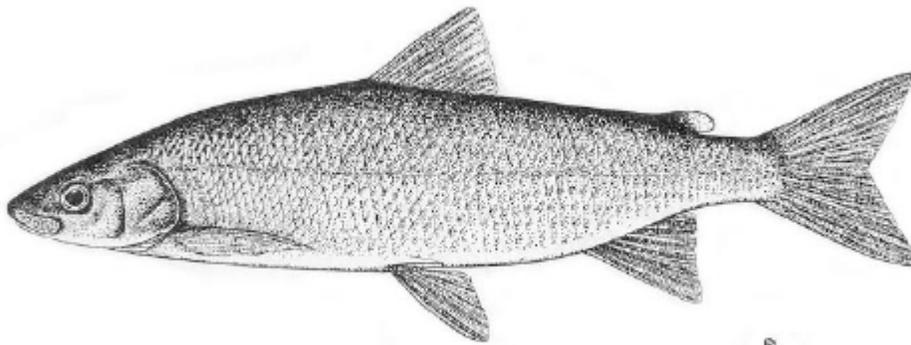


# Rapport spécial du COSEPAC Unités désignables à une échelle adéquate

pour le

## **Grand corégone** *Coregonus clupeaformis*

au Canada



préparé pour le

COMITÉ SUR LA SITUATION DES  
ESPÈCES EN PÉRIL AU CANADA

par

Sean M. Rogers  
Department of Zoology  
University of British Columbia

Financement fourni par Environnement Canada

Rapport final présenté le 3 novembre 2008

**COSEWIC**  
Committee on the Status  
of Endangered Wildlife  
in Canada



**COSEPAC**  
Comité sur la situation  
des espèces en péril  
au Canada

## TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ .....	4
I. INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	4
Description et biologie du grand corégone .....	11
Répartition du grand corégone .....	12
Taxinomie du grand corégone .....	14
II. CLÉ DE DÉTERMINATION D'UNITÉS DÉSIGNABLES POUR LE COSEPAC .....	15
1. L'unité désignable présumée (UDP) est-elle une entité taxinomique distincte ou est-elle considérée comme une espèce biologiquement distincte? .....	15
2. L'UDP représente-t-elle un groupe phylogénétique important distinct d'autres groupes du taxon en question? .....	31
3. L'UDP présente-t-elle des caractères distinctifs qui 1) représentent une adaptation locale et 2) définissent l'UDP comme n'étant pas écologiquement interchangeable avec d'autres UDP connues au sein de l'espèce, ou 3) définissent l'UDP comme une composante irremplaçable de la biodiversité du Canada? .....	38
4. L'UDP représente-t-elle une importante disjonction de l'aire de répartition? .....	48
5. L'UDP occupe-t-elle des zones biogéographiques différentes? .....	48
6 Conclusions .....	50
REMERCIEMENTS .....	51
RÉFÉRENCES .....	51

### Liste des figures

- Figure 1. (a) Grand corégone (Scott et Crossman, 1974). (b) Tête de cisco (à gauche) comparée à la tête d'un corégone (à droite) dont la mâchoire supérieure surplombe la mâchoire inférieure. Chez *C. clupeaformis*, le profil de la lèvre supérieure est en ligne avec le front. (c) Front convexe du corégone tschir (*C. nasus*, à gauche) comparé au profil concave de la tête du grand corégone (*C. clupeaformis*, à droite). (d) Branchicténies du *C. nasus* (à gauche), la plus longue branchicténie mesurant un cinquième de la largeur interorbitaire, et branchicténies du *C. clupeaformis* (à droite), la plus longue branchicténie mesurant plus d'un cinquième de la largeur interorbitaire. (Clé et images adaptées de McPhail et Lindsey, Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1970).....9

- Figure 2. Schéma décisionnel (clé) de détermination des UD du complexe d'« espèces » du grand corégone. Les nombres en haut, de gauche à droite, indiquent les étapes de la clé permettant d'identifier les UD présumées. Les boîtes montrent les UD identifiées à chacune des étapes. Les lignes reliant les UD reflètent différentes étapes du processus décisionnel. Par exemple, UD2-3 (deux formes sympatriques du lac Squanga) est connectée à UD-Béringien ainsi qu'à UD-ZBNED du fleuve Yukon. Les lignes et les boîtes tiretées indiquent des UD provisoires. Les UD de formes sympatriques du grand corégone sont indiquées en jaune parce que la détermination initiale du statut d'UD a eu lieu à l'étape 1 (voir la section 1.1), puis a été étayée à l'étape 3 (adaptation locale) de la clé. ....10
- Figure 3. Répartition et phylogéographie du grand corégone au Canada. La liste grise délimite l'aire de répartition générale du complexe d'« espèces » du grand corégone, tandis que la ligne bleue marque l'étendue maximale de la glace durant la période glaciaire (adapté de Bernatchez et Dodson, 1991). La couleur des symboles représentant les populations indique le grand groupe phylogénétique, selon le refuge ancestral durant la glaciation, auquel elles appartiennent (voir l'étape 2 de la clé). Bleu = Béringien, vert = Nahannien, jaune = Mississippien, rouge = Atlantique, brun = Acadien. Les paires d'espèces sont indiquées par des losanges. Voir au tableau 1 les détails sur les échantillons et à la figure 2 la détermination des UDP.....13
- Figure 4. Paires de formes limnétique et benthique du grand corégone : (a) formes benthique (en haut) et limnétique (en bas) du lac Indian (Maine) et (b) formes limnétique (nombre élevé de branchicténies, en haut) et benthique (faible nombre de branchicténies) du lac Squanga (Yukon).....39
- Figure 5. Répartition des populations du grand corégone échantillonnées dans les zones biogéographiques nationales d'eau douce. Voir le tableau 1 pour de plus amples renseignements. ....49

### Liste des tableaux

- Tableau 1. Populations de grands corégones échantillonnées au Canada et aux États-Unis. N° : numéro du lieu (voir la figure 2). Site : cours d'eau ou lac avec symbole de la province ou de l'État américain (AK = Alaska, Yn = Yukon, T.N.-O. = Territoires du Nord-Ouest, Nu. = Nunavut, C.-B. = Colombie-Britannique, Alb. = Alberta, Sask. = Saskatchewan, Man. = Manitoba, Ont. = Ontario, MI = Michigan, Qc = Québec, ME = Maine, N.-B. = Nouveau-Brunswick, N.-É. = Nouvelle-Écosse). Entité taxinomique : présence de l'UD *C. lavaretus* de la section 1 de la clé (autrement *C. clupeaformis*). PE : présence d'une paire d'espèces (deux formes sympatriques). GP : grands groupes phylogéographiques; B = Béringien, E = Eurasien, N = Nahanni, M = Mississippi, At = Atlantique, Ac = Acadien et s.o. = sans objet. ZB : zones biogéographiques nationales d'eau douce (voir la figure 2 pour des détails). UDP : unité désignable présumée, voir la figure 1 pour une liste complète. Réf. : références documentaires pour les populations échantillonnées. ....6

## RÉSUMÉ

Le grand corégone (*Coregonus clupeaformis*, Mitchill) est un poisson d'eau douce largement répandu au Canada. En raison des problèmes taxinomiques qu'il présente dans l'ensemble du pays, on y fait référence comme le « complexe d'espèces du *Coregonus clupeaformis* ». Le présent rapport spécial vise à évaluer les unités désignables (UD) du *Coregonus clupeaformis* au Canada. Le rapport examine le complexe d'« espèces » en ce qui concerne la génétique, l'écologie, la morphologie, la répartition, la disjonction de l'aire de répartition et la présence dans différentes zones biogéographiques de plus de 80 populations. Ces données ont servi à évaluer et à identifier des UD présumées (UDP) selon les lignes directrices du COSEPAC pour reconnaître les UD inférieures à l'espèce.

Trente-deux UD ont été identifiées au sein du complexe d'« espèces » du grand corégone. Le corégone eurasiatique, ou corégone lavaret (*Coregonus lavaretus*), a été identifié comme une entité taxinomique distincte constituant une UD. Sept paires de formes (ou écotypes) limnétique et benthique sympatriques ont été reconnues comme constituées d'« espèces biologiques » distinctes qui forment donc 14 UD. Trois autres paires de formes limnétique et benthique sont reconnues comme constituant 6 UD provisoires. Les populations du grand corégone appartiennent à cinq groupes génétiquement distincts en raison de leur isolement géographique les uns des autres durant les glaciations du Pléistocène. Les zones biogéographiques nationales d'eau douce (ZBNED) qui correspondent à ces grands groupes phylogéographiques au sein du complexe d'« espèces » ont été identifiées comme 11 UD. Toutes ces UDP devront être étudiées de plus près, car ce rapport ne constitue qu'une première approximation avant que le COSEPAC procède aux évaluations.

## I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les Corégoninés sont des poissons d'eau froide communs dans les zones arctiques de l'Amérique du Nord, de l'Europe et de l'Asie (Lindsey et Woods, 1970). Ils font l'objet d'importantes pêches commerciales et récréatives et de nombreuses activités d'élevage à l'échelle mondiale (Eckmann *et al.*, 1996). Cette sous-famille offre un exemple d'évolution dynamique ayant donné de nombreuses espèces, sous-espèces et formes apparues avant et après les glaciations du Pléistocène dans toute l'aire de répartition (p. ex. Kirkpatrick et Selander, 1979; Morin *et al.*, 1982, Bodaly *et al.*, 1991; Vuorinen *et al.*, 1993; Bodaly *et al.*, 1994; Svaerdson, 1998; Turgeon *et al.*, 1999; Bernatchez, 2004; McDermid *et al.*, 2005; Ostbye *et al.*, 2006). La vaste répartition des Corégoninés et leur colonisation de milieux lacustres et fluviaux après la déglaciation contribuent au grand intérêt qu'ils présentent comme modèle permettant de comprendre l'évolution. Par contre, cette vaste répartition et l'évolution dynamique de nombreuses espèces de Corégoninés donnent également lieu à des incohérences et désaccords taxinomiques, au point où les chercheurs qui s'y intéressent parlent du « problème des Corégoninés » (Svärdson, 1957 et 1965; Lindsey *et al.*, 1970, Scott et Crossman, 1974; Nikolsky et Reshetnikov, 1970; Douglas *et al.*, 2005; McPhail, 2007).

Le grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) est un corégoniné d'eau douce largement répandu au Canada (Scott et Crossman, 1974). Il s'agit du poisson d'eau douce le plus pêché à des fins commerciales au pays (Bodaly, 1986; DFO, 2005), et on l'a beaucoup étudié à titre d'importante ressource aquacole (Flüchter, 1980; Bodaly, 1986; Drouin *et al.*, 1986; Zitzow et Millard, 1988; Harris et Hulsman, 1991; Champigneulle et Rojas-Beltran, 1990). En raison des variations entre ses populations dans son aire de répartition, sa taxinomie est confuse, de sorte qu'on parle du « complexe *Coregonus clupeaformis* » (McPhail et Lindsey, 1970; Scott et Crossman, 1974). Il faut donc une détermination explicite des unités désignables (UD) du *Coregonus clupeaformis* au Canada avant que le COSEPAC procède aux évaluations.

Voici les objectifs de ce rapport spécial : 1) évaluer les populations du grand corégone au Canada afin de déterminer si elles satisfont aux critères d'UD, 2) pour chaque UDP, évaluer les critères qui justifient sa désignation, 3) dans les cas où cette évaluation ne peut être faite, déterminer les données qui manquent pour ce faire, et 4) synthétiser l'ensemble des résultats dans un contexte qui facilite l'évaluation de divers scénarios de conservation, en vue d'établir des UD adéquates à utiliser dans les futures évaluations de la situation du grand corégone dans son ensemble.

Voici la méthodologie utilisée pour identifier les UD. D'abord, la vaste documentation sur le grand corégone a été parcourue pour en extraire des données sur sa génétique, son écologie, sa morphologie, sa répartition, les disjonctions de son aire de répartition et sa présence dans différentes zones biogéographiques. Ces données ont permis de dresser une liste exhaustive des populations actuelles du grand corégone au Canada (tableau 1). Dans les cas de lacs où la ou les populations ont été échantillonnées à plusieurs reprises, les données de toutes les études ont été intégrées pour l'évaluation de l'UD (p. ex. plusieurs marqueurs d'ADN dans les études phylogénétiques). Une clé de détermination des UD (Taylor, 2006), fondée sur les critères des lignes directrices du COSEPAC pour reconnaître les UD inférieures à l'espèce (<http://www.cosewic.gc.ca/fra/>), a ensuite été appliquée aux populations. La clé a consisté en une série des questions visant à identifier de nouvelles UD et à déterminer s'il est nécessaire de délimiter des UD au sein d'un certain nombre de populations évaluées à un moment donné. Le résultat final consiste en un schéma décisionnel de détermination des UD proposées pour le complexe d'« espèces » du grand corégone au Canada (tableau 1; figure 2).

**Tableau 1. Populations de grands corégones échantillonnées au Canada et aux États-Unis.**  
**N°** : numéro du lieu (voir la figure 2). **Site** : cours d'eau ou lac avec symbole de la province ou de l'État américain (AK = Alaska, Yn = Yukon, T.N.-O. = Territoires du Nord-Ouest, Nu. = Nunavut, C.-B. = Colombie-Britannique, Alb. = Alberta, Sask. = Saskatchewan, Man. = Manitoba, Ont. = Ontario, MI = Michigan, Qc = Québec, ME = Maine, N.-B. = Nouveau-Brunswick, N.-É. = Nouvelle-Écosse). **Entité taxinomique** : présence de l'UD *C. lavaretus* de la section 1 de la clé (autrement *C. clupeaformis*). **PE** : présence d'une paire d'espèces (deux formes sympatriques). **GP** : grands groupes phylogéographiques; B = Béringien, E = Eurasien, N = Nahanni, M = Mississippi, At = Atlantique, Ac = Acadien et s.o. = sans objet. **ZB** : zones biogéographiques nationales d'eau douce (voir la figure 2 pour des détails). **UDP** : unité désignable présumée, voir la figure 1 pour une liste complète. **Réf.** : références documentaires pour les populations échantillonnées.

N°	Site		Entité taxinomique	PE	GP	ZB	UDP	Réf.
1	Fleuve Yukon	AK	<i>C. lavaretus</i>		B, E	6	1,23	5, 6
2	Lac Minnesota	AK	<i>C. lavaretus</i>		B, E	s.o.		5, 6
3	Rivière Chatanika	AK	<i>C. lavaretus</i>		B, E	s.o.		5, 6
4	Lac Davis	Yn			B	6	23	7
5	Lac Hanson	Yn			s.o.	6	23	12
6	Lac Tatchun	Yn			B	6	23	3
7	Lac Squanga	Yn	<i>C. lavaretus</i> (limnétique)	OUI	B, E	6	1,2, 3,23	3, 5-7
8	Lac Little Teslin	Yn	<i>C. lavaretus</i> (limn. + benthique)	OUI	B, E	6	1,4, 5,23	5, 6
9	Lac Dezadeash	Yn	<i>C. lavaretus</i> (limnétique)	OUI	B, E	6	1,6, 7,23	7, 3
10	Lac McClintock	Yn			B	13	22	7
11	Lac Aishihik	Yn			B	6	23	5 – 7
12	Lac Kluane	Yn			B	6	23	7, 3
13	Lac Margaret	Yn			B	13	22	7
14	Lac Dease	C.-B.			B	13	22	7
15	Lac Finlayson	Yn			B	13	22	7
16	Lac Frances	Yn			B	13	22	3, 7
17	Lac Simpson	Yn			B	13	22	7
18	Lac Watson	Yn			B	13	22	3, 7
19	Lac Wheeler	C.-B.			B	13	22	7
20	Lac Toobally	Yn			B,N	13	22	7
21	Lac Crooked	C.-B.			B,N	13	22	7
22	Rivière Liard	C.-B.	<i>C. lavaretus</i>		B,N,M	13	22	7
23	Lac Fisherman's	T.N.-O.			N	13	22	7
24	Lac Bovie	T.N.-O.			N	13	22	7

N°	Site		Entité taxinomique	PE	GP	ZB	UDP	Réf.
25	Lac Seaplane	T.N.-O.			N	13	22	7
26	Lac Divide	T.N.-O.			N	13	22	7
27	Lac Little Doctor	T.N.-O.			N	13	22	7
28	Rivière Crooked	C.-B.			B ou N	13	22	5, 6
29	Lac Quesnel	C.-B.			s.o.	11	24	2
30	Lac Fraser	C.-B.			N	11	24	7
31	Lac Aleza	C.-B.			N	11	24	7
32	Lac la Hache	C.-B.			N	11	24	3, 7
33	Lac Williams	C.-B.			N	11	24	3, 7
34	Lac Summit	C.-B.			N	11	24	3, 7
35	Lac McLeod	T.N.-O.			N	11	24	3, 7
36	Lac Moberly	C.-B.			N	13	22	3, 7
37	Lac Utikuma	Alb.			N	13	22	7
38	Lac Talbot	Alb.			N	4	25	3, 7
39	Petit lac des Esclaves	Alb.			M	13	22	7
40	Rivière Athabasca	Sask.			M	13	22	7
41	Lac Athabasca	Alb.			M	13	22	7
42	Grand lac des Esclaves	T.N.-O.			M	13	22	3, 5 – 7
43	Lac Wabamum	Alb.			N, M	4	25	3, 5 – 7
44	Lac Waterton	Alb.			M	7	26	7, 3
45	Fort Simpson	T.N.-O.			B,N,M	13	22	7
46	Fort Good Hope	T.N.-O.			B,N,M	13	22	7
47	Chenal East	T.N.-O.			B,N,M	13	22	7
48	Rivière Arctic Red	T.N.-O.			B, M	6	23	5, 6
49	Delta du MacKenzie	YK	<i>C. lavaretus</i>		B,N,M	13	22	7
50	Fort McPherson	T.N.-O.			M	13	22	5, 6
51	Lac Cox	Nu.			B,N,M	13	22	7
52	Lac McEvoy	Yn	<i>C. lavaretus</i>		B	13	1,22	5, 6
53	Lac Jack Fish	Sask..			M	4	25	5, 6
54	Lac South Indian	Man.			M	5	27	5, 6
55	Lac Supérieur	Ont.		OUI	M	10	28	5, 6
56	Lac Michigan	MI			M	10	28	5, 6

N°	Site		Entité taxinomique	PE	GP	ZB	UDP	Réf.
57	Lac Michigan	MI			M	10	28	5, 6
58	Lac Huron	MI			M	10	28	5, 6
59	Lac Ontario	Ont.			M	10	28	5, 6
60	Lac Como	Ont.		OUI	M	10	16,17,28	5, 6
61	Réservoir Kipawa	Qc			M	10	28	5, 6
62	Rivière Rupert	Qc			M	3	29	5, 6
63	Rivière Eastmain	Qc			M	3	29	5, 6
64	La Grande Rivière	Qc			M	3	29	5, 6
65	Grande rivière de la Baleine	Qc			M	3	29	5, 6
66	Rivière Inukjuak	Qc			M	2	30	5, 6
67	Rivière Povungnituk	Qc			M	2	30	5, 6
68	Rivière Koksoak	Qc			M	2	30	5, 6
69	Lac Squaw	Qc			M	2	30	5, 6
70	Lac Altikamagen	Qc			M	2	30	5, 6
71	Réserve Manic-V	Qc			M	2	30	5, 6
72	Réservoir de Caniapiscau	Qc			M	2	8,9,30	4, 8
73	Manicouagan	Qc			M	9	10,11,31	4, 8
74	Réservoir Outardes-2	Qc			M	9	12,13,31	4, 8
75	Fleuve Saint-Laurent	Qc			M	10	28	5, 6
76	Lac Champlain	Qc			M	9	31	5, 6
77	Lac Saint-François	Qc			M	9	31	5, 6
78	Lac de l'Est	Qc		OUI	Ac	9	20,21,31	8 – 10
79	Lac Témiscouata	Qc		OUI	At, Ac	1	18,19,32	4 – 6, 8 – 11
80	Lac Spider	ME			At, Ac	s.o.		5, 6
81	Lac Musquacook	ME			At, Ac	s.o.		5, 6
82	Lac Cliff	ME		OUI	At, Ac	s.o.		4 – 6, 8 – 10
83	Lac Grand	N.-B.			Ac	1	32	5, 6
84	Rivière Mira	N.-É.			Ac	1	32	5, 6
85	Lac Opeongo	Ont.		OUI	M	10	14,15, 28	5, 6

<sup>1</sup> Kennedy 1943, <sup>2</sup> McPhail et Lindsey 1970, <sup>3</sup> Franzin et Clayton 1977, <sup>4</sup> Bernatchez et Dodson 1990, <sup>5</sup> Bernatchez et Dodson 1991, <sup>6</sup> Bodaly *et al.*, 1991, <sup>7</sup> Foote *et al.*, 1992, <sup>8</sup> Pigeon *et al.*, 1997, <sup>9</sup> Lu *et al.*, 1999, <sup>10</sup> Lu *et al.*, 2001, <sup>11</sup> Rogers *et al.*, 2001, <sup>12</sup> Scott et Crossman, 1974

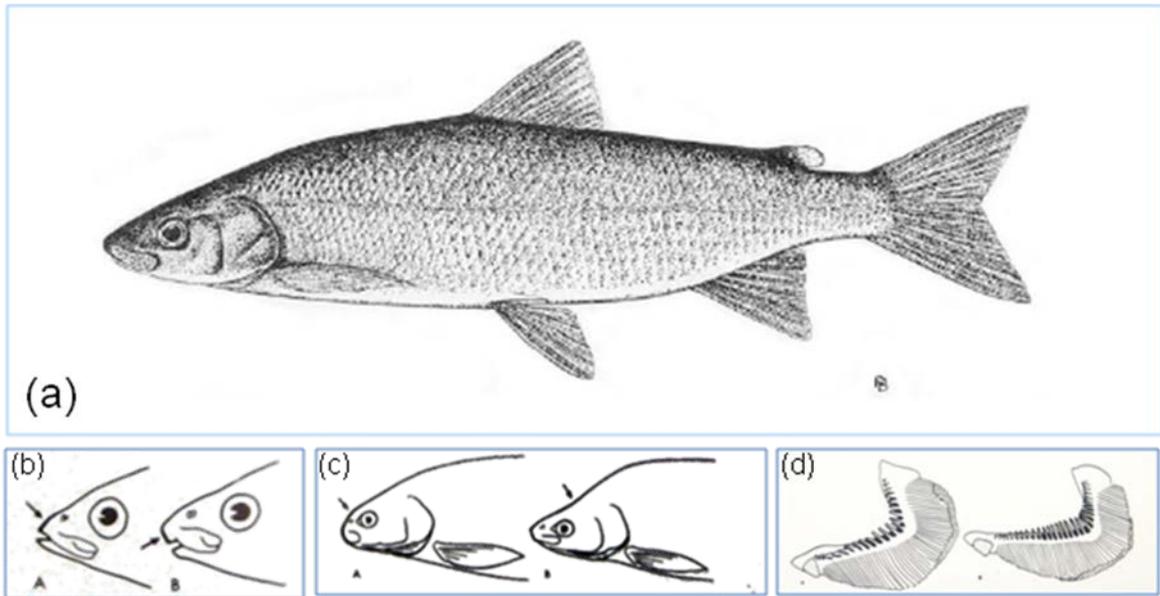
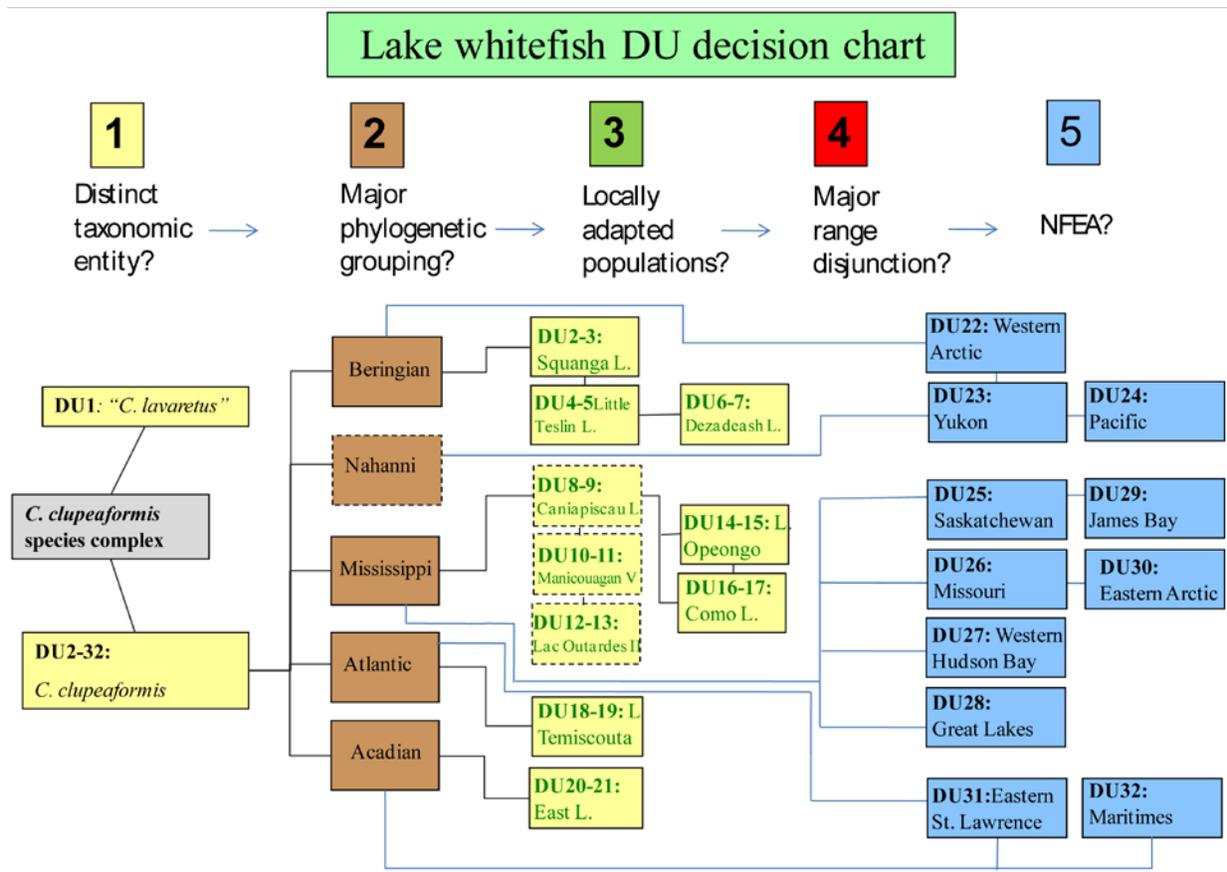


Figure 1. (a) Grand corégone (Scott et Crossman, 1974). (b) Tête de cisco (à gauche) comparée à la tête d'un corégone (à droite) dont la mâchoire supérieure surplombe la mâchoire inférieure. Chez *C. clupeiiformis*, le profil de la lèvre supérieure est en ligne avec le front. (c) Front convexe du corégone tschir (*C. nasus*, à gauche) comparé au profil concave de la tête du grand corégone (*C. clupeiiformis*, à droite). (d) Branchicténies du *C. nasus* (à gauche), la plus longue branchicténie mesurant un cinquième de la largeur interorbitaire, et branchicténies du *C. clupeiiformis* (à droite), la plus longue branchicténie mesurant plus d'un cinquième de la largeur interorbitaire. (Clé et images adaptées de McPhail et Lindsey, Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1970)



**Veillez voir la traduction française ci-dessous :**

Lake Whitefish DU decision chart = Schéma décisionnel pour la détermination des UD du grand corégone

Distinct taxonomic entity? = Entité taxinomique distincte?

Major phylogenetic grouping? = Grand groupe phylogénétique?

Locally adapted populations? = Populations adaptées localement?

Major range disjunction? = Disjonction importante de l'aire de répartition?

NFEA? = ZBNED?

DU1, DU2-32, DU2-3, etc. = UD1, UD2-32, UD2-3, etc.

*C. clupeaformis* species complex = Complexe d'« espèces » de *C. clupeaformis*

Beringian = Béringien

Atlantic = Atlantique

Acadian = Acadien

Squanga L. = L. Squanga

Little Teslin L. = L. Little Teslin

Caniapiscou L. = Rés. Caniapiscou

L. Temiscouata = L. Témiscouata

East L. = L. de l'Est

Dezadeash L. = L. Dezadeash

Opeongo L. = L. Opeongo

Como L. = L. Como

Western Arctic = Arctique de l'Ouest

Western Hudson Bay = Ouest de la baie d'Hudson

Great Lakes = Grands Lacs

Eastern St. Lawrence = Est du Saint-Laurent

Pacific = Pacifique

James Bay = Baie James

Eastern Arctic = Arctique de l'Est

Figure 2. Schéma décisionnel (clé) de détermination des UD du complexe d'« espèces » du grand corégone. Les nombres en haut, de gauche à droite, indiquent les étapes de la clé permettant d'identifier les UD présumées. Les boîtes montrent les UD identifiées à chacune des étapes. Les lignes reliant les UD reflètent différentes étapes du processus décisionnel. Par exemple, UD2-3 (deux formes sympatriques du lac Squanga) est connectée à UD-Béringien ainsi qu'à UD-ZBNED du fleuve Yukon. Les lignes et les boîtes tiretées indiquent des UD provisoires. Les UD de formes sympatriques du grand corégone sont indiquées en jaune parce que la détermination initiale du statut d'UD a eu lieu à l'étape 1 (voir la section 1.1), puis a été étayée à l'étape 3 (adaptation locale) de la clé.

Certains cas d'UD devront être étudiés de plus près, car la clé ne constitue qu'une première approximation. Par exemple, Taylor (2006) a suggéré que si l'on identifiait un caractère diagnostique à l'étape 3 de la clé sur la base d'un échantillonnage limité, on pourrait établir une UD provisoire ou reporter la détermination de l'UD jusqu'à ce qu'un échantillonnage plus poussé permette de confirmer la nature diagnostique du caractère. Si l'on soupçonne l'existence d'une UD par un raisonnement inductif ou déductif qui n'est étayé par aucune donnée, on peut accorder à ce groupe le statut d'UD « provisoire » ou « différée ». On réserve la détermination d'une UD provisoire aux populations qui ne satisfont qu'à quelques-uns des critères de données précisés dans la clé. Une UD différée signifie qu'on reporte la détermination du statut d'UD pour une population que l'on soupçonne constituer une UD d'après un raisonnement inductif ou déductif, mais pour laquelle il n'existe pas de données publiées. À la fin de chaque question de la clé, les données appuyant le statut d'UD sont résumées pour être utilisées dans le schéma décisionnel de détermination des UD du grand corégone (figure 2).

### **Description et biologie du grand corégone**

Le grand corégone (classe : Actinoptérygiens; ordre : Salmoniformes; famille : Salmonidés; sous-famille : Corégoninés; genre : *Coregonus*; espèce : *clupeaformis*) a la forme d'un hareng, comme le nom grec *clupeaformis* l'indique, c'est-à-dire qu'il a la tête courte et le corps allongé et latéralement comprimé (Scott et Crossman, 1974) (figure 1a). Ses noms communs anglais comprennent « lake whitefish » et « humpback whitefish » (McPhail et Lindsey, 1970; Scott et Crossman, 1974; Alt, 1979). Il a une couleur argentée (mais dans certains lacs, son dos est d'un vert ou brun relativement sombre) et atteint une longueur moyenne de 380 mm (Scott et Crossman, 1974). Il a une seule nageoire dorsale à rayons mous, une nageoire adipeuse, ainsi qu'un procès axillaire écaillé à la base de chaque nageoire pelvienne (McPhail et Lindsey, 1970) (figure 1a). Il porte de 70 à 97 grandes écailles cycloïdes sur la ligne latérale. Sa bouche infère constitue une adaptation qui lui permet de s'alimenter sur le fond et le distingue des ciscos du même genre (McPhail et Lindsey, 1970; Scott et Crossman, 1974; figure 1b). Il se distingue d'autres corégones qui lui sont étroitement apparentés (p. ex. le corégone tschir, *Coregonus nasus*, Pallus, ou le ménomini des montagnes, *Prosopium williamsoni*, Pennant) par une tête plus effilée, au profil concave, et par un plus petit rapport entre la longueur du maxillaire et la largeur interorbitaire (Lindsey, 1962; McPhail et Lindsey, 1970, Scott et Crossman, 1974; figure 1c). Il se distingue généralement du corégone tschir par sa plus petite taille, ses branchicténies plus longues et son museau plus long (figure 1d).

Le grand corégone préfère l'eau froide (de 8 à 14 degrés Celsius) et fraie à l'automne, ses populations plus nordiques frayant généralement plus tôt (Scott et Crossman, 1974; McPhail, 2007). La hauteur du corps est plus grande chez les femelles que chez les mâles, tandis que les mâles ont des mâchoires et des nageoires pectorales et pelviennes plus longues (Lindsey, 1963b; Casselman et Schulte-Hostedde, 2004). Juste avant la fraie, des tubercules apparaissent sur les écailles du dos et des flancs des mâles reproducteurs (Wedekind *et al.*, 2001). Le grand corégone se nourrit de plusieurs espèces d'organismes benthiques, notamment des copépodes, des cladocères, des larves de chironomidés, des amphipodes, des gastéropodes et parfois des petits poissons (Brown et Taylor, 1992; Davis et Todd, 1998; Chouinard *et al.*, 1996; Cucin et Faber, 1985; Landry *et al.*, 2007).

### Répartition du grand corégone

Le Corégoninés (corégones, ménominis et ciscos) sont répartis dans les régions froides de l'hémisphère nord, ce qui traduit leur préférence pour les eaux froides et leur capacité de dispersion. Au Canada, l'aire de répartition du *Coregonus clupeaformis* s'étend du Yukon au Labrador. On le trouve dans toutes les provinces à l'exception de l'Île du Prince-Édouard et de Terre-Neuve et jusqu'au sud en Nouvelle-Angleterre et dans les États américains des Grands Lacs (figure 3). Il a atteint la limite nord de son aire de répartition à l'île Victoria (T.N.-O.), près de Cambridge Bay. Dans le nord de son aire de répartition (p. ex. Ungava, région de la baie d'Hudson et réseaux hydrographiques des Territoires du Nord-Ouest se déversant dans l'océan Arctique), l'espèce fréquente aussi des eaux saumâtres (Scott et Crossman, 1974). Un grand nombre de spécimens ont été recueillis dans de nombreux lacs au Canada (tableau 1, figure 3). Par exemple, selon Bodaly *et al.* (1992b), 119 populations lacustres ou fluviales ont été échantillonnées entre 1968 et 1986. Scott et Crossman (1974) ont mentionné qu'on connaissait plus de 166 plans d'eau qui abritaient l'espèce au Canada et aux États-Unis. Des données génétiques ont été recueillies sur plus de 100 lacs ou rivières du Canada, ce qui rend l'espèce particulièrement instructive comme modèle zoogéographique de dispersion postglaciaire des poissons d'eau douce au Canada (figure 3). Il ne s'agit aucunement d'une liste exhaustive, car de nombreux autres plans d'eau abritent des populations indigènes du grand corégone (voir McPhail, 2007).

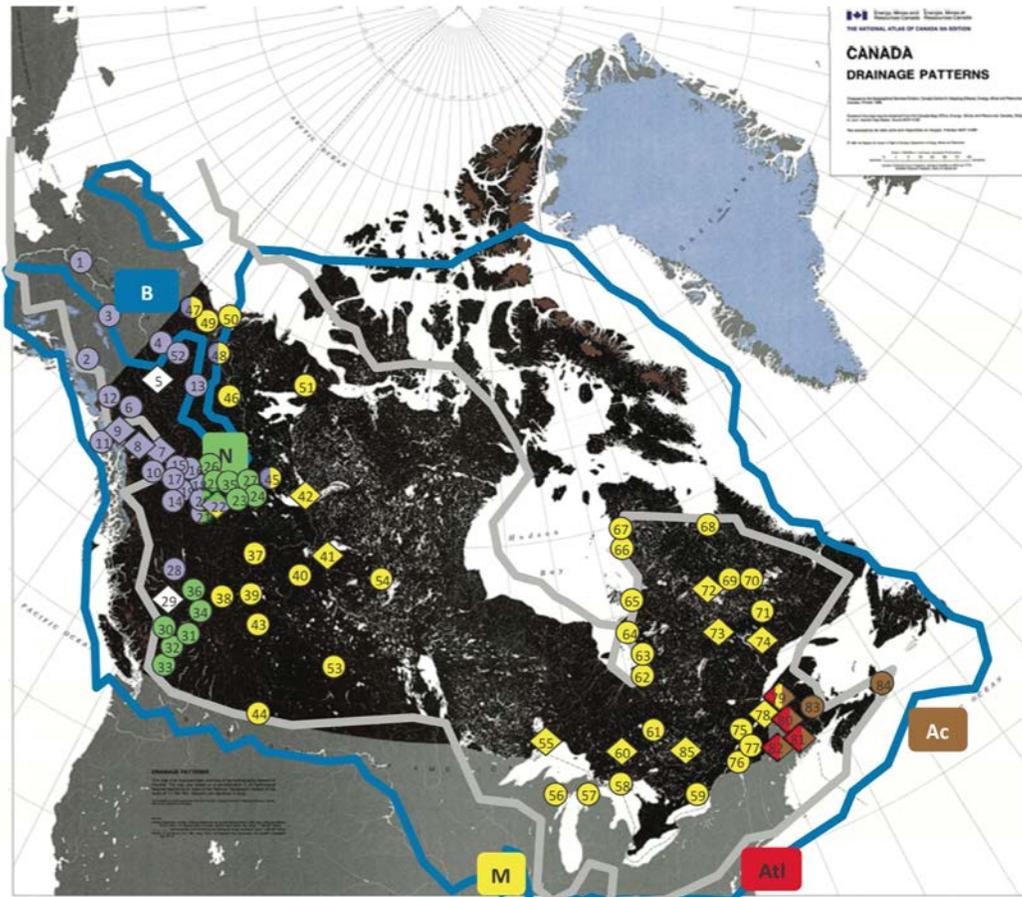


Figure 3. Répartition et phylogéographie du grand corégone au Canada. La liste grise délimite l'aire de répartition générale d'« espèces » du grand corégone, tandis que la ligne bleue marque l'étendue maximale de la glace durant la période glaciaire (adapté de Bernatchez et Dodson, 1991). La couleur des symboles représentant les populations indique le grand groupe phylogénétique, selon le refuge ancestral durant la glaciation, auquel elles appartiennent (voir l'étape 2 de la clé). Bleu = Béringien, vert = Nahannien, jaune = Mississippien, rouge = Atlantique, brun = Acadien. Les paires d'espèces sont indiquées par des losanges. Voir au tableau 1 les détails sur les échantillons et à la figure 2 la détermination des UDP.

Par ailleurs, on connaît plusieurs cas d'introduction de grands corégones dans des lacs. Par exemple, McPhail (2007) a relevé 20 populations introduites dans le sud de la Colombie-Britannique, dont neuf n'avaient pas survécu. La plupart des populations qui n'ont pas réussi à s'établir avaient été introduites dans des petits lacs, alors les introductions ont généralement réussi dans les grands lacs profonds, p.ex. les lacs Shuswap, Okanagan, Kootenay et Arrow (McPhail, 2007). La même tendance a été observée en Ontario (Lasenby *et al.*, 2001) et en Nouvelle-Écosse (DFO, 2006). Scott et Crossman (1964) ont mentionné une population introduite, à partir du lac Érié, dans le lac Hogan's Pond, à Terre-Neuve.

## Taxinomie du grand corégone

Durant la glaciation du Pléistocène (de 1 800 000 à 12 000 ans avant aujourd'hui), les Corégoninés étaient isolés dans des lacs et rivières d'eau de fonte aux marges du front glaciaire dans l'hémisphère nord (Lindsey, 1970; McPhail et Lindsey, 1970). Cette longue période d'isolement allopatrique des populations dans des régions non englacées a mené à de fortes divergences évolutives, ce qui complique la détermination des relations taxinomiques (Bernatchez et Wilson, 1998; Reist *et al.*, 1998). En outre, les caractères morphologiques couramment utilisés pour décrire l'espèce varient beaucoup selon les conditions dans lesquelles les poissons se développent, de sorte que l'apparence des individus d'une même population peut être très différente d'un lac à l'autre (Lindsey *et al.*, 1970; Loch, 1974; Woodger, 1976; Lindsey, 1981; Sandlund, 1992). En raison de la vaste répartition de l'espèce, on lui a donné différents noms en Amérique du Nord, en Russie et en Europe (McPhail et Lindsey, 1970; Lindsey, 1988). Ainsi, selon McPhail et Lindsey (1970) et McPhail (2007), les noms et les descriptions de l'espèce devraient être considérés comme provisoires jusqu'à ce qu'on dispose de suffisamment de données pour toute son aire de répartition.

Des études phylogénétiques ont permis d'établir un arbre évolutif des Corégoninés au niveau des espèces (Bodaly *et al.*, 1991; Bernatchez et Dodson, 1991; Bernatchez *et al.*, 1991a; Bernatchez et Dodson, 1994). La sous-famille des Corégoninés compte 28 espèces existantes réparties en trois genres, soit *Stenodus*, *Prosopium* et *Coregonus* (Reshetnikov, 1988). Selon des données génétiques, *Prosopium* aurait divergé il y a environ 10 millions d'années au Miocène ou au début du Pliocène, tandis que *Stenodus* serait plus étroitement apparenté avec *Coregonus*, leur ancêtre commun remontant à quelque 2,5 millions d'années (Bernatchez *et al.*, 1991a). Le rayonnement des espèces actuelles de Corégoninés s'est produit rapidement, durant et depuis la glaciation du Pléistocène il y a environ 1,5 million d'années (Bernatchez *et al.*, 1991a). Les analyses phylogénétiques axées sur différents marqueurs d'ADN ont donné des résultats concordants quant aux ramifications de l'arbre évolutif des Corégoninés, ce qui indiquerait que l'arbre représente bien l'évolution de cette sous-famille (Bodaly *et al.*, 1991b, Bernatchez *et al.*, 1991a)

Un des nœuds les plus complexes de l'arbre représente deux formes répandues du grand corégone dans l'hémisphère nord : *Coregonus clupeaformis* en Amérique du Nord et *Coregonus lavaretus* en Eurasie (Bodaly *et al.*, 1991; Bernatchez et Wilson, 1998; Reist *et al.*, 1998; McPhail, 2007). Selon diverses analyses phylogénétiques, la Béringie (nord-ouest de l'Amérique du Nord) aurait été recolonisée par des populations de *Coregonus lavaretus* qui se seraient largement dispersées en Eurasie et jusqu'en Béringie, où elles se seraient par la suite fondues à un groupe de corégones endémique à la Béringie (Bodaly, 1977; Bodaly *et al.*, 1991; Bernatchez et Dodson, 1994). Toutefois, deux populations isolées sur le plan de la reproduction persistent dans la région, l'une eurasiennne et l'autre béringienne.

En Amérique du Nord, Mitchill, en 1818, a été le premier à décrire le grand corégone, qu'il a nommé *Salmo clupeaformis* (du lac Huron) (Koelz, 1929; Lindsey *et al.*, 1970; Scott et Crossman, 1974). Le complexe d'espèces du *Coregonus clupeaformis* compte actuellement trois espèces décrites au plan taxinomique : *C. clupeaformis*, Mitchill, *C. pidschian*, Gmelin, et *C. nelsonii*, Bean (Lindsey, 1963a; McPhail et Lindsey, 1970; Alt, 1971; Lindsey, 1988; Bean, 1884). La section 1.1.1 donne des détails sur la description, la répartition et le statut d'UDP de ces autres espèces appartenant au complexe.

Le complexe *Coregonus clupeaformis* en Amérique du Nord n'est pas seul parmi les corégones à présenter des problèmes taxinomiques. En effet, le *Coregonus lavaretus* est encore source de confusion taxinomique dans plusieurs régions de l'Europe et de la Russie (Bodaly *et al.*, 1994; Beaumont *et al.*, 1995; Svaerdson, 1998; Douglas *et al.*, 2005). Plusieurs populations du *Coregonus lavaretus* dans ces régions présentent des caractéristiques d'isolement reproductif et de spéciation écologique semblables à celles de leurs homologues en Amérique du Nord (Luczynski *et al.*, 1995; Sandlund *et al.*, 1995; Reist *et al.*, 1998; Svaerdson, 1998; Bernatchez et Wilson, 1998; Bernatchez *et al.*, 1999; McDermid *et al.*, 2005; Ostbye *et al.*, 2005; Ostbye *et al.*, 2006). Ces études laissent croire que des processus écologiques et évolutionnaires semblables à ceux mis en évidence chez le *C. clupeaformis*, à savoir l'isolement durant les périodes de glaciation suivi de la colonisation de nombreux milieux postglaciaires, ont également mené à des cas de rapide divergence des populations du *C. lavaretus* (Ostbye *et al.*, 2006). Par conséquent, les critères de détermination des UD du *C. clupeaformis* pourraient être utiles pour d'autres populations de Corégoninés. Comme le présent rapport cherche à identifier les unités désignables à une échelle adéquate seulement pour les populations du grand corégone au Canada, l'évaluation n'abordera que les désignations taxinomiques (passées et présentes) des corégones du complexe *Coregonus clupeaformis*.

## II. CLÉ DE DÉTERMINATION D'UNITÉS DÉSIGNABLES POUR LE COSEPAC

### 1. L'unité désignable présumée (UDP) est-elle une entité taxinomique distincte ou est-elle considérée comme une espèce biologiquement distincte?

#### 1.1. Entités taxinomiques au sein du complexe d'espèces du grand corégone

Le grand corégone présente énormément de variations phénotypiques de sa morphologie et de son cycle vital. En raison de ces différences, l'espèce a été divisée en plusieurs taxons distincts selon leur phénotype (McPhail et Lindsey, 1970; Loch, 1974; Woodger, 1976; Lindsey et McPhail, 1986; Lindsey, 1988). Les branchicténies constituent le marqueur traditionnellement utilisé pour établir la taxinomie de la plupart des populations de Corégoninés (Lindsey, 1981). Comme les variations des branchicténies sont héréditaires, on croyait qu'elles renseignaient sur le statut génétique d'une population donnée (Svärdson, 1957; Svärdson, 1965). Par exemple, on considérait que les membres nord-américains du genre *Coregonus* qui ne sont pas des ciscos (c.-à-d. ceux qui ont moins de 33 branchicténies et un museau qui surplombe

l'extrémité de la mâchoire inférieure, figure 1b) comprenaient le corégone tschir, *Coregonus nasus* (classé comme ayant de courtes branchicténies et une large tête), et le corégone « à bosse », *Coregonus clupeaformis* (McPhail et Lindsey, 1970). Malgré l'utilité perçue de ce marqueur morphologique pour différencier les populations de corégones, les interprétations de la classification taxinomique des *Coregonus* restent confuses, ce qui contribue à leur classification générale comme un complexe d'espèces (McPhail et Lindsey, 1970; Woodger, 1976; Alt, 1979; Lindsey, 1988). Les sections qui suivent décrivent les espèces qui restent classées dans le complexe d'espèces du grand corégone. Il est important de remarquer que la plupart de ces espèces ont été identifiées principalement d'après leurs branchicténies et d'autres données morphométriques. Les données génétiques et historiques qui peuvent appuyer ou réfuter leur classification comme des espèces biologiques distinctes constituant d'éventuelles UD sont également abordées.

### 1.1.1 *Coregonus lavaretus* et *Coregonus pidschian*

Le grand corégone dans le nord-ouest du Canada consiste en quelques populations qui, après la glaciation, y ont colonisé des lacs et des rivières à partir de la Sibérie. Ces grands corégones, désignés *C. lavaretus* (nom commun anglais *Alaska Lake Whitefish*) ou *C. pidschian* (nom commun anglais *Humpback Lake Whitefish*), sont couramment décrits comme faisant partie du complexe d'espèces du *C. clupeaformis* (faible nombre modal de branchicténies, 20-22, nommé *Salmo pidschian* par Bean [1788] qui en a observé des spécimens du fleuve Ob en Sibérie) (Lindsey, 1963a; Lindsey, 1963b; Alt, 1979; Page et Burr, 1991; Mecklenberg *et al.*, 2002; McDermid *et al.*, 2005). La répartition du grand corégone sibérien s'étend vers l'ouest au moins jusqu'au fleuve Ob et peut-être jusqu'en Europe (Walters, 1955; Bodaly *et al.*, 1994; Politov *et al.*, 1999; Politov *et al.*, 2000). On croit qu'il vivait dans de vastes lacs glaciaires qui ont persisté dans la majeure partie de la Sibérie durant le Pléistocène (Denton et Hughes, 1981; Lindsey et McPhail, 1986) et qu'il a pu se disperser dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord en passant par l'isthme de Béring qui s'est formé à plusieurs reprises durant les maximums glaciaires (Lindsey et McPhail, 1986).

Des analyses phylogéographiques d'allozymes et d'ADN mitochondrial (ADNmt) ont montré que les populations originaires de la mer de Béring qui vivent dans le nord-ouest du Canada (et en Alaska) sont bien plus apparentées aux populations eurasiennes de corégones (*C. lavaretus*) qu'à toute autre population nord-américaine (Bodaly *et al.*, 1991b; Bodaly *et al.*, 1994; Bernatchez *et al.*, 1991a; Bernatchez et Dodson, 1994; Sajdak et Phillips, 1997). En fait, Bernatchez *et al.* (1991) ont constaté que des *Coregonus pidschian* échantillonnés en Sibérie avaient des signatures d'ADNmt identiques ou très semblables à celles observées chez des *C. lavaretus* d'Europe. Par conséquent, les populations du *C. pidschian* décrites dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord sont probablement de la même espèce que le *Coregonus lavaretus* eurasien plutôt que le *Coregonus clupeaformis*. Si c'est bien le cas, alors le nom *C. lavaretus* (Linnæus, 1758) devrait avoir priorité sur le nom *C. pidschian* (Gmelin, 1789).

Ces observations ont d'importantes conséquences pour notre compréhension du complexe d'espèces du grand corégone au Canada. Les populations du *Coregonus pidschian* (qui fait actuellement partie du complexe *Coregonus clupeaformis*) conspécifiques avec le *C. lavaretus* portent à croire que deux espèces distinctes du grand corégone vivent dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord, soit *C. lavaretus/C. pidschian* dans la rivière Liard supérieure et *C. clupeaformis* dans la région du fleuve Mackenzie (figure 2) (Smith et Todd, 1984; Sajdak et Phillips, 1997; McPhail, 2007). Selon de récentes données de répartition dans le nord-ouest du Canada, le *C. lavaretus* vit surtout dans des cours d'eau (voir le tableau 1), tandis que le *C. pidschian* est principalement anadrome et réparti dans les zones côtières des Territoires du Nord-Ouest, soit dans le bassin du fleuve Mackenzie depuis la frontière avec l'Alberta jusqu'aux environs de la Grande rivière de l'Ours au nord (Sawatzky *et al.*, 2007)

Ce groupement taxonomique béringien étroitement apparenté avec les populations eurasiennes de *C. lavaretus/C. pidschian* devrait être considérée comme une UD du *C. clupeaformis* jusqu'à ce qu'on puisse effectuer une évaluation approfondie. De toute évidence, les évaluations futures pour déterminer cette UD nécessiteront d'autres données génétiques et morphométriques (tableau 1 et figure 2).

### 1.1.2 *Coregonus nelsonii*

On a décrit le *C. nelsonii* comme étant distinct du *C. clupeaformis* en raison des différences dans le nombre de brachicténies chez des spécimens capturés dans le fleuve Yukon à Nulato, dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord (Bean, 1884; Lindsey, 1963a). On a signalé des corégones identifiés comme *nelsonii* dans la majeure partie du fleuve Yukon, le lac Paxson, le réseau fluvial du fleuve Copper et, sporadiquement, près de la côte nord de l'Alaska, dans le delta du fleuve Mackenzie et le fleuve Anderson. Comme le *C. nelsonii* a un nombre intermédiaire de branchicténies, McPhail et Lindsey (1970) ont posé l'hypothèse qu'il s'agirait de populations issues de l'hybridation entre le *C. clupeaformis* et le *C. pidschian/C. lavaretus*. Selon des données génétiques récentes, le *Coregonus nelsonii* serait de la même espèce que la véritable race issue du refuge glaciaire béringien (Bernatchez *et al.*, 1999; McPhail, 2007) et ne constituerait donc pas un groupe taxinomique distinct dans le présent contexte (mais voir la section 2.2.1 sur l'UD de la race issue du refuge glaciaire béringien).

### 1.1.3 *Coregonus huntsmani*

Espèce anadrome en péril, le corégone de l'Atlantique (*Coregonus huntsmani*) vit dans les réseaux fluviaux de la rivière Tusket et de la Petite Rivière, en Nouvelle-Écosse. Sa bouche terminale porte à croire qu'il ne serait pas l'ancêtre du *C. clupeaformis* (McPhail et Lindsey, 1970, mais voir figure 1a). Le nombre d'écaillés de la ligne latérale diffère (en moyenne 94 chez le corégone de l'Atlantique et 77 chez le grand corégone), tout comme le nombre de vertèbres (en moyenne 65 chez le corégone de l'Atlantique et 61 chez le grand corégone) (Edge *et al.*, 1991). Le corégone de l'Atlantique aurait aussi de plus petites dents que le grand corégone (Edge *et al.*, 1991; Hasselman, 2003). Au plan génétique, le corégone de l'Atlantique diffère du grand

corégone et des ciscos (Bernatchez *et al.*, 1991b; Murray, 2005). En fait, Bernatchez *et al.* (1991) ont observé que, parmi 21 taxons de *Coregonus*, y compris des ciscos, le *C. huntsmani* était plus distant des autres. Ainsi, le *C. huntsmani* est aussi divergent que le genre *Stenodus*, ce qui laisse croire que cette espèce constitue une forme ancestrale (Behnke, 1972). Par conséquent, le présent rapport n'aborde pas le *C. huntsmani*, qui est visé par sa propre évaluation à titre d'espèce en péril.

## 1.2. Ces groupes taxinomiques sont-ils des espèces biologiques distinctes?

### 1.2.1 Grands corégones limnétiques et benthiques

Plusieurs lacs du nord de la zone tempérée au Canada abritent deux formes sympatriques du grand corégone (p. ex. Lindsey, 1963b; Fenderson, 1964; Bodaly, 1977; Bodaly *et al.*, 1992a; Bernatchez *et al.*, 1996). Ces soi-disant « paires d'espèces » sont constituées de deux écotypes du grand corégone, dont l'un est dérivé de l'autre. En général, la forme dérivée croît moins rapidement, arrive à maturité à un plus jeune âge et vit dans la zone limnétique des lacs. La forme première, qui vit dans la zone benthique des mêmes lacs, croît rapidement, atteint une plus grande taille et arrive à maturité à un âge plus avancé. Les populations dérivées sont donc souvent qualifiées de « limnétiques » ou « naines » en raison des différences marquées dans leur cycle vital, leur comportement et leurs caractères morphologiques liés à l'alimentation (Fenderson, 1964; Bernatchez *et al.*, 1999).

Comment les populations limnétiques et benthiques du grand corégone ont-elles évolué? On croit que la disponibilité d'une niche écologique (p. ex. l'absence de compétiteurs) et le déplacement de caractères ont mené à de nombreux cas d'isolement reproductif et d'évolution parallèle d'une population limnétique divergeant d'une population benthique sympatrique (Vuorinen *et al.*, 1993; Schluter, 1996; Taylor, 1999; Schluter, 2000; Pigeon *et al.*, 1997; Bernatchez, 2004; Rogers et Bernatchez, 2006). Des données génétiques appuient l'observation que la forme limnétique a évolué de façon répétée et indépendante dans plusieurs lacs, ce qui mène à l'hypothèse selon laquelle l'écologie des lacs aurait eu un effet important sur l'évolution de ces formes sympatriques (Lu et Bernatchez, 1999). En outre, comme on trouve la forme limnétique du corégone qu'en sympatrie avec une population benthique et qu'en l'absence d'autres corégoninés limnétiques, comme le cisco de lac (*Coregonus artedii*), la sélection naturelle divergente résultant de l'exploitation d'une niche écologique limnétique constitue l'explication la plus simple pour l'évolution de formes limnétiques du grand corégone depuis 10 000 ans (Pigeon *et al.*, 1997, Bernatchez *et al.*, 1999).

La dichotomie entre les formes *limnétique* et *benthique* du grand corégone est maintenant étayée par plusieurs associations phénotype-environnement d'origine génétique (Bernatchez, 2004). Une association phénotype-environnement est un caractère qui 1) diffère entre des populations, 2) a une utilité évidente, 3) est d'origine génétique et 4) est soumise à une sélection naturelle divergente, satisfaisant ainsi au critère d'adaptation. La détermination de ces caractères est une étape essentielle pour comprendre la variation qui sous-tend les différences entre deux formes sympatriques et l'effet de la sélection qui maintient leur divergence en sympatrie (Schluter, 2000). Des données récentes laissent penser que Fenderson (1964) a bien décrit l'évolution du *nanisme* principalement comme une adaptation physiologique chez le grand corégone. Ces adaptations, à savoir une croissance lente et une maturation précoce, aident les poissons à survivre dans les conditions difficiles (p. ex. prédation accrue) du milieu limnétique (Fenderson, 1964; Chouinard et Bernatchez, 1998; Rogers et Bernatchez, 2005; Rogers et Bernatchez, 2007). La maturation précoce, à une plus petite taille, est déterminée par des facteurs génétiques et constitue une adaptation dans des milieux postglaciaires parce que les poissons limnétiques qui atteignent la maturité sexuelle à un plus jeune âge ont sans doute plus de chances de se reproduire, ce qui accroît leur valeur sélective. D'ailleurs, le flux de gènes est significativement réduit pour les gènes qui déterminent la croissance et la fécondité, ce qui indique que la sélection maintient des différences dans les caractères adaptatifs entre les deux formes sympatriques (Rogers et Bernatchez, 2007). Globalement, selon ces études, les formes limnétique et benthique de grand corégone respecteraient la définition d'espèces biologiques en tant que groupes de populations naturelles d'individus se reproduisant entre eux qui sont isolés sur le plan de la reproduction d'autres groupes semblables (Mayr, 1963).

Toutefois, l'importance biologique des variations phénotypiques et génétiques dans ces paires de formes sympatriques doit être considérée à la lumière des limitations possibles dans les lacs abritant une paire pour laquelle il manque actuellement de données (voir la section 3). La section 1.2.2 présente la répartition et les caractéristiques des populations sympatriques de grand corégone ainsi que leur statut potentiel d'UD. Lorsqu'on se penche sur la pertinence d'UDP comme des « espèces biologiques distinctes », la connaissance d'obstacles suffisants aux échanges de gènes entre elles permet de leur accorder le statut d'UD selon la clé. Selon la clé, si au moins deux populations d'une même unité taxinomique vivent en sympatrie et ne se reproduisent pas entre elles, elles doivent être considérées comme des espèces biologiques valides même si elles portent la même désignation taxinomique (Taylor, 2006). Ainsi, chacune des deux formes sympatriques se qualifie comme une UD distincte de l'autre et de toutes les autres populations ou UD de l'espèce. Elles diffèrent par leurs exigences en matière d'habitat, leur comportement, leur physiologie et d'autres caractéristiques biologiques, qui devront être pris en considération dans les évaluations ultérieures. Dans les cas de paires d'espèces présumées pour lesquelles il manque certaines données, on leur accorde le statut d'UD provisoire jusqu'à ce qu'on réalise une évaluation complète. Dans les cas où l'existence d'une paire d'espèces présumées ne s'appuie que sur un raisonnement déductif ou sur trop peu de données publiées, on leur accorde le statut d'UD différé.

## 1.2.2 Répartition et caractéristiques des paires d'espèces limnétique et benthique au Canada

Au Canada, au moins 17 lacs, du Yukon au Labrador, abritent des formes sympatriques limnétique et benthique du grand corégone (Lindsey, 1970; McPhail et Lindsey, 1970; Bernatchez et Dodson, 1990) (figure 3). C'est aussi le cas dans au moins 22 lacs du bassin hydrographique supérieur de la rivière Saint-Jean, mais la plupart de ces lacs se trouvent dans le nord du Maine (Fenderson, 1964; Kirkpatrick et Selander, 1979; Bernatchez *et al.*, 1999). Les données disponibles sur chaque paire de formes sympatriques varient, mais en général elles mettent en évidence des cas parallèles de divergence adaptative dans ces milieux (tableau 1).

### 1.2.2.1 Lac Squanga (Yukon)

60° 28' 60 N, 133° 37' 60 O

Les formes limnétique et benthique du grand corégone du lac Squanga diffèrent par leur nombre de branchicténies, la distance entre celles-ci, leur choix de profondeur, leur morphologie (taille de la tête et de leurs nageoires par rapport au corps entier) et leur période de fraie (Lindsey, 1963b; Bodaly, 1979; Lindsey et McPhail, 1986; Bodaly *et al.*, 1987; Bodaly *et al.*, 1988; Bodaly *et al.*, 1992; Bodaly, 2007). Toutefois, leur taille ne présente pas de dichotomie limnétique/benthique. Lindsey (1963) a constaté, après avoir manipulé des centaines de spécimens, qu'il était impossible de ranger un individu dans un des deux groupes sans examiner les branchicténies. Des données de captures au filet maillant montrent une forte corrélation des proportions des captures dans les zones limnétique et benthiques, les individus ayant un faible nombre de branchicténies constituant plus de 75 % des captures au fond, et ceux sont deux ayant un nombre élevé de branchicténies constituant 61 % des captures limnétiques (Bernatchez *et al.*, 1996). La présence de cette dernière forme du grand corégone semble associée à l'absence du cisco sardinelle (*Coregonus sardinella*). Ainsi, certains aspects des formes limnétique et benthique du grand corégone du lac Squanga correspondent à la dichotomie limnétique/benthique observée ailleurs au Canada.

Le grand corégone du lac Squanga est descendant de celui issu du refuge glaciaire béringien, mais ce lac constitue un cas où le *C. lavaretus/pidschian* et le *C. clupeaformis* béringien coexistent. Cette situation est corroborée par des données génétiques montrant que l'existence de formes sympatriques s'explique le mieux par le contact secondaire de deux groupes de corégones monophylétiques qui ont évolué en allopatrie durant les dernières glaciations (Bernatchez et Dodson, 1994; Bernatchez *et al.*, 1996). Ces résultats appuient donc l'hypothèse des origines polyphylétiques des diverses populations sympatriques limnétiques et benthiques qui auraient évolué de façon indépendante. Selon McPhail et Lindsey (1970), le lac abriterait deux espèces distinctes, soit *C. lavaretus/pidschian* et *C. clupeaformis*. Le nombre de branchicténies des corégones du lac Squanga est plus élevé que ce qu'on observe habituellement chez le *C. lavaretus/pidschian*, mais il pourrait s'agir d'un déplacement de caractère face au *C. clupeaformis*, moins pourvu en branchicténies, dans le lac.

Bodaly *et al.* (1992) et Bernatchez *et al.* (1996) ont trouvé un niveau élevé de mélange d'ADNmt et de gènes nucléaires d'origine béringienne entre les deux formes. Selon l'analyse d'allozymes, la distance génétique de Nei entre la population à nombre élevé de branchicténies et celle à faible nombre de branchicténies est faible (0,02). En fait, l'appui le plus faible à l'hypothèse de l'isolement reproductif entre les écotypes du grand corégone du lac Squanga est observé dans le lac Squanga, où ils présentent des différences significatives mais légères au locus PGM-2\* seulement (Bodaly *et al.*, 1992; Bernatchez *et al.*, 1996). Néanmoins, la dichotomie nombre élevé/faible de branchicténies, l'importante ségrégation des écotypes sur les frayères et les niveaux d'échange de gènes qui varient selon le degré de spécialisation trophique porte à croire qu'il y a un isolement reproductif partiel (Bodaly *et al.*, 1988; Bernatchez *et al.*, 1996; Bodaly, 2007).

Il est important de noter que la population limnétique au nombre élevé de branchicténies semble incapable de coexister avec des ciscos, qui consomment peut-être plus efficacement du zooplancton. On soupçonne donc que l'introduction de ciscos dans un lac habité par du grand corégone du lac Squanga entraîne l'élimination du grand corégone limnétique. De même, une population de grands corégones limnétique pourrait être considérablement réduite par l'ajout d'un poisson piscivore (qui se nourrit de poisson) dans son lac (SARA, 2006), comme c'est le cas pour d'autres paires d'espèces au Canada. Le grand corégone du lac Squanga figure actuellement à liste des espèces préoccupantes du COSEPAC.

Globalement, d'après des données montrant une différenciation pour ce qui est de la morphologie et du cycle vital, les formes sympatriques du grand Corégone du lac Squanga constituent des populations distinctes sur le plan de la reproduction (Lindsey, 1963; Bodaly, 1979; Bodaly *et al.*, 1988; Bodaly *et al.*, 1992; Bernatchez *et al.*, 1996; Bodaly, 2007). Par conséquent, il est justifié d'accorder le statut d'UD aux deux formes sympatriques (nombre de branchicténies élevé/faible) du grand corégone du lac Squanga. Toutefois, comme mentionné à la section 1.1.1, il faut obtenir davantage de données sur l'évolution de ces formes, en particulier pour confirmer s'il s'agit de deux espèces taxonomiquement distinctes (*C. lavaretus* et *C. clupeaformis*), la première présentant des caractères dérivés, comme un nombre élevé de branchicténies, peut-être en raison du déplacement de caractère évolutionnaire (tableau 1, figure 2).

#### 1.2.2.2 Lac Little Teslin (Yukon)

60° 28' 60 N, 133° 37' 60 O

Les deux formes sympatriques du grand corégone du lac Little Teslin diffèrent significativement par leur morphologie (branchicténies) et leur choix de profondeur. La différence dans le choix de profondeur entre la population à nombre élevé de branchicténies et celle à faible nombre de branchicténies est hautement significative, les individus à nombre élevé de branchicténies constituant plus de 98 % des captures en surface (Bernatchez *et al.*, 1996). Dans les quatre lacs du sud du Yukon où cette forme est présente, sa présence semble associée à l'absence du cisco sardinelle (*Coregonus sardinella*).

Génétiquement, la forme limnétique est associée au clade eurasien, tandis que le clade béringien prédomine chez la forme benthique (Bodaly *et al.*, 1992; Bernatchez *et al.*, 1996), ce qui indique que, comme dans le lac Squanga, l'occurrence sympatrique des deux formes représente le contact secondaire de deux groupes monophylétiques qui ont évolué en allopatrie (Bernatchez *et al.*, 1996; Bernatchez *et al.*, 1999).

Étant donné la divergence adaptative et l'important isolement reproductif observés (Bodaly, 1979; Bernatchez *et al.*, 1996), il est justifié d'accorder le statut d'UD aux deux formes sympatriques du lac Little Teslin (tableau 1, figure 2).

#### 1.2.2.3 Lac Dezadeash (Yukon)

Le lac Dezadeash ne se trouve pas dans le même bassin hydrographique que les lacs Squanga et Little Teslin, mais les deux formes sympatriques dans le lac Dezadeash diffèrent aussi par leur choix de profondeur et leur nombre de branchicténies (Lindsey, 1963b). L'échange de gènes entre les deux formes est très restreint par rapport à ceux dans d'autres lacs du Yukon (Bernatchez *et al.*, 1996). Les deux formes (nombre de branchicténies élevé/faible) sont associées au clade eurasien de la race glaciaire béringienne (Bernatchez *et al.*, 1996), ce qui correspond aux résultats de l'analyse d'isozymes et indiquerait que les écotypes du lac Dezadeash ont une origine évolutive distincte de ceux des deux autres lacs (Bodaly *et al.*, 1992b).

Étant donné la divergence de caractères adaptatifs et l'important isolement reproductif (Bodaly 1979, Bernatchez *et al.*, 1996), il est justifié d'accorder le statut d'UD aux deux formes sympatriques du lac Dezadeash (tableau 1, figure 2).

#### 1.2.2.4 Lac Teenah (Yukon)

Ce lac, qui se trouve au sud du lac Squanga, abrite aussi deux formes sympatriques du grand corégone (Bodaly, 1979; Bernatchez *et al.*, 1996), mais il manque de données sur ces poissons, car il n'étaient pas inclus dans les relevés génétiques du grand corégone du lac Squanga.

D'après les données sur les deux formes sympatriques du lac Squanga, un statut d'UD différé devrait être accordé à celles grand corégone du lac Teenah jusqu'à ce que de nouvelles données génétiques et phénotypiques confirment leur statut.

#### 1.2.2.5 Lac Hanson (Yukon)

64,01° N, 135,35° O

On a signalé la présence passée du grand corégone du lac Squanga dans le lac Hanson, mais il en est disparu en 1963 lorsqu'on a tué l'ichtyofaune du lac au toxaphène avant d'introduire de la truite arc-en-ciel pour la pêche sportive (Vetter *et al.*, 1999).

#### 1.2.2.6 Lac Dragon (Colombie-Britannique)

52° 59' N, 122° 29' O

Selon McPhail et Lindsey (1970) et McPhail (2007), ce lac aurait abrité deux formes de grand corégone, une à croissance lente rapide et l'autre à croissance rapide. Toutefois, cette population a également été éradiquée pour la pêche sportive (McPhail et Lindsey, 1970).

#### 1.2.2.7 Rivière Liard inférieure (Colombie-Britannique)

Ce réseau fluvial pourrait également abriter une forme de grand corégone à croissance lente rapide et une à croissance rapide (McLeod *et al.*, 1979). Comme mentionné à la section 1.1.1, il est possible qu'une population migratoire fréquente la rivière Liard ou que celle-ci représente une zone de contact entre le clade eurasien et des clades nord-américains (McPhail 2007)

Il semble y avoir certaines indications que le taux de croissance diffère entre les populations présumées (McLeod *et al.*, 1979), mais ces données ne sont pas clairement étayées par des analyses phénotypiques ou génétiques. Par conséquent, il faudrait accorder le statut d'UD différée aux deux formes sympatriques possibles dans ce réseau fluvial jusqu'à ce qu'on obtienne davantage de données.

Aucun ADNmt n'a été échantillonné, mais l'analyse d'allozymes laisse croire que ce réseau fluvial est une zone de contact secondaire entre des grands corégones béringiens, mississippiens, nahanniens et eurasiens (tableau 1; Foote *et al.*, 1992). Ainsi, le réseau de la rivière Liard constitue un écosystème très important pour répondre à des questions sur le statut d'espèce de ces races glaciaires et le rôle possible du renforcement évolutif dans ce réseau.

#### 1.2.2.7 Grand lac des Esclaves (T.N.-O.)

61° 40' N, 114° 00' O

Il s'agit du deuxième plus grand lac des Territoires du Nord-Ouest (après le Grand lac de l'Ours) et le plus profond en Amérique du Nord (profondeur maximale de 614 m). Il abrite du grand corégone d'origine glaciaire mississippienne (Foote *et al.*, 1992). Rawson (1947) a signalé la présence dans le lac d'une forme sombre et arrondie vivant en sympatrie avec la forme benthique, mais les données phénotypiques sont inadéquates, et il n'y a pas de données génétiques (Scott et Crossman, 1974).

Comme ces caractères ne font pas partie des associations phénotype-environnement connues qui ont évolué chez les paires de formes sympatriques limnétique et benthique, il manque de données sur cette paire d'espèces, et il n'est actuellement pas justifié de lui accorder le statut d'UD différée.

#### 1.2.2.8 Lac Athabasca (Alberta)

59° 16' N, 109° 27' O

Le grand corégone du lac Athabasca est d'origine glaciaire mississippienne (Foote *et al.*, 1992). Rawson (1947) a également signalé une forme sombre nettement arrondie vivant en sympatrie avec la forme benthique dans ce lac, mais les données phénotypiques sont inadéquates, et il n'y a pas de données génétiques (Scott et Crossman, 1974).

Comme ces caractères ne font pas partie des associations phénotype-environnement connues qui ont évolué chez les paires de formes sympatriques limnétique et benthique, il manque de données sur cette paire d'espèces, et il n'est actuellement pas justifié de lui accorder le statut d'UD différée.

#### 1.2.2.9 Lac Opeongo (Ontario)

45° 42' N, 78° 24' O

D'une superficie de 5 800 ha et d'une profondeur moyenne de 14,6 m (maximum de 49,4 m), le lac Opeongo est le plus grand lac du parc Algonquin. Kennedy (1943) a découvert que le lac abritait des formes sympatriques limnétique et benthique. Il semble que la croissance du corégone limnétique soit plus lente que celle du corégone benthique dans le lac, quoique Kennedy (1943) a observé une longueur moyenne de 109 mm chez les corégonnes limnétique 1+ et de 78 mm chez les corégonnes benthiques du même âge. Les deux formes diffèrent aussi par leur âge à la maturité et leur fécondité (Kennedy, 1943; Ihssen *et al.*, 1981; Cucin et Faber, 1985).

Des données génétiques sur le grand corégone du lac Opeongo semblent indiquer des différences génétiques entre ses formes limnétique et benthique, mais elles ont été recueillies dans le cadre d'une étude d'évaluation des stocks comparant diverses populations allopatriques en Ontario (Ihssen *et al.*, 1981). Le degré d'isolement reproductif entre les deux formes du grand corégone dans ce lac reste donc incertain.

Comme les formes limnétique et benthique du grand corégone du lac Opeongo présentent des divergences adaptatives du taux de croissance, de l'âge à la maturité et de la fécondité allant dans le même sens que pour les autres paires de formes sympatriques, il est justifié d'accorder le statut d'UD aux deux formes dans ce lac. Toutefois, en l'absence de données génétiques et de comparaisons avec d'autres paires au Canada, un statut d'UD provisoire serait préférable d'ici à ce que des données génétiques confirment le groupement phylogénétique ou l'isolement reproductif (tableau 1, figure 2).

### 1.2.2.10 Lac Como (Ontario)

47° 55' N, 83° 30' O

Situé dans le nord de l'Ontario, le lac Como couvre une superficie de 1 596 ha et a une profondeur moyenne de 9,4 m. Cinq de neuf variables méristiques et 14 de 19 variables morphométriques étaient significativement différentes entre la forme limnétique et la forme benthique dans ce lac, et les différences sont de même sens et de même ampleur que la divergence parallèle de caractères adaptatifs chez les autres paires de formes sympatriques (Bodaly *et al.*, 1991; Vuorinen *et al.*, 1993).

Des différences dans la fréquence des d'haplotypes d'ADNmt entre les deux formes montrent que le grand corégone du lac Como est représenté par une forme limnétique et une forme benthique génétiquement distinctes et isolées l'une de l'autre sur le plan de la reproduction (Vuorinen *et al.*, 1993). Les données d'ADNmt montrent que le grand corégone benthique est probablement issu de la race glaciaire atlantique (haplotype d'ADNmt diagnostique présent dans le sud du Québec), alors que la population limnétique est issue de la race glaciaire mississippienne (Bodaly *et al.*, 1991; Vuorinen *et al.*, 1993).

La divergence de caractères adaptatifs chez les deux formes et le contact secondaire entre les UDP génétiquement distinctes atlantique et mississippienne justifie d'accorder le statut d'UD aux formes limnétique et benthique du grand corégone dans le lac Como (tableau 1, figure 2).

### 1.2.2.11 Lake Supérieur (Ontario)

47,7° N, 87,5° O

Edsal (1960) a signalé deux formes sympatriques dans le lac Supérieur, mais comme il manque de données phénotypiques et génétiques, on ne peut accorder le statut d'UD au grand corégone dans ce lac.

Il est intéressant de noter que les interactions entre la moule zébrée envahissante et le grand corégone qui a décliné dans le lac Supérieur ont entraîné d'importants changements dans le mode de vie de ce poisson dans cet écosystème lacustre (Nalepa *et al.*, 2005). Nalepa *et al.* (2005) et Bernatchez (2005) ont observé que les baisses de l'abondance d'amphipodes benthiques du genre *Diporeia* ont fait en sorte que le grand corégone fréquente davantage le milieu limnétique. Étant donné l'évolution rapide de la forme limnétique dérivée lorsqu'elle colonise le milieu limnétique, on peut prévoir les changements évolutifs qu'entraînera ce nouveau mode de vie chez le grand corégone du lac Supérieur. Ces changements pourraient notamment ralentir la croissance et accélérer la maturation.

#### 1.2.2.12 Lac Simcoe (Ontario)

44° 26' 12" N, 79° 20' 21" O

Le grand corégone fait l'objet d'une importante pêche récréative dans ce lac qui a été abondamment ensemencé en corégones depuis 1982 (Lasenby *et al.*, 2001). MacCrimmon et Skobe (1970) y ont signalé deux formes sympatriques du grand corégone, mais il n'y a pas de données pour le confirmer (Scott et Crossman, 1974). Comme il manque de données phénotypiques et génétiques sur les deux formes, on ne peut accorder le statut d'UD au grand corégone dans ce lac.

#### 1.2.2.13 Lac Témiscouata (Québec)

47° 36' 00" N, 68° 45' 00" O

Le lac Témiscouata fait partie d'une série de lacs situés dans le bassin hydrographique de la rivière Allagash et du fleuve Saint-Jean dans l'est du Québec. Le lac abrite une des paires de formes sympatriques du grand corégone les plus étudiées. Les populations présentent une importante divergence de caractères adaptatifs, la population limnétique atteignant la maturité à une longueur moyenne de 188 mm, contre 238 mm pour la population benthique. Les deux formes dans ce lac diffèrent aussi par leurs branchicténies, leur comportement, leur croissance et leur habitat de fraie (Lu *et al.*, 1999). La forme limnétique fraie dans un affluent souterrain du lac, tandis la forme benthique fraie dans le lac (Lu et Bernatchez, 1998).

Il existe une grande différenciation génétique et un important isolement reproductif entre les deux formes dans le lac Témiscouata (Lu *et al.*, 1999). On croyait que le grand corégone du lac était principalement issu de la race glaciaire acadienne (Bernatchez *et al.*, 1990), mais des analyses ultérieures ont montré une hybridation considérable entre les races glaciaires atlantique et mississippienne chez la population benthique, alors que la population limnétique est principalement d'origine acadienne (Lu *et al.*, 2001, Rogers 2001)

Étant donné l'importante divergence de caractères adaptatifs et la différenciation génétique entre les formes limnétique et benthique du grand corégone du lac Témiscouata, il est justifié de leur accorder le statut d'UD (tableau 1, figure 2).

#### 1.2.2.14 Lac de l'Est (Québec)

47° 11' 00" N, 69° 33' 00" O

Dans ce lac, la différence phénotypique de la taille entre la forme limnétique et la forme benthique est hautement significative, la première atteignant la maturité à une longueur moyenne de 153 +/- 17 mm, contre 285 +/- 67 mm pour la seconde (Lu *et al.*, 2001). La différence entre les branchicténies des deux formes dans ce lac est une des moins grandes parmi les paires de formes sympatriques du grand corégone, mais l'ampleur de la différenciation morphologique (autre que la taille adulte) entre écotypes

est significativement associée avec l'utilisation des ressources alimentaires (Chouinard *et al.*, 1996; Bernatchez *et al.*, 1999). La différenciation morphologique plus prononcée des écotypes dans d'autres lacs (p. ex. le lac Cliff) se traduit par un partitionnement des niches trophiques plus fort durant les périodes de rareté de la nourriture que dans le lac de l'Est, où l'écotype limnétique et l'écotype benthique se nourrissent surtout de plancton et de proies épibenthiques, respectivement (Chouinard *et al.*, 1996; Chouinard et Bernatchez, 1998; Bernatchez *et al.*, 1999; Landry *et al.*, 2007). Ces résultats se sont avérés importants pour mettre en évidence un lien fonctionnel entre la morphologie et l'utilisation des ressources alimentaires (Bernatchez *et al.*, 1999). Ces études montrent également que la persistance des possibilités écologiques d'utilisation différentielle des ressources tout au long de l'ontogénie du grand corégone pourrait constituer la principale force de sélection qui détermine le degré de spécialisation atteint.

L'étude génétique de Pigeon *et al.* (1997) sur les deux formes sympatriques du grand corégone du lac de l'Est appuie l'hypothèse selon laquelle leur divergence aurait eu lieu dans ce lac. Les deux formes sont issues de la race glaciaire acadienne, et des analyses d'ADNmt et du polymorphisme de longueur de fragments amplifiés montrent qu'elles sont plus étroitement apparentées l'une avec l'autre qu'avec d'autres populations (Bernatchez et Dodson, 1990; Campbell *et al.*, 2003; Campbell et Bernatchez, 2004). L'analyse d'ADNmt indique qu'il y aurait eu une seule population fondatrice caractérisée par un haplotype originel (Bernatchez et Dodson, 1990), puis une nouvelle mutation qui a donné un autre haplotype après la colonisation. Des études génétiques sur les deux formes sympatriques dans ce lac ont permis d'identifier des gènes candidats associés à la croissance qui présentent une divergence adaptative parallèle chez d'autres paires de formes sympatriques du grand corégone (Rogers et Bernatchez, 2005; Rogers *et al.*, 2007).

La divergence de caractères adaptatifs et le fait que les écotypes limnétique et benthique du grand corégone du lac de l'Est sont génétiquement distincts indiquent qu'on devrait leur accorder chacun le statut d'UD (tableau 1, figure 2).

#### 1.2.2.15 Réservoir de Caniapiscau (Québec)

Fortin et Gendron (1990) ont signalé des paires de formes sympatriques limnétique et benthique dans trois lacs du Québec. Dans le premier de ces lacs, le réservoir de Caniapiscau, les deux formes présentent des différences phénotypiques dans leur croissance, leur maturité et leur reproduction. La dichotomie limnétique/benthique dans cet assemblage phylogénétiquement distinct appuie l'hypothèse selon laquelle des phénotypes semblables auraient évolué en parallèle dans des lignées distinctes mais étroitement apparentées (Pigeon *et al.*, 1997). L'analyse d'ADNmt ne montre pas d'isolement reproductif significatif entre les deux formes (Pigeon *et al.*, 1997), mais ce marqueur génétique n'offre peut-être pas une résolution suffisante parce que la divergence intralacustre entre les deux formes est relativement récente, et il faudrait faire des analyses avec des marqueurs génétiques plus appropriés, comme de l'ADN microsatellite. Des travaux récents sur d'autres poissons de la zone tempérée nord indiquent la possibilité que cette région du nord du Québec ait été colonisée par des races « subglaciaires » distinctes (pas strictement des races glaciaires caractérisées par

leur ADNmt, mais des lignées très distinctes au sein d'une race « traditionnelle » définie par l'ADNmt) issues d'une race mississippienne pour chaque espèce (Fraser et Bernatchez, 2005).

Par exemple, Taylor (2006) a suggéré que si un échantillonnage limité permet d'identifier un ou plusieurs caractères diagnostiques, on pourrait établir une UD provisoire ou reporter la détermination de l'UD jusqu'à ce qu'un échantillonnage plus poussé permette de confirmer la nature diagnostique du ou des caractères. Cette situation correspond à celle des formes sympatriques du grand corégone du lac Caniapiscou. Étant donné la divergence adaptative parallèle dans cette dichotomie limnétique/benthique, on devrait accorder aux populations limnétique et benthique du réservoir de Caniapiscou le statut d'UD provisoire (tableau 1, figure 2)

#### 1.2.2.16 Réservoir Outardes-2 (Québec)

Fortin et Gendron (1990) ont signalé dans le réservoir Outardes-2 deux formes sympatriques, une limnétique et l'autre benthique, qui présentent des différences phénotypiques dans leur croissance, leur maturité et leur période de fraie. Des données indiquent que ces formes sympatriques, comme celles du réservoir de Caniapiscou, ne seraient issues que de la race glaciaire mississippienne (Bernatchez et Dodson, 1991). L'analyse d'ADNmt ne montre également pas d'isolement reproductif significatif entre les deux formes (Pigeon *et al.*, 1997).

Étant donné la divergence adaptative parallèle dans cette dichotomie limnétique/benthique, on devrait accorder le statut d'UD provisoire aux formes sympatriques du grand corégone du réservoir Outardes-2 (tableau 1, figure 2) jusqu'à ce qu'un échantillonnage plus poussé permette de confirmer la nature diagnostique des caractères divergents.

#### 1.2.2.17 Réservoir Manicouagan-5 (Québec)

Fortin et Gendron (1990) ont signalé dans le réservoir Manicouagan-5 deux formes sympatriques limnétique et benthique, qui présentent également des différences phénotypiques dans leur croissance, leur maturité et leur période de fraie. Comme dans les réservoirs Caniapiscou et Outardes-2, tous les grands corégonides du réservoir Manicouagan-5 sont issus de la race glaciaire mississippienne (Bernatchez et Dodson, 1991). L'analyse d'ADNmt ne montre également pas d'isolement reproductif significatif entre les deux formes (Pigeon *et al.*, 1997).

Étant donné la divergence adaptative parallèle dans cette dichotomie limnétique/benthique, on devrait accorder le statut d'UD provisoire aux formes sympatriques du grand corégone du réservoir Outardes-2 (tableau 1, figure 2) jusqu'à ce qu'un échantillonnage plus poussé permette de confirmer la nature diagnostique des caractères divergents.

### 1.2.3 Hybridation entre *C. clupeaformis* et d'autres Corégoninés

Les cas d'hybridation entre *C. clupeaformis* et d'autres Corégoninés sont rares, mais ils continuent de se produire avec plusieurs espèces dans certains milieux (Smith, 1992; Reist, 1992). Par exemple, des hybrides de *C. clupeaformis* et *C. artedii* ont été observés dans le lac Érié et le nord-ouest du continent (Koelz, 1929; Scott et Crossman, 1974). Ces hybrides présentent peut-être un effet d'hétérosis sur la croissance (McPhail et Lindsey, 1970). Plusieurs autres cas d'hybridation ont été signalés dans le nord-ouest de l'aire de répartition du grand corégone : avec l'inconnu (*Stenodus leucichthys*), le corégone sardinelle (*Coregonus sardinella*) et le cisco arctique (*Coregonus autumnalis*) (Alt, 1971; Nelson et Paetz, 1992; Reist *et al.*, 1992).

### 1.2.4 Statut d'espèce de *Coregonus clupeaformis*

La plupart des études sur le sujet ont proposé de maintenir le statut d'espèce des populations de *C. clupeaformis* en attendant d'autres données (Walters, 1955; Lindsey *et al.*, 1970; Smith et Todd 1984, McPhail, 2007). Il faudra des données biogéographiques et des données expérimentales pour résoudre cette question. Par exemple, Walters (1955) et Reshetnikov (1963) ont considéré *C. clupeaformis* comme étant de la même espèce que *C. lavaretus*. Bien que ces espèces constituent des groupes phylogénétiques distincts (Bodaly *et al.*, 1991; Bernatchez *et al.*, 1994; Bernatchez et Wilson, 1998), il n'existe pas de données sur l'ampleur des obstacles à la reproduction entre les deux espèces, ce qui amène certains à suggérer qu'on pourrait désigner par le nom *C. lavaretus* toutes les populations du grand corégone dans l'hémisphère nord (Bernatchez et Wilson, 1998). Par contre, des données de distance génétique indiquent indirectement une réduction de l'hybridation et de l'introgession là où les deux espèces sont présentes, ce qui laisse croire que l'isolement reproductif serait considérable.

Il est trop tôt pour tenter de définir les sous-espèces du grand corégone (McPhail et Lindsey, 1970; Lindsey, 1988; Bernatchez et Wilson, 1998). Des mesures génétiques de différenciation des populations ont largement remplacé l'examen des branchicténies pour identifier les individus à l'espèce. Les variations du nombre modal de branchicténies des grands corégones au Canada restent cependant convaincantes : les populations de l'ouest ont un faible nombre modal de branchicténies (20-22, conformément aux observations sur le *C. lavaretus/C. pidschian*, décrit par Gmelin en 1788), tandis que les populations de l'est et du sud présentent un nombre modal plus élevés (26 ou plus, conformément à description de *C. clupeaformis* de Mitchill). La variation de ce caractère chez certaines populations constitue peut-être la première indication d'une combinaison de forces évolutives ou environnementales historiques et contemporaines à l'origine des différences observées (Scott et Crossman, 1964; Loch, 1974; Woodger, 1976). Par exemple, la sélection naturelle et des effets environnementaux peuvent créer une gamme de variation des branchicténies comparable au sein de chacune des espèces du complexe *C. clupeaformis* (Scott et Crossman, 1964; Woodger, 1976; Lindsey, 1981).

Il est bien établi que les méthodes taxinomiques classiques axées sur les variations phénotypiques ne doivent pas constituer le premier critère pour déterminer l'histoire évolutive ou le caractère distinct des populations du grand corégone (Lindsey 1981). En effet, des analyses génétiques ont été utilisées pour résoudre des problèmes taxinomiques semblables chez d'autres poissons (p. ex. *Osmerus* sp., Taylor et Bentzen, 1993; Bernatchez *et al.*, 1999) et accroissent notre connaissance de l'histoire évolutive des organismes étudiés.

### 1.3. Sommaire

On a identifié, d'après des variations morphologiques, de nombreuses espèces présumées au sein du complexe *C. clupeaformis*, ce qui a donné des désignations taxinomiques qui ne sont pas pleinement étayées par les données génétiques.

Les données génétiques indiquent fortement que deux espèces, *C. lavaretus* et *C. clupeaformis*, seraient présentes en Colombie-Britannique et au Yukon.

On devrait accorder le statut d'UD provisoire aux populations de *Coregonus lavaretus* (figure 2).

Selon des données génétiques, le *C. lavaretus* vivrait dans le fleuve Yukon supérieur et peut-être aussi dans le réseau fluvial de la rivière Liard supérieure. Il faut effectuer une analyse plus poussée dans cette dernière rivière.

Dans le contexte du complexe d'espèces du grand corégone, le présent rapport s'est penché sur le *Coregonus huntsmani*, qui figure déjà à la liste des espèces en voie de disparition, parce qu'il avait été associé au *C. clupeaformis*. Selon les critères de la clé, la position taxinomique de cette population la met hors de la portée de la présente évaluation.

Si l'on présume que deux populations ou plus d'une même unité taxinomique qui vivent en sympatrie et qui ne se reproduisent pas entre elles constituent des espèces biologiques valides même si elles portent la même désignation taxinomique (Taylor, 2006), les deux formes (limnétique et benthique) de chaque paire sympatrique du grand corégone, distincte des autres paires, se qualifient comme des UD.

Des 17 paires présumées de formes sympatriques connues dans autant de lacs, sept se qualifient pour la désignation d'UD de leur formes limnétique et benthique, ce qui donne 14 UD (Figure 2).

Le statut d'UD provisoire a été accordé à six formes sympatriques (une paire dans chacun trois lacs) dont on n'a pas évalué les caractères d'adaptation locale ou dont on ignore la différenciation génétique entre la forme limnétique et la forme benthique, et ce jusqu'à ce qu'un échantillonnage plus poussé permette de confirmer la nature diagnostique des caractères (figure 2).

Il n'existe aucune donnée sur trois autres paires de formes sympatriques présumées dans autant de lacs : elles constituent des UD différées.

Les 14 UDP correspondant aux sept paires de formes limnétique et benthique du grand corégone sont réparties d'un bout à l'autre du Canada, mais elles se concentrent dans deux régions de contact secondaire entre des UDP issues de différentes races glaciaires (Yukon et est du Québec) (figure 3)

L'introduction ou l'invasion d'autres espèces limnétiques (p. ex. cisco ou éperlan arc-en-ciel) entraînerait probablement la disparition du grand corégone limnétique.

## **2. L'UDP représente-t-elle un groupe phylogénétique important distinct d'autres groupes du taxon en question?**

### 2.1. Histoire glaciaire du Canada et dispersion postglaciaire du grand corégone

La période glaciaire du Pléistocène a sans doute constitué l'événement le plus important dans l'histoire de la plupart des organismes nordiques vivants, ce qui n'est nulle part aussi évident que pour les organismes qui peuplent le paysage canadien (McPhail et Lindsey, 1970; Denton et Hughes, 1981; Bodaly *et al.*, 1991; Pielou, 1991; Hewitt, 1996, Schluter, 1996; Dawson, 2002; Power, 2002; Curry, 2007). Les glaciers nord-américains couvraient une superficie plus grande que celles de l'Europe et de l'Asie réunies et ont recouvert la majeure partie du Canada. D'anciens habitats d'eau douce ont été détruits par l'avancée des glaciers, ce qui a déplacé ou éradiqué des populations locales (Pielou, 1991).

Chaque glaciation a duré quelque 100 000 ans, et les périodes interglaciaires duraient de 10 à 12 000 ans (Dawson, 2002). La dernière déglaciation qui s'est produite il y a 15 000 à 8 000 ans, a également constitué un changement environnemental majeur. Les eaux de fonte ont formé de vastes lacs proglaciaires et influé sur la dispersion des organismes aquatiques. Ces lacs étaient plus grands que tout autre lac existant et ils changeaient souvent puisque leur superficie et leur volume dépendaient dans une large mesure du taux de fonte. Par exemple, des données de datation géologique au carbone 14 obtenues dans le détroit de Georgia montrent qu'il y environ 10 000 ans, s'est produit un déversement catastrophique d'un lac d'eau de fonte glaciaire qui a inondé la vallée inférieure du fleuve Fraser et le détroit de Georgia, en laissant une couche de 22 cm d'argile dans le détroit et qui a y sans doute adouci l'eau de surface durant de nombreuses années (Conway *et al.*, 2001). Ce phénomène pourrait avoir contribué à la dispersion de plusieurs organismes aquatiques capables de tolérer la salinité réduite dans le détroit. Ce genre d'événements laissent dans les sédiments des signatures importantes qui aident à reconstituer la zoogéographie à cette époque.

Les glaciations ont touché les populations du grand corégone de deux grandes façons. Premièrement, l'avancée des glaciers a réduit l'habitat disponible pour l'espèce. Deuxièmement, les glaciers ont donné lieu à un isolement extrême des populations du grand corégone. En fait, le grand corégone n'a pu survivre que dans un nombre limité de

régions qui n'ont pas été couvertes de glace durant les avancées et retraits répétés des glaciers du Pléistocène et qui ont servi de refuge pour les organismes terrestres et aquatiques. En Amérique du Nord, trois grandes régions ont constitué les principaux refuges durant la glaciation du Wisconsin (Pielou, 1991) : un corridor libre de glace formant une péninsule s'avancant vers le nord immédiatement à l'est des montagnes Rocheuses; la Béringie, qui englobait la majeure partie de l'Alaska et du Yukon le long du lit de deux mers peu profondes, soit la mer de Béring et la mer des Tchoukches; les plaines côtières à l'est du glacier continental, lesquelles sont maintenant submergées et forment la plate-forme continentale des provinces de l'Atlantique. Plusieurs petits refuges, appelés *nunataks*, ont persisté surtout sur des côtes et des sommets de montagnes, notamment sur l'île de Vancouver, les îles de la Reine-Charlotte et l'île du Cap-Breton (Nouvelle-Écosse). On croit qu'il y aurait eu plusieurs refuges côtiers autour du golfe du Saint-Laurent, en Gaspésie et sur la côte de Terre-Neuve. À mesure que le niveau de la mer montait et que les glaciers reculaient, les écosystèmes dans les refuges côtiers auraient lentement migré vers l'intérieur des terres. Comme la répartition actuelle du grand corégone correspond aux régions qui ont été couvertes par les glaciers nord-américains, des méthodes phylogéographiques conviennent très bien pour déterminer l'histoire postglaciaire de ce complexe d'espèces.

## 2.2. Phylogéographie du complexe d'« espèces » du grand corégone

La présente section aborde les cinq grandes lignées glaciaires du *C. clupeiformis* (figure 3). Au fil des années, on a obtenu beaucoup de données génétiques sur ce complexe, données qui sont idéales pour répondre à des questions phylogéographiques (Tsuyuki *et al.*, 1966; Lindsey *et al.*, 1970; Hamada *et al.*, 1997; Sajdak et Phillips, 1997; Vuorinen *et al.*, 1998; Sendek, 1999; Bernatchez *et al.*, 1999; Politov *et al.*, 2000; McDermid *et al.*, 2005). Les caractéristiques phylogéniques et génétiques de chacune de ces lignées glaciaires et leurs relations les unes avec les autres sont décrites dans le contexte de l'établissement d'UD. Cette section décrit également d'importantes différences au sein de chaque race glaciaire, lesquelles doivent être prises en considération pour évaluer le statut de chacune et particulièrement pour décider de l'importance relative des différences dans les évaluations futures de chaque UD.

### *2.2.1 Race glaciaire béringienne*

On croit que ce groupe de grands corégonos, qui vit en Alaska, au Yukon et dans les Territoires du Nord-Ouest, aurait survécu dans le refuge béringien durant la dernière période glaciaire (Lindsey, 1975; Lindsey et McPhail, 1986). Les grands corégonos échantillonnés dans ces régions se rangent pour la plupart dans un de deux groupes d'ADNmt, soit le groupe A et le groupe B (appui de plus de 80 % selon la méthode bootstrap; Bernatchez et Dodson, 1991) (figure 3). Comme il a été mentionné à la section 1.1.1, un de ces groupes correspond au *C. lavaretus* qui est arrivé de Sibérie lorsque l'Asie et l'Amérique du Nord étaient reliés. L'autre groupe représente une population de *C. clupeiformis* qui a survécu dans le refuge béringien durant le Pléistocène. Le pourcentage de divergence de l'ADNmt entre ces clades A et B indique que ces deux populations auraient divergé il y a quelque 360 000 ans, ce qui constitue la plus profonde division phylogénique de toutes les races glaciaires, la principale

divergence génétique s'étant produite entre les grands corégones occupant la Béringie et ceux à l'extérieur de la Béringie durant l'avancée glaciaire du Kansas. Fait intéressant, le *C. lavaretus/pidschian* et le *C. clupeaformis* béringien ne sont sympatriques que dans trois régions, soit celles du fleuve Yukon, du lac Chatanika et du lac Squanga, dans lesquelles des données indiquent un isolement reproductif entre les populations (Lindsey, 1963b).

Bernatchez et Dodson (1990) ont estimé à 72 000 la taille effective de la population du grand corégone béringien, mais cette valeur n'est sans doute pas exacte (Fraser *et al.*, 2007). Cette estimation est intéressante parce qu'elle est trois fois plus élevée que celle pour le reste du Canada, ce qui indique que, durant la période glaciaire, le grand corégone était plus abondant dans le refuge béringien malgré la superficie relativement faible de ce refuge. Les données génétiques appuient l'hypothèse selon laquelle cette région aurait constitué un refuge glaciaire pour l'ichtyofaune durant la période glaciaire du Pléistocène. Bernatchez et Dodson (1990) proposent d'autres raisons pour lesquelles une si grande différence persisterait entre la Béringie et d'autres régions du pays, notamment le rôle joué par des goulots d'étranglement génétiques (Bernatchez *et al.*, 1989) et le flux de gènes entre l'Alaska et l'Eurasie (Lindsey et McPhail, 1986). Des données d'ADNmt portent à croire que ce clade aurait atteint sa limite orientale dans le cours inférieur du fleuve Mackenzie où il coexiste avec des grands corégones de la race glaciaire mississippienne, ce qui contraste avec des données d'allozymes indiquant que le grand corégone béringien se serait dispersé vers le centre du Canada (Franzin et Clayton, 1977).

Le grand corégone béringien présente une forte diversité génétique par rapport aux autres assemblages (p. ex. il existe huit clones dans le fleuve Yukon et la rivière Chatanika seulement) (Bernatchez et Dodson, 1990; McDermid *et al.*, 2005). La discontinuité des haplotypes a été corroborée par d'autres données génétiques, soit des fréquences d'allozymes (Franzin et Clayton, 1977; Foote *et al.*, 1992). Globalement, il existe d'importantes différences dans la diversité génétique entre le grand corégone béringien et les grands corégones du reste de l'Amérique du Nord (McDermid *et al.*, 2005).

Selon deux études distinctes (Bernatchez et Dodson, 1991; Bernatchez et Dodson, 1994), la divergence des séquences mesurée pour les 46 haplotypes d'ADNmt entre la race glaciaire béringienne et les autres lignées glaciaires est élevée (1,15 %) et corroborée par des valeurs bootstrap de plus de 75 %. Cette valeur de divergence se compare à une valeur de divergence interspécifique de 1,8 % mesurée entre *C. nasus* et *C. clupeaformis* pour les mêmes marqueurs génétiques. Ainsi, il fait peu de doute que les populations issues de la race glaciaire béringienne constituent une UD (l'UD béringienne) selon les critères du COSEPAC (tableau 1, figure 2).

### 2.2.2 Race glaciaire nahannienne

Le grand corégone pourrait également avoir survécu durant la période glaciaire dans une partie de ce qui est maintenant la réserve de parc national Nahanni, dans les Territoires du Nord-Ouest (T.N.-O.) (figure 3). En effet, ce territoire n'a pas été couvert

de glace durant les glaciations du Wisconsin et de l'Illinois (Ford 1974). En effet, des données géologiques montrent qu'il y avait eu un corridor non englacé entre les monts Mackenzie et le versant nord de l'Alaska, lequel aurait constitué pour les organismes vivants un important refuge isolé du refuge glaciaire béringien par les monts Mackenzie (Prest, 1970). Foote *et al.* (1992) ont examiné 43 populations dans toutes ces régions de l'Ouest et ont constaté qu'un assemblage distinct des races glaciaires béringienne et mississippienne occupait des plans d'eau dans le coin sud-ouest des T.N.-O. et le centre de la C.-B. (lacs de la rivière Liard inférieure, des rivières Tetcela, Fraser et Talbot et de la rivière de la Paix supérieure. S'ils ont mesuré une faible distance génétique entre le grand corégone nahannien et les races glaciaires voisines (0,047, différence présumément significative, quoique les valeurs p n'ont pas été estimées), ils ont mis en évidence des allèles spécifiques à ce groupe nahannien, c.-à-d. des variantes génétiques qui ne sont pas présents chez les autres groupes de la région. Fait important, les fréquences des allèles pour ces marqueurs génétiques ne présentent pas de variation graduelle dans, mais des cassures dans leur répartition géographique, ce qui appuie l'hypothèse d'un groupe nahannien génétiquement distinct de ceux issus des autres refuges glaciaires. Cette hypothèse est également étayée par des données qui montrent des divergences génétiques semblables pour les populations nahanniennes de l'ombre arctique (*Thymallus arcticus*) et du touladi (*Salvelinus namaycush*) (Foote, 1979; Wilson et Hebert, 1998; Stamford et Taylor, 2004; McDermid *et al.*, 2005).

Il est intéressant de noter que les variations ne sont pas toutes liées à l'isolement de populations dans des refuges distincts, mais que certaines variations pourraient correspondre à des divergences de populations s'étant produites au sein du refuge béringien durant la période glaciaire. Dans l'ensemble, les données indiquent que les populations du groupe nahannien sont probablement distinctes des autres races glaciaires, mais qu'en raison du flux constant de gènes du grand corégone béringien et d'une grande similarité génétique avec la race glaciaire mississippienne, ce groupe ne devrait être considéré comme un groupe phylogénétique distinct que lorsqu'on aura obtenu des données génétiques permettant de résoudre ces questions. Toutefois, selon les critères du COSEPAC et les données de Foote *et al.* (1992) sur des allèles diagnostiques à certains locus d'allozymes, on devrait accorder aux populations du groupe nahannien le statut d'UD provisoire (tableau 1, figure 2).

### 2.2.3 Race glaciaire mississippienne

Le refuge mississippien a constitué le plus grand refuge glaciaire du grand corégone, c.-à-d. celui à partir duquel il y a eu le plus de colonisations postglaciaires. De nombreuses espèces auraient survécu dans le réseau hydrographique du fleuve Mississippi, dans la partie sud non englacée du continent nord-américain (Crossman et McAllister, 1986; Pielou, 1991). De grands lacs proglaciaires, comme le lac Agassiz, couvraient une superficie de plus de 350 000 km<sup>2</sup>, soit quatre fois plus que le lac Supérieur actuel, le plus grand lac d'eau douce au monde. Le lac Agassiz se déversait vers le sud dans la vallée du fleuve Mississippi jusqu'à ce que le retrait du front glaciaire il y a 10 700 ans fasse en sorte qu'il se décharge vers l'est. Il est probable que la majorité des poissons vivant actuellement dans l'intérieur du Canada provenaient du

lac Agassiz (Crossman et McAllister, 1986). On présume que ce lac s'est étendu jusqu'à la Béringie à certains moments.

De fait, des données d'ADNmt portent à croire que de nombreuses populations canadiennes du grand corégone auraient survécu aux glaciations dans le refuge mississippien (groupe C, lignée clonale 1; Bernatchez et Dodson, 1991) et auraient divergé il y a environ 360 000 ans. Après les glaciations, des grands corégonos de ce clade se sont dispersés vers le nord-ouest jusqu'à la rivière Arctic Red, où la race glaciaire mississippienne coexiste avec la race glaciaire béringienne (McDermid *et al.*, 2005). Il s'agit de la seule région connue de contact secondaire avec la race glaciaire béringienne (Rempel et Smith, 1998). Dans l'est du Canada, la race glaciaire mississippienne coexiste avec la race glaciaire atlantique (voir la section 1.2.2.13) dans plusieurs lacs du sud du Québec et du Maine. Le contact secondaire avec la race glaciaire acadienne se limite à un seul lac chantillonné dans l'est du Québec (lac Témiscouata).

Plus de 90 % des populations mississippiennes ont le même haplotype d'ADNmt (Bernatchez *et al.*, 1991). Ainsi, les descendants d'une seule lignée ont recolonisé un territoire de plus de 5 000 000 km<sup>2</sup>, du Yukon au Labrador. La phylogénie du grand corégone mississippien est complexe. Le node qui sépare cette race glaciaire du grand corégone béringien et des autres Corégoninés est bien corroboré par les valeurs bootstrap pour l'ADNmt (97 %, Bernatchez et Dodson, 1991 et 1994; Lu *et al.*, 2001) et les données sur les allozymes (Bodaly *et al.*, 1992a). Le grand corégone de la race glaciaire mississippienne devrait donc être considéré comme une importante UD selon les lignes directrices du COSEPAC. Toutefois, cette UD comprend des assemblages distincts qui présentent des répartitions localisées discontinues (voir les races glaciaires atlantique et acadienne plus bas) qui pourraient justifier la détermination d'autres UD (tableau 1, figure 2).

#### 2.2.4 Race glaciaire atlantique

Les populations dans l'est du Québec et le Maine ont sans doute survécu aux glaciations dans un refuge atlantique situé au sud de l'inlandsis du Wisconsin (Schmidt, 1986; Underhill, 1986; Bernatchez *et al.*, 1991; Lu *et al.*, 2001; Curry, 2007). Bernatchez et Dodson (1991) ont montré que ce groupe consiste en un sous-assemblage du clade du groupe C largement issu de la race glaciaire mississippienne, ce qui est également étayé par des différences génétiques dans les fréquences d'allozymes (Bodaly *et al.*, 1992a) (figure 3). Les grands corégonos qui ont survécu dans le refuge glaciaire atlantique partagent deux lignées d'ADNmt avec des populations anadromes dans la péninsule d'Ungava (nord du Québec) et le fleuve Saint-Laurent. Ces haplotypes d'ADNmt sont absents partout ailleurs, ce qui porte à croire que la colonisation postglaciaire dans cette région serait attribuable à des populations côtières qui ont persisté en eaux saumâtres. Comme il a été mentionné, cette colonisation aurait été possible si la fonte du glacier était suffisante pour réduire la salinité (de Vernal et Hillaire-Marcel, 2000).

Selon des données d'ADNmt (Bernatchez *et al.*, 1991), la race glaciaire atlantique aurait divergé de la race glaciaire mississippienne il n'y a que 18 000 à 75 000 ans. Il y a contact secondaire des races glaciaires atlantique et acadienne chez trois populations lacustres de l'est, une dans le lac Témiscouata et les deux autres dans le Maine (tableau 1). Les autres populations connues de la race glaciaire atlantique ont été échantillonnées dans le Maine (écotype limnétique des lacs Usaskis et Ross). D'autres analyses d'ADNmt de populations dans cette région montrent une divergence phylogénique significative de la race atlantique par rapport à la race acadienne ou mississippienne (valeur bootstrap = 93 %, Lu *et al.*, 2001). De plus, Lu *et al.* (2001) ont effectué une analyse de variance génétique sur des populations mississippiennes, atlantiques et acadienne dans l'est du Canada et ont montré qu'entre 65 et 82 % de la variance totale entre populations sympatriques et allopatriques serait attribuable aux différences génétiques entre les trois races glaciaires de l'est. Dans certains de ces lacs, p. ex. le lac Témiscouata, les données montrent qu'il y aurait isolement reproductif entre les races glaciaires mississippienne/atlantique et acadienne (Rogers 2001, Lu *et al.*, 2001). Dans l'ensemble, ces résultats indiquent que la race glaciaire atlantique constitue un groupe phylogénique distinct et que le COSEPAC devrait considérer cet assemblage comme une UD (tableau 1, figure 2).

### 2.2.5 Race glaciaire acadienne

Des données d'ADNmt (Bernatchez et Dodson, 1991) et d'allozymes (Bodaly *et al.*, 1992) appuient l'idée d'une autre lignée issue d'un refuge glaciaire distinct dans l'est de l'Amérique du Nord (figure 3). Cette race glaciaire acadienne occupe des lacs au Maine, en Gaspésie et au Nouveau-Brunswick et a sans doute survécu à la dernière glaciation dans un refuge sur les plaines côtières du nord-est de l'Amérique du Nord (Schmidt, 1986; Pielou, 1991; Curry, 2007).

Selon les haplotypes d'ADNmt (groupe D de Bernatchez et Dodson, 1991 et 1994), ce groupe aurait divergé du clade mississippien/atlantique il y a environ 150 000 ans. Cette divergence est très significative (valeur bootstrap = 89 %, Bernatchez et Dodson, 1994; valeur bootstrap = 79 %, Lu *et al.*, 2001). Par conséquent, les populations de la race glaciaire acadienne dans l'est du Canada constitue une UD distincte (tableau 1, figure 2).

### 2.3. Subdivision des populations au sein des races glaciaires

Le COSEPAC (2006) reconnaît que des groupes phylogéniques distincts doivent être déterminés au moyen de marqueurs génétiques qui rendent compte de la subdivision des populations à une échelle appropriée (p. ex. ADNmt, gènes nucléaires). La subdivision des populations du grand gorégone a été étudiée au sein de certaines races glaciaires, notamment chez des corégones de race mississippienne de la région des Grands Lacs (Imhof *et al.*, 1980; Casselman *et al.*, 1981; Ihssen *et al.*, 1981; Stott *et al.*, 2004). Des études sur les variations d'allozymes (e.g., Imhof *et al.*, 1980; Ihssen *et al.*, 1981; Casselman *et al.*, 1981) appuient l'hypothèse voulant que ces corégones aient tous la même origine. Des analyses de microsatellites ont permis de préciser ces variations à une échelle microgéographique, mais rien n'indique qu'il y ait isolement

reproductif entre ces populations, ni que certaines d'entre elles soit localement adaptées au point de mériter le statut d'UD. Cette absence de subdivision des populations concerne aussi la population du lac Simcoe que le COSEPAC a désigné « stock distinct » en 1987 (données insuffisantes selon COSEPAC, 2005). Les données génétiques d'Ihssen *et al.* (1981) montrent pourtant que le grand corégone du lac Simcoe ne diffère pas significativement de ceux des lac Huron et Ontario (voir COSEPAC, 2005a). La population de la rivière Mira en Nouvelle-Écosse a également été classée « données insuffisantes » par le COSEPAC en 2000 (rapport inédit de Goodchild, 1999). D'après sa phylogénie, le grand corégone du lac Mira fait partie de l'UD acadienne (Bernatchez et Dodson, 1994). La section 3.4 du présent rapport aborde la population du lac Mira dans le contexte des caractères distinctifs et rares.

## 2.5. Sommaire

- L'isolement du grand corégone dans des refuges glaciaires a résulté en une importante divergence allopatrique durant le Pléistocène.
- Les données génétiques (mtDNA et allozymes) sur plus de 100 populations du grand corégone au Canada appuient fortement l'existence de cinq grands groupes phylogéographiques (figure 3).
- On devrait accorder le statut d'UD au grand corégone issu du refuge glaciaire béringien parce que les grands corégones dans cette région présentent des haplotypes diagnostiques et constituent un groupe phylogénique distinct (tableau 1, figure 2)
- On devrait accorder le statut d'UD provisoire au grand corégone nahannien jusqu'à ce que des marqueurs génétiques plus appropriés permettent d'établir l'importance de cette subdivision de populations quant à la divergence de ce groupe de la race béringienne durant le Pléistocène (tableau 1, figure 2).
- On devrait accorder le statut d'UD au grand corégone issu du refuge glaciaire mississippien parce que les grands corégones dans cette région présentent des haplotypes diagnostiques et constituent un groupe phylogénique distinct (tableau 1, figure 2).
- On devrait accorder le statut d'UD au grand corégone issu du refuge glaciaire atlantique parce que les grands corégones dans cette région présentent des haplotypes diagnostiques et constituent un groupe phylogénique distinct (tableau 1, figure 2).
- Le grand corégone de la race glaciaire acadienne constitue un groupe phylogénique distinct, ce qui justifie qu'on lui accorde le statut d'UD (tableau 1, figure 2).

- La subdivision des populations au sein des races glaciaires mississippienne (Manitoba et Ontario, Grands Lacs) et acadienne (rivière Mira) traduit leur divergence postglaciaire récente. La sélection locale influe peut-être sur la structure observée, mais cela n'a pas été établi. Par conséquent, ces populations devraient être considérées au sein des UD mississippienne/atlantique et acadienne à moins que d'autres données génétiques ou écologiques n'indiquent le contraire.

### **3. L'UDP présente-t-elle des caractères distinctifs qui 1) représentent une adaptation locale et 2) définissent l'UDP comme n'étant pas écologiquement interchangeable avec d'autres UDP connues au sein de l'espèce, ou 3) définissent l'UDP comme une composante irremplaçable de la biodiversité du Canada?**

#### 3.1. Caractères distinctifs représentant des adaptations locales chez les paires de formes sympatriques

##### *3.1.1 Caractères distinctifs*

Les paires de formes sympatriques (formes limnétique et benthique) présentent des différences dans leur cycle vital, leur comportement et leur morphologie liées à leur utilisation des ressources alimentaires (Fenderson, 1964; Bernatchez *et al.*, 1999). Cette section présente les caractères les plus souvent étudiés afin de déterminer 1) les variations des caractères adaptatifs entre les deux formes d'une paire sympatrique, 2) si ces variations sont génétiquement déterminées et 3) si ces variations sont soumises à une sélection naturelle divergente (satisfaisant ainsi au critère d'adaptation).

##### *3.1.1.1 Morphologie*

Chez la majorité des UD constituant des paires de formes sympatriques (lacs Opeongo, Como, Témiscouata et de l'Est), une grande différence de taille entre les individus sexuellement matures est le principal caractère distinguant les deux formes dans un (figure 4a). En effet, les grands corégones limnétiques dépassent rarement 200 mm en longueur et 100 g en poids, tandis que les grands corégones benthiques mesurent presque toujours plus 200 mm (habituellement plus de 400 mm) et pèsent habituellement plus de 1000 g. Dans le lac Cliff (Maine), Fenderson (1964) a observé que la forme limnétique mesurait de 163 mm (âge de 1+) à 193 mm (âge de 5+), alors que la longueur de la forme benthique variait de 178 mm (âge de 1+) à 465 mm (âge de 12+). Ces résultats sont corroborés par Lu et Bernatchez (1999) qui ont mesuré une longueur moyenne de 168 mm pour la forme limnétique et de 285 mm pour la forme benthique dans ce même lac. Fait intéressant, même si Lu *et al.* (1999) n'ont pas déterminé la taille selon l'âge, les grands corégones qu'ils ont mesurés étaient significativement plus petits que ceux observés 30 ans plus tôt par Fenderson (1964), ce qui laisse croire que les grands corégones benthiques plus vieux ne sont pas aussi fréquents dans la population, qu'ils croissent moins rapidement ou qu'ils atteignent la maturité plus tôt. La taille à la maturité peut varier beaucoup entre les lacs abritant une paire de formes sympatriques. Dans le lac Opeongo, la forme limnétique est plus petite

que dans le lac Cliff, variant de 109 mm (âge de 1+) à 134 mm (âge de 5+), tandis que la taille de la forme benthique varie énormément, de 78 mm (âge de 1+) à 456 mm (âge de 14+). Par contre, les tailles des deux formes dans le lac Squanga (Yukon) se chevauchent complètement (figure 4b; Lindsey, 1963b).

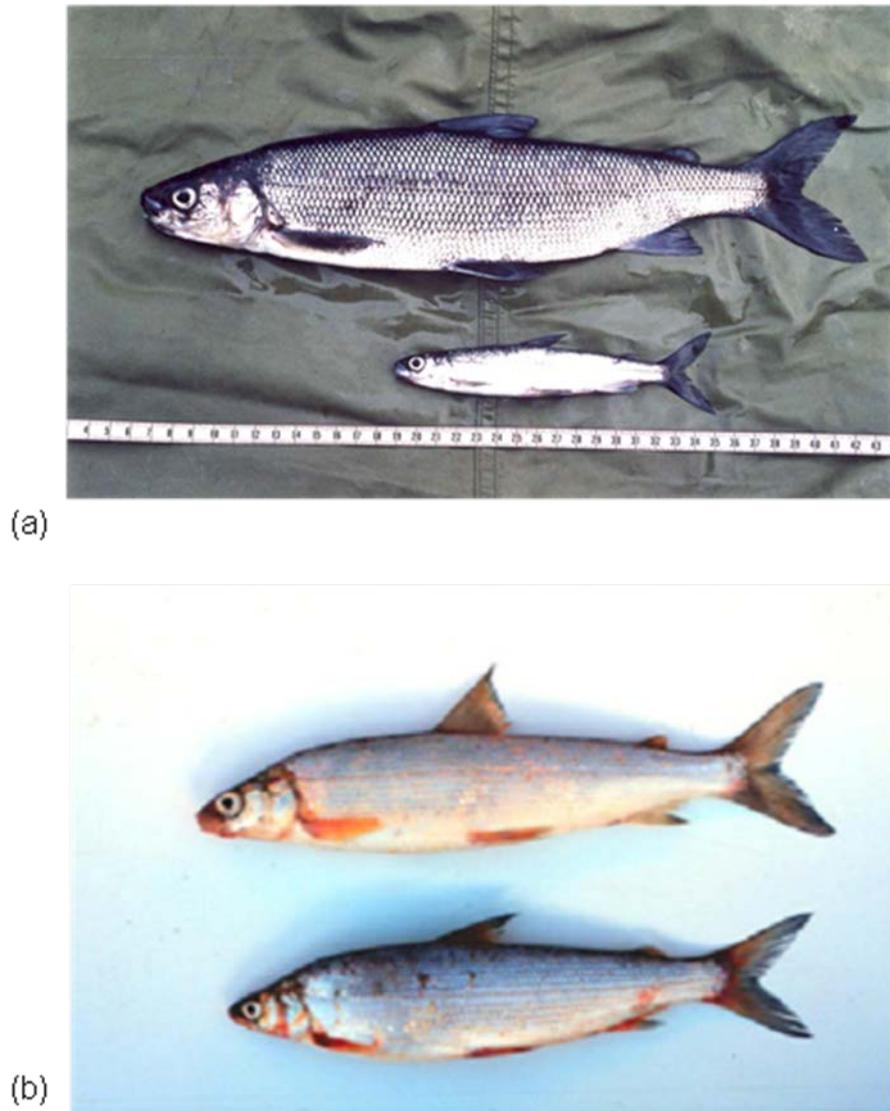


Figure 4. Paires de formes limnétique et benthique du grand corégone : (a) formes benthique (en haut) et limnétique (en bas) du lac Indian (Maine) et (b) formes limnétique (nombre élevé de branchicténies, en haut) et benthique (faible nombre de branchicténies) du lac Squanga (Yukon).

Les caractéristiques des branchicténies sont celles qui contribuent le plus aux différences morphologiques significatives entre les lacs (Fenderson, 1964; Kirkpatrick et Selander, 1979; Bernatchez *et al.*, 1996, Lu *et al.*, 1999). Plusieurs études sur la divergence adaptative de poissons de régions tempérées nordiques se nourrissant de particules ont montré que les caractéristiques des branchicténies constituent un caractère important distinguant les populations divergentes (Schluter et McPhail, 1993; Robinson et Wilson, 1994; Lu et Bernatchez, 1999; Landry *et al.*, 2007). Les branchicténies sont des protubérances des arcs branchiaux et servent à filtrer les proies ingérées tout en dirigeant le mouvement de l'eau dans la cavité buccale (Sanderson *et al.*, 1991). Ainsi, on croit que le nombre et l'espacement des branchicténies influent sur la rétention des proies de petite taille (Schluter et McPhail, 1993; Robinson et Wilson, 1994; Budy et Haddix, 2005) en régulant la dynamique des fluides dans la cavité buccale (Sanderson *et al.*, 2001). Landry *et al.* (2007) ont découvert que plus la distribution des longueurs des invertébrés planctoniques est restreinte, plus le taux de prédation par le grand corégone limnétique est élevé. Cette observation a été interprétée comme une preuve de limitation des ressources zooplanktoniques, laquelle peut mener à une hausse de la compétition et conférer une valeur adaptative plus élevée aux individus qui retiennent plus efficacement les proies planctoniques. Lindsey (1963b) et Bodaly (1979) ont montré que, dans le sud du Yukon, les écotypes limnétiques ont plus de branchicténies que leurs homologues benthiques. Par exemple, les écotypes limnétiques ont au moins 27 branchicténies, tandis que les écotypes benthiques en ont au plus 26 (Lindsey, 1963). Toutefois, le nombre de branchicténies varie énormément et semble être associé au degré de chevauchement des ressources alimentaires entre les deux écotypes (Bodaly, 2007). Par exemple, dans le lac de l'Est, il n'y a pas vraiment de différences dans le nombre de branchicténies entre les écotypes limnétique (25,5 branchicténies en moyenne) et benthique (26 branchicténies en moyenne) (Lu *et al.*, 1999), comme c'est le cas pour d'autres paires de grands corégones sympatriques au Canada et aux États-Unis (Kennedy, 1943; Vuorinen *et al.*, 1993; Lu *et al.*, 1999; Bernatchez, 2004; Landry *et al.*, 2007).

Kennedy (1943), à l'instar de Lu *et al.* (1999), a observé des différences dans le nombre d'écaillés de la ligne latérale, mais on ignore l'utilité de ce caractère. Il est rare que d'autres variables morphologiques permettent de distinguer entre les populations. Par exemple, Lu *et al.* (1999) ont trouvé que seules quatre de 19 variables morphométriques mesurées chez six populations sympatriques permettaient de distinguer les populations limnétique et benthique : la longueur de la nageoire adipeuse, la longueur de la nageoire pectorale, la longueur du pédoncule caudal et la largeur du maxillaire. Selon Rogers *et al.* (2002) et Bernatchez (2004), aucun de ces caractères n'est soumis à une sélection divergente entre les formes limnétique et benthique, bien qu'on sait que ces trois derniers caractères sont associés à l'efficacité d'utilisation des ressources alimentaires chez certains poissons (Webb, 1984). Fenderson (1964) a constaté que le rapport entre la hauteur et la longueur du pédoncule caudal permettait de distinguer les formes limnétique et benthique dans le réseau hydrographique de la rivière Allagash, où des différences dans le groupe sanguin ont également été documentées.

### 3.1.1.2 Comportement

Des différences de caractères adaptatifs ont été observées pour des caractéristiques comportementales associées à l'isolement de l'habitat et à l'évitement des prédateurs. Rogers *et al.* (2002) ont étudié le fondement génétique de trois caractères liés à des comportements de nage (choix de profondeur, nage avec pointes de vitesse ou « départ rapide » et changements de direction biaisés) et ont constaté que ces comportements différaient entre les formes limnétique et benthique de paires sympatriques élevées dans le même milieu, ce qui indique une forte détermination génétique de ces caractères. L'analyse des gènes responsables de ces caractères dans des populations naturelles a montré une réduction significative du flux de ces gènes, ce qui montre que la sélection naturelle maintient des différences de caractères comportementaux entre les formes limnétique et benthique sympatriques, du moins dans les milieux étudiés jusqu'ici (Rogers et Bernatchez, 2007).

### 3.1.1.3 Physiologie et performance

Le grand corégone limnétique peut atteindre la maturité dès l'âge d'un an et dépasse rarement une longueur de 20 cm et un poids de 100 g, tandis que le grand corégone benthique atteint la maturité plus tard (à un âge de plus de deux ans) et dépasse souvent une longueur de 40 cm et un poids de 1000 g. Les individus benthiques atteignent habituellement la maturité sexuelle à l'âge de 4 ans et peuvent vivre jusqu'à l'âge de 12 ans; Kennedy a même observé de grands corégonos benthiques de 14 ans dans le lac Opeongo (Ontario). Les individus limnétiques atteignent la maturité sexuelle plus tôt et ne vivent habituellement pas plus de 5 ans (Kennedy, 1943; Fenderson, 1964).

Les différences significatives dans la taille à la maturité sont associées à des différences dans la croissance (Bidgood, 1973; Bidgood, 1974; Beauchamp *et al.*, 2004). Rogers et Bernatchez (2005) ont élevé des paires de formes limnétique et benthique dans un même milieu et ont observé que la croissance des individus limnétiques était plus lente que celle des individus benthiques, de sorte que la taille différait significativement entre les deux groupes dès l'âge de 1+. Ces différences dans la croissance sont sans doute attribuables à des différences dans la bioénergétique entre les formes limnétique et benthique des paires sympatriques, comme l'ont montré Trudel *et al.* (2001). Dans des conditions naturelles, les grands corégonos limnétiques consomment de 40 à 50 % plus de nourriture que les écotypes benthiques, mais l'efficacité de conversion alimentaire des premiers est de deux à trois fois plus faible que celle des seconds (Trudel *et al.*, 2001). Ces résultats sont semblables aux observations faites sur le cisco de lac (*Coregonus artedii*, un autre corégonin qui se nourrit en milieu limnétique (Trudel *et al.*, 2001). Ensemble, ces résultats montrent que la vie en milieu limnétique a donné lieu à de grandes différences bioénergétiques dans le métabolisme de la forme limnétique par rapport à celui de la forme benthique. La croissance différenciée est beaucoup plus difficile à mesurer sur le terrain que la taille à la maturité, mais elle constituerait un caractère idéal pour identifier les deux formes sympatriques s'il était possible d'élever des individus en milieu contrôlé.

### 3.1.1.4 Différences dans l'expression de gènes

Les gènes sont les unités élémentaires de l'adaptation. Des méthodes génomiques (p. ex. microréseaux et pyroséquençage) peuvent mesurer le degré d'expression de milliers de gènes et ainsi mettre en évidence des gènes distinctifs qui déterminent l'adaptation locale et qui permettent de différencier des populations. Derome et al. (2006) ont mesuré des degrés d'expression différentielle de gènes chez des paires de formes limnétique et benthiques de deux lacs du réseau hydrographique de la rivière Allagash, soit les lacs Indian et Cliff (Maine). Ils ont montré que l'expression de plus de 130 gènes dans du muscle blanc différait entre les deux formes sympatriques dans chaque lac. Seize de ces gènes (1,35 %) jouant un rôle dans le métabolisme énergétique et la régulation de la contraction musculaire ont présenté un parallélisme d'expression différenciée entre les deux formes pour les deux paires sympatriques.

### 3.1.2 Preuves d'adaptation locale

La clé de détermination d'UD considère l'adaptation locale au sens strict, à savoir que la variation du caractère est génétiquement déterminée selon la sélection divergente dans des milieux distincts (Taylor, 2006). Deux méthodes ont été appliquées pour vérifier l'hypothèse voulant que la sélection naturelle maintienne les différences entre les formes limnétique et benthique pour les caractères adaptatifs qui influent sur leur survie dans les niches alimentaires limnétique et benthique : la méthode des écarts par rapport à la neutralité pour les phénotypes quantitatifs (comparaison  $Q_{ST}/F_{ST}$ ; Rogers *et al.*, 2002; Bernatchez, 2004) et l'analyse génomique (Campbell et Bernatchez, 2004; Rogers et Bernatchez, 2005 et 2007).

#### Comparaison $Q_{ST}/F_{ST}$

On peut déterminer si un caractère subit une sélection naturelle divergente en comparant le niveau de différenciation du caractère phénotypique ( $Q_{ST}$ ) et celle du modèle neutre ( $F_{ST}$ ) établi pour des marqueurs moléculaires neutres (Spitze, 1993). Dans le cas de populations qui ne subissent que des forces évolutives neutres (migration, mutation et dérive génétique), la proportion de la variance génétique totale des caractères phénotypiques attribuable à la variance entre les populations devrait égaler celle de marqueurs moléculaires à « évolution neutre » (Lande, 1992). Dans le cas d'un caractère subissant une sélection divergente, on prédit que l'indice  $Q_{ST}$  sera plus élevé que celui du modèle neutre. Il faut interpréter avec prudence les analyses de  $Q_{ST}$  qui utilisent la variance phénotypique comme substitut de la variance génétique additive. Toutefois, comme les relations  $F_{ST}-Q_{ST}$  sont généralement semblables pour les estimations de la variance génétique et phénotypique (Merila et Crnokrak, 2001; Lynch *et al.*, 1999; Schluter, 2000; Merilä et Crnokrak, 2001; Bernatchez, 2004), la méthode s'appuyant sur la variance phénotypique ne semble pas fortement biaisée.

Rogers *et al.* (2002), Bernatchez (2004) et Rogers et Bernatchez (2005) ont trouvé chez le grand corégone des écarts supérieurs du  $Q_{ST}$  par rapport au modèle neutre pour des caractères de comportement, de croissance et de morphologie, ce qui indique qu'il s'agirait de caractères localement adaptés. Le choix de profondeur et le nombre de

branchicténies sont les caractères qui s'écartaient le plus du modèle neutre. Bernatchez (2004) a estimé le  $Q_{ST}$  pour 18 caractères morphologiques et a constaté que le nombre de branchicténies était le seul caractère différenciant entre les formes limnétique et benthique dont le  $Q_{ST}$  s'écartait significativement de celui du modèle neutre, indiquant que ce caractère aurait sans doute évolué sous l'action de pressions sélectives directionnelles. Les résultats de  $Q_{ST}$  doivent être interprétés avec prudence puisqu'ils portent sur la variance phénotypique plutôt que sur la variance génétique. Toutefois, ils laissent fortement croire que les différences dans le comportement, la croissance et le nombre de branchicténies résultent de la sélection naturelle divergente, particulièrement lorsqu'on observe des écarts parallèles par rapport au modèle neutre dans plusieurs milieux.

## Analyse de génome

Un défi fondamental de l'étude de la variation adaptative consiste à identifier les gènes qui déterminent des caractères importants au plan écologique et à décrire les conséquences de la variation naturelle de ces locus pour la valeur sélective (Stinchcombe et Hoekstra, 2007). La méthode de l'« analyse du génome » permet d'éviter en partie ces problèmes grâce à l'étude simultanée d'un grand nombre de marqueurs génétiques afin de mieux comprendre l'action de forces évolutives sur la variation interpopulations de certains marqueurs génétiques ou gènes. Les études de ce genre reposent sur l'hypothèse selon laquelle la sélection divergente devrait réduire le flux de gènes dans les régions du génome jouant un rôle dans l'adaptation et la spéciation. Des données empiriques et des données de simulation portent fortement à croire qu'il est possible de détecter des locus subissant une sélection directionnelle d'après des estimations de différenciation génétique entre des marqueurs génétiques (Storz, 2005; Campbell et Bernatchez, 2004). Dans ces cas, des « locus atypiques » présentent des distances génétiques beaucoup plus grandes que ce à quoi on s'attendrait d'une évolution neutre seulement. Les analyses de génome doivent confirmer la fonction de ces locus atypiques afin de démontrer que la divergence moléculaire accrue est attribuable à la sélection (Luikart *et al.*, 2003).

Un des premiers exemples empiriques de l'utilisation d'analyses de génome pour identifier les marqueurs génétiques les plus susceptibles d'être soumis à l'adaptation locale a porté sur le grand corégone (Campbell et Bernatchez, 2004). Rogers et Bernatchez (2005 et 2007) ont ainsi pu montrer que des marqueurs génétiques associés à des caractères adaptatifs comme le comportement de nage (choix de l'habitat, évitement des prédateurs), le taux de croissance, la morphologie (coefficient de condition et branchicténies) et le cycle vital (atteinte de la maturité et fécondité) étaient atypiques entre les formes limnétique et benthique en milieu naturel, ce qui soutient fortement l'hypothèse voulant que la sélection naturelle divergente maintienne actuellement la différenciation adaptative et favorise la spéciation écologique au sein des paires de formes sympatriques du grand corégone.

### 3.2. Détermination des formes limnétique et benthique des paires sympatriques comme n'étant pas écologiquement interchangeable avec d'autres UDP connues au sein de l'espèce

Une non-interchangeabilité récente peut indiquer une divergence adaptative (Crandall *et al.*, 2000). La seule différenciation génétique ne signifie pas nécessairement qu'il y a eu divergence adaptative, et le défi consiste à faire le lien entre la différenciation écologique et les variations génétiques héréditaires de l'espèce à l'état sauvage (Fraser et Bernatchez, 2001). Pour répondre à ces questions, il faut tenir compte de l'origine de la paire de formes sympatriques et des forces qui en sont responsables. Si des paires de formes sympatriques sont apparues à plusieurs reprises de façon indépendante et qu'on puisse associer des caractères adaptatifs parallèles à ces divergences, alors cela appuie l'hypothèse voulant que les formes limnétiques et benthiques de paires sympatriques ne soient pas écologiquement interchangeables avec d'autres UDP connues au sein de l'espèce.

#### *3.2.1 Origines indépendantes des paires de formes sympatriques*

L'évolution répétée de paires de formes sympatriques, phénomène courant chez d'autres poissons des régions tempérées nordiques, porte à croire que la sélection naturelle est la principale force évolutionnaire qui cause la divergence de ces formes (Taylor, 1999; Robinson et Schluter, 2000; Schluter et Nagel, 1995; Rogers et Bernatchez, 2007). Toutefois, plusieurs modes de spéciation sont en cause dans ces divergences. Dans certains lacs (p. ex. le lac Témiscouta), il y aurait eu divergence allopatrique de races glaciaires suivie d'un contact secondaire et de renforcement de la divergence. Les meilleures preuves génétiques et écologiques de ce scénario allopatrique ont été trouvées chez le grand corégone du lac Cliff, qui fait partie du réseau hydrographique du fleuve Saint-Jean dans le Maine (États-Unis). La paire de formes limnétique et benthique dans ce lac résulte du contact secondaire entre deux populations, auparavant allopatriques, une de la race glaciaire atlantique (benthique) et l'autre de la race acadienne (limnétique) qui présentaient toutes les deux le phénotype benthique lorsqu'elles étaient allopatriques (Bernatchez et Dodson, 1990). La radiation adaptative et la spéciation écologique parallèles ont également entraîné la divergence en paires de formes sympatriques dans des lacs qui ont été colonisés par une seule race glaciaire (p. ex. la race glaciaire acadienne qui a colonisé le lac de l'Est). Ainsi, les paires de formes sympatriques du grand corégone ont évolué par spéciation allopatrique ou sympatrique (Bernatchez *et al.*, 1996).

Rogers et Bernatchez (2007) ont montré que la différenciation des formes limnétique et benthique est associée à des signatures génétiques parallèles de sélection au sein de populations naturelles, ce qui appuie l'hypothèse voulant que la sélection naturelle divergente maintienne actuellement la différenciation adaptative et favorise la spéciation écologique chez certaines paires de formes sympatriques du grand corégone. L'hypothèse est également étayée par les associations entre les données génétiques et le degré de spécialisation alimentaire. Chouinard et Bernatchez (1998) ont mis en évidence une corrélation positive entre le degré de chevauchement des niches alimentaires de deux écotypes sympatriques et le flux de gènes entre les écotypes. Les

caractères qui distinguent les deux écotypes sont directement liés à la spécialisation et à la disponibilité de niches alimentaires, ce qui se traduit par une corrélation négative entre l'ampleur flux de gènes entre les deux formes d'une paire sympatrique et leur spécialisation morphologique (Chouinard et Bernatchez, 1998; Chouinard *et al.*, 1996; Lu et Bernatchez, 1999)

Comme on ne trouve le grand corégone limnétique qu'en sympatrie avec l'écotype benthique et qu'en l'absence d'autres corégoninés limnétiques comme le cisco de lac (*Coregonus artedii*), on peut penser que la sélection naturelle divergente résultant des pressions écologiques dans la niche benthique explique l'évolution de la forme *limnétique* dérivée (Pigeon *et al.*, 1997). Cette hypothèse est également étayée par des données qui indiquent une convergence dans l'expression des gènes associés au mode de vie limnétique (métabolisme et efficacité de nage) chez divers corégoninés. Derome et Bernatchez (2006) ont vérifié si les gènes associés à la divergence adaptative chez le grand corégone limnétique étaient également actifs chez le *C. artedii*. Ils ont constaté que grand corégone limnétique et le cisco de lac surexprimaient les mêmes gènes candidats de modulation de l'activité natatoire. La sélection naturelle dans la niche limnétique semble agir sur la même variation génétique chez les deux espèces. Toutefois, une plus grande régulation à la hausse chez le cisco laisse croire que cette espèce a un plus grand potentiel physiologique dans la niche limnétique, ce qui pourrait expliquer pourquoi l'ajout d'un cisco dans un lac abritant la forme limnétique du grand corégone entraînerait vraisemblablement la disparition de cette forme (Derome et Bernatchez, 2006).

Globalement, beaucoup de données indiquent que des processus écologiques constituent un facteur déterminant du degré d'isolement reproductif et contribuent à la différenciation soutenue entre les écotypes (Bernatchez *et al.*, 1996; Pigeon *et al.*, 1997; Lu *et al.*, 1999; Rogers et Bernatchez, 2007; Landry *et al.*, 2007). En outre, on a montré que la sélection divergente réduit le flux de gènes d'importance écologique associés à des caractères adaptatifs comme la croissance au sein de plusieurs paires de formes limnétique et benthique sympatriques (Rogers et Bernatchez, 2005). Il y a beaucoup moins d'échange de gènes déterminant des caractères adaptatifs que pour les autres régions du génome, ce qui appuie l'hypothèse selon laquelle la sélection divergente maintient la différenciation adaptative malgré les effets du flux de gènes (Rogers et Bernatchez, 2007). Bien qu'aucun caractère seul ne distingue une UDP, ces données génétiques indiquent qu'une série d'adaptations particulière rend très improbable que l'UDP puisse être remplacée par la recolonisation ou l'introduction délibérée d'individus d'une autre population, conformément aux critères énoncés par Taylor (2006). Toutefois, malgré le fait que des processus écologiques semblables soient en cause dans l'évolution parallèle des paires de formes sympatriques, il reste difficile d'établir le degré d'interchangeabilité écologique d'une UDP avec d'autres au sein de l'espèce.

### 3.2.2 Preuves d'isolement reproductif

Des croisements contrôlés entre les formes limnétique et benthique de paires sympatriques ont montré un important isolement postzygotique intrinsèque et extrinsèque (Lu, 1998; Rogers et Bernatchez, 2006). En conditions expérimentales, le

taux d'inviabilité des hybrides est jusqu'à cinq fois plus élevé que celui des non-hybrides. Toutefois, ces deux études ont porté sur des croisements issus de différentes races glaciaires, ce qui aurait pu avoir un effet important sur le degré d'isolement reproductif. Dans des études récentes, on a isolé les facteurs génétiques associés à cette baisse de viabilité et on a constaté que la progéniture issue de rétrocroisements mourrait durement le développement embryonnaire ou éclosait à un moment non optimal, ce qui laisse croire que des incompatibilités génétiques et l'isolement postzygotique extrinsèque contribuent aux barrières reproductives (Rogers et Bernatchez, 2006). Cette conclusion est conforme aux observations selon lesquelles les hybrides entre populations divergentes sont rares (1-3 %) dans leur milieu naturel (Bodaly, 1979b). Il est évident que d'autres études sur le degré d'isolement reproductif entre races glaciaires et entre les deux formes constituant des paires sympatriques.

### 3.3. Les formes limnétiques et benthiques des paires sympatriques constituent-elles des composantes irremplaçables de la biodiversité du Canada?

Les corégones comptaient parmi les premières espèces de poisson à coloniser le paysage canadien. Moins de 10 000 ans plus tard, ils constituent certaines des plus jeunes espèces biologiques de la Terre (Bernatchez *et al.*, 1999). L'évolution des paires de formes sympatriques du grand corégone traduit leur adaptation rapide après la colonisation d'une nouvelle niche qui n'était occupée par la forme ancestrale dans des milieux postglaciaires (Rogers et Bernatchez, 2007). Les formes limnétiques eurasiennes dérivées constituent une importante ressource alimentaire pour des salmonidés prédateurs plus grands et, dans certains cas, elles constituent leur principale source de nourriture (Kahilainen *et al.*, 2002 et 2003). Des grands salmonidés prédateurs comme le touladi exercent souvent une prédation sur les formes limnétiques du grand corégone (Dave Basely, Maine Fish and Wildlife, communication personnelle), mais cette prédation n'a pas été étudiée en détail.

Les scénarios particuliers de divergence entre les populations limnétiques et benthiques de certaines paires sympatriques (p. ex. dans le lac Squanga, Bodaly 2007) portent à croire que d'autres facteurs écologiques ou des facteurs historiquement contingents auraient influé sur la divergence entre populations dans certains milieux limnétiques et benthiques des régions tempérées nordiques. On a montré que la contingence historique, attribuable en partie à l'isolement dans des refuges glaciaires, joue un rôle important dans l'évolution de l'isolement reproductif entre les deux formes de nombreuses paires sympatriques (Lu *et al.*, 2001; Rogers *et al.*, 2001). La contingence historique fait référence à l'assemblage d'origine ainsi qu'à des pressions sélectives et effets stochastiques (p. ex. effets fondateurs, dérive, extinctions) localement spécifiques qui auraient influé sur l'histoire évolutive d'une lignée. Dans les cas où l'inviabilité est associée à la divergence en allopatrie plutôt qu'en sympatrie, la contingence historique aurait pu primer sur le déterminisme écologique ultérieur (Taylor et McPhail, 2000; Fraser, 2005; Rogers, 2001; Rogers et Bernatchez, 2006), ce qui est important de reconnaître étant donné que le COSEPAC a le mandat de maximiser la probabilité de protéger la variation biologique au sein d'une espèce. Il faut donc tenir compte des forces évolutives historiques et écologiques qui ont produit des lignées isolées (Fraser et Bernatchez, 2001). Comme la divergence évolutive entre les

formes limnétique et benthique sympatriques est déterminée par les conditions dans le lac (Bernatchez, 2004), les variations génétiques des colonisateurs (Rogers et Bernatchez, 2005; Barrett et Schluter, 2008) ainsi que les facteurs historiquement contingents qui favorisent leur différenciation (Lu *et al.*, 2001; Rogers *et al.*, 2001; Rogers et Bernatchez, 2006), l'écotype limnétique et les conditions qui ont mené à sa divergence peuvent varier d'un milieu à un autre. À la lumière des données, il serait probablement imprudent de présumer qu'une population limnétique entièrement décimée pourrait être créée de nouveau. Chez d'autres paires de formes sympatriques comme celles de l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*), des altérations du milieu naturel, attribuables p. ex. à l'arrivée d'une espèce envahissante, ont entraîné une soi-disant « spéciation inversée » ou l'effondrement d'une paire de formes sympatriques (Taylor *et al.*, 2006). De fait, on soupçonne que l'introduction de ciscos dans des lacs abritant le grand corégone du lac Squanga a causé la disparition de sa forme limnétique. De même, l'ajout d'un poisson piscivore dans un lac pourrait en réduire considérablement la population du grand corégone (SARA, 2006; les deux facteurs ont amené le COSEPAC à désigner le grand corégone du lac Squanga comme population « préoccupante ». Les paires de formes limnétique et benthique sympatriques du grand corégone résultent d'un processus de changement évolutif rapide, mais leur disparition dans de nombreux milieux nous rappelle que des travaux de conservation pourraient être nécessaires pour assurer leur persistance.

### 3.4. Population de la rivière Mira

Cette petite population du grand corégone, qui a une aire de répartition restreinte dans les rivières Mira et Salmon (moins de 100 km<sup>2</sup>), se caractérise par une ligne latérale basse et un faible nombre de branchicténies (Edge *et al.*, 1991). Le COSEPAC a rangé cette population dans la catégorie « données insuffisantes » (Goodchild, 1999). Il manque donc de données pour évaluer l'interchangeabilité écologique de cette population avec d'autres.

### 3.5. Sommaire

- Aucun caractère phénotypique ne permet à lui seul de distinguer les deux formes des paires sympatriques limnétiques et benthiques; elles se caractérisent plutôt par une série d'associations phénotype-environnement qui ont été vérifiées empiriquement en laboratoire et dans certains lacs.
- Dans les lacs où l'on croit qu'il existe une paire de formes sympatriques, mais où l'on n'a pas évalué leurs associations phénotype-environnement ou où la différenciation génétique entre les formes limnétique et benthique demeure inconnue, la désignation d'UD devrait être reportée jusqu'à ce que ces données soient disponibles.
- Bien que des processus écologiques soient associés à la divergence adaptative, les réductions de l'introgession dues aux contingences historiques peuvent varier d'une race glaciaire à l'autre et jouer des rôles différents dans l'évolution en sympatrie.

#### **4. L'UDP représente-t-elle une importante disjonction de l'aire de répartition?**

Taylor (2006) a défini « importante disjonction de l'aire de répartition » comme la séparation d'au moins deux groupes de populations par de grandes zones non occupées de façon naturelle par l'espèce. Il s'agit généralement de zones dans laquelle aucune dispersion naturelle n'est observée, ni attendue. Les disjonctions peuvent donc correspondre à des phénomènes évolutifs provoqués par des transitions géologiques majeures (p. ex. glaciations, changements du niveau de la mer et formation de montagnes).

Le grand corégone est le poisson d'eau douce le plus largement répandu au Canada (figure 3). Lindsey (1970) a signalé qu'au moins trois paires de formes sympatriques du grand corégone présentaient une disjonction de l'aire de répartition (est, ouest et centre du Canada), ce qu'il a invoqué comme preuve que ces paires avaient évolué de façon indépendante. Ces observations sont considérées parmi les premières à montrer que ces populations sont issues de refuges glaciaires distincts. Pigeon *et al.* (1997), appuyant l'idée de ces disjonctions et de l'évolution indépendante des formes sympatriques du grand corégone, ont proposé la disjonction en cinq régions : le réseau hydrographique du fleuve Saint-Jean, le nord du Québec et du Labrador, l'Ontario, le Yukon et la Colombie-Britannique.

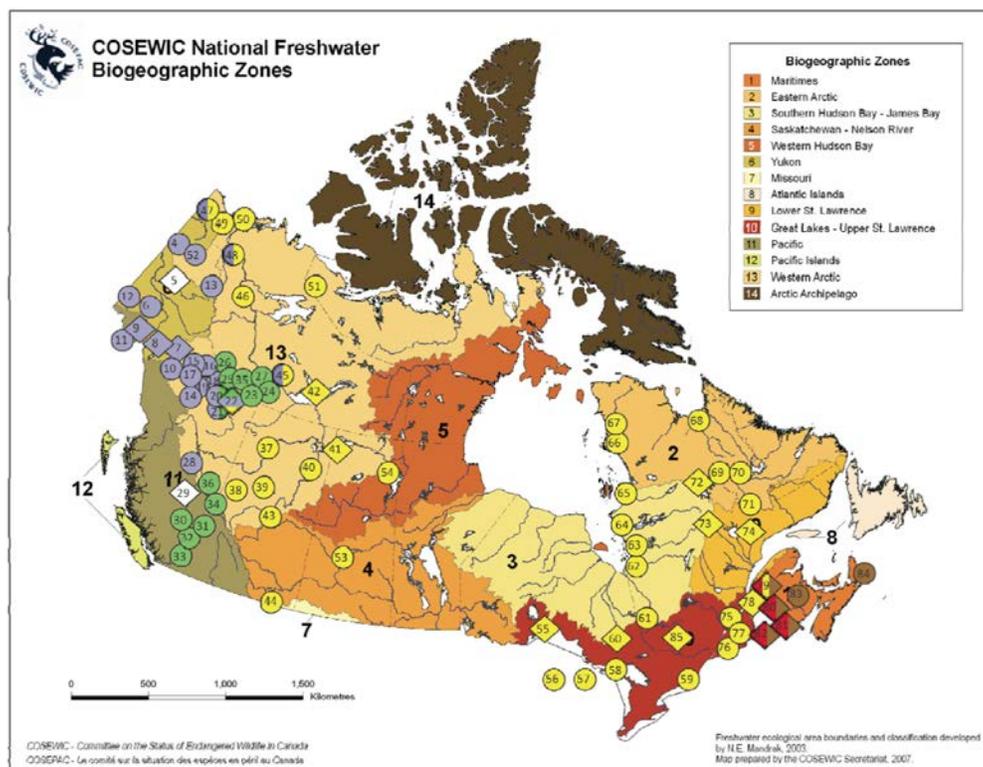
##### 4.1. Sommaire

D'après la section 2.1, les régions disjointes proposées par Lindsey (1970) et Pigeon *et al.* (1997) traduisent des séparations importantes sur le plan évolutif causées par les glaciations. On peut faire valoir que ces disjonctions ne contribuent pas aux critères selon lesquels les races glaciaires et les formes sympatriques du grand corégone sont considérées comme des UDP et qu'elles sont déjà représentées par les grands groupes phylogéniques. Par conséquent, les importantes disjonctions de l'aire de répartition n'ont pas à être considérées en soi comme des UDP. Étant donné les limites de l'application de disjonctions ou de séparations de populations à des espèces lacustres, ainsi que l'objectif du présent rapport consistant à tester les critères de détermination d'UD sur une espèce représentative, l'application de séparations géographiques à des espèces d'habitat restreint présente des difficultés évidentes. Bien que le critère concernant les disjonctions soit utile, il est important de souligner que, pour les espèces obligatoirement lacustres, les connexions hydrologiques historiques comme les lacs de fonte glaciaire sont peut-être plus importants que les limites actuelles entre bassins hydrographiques.

#### **5. L'UDP occupe-t-elle des zones biogéographiques différentes?**

Les zones biogéographiques nationales d'eau douce (ZBNED) représentent différentes régions écologiques au Canada (figure 5). Ces régions peuvent être pertinentes en ce qui concerne le grand corégone si elles correspondent à l'histoire glaciaire dans ces zones biogéographiques. Quatorze zones biogéographiques nationales d'eau douce ont été définies au Canada (Mandrak, 2003) afin de représenter les grandes divisions au sein de taxons nommés (les groupements phylogéographiques

du grand corégone). Le complexe d'espèces du grand corégone est présent dans onze de ces ZBNED, n'étant absent que dans les zones des îles du Pacifique (en Colombie-Britannique le grand corégone n'est indigène qu'à la partie continentale de la province), de l'archipel arctique et des îles de l'Atlantique (bien que le grand corégone ait été introduit dans certains lacs de Terre-Neuve, selon Scott et Crossman [1964]) (figure 5).



**Veillez voir la traduction française ci-dessous :**

COSEWIC National Freshwater Biogeographic Zones = Zones biogéographiques d'eau douce du COSEWIC

Biogeographic Zones = Zones biogéographiques

Eastern Arctic = Arctique de l'Est

Southern Hudson Bay – James Bay = Sud de la baie d'Hudson – baie James

Saskatchewan – Nelson River = Saskatchewan – fleuve Nelson

Western Hudson Bay = Ouest de la baie d'Hudson

Atlantic Islands = Îles de l'Atlantique

Lower St. Lawrence = Bas Saint-Laurent

Great Lakes – Upper St. Lawrence = Grands Lacs – haut Saint-Laurent

Pacific = Pacifique

Pacific Islands = Îles du Pacifique

Western Arctic = Arctique de l'Ouest

Arctic Archipelago = Archipel arctique

Kilometres = kilomètres

COSEWIC – Committee on the Status... = Comité sur la situation des espèces en péril au Canada

Freshwater ecological boundaries and classification... = Frontières et classifications des aires écologiques nationales d'eau douce élaborées par N.E. Mandrak (2003).

Map prepared by... = Carte préparée par le Secrétariat du COSEWIC (2007).

Figure 5. Répartition des populations du grand corégone échantillonnées dans les zones biogéographiques nationales d'eau douce. Voir le tableau 1 pour de plus amples renseignements.

La race glaciaire mississippienne est l'UDP phylogéographique qui est présente dans le plus grand nombre de ZBNED, soit huit, tandis que l'UDP atlantique n'est présente que dans la ZBNED des Maritimes, soit dans le lac Témiscouata (tableau 1 et figures 2 et 5). La ZBNED de l'Arctique de l'Ouest abrite plus de trente populations des groupes mississippien, béringien et nahannien, soit le plus grand nombre de populations dans une ZBNED. Une seule population du grand corégone est présente dans la ZBNED du Missouri (tableau 1). Toutefois, les populations échantillonnées ne représentent pas toute la répartition de l'espèce dans ces régions, et le grand corégone est sans doute présent dans d'autres lacs et cours d'eau de ces régions.

## 5. 1 Sommaire

Les ZBNED sont définies comme d'importantes UD qui représentent les grands groupes phylogéographiques du complexe d'espèces du grand corégone et les importantes disjonctions de son aire de répartition qui ont été décrites dans le présent rapport. Voici les onze ZBNED définies comme des UD du complexe d'espèces du grand corégone : Maritimes, Arctique de l'Est, sud de la baie d'Hudson – baie James, Saskatchewan – fleuve Nelson, ouest de la baie d'Hudson, Yukon, Missouri, bas Saint-Laurent, Grands Lacs – haut Saint-Laurent, Pacifique et Arctique de l'Ouest (tableau 1, figure 2).

## **6 Conclusions**

- Le statut taxinomique, la biologie et le cycle de vie du grand corégone sont une source de confusion taxinomique depuis plus d'un siècle. Le grand corégone a été décrit comme plusieurs espèces différentes en raison des énormes variations qu'il présente dans son aire de répartition. Le complexe d'espèces du grand corégone comprend une espèce, le *Coregonus pidschian*, dont la signature génétique est presque identique à celle du corégone eurasien, le *Coregonus lavaretus*. Par conséquent, cette espèce devrait être considérée comme une UD distincte au sein du complexe d'espèces du grand corégone.
- La disponibilité d'une niche écologique et la sélection naturelle divergente dans des lacs postglaciaires ont donné lieu à l'évolution répétée d'une forme dérivée du grand corégone qui vit dans la zone limnétique de certains lacs et ne s'accouple pas au hasard avec son homologue benthique. Il s'agit d'un phénomène évolutif qui s'est répété indépendamment de l'origine allopatrique ou sympatrique de la forme dérivée. La spéciation écologique de sept populations canadiennes du grand corégone satisfait aux critères de détermination d'UD (figure 2)

- Les glaciations du Pléistocène ont eu des effets importants sur les populations du grand corégone au Canada. La phylogéographie de l'espèce au Canada montre comment des milliers d'années de séparation dans des refuges glaciaires qui étaient situés dans différentes parties du pays ont mené à l'isolement reproductif actuel, génétiquement détectable, entre ces populations. Quatre des races glaciaires du grand corégone au Canada qui constituent des grands groupes phylogéographiques résultant de leur isolement durant les glaciations du Pléistocène satisfont aux critères de détermination d'UD, tandis que la race glaciaire nahannienne (figure 2) devrait se voir accorder le statut d'UD provisoire.
- L'adoption d'UD qui correspondent à des ZBNED et qui englobent les grands groupes phylogéographiques et les paires de formes sympatriques peut faciliter les scénarios de conservation tout en répondant aux situations régionales en vue d'adopter des UD appropriées à utiliser dans les futures évaluations de la situation du grand corégone dans son ensemble.
- La conservation des différences entre paires de formes sympatriques et races glaciaires à titre d'UD, fondamentale pour la biodiversité de l'espèce, aidera à assurer la protection de l'héritage évolutionnaire de ce complexe d'espèces au Canada.

## REMERCIEMENTS

S.M. Rogers tient à remercier E.B. Taylor, les membres du Sous-comité de spécialistes des poissons d'eau douce, ainsi que P. Tamkee, pour leurs commentaires qui ont grandement amélioré la qualité du présent rapport. Nous remercions également le secrétariat du COSEPAC. Environnement Canada a financé la rédaction du rapport.

## RÉFÉRENCES

- Alt, K. 1971. Occurrence of hybrids between inconnu, *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas), and humpback whitefish, *Coregonus pidschian* (Linnaeus) in Chatanika river, Alaska, *Transactions of the American Fisheries Society* 100 : 362 – 365.
- Alt, K.T. 1979. Contributions to the life history of the humpback whitefish in Alaska, *Transactions of the American Fisheries Society* 108 : 156 – 160.
- Barrett, R.D.H., et Schluter, D. 2008. Adaptation from standing genetic variation, *Trends in Ecology and Evolution* 23 : 38 – 44.
- Bean, T.H. 1884. Description of a new species of whitefish (*Coregonus nelsonii*) from Alaska, *Proceedings of the U.S. National Museum*, Case Reference number 16047.
- Beauchamp, K.C., Collins, N.C., et Henderson, B.A. 2004. Covariation of growth and maturation of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*), *Journal of Great Lakes Research* 30 : 451 – 460.

- Beaumont, A.R., Bray, J., Murphy, J.M., et Winfield, I.J. 1995. Genetics of whitefish and vendace in England and Wales, *Journal of Fish Biology* 46 : 880 – 890.
- Behnke, R.J. 1972. Systematics of Salmonid Fishes of Recently Glaciated Lakes, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29 : 639
- Bernatchez, L. 2004. Ecological Theory of Adaptive Radiation: An empirical assessment from Corigonine fishes (Salmoniformes), *in* Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives, édité par A.P. Hendry and S. Stearns, Oxford University Press, Oxford, ROYAUME-UNI, p. 176 – 207.
- Bernatchez, L. 2005. On the role of natural selection in promoting population divergence in Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*): relevance for population management in the Great Lakes, *in* Proceedings of a workshop on the dynamics of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and the amphipod Diporeia spp. in the Great Lakes, Ann Arbor (Michigan), édité par Great Lakes Fisheries Commission.
- Bernatchez, L., Chouinard, A., et Lu, G. 1999. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus* sp., as a case study, *Biological Journal Of The Linnean Society* 68 : 173 – 194.
- Bernatchez, L., Colombani, F., et Dodson, J.J. 1991a. Phylogenetic-Relationships among the Subfamily Coregoninae as Revealed by Mitochondrial-DNA Restriction Analysis, *Journal of Fish Biology* 39 : 283 – 290.
- Bernatchez, L., et Dodson, J.J. 1990. Allopatric Origin of Sympatric Populations of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) as Revealed by Mitochondrial-DNA Restriction Analysis, *Evolution* 44 : 1263 – 1271.
- Bernatchez, L., et Dodson, J.J. 1991. Phylogeographic structure in mitochondrial-DNA of the Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and its relation to Pleistocene glaciations, *Evolution* 45 : 1016 – 1035.
- Bernatchez, L., et Dodson, J.J. 1994. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51(suppl. 1) : 240 – 251.
- Bernatchez, L., Dodson, J.J., et Boivin, S. 1989. Population bottlenecks: Influence on mitochondrial DNA diversity and its effect in coregonine stock discrimination, *Journal of Fish Biology* 35 : 233 – 244.
- Bernatchez, L., Edge, T.A., Dodson, J.J., et Qadri, S.U. 1991b. Mitochondrial-DNA and Isozyme Electrophoretic Analyses of the Endangered Acadian Whitefish, *Coregonus-Huntsmani* Scott, 1987, *Canadian Journal of Zoology* 69 : 311 – 316.
- Bernatchez, L., Vuorinen, J.A., Bodaly, R.A., et Dodson, J.J. 1996. Genetic evidence for reproductive isolation and multiple origins of sympatric trophic ecotypes of whitefish (*Coregonus clupeaformis*), *Evolution* 50 : 624 – 635.
- Bernatchez, L., et Wilson, C. 1998. Comparative phylogeography of nearctic and palearctic fishes, *Molecular Ecology* 7 : 431 – 452.

- Bidgood, B.F. 1973. Divergent Growth in two Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) Populations, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30 : 1683 – 1696.
- Bidgood, B.F. 1974. Reproductive Potential of 2 Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) Populations, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 31 : 1631 – 1639.
- Bodaly, R.A. 1977. Evolutionary divergence between currently sympatric Lake Whitefish, *Coregonus clupeaformis*, thèse de doctorat, University of Manitoba, Winnipeg.
- Bodaly, R.A. 1979. Morphological and Ecological Divergence within the Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) Species Complex in Yukon Territory, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36 : 1214 – 1222.
- Bodaly, R.A. 1986. Biology, exploitation and culture of Coregonine fishes in Canada, *Arch. Hydrobiol. Beih., Ergebn. Limnol.* 22: 1 – 30.
- Bodaly, R.A., Vuorinen, J., Reshetnikov, Y.S., et Reist, J.D. 1994. Genetic relationships of five species of Coregonine fishes from Siberia [traduit du russe], *Journal of Ichthyology* 34 : 117 – 130.
- Bodaly, R.A. 2007. COSEWIC Status Report on Squanga whitefish *Coregonus* sp., édité par le Freshwater Fisheries Specialist Subcommittee, disponible sur demande auprès du Secrétariat du COSEPAC (COSEWIC/COSEPAC@ec.gc.ca).
- Bodaly, R.A., Clayton, J.W., et Lindsey, C.C. 1987. COSEWIC status report on the Squanga whitefish *Coregonus* sp. in Canada, édité par le Freshwater Fisheries Specialist Subcommittee, disponible sur demande auprès du Secrétariat du COSEPAC (COSEWIC/COSEPAC@ec.gc.ca), p. iv + 32 p.
- Bodaly, R.A., Clayton, J.W., et Lindsey, C.C. 1988. Status of the Squanga whitefish, *Coregonus* sp., in the Yukon Territory, Canada, *Canadian Field Naturalist* 102 : 114 – 125.
- Bodaly, R.A., Clayton, J.W., Lindsey, C.C., et Vuorinen, J. 1992. Evolution of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in North-America During the Pleistocene – Genetic Differentiation between Sympatric Populations, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49 : 769 – 779.
- Bodaly, R.A., Vuorinen, J., et Macins, V. 1991. Sympatric presence of limnetic and benthic forms of the Lake Whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in Como Lake, Ontario, *Canadian Field Naturalist* 105 : 87 – 90.
- Bodaly, R.A., Vuorinen, J., Reshetnikov, Y.S., et Reist, J.D. 1994. Genetic relationships of five species of Coregonine fishes from Siberia [traduit du russe], *Journal of Ichthyology* 34 : 117 – 130.
- Bodaly, R.A., Vuorinen, J., Ward, R.D., Luczynski, M., et Reist, J.D. 1991b. Genetic comparisons of new and old world Coregonine fishes, *Journal of Fish Biology* 38 : 37-51.
- Brown, R.W., et Taylor, W.W. 1992. Effects of Egg Composition and Prey Density on the Larval Growth and Survival of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill), *Journal of Fish Biology* 40 : 381 – 394.

- Budy, P., et Haddix, T. 2005. Zooplankton Size Selection Relative to Gill Raker Spacing in Rainbow Trout, *Transactions of the American Fisheries Society* 134 : 1228 – 1235.
- Campbell, D., et Bernatchez, L. 2004. Genomic scan using AFLP markers as a means to assess the role of directional selection in the divergence of sympatric whitefish ecotypes, *Molecular Biology and Evolution* 21 : 945 – 956.
- Campbell, D., Duchesne, P., et Bernatchez, L. 2003. AFLP utility for population assignment studies: analytical investigation and empirical comparison with microsatellites, *Molecular Ecology* 12 : 1979 – 1991.
- Casselman, J.M., Collins, J.J., Crossman, E.J., Ihssen, P.E., et Spangler, G.R. 1981. Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) Stocks of the Ontario Waters of Lake Huron, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38 : 1772 – 1789.
- Casselman, S.J., et A.I. Schulte-Hostedde. 2004. Reproductive roles predict sexual dimorphism in internal and external morphology of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*), *Ecology of Freshwater Fish* 13 : 217 – 222.
- Champigneulle, A., et Rojas-Beltran, R. 1990. First attempts to optimize the mass rearing of whitefish (*Coregonus lavaretus* Linnaeus) larvae from Lémen and Bourget lakes (France) in tanks and cages, *Aquatic Living Resources* 3 : 217 – 228.
- Chouinard, A., et Bernatchez, L. 1998. A study of trophic niche partitioning between larval populations of reproductively isolated whitefish (*Coregonus* sp.) ecotypes, *Journal of Fish Biology* 53 : 1231 – 1242.
- Chouinard, A., Pigeon, D., et Bernatchez, L. 1996. Lack of specialization in trophic morphology between genetically differentiated limnetic and benthic forms of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell) in Lac de l'Est, Québec, *Canadian Journal of Zoology* 74 : 1989 – 1998.
- Conway, K.W., Barrie, J.V., et Hebda, R.J. 2001. Evidence for a Late Quaternary outburst flood event in the Georgia Basin, British Columbia, édité par Geological Society of Canada.
- COSEPAC. 2005a. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) au Canada – Mise à jour, édité par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, vii + 39 p., disponible sur demande auprès du Secrétariat du COSEPAC (COSEWIC/COSEPAC@ec.gc.ca).
- COSEPAC. 2005b. Lignes directrices pour reconnaître les unités désignables inférieures à l'espèce, édité par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, disponible sur demande auprès du Secrétariat du COSEPAC (COSEWIC/COSEPAC@ec.gc.ca).
- Crandall, K., Bininda-Emonds, O., Mace, G., et Wayne, R. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology, *Trends in Ecology and Evolution* 15 : 290 – 295.
- Crossman, E.J., et D.E. McAllister, 1986. Zoogeography of freshwater fishes of the Hudson Bay drainage, Ungava Bay and the Arctic Archipelago, in *The zoogeography of North American freshwater fishes*, C.H. Hocutt et E.O. Wiley (éd.), John Wiley and Sons, New York, p. 53 – 104.

- Cucin, D., et Faber, D.J. 1985. Early life studies of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*), cisco (*Coregonus artedii*) and yellow perch (*Perca flavescens*) in lake Opeongo, Ontario, Ontario fisheries technical report series no. 16: iii-28.
- Curry, R.A. 2007. Late glacial impacts on dispersal and colonization of Atlantic Canada and Maine by freshwater fishes, *Quaternary Research* 67 : 225 – 233.
- Davis, B.M., et Todd, T.N. 1998. Competition between larval lake herring (*Coregonus artedii*) and Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) for zooplankton, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 : 1140 – 1148.
- Dawson, A.G. 2002. Ice Age Earth, Routledge Press, London.
- de Vernal, A., et Hillaire-Marcel, C. 2000. Sea-ice cover, sea-surface salinity and halo/thermocline structure of the northwest North Atlantic: Modern versus full glacial conditions, *Quaternary Science Reviews* 19 : 65 – 85.
- Denton, G.H., et Hughes, T.J. 1981. The last great ice sheets, John Wiley and Sons, New York.
- Derome, N., et Bernatchez, L. 2006. The transcriptomics of ecological convergence between 2 limnetic coregonine fishes (Salmonidae), *Molecular Biology and Evolution* 23 : 2370 – 2378.
- Derome, N., Duchesne, P., et Bernatchez, L. 2006. Parallelism in gene transcription among sympatric Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill) ecotypes, *Molecular Ecology* 15 : 1239 – 1249.
- Ministère des Pêches et Océans, Canada. 2005. Secteur des Grands Lacs et de l'Ontario, feuillet d'information de poisson, accessible à <http://www.dfo-mpo.gc.ca/regions/central/pub/factsheets-feuilletsinfos-ogla-rglo/lakewhitefish-grandcoregone-fra.htm>.
- Douglas, M.R., Brunner, P.C., et Douglas, M.E. 2005. Evolutionary homoplasy among species flocks of central alpine *Coregonus* (Teleostei : Salmoniformes), *Copeia* 2 : 347 – 358.
- Drouin, M.A., Kidd, R.B., et Hynes, J.D. 1986. Intensive Culture of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill) Using Artemia and Artificial Feed, *Aquaculture* 59 : 107 – 118.
- Eckmann, R., Appenzeller, A., et Rösch, R. 1996. Biology and Management of Coregonine Fishes – Proceedings of the Sixth International Symposium on the Biology and Management of Coregonine Fishes, Konstanz, ALLEMAGNE.
- Edge, T.A., McAllister, D.E., et Qadri, S.U. 1991. Meristic and Morphometric Variation between the Endangered Acadian Whitefish, *Coregonus huntsmani*, and the Lake Whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in the Canadian Maritime Provinces and the State of Maine, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48 : 2140 – 2151.
- Edsal, T.A. 1960. Age and growth of the whitefish, *Coregonus clupeaformis*, of the Munising Bay, Lake Superior, *Transactions of the American Fisheries Society* 89 : 323 – 332.

- Fenderson. 1964. Evidence of subpopulations of Lake Whitefish, *Coregonus clupeaformis*, involving a dwarfed form, *Transactions of the American Fisheries Society* 93 : 77 – 94.
- Flüchter, J. 1980. Review of the present knowledge of rearing whitefish (Coregonineae) larvae, *Aquaculture* 19 : 191 – 208.
- Foote, C.J. 1979. A biochemical genetic study of zoogeography of Lake Whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in western Canada in relation to their possible survival in a Nahanni glacial refugium, University of Manitoba, Winnipeg.
- Foote, C.J., Clayton, J.W., Lindsey, C.C., et Bodaly, R.A. 1992. Evolution of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in North-America During the Pleistocene – Evidence for a Nahanni Glacial Refuge Race in the Northern Cordillera Region, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49 : 760 – 768.
- Ford, D.C. 1976. Evidences of multiple glaciation in South Nahanni National Park, Mackenzie Mountains, North West Territories, Canada, *Canadian Journal of Earth Science* 13 : 1433 – 1445.
- Fortin, R., et Gendron, M. 1990. Reproduction, croissance et morphologie comparées des Grands Corégones (*Coregonus clupeaformis*) nains et normaux du réservoir Outardes-2 (Québec), *Journal canadien de zoologie* 68 : 17 – 25.
- Franzin, W.G., et Clayton, J.W. 1977. Biochemical Genetic Study of Zoogeography of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Western Canada, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34 : 617 – 625.
- Fraser, D.J., et Bernatchez, L. 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units, *Molecular Ecology* 10 : 2741 – 2752.
- Fraser, D.J., et Bernatchez, L. 2005. Allopatric origins of sympatric brook charr populations: colonization history and admixture, *Molecular Ecology* 14 : 1497 – 1509.
- Fraser, D.J., Hansen, M.M., Ostergaard, S., Tessier, N., Legault, M., et Bernatchez, L. 2007. Comparative estimation of effective population sizes and temporal gene flow in two contrasting population systems, *Molecular Ecology* 16 : 3866 – 3889.
- Gmelin, J.F. 1789. *Systema Naturae*, éd. 13. (3), Amphibia et Pisces, Leipzig.
- Goodchild, C.D. 1999. COSEWIC status report on the Lake Whitefish *Coregonus clupeaformis* Mira River population in Canada, édité par le Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, 29 p.
- Hamada, M., Kido, Y., Himberg, M., Reist, J.D., Ying, C., Hasegawa, M., et Okada, N. 1997. A newly isolated family of short interspersed repetitive elements (SINEs) in Coregonine fishes (whitefish) with sequences that are almost identical to those of the Smal family of repeats: Possible evidence for the horizontal transfer of SINEs, *Genetics* 146 : 355 – 367.
- Harris, K.C., et Hulsman, P.F. 1991. Intensive Culture of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) from Larvae to Yearling Size Using Dry Feeds, *Aquaculture* 96 : 255 – 268.

- Hasselman, D.J. 2003. Discrimination of adult and early life history stage Coregonine fishes in Maritime Canada, Acadia University, Wolfville, Nova Scotia, CANADA.
- Heuts, B. 1999. Lateralization of trunk muscle volume, and lateralization of swimming turns of fish responding to external stimuli, *Behavioural Processes* 47: 113 – 124.
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation, *Biological Journal Of The Linnean Society* 58 : 247 – 276.
- Ihssen, P.E., Evans, D.O., Christie, W.J., Reckahn, J.A., et Desjardine, R.L. 1981. Life-History, Morphology, and Electrophoretic Characteristics of 5 Allopatric Stocks of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in the Great-Lakes Region, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38 : 1790 – 1807.
- Imhof, M., Leary, R., et Booke, H.E. 1980. Population or Stock Structure of Lake Whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in Northern Lake-Michigan as Assessed by Isoenzyme Electrophoresis, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37 : 783 – 793.
- Kennedy, W.A. 1943. The whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchill), of Lake Opeongo, Algonquin Park, Ontario, Univ. *Toronto Stud. Biol. Ser. No. 51 (Publ. Ontario Fish. Res. Lab. No. 62):* 22 – 43.
- Kirkpatrick, M., et Selander, R.K. 1979. Genetics of speciation in Lake Whitefishes in the Allegash basin, *Evolution* 33 : 478 – 485.
- Koelz, W. 1929. Coregonine fishes of the Great Lakes, *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries* 43 : 297 – 643.
- Lande, R. 1992. Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization, *Evolution* 46 : 381 – 389.
- Landry, L., Vincent, W.F., et Bernatchez, L. 2007. Parallel evolution of Lake Whitefish limnetic ecotypes in association with limnological features of their adaptive landscape, *Journal of Evolutionary Biology* 20 : 971 – 984.
- Lasenby, T.A., Kerr, S.J., et Hooper, G.W. 2001. Lake Whitefish Culture and Stocking: An Annotated Bibliography and Literature Review, Peterborough (Ontario).
- Lindsey, C.C. 1962. Distinctions between the broad whitefish, *Coregonus nasus*, and other North American whitefishes, *Journal of the Fisheries Research Board Canada* 19 : 687 – 714.
- Lindsey, C.C. 1963a. Status of the whitefish species, *Coregonus nelsonii*, and the designation of a new type, *Copeia* 1 : 173 – 174.
- Lindsey, C.C. 1963b. Sympatric occurrence of two species of humpback whitefish in Squanga Lake, Yukon Territory, *Journal of the Fisheries Research Board Canada* 20 : 749 – 767.
- Lindsey, C.C. 1975. Proglacial lakes and fish dispersal in southwestern Yukon territory, *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 2364 – 2370.
- Lindsey, C.C. 1981. Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers of Coregonine fishes, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38 : 1497 – 1506.

- Lindsey, C.C. 1988. The relevance of systematics and nomenclature to Coregonine management, *Finnish Fisheries Research* 9 : 1 – 10.
- Lindsey, C.C., Clayton, J.W., et Franzin, W.G. 1970. Zoogeographic problems and protein variation in the *Coregonus clupeaformis* whitefish species complex, in *Biology of Coregonid Fishes*, édité par C.C. Lindsey and C.S. Woods, University of Manitoba Press, Winnipeg, CANADA, p. 127 – 146.
- Lindsey, C.C., et McPhail, J.D. 1986. Zoogeography of fishes of the Yukon and Mackenzie basins, in *The zoogeography of North American freshwater fishes*, édité par C.H. Hocutt et E.O. Wiley, John Wiley and Sons, New York, p. 639 – 673.
- Lindsey, C.C., et Woods, C.S. 1970. *Biology of Coregonid Fishes*, University of Manitoba Press, Winnipeg.
- Linnæus, C. 1758. *Systema Naturae*, éd. X. (*Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata.*) Holmiae, *Systema Nat.* éd. 10 v. 1
- Loch, J.S. 1974. Phenotypic variation in the Lake Whitefish, *Coregonus clupeaformis*, induced by introduction into a new environment, *Journal of the Fisheries Research Board Canada* 31 : 55 – 62.
- Lu, G., Basley, D.J., et Bernatchez, L. 2001. Contrasting patterns of mitochondrial DNA and microsatellite introgressive hybridization between lineages of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*); relevance for speciation, *Molecular Ecology* 10 : 965 – 985.
- Lu, G., et Bernatchez, L. 1998. Experimental evidence for reduced hybrid viability between limnetic and benthic ecotypes of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell), *Proceedings of the Royal Society of London B – Biological Sciences* 265 : 1025 – 1030.
- Lu, G., et Bernatchez, L. 1999. Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric Lake Whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): Support for the ecological speciation hypothesis, *Evolution* 53 : 1491 – 1505.
- Luczynski, M., Rösch, R., Vuorinen, J.A., et Brzunan, P. 1995. Biochemical genetic study of sympatric Lake Constance whitefish (*Coregonus lavaretus*) populations: “Blaufelchen” and “Gangfish”, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57 : 136 – 143.
- Luikart, G., England, P.R., Tallman, D., Jordan, S., et Taberlet, P. 2003. The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing, *Nature Reviews Genetics* 4 : 981 – 993.
- Lynch, M., Pfrender, M., Spitze, K., Lehman, N., Hicks, J., Allen, D., Latta, L., Ottene, M., Bogue, F., et Colbourne, J. 1999. The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species, *Evolution* 53 : 100 – 110.
- MacCrimmon, H.R., et Skobe, E. 1970. *The fisheries of Lake Simcoe*, édité par Ontario Ministry of Natural Resources (Ontario), 140 p.

- Mandrak, N. 2003. Zones biogéographiques du Canada, *in* COSEPAC (2005), Lignes directrices pour reconnaître les unités désignables inférieures à l'espèce, édité par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, disponible sur demande auprès du Secrétariat du COSEPAC (COSEWIC/COSEPAC@ec.gc.ca).
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).
- McDermid, J.L., Reist, J.D., et Bodaly, J.A. 2005. Phylogeography and postglacial dispersal of whitefish (*Coregonus clupeaformis* complex) in Northwestern North America, *Arch. Hydrobiol. Special Issues Advances in Limnology* 60 : 91 – 109.
- McLaughlin, R.L., A., G.J.W., et L., K.D. 1994. Foraging movements in relation to morphology, water-column use, and diet for recently emerged brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in still-water pools, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51 : 268 – 279.
- McLeod, C., O'Neil, J., Hildebrand, L., et Clayton, T. 1979. An examination of fish migrations in the Liard River, British Columbia, relative to proposed hydroelectric development at site A,R,L,and L., Edmonton, Alberta, Environmental Services Ltd., Edmonton (Alberta), 199 pages.
- McPhail, J.D. 2007. *The Freshwater Fishes of British Columbia*, University of Alberta Press.
- McPhail, J.D., et Lindsey, C.C. 1970. *Freshwater Fishes of Northwestern Canada and Alaska*, Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.
- Mecklenberg, C.W., Mecklenberg, T.A., et Thorsteinson, L.K. 2002. *Fishes of Alaska*. American Fisheries Society, Bethesda (Maryland).
- Merila, J., et Crnokrak, P. 2001. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits, *Journal of Evolutionary Biology* 14 : 892 – 903.
- Murray, K.D. 2005. Population genetic assessment of the endangered Atlantic whitefish, *Coregonus huntsmani*, and the Lake Whitefish, *C. clupeaformis* in Atlantic Canada, Dalhousie University, Halifax (Nouvelle-Écosse), Canada.
- Nalepa, T.F., Mohr, L.C., Henderson, B.A., Madenjian, C.P., et Schneeberge, P.J. 2005. Lake Whitefish and *Diporeia* spp. in the Great Lakes: An Overview. *In* Proceedings of a workshop on the dynamics of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and the amphipod *Diporeia* spp. in the Great Lakes, Ann Arbor (Michigan), édité par la Great Lakes Fisheries Commission, p. 3 – 19.
- Nelson, J.S., et Paetz, M.J. 1992. *The Fishes of Alberta*, University of Alberta Press/University of Calgary Press, Edmonton/Calgary.
- Nikolsky, G.V., et Reshetnikov, J.S. 1970. Systematics of Coregonine fishes in the USSR; Intraspecific variability and difficulties in taxonomy, *in* *Biology of Coregonid Fishes*, édité par C.C. Lindsey et C.S. Woods, University of Manitoba Press, Winnipeg.

- Ostbye, K., Amundsen, P.A., Bernatchez, L., Klemetsen, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Naesje, T.F., et Hindar, K. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times, *Molecular Ecology* 15 : 3983 – 4001.
- Ostbye, K., Naesje, T.F., Bernatchez, L., Sandlund, O.T., et Hindar, K. 2005. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway, *Journal of Evolutionary Biology* 18 : 683 – 702.
- Page, L.M., et Burr, B.M. 1991. A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico, Houghton Mifflin Co., Boston.
- Pielou, E.C. 1991. After the ice age, The University of Chicago Press, Chicago.
- Pigeon, D., Chouinard, A., et Bernatchez, L. 1997. Multiple modes of speciation involved in the parallel evolution of sympatric morphotypes of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Salmonidae), *Evolution* 51 : 196 – 205.
- Politov, D.V., Gordon, N.Y., et Makhrov, A.A. 1999. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian species of *Coregonus*, in *Biology and Management of Coregonine Fishes – Proceedings of the Seventh International Symposium on the Biology and Management of Coregonine Fishes*.
- Politov, D., Gordon, N., Afanasiev, K., Altukhov, Y., et Bickham, J. 2000. Identification of palearctic *Coregonine* fish species using mtDNA and allozyme genetic markers, *Journal Of Fish Biology* 57 : 51 – 71.
- Power, G. 2002. Charrs, glaciations and seasonal ice, *Environmental Biology of Fishes* 64 : 17 – 35.
- Prest, V.K. 1970. Géologie du quaternaire au Canada, in *Géologie et ressources minérales du Canada*, édité par R.J.W. Douglas, Commission géologique du Canada, Ottawa, p. 751 – 852.
- Rawson, D.S. 1947. Great Slave Lake, in *North West Canadian Fisheries Surveys in 1944-1945*, édité par le Fisheries Research Board of Canada, 94 p.
- Reist, J.D., Lianne, D., Maiers, R.A., Bodaly, J.A., Vuorinen, J., et Carmichae, T.J.I. 1998. The phylogeny of new – and old-world coregonine fishes as revealed by sequence variation in a portion of the d-loop of mitochondrial DNA. In *Biology and Management of Coregonid Fishes*, édité par R. Eckmann, A. Appenzeller et R. Rosch, p. 323 – 339.
- Reist, J.D., Vuorinen, J., et Bodaly, R.A. 1992. Genetic and morphological identification of *Coregonine* hybrid fishes from Arctic Canada, *Polish Archives of Hydrobiology* 39 : 551 – 561.
- Rempel, L., et Smith, D. 1998. Postglacial fish dispersal from the Mississippi refuge to the Mackenzie River basin, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 : 893 – 899.
- Reshetnikov, J.S. 1988. *Coregonine* fishes in recent conditions, *Finnish Fisheries Research* 9 : 11 – 16.

- Robinson, B.W., et Schluter, D. 2000. Natural selection and the evolution of adaptive genetic variation in northern freshwater fishes, *in* Adaptive Genetic Variation in the Wild, édité par T. Mousseau, B. Sinervo et J.A. Endler, Oxford University Press, Oxford.
- Robinson, B.W., et Wilson, D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: A neglected literature, *The American Naturalist* 144 : 596 – 627.
- Rogers, S.M., Gagnon, V., et Bernatchez, L. 2002. Genetically based phenotype-environment association for swimming behavior in Lake Whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis* Mitchill), *Evolution* 56 : 2322 – 2329.
- Rogers, S.M., et Bernatchez, L. 2005. Integrating QTL mapping and genome scans towards the characterization of candidate loci under parallel selection in the Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*), *Molecular Ecology* 14 : 351 – 361.
- Rogers, S.M., et Bernatchez, L. 2006. The genetic basis of intrinsic and extrinsic postzygotic reproductive isolation jointly promoting speciation in the Lake Whitefish species complex (*Coregonus clupeaformis*). *Journal of Evolutionary Biology* 19: 1979 – 1994
- Rogers, S.M., et Bernatchez, L. 2007. The genetic architecture of ecological speciation and the association with signatures of selection in natural Lake Whitefish (*Coregonus* Sp. Salmonidae) species pairs. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1423 – 1438.
- Rogers, S.M., Campbell, D, Baird, S. J. E., Danzmann, R.G., et Bernatchez, L. 2001. Combining the analyses of introgressive hybridisation and linkage mapping to investigate the genetic architecture of population divergence in the Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Mitchill), *Genetica* 111: 25 – 41.
- Sajdak, S.L., et Phillips, R.B. 1997. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer (ITS1) of ribosomal DNA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54 : 1494-1503.
- Sanderson, S.L., Cech, J.J., et Patterson, M.R. 1991. Fluid Dynamics in Suspension-Feeding Blackfish, *Science* 251 : 1346 – 1348.
- Sanderson, S.L., Cheer, A.Y., Goodrich, J.S., Graziano, J.D., et Callan, W.T. 2001. Crossflow filtration in suspension-feeding fishes, *Nature* 412 : 439 – 441.
- Sandlund, O.T., Næsje, T.F., et Jonsson, B. 1992. Ontogenetic changes in habitat use by whitefish, *Coregonus lavaretus*, *Environmental Biology of Fishes* 33 : 341 – 349.
- Sandlund, O.T., Næsje, T.F., et Saksgård, R. 1995. Ecological diversity in whitefish *Coregonus lavaretus*: ontogenetic niche shifts and polymorphism, *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 46 : 49 – 59.
- Schluter, D. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 351 : 807 – 814.
- Schluter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, New York.

- Schluter, D., et McPhail, J.D. 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation, *Trends in Ecology and Evolution* 8 : 197 – 200.
- Schluter, D., et Nagel, L.M. 1995. Parallel Speciation by Natural-Selection, *American Naturalist* 146 : 292 – 301.
- Schmidt, R.E. 1986. Zoogeography of the Northern Appalachians, in *Zoogeography of North American Freshwater Fishes*, édité par C.H. Hocutt et E. Wiley, John Wiley and Sons, New York, p. 137 – 159.
- Scott, W.B., et Crossman, E.J. 1964. Fishes occurring in the fresh waters of insular Newfoundland, édité par l'Ontario Department of Fisheries, Ontario, Canada, 124 p.
- Scott, W.B., et Crossman, E.J. 1974. Poissons d'eau douce du Canada, Bulletin de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada 184F, Ottawa, 1026 p.
- Sendek, D.S. 1999. Electrophoretic studies of Coregonine fishes from across Russia. In *Biology and Management of Coregonine Fishes – Proceedings of the Seventh International Symposium on the Biology and Management of Coregonine Fishes*, Todd, T. Fleischer, G., Ann Arbor, Michigan, ÉTATS-UNIS, 689 p.
- Smith, G.R. 1992. Introgression in Fishes: Significance for Paleontology, Cladistics, and Evolutionary Rates, *Systematic Biology* 41 : 41 – 57.
- Smith, G.R., et Todd, T.N. 1984. Evolution of species flocks of fishes in North Temperate Lakes, in *Evolution of Fish Species Flocks*, édité par A.A. Echelle et I. Kornfield. University of Maine at Orono Press, Orono (Maine), p. 45 – 68.
- Spitze, K. 1993. Population Structure in *Daphnia obtusa*: Quantitative Genetic and Allozymic Variation, *Genetics* 135 : 367 – 374.
- Stamford, M.D., et Taylor, E.B. 2004. Phylogeographical lineages of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in North America: divergence, origins and affinities with Eurasian *Thymallus*, *Molecular Ecology* 13 : 1533-1549.
- Stinchcombe, J.R., et Hoekstra, H.E. 2007. Population genomics and quantitative genetics: combined approaches for finding the genes underlying ecologically important traits, *Heredity* 100 : 158-170.
- Storz, J.F. 2005. Using genome scans of DNA polymorphism to infer adaptive population divergence, *Molecular Ecology* 14 : 671-688.
- Stott, W., Todd, T.N., et Kallemeyn, L. 2004. Genetic variability among Lake Whitefish from Isle Royale and the Upper Great Lakes, *Annales Zoologici Fennici* 41 : 51-59.
- Svaerdson, G. 1998. Postglacial Dispersal and Reticulate Evolution of Nordic Coregonines, *Nordic Journal of Freshwater Research* 74 : 3-32.
- Svärdson, G. 1957. The Coregonine problem. VI. The palearctic species and their intergrades, *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm* 38 : 261-356.
- Svärdson, G. 1965. The Coregonine Problem VII. The isolating mechanisms in sympatric species, *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm* 46: 95-123.

- Sawatzky, C.D., D. Michalak, J.D. Reist, T.J. Carmichael, N.E. Mandrak, and L.G. Heuring. 2007. Distributions of freshwater and anadromous fishes from the mainland Northwest Territories, Canada, *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat Sci.* 2793 : xiv + 239 p.
- Taylor, E. 1999. Species pairs of north temperate freshwater fishes: Evolution, taxonomy, and conservation, *Reviews In Fish Biology And Fisheries* 9: 299 – 324.
- Taylor, E., et McPhail, J. 2000. Historical contingency and ecological determinism interact to prime speciation in sticklebacks, *Gasterosteus*, *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* 267: 2375 – 2384.
- Taylor, E.B. 2006. Lignes directrices pour reconnaître les unités désignables inférieures à l'espèce, édité par le Sous-comité de spécialistes des poissons d'eau douce, disponible sur demande auprès du Secrétariat du COSEPAC (COSEWIC/COSEPAC@ec.gc.ca).
- Taylor, E.B., et Bentzen, P. 1993. Evidence for multiple origins and sympatric divergence of trophic ecotypes of smelt (*Osmerus*) in Northeastern North America, *Evolution* 47 : 813 – 832.
- Taylor, E.B., Boughman, J.W., Groenenboom, M., Sniatynski, M., Schluter, D., et Gow, J.L. 2006. Speciation in reverse: morphological and genetic evidence of the collapse of a threespined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) species pair, *Molecular Ecology* 15 : 343 – 355.
- Trudel, M., Tremblay, A., Schetagne, R., et Rasmussen, J.B. 2001. Why are limnetic fish so small? An energetic analysis of polymorphism in Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*), *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58 : 394 – 405.
- Tsuyuki, H., Uthe, J.F., Roberts, E., et Clarke, L.W. 1966. Comparative Electropherograms of *Coregonus clupeaformis*, *Salvelinus namaycush* S. *alpinus* S. *malma* and *S. fontinalis* from family Salmonidae, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 23 : 1599
- Turgeon, J., Estoup, A., et Bernatchez, L. 1999. Species flock in the North American Great Lakes: Molecular ecology of Lake Nipigon Ciscoes (Teleostei: Coregonineae : *Coregonus*), *Evolution* 53 : 1857 – 1871.
- Underhill, J.C. 1986. The fish fauna of the Laurentian Great Lakes, the St. Lawrence lowlands, Newfoundland and Labrador, in *Zoogeography of North American Freshwater Fishes*, édité par C.H. Hocutt et E. Wiley, John Wiley and Sons, New York.
- Vamosi, S., et Schluter, D. 2002. Impacts of trout predation on fitness of sympatric sticklebacks and their hybrids, *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* 269 : 923 – 930.
- Vetter, W., Bartha, R., Stern, G., et Tomy, G. 1999. *Environ. Toxicol. Chem.* 18 : 2775 – 2781.

- Vuorinen, J.A., Bodaly, R.A., Reist, J.D., Bernatchez, L., et Dodson, J.J. 1993. Genetic and Morphological-Differentiation between Limnetic and benthic Size Forms of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Como Lake, Ontario, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50 : 210 – 216.
- Vuorinen, J.A., Bodaly, R.A., Reist, J.D., et Luczynski, M. 1998. Phylogeny of five *Prosopium* species with comparisons with other *Coregonine* fishes based on isozyme electrophoresis, *Journal of Fish Biology* 53 : 917 – 927.
- Walters, V. 1955. Fishes of western arctic America and eastern arctic Siberia. Taxonomy and zoogeography, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 106 : 259 – 368.
- Webb, P.W. 1983. Speed, acceleration and manoeuvrability of two teleost fishes, *J. Exp. Biol.* 102 : 115 – 122.
- Webb, P.W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates, *American Zoologist* 24 : 107 – 120.
- Wedekind, C., Muller, R., et Spicher, H. 2001. Potential genetic benefits of mate selection in whitefish, *Journal of Evolutionary Biology* 14 : 980 – 986.
- Weihls, D., et Webb, P.W. 1984. Optimal avoidance and evasion tactics in predator-prey interactions, *Journal of Theoretical Biology* 106 : 189 – 206.
- Wilson, C., et Hebert, P. 1998. Phylogeography and postglacial dispersal of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in North America, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 : 1010 – 1024.
- Woodger, C.D. 1976. Morphological variations as induced by environment in *Coregonines*, *Environmental Biology of Fishes* 1 : 101 – 105.
- Zitzow, R.E., et Millard, J.L. 1988. Survival and Growth of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) Larvae Fed Only Formulated Dry Diets, *Aquaculture* 69 : 105 – 113.