

# L'hybridation entre espèces, un phénomène fréquent

Pierre Devillers et Jean Devillers-Terschuren

Communication aux Naturalistes belges, le 18 janvier 2025.



*Sympetrum striolatum*

*Sympetrum meridionale*

## L'hybridation - définition

Wikipedia définit l'hybridation comme le croisement de deux individus appartenant à deux variétés, à deux sous-espèces (croisement intraspécifique), à deux espèces (croisement interspécifique) ou à deux genres (croisement intergénérique) différents.

Les très nombreux articles de recherche préfèrent limiter le terme à un acte de reproduction entre individus appartenant à des espèces différentes, ou à des entités évolutivement distinctes et cohérentes. C'est le phénomène que nous considérons ici.

L'accouplement entre individus d'espèces différentes peut

- Ne pas produire de descendance viable.
- Produire des hybrides stériles.
- Produire des hybrides fertiles, au moins d'un sexe, de potentiel de survie ou de reproduction dans leur environnement inférieur à celui des espèces parentales .
- Produire des hybrides de pouvoir de survie et de reproduction égal ou supérieur, dans certaines conditions environnementales, à celui des espèces parentales.



*Aythya ferina*



*Aythya ferina X Aythya nyroca*



*Aythya nyroca*

Dans les deux premiers cas l'événement n'a évidemment aucun effet sur le parcours évolutif des espèces concernées.

Un exemple bien connu du premier cas, les Canards mandarin et carolin, *Aix galericulata* et *Aix sponsa*, espèces très proches, vicariants géographiques en Asie et en Amérique du Nord, dont les femelles sont presque indiscernables, et qui sont incapables de s'hybrider à cause, apparemment, d'une incompatibilité du nombre et de la forme des chromosomes.



*Aix sponsa*



*Aix galericulata*

Un exemple tout aussi connu du deuxième cas, l'hybridation entre Âne (*Equus asinus*) et chevaux (*E. caballus*, *E. ferus*) ou onagres (*E. hemippus*, *E. khur*), qui produit des mulets, robustes mais stériles.



Dans les deux autres cas, le matériel génétique d'une espèce peut entrer dans le pool génétique de l'autre et y introduire une nouveauté génétique. Ce processus est appelé «introgression génétique». Bien que connue depuis des décennies, l'incidence de l'introgression dans la nature est depuis longtemps sous-estimée. Ce n'est que récemment que les évolutionnistes en viennent à la considérer comme un mécanisme important et omniprésent dans les processus de spéciation, dans le maintien de la diversité génétique, et dans l'introduction de nouveautés avantageuses dans le pool génétique.

Selon les caractéristiques des hybrides et la nature et l'évolution des pressions environnementales sous lesquelles s'initie et se développe l'hybridation, ses conséquences peuvent aller d'une composante du chemin évolutif des espèces parentales qui n'en affecte pas l'indépendance et la nature -- cas le plus fréquent -- à l'apparition d'une espèce hybride coexistant avec les espèces parentales -- cas assez fréquent chez les plantes, à la fusion des espèces parentales ou à l'absorption de l'une ou de l'autre.

*Syst. Biol.* 69(1):91–109, 2020

© The Author(s) 2019. Published by Oxford University Press on behalf of the Society of Systematic Biologists. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>), which permits non-commercial re-use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited. For commercial re-use, please [contactjournals.permissions@oup.com](mailto:contactjournals.permissions@oup.com)

DOI:10.1093/sysbio/syz035

Advance Access publication May 25, 2019

## Phylogenomic Relationships of Diploids and the Origins of Allotetraploids in *Dactylorhiza* (Orchidaceae)

MARIE K. BRANDRUD<sup>1</sup>, JULIANE BAAR<sup>1</sup>, MARIA T. LORENZO<sup>1</sup>, ALEXANDER ATHANASIADIS<sup>1</sup>, RICHARD M. BATEMAN<sup>2</sup>, MARK W. CHASE<sup>2,3</sup>, MIKAEL HEDRÉN<sup>4,§</sup> AND OVIDIU PAUN<sup>1,§,\*</sup>

## Évolution de la perception de l'hybridation

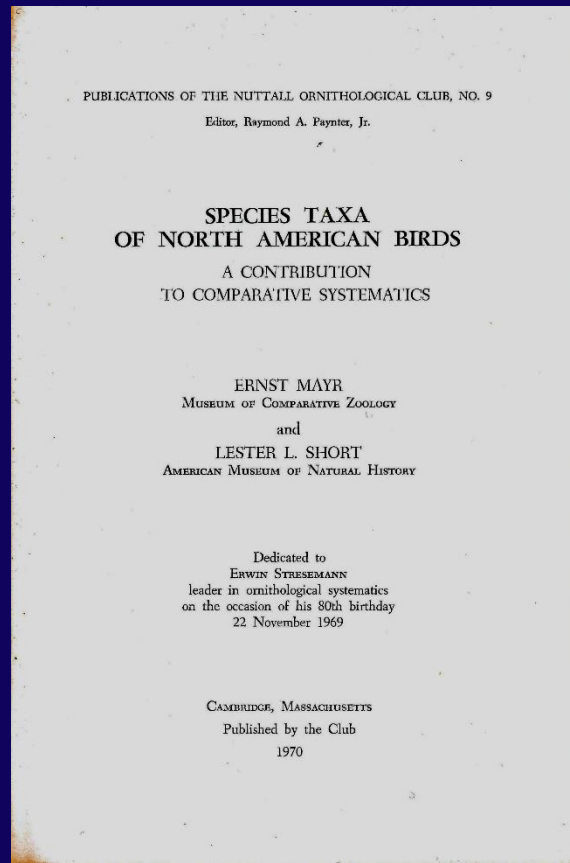
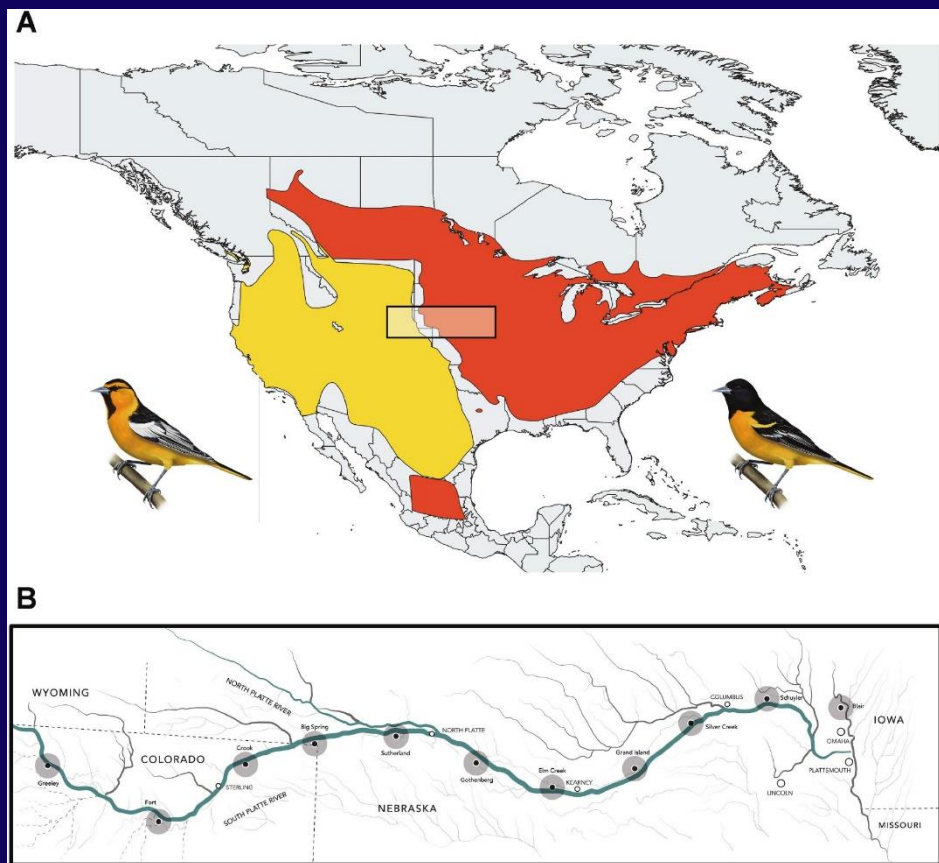
Jusque dans la deuxième moitié du XX<sup>ème</sup> siècle l'hybridation a été considérée, surtout par rapport au monde animal, comme une anomalie, une erreur du processus reproducteur, un chemin sans issue. On parlait du « fardeau de l'hybridation », on voyait les caractères d'isolement comme une protection contre l'hybridation.

Cet état d'esprit, quasi universel, s'explique sans doute par l'épisode d'extinction massive qui marque le Pléistocène et qui dans ses premières phases a frappé principalement les animaux de grande taille, laissant les genres de grands mammifères, y compris les hommes, avec très peu d'espèces, souvent une seule, et donc très peu d'occasions d'hybridation intra générique.





Un premier changement est apparu dans les années 1960 et 1970, quand un très grand intérêt s'est développé, surtout en ornithologie et particulièrement en Amérique du Nord pour les zones d'hybridation. Cet intérêt est né de l'évolution des paysages aux Etats-Unis. L'invasion des prairies centrales par les cultures, les plantations et l'urbanisation a remis en contact des oiseaux forestiers de l'Est avec leurs vicariants de l'Ouest, espèces-sœurs, issues d'un même ancêtre, auxquelles la barrière des steppes avait permis des chemins évolutifs séparés, et des hybridations plus ou moins intenses se sont produites à l'occasion de ces contacts secondaires. L'étude de chacun de ces cas a mobilisé de nombreux chercheurs. C'est dans ce cadre que Ernst Mayr et Lester Short ont amendé le Concept Biologique pour permettre un degré important d'hybridation entre espèces, dans des zones de « recouvrement et d'hybridation ».





La multiplication des études de ces situations de contact, dans toutes les parties du globe, et les progrès de la génétique, permettant la lecture de plus en plus précise de la signature des événements du passé, ont construit, au cours des dix ou vingt dernières années, une toute autre image du rôle de l'hybridation interspécifique dans la spéciation, dans l'évolution des espèces et dans leur adaptation. Loin d'être anecdotique, ce rôle est prépondérant. Loin d'être délétère il est généralement bénéfique, voire indispensable.

Dans le règne animal, l'hybridation interspécifique, en tant qu'événement, est relativement rare. La raison en est la nécessité d'une certaine compatibilité chromosomique. On estime qu'actuellement, environ 10% des espèces animales, tous groupes confondus, s'hybrident. Mais portée sur le temps long de l'histoire évolutive, l'intervention de l'hybridation devient extrêmement courante. Parmi les organismes pour lesquels on dispose de données, la trace d'hybridations dans un passé proche ou non se marque dans 100 % des cas.

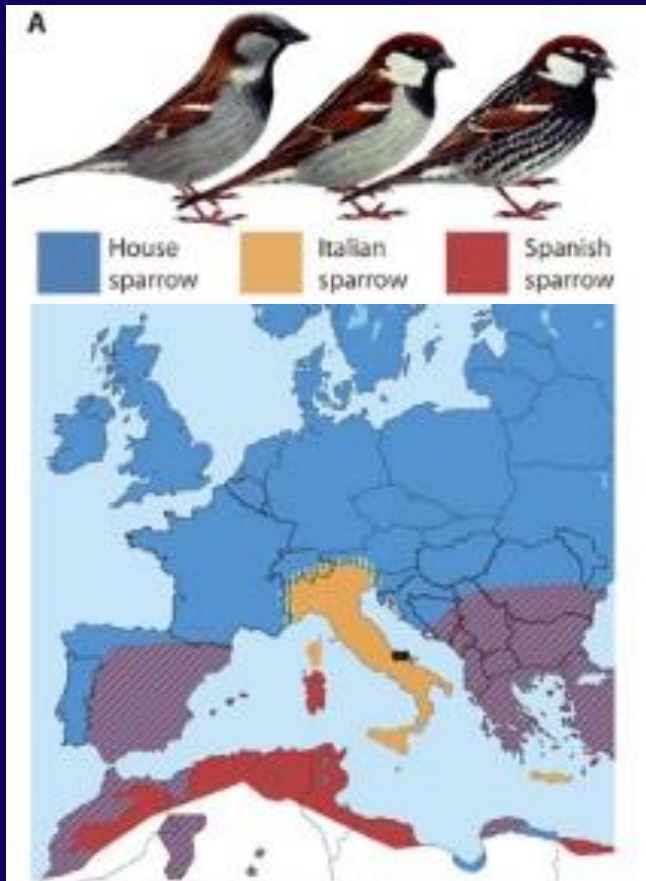
Dans le règne végétal, pour lequel l'importance de l'hybridation a été comprise et admise depuis beaucoup plus longtemps, les événements d'hybridation sont plus faciles, à cause d'une plus grande capacité de doublement des chromosomes, lequel permet de contourner les problèmes de compatibilité. À peu près 25% des espèces végétales s'hybrident. Il est dès lors vraisemblable qu'ici aussi des traces d'hybridation passée puissent se retrouver dans toutes les espèces.

Dans l'immense majorité des cas, les traces d'hybridation ancienne relèvent de l'introggression. Dans quelques cas, rares chez les animaux, plus fréquents dans quelques groupes de végétaux, on peut établir ou soupçonner l'existence d'espèces d'origine hybride. Dans le reste de l'exposé nous nous attarderons quelque peu sur chacun de ces deux cas, en commençant par le moins commun, les espèces d'origine hybride.

## Espèces d'origine hybride

Pour qu'apparaisse une espèce hybride il faut qu'un événement d'hybridation des hybrides fertiles qui se reproduisent entre eux et arrivent à s'isoler des espèces parentales, c'est-à-dire possèdent ou développent des mécanismes d'isolement.

Récemment il a été décidé de réserver le vocable « espèce hybride » aux cas où les mécanismes d'isolement résultent directement de l'hybridation, les autres restant des espèces « d'origine hybride », une distinction totalement inutile, motivée par le souhait d'éviter la stigmatisation et le déclassement d'un nombre élevé d'espèces !?



Dans le monde animal  
*Passer italiae*  
Espèce d'origine hybride  
*P. domesticus* x *P. hispaniolensis*



Dans le monde végétal  
*Dactylorhiza majalis*  
Espèce hybride  
*D. incarnata* x *D. fuchsii*



Les espèces d'origine hybride sont rares dans le règne animal en raison des difficultés de l'hybridation homoploïde. Sur les plus de 10 000 espèces d'oiseaux, une origine hybride n'est établie, ou plausiblement proposée, que pour 8 espèces, le Géospize de Daphne, déjà cité et :

La Bernache à cou roux, *Branta ruficollis*



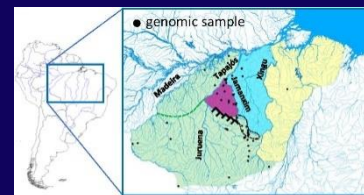
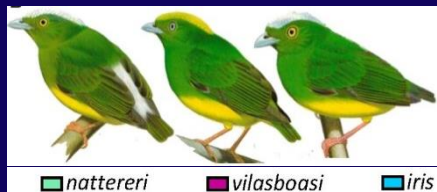
Le Canard des Hawaï, *Anas wyvilliana*



L'Eider de Steller, *Polysticta stelleri*



Le Manakin doré, *Lepidothrix vilasboasi*



Le Moqueur de Genovesa, *Mimus bauri*



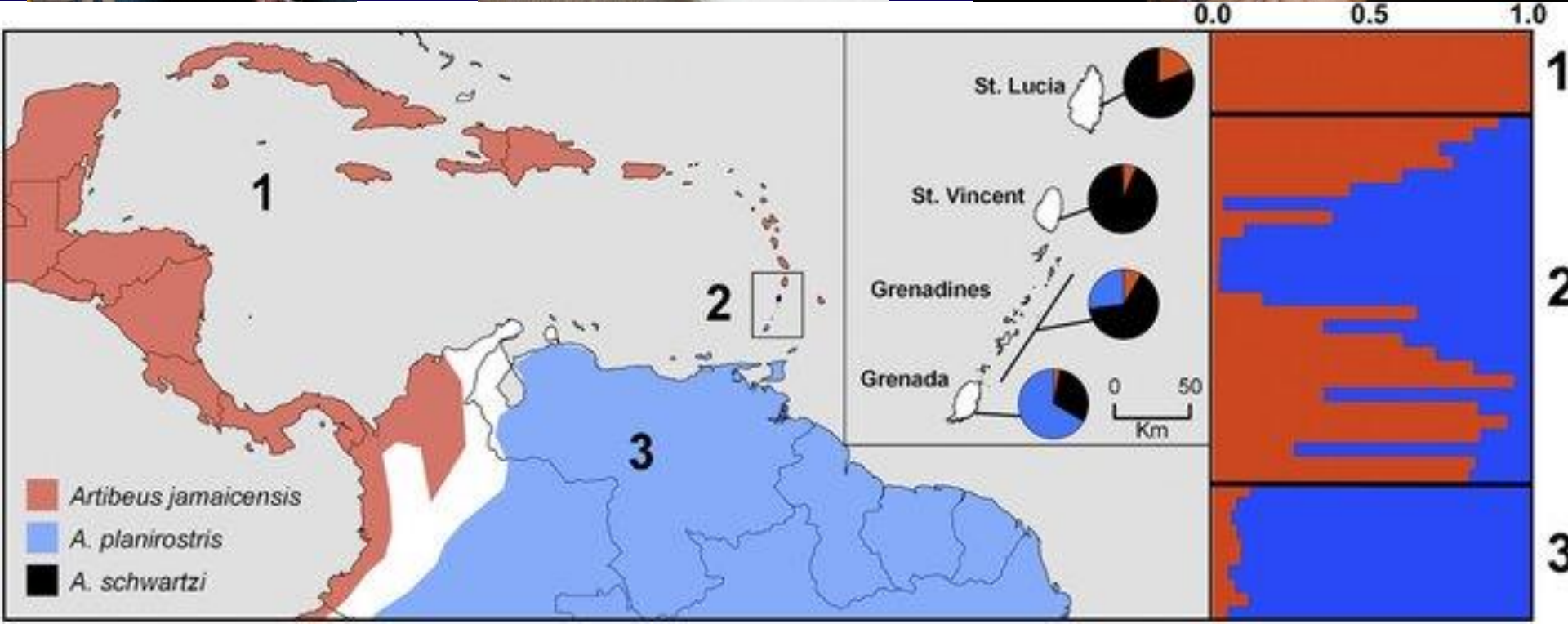
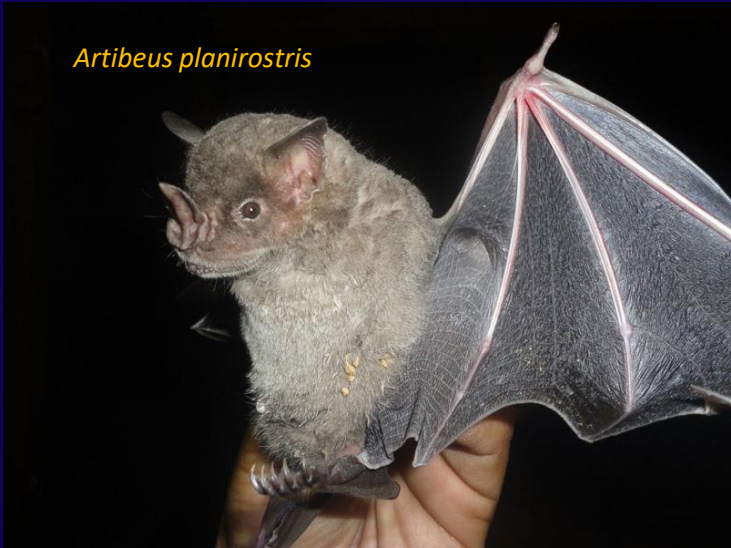
Le Moineau cisalpin, *Passer italiae*



La Paruline d'Audubon, *Setophaga auduboni*



Parmi les mammifères, un seul cas prouvé, la chauve-souris antillaise *Artibeus schwartzi* dont il est établi qu'elle provient de l'hybridation d'*Artibeus jamaicensis* et *Artibeus planirostris* avec lesquelles elle coexiste aujourd'hui sans hybridation.



La situation est très différente dans le monde végétal, où les espèces d'origine hybride sont très fréquentes, même abondantes dans certains genres, comme *Quercus*, *Rubus* ou *Dactylorhiza*. La voie la plus importante vers la spéciation hybride est le doublement du nombre de chromosomes dans les hybrides (allopolyploïdie). Ce mécanisme d'une part assure la viabilité des hybrides, qui disposent toujours de paires de chromosomes compatibles, et est susceptible de les isoler des espèces parentales, en raison d'un accord chromosomique inapproprié à la méiose et d'incompatibilités génétiques. Par conséquent, le doublement des chromosomes offre une voie rapide vers la spéciation hybride, l'augmentation de la ploïdie résultant de l'hybridation provoquant directement l'isolement reproducteur.

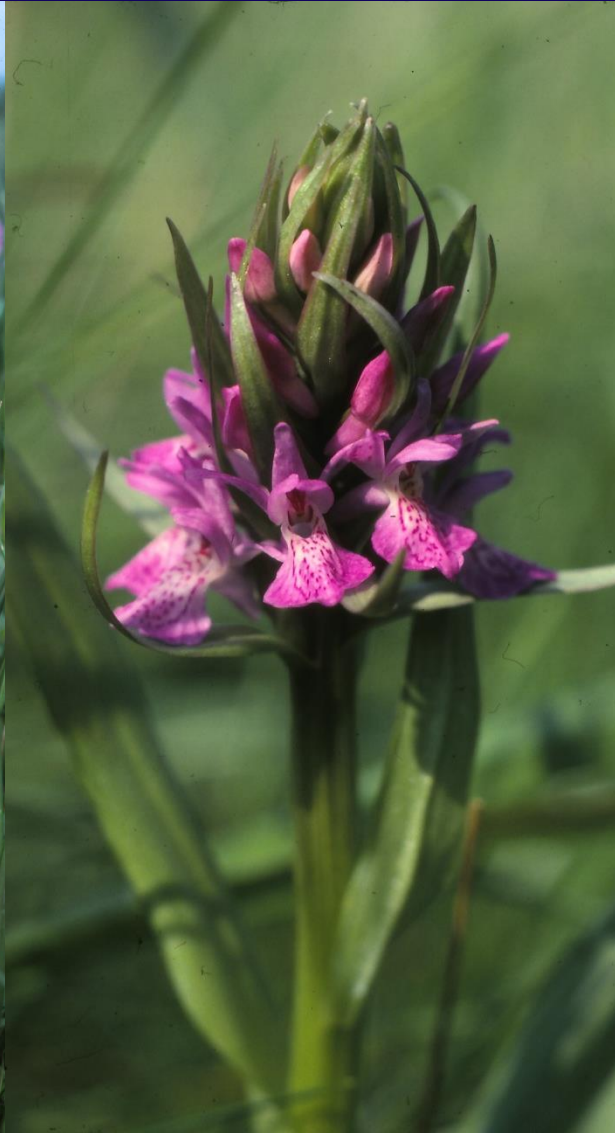


Parmi les *Dactylorhiza* connus de Belgique, trois, *D. majalis*, *D. praetermissa* et *D. sphagnicola* sont des tétraploïdes d'origine hybride certaine. Tous ont *D. incarnata* comme parent mâle. Le parent femelle de *D. majalis* est *D. fuchsii*, le parent femelle de *D. praetermissa* et *D. sphagnicola* est *D. maculata*, autotétraploïde, ou plus probablement son ancêtre diploïde (qui n'est pas *D. fuchsii*, lequel donne d'ailleurs lieu, dans les Alpes, à des populations autotétraploïdes, ce qui peut expliquer certaines difficultés d'identification.

*D. majalis*



*D. praetermissa*



*D. sphagnicola*



On observe aussi parmi nos *Dactylorhiza* des hybridations nombreuses qui ne donnent pas lieu à l'apparition de populations hybrides indépendantes, en voie de spéciation. C'est notamment le cas des hybrides entre *D. majalis* et *D. maculata*, qui sont, ou étaient, abondants dans les prairies de fauche ardennaises.



*D. majalis*



*D. majalis* X *D. maculata*



*D. maculata*



# Introgression

Tout événement d'hybridation est susceptible de faire entrer du matériel génétique d'une espèce dans le pool génétique de l'autre et d'y introduire ainsi des nouveautés. Celles-ci peuvent évidemment être défavorables et en ce cas elles seront vite éliminées. Si par contre elles sont bénéfiques elle s'étendront. Il est maintenant reconnu que l'hybridation est un moyen d'augmenter le spectre de variabilité du génome, et donc de lui permettre de s'adapter aux variations environnementales, beaucoup plus rapide que les mutations qui ont longtemps été présentées comme le principal facteur de changement.

On observe des traces d'introgression dans toute ou presque toutes les espèces. Dans certains cas l'influence de l'introgression est très importante. Le schéma ci-contre montre comment un balayage génétique (genetic sweep, selective sweep) peut envahir toute l'aire de distribution d'une espèce. Nous en verrons des exemples plus loin .

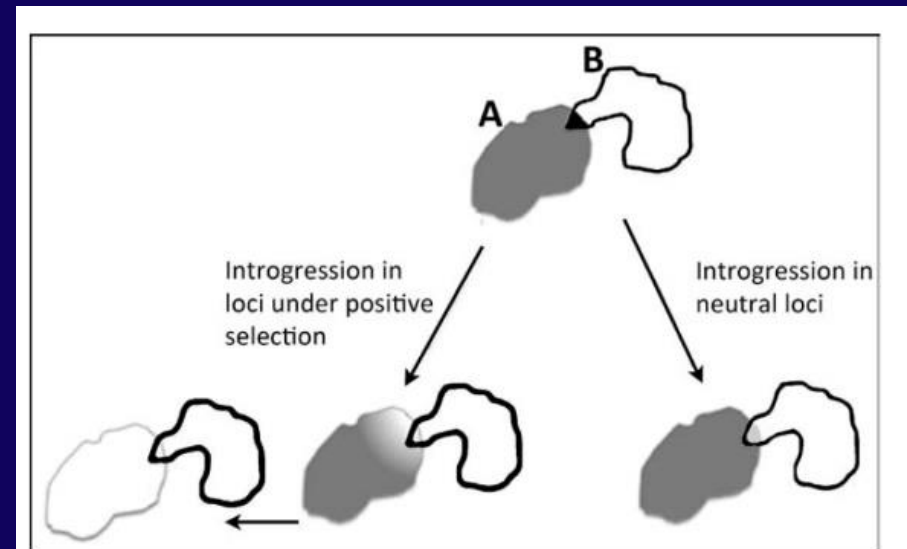


FIG. 1. Introgression scenarios for loci under neutrality and positive selection. Upper diagram depicts distributions of species A and B, with a stable hybrid zone in black. Under positive selection, the genotype of species B will sweep over the range of species A and replace the native genotype over time. Under neutrality, introgression will largely be restricted to the hybrid zone (indicated in light gray) in large populations. (Note that genetic drift can also account for neutral genetic sweeps in small populations).

Les évènements d'hybridation affectent-ils toujours des espèces proches ? La réponse est non. Si il est certain que l'hybridation est un facteur de survie essentiel dans les premiers stades de la spéciation, elle peut aussi intervenir lors de la rencontre de deux espèces assez éloignées, naïves l'une par rapport à l'autre, parce qu'elles n'ont pas eu de raison de développer des caractères d'isolement. Chez les laridés, les cas d'hybridation les mieux connus en Europe occidentale concernent deux espèces assez éloignées de grands goélands, *Larus hyperboreus* et *Larus argentatus*, et deux mouettes appartenant à des genres différents, *Ichthyaetus melanocephalus* et *Chroicocephalus ridibundus*. *Larus hyperboreus* et *Larus argentatus* se sont engagés dans une hybridation massive quand le second a envahi l'aire de distribution du premier au milieu du XX<sup>ème</sup> siècle. L'accouplement de mâles d'*Ichthyaetus melanocephalus* avec des femelles de *Chroicocephalus ridibundus* était fréquent lors de la progression vers l'ouest des populations de Mélanocéphales, le choix des femelles de Rieuses sans doute affecté par le super-stimulus que présentaient les mâles de Mélanocéphale.



Goéland bourgmestre,  
*Larus hyperboreus*



Goéland argenté,  
*Larus argentatus*

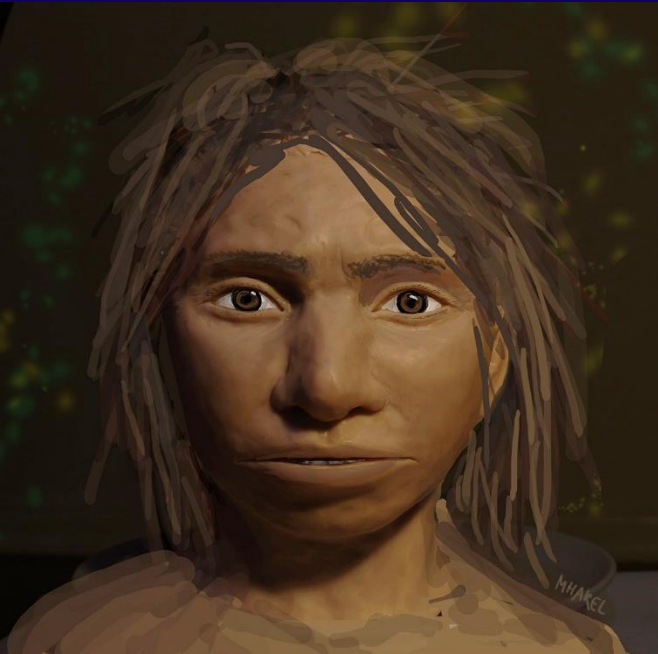


Trois Mouettes mélanocéphales, *Ichthyaetus melanocephalus*, parmi des Mouettes rieuses, *Chroicocephalus ridibundus*, Anvers, Rive gauche

Si les hybrides intergénériques sont moins fréquents en botanique qu'en zoologie, c'est peut-être parce que les botanistes, qui ont reconnu l'hybridation bien avant les zoologistes, en ont tenu compte dans la délimitation des genres.



Dans notre propre espèce, *Homo sapiens*, le rôle de l'introgression est maintenant bien établi. La quantification et la répartition des gènes provenant de Neandertal et de Denisovan dans les populations extra-africaines de Sapiens est connue, et leur apport bénéfique, en particulier, en matière d'immunité, est démontré.



### Reconstruction de Denisovan

Grotte de Denisova, Altai  
Jeune femme, 76 000 à 51 000 BP  
Gokhman et al. 2019



### Reconstruction de Neandertal

Grotte de Sidrón, Asturias  
Jeune femme, 49000 BP  
Madrid, Musée national d'Archéologie

### Reconstruction Sapiens

Grotte de Zlatý kůň, République tchèque  
Jeune femme, 45000 BP  
Moraes et al., 2023

En outre, Neanderthal et Denisovan ont eux-mêmes incorporé des gènes venant d'un ou de plusieurs hominiens primitifs avant leur rencontre avec Sapiens, et les Sapiens restés en Afrique ont fait de même, avec d'autres espèces archaïques.

Une étude<sup>1</sup> de 59 génomes anciens, de 45000 à 2200 DP, et de 275 génomes actuels donne des précisions sur les périodes d'hybridation de Sapiens avec Neandertal et sur le développement de l'introgression. La période principale d'hybridation se situe vers 46000 BP et est assez courte, de l'ordre de 6000 ans. L'hybridation continue ensuite, mais à un niveau beaucoup plus faible. La diffusion des allèles bénéfiques se fait très rapidement, une grande partie des régions du génome actuellement porteuses de ce matériel le sont déjà dans les échantillons les plus anciens. L'élimination des allèles délétères est elle aussi très rapide. Les « déserts néanderthaliens » actuels sont présents dès le début. Il n'y a aucune certitude en ce qui concerne d'éventuelles asymétries d'hybridation. L'absence chez Sapiens de matériel lié au chromosome Y de Neandertal permet de penser que les hybrides mâles issues de mâles Neandertal sont généralement stériles. Certaines données génétiques disponibles suggèrent une combinaison F Sapiens - M Neandertal un peu plus fréquente que F Neandertal - M Sapiens.

*Homo sapiens*, Zlatý kůň , 45000 BP, Cicero Moraes

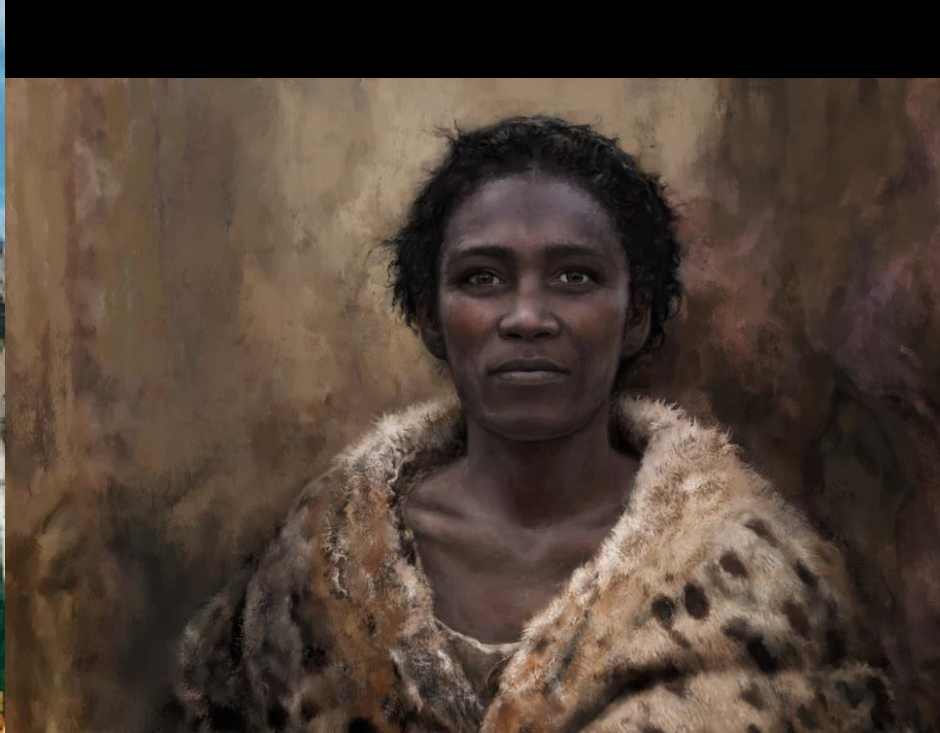
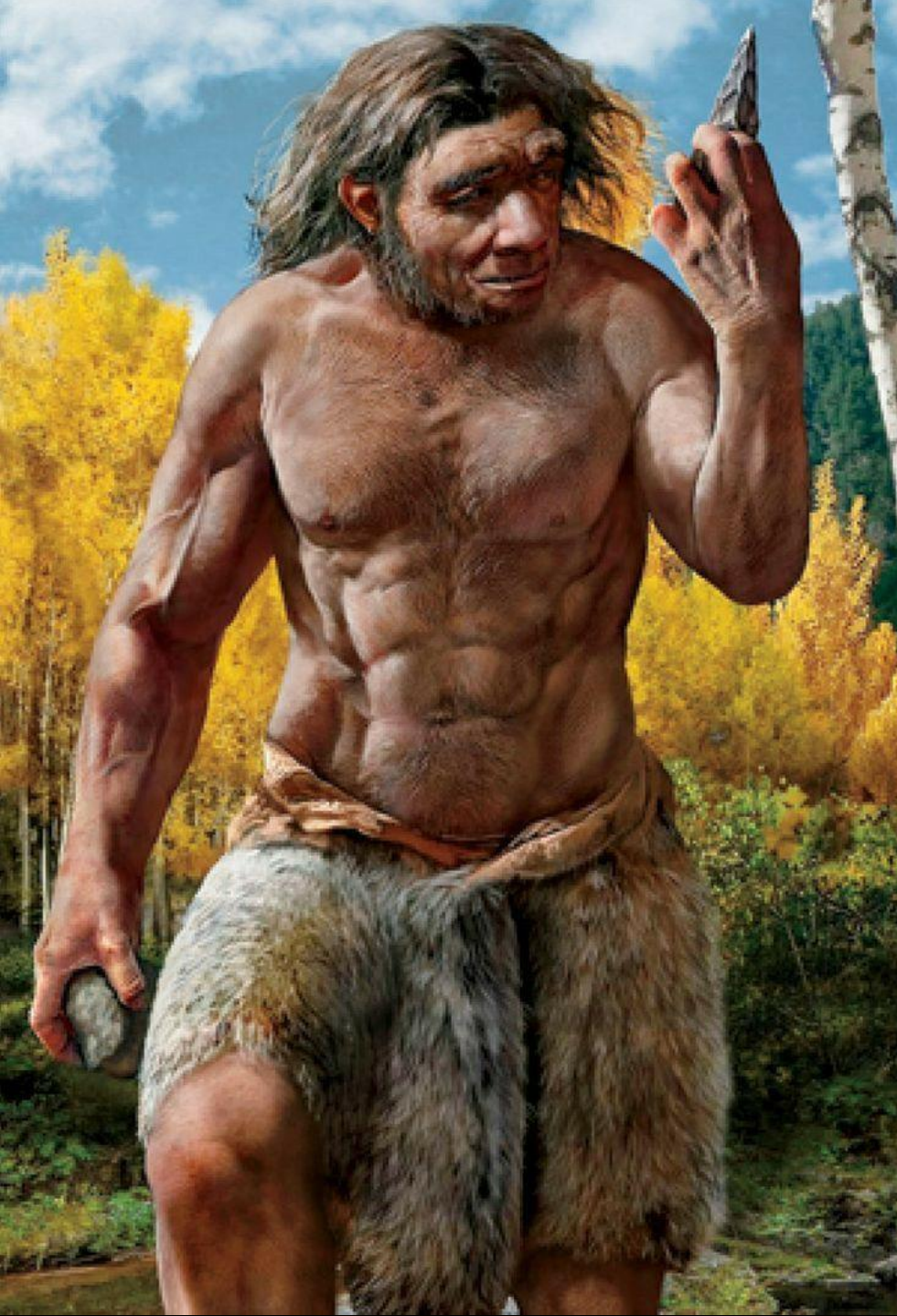
*Homo neanderthalensis*, La Chapelle aux Saints, 56000 BP, Elisabeth Daynes



L'absence de matériel génétique provenant de Sapiens dans les quelques génomes de Neandertal qui ont été examinés indique peut-être que les hybrides s'accouplent préférentiellement avec Sapiens. Il a été suggéré<sup>2</sup> que ce phénomène aurait pu être à l'origine de l'extinction de Neandertal, par déplétion démographique au long des millénaires de ce qui était déjà une petite population. L'échantillonnage de Neandertal est trop faible pour une certitude.

<sup>1</sup>Iasi et al. 2024. Neanderthal ancestry through time : insights from genomes of ancient and presentday humans. Science 386.

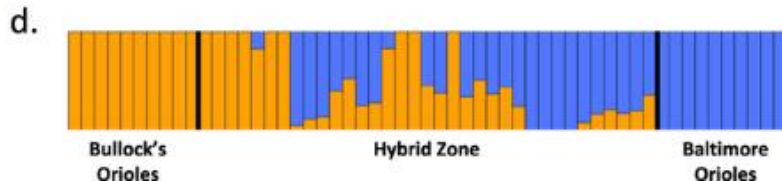
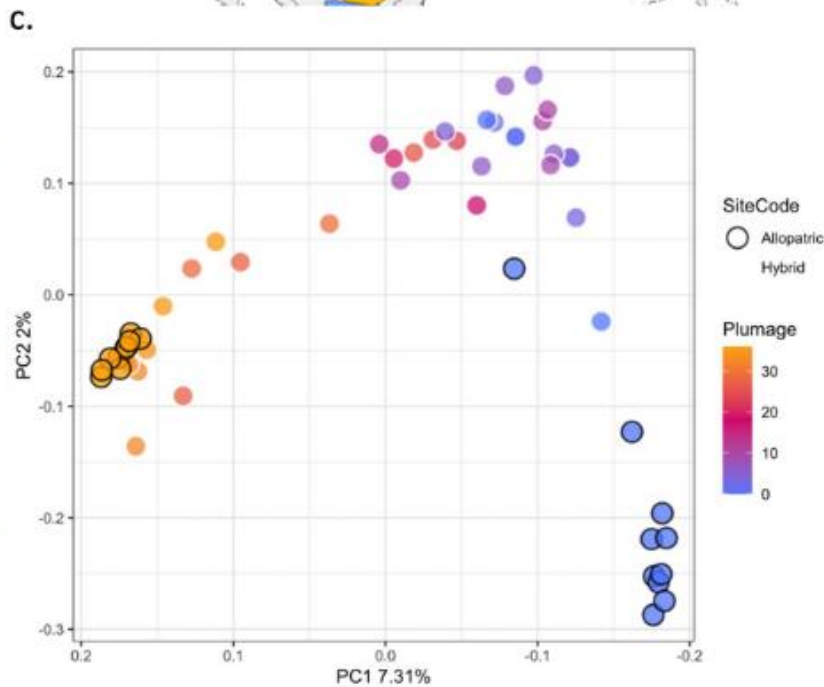
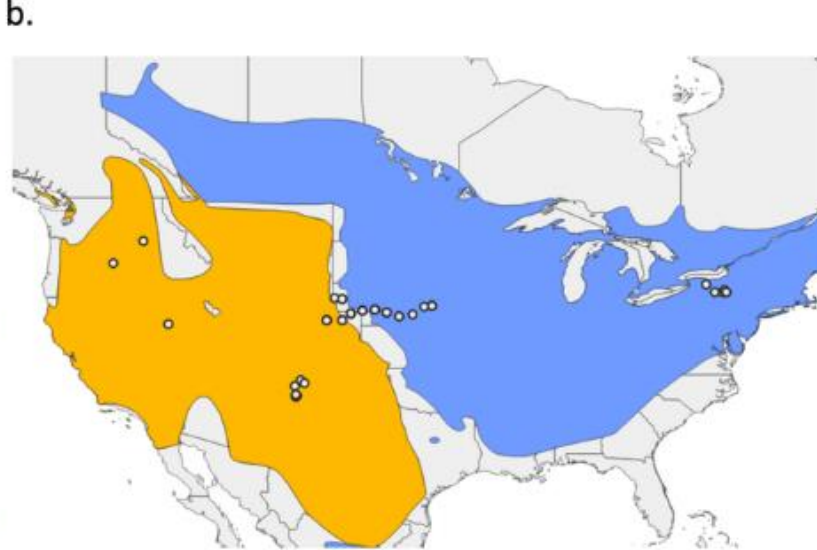
<sup>2</sup>Stringer & Crété.2022. Mapp interactions of Homo neanderthalensis and Homo sapiens from the fossil and genetic records. PaleoAnthropology 2022, 2 :401-412.



*Homo sapiens*,  
Zlatý kůň woman, 45000 BP, illustrated by Tom Björklund  
(Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology)

*Homo longi*,  
Harbin, China, 150000 BP, illustrated by Chuang Zhao

Les analyses récentes révèlent plusieurs périodes et diverses localisations d'événements d'hybridation entre Sapiens et ce qui sont probablement plus d'une espèce de Denisoviens (*Homo juluensis*, *Homo longi* ...). Comme pour Neandertal, il y a une probabilité de stérilité des hybrides mâles issus de Denisoviens mâles, par incompatibilité du chromosome Y avec le chromosome X de Sapiens. Des indices de contribution aussi bien des mâles que des femelles de Denisoviens ont été détectés avec certitude dans le génome de Sapiens.



Les très nombreuses études de la zone d'hybridation entre l'Oriole de Baltimore, *Icterus galbula*, et l'Oriole de Bullock, *Icterus bullockii*, ont montré une situation très complexe. Au centre de la zone de contact, il n'y a que des hybrides et les deux espèces parentales n'existent pas en sympatrie. Ce n'est donc pas une zone de recouvrement et d'hybridation, au sens de Mayr et Short, ce qui a conduit dans les années 1960 et 1970 à les considérer comme conspécifiques. Toutefois la zone d'hybridation se déplace vers l'ouest, et il a été observé que, derrière elle, les deux espèces retrouvent leur indépendance, mais avec des génomes, et un spectre de variabilité phénotypique, modifiés par l'intrusion de gènes provenant de l'autre espèce.

L'analyse génétique approfondie de l'ensemble des canards marins a montré que les clades formés par les macreuses, les eiders, les harles et les garrots, ont connu de très nombreux événements d'hybridation et d'introgession qui les ont profondément interconnectés. C'est dans ce cadre qu'est apparue une espèce hybride, l'Eider de Steller, dont nous avons parlé précédemment mais aussi que beaucoup de caractères ont été échangés entre les clades.



## Phylogenomics reveals ancient and contemporary gene flow contributing to the evolutionary history of sea ducks (Tribe Mergini)

Philip Lavretsky<sup>a,b,\*</sup>, Robert E. Wilson<sup>b</sup>, Sandra L. Talbot<sup>b</sup>, Sarah A. Sonsthagen<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Department of Biological Sciences, University of Texas at El Paso, El Paso, TX 79668, USA

<sup>b</sup> US Geological Survey, Alaska Science Center, 4210 University Dr., Anchorage, AK 99508, USA

### ARTICLE INFO

#### Keywords:

Evolution

Hybridization

Phylogenetics

Population genetics

Sea duck

### ABSTRACT

Insight into complex evolutionary histories continues to build through broad comparative phylogenomic and population genomic studies. In particular, there is a need to understand the extent and scale that gene flow contributes to standing genomic diversity and the role introgression has played in evolutionary processes such as hybrid speciation. Here, we investigate the evolutionary history of the Mergini tribe (sea ducks) by coupling multi-species comparisons with phylogenomic analyses of thousands of nuclear ddRAD-seq loci, including Z-sex chromosome and autosomal linked loci, and the mitogenome assayed across all extant sea duck species in North America. All sea duck species are strongly structured across all sampled marker types (pair-wise species  $\Phi_{ST} > 0.2$ ), with clear genetic assignments of individuals to their respective species, and phylogenetic relationships recapitulate known relationships. Despite strong species integrity, we identify at least 18 putative hybrids, with all but one being late generational backcrosses. Most interesting, we provide the first evidence that an ancestral gene flow event between long-tailed ducks (*Clangula hyemalis*) and true Eiders (*Somateria* spp.) not only moved genetic material into the former species, but likely generated a novel species — the Steller's eider (*Polyzonia stelleri*) — via hybrid speciation. Despite generally low contemporary levels of gene flow, we conclude that hybridization has and continues to be an important process that shifts novel genetic variation between species within the tribe Mergini. Finally, we outline methods that permit researchers to contrast genomic patterns of contemporary versus ancestral gene flow when attempting to reconstruct potentially complex evolutionary histories.

Le Canard chipeau, *Anas strepera*, et la Sarcelle à faucilles, *Anas falcata*, dont l'attachement écologique et comportemental est bien connu, sont aussi passés par de nombreux échanges de gènes. C'est ainsi qu'aujourd'hui, l'ADN mitochondrial des deux espèces présentent une distribution mosaïque. De nombreux Chipeaux ont un ADN mitochondrial de Sarcelle à faucilles et vice versa. La seule tendance géographique est que les Chipeaux d'Amérique du Nord ont une fréquence plus élevée d'ADN mitochondrial de Sarcelle à faucilles que ceux de l'Ancien Monde.

## NUCLEAR LOCI AND COALESCENT METHODS SUPPORT ANCIENT HYBRIDIZATION AS CAUSE OF MITOCHONDRIAL PARAPHYLY BETWEEN GADWALL AND FALCATED DUCK (*ANAS* SPP.)

Jeffrey L. Peters,<sup>1,2,3</sup> Yuri Zhuravlev,<sup>4</sup> Igor Fefelov,<sup>5</sup> Anne Logie,<sup>1,6</sup> and Kevin E. Omland<sup>1,7</sup>

<sup>1</sup>Department of Biological Sciences, University of Maryland Baltimore County, Baltimore, Maryland 21250

<sup>2</sup>E-mail: jpeters@iab.alaska.edu

<sup>4</sup>Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

E-mail: zhuravlev@ibss.dvo.ru

<sup>5</sup>Research Institute of Biology, Irkutsk State University, Irkutsk 664003, Russia

E-mail: u000438@ic.isu.ru

<sup>6</sup>E-mail: alogie1@umbc.edu

<sup>7</sup>E-mail: omland@umbc.edu

Received July 24, 2006

Accepted March 21, 2007

Many species have mitochondrial DNA lineages that are phylogenetically intermixed with other species, but studies have rarely tested the cause of such paraphyly. In this study, we tested two hypotheses that could explain mitochondrial paraphyly of Holarctic gadwalls (*Anas strepera*) with respect to Asian falcated ducks (*A. falcata*). First, hybridization could have resulted in falcated duck mitochondrial DNA (mtDNA) introgressing into the gadwall gene pool. Second, gadwalls and falcated ducks could have diverged so recently that mtDNA lineages have not sorted to reciprocal monophyly. We used coalescent analyses of three independent loci to distinguish between these two hypotheses. Two lines of evidence support introgression. First, analyses of the three loci combined show that some introgression is necessary to explain current genetic diversity in gadwalls. Second, we generated alternative predictions regarding time since divergence estimated from mtDNA: falcated ducks and gadwalls would have diverged between 65,000 and 700,000 years before present (ybp) under the introgression hypothesis and between 11,000 and 76,000 ybp under the incomplete lineage sorting hypothesis. The two independent nuclear introns indicated that these species diverged between 210,000 and 5,200,000 ybp, which did not overlap the predicted time for incomplete lineage sorting. These analyses also suggested that ancient introgression (~14,000 ybp) has resulted in the widespread distribution and high frequency of falcated-like mtDNA (5.5% of haplotypes) in North America. This is the first study to use a rigorous quantitative framework to reject incomplete lineage sorting as the cause of mitochondrial paraphyly.

**KEY WORDS:** Anatidae, ancient introgression, coalescence, Holarctic, incomplete lineage sorting, mitochondrial paraphyly, nuclear introns.



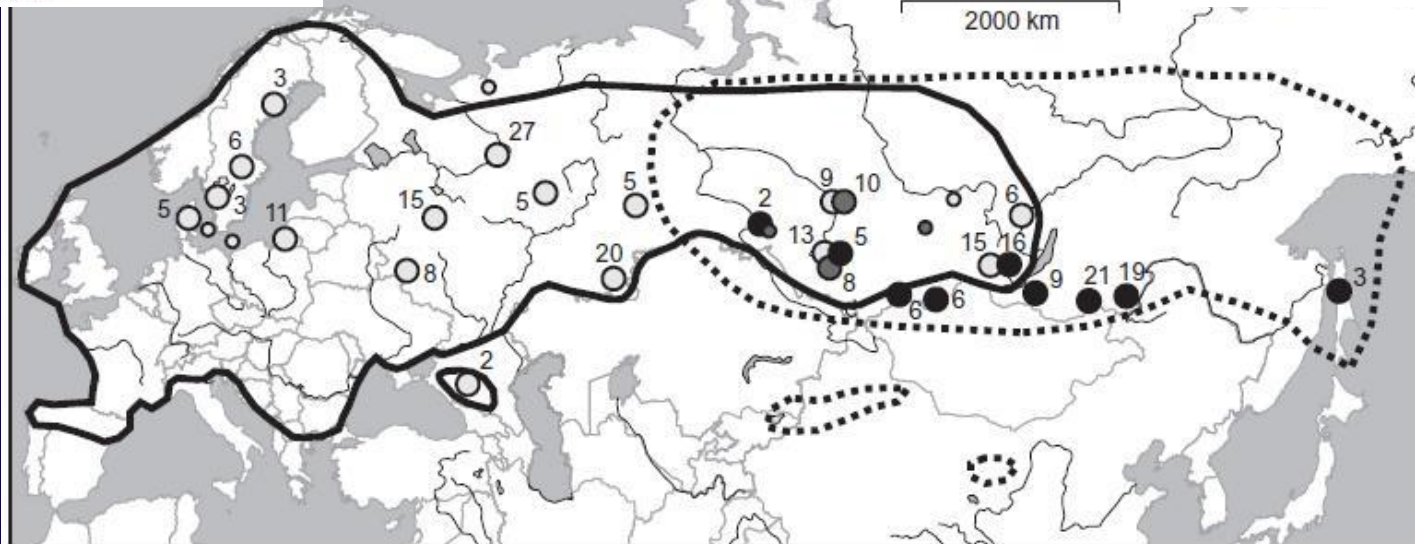
Photo Alchetron



Les grives de Naumann, *Turdus naumanni*, à ailes rousses, *Turdus eunomus*, à gorge noire, *Turdus atrogularis* et à gorge rousse, *Turdus ruficollis*, présentent des relations très complexes. A l'heure actuelle ces espèces coexistent en sympatrie, sans hybridation, sauf à quelques endroits. Elles ont connu de très nombreux épisodes d'hybridation de sorte que l'introggression entre elles est généralisée et que les caractères de l'une ou l'autre peuvent apparaître dans des populations pour le reste homogènes. La recherche de « caractères hybrides » dans leurs populations n'a donc aucun sens. Il faut considérer que l'aspect phénotypique global est ce qui décide de l'appartenance d'un individu à l'une ou l'autre des entités.



Le Bruant jaune, *Emberiza citrinella*, et le Bruant à calotte blanche, *Emberiza leucocephalos*, présentent un cas très intéressant. Les deux espèces ont connu, en Asie centrale, une période d'hybridation massive, concomitante avec un goulot d'étranglement des effectifs des populations. Il en a résulté une introgression importante des deux espèces, mais aussi un balayage génétique qui a principalement affecté le Bruant jaune. Il en résulte que tous les Bruants jaunes, jusqu'à la façade atlantique, ont l'ADN mitochondrial du Bruant à calotte blanche et que donc, pour les puristes, tous les Bruants jaunes peuvent être considérés comme des hybrides. En pratique, cela signifie que chercher des signes d'hybridation chez des individus égarés est futile, mais d'autre part, que les Commissions d'homologation ont raison de s'inquiéter d'individus présentant les caractères de l'une des deux espèces en période de nidification dans l'aire de distribution de l'autre.

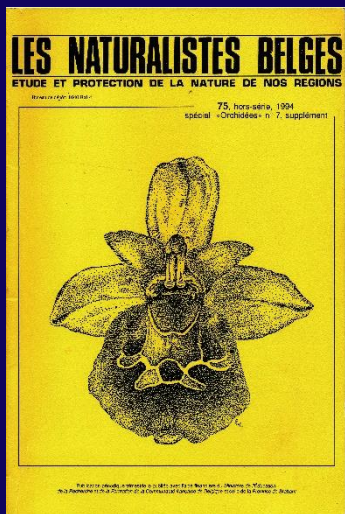


**Figure 1.** Geographic distribution of yellowhammers (*Emberiza citrinella*; solid lines) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*; dashed lines), which hybridize extensively in their area of overlap in western and central Siberia. Sampling sites are indicated by small circles (one sample) or large circles (multiple samples, with numbers indicating sample sizes). Phenotypic yellowhammers are indicated by light grey circles, phenotypic hybrids by dark grey, and phenotypic pine buntings by black.

Les phénomènes d'introgresssion sont évidemment aussi communs chez les plantes que chez les animaux et il est certain que toutes les espèces d'orchidées, pour ne parler que d'elles, doivent avoir connu des épisodes d'introgression, que ce soit dans les genres où les espèces hybrides sont communes ou dans ceux où elles ne le sont pas. Nous nous attarderons un instant au genre *Ophrys*, un genre dans lequel il semble y avoir peu d'espèces hybrides. Dès 1994, nous écrivions, dans notre monographie du genre *Ophrys* :

Il apparaît plausible que la spéciation à l'intérieur du genre *Ophrys* se soit fréquemment produite selon le schéma: attraction d'un nouveau pollinisateur, fondation par un nombre très limité de progéniteurs et perfectionnement rapide de la spécificité des mécanismes d'attraction ... Un tel mécanisme s'accompagne nécessairement d'une perte sévère de diversité génétique ... perte qui rend évidemment les espèces émergentes extrêmement vulnérables à l'extinction en cas de modification minime des conditions environnementales. On peut se demander si ce phénomène n'est pas corrigé par l'hybridation résiduelle entre espèces dont la fréquence est bien connue à l'intérieur du genre et peut servir de source limitée mais permanente de variabilité génétique ... C'est une hypothèse qu'il serait intéressant de tester, et qui pourrait expliquer notamment la constance interspécifique de certains caractères (sépales bicolores, macule candicoïde) dans certaines régions, phénomène qui donne parfois l'impression superficielle d'évolution réticulée.

La mise en évidence en 2008 et 2009 par Devey, Bateman et leurs collaborateurs de signes d'hybridation chez plusieurs espèces du genre n'a dès lors aucune raison de nous étonner. Nous nous serions attendus à ce que ce soit le cas de 100% d'entre elles, puisque nous ne voyons pas comment la spéciation peut se faire chez *Ophrys* sans l'appui de l'hybridation.



*Ophrys annae*



*Ophrys eleonorae*



*Ophrys oreas*

## Annexe

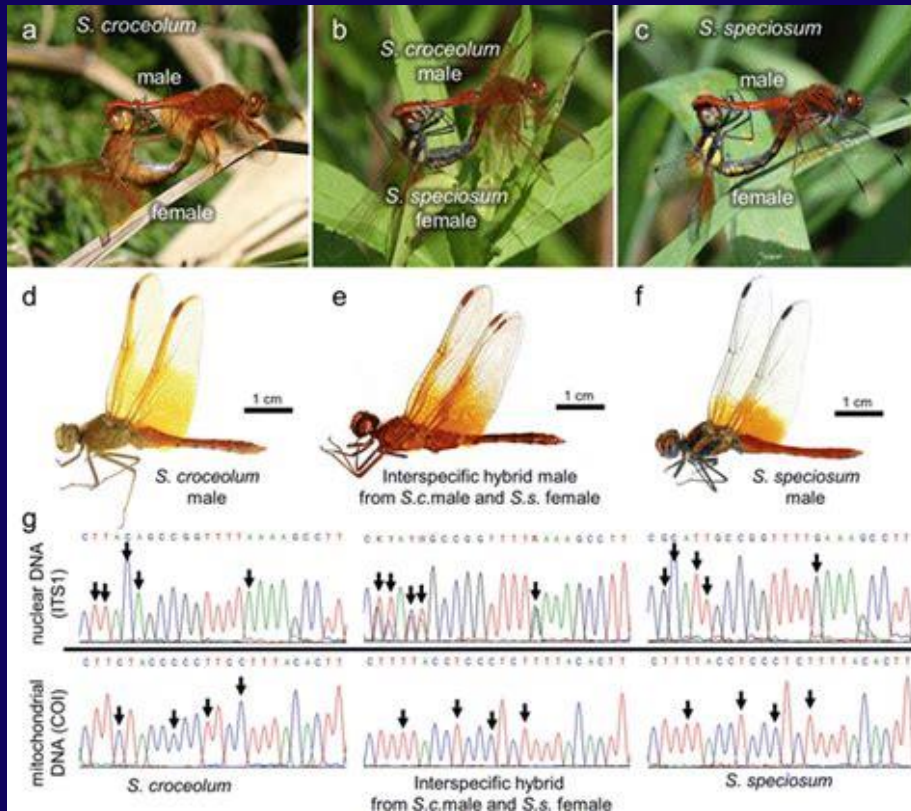
Nous ne pouvons pas dans le temps dont nous disposons, couvrir tous les aspects d'un sujet vaste et complexe, mais nous souhaitons répondre ici, après un complément de lectures, aux questions posées lors de la communication aux Naturalistes belges du 18 janvier 2025.

La première question concerne **la fréquence de l'hybridation chez les insectes et son rôle dans leur évolution**. Si l'on rencontre peu de références à l'hybridation dans ce groupe, le plus riche en espèces du règne animal, c'est que le phénomène y a été très peu étudié. La conscience de l'importance de l'introggression dans le processus évolutif semble être venue encore plus tard chez les entomologistes que chez les ornithologues. On trouve de nombreux articles de 2019 et des années 2020 qui découvrent avec étonnement la prévalence de l'hybridation et de l'introggression concomitante chez les papillons, sans doute le plus étudié des groupes d'insectes. Dans les cinq pages suivantes, nous revenons sur le cas des libellules et sur celui des papillons.

La deuxième question concerne **le transfert horizontal, ou transfert latéral, de matériel génétique**. Le transfert horizontal de matériel génétique sans intervention de la reproduction, par voie virale par exemple, est un autre processus par lequel un organisme intègre du matériel génétique provenant d'un autre organisme. La très abondante littérature récente qui lui est consacrée ne parle jamais de l'hybridation, et la tout aussi abondante littérature mettant aujourd'hui en exergue le rôle de l'hybridation dans l'apport de nouveautés génétiques ne parle jamais du transfert horizontal, ce qui rend difficiles les comparaisons entre l'importance des deux.

Le transfert latéral est certainement important dans le cours de l'évolution, particulièrement au niveau des bactéries. Il ne peut toutefois concerner que du matériel génétique non-codant, le seul transférable. Pour les organismes multicellulaires, le transfert a surtout été observé chez les insectes et dans quelques groupes de plantes, très rarement chez les vertébrés, à l'exception des poissons. Cela explique sans doute le peu de connections entre les deux domaines de recherche, surtout lorsque sont concernés les vertébrés supérieurs.

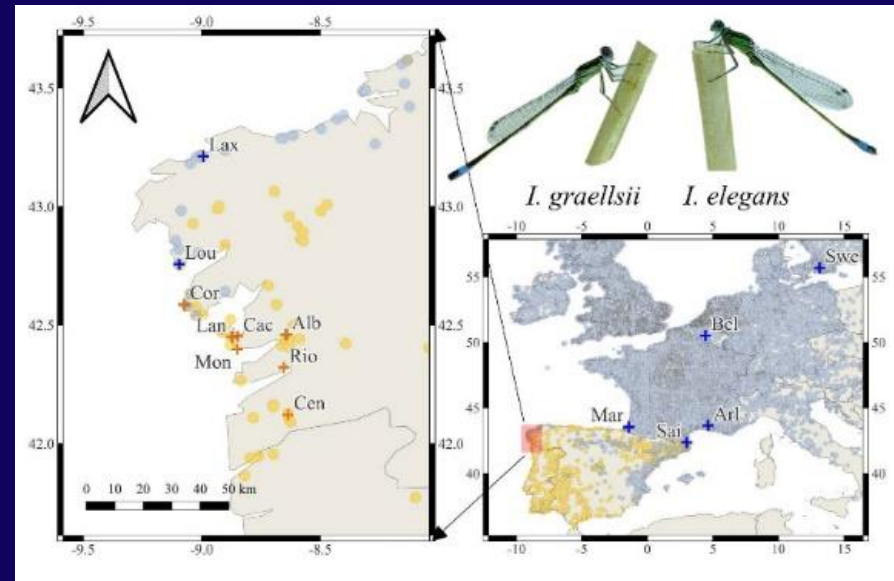
Pour les **libellules**, quelques synthèses récentes suggèrent qu'il y a peu de cas d'hybridation avec succès reproducteur qui aient été publiés, une douzaine en tout pour 3000 espèces de libellules.



Futahashi 2017

Une analyse portant sur 80 espèces de libellules appartenant à toutes les familles (Suvorov et al. 2022. *Deep ancestral introgression shapes evolutionary history of dragonflies and damselflies. Syst. Biol.* 71: 526-546, abstract ci-contre), indique une présence universelle de l'introgression, correspondant à des phénomènes d'hybridation allant des origines de l'ordre, vers -300 millions d'années jusqu'à l'époque actuelle.

Plusieurs analyses notent toutefois la formation de populations fortement introgressées. Elles concernent une zone d'hybridation entre *Ishnura elegans* et *I. graellsii* dans la péninsule ibérique



Arce Valdés 2023

Mais une étude détaillée et ciblée d'un genre, *Sympetrum*, montre une fréquence d'hybridation en cours beaucoup plus élevée (Kornova et al. 2024. *What determines mate choices? Heterospecific mating in Sympetrum dragonflies. Freshwater Biology* 69: 527-537).

**Abstract.**—Introgression is an important biological process affecting at least 10% of the extant species in the animal kingdom. Introgression significantly impacts inference of phylogenetic species relationships where a strictly binary tree model cannot adequately explain reticulate net-like species relationships. Here, we use phylogenomic approaches to understand patterns of introgression along the evolutionary history of a unique, nonmodel insect system: dragonflies and damselflies (Odonata). We demonstrate that introgression is a pervasive evolutionary force across various taxonomic levels within Odonata. In particular, we show that the morphologically "intermediate" species of Anisozygoptera (one of the three primary suborders within Odonata besides Zygoptera and Anisoptera), which retain phenotypic characteristics of the other two suborders, experienced high levels of introgression likely coming from zygopteran genomes. Additionally, we find evidence for multiple cases of deep inter-superfamilial ancestral introgression. [Gene flow; Odonata; phylogenomics; reticulate evolution.]

Pour les papillons, le groupe d'insectes le plus étudié, les observations et analyses de cas d'hybridation sont encore plus rares que pour les odonates. Il semble que la conscience de l'importance de l'hybridation dans le processus évolutif et l'adaptation soit venue encore plus tard chez les amateurs de papillons que dans d'autres disciplines comme en témoignent ces titres sensationnalistes extraits d'articles publiés dans des revues de qualité de la presse de vulgarisation scientifique.



Researcher James Mallet displays a *Heliconius elevatus* specimen.  
Photos by Kris Snibbe/Harvard Staff Photographer

SCIENCE & TECH

# Amazon butterfly evolved from hybrids

## Genomic findings challenge thinking on what makes a species

Clea Simon | Harvard Correspondent

April 17, 2024 • 4 min read

earth.com  
NATURE SCIENCE LIFE

NEWS VIDEOS IMAGES EARTHEDIA TAKE ACTION EAF



04-17-2024

### Butterflies show that new species can evolve from hybridization

By Andrei Ionescu  
Earth.com staff writer

APRIL 17, 2024

Editors' notes

## Amazon butterflies show how new species can evolve from hybridization

by Harvard University



Parent butterfly species *Heliconius pardalinus*. Credit: Andrew Neild

Il y a néanmoins depuis les années 2000 un certain nombre d'études qui documentent des cas d'hybridation et l'importance de l'introgression. La très grande majorité des publications se rapportent aux Heliconiidae néotropicaux des genres *Heliconius* et *Eueides*, pour lesquels la fréquence de l'hybridation et l'omniprésence de l'introgression ont été mises en évidence, et des espèces hybrides découvertes.

## Natural hybridization in heliconiine butterflies: the species boundary as a continuum

James Mallet\*<sup>1,2,3</sup>, Margarita Beltrán<sup>1,3</sup>, Walter Neukirchen<sup>4</sup> and Mauricio Linares<sup>5</sup>

Address: <sup>1</sup>Calton Laboratory, University College London, Wolfson House, 4 Stephenson Way, London NW1 2HE, UK. <sup>2</sup>Department of Entomology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK. <sup>3</sup>Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Apartado 2072, Panamá. <sup>4</sup>Winkelmannstrasse 77, 12487 Berlin, Germany and <sup>5</sup>Departamento de Ciencias Biológicas, Instituto de Genética, Universidad de los Andes, Carrera 1E No 18A10, Bogotá, Colombia

Email: James Mallet\* - j.mallet@ucl.ac.uk; Margarita Beltrán - beltran.margarita@gmail.com; Walter Neukirchen - walter.neukirchen@arcor.de; Mauricio Linares - mlinares@uniandes.edu.co

\* Corresponding author

Published: 23 February 2007

Received: 23 September 2006

BMC Evolutionary Biology 2007, 7:28 doi:10.1186/1471-2148-7-28

Accepted: 23 February 2007

This article is available from: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/7/28>

© 2007 Mallet et al; licensee BioMed Central Ltd.

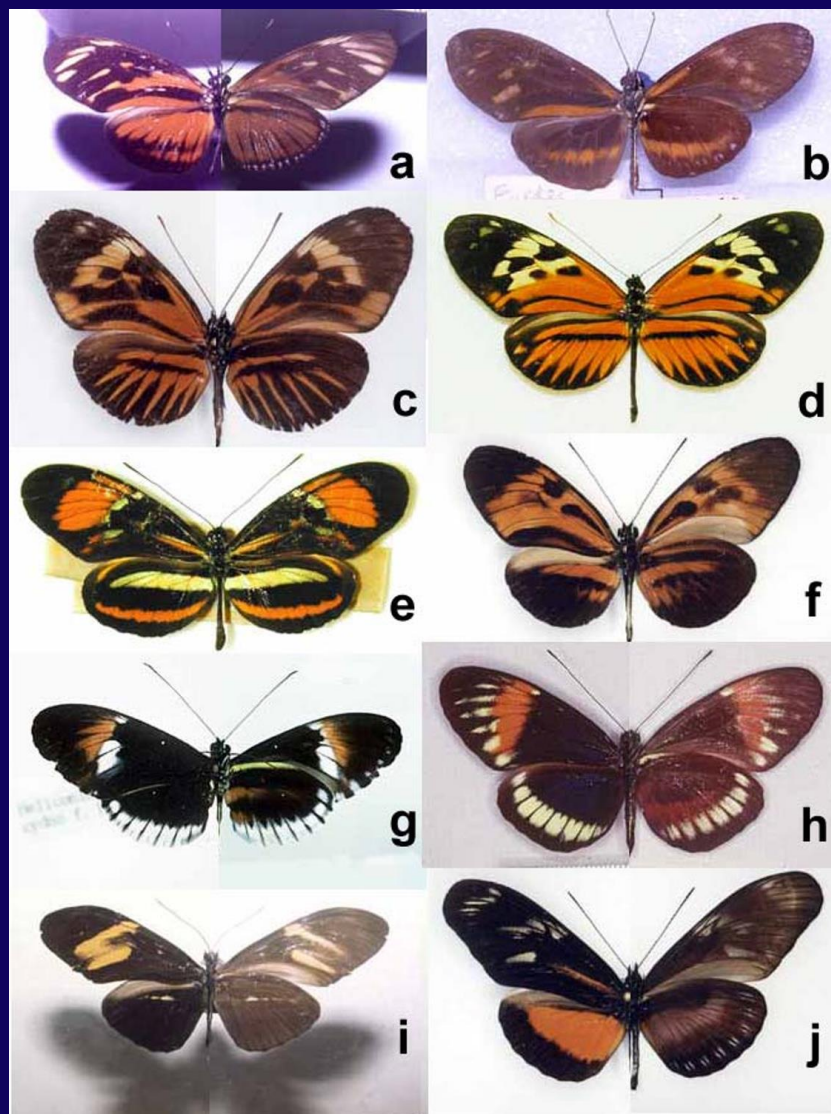
This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/2.0>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

## Abstract

**Background:** To understand speciation and the maintenance of taxa as separate entities, we need information about natural hybridization and gene flow among species.

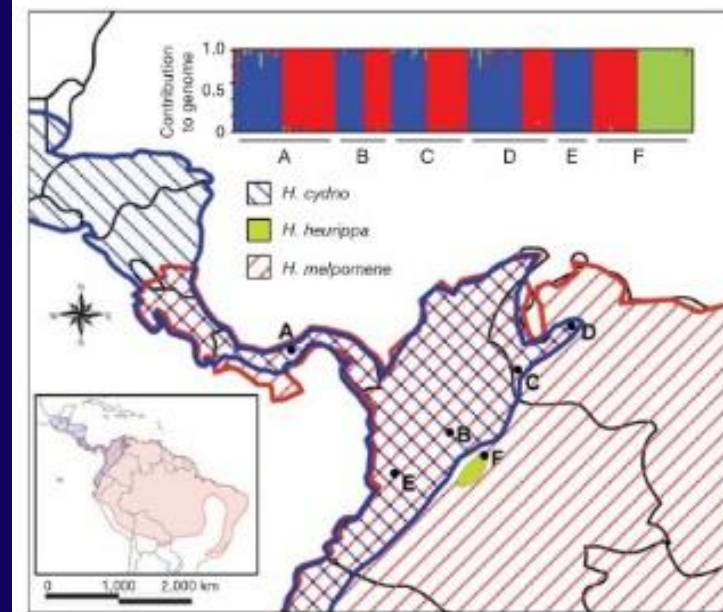
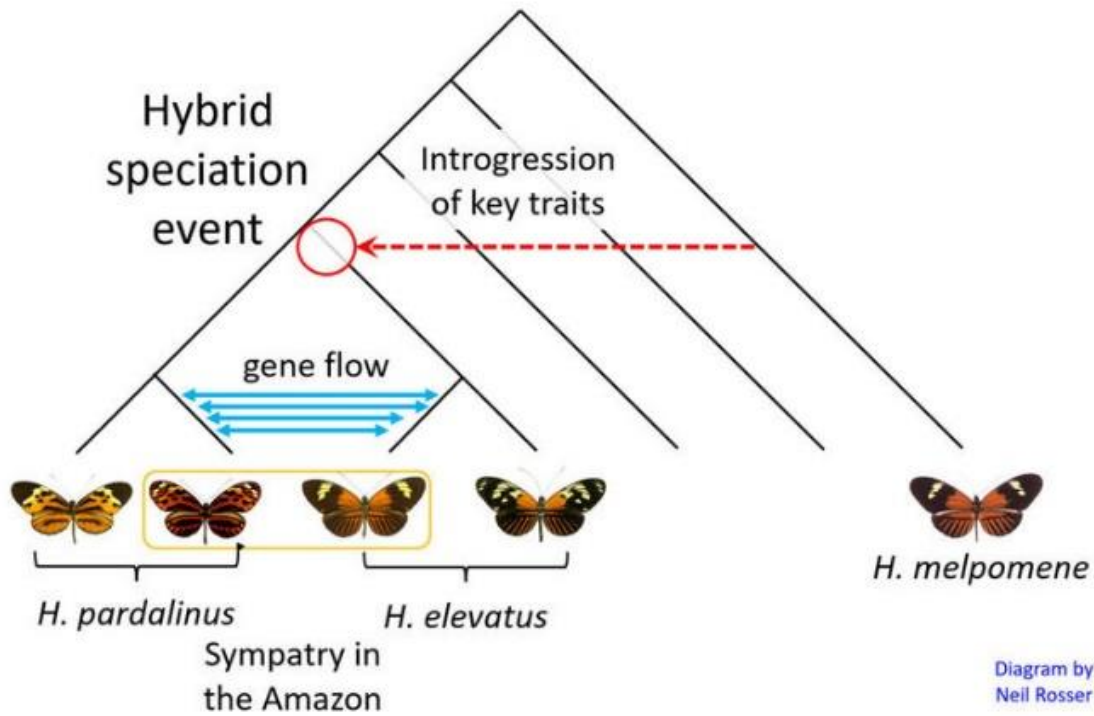
**Results:** Interspecific hybrids occur regularly in *Heliconius* and *Eueides* (Lepidoptera: Nymphalidae) in the wild: 26–29% of the species of Heliconiina are involved, depending on species concept employed. Hybridization is, however, rare on a per-individual basis. For one well-studied case of species hybridizing in parapatric contact (*Heliconius erato* and *H. himera*), phenotypically detectable hybrids form around 10% of the population, but for species in sympatry hybrids usually form less than 0.05% of individuals. There is a roughly exponential decline with genetic distance in the numbers of natural hybrids in collections, both between and within species, suggesting a simple "exponential failure law" of compatibility as found in some prokaryotes.

**Conclusion:** Hybridization between species of *Heliconius* appears to be a natural phenomenon; there is no evidence that it has been enhanced by recent human habitat disturbance. In some well-studied cases, backcrossing occurs in the field and fertile backcrosses have been verified in insectaries, which indicates that introgression is likely, and recent molecular work shows that alleles at some but not all loci are exchanged between pairs of sympatric, hybridizing species. Molecular clock dating suggests that gene exchange may continue for more than 3 million years after speciation. In addition, one species, *H. heurippa*, appears to have formed as a result of hybrid speciation. Introgression may often contribute to adaptive evolution as well as sometimes to speciation itself, via hybrid speciation. Geographic races and species that coexist in sympatry therefore form part of a continuum in terms of hybridization rates or probability of gene flow. This finding concurs with the view that processes leading to speciation are continuous, rather than sudden, and that they are the same as those operating within species, rather than requiring special punctuated effects or complete allopatry. Although not qualitatively distinct from geographic races, nor "real" in terms of phylogenetic species concepts or the biological species concept, hybridizing species of *Heliconius* are stably distinct in sympatry, and remain useful groups for predicting morphological, ecological, behavioural and genetic characteristics.



Newly discovered or little-known interspecific hybrids in *Heliconius* and *Eueides*. a. *Eueides isabella eua* × *E. vibilia vilis*, male, hybrid no. 4; b. *Eueides isabella eua* × *E. proalla vulgiformis*, male, hybrid no. 6; c. *Heliconius numata aurora* × *H. melpomene malleti*, female, hybrid no. 11; d. *Heliconius hecalea zeus* × *H. elevatus perchlorus*, male, hybrid no. 16; e. *Heliconius ethilla narcaea* × *H. besckei*, female, hybrid no. 28; f. *Heliconius numata superioris* × *H. melpomene meriana*, male, hybrid no. 10; g. *Heliconius melpomene cythera* × *H. cydno althea*, male, hybrid no. 34; h. *Heliconius melpomene* ssp. nov. × *H. cydno hermogenes*, female, hybrid no. 65; i. *H. erato petiverana* × *H. charithonia vasquezae*, male, hybrid no. 158; j. *Heliconius hecalesia octavia* × *H. hortense*, male, hybrid no. 160. For further details, see Table 1 and Additional File 1. All hybrids are putative F<sub>1</sub> progeny of interspecies hybridization, except e which is interpreted as a backcross to *H. besckei*. Photos: a, i – Sandra Knapp; b, g – James Mallet; c, f, j – Walter Neukirchen; d, e – Andrew Brower, h – Mauricio Linares.

Au moins deux espèces d'origine hybride ont été découvertes dans ce cadre, *Heliconius elevatus*, hybride entre *H. pardalinus* et *H. melpomene*, l'objet de la très médiatique confirmation publiée dans *Nature* en 2024, et évoquée plus haut, et *Heliconius heurippa*, hybride entre *H. cydno* et *H. melpomene*, annoncé plus tôt, en 2011, mais peut-être avec une moins solide confirmation.



**Figure 1 | Geographic distributions and genetic differentiation between *H. cydno*, *H. melpomene* and *H. heurippa*.** *H. heurippa* is sympatric with *H. melpomene* and parapatric with *H. cydno* in eastern Colombia. We used

En dehors de Heliconiidae, il y a quand même quelques rapports d'hybridations confirmées, notamment en Europe, parmi les Papilionidae (Iphiclides), les Pieridae (Colias), les Nymphalidae (Melitaea), les Lycaenidae (Polyommatus), et en Afrique parmi les Danaidae (Danaus).



Iphiclides



Colias



Melitaea



Polyommatus



Danaus