GOLOVANOVA, V. B. DORONICHEV, M. V. SHUNKOV, A. P. DEREVIANKO, B. VIOLA, M. SLATKIN, D. REICH, J. KELSO et S. PÄÄBO (2014). « The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains ». In : *Nature* 505.7481, p. 43-49. DOI : [10.1038/nature12886](https://doi.org/10.1038/nature12886).

PUDLO, P., J.-M. MARIN, A. ESTOUP, J.-M. CORNUET, M. GAUTIER et C. P. ROBERT (2016). « Reliable ABC model choice via random forests ». In : *Bioinformatics* 32.6, p. 859-866. DOI : [10.1093/bioinformatics/btv684](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv684).

RAYNAL, L., J.-M. MARIN, P. PUDLO, M. RIBATET, C. P. ROBERT et A. ESTOUP (2019). « ABC random forests for Bayesian parameter inference ». In : *Bioinformatics* 35.10, p. 1720-1728. DOI : [10.1093/bioinformatics/bty867](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty867).

ROUX, C., C. FRAISSE, J. ROMIGUIER, Y. ANCIAUX, N. GALTIER et N. BIERNE (2016). « Shedding light on the grey zone of speciation along a continuum of genomic divergence ». In : *PLoS Biology* 14.12, e2000234. DOI : [10.1371/journal.pbio.2000234](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000234).

SCHIFFELS, S. et R. DURBIN (2014). « Inferring human population size and separation history from multiple genome sequences ». In : *Nature Genetics* 46.8, p. 919-925. DOI : [10.1038/ng.3015](https://doi.org/10.1038/ng.3015).

SCHUMER, M., C. XU, D. L. POWELL, A. DURVASULA, L. SKOV, C. HOLLAND, J. C. BLAZIER, S. SANKARARAMAN, P. ANDOLFATTO, G. G. ROSENTHAL et M. PRZEWORSKI (2018). « Natural selection interacts with recombination to shape the evolution of hybrid genomes ». In : *Science* 360.6389, p. 656-660. DOI : [10.1126/science.aar3684](https://doi.org/10.1126/science.aar3684).

SEEHAUSEN, O., R. K. BUTLIN, I. KELLER, C. E. WAGNER, J. W. BOUGHMAN, P. A. HOHENLOHE, C. L. PEICHEL, G.-P. SÆTRE, C. BANK, Å. BRÄNNSTRÖM et al. (2014). « Genomics and the origin of species ». In : *Nature Reviews Genetics* 15.3, p. 176-192. DOI : [10.1038/nrg3644](https://doi.org/10.1038/nrg3644).

- VILAÇA, S. T., M. E. DONALDSON, A. BENAZZO, T. J. WHEELDON, M. T. VIZZARI, G. BERTORELLE, B. R. PATTERSON et C. J. KYLE (1<sup>er</sup> avr. 2023). « Tracing Eastern Wolf Origins From Whole-Genome Data in Context of Extensive Hybridization ». In : *Molecular Biology and Evolution* 40.4. DOI : [10.1093/molbev/msad055](https://doi.org/10.1093/molbev/msad055).
- WATSON, J. D. et F. H. C. CRICK (1953). « Molecular Structure of Nucleic Acids : A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid ». In : *Nature* 171.4356, p. 737-738. DOI : [10.1038/171737a0](https://doi.org/10.1038/171737a0).

## Licence / License



**Ce document est distribué sous licence  
Creative Commons Attribution–NonCommercial 4.0 International (CC BY–NC  
4.0).**

Vous êtes libre de le partager et de l'adapter à condition d'en attribuer la paternité et de ne pas en faire un usage commercial.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>

**This document is distributed under the  
Creative Commons Attribution–NonCommercial 4.0 International License (CC  
BY–NC 4.0).**

You are free to share and adapt the material, provided that appropriate credit is given and it is not used for commercial purposes.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>