

Direction des bibliothèques

AVIS

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

Les origines parallèles du phénotype bleu chez le doré jaune (*Sander vitreus*)

Par
Martin Laporte

Département de sciences biologiques
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
En vue de l'obtention du grade de M.Sc.
En sciences biologiques

Mai 2009-05-22

© Martin Laporte, 2009



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :
Les origines parallèles du phénotype bleu chez le doré jaune (*Sander vitreus*)

Présenté par :
Martin Laporte

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

François-Joseph Lapointe
président-rapporteur

Bernard Angers
directeur de recherche

Pierre Magnan
co-directeur de recherche

Louis Bernatchez
membre du jury

Résumé

Le statut taxonomique des dorés au phénotype bleu reste toujours ambiguë. Elle varie entre le statut de polymorphisme ou encore celui de sous-espèce. Des études antérieures ont révélé une absence de variabilité au niveau des marqueurs mitochondriaux entre les dorés de phénotype bleu et ceux de phénotype jaune. De plus, il a été impossible de réassigner les individus provenant de différents lacs selon leur phénotype, ce qui suggère une apparition parallèle de la coloration bleue. Une analyse génomique a été effectuée sur des dorés de phénotype bleu et de phénotype jaune sur plusieurs lacs du Bouclier Laurentien afin de tester cette hypothèse. Les résultats démontrent que tous les dorés (peu importe la couleur de leur phénotype) d'un même lac sont tous plus près génétiquement les uns des autres par rapport aux dorés provenant des autres lacs. Cependant, les dorés au phénotype bleu et ceux au phénotype jaune représentent des lignées évolutives distinctes à l'intérieur de chacun des lacs. Ces résultats confirment que ces lacs ont été colonisés par une seule population de dorés jaunes et que les populations de dorés au phénotype bleu ont une origine polyphylétique. Par conséquent, la position taxonomique du phénotype bleu chez le doré est clarifiée et la variabilité morphologique observée entre les différentes populations de dorés de couleur bleue est partiellement expliquée. L'évolution parallèle du phénotype bleu représente un excellent modèle d'étude des mécanismes génétiques sous-jacents; la sélection divergente et l'isolement reproducteur.

Mots-clés : Doré bleu, divergence phénotypique, spéciation, évolution parallèle

Summary

The situation of the blue phenotype in the walleye remains ambiguous, varying between a polymorphism or a subspecies. Previous studies revealed no mitochondrial variability and failed to assign individuals from different lakes to a given phenotype, suggesting a parallel appearance of the blue phenotype. A genomic analysis was performed on blue and yellow phenotypes from several Laurentian Shield lakes to assess this hypothesis. Results indicate that, whatever their phenotype, individuals from a given lake were more genetically similar than those from other lakes. However, blue and yellow phenotypes represent distinct evolutionary lineages within each lake. These results confirm the colonization of each lake by walleye and the polyphyletic origin of the blue phenotype. This clarifies the taxonomic position of the walleye complex and partially explains the morphological variability among blue phenotype populations. The parallel evolution of the blue phenotype represents an excellent model to study the mechanisms underlying divergent selection and reproductive isolation.

Key words : Blue walleye, phenotypic divergence, speciation, parallel evolution.

Table des matières

Résumé-----	iii
Summary-----	iv
Table des matières-----	v
Listes des tableaux-----	vii
Liste des figures-----	viii
Liste des sigles et des abréviations-----	ix
Remerciements-----	xii
1. Introduction-----	1
1.1 Contexte scientifique-----	2
1.1.1 Espèce biologique-----	3
1.1.2 Population locale-----	7
1.1.3 Flux génique-----	7
1.1.4 Mutation-----	8
1.1.5 Dérive génique-----	9
1.1.6 Niche écologique-----	11
1.1.7 Types de sélection naturelle-----	11
1.1.7.1 Sélection directionnelle-----	12
1.1.7.2 Sélection stabilisante-----	13
1.1.7.3 Infériorité des hétérozygotes-----	14
1.1.8 Types de spéciation-----	15
1.1.8.1 La spéciation allopatrique-----	15
1.1.8.2 La spéciation péripatrique-----	16
1.1.8.3 La spéciation sympatrique-----	17
1.1.9 Convergence évolutive-----	17
1.1.10 Évolution parallèle-----	18
1.1.10.1 Observée chez les populations allopatriques-----	19
1.1.10.2 Sympatrique et issue d'invasion multiples-----	20
1.1.10.3 Sympatrique et issue de colonisation unique-----	21
1.2 Sujet de l'étude-----	22
1.2.1 Historique des dorés au phénotype bleu-----	22
1.2.2 Conservation des dorés au phénotype bleu-----	23
1.2.3 Hypothèse sur l'origine du phénotype bleu-----	23
1.2.4 Les origines du phénotype bleu-----	26
1.2.4.1 Observation prédisant un isolement reproducteur-----	26
1.2.4.2 Observation prédisant une évolution parallèle-----	26
1.2.4.3 Observation prédisant une colonisation unique-----	27
1.2.5 Objectif de l'étude-----	27
2. Article: Parallel origins of the blue phenotype in walleye----	29
Accord des coauteurs-----	30
Abstract-----	31
Introduction-----	32
Materials and Methods-----	35
Results-----	38
Discussion-----	42
Acknowledgements-----	45
3. Discussion-----	47
3.1 Position taxonomique des dorés au phénotype bleu-----	48
3.2 Niche écologique des dorés au phénotype bleu-----	49
3.3 Couleur bleue : cause ou conséquence de l'isolement reproducteur ?-----	53

3.4	Futur évolutif des populations au phénotype bleu : Espèce polyphylétique ou adaptation radiative ?-----	55
3.5	Gestion des populations au phénotype bleu-----	57
3.6	Le phénotype bleu : Indicateur de biodiversité ?-----	58
4.	Références-----	60

Liste des tableaux

- Table 2.1** Distribution of sampled individuals from the six study lakes.----- **36**
- Table 2.2** Distribution of the number of loci obtained from the eight combinations of selective primers used with the AFLP method. The number of variable loci is in parentheses.----- **37**
- Table 2.3** Results of the reassignment test performed on blue and yellow phenotypes. The analysis was performed on 10 groups (yellow form from lakes A, C, D, E, and F; blue from lakes A, B, C, and D; saugers from lake E; refer to Table 1 for lake identifications). Only the results of blue phenotype are presented. Sample size is in parentheses.----- **41**

Liste des figures

- Figure 1.1** Hypothèse concernant les différentes origines possibles du phénotype bleu. Les dorés au phénotype bleu sont représentés par les lignes bleues, ceux au phénotype jaune par des lignes jaunes et les points représentent un ancêtre commun.----- 25
- Figure 2.1** Location of populations sampled for the present study (Québec, Canada).----- 36
- Figure 2.2** Relationships among the 51 individuals (26 yellow phenotypes, 21 blue phenotypes, and 4 sauger) as inferred from NJ computed on the Jaccard's distance. Bootstraps values are indicated. Asterisks represent the individuals caught in the western part of Lake Des Jardins.----- 40
- Figure 2.3** Percentage of polymorphic loci as a function of the number of individuals per phenotype. The analysis was performed on the 35 walleye captured in lakes where both blue and yellow phenotypes were sampled.--
----- 42

Liste des abréviations

A	Allèle numéro 1
a	Allèle numéro 2
ADN	Acide désoxyribonucléique
AFLP	Amplified fragment length polymorphism
COSEPAC	Comité sur la situation des espèces en péril au Canada
COSEWIC	Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada
DNA	Deoxyribonucleic acid
dNTP	Deoxynucleotide triphosphates
ESU	Evolutionary significant Unit
FQRNT	Fonds Québécois de la recherche sur la Nature et les Technologies
GRIL	Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique
H0	Hypothèse nulle
H1	Hypothèse 1
H2	Hypothèse 2
H3	Hypothèse 3
L	Litre
Km	Kilomètre
mM	Millimolaire
MRNF	Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec
mtDNA	Mitochondrial deoxyribonucleic acid
N_E	Taille efficace de la population
ng	Nanogramme
NJ	Neighbor joining
nM	Nanomolaire
NSERC	Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada
PCR	Polymerase chain reaction
ppm	Particule par million

pmol	Picomolaire
Qc	Québec
SSCP	Single strand conformation polymorphism
<i>Taq</i>	<i>Thermus aquaticus</i>
TBE	Tris-Borate-EDTA
U	Unité
µl	Microlitre
UV	Rayon ultra violet
10X	Dix fois concentré
0.5X	0,5 fois concentré
%	Pourcentage
°C	Degré Celsius

« *Le bleu est une plongée inconsciente et interminable* »
Malcolm de Chazal

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Bernard Angers, pour tous ses conseils et son expertise qu'il a mis à ma disposition. C'est avec beaucoup d'ouverture d'esprit qu'il m'a laissé choisir mon sujet de maîtrise, me permettant ainsi d'évoluer à ma façon au sein d'une ambiance intellectuellement stimulante. Je n'oublierai jamais le souci de la précision des mots qu'il m'a inculqué, ni l'importance de la rigueur qu'un scientifique se doit de maintenir autant face à ses pairs que face au grand public. J'aimerais aussi le remercier pour les expériences qu'il m'a fait vivre et qui m'ont permis peu à peu de me débarrasser du syndrome de l'imposteur, trop souvent observé chez les nouveaux étudiants en recherche.

Je remercie aussi mon codirecteur de recherche, Pierre Magnan, pour nos rencontres et nos discussions qui m'ont permis d'avancer dans le cadre de ce projet. Je tiens aussi à le remercier pour sa confiance à mon endroit qui nous amène maintenant vers de nouveaux horizons.

Je ne pourrais passer sous silence les collègues de mon laboratoire qui m'ont soutenu, tous à leur façon, lors des épreuves qu'un projet de maîtrise peut contenir. Merci à vous tous (Frédéric Cyr, Émilie Castonguay, Daniel Cossios, Claude-Olivier Sylva-Beaudry, Philippe Girard, Rachel Massicotte, Joëlle Boizard et Mathieu Chouteau).

Ce projet n'aurait jamais vu le jour sans l'aide de collaborateurs qui ont partagé leur données ou qui ont permis la capture des dorés. Merci à Yves Paradis, Jean-Pierre Hamel, Louis Houde, Daniel Nadeau et Jocelyn Mercier du Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF) du Québec; Stéphanie Pellerin; Guillaume Bourque; Richard Monfette du magazine Sentier Chasse-Pêche; Jacques Mercier de la Station de Biologie des Laurentides de l'Université de Montréal; Magella et Linda Larochelle de la Pourvoirie Rothmans; et Marc Lucotte de l'Université du Québec à Montréal.

Ce projet à été financé grâce à la participation des Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), du conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG) du Canada et de la Faculté des Études Supérieures de l'Université de Montréal (bourse de la Banque Nationale).

Je terminerai cette liste en remerciant ma famille et mes amis qui me sont très chers. Leur support inconditionnel m'a grandement aidé et je leur en serai toujours reconnaissant.

1. Introduction

1.1 CONTEXTE SCIENTIFIQUE

L'évolution biologique se définit par les changements de fréquences alléliques et de combinaisons de loci retrouvés chez les différentes populations. Un allèle est une variante d'un locus qui correspond à une section précise du génome. La fréquence allélique fluctue selon l'influence de quatre forces évolutives fondamentales: les mutations, la dérive génique, le flux génique et la sélection naturelle. Les processus neutres incluent les trois premières forces qui permettent l'apparition de nouveaux allèles (mutations) et la variation des différentes variantes alléliques (dérive et flux génique). Ces processus sont fonction du hasard, permettant de présumer que l'histoire du vivant serait différente si on la recommençait.

L'ensemble du génome est affecté par les processus neutres. Cependant, seuls les loci associés à la transcription (les gènes) et ceux qui y sont physiquement reliés peuvent être affectés par la sélection naturelle. Cette dernière permet l'adaptation en supprimant les allèles qui désavantagent les individus face aux conditions biotiques et abiotiques de l'environnement. Cette sélection d'allèles s'effectue à partir du phénotype, l'interface entre le génotype et son environnement.

L'apparition d'un nouveau phénotype peut conduire à de nouvelles interactions entre le génotype et son environnement. Ultiment, la spécialisation

que permet un nouveau phénotype envers une nouvelle ressource peut mener à la spéciation (i.e. : formation de nouvelles espèces). L'étude de l'origine des phénotypes est donc une importante source de modèles biologiques permettant la compréhension des processus de spéciation.

Dans ce mémoire, nous décrivons les origines multiples d'un phénotype à l'aide d'une comparaison du génotype de différents individus. Avant de décrire le sujet de cette étude, les différents concepts et mécanismes évolutifs pouvant être reliés à l'apparition de ce phénotype seront expliqués.

1.1.1 ESPÈCE BIOLOGIQUE

Selon le concept biologique, une espèce biologique est un ensemble de loci en évolution, définitivement isolé des autres ensembles de loci. Cette définition est fortement inspirée de celle de Mayr (1970). Le terme « gène » a cependant été modifié pour « loci » puisqu'une espèce est beaucoup plus que l'ensemble de son ADN codant. Un gène est un type de loci, mais plus important encore, toute partie de l'ADN est un locus. Puisque les loci neutres sont aussi isolés que les gènes lors des processus de spéciation, ils seront propres à l'espèce.

Auparavant, cet ADN non codant était perçu comme de l'ADN peu intéressant au niveau évolutif. Il est de plus en plus reconnu que le paysage génomique d'une espèce influence son évolution. Par exemple, i) les régions

promotrices agissent comme des activateurs ou des répresseurs à la transcription, influençant la production des différentes protéines (Carninci *et al.* 2006), ii) les introns permettent l'épissage alternatif chez les eucaryotes, permettant la production d'un grand nombre de protéines à partir d'un nombre beaucoup plus petit de gènes (Duan *et al.* 2009) et iii) les éléments transposables se multiplient de façon indépendante dans le génome, permettant aussi de multiplier certains exons à travers le paysage génomique (Esnault *et al.* 2000). L'évolution de cet ADN non codant a donc une influence majeure sur l'évolution des différentes espèces.

Afin de mettre en évidence la pertinence de ce concept biologique de l'espèce, l'existence des espèces biologiques doit avant tout être démontrée. Imaginons un monde du vivant sans espèce. Ce monde formerait un seul groupe où tous les organismes pourraient se reproduire entre eux. Les génotypes les mieux adaptés à certains milieux apparaîtraient et disparaîtraient de façon stochastique sans qu'aucun mécanisme ne les concentre à l'intérieur de groupes distincts et spécialisés à leur environnement. La simple observation des différents mécanismes d'isolement reproducteur (pré et post-copulatoire) permet d'affirmer qu'un tel monde biologique n'est pas représentatif de la réalité. L'espèce biologique n'est donc pas une création de l'homme. Le concept nominaliste, défini par Occam, statuant que l'espèce est une abstraction créée par l'homme ne s'applique donc pas à l'espèce biologique.

L'importance évolutive que sous-entend le concept biologique de l'espèce doit aussi être expliquée. Les véhicules transportant un ensemble d'allèles sont les individus. Il n'existe pas dans la nature deux organismes sexués parfaitement identiques (même les jumeaux monozygotes comportent des mutations somatiques). Par conséquent, la seule façon de décrire collectivement un groupe d'organismes est l'utilisation des différentes méthodes statistiques. Les différentes statistiques sont des abstractions mentales calculées à partir d'entités bien réelles. Par exemple, la moyenne de la longueur des ailes d'une espèce d'oiseau est une abstraction mentale calculée à partir des différentes tailles d'ailes qui sont bien réelles. Conséquemment, les variations observables au sein d'une espèce ne sont pas des illusions créées par un phénomène universel, mais bel et bien des entités réelles, soumises aux forces évolutives. Ce raisonnement est antagoniste à la pensée typologique issue de la philosophie grecque qui considère que l'essence d'une espèce (i.e. un phénomène universel pouvant être décrit par un groupe de descripteurs statiques) est bien réelle, mais que les variations qui la composent sont illusoire. Le concept typologique de l'espèce est donc opposé à toute pensée évolutive et ne considère pas le caractère unique de chacun des organismes (Mayr, 1970). Ce concept ne s'applique donc pas à ce qui est observé chez les espèces biologiques.

Bien qu'il considère l'espèce et les variations des organismes qui la composent comme des entités réelles, le concept biologique de l'espèce a ses limites. La plus importante d'entre elles est le fait qu'il soit restreint aux

organismes sexués (Vrba, 1985). Selon ce concept, chaque organisme asexué (ne se reproduisant pas avec le reste du vivant) devrait être considéré comme une espèce. Afin de remédier à ce problème, certains ont proposé de regrouper les individus en fonction de leur degré de similarité génétique et phénotypique. Cette solution est problématique, puisqu'il n'existe aucun moyen objectif de déterminer le degré de divergence nécessaire pour nommer « espèce », un groupe d'organismes. En réponse à ce problème, Templeton (1989) a proposé d'utiliser les mécanismes de cohésion (i.e.: les mécanismes empêchant l'isolement reproducteur tel que l'absence de différenciation morphologique et l'utilisation de ressources similaires) et Ridley (1993) d'utiliser la position écologique afin de définir les espèces. Cependant, ces efforts intellectuels notables n'ont malgré tout jamais réussi à considérer toute la complexité biologique observée chez les différentes populations. Par conséquent, il n'existe toujours pas de définition de l'espèce qui est universelle à l'ensemble du vivant.

Puisqu'aucune définition incluant tous les phénomènes biologiques ne fait l'unanimité et parce que l'organisme modèle s'y porte bien (un vertébré sexué), le concept biologique de l'espèce sera utilisé à l'intérieur de ce document. Un vocabulaire commun à l'ensemble de la communauté scientifique sera donc utilisé, ce qui permettra une meilleure compréhension des autres concepts et mécanismes expliqués plus loin dans ce travail.

1.1.2 POPULATION LOCALE

Les espèces sont organisées en populations, à l'intérieur desquelles les individus ont une chance plus élevée de se reproduire entre eux qu'avec les individus de n'importe quelle autre population (Hartl et Clark 1997). Ces populations constituent des sous unités d'ensembles d'allèles, évoluant de façon plus ou moins indépendante, selon l'étanchéité de l'isolement reproducteur qui les sépare. L'isolement géographique des populations est le mécanisme d'isolement le plus important en spéciation (Mayr, 1970). Cependant, deux populations vivant au même endroit peuvent évoluer de façon indépendante à l'aide d'un isolement reproducteur qui n'a pas été initié par un isolement géographique. Les mécanismes d'isolement reproducteur observés entre les populations peuvent s'éteindre et permettre un retour à l'homogénéisation des deux ensembles d'allèles. Ultiment, un isolement reproducteur entre deux ou plusieurs populations mène à la spéciation. Les populations sont donc les unités évolutives permettant d'étudier les différents stades de la spéciation.

1.1.3 FLUX GÉNIQUE

Le flux génique est la proportion d'allèles se transmettant au sein d'une population, mais provenant d'autres populations. Les allèles migrants peuvent être nouveaux ou déjà présents au sein de la population. S'ils sont nouveaux, ils auront un effet similaire aux mutations (voir section 1.1.4). C'est-à-dire qu'ils

apparaîtront au hasard au sein de la population. Si l'allèle existe déjà, son arrivée modifiera les fréquences alléliques du locus et le flux génique produira un effet stochastique similaire à la dérive génique (voir section 1.1.5).

Contrairement aux autres forces évolutives (excepté le cas de la sélection stabilisante, voir section 1.1.7.2), le flux génique ralentit la divergence des populations (Hartl et Clark, 1997). Le transfert d'allèles homogénéise donc les populations et la spéciation en cours est ralentit ou neutralisée. Une absence de flux génique témoigne de la présence d'un isolement reproducteur entre les deux populations, indiquant ainsi que les populations divergent entre elles.

1.1.4 MUTATION

Les mutations sont les changements de la séquence nucléique qui apparaissent au hasard, suite aux erreurs de copie du matériel génétique lors de la division cellulaire (les mutations peuvent aussi être issues de contact avec des sources mutagènes telles que les UV). Elles sont les seules véritables productrices de variabilité allélique. Chez les animaux pluricellulaires, seules les mutations qui surviennent à l'intérieur des lignées germinales sont hérissables. L'apparition de mutations hérissables permet la divergence des populations en créant de nouveaux allèles.

La plupart des mutations n'ont aucun effet direct sur le phénotype des organismes. Par exemple, dû à la dégénérescence du code génétique, les mutations survenant au niveau d'un gène codant peuvent modifier ou non la séquence d'acides aminés de la protéine, selon leur position au niveau d'un codon. Les mutations survenant dans des régions non codantes (par exemple, dans les sites promoteurs ou d'épissage) peuvent aussi influencer le phénotype

1.1.5 DÉRIVE GÉNIQUE

La dérive génique se définit par la fluctuation des fréquences alléliques, causée par le hasard de la reproduction. Ces fluctuations sont causées par les erreurs d'échantillonnage produites entre chaque génération. Puisque la taille des populations n'est pas infinie (en terme de nombre d'individus la composant), la probabilité qu'un allèle neutre se retrouve à la génération suivante est proportionnelle à sa fréquence dans la population. Un allèle rare a donc moins de chance de se transmettre qu'un allèle abondant. Les fluctuations causées par le hasard mènent à la disparition d'allèles et ultimement à la fixation du locus par un seul d'entre eux. La dérive génique est donc une force aléatoire qui diminue irrémédiablement la diversité allélique à l'intérieur d'une population.

L'intensité de la dérive génique dépend de la taille efficace (N_E) de la population. La taille efficace est un paramètre théorique défini comme la taille d'une population idéale conduisant à la dérive observée. Ce paramètre est

influencé par le sexe ratio, le nombre de reproducteurs, la taille historique et la variance du succès reproducteur. La probabilité de fixation d'un nouvel allèle d'un locus neutre est de $1/2N_E$. Selon cette équation, les populations avec de plus petites tailles efficaces perdent plus rapidement leur diversité allélique.

En diminuant la diversité allélique à l'intérieur d'une population, la dérive génique augmente la diversité allélique entre les populations. Les fluctuations alléliques qu'elle cause sont issues du hasard, affectant de façon indépendante chacune des populations. Imaginons différentes populations complètement isolées les unes des autres et possédant toutes un locus neutre composé d'un même nombre d'allèles aux fréquences alléliques équivalentes. Les chances que toutes ces populations fixent le même allèle sont de $1/\text{nombre allèles}^{\text{nombre de populations}}$. Par exemple, 3 populations composées de 3 allèles ont moins de 4% de chance de fixer le même allèle pour un locus donné. Puisqu'il existe plusieurs populations par espèce, plusieurs loci par génome et plusieurs allèles par locus, les chances de retrouver deux populations identiques sont pratiquement nulles. L'ensemble de la biodiversité serait donc principalement expliqué par cette force évolutive (Kimura, 1983; Lynch 2006). Elle déterminerait préalablement la variation génétique sur laquelle la sélection naturelle aurait par la suite un effet « organisateur » (Mayr, 1970).

1.1.6 NICHE ÉCOLOGIQUE

Hutchinson (1957) décrit la niche écologique comme une enveloppe où chaque dimension de l'espace est une ressource (alimentaire, abris...) de l'environnement. Ces ressources sont limitées dans l'espace et dans le temps. Elles sont des conditions qui délimitent la position occupée par une espèce dans son environnement. Deux groupes évolutifs observés en sympatrie ne peuvent théoriquement pas occuper la même niche écologique. La compétition pour les mêmes ressources obligerait les moins adaptés à opter pour une solution alternative (telle que l'adaptation à une nouvelle ressource) ou bien à disparaître du territoire occupé par l'espèce la plus adaptée. Si la dérive génique est une force majeure expliquant la biodiversité, la sélection naturelle est la force évolutive permettant la spécialisation des populations à une niche écologique.

1.1.7 TYPES DE SÉLECTION NATURELLE

La sélection naturelle modifie l'abondance des caractères héréditaires qui offrent des avantages différents en fonction de l'environnement. Les caractères les moins avantageux à l'intérieur d'une population pour un environnement donné auront plus de chance d'être réduits en abondance, ce qui augmentera la fréquence des caractères les plus avantageux à la génération suivante. Bien que l'unité de sélection soit le génotype de l'organisme, la cible de la sélection est son phénotype (Mayr, 1970). Le phénotype est l'interface qui permet à l'organisme

d'avoir un contact avec son environnement. C'est donc le phénotype qui est contraint à la sélection et les effets de cette force se répercutent ensuite sur le génotype. Dans certains cas précis (caractère monolocus), la cible et l'unité de sélection sont directement reliées. Un tel cas de figure sera utilisé afin de simplifier les effets de la sélection sur le génotype. Un locus à deux allèles (A et a) d'une population composée d'organismes diploïdes nous servira de modèle. Les différents génotypes possibles (AA, Aa et aa) seront comparés en fonction de leur valeur adaptative (i.e.: le nombre d'organismes générés et devenus sexuellement fertiles). Plus la valeur adaptative d'un caractère est grande, moins il y aura de chance qu'il disparaisse par sélection au sein d'une population.

1.1.7.1 Sélection directionnelle

Ce type de sélection favorise un caractère au détriment des autres. Un des homozygotes sera donc favorisé par rapport à l'hétérozygote et à l'autre homozygote (i.e. : $aa \leq Aa < AA$). Un cas typique de sélection directionnelle est la résistance des insectes face aux insecticides (Rathor et Wood, 1985). Les organismes possédant le ou les traits adaptés à ces conditions inhospitalières seront les seuls à se reproduire, multipliant ainsi la présence de ce ou ces traits de résistance aux insecticides à la génération suivante. Une population adaptée à cet environnement hostile sera donc obtenue à partir de quelques mutants déjà résistants à l'insecticide. La sélection directionnelle peut être antagoniste chez des

populations habitant des environnements différents, favorisant ainsi la divergence et ultimement la spéciation entre ces populations.

1.1.7.2 Sélection stabilisante

La sélection stabilisante élimine les formes homozygotes d'un locus. L'hétérozygote est par conséquent favorisé (i.e. : $aa < Aa > AA$). Un cas reconnu est l'anémie falciforme (drépanocytose) chez l'humain. L'anémie falciforme est la mutation d'un gène de la globine qui cause une déformation des globules rouges (Neel, 1949). Un individu portant deux allèles mutés produira seulement des globules rouges déformés, ce qui causera sa mort prématurée. La moitié des globules rouges d'un hétérozygote seront cependant normaux. Le porteur survivra, mais subira des anémies chroniques et des crises périodiques de douleur. Un homozygote portant deux allèles sauvages (i.e.: non mutés) ne sera pas atteint par aucun des problèmes reliés à la forme de ses globules rouges. Sous ces seules pressions, il y a une forte sélection directionnelle en faveur des homozygotes sauvages. Cependant, dans les zones de paludisme (maladie mortelle provoquée par l'infection des globules rouges par un plasmodium), les hétérozygotes sont avantagés. Les globules rouges déformés ralentiraient la circulation sanguine, ce qui protégerait face aux affections neurologiques causées par le paludisme.

La sélection stabilisante est une force homogénéisante car elle contribue à conserver la diversité allélique au sein d'une population. Elle peut aussi favoriser

les processus d'hybridation menant à la fusion des groupes lors d'un contact entre les populations en voie de spéciation. Lorsque deux populations spécialisées à des environnements contrastant colonisent simultanément un environnement intermédiaire, l'hybride a de bonnes chances d'être mieux adapté, ce qui favorisera la fusion des deux groupes parentaux.

1.1.7.3 Infériorité des hétérozygotes

Pour un locus donné, ce type de sélection favorise l'homogénéisation des allèles à l'intérieur des différents individus. Elle est donc caractérisée par la faiblesse des hétérozygotes (i.e. : $aa > Aa < AA$). Les populations subissant une telle sélection tendront vers l'une et/ou l'autre des formes homozygotes en fonction de leur valeur adaptative respective et de la dérive génique.

Un mécanisme similaire peut aussi se produire sur plusieurs loci afin d'obtenir une combinaison de caractères permettant d'augmenter la valeur adaptative de l'individu. Les individus possédant un phénotype intermédiaire seront désavantagés par rapport à l'une ou l'autre de ces stratégies évolutives. La sélection divergente peut donc permettre la divergence des populations habitant le même type d'environnement. Encore plus intéressant, elle peut diviser une population en deux groupes distincts si un isolement reproducteur (par homogamie par exemple) se produit en sympatrie entre les deux caractères différents.

1.1.8 TYPES DE SPÉCIATION

La spéciation est la formation de deux ou plusieurs nouvelles espèces à partir d'une seule. Ces espèces sont issues de populations qui ont divergé les unes par rapport aux autres. Le processus de spéciation est complété lorsque l'isolement reproducteur entre les populations est définitif. Différents types de spéciation ont été définis en fonction des circonstances initiales dans lesquelles s'est initiée la divergence. Les deux premiers types de spéciation sont issus d'un isolement géographique (Mayr, 1970), tandis que le troisième peut être causé par un isolement écologique ou encore par l'établissement instantané d'un isolement reproducteur.

1.1.8.1 La spéciation allopatrique

La spéciation allopatrique se produit lorsqu'une population est séparée géographiquement en deux populations de taille équivalente par une barrière. Chacune des nouvelles populations débute sa propre histoire évolutive. Ces histoires évolutives divergeront tant et aussi longtemps que la barrière les maintiendra géographiquement isolées. Les deux populations accumuleront des différences génétiques et phénotypiques avec le temps. Ces différences sont issues de processus neutres et de processus adaptatifs. Arrivées à un certain stade, les différences deviendront si importantes que la barrière n'aura plus besoin d'exister pour maintenir l'isolement reproducteur, marquant ainsi, la fin de la

spéciation. La vallée du Rift qui serait responsable de la séparation des hominidés du reste des primates est un des nombreux exemples de spéciation allopatrique. La dérive des continents a aussi permis des barrières géographiques menant à de multiples spéciations.

1.1.8.2 La spéciation péripatrique

Ce type de spéciation est semblable à la spéciation allopatrique, puisqu'une barrière géographique sépare la population en deux. Cependant, la taille (en nombre d'individus) d'une des deux populations est largement plus petite que l'autre. Ce détail, en apparence anodin, a des conséquences majeures sur l'évolution des populations. Rappelons que tous les loci sont affectés par les processus neutres et que les fluctuations causées par le hasard affectent davantage les petites populations. Tous les loci auront donc un taux de fixation plus élevé chez les petites populations. Bien que les allèles avantageux aient plus de chance d'être supprimés par hasard à l'intérieur d'une petite population, certains d'entre eux risquent aussi d'être conservés et se fixeront beaucoup plus rapidement. L'importance de la sélection dépendra de la taille de la population. Plus une population est petite, plus la dérive génique est intense et moins la sélection naturelle aura un effet substantiel sur la divergence des populations. Les plus petites populations se distinguent donc davantage par des variations de fréquences alléliques dues au hasard que par leur perte d'allèles due à une adaptation. Cette acquisition accélérée de différences génétiques et phénotypiques permet aux deux

populations péripatriques d'atteindre plus rapidement un isolement reproducteur définitif que ce qui serait observé lors d'une spéciation allopatrique. Plusieurs cas de spéciation péripatrique sont observés dans les archipels (Mayr, 1970).

1.1.8.3 La spéciation sympatrique

Ce type de spéciation se produit lorsqu'une population se divise en deux groupes évolutivement distincts, sans préalablement avoir recours à un isolement géographique. Par exemple, la production d'un tétraploïde auto fécond ou de tétraploïdes féconds peut produire un isolement reproducteur instantané. Il est aussi possible que la spéciation sympatrique ne soit pas causée par une modification chromosomique. Une telle situation a forcément recours à la sélection naturelle afin de permettre l'établissement de l'isolement reproducteur entre les deux nouvelles populations. La proximité entre l'habitat et le site de reproduction et une préférence pour les partenaires sexuels les plus ressemblants sont les deux tendances majeures observées lors de ces cas de spéciation sympatrique (Coyne et Orr, 2004).

1.1.9 CONVERGENCE ÉVOLUTIVE

La convergence en évolution est la présence, chez deux espèces différentes, de caractères similaires issus d'une adaptation au même type d'environnement, mais n'étant pas hérités d'un ancêtre commun. Ces caractères

similaires proviendraient d'une même réponse évolutive, obtenue de façon indépendante, par deux espèces plus ou moins soumises au même problème adaptatif. Le loup de Tasmanie (*Thylacinus cynocephalus*) était un marsupial très ressemblant au loup commun (*Canis lupus*), un euthérien. Les ailes des oiseaux et des chauves-souris ont été acquises de façon indépendante. Le colibri à gorge rubis (*Archilochus colubris*) et les papillons de la famille des sphingidés ont développé un bec long et un vol stationnaire adaptés pour puiser le nectar de certaines fleurs. Ces espèces distantes au niveau phylogénétique se sont spécialisées indépendamment à des niches écologiques similaires, ou du moins à une même ressource disponible. Ces observations démontrent qu'il est possible que des unités évolutives distinctes développent des adaptations similaires malgré un bagage génétique différent.

1.1.10 ÉVOLUTION PARALLÈLE

L'évolution parallèle est une forme de convergence qui s'est produite à plusieurs reprises, à l'intérieur d'un même type d'écosystème et à partir d'une même structure (homoplasie) chez des organismes de lignée évolutive relativement proches l'une de l'autre (Futuyma, 1986). L'évolution parallèle est liée à des mécanismes adaptatifs puisque la répétition de changements évolutifs corrélés à l'environnement n'est généralement pas causée par le hasard (Endler, 1986). On peut retrouver des modèles d'évolution parallèle chez des populations vivant en allopatrie et en sympatrie. Les modèles de populations en sympatrie

peuvent par contre être issus de mécanismes différents. L'évolution parallèle engendre une répétition du même phénomène de divergence de populations permettant ainsi d'étudier les mécanismes adaptatifs à la base de la spéciation. La colonisation des lacs d'origine glaciaire en Amérique du Nord serait une cause importante d'évolution parallèle chez les poissons d'eau douce (Skúlason et Smith, 1995).

1.1.10.1 Observée chez des populations allopatriques

Ce type d'évolution parallèle se produit lorsque toutes les populations situées dans un environnement alternatif développent un même phénotype alternatif. L'apparition de ce phénotype est associée à la colonisation d'une nouvelle niche écologique en allopatrie. Le cas des gammares de cavernes (*Gammarus minus*) illustre bien cette situation. Les populations vivant dans les rivières souterraines ont développé de longues antennes, une absence de pigmentation et une perte de vision, contrairement au phénotype commun présent dans les rivières extérieures (Kane *et al.*, 1992). Des populations de gammares n'étant pas connectées au même réseau hydrographique démontrent le même patron de divergence phénotypique corrélé à l'environnement des populations. La barrière séparant les deux populations peut être d'ordre géographique ou écologique. Même si la migration peut être possible entre les deux populations, le flux génique doit par contre rester faible. Le faible taux de survie des migrants à un environnement hostile et/ou l'infériorité des hybrides permettrait de diminuer

l'importance du flux génique et favoriserait la divergence entre les deux populations qui ne seraient pas isolés géographiquement.

1.1.10.2 Sympatrique et issue d'invasions multiples

Ce second type d'évolution parallèle se produit lorsque deux populations isolées l'une de l'autre entrent de nouveau en contact. Ce contact produit un phénotype alternatif chez au moins une des deux populations, permettant ainsi de coloniser une nouvelle niche écologique et d'éviter la compétition intraspécifique. Cet événement doit se reproduire indépendamment et à différents endroits pour qu'il y ait évolution parallèle. Il a été démontré que les populations sympatriques du grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) provenaient de deux refuges glaciaires différents (Bernatchez et Dodson, 1990) et que celles de l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) seraient issues de deux incursions temporelles différentes, depuis l'océan vers le continent (McPhail, 1984). Ces populations ont possiblement acquis une certaine forme de mécanisme d'isolement avant d'entrer de nouveau en contact. L'isolement reproducteur chez les animaux peut être issu d'une différence de sites ou de temps de reproduction. L'apparition d'un phénotype alternatif est souvent reliée à la deuxième population arrivée sur les lieux. L'avantage compétitif que peut procurer un nombre d'individus plus élevé chez la population déjà en place expliquerait cette observation (Hubbell, 2001). Le phénotype alternatif associé à la colonisation d'une nouvelle niche écologique serait donc le résultat de mécanismes adaptatifs

permettant le maintien de deux populations génétiquement distinctes en sympatrie.

1.1.10.3 Sympatrique et issue d'une colonisation unique

Ce type d'évolution parallèle n'est pas relié à un isolement reproducteur préalablement formé en allopatrie. La divergence des populations doit se produire sur place, à différents endroits, de façon indépendante et suite à l'apparition d'un phénotype alternatif qui sera corrélé à une nouvelle niche écologique disponible. Contrairement au cas précédent, les mécanismes adaptatifs n'empêchent pas la fusion entre deux populations déjà partiellement différenciées, mais permettent l'apparition de deux populations à partir d'une seule. Le corégone européen (*Coregonus lavaretus*) démontre un tel patron de différenciation à l'intérieur des lacs Norvégiens (Østbye *et al.*, 2006). Un modèle similaire pourrait être observable à l'intérieur du Bouclier Laurentien où certaines populations de doré jaune (*Sander vitreus*) présentent un phénotype alternatif (bleu) selon un patron typique d'évolution parallèle.

1.2 SUJET DE L'ÉTUDE

1.2.1 HISTORIQUE DES DORÉS AU PHÉNOTYPE BLEU

Découverts dans les lacs Érié et Ontario, les dorés au phénotype bleu sont considérés comme une sous-espèce du doré jaune (Scott et Crossman, 1973; Trautman, 1981). Cependant, Hubbs (1926) considérait les dorés de couleur bleue de ces lacs comme une espèce à part entière (doré bleu – *S. vitreus glaucum*). Cette divergence d'opinion, basée sur des observations morphologiques et comportementales, n'a jamais été résolue puisque ces populations se sont effondrées vers 1959. La surexploitation par la pêche commerciale (Campbell, 1987), l'introduction d'éperlans arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) (Regier *et al.*, 1969) et l'eutrophisation du lac Érié (Campbell, 1987) sont les trois principales causes de sa disparition. Les derniers spécimens ont été capturés en 1965 (Anonyme, 1983) et on le considère disparu depuis 1985 (Campbell, 1987; COSEPAC, 2003). Cependant, la présence de dorés au phénotype bleu a de nouveau été signalée dans les lacs du Bouclier Laurentien (Paradis, 2004; Paradis et Magnan, 2005). Suite à cette information, le débat concernant le statut taxonomique du phénotype bleu a été réanimé.

1.2.2 CONSERVATION DES DORÉS AU PHÉNOTYPE BLEU

La curiosité que suscite un poisson d'une couleur peu commune dans les eaux tempérées du Québec a contribué à la popularité des dorés de couleur bleue auprès des pêcheurs sportifs. De plus, avant même de connaître les informations fondamentales à la gestion de cette « nouvelle » ressource, les pourvoyeurs sont de plus en plus nombreux à utiliser ces dorés de couleur bleue comme un outil de promotion. Puisque l'augmentation drastique de la pêche sportive des années 1980 a contribué au déclin de plusieurs populations de dorés jaunes (Ellison et Franzin, 1992), il devient alors critique de déterminer la position évolutive des dorés possédant le phénotype bleu à l'intérieur des lacs du Bouclier Laurentien. Cette information est nécessaire à l'établissement d'une stratégie de gestion appropriée afin de conserver une forme alternative d'un des poissons d'eau douce avec l'une des plus grandes importances économiques en Amérique du Nord (Billington *et al.*, 1992).

1.2.3 HYPOTHÈSES SUR L'ORIGINE DU PHÉNOTYPE BLEU

L'origine d'un phénotype peut être la conséquence de différents phénomènes. Nous pouvons expliquer l'apparition du phénotype bleu par quatre hypothèses différentes (voir figure 1).

H0- Telle que la couleur bleue des yeux chez l'humain, la coloration bleue serait un polymorphisme et n'impliquerait aucune structure populationnelle. Un doré au phénotype bleu pourrait donc être aussi près génétiquement d'un doré au phénotype jaune que d'un autre doré au phénotype bleu.

H1- Les dorés au phénotype bleu proviendraient d'un isolement reproducteur survenu avant la colonisation post-glaciaire des lacs du Bouclier Laurentien. Toutes les populations de phénotype bleu seraient donc plus près génétiquement les unes des autres de celles au phénotype jaune. Dans ce cas, on parlerait de sous espèces ou d'espèces différentes.

H2- Les dorés au phénotype bleu proviendraient d'une évolution parallèle issue de contacts indépendants entre deux populations provenant de refuges glaciaires différents (i.e. : évolution parallèle reliée à une invasion multiple). Une population de phénotypes bleus et une population de phénotypes jaunes habitant un même lac ne seraient donc pas reliées par un ancêtre commun immédiat. Ces populations seraient plutôt reliées aux autres populations provenant du même refuge glaciaire. L'apparition du phénotype bleu ne serait pas corrélée aux différents refuges glaciaires, mais plutôt à l'ordre d'arrivée des populations à l'intérieur des lacs.

H3- Les dorés au phénotype bleu proviendraient d'une évolution parallèle issue de populations où la divergence génétique s'est entièrement produite sur

place, suite à la colonisation post-glaciaire (i.e.: évolution parallèle reliée à une colonisation unique). Une population de phénotypes bleus proviendrait de la population de phénotypes jaunes habitant le même lac. Il y aurait donc présence d'un ancêtre commun immédiat pour tous les dorés (hormis les dorés noirs) d'un même lac.

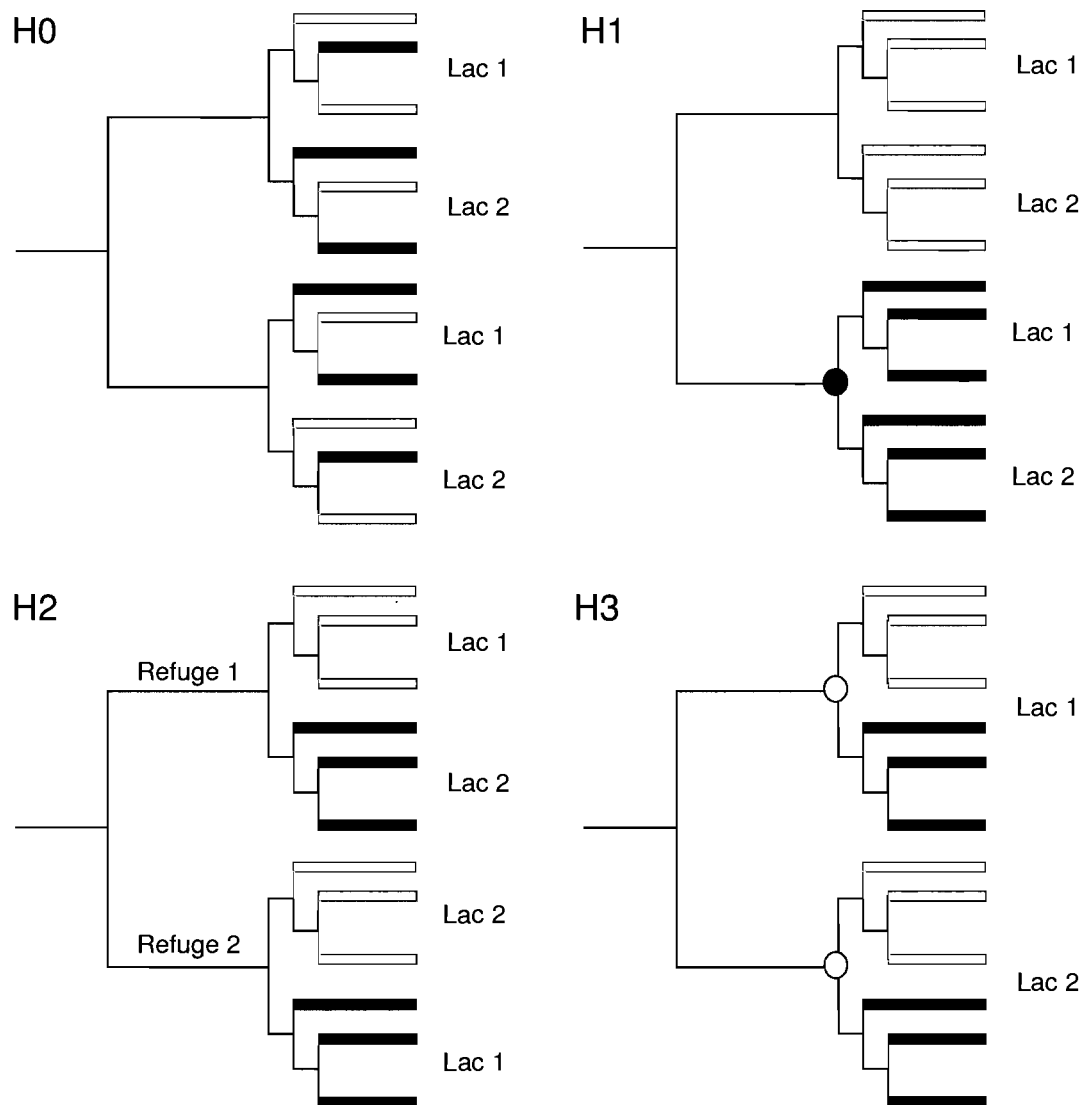


Figure 1.1 : Hypothèses concernant les différentes origines possibles du phénotype bleu. Les dorés au phénotype bleu sont représentés par les lignes bleues, ceux au phénotype jaune par des lignes jaunes et les points représentent un ancêtre commun

1.2.4 LES ORIGINES DU PHÉNOTYPE BLEU

1.2.4.1 Observation prédisant un isolement reproducteur

Il est peu fréquent d'observer deux groupes différenciés par plusieurs caractères morphologiques au sein d'une seule population panmictique (exceptés les caractères différenciant les mâles et les femelles). Puisque les dorés au phénotype bleu se distinguent par leur sécrétion de sandercyanine à la surface de leur épiderme (Yu *et al.*, 2008), par leur croissance plus lente et aussi par leur espace interorbital plus étroit (Hubbs et Lagler, 1964; Paradis et Magnan, 2005), l'hypothèse du polymorphisme est moins vraisemblable. De plus, il a été démontré que les dorés au phénotype bleu préfèrent une eau plus profonde et plus froide que ceux au phénotype jaune (Parsons, 1967). Il semblerait que cette préférence soit conservée lors des périodes de reproduction (Stone, 1948). Une telle observation permet d'envisager que les dorés au phénotype bleu constitueraient probablement un groupe évolutif distinct de ceux au phénotype jaune.

1.2.4.2 Observation prédisant une évolution parallèle

La dispersion de deux groupes évolutivement distincts devrait se traduire par deux distributions géographiques différentes. La présence du phénotype bleu est cependant toujours associée à celle du phénotype jaune (communications avec

la MRNF-Abitibi). Il est donc peu probable qu'une séparation survenue avant la colonisation post-glaciaire soit à l'origine de l'apparition du phénotype bleu. Nous serions plutôt devant un cas d'évolution parallèle, où l'apparition de la coloration bleue s'est produite à différents endroits après la colonisation postglaciaire.

1.2.4.3 Observation prédisant une colonisation unique

Afin qu'il puisse y avoir une évolution parallèle avec une invasion multiple, il doit y avoir deux populations préalablement isolées géographiquement qui entrent de nouveau en contact. Une étude génétique indique que les dorés jaunes (l'espèce) du Bouclier Laurentien proviendraient d'un seul refuge glaciaire (Billington *et al.*, 1992). Puisque la colonisation s'est produite suite au retrait des glaces, il y a environ 12 000 ans et qu'aucune raison ne permet de croire à une seconde colonisation produite ultérieurement, l'évolution parallèle issue d'une invasion multiple de refuges différents ne semble pas être à l'origine du phénotype bleu.

1.2.5 OBJECTIF DE L'ÉTUDE

L'objectif de cette étude est de déterminer si les populations au phénotype bleu sont apparues à partir d'une évolution parallèle issue d'une colonisation unique. La comparaison de génotypes d'individus au phénotype jaune et

d'individus au phénotype bleu provenant de 6 lacs du Bouclier Laurentien servira à démontrer l'objectif en trois étapes. Il sera démontré (i) qu'il y a un isolement reproducteur entre les dorés au phénotype bleu et ceux au phénotype jaune d'un même lac, (ii) que les populations au phénotype bleu ont émergé suite à la colonisation post-glaciaire et (iii) que les lacs échantillonnés ont été colonisés une seule fois par les dorés jaunes (l'espèce).

2. Article: Parallel origins of the blue phenotype in walleye

ABSTRACT

The situation of the blue phenotype in the walleye remains ambiguous, varying between a polymorphism or a subspecies. Previous studies revealed no mitochondrial variability and failed to assign individuals from different lakes to a given phenotype, suggesting a parallel appearance of the blue phenotype. A genomic analysis was performed on blue and yellow phenotypes from several Laurentian Shield lakes to assess this hypothesis. Results indicate that, whatever their phenotype, individuals from a given lake were more genetically similar than those from other lakes. However, blue and yellow phenotypes represent distinct evolutionary lineages within each lake. These results confirm the colonization of each lake by walleye and the polyphyletic origin of the blue phenotype. This clarifies the taxonomic position of the walleye complex and partially explains the morphological variability among blue phenotype populations. The parallel evolution of the blue phenotype in represents an excellent model to study the mechanisms underlying divergent selection and reproductive isolation.

KEY WORDS

Blue walleye, phenotypic divergence, speciation, AFLP, parallel evolution.

INTRODUCTION

Phenotypic change in closely related lineages frequently follows a common pathway in response to similar environmental pressures (Endler, 1986), resulting in the evolution of similar but independently derived ecotypes (i.e.: distinct populations adapted to an alternative environment). This is a common feature in fishes from north temperate lakes (Taylor, 1999; Skúlason and Smith, 1995). This process, termed parallel evolution (Futuyma, 1986), provides a system of replicates that can be statistically assessed to study the adaptive mechanisms involved in speciation (Schluter, 2000).

According to the “trigger” of this process, parallel evolution can be separated into two different models: the “multiple invasions” and the “unique colonization” models. The multiple invasions model occurs when two or more genetically distinct populations come into contact with each other at multiple locations. The phenotype of one or both populations may then change similarly but independently in each location. Such a process, which has been reported in numerous species complex (Bernatchez and Dodson, 1990; McPhail, 1984), provides invaluable information about the mechanism underlying reinforcement between sympatric populations (Coyne and Orr, 2004).

In the unique colonization model, the appearance of the alternative phenotype occurred when a part of the ancestral population diverged from a

distinct population. This process may occur at different locations and provide similar phenotypes if an environmental configuration lead to reproductive isolation between the phenotypes (e.g., Østbye *et al.*, 2006). Because divergence occurred strictly in sympatry, such a scenario is an ideal opportunity for studying mechanisms underlying divergent selection and reproductive isolation.

The blue phenotype of the walleye, *Sander vitreus* (formerly *Stizostedion vitreum*), seems to be a typical case of parallel evolution. First described in Lake Erie and Lake Ontario (Hubbs, 1926), it was extensively exploited until its extinction in 1965 (COSEWIC, 2003). It is distinguishable from the common walleye by its colour, size, growth rate, morphology, and behavioural characteristics such as a preference for deeper and cooler water (Stone, 1948; Trautman, 1981; Campbell, 1987; Paradis and Magnan, 2005).

Different studies based on behavioural and morphological traits have investigated the taxonomic position of the blue phenotype. Hubbs (1926) first referred to the blue phenotype from the Great Lakes (commonly named blue walleyes or blue pike) as a distinct species (*Sander glaucus*), but their position was retrograded to subspecies (*Sander vitreus glaucus*) after individuals considered intermediate between the two groups were observed (Scott and Crossman, 1973). Stone (1948) concluded that the blue and yellow phenotypes from lakes Erie and Ontario were distinct species with different subspecies in each of these lakes. Recently, a genetic study based on one nuclear and two

mtDNA genes could not cluster all the blue phenotypes of the Great Lakes into a single evolutionary unit (Morrison and King, unpublished data). They suggested that the blue phenotype may represent a morphotype (i.e.: distinct population with a different form), distinguishable at the population level. Moreover, the blue phenotypes outside the Great Lakes were not assigned subspecies status because they lack “typical” blue walleye traits (Hubbs and Lagler, 1964; Campbell, 1987), although no direct evidence supports this conclusion (Scott and Crossman, 1973). Populations with blue phenotypes have recently been described in Laurentian Shield lakes (Paradis, 2004). Some “typical” blue walleye traits, such as different head morphology and slower growth, were observed in the blue individuals of these populations (Paradis and Magnan, 2005).

Several pieces of evidence suggest sympatric parallel evolution from a unique colonization event in the blue walleye. i) Many morphological and behavioural characteristics are correlated with the blue phenotype (Stone, 1948; Paradis and Magnan, 2005), although there is large variability among populations. For instance, reclassification based on morphological characters allowed more efficient discrimination of both phenotypes for a given lake than when several populations of Laurentian Shield lakes were considered (Yves Paradis, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune [MRNF] du Québec, personal communication). ii) The geographic distribution of the blue phenotype is discontinuous and included into the one of the yellow phenotype. Furthermore, the blue phenotype is only found in sympatry with the yellow phenotype (Jean-

Pierre Hamel, Louis Houde, Daniel Nadeau and Jocelyn Mercier, MRNF, personal communications). Together, these observations may reflect the local and independent origin of the blue phenotype. iii) Based on mitochondrial DNA, the postglacial dispersal of walleye in the Laurentian Shield may originate from a single refuge (Billington *et al.*, 1992). The presence of a single lineage allows one to rule out the hypothesis of contact between divergent populations.

The objective of this study was to determine the origin(s) of the blue phenotype occurring in Laurentian Shield lakes using a genomic approach. To test our prediction of sympatric parallel evolution of the blue phenotype from a unique colonization event, our specific hypotheses were: (i) within a given lake, blue and yellow phenotypes represent distinct lineages, (ii) the blue phenotype appeared independently from the yellow phenotype across lakes and (iii) walleye originate from the same founder group.

MATERIALS AND METHODS

Sampling

A total of 51 walleye from five lakes located in the Laurentian Shield (Figure 2.1) were sampled; 26 and 21 specimens were unambiguously assigned to the yellow or the blue phenotype, respectively, according to the colour of their epidermis. The remaining 4 individuals belong to saugers (*Sander canadenses*)

and served as an outgroup. For a given lake, the number of individuals varied from two to 14 (Table 2.1).

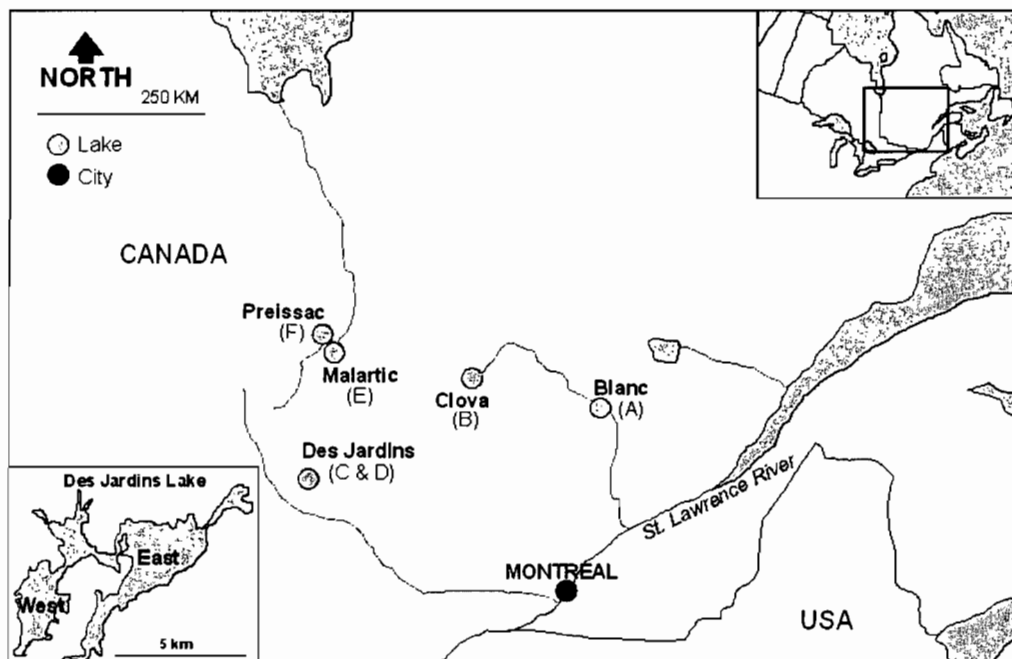


Figure 2.1: Location of populations sampled for the present study (Québec, Canada).

Table 2.1: Distribution of sampled individuals from the six study lakes.

Code	Lake name	Walleye		Sauger	Total	Geographic coordinates
		yellow	blue			
A	Blanc	5	4	0	9	47°44'50"N-73°12'01"W
B	Clova	0*	2	0	2	48°07'07"N-75°31'19"W
C	Des Jardins W.	6	8	0	14	46°37'37"N-78°19'27"W
D	Des Jardins E.	5	7	0	12	46°38'45"N-78°15'43"W
E	Malartic	5	0	4	9	48°15'26"N-78°07'51"W
F	Preissac	5	0	0	5	48°22'11"N-78°19'38"W
Total		26	21	4	51	-

* Walleyes with yellow phenotype were also present in this lake.

Genetic analysis

DNA was extracted with standard phenol–chloroform procedures (Sambrook *et al.*, 1989). Genetic variability at the scale of the genome was surveyed using the AFLP procedure according to Vos *et al.* (1995). DNA fingerprints were performed with eight selective combinations (Table 2.2). The presence of loci was assessed with a denaturing polyacrylamide gel stained with

silver nitrate (Bassam *et al.*, 1991). An mtDNA analysis on the control region was done using the CR-3-F (CATAATTNKATMTCAAGTGCATAA) and Tphe-R (GTGTTATGCTTTAGTTAAGC) primers. PCR reactions were conducted from a template of 12.5 μl (1.25 μl of 10X *Taq* buffer (Feldan-Bio Inc., St-Laurent, Québec); 2.5 $\text{nM} \cdot \text{L}^{-1}$ of each dNTP; 10 pmol of each primer; 0.2 Unit of *Taq* polymerase and 100 ng of DNA) with 45 cycles of 3 steps (15 sec. at 92°C, 15 sec. at 48°C, and 15 sec. at 68°C). The segment variability was screened using the SSCP method (Sheffield *et al.*, 1993). PCR products were separated on 6% non-denaturing acrylamide gels (37:5:1 ratio acrylamide-bisacrylamide) for 12 hours at 20 watts at 4°C in 0.5 X TBE.

Table 2.2: Distribution of the number of loci obtained from the eight combinations of selective primers used with the AFLP method. The number of variable loci is in parentheses.

MseI	EcoRI	Total	Sauger	Walleye	Yellow	Blue
CAA	AGC	51	34	43	43	43
CAC	ACC	22	18	18	18	17
CAC	AGC	49	37	45	45	44
CAC	AGG	31	23	25	25	24
CTG	ACC	26	17	22	22	21
CTG	ACG	27	16	26	26	26
CTG	AGC	40	28	33	33	31
CTG	AGG	29	24	25	24	25
Total		275 (209)	197 (30)	237 (149)	236 (145)	231 (117)

Statistical analysis

To determine whether the phenotypic groups are genetically distinct, phylogenetic relationships among individuals were inferred. A Jaccard distance matrix (Jaccard, 1900) was computed from the presence-absence of loci for the 51 individuals. Relationships were inferred with the neighbor-joining (NJ) method (Saitou and Nei, 1987) using the POPULATIONS 1.2.30 software

(Langella, 1999). Bootstraps with 1000 replicates on loci were performed with the PHYLIP 3.6 software (Felsenstein, 1989).

Reassignment tests were performed to validate the result of the phylogenetic tree. The groups were defined according to the lake, the two phenotypes and the monophyletic groups in the phylogenetic tree. The AFLPOP 1.1 software (Duchesne and Bernatchez, 2002) was used to compute the maximum likelihood of each individual for each group. The allele frequency was estimated assuming Hardy-Weinberg equilibrium. Because AFLP produce dominant markers, the “zero” and the “1” frequency values were set to a correction value of 0.01 and 0.99900001 respectively.

To compare the genetic diversity between phenotypes, the proportion of polymorphic loci as a function of the number of individuals was estimated. This allows one to take into account the different sample sizes of the two phenotypes. For a given number of individuals and for each phenotype, the number of polymorphic loci was averaged across 1000 permutations on individuals of the same phenotype. The R 2.4.1 software was used to compute the permutation.

RESULTS

A total of 275 loci were screened among the 51 individuals (Table 2.2). Of these loci, 237 were present in walleye, with the rest being specific to the sauger. Walleye have 24 pairs of chromosomes (Gold *et al.*, 1980), providing a coverage

of approximately 10 loci per chromosome; 149 (63%) of the 237 loci are variable in the walleye (Table 2.2).

Similar numbers of loci were detected in the yellow (236) and the blue (231) phenotypes. Within yellow and blue phenotypes, 61% of the 236 loci and 51% of the 231 loci, respectively, are variable (Table 2.2). No diagnostic allele (present in all individuals of a given group) between the yellow and blue phenotypes was detected over all lakes. A single private allele (present in a single group) was detected for the yellow phenotype and none for the blue phenotype. However, 11 private alleles were observed when walleye were separated by lake, suggesting a higher differentiation among lakes than between phenotypes.

The NJ tree (Figure 2.2) revealed that the yellow and blue phenotypes do not represent monophyletic groups, allowing us to rule out the hypothesis that separation of the two phenotypes preceded the postglacial dispersal. Individuals cluster by lake (or region) and within a given lake, and individuals of the blue phenotype are generally more similar to each other and cluster together. This result indicates that the separation between the blue and yellow phenotypes occurred in each lake from a single colonization event. The mtDNA results support this scenario: there was no variation among yellow phenotypes except for one individual from Preissac Lake. Interestingly, three distinct groups of blue phenotypes were detected in the Des Jardins Lake, one including all blue individuals from the eastern part of the lake while those from the western part

clustered into two groups. This result strongly supports the hypothesis of multiple origins of the blue phenotype, even within a single lake.

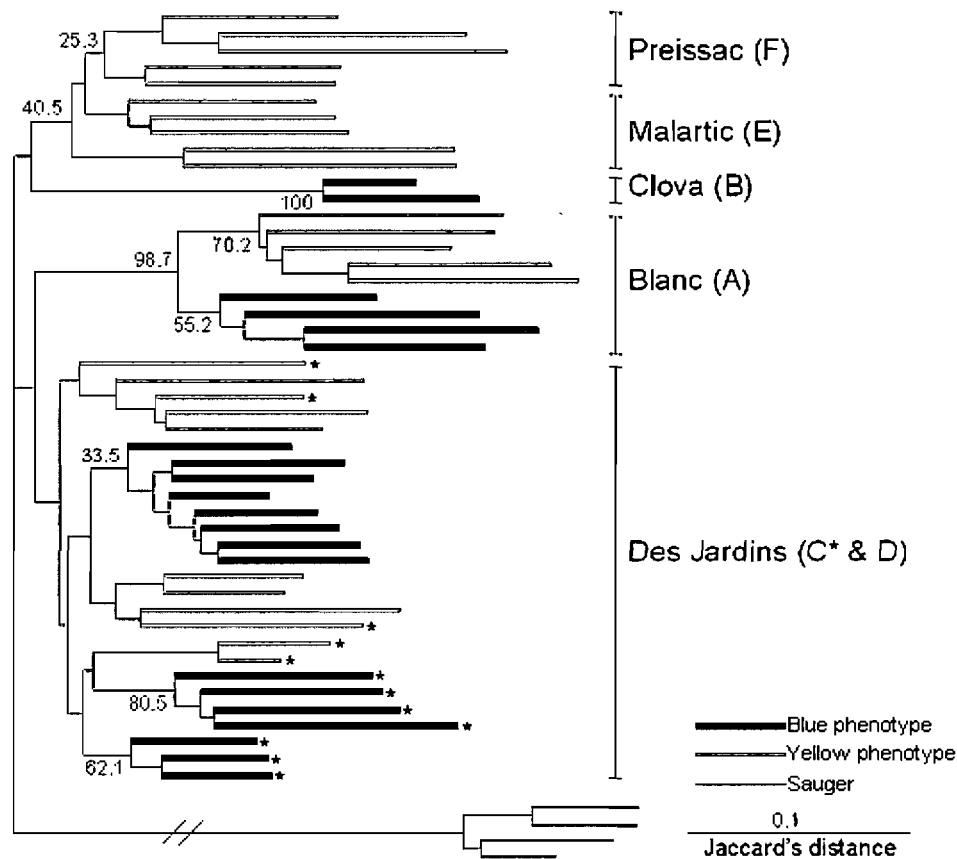


Figure 2.2: Relationships among the 51 individuals (26 yellow phenotypes, 21 blue phenotypes, and 4 sauger) as inferred from NJ computed on the Jaccard's distance. Bootstraps values are indicated. Asterisks represent the individuals caught in the western part of Lake Des Jardins.

A maximum likelihood reallocation test was first performed on two groups with the aim of discriminating blue and yellow phenotypes from all lakes. Large proportions of both the blue (20%) and yellow (38%) phenotype were incorrectly reassigned. This confirms the NJ results, suggesting that the separation of the blue phenotypes occurred after the colonization of the yellow phenotype and independently in each lake. The test was performed again on the

47 individuals according to their lake of origin and their phenotype (nine groups: five yellow and four blue). Each blue individual was successfully reassigned to its group while nine yellow individuals were incorrectly assigned between lakes Preissac and Malartic or between the eastern and western parts of Lake Des Jardins (Table 2.3). No yellow phenotype was assigned to the blue phenotype group and vice versa. These results confirm the existence of sympatric populations within lakes and validate the recent but effective isolation between the yellow and the blue phenotypes.

Table 2.3: Results of the reassignment test performed on blue and yellow phenotypes. The analysis was performed on 10 groups (yellow form from lakes A, C, D, E, and F; blue from lakes A, B, C, and D; saugers from lake E; refer to Table 1 for lake identifications and sample size).

Original Group	Reassigned group									
	A		F		C		D		E	
	Yel.	Blue	Blue	Yel.	Blue	Yel.	Blue	Yel.	Sau.	Yel.
A Yellow	100%									
A Blue		100%								
B Blue			100%							
C Yellow				40%		60%				
C Blue					100%					
D Yellow				83%		17%				
D Blue							100%			
E Yellow								80%		20%
E Sauger									100%	
F Yellow										100%

The genetic variability appears to be different between phenotypes. For lakes where both phenotypes are sympatric, the yellow phenotypes display a larger number of polymorphic loci than the blue phenotype (Figure 2.3). The signal is similar in all lakes and for each lake separately (data not shown). In a parallel evolution with a single colonization context, the lower diversity of the blue phenotype may be interpreted as founder events from the yellow phenotype populations.

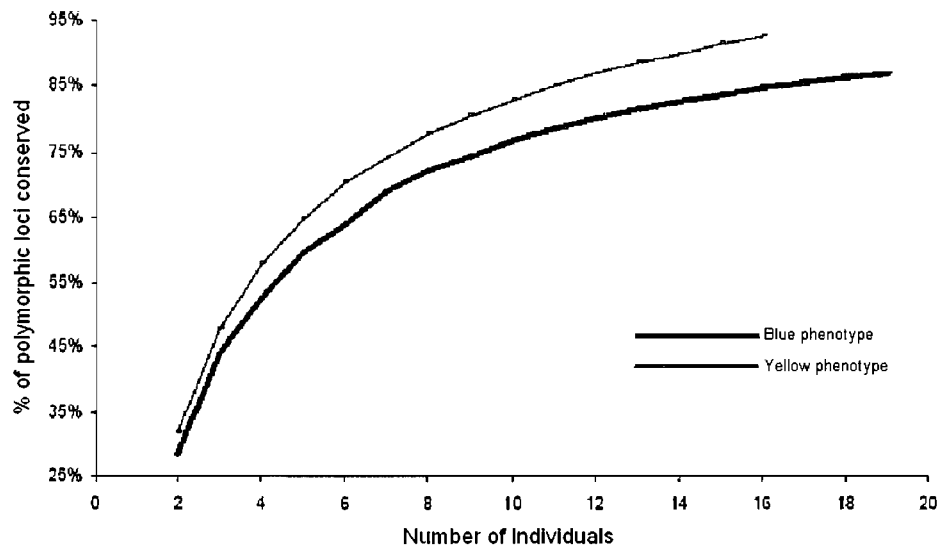


Figure 2.3: Percentage of polymorphic loci as a function of the number of individuals per phenotype. The analysis was performed on the 35 walleye captured in lakes where both blue and yellow phenotypes were sampled.

DISCUSSION

The analyses of genetic variability performed in this study confirm that each population of blue phenotype (i) forms a distinct evolutionary lineage from the yellow phenotype, (ii) has an independent origin, and (iii) occurred following the colonization of the different lakes by a single evolutionary lineage of walleye. Consequently, each population of blue phenotype represents a distinct evolutionary unit toward speciation. Surprisingly, it seems that parallel evolution may also occur within a given lake, as the blue phenotypes from the Des Jardins Lake belong to at least two distinct lineages. Within the western part of Des Jardins, an additional lineage may be present. It can be also a sign of hybridization, but further samples would be required to confirm this hypothesis.

Parallel evolution is expected to occur in response to similar environmental pressures. A niche partition between the yellow and blue phenotypes has been reported by Parsons (1967) and Regier *et al.* (1969), who observed the blue phenotype in deeper and cooler waters compared to the yellow phenotype. Cooler water habitats are associated with slower growth (Brett *et al.*, 1969) and a postponed spawning period (Gil and Zaixso, 2007), as observed in the blue phenotype (Stone, 1948; Paradis and Magnan, 2005). Such niche partitioning is expected to reduce competition and ultimately lead to reproductive isolation between phenotypes (Smith and Skúlason, 1996).

The appearance of the blue phenotype as a consequence or a determinant of reproductive isolation remains an open question. The presence of sandercyanin, the protein responsible for the bluish mucus on the epidermis (Yu *et al.*, 2008), may represent a habitat adaptation in deeper water (Paradis and Magnan, 2005). The cottoid fishes of Baikal lake have distinct nuptial colouration related to their colour perception ability in different deeper water (Wang *et al.* 2008). Jeukens *et al.* (2009) also observed a parallel specialization for deeper water vision in coregonine species complex. Emergence of blue colouration in walleye may be an alternative mechanism of peer recognition in deeper water because this colouration is the most visible in these conditions (Wetzel, 1983). If the colouration provides an asymmetric mating system, this may lead to or reinforce reproductive isolation and preserve the adaptive traits to the alternative habitat. In such a case, the independent appearance of the blue phenotype

indicates that if a gene is responsible for the sandercyanin (blue pigment), it is present in yellow phenotype but under a different regulation pathway. Alternatively, the blue pigment may be a secondary product of a metabolic pathway that is active in a cool and hypoxic habitat (Yu *et al.*, 2008) and may be accessory to the divergence of the blue phenotype. For instance, the change in spawning sites and period of the blue phenotype (Stone, 1948) to cooler water may be sufficient to lead to reproductive isolation. Further investigations will be required to determine if walleye can diverge and adapt to cool water without change in colouration.

The results of the present study allow us to clarify the taxonomic position of the blue phenotype. It is neither a subspecies of walleye, nor a single distinct species, but represents many different lineages suggesting restricted gene flow within other lineages of the walleye species and ongoing speciation events as there are lakes where this phenotype occurs. According to the independent origins of the blue phenotype, it appears relevant to manage each population as a distinct evolutionary significant unit “ESU” (Fraser and Bernatchez, 2001) rather than as a polymorphic trait of a species.

Interestingly, the differentiation of the blue phenotype may represent only the tip of the iceberg. The environmental heterogeneity responsible for the appearance of the blue phenotype may provide vacant ecological niches for other species and lead to their differentiation. For instance, specialization to deep water

habitat was observed in numerous fish species in Baikal lake (Hunt *et al.* 1997). In such a case, the protection of these environments may become relevant and the blue phenotype may be considered as an environmental indicator of potential biodiversification.

The process underlying parallel evolution at least partially explains the morphological variability observed among populations of the blue phenotype from Laurentian Shield lakes (Paradis and Magnan, 2005). Different allelic combinations evolving in different environmental conditions are not expected to lead to identical phenotypes, even in the presence of strong and similar selective pressures. Consequently, assuming that the blue phenotype from the Great Lakes had a distinct origin, it appears clear that they are morphologically different from those in Laurentian Shield lakes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Yves Paradis, Jean-Pierre Hamel, Louis Houde, Daniel Nadeau, and Jocelyn Mercier from the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF) du Québec; Richard Monfette from Sentier Chasse-Pêche magazine (for the publication that allowed us to contact fishermen from the province of Québec); Jacques Mercier from the Station de Biologie des Laurentides de l'Université de Montréal; Magella and Linda Larochelle from the Pourvoirie Rothmans Lodge; Julie Turgeon from Université Laval; Guillaume Bourque; and

Marc Lucotte from Université du Québec à Montréal. M. Laporte was supported by a post-graduate fellowship from the Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada, and the Faculté des Études Supérieures of Université de Montréal (Banque Nationale fellowship). This research was supported by research grants from NSERC and from the Group for Interuniversity Research in Limnology and Aquatic Environment (GRIL) to B. Angers and P. Magnan.

3. Discussion

3.1 POSITION TAXONOMIQUE DES DORÉS AU PHÉNOTYPE BLEU

L'ensemble des analyses de cette étude démontre que les dorés au phénotype bleu du Bouclier Laurentien ne constituent ni un groupe ancestral à la colonisation post-glaciaire (i.e.: espèce ou sous-espèce), ni un polymorphisme au sein des différentes populations de dorés jaunes. Les dorés au phénotype bleu formeraient plutôt un groupe polyphylétique, issu de séparations locales, où chacun de ses sous-groupes est une population isolée au sein de l'espèce *S. vitreus*. Ces populations sont donc tous génétiquement indépendantes les unes des autres et par conséquent, elles sont des entités évolutives distinctes (angl.: Evolutionary Significant Unit (ESU)). Ces résultats coïncident avec les observations en faveur de notre hypothèse (Section 1.2.4) et par le même fait, la confirment. Les dorés de couleur bleue du Bouclier Laurentien sont donc à l'origine d'une évolution parallèle, survenue suite à la colonisation unique de différents lacs, par des dorés jaunes provenant tous d'un même refuge glaciaire.

Aucun hybride n'a été observé lors de cette étude. La taille de l'échantillonnage pourrait être en cause. Afin de répondre adéquatement à la question, il faudrait aussi identifier les marqueurs privés de chacun des phénotypes, ce qui permettrait de mesurer l'étanchéité de la barrière de reproduction entre les deux phénotypes d'un même lac.

Bien qu'aucun résultat de cette étude ne concerne les dorés bleus des Grand Lacs, on peut présumer que ces derniers proviennent du même mécanisme de divergence que ceux retrouvés dans les lacs du Bouclier Laurentien. Il est cependant envisageable que les dorés bleus des Grands Lacs soient d'une origine géographique différente, puisque cet endroit a aussi été colonisé par des dorés jaunes provenant des refuges glaciaires de l'Atlantique et du Missouri (Billington *et al.*, 1992). Une comparaison des deux groupes de dorés avec un marqueur mitochondrial pourrait répondre à la question.

3.2 NICHE ÉCOLOGIQUE DES DORÉS AU PHÉNOTYPE BLEU

Tel que mentionné précédemment, l'établissement de plusieurs isolements reproducteurs conduisant à des phénotypes analogues a peu de chances d'être le fruit du hasard. Une pression sélective similaire est donc nécessaire afin de produire de façon indépendante, une réponse évolutive semblable (Section 1.1.10). La caractérisation des habitats et des sites de reproduction de dorés au phénotype bleu permettrait d'identifier les facteurs environnementaux produisant cette pression évolutive. Elle permettrait aussi de caractériser la partition des niches écologiques au sein du complexe *S. vitreus*.

À ce stade-ci, nous pouvons seulement spéculer sur les caractéristiques environnementales de la niche écologique qu'occuperaient les dorés de couleur bleue du Bouclier Laurentien. Cette spéculation se basera sur les études

antérieures effectuées dans les Grands Lacs, où le partitionnement de niches a déjà été observé. Elle s'appuiera aussi sur les différences morphologiques observées entre les différentes populations de dorés au phénotype bleu et de celles au phénotype jaune.

Dans les Grands Lacs, le doré bleu (nom donné au doré au phénotype bleu de cette région) se retrouvait généralement dans les eaux plus profondes et plus froides que les dorés jaunes (Parsons, 1967). Plus précisément, il préférait des eaux avec une température inférieure à 15°C (Regier *et al.* 1969) contrairement aux dorés jaunes qui préfèrent une température entre 13°C et 20°C (Scott et Crossman, 1973). On pouvait cependant retrouver des dorés bleus dans des zones plus chaudes lorsque la concentration d'oxygène de leur habitat préférentiel était inférieure à 5ppm (Regier *et al.* 1969). Bien que les dorés jaunes de grande taille migrent plus en profondeur durant l'été, la compétition resterait faible entre les deux groupes puisque les dorés bleus se nourrissaient de proies de plus petite taille (Regier *et al.* 1969). Tout comme les dorés jaunes, les dorés bleus préféraient les sites recouverts de gravier et de gros cailloux lors de leur période de reproduction (Campbell, 1987). Cependant la préférence pour les eaux plus profondes et plus froides était conservée durant cette période (Stone, 1948), qui était légèrement décalée avec celle des dorés jaunes (Scott et Crossman, 1973). En se basant sur l'ensemble de ces observations, les dorés de couleur bleue du Bouclier Laurentien émergeraient possiblement de lacs contenant des sites profonds bien oxygénés et recouverts de gravier et de gros cailloux.

Une évolution parallèle restreinte par un compétiteur plus spécialisé à la niche alternative a déjà été observée chez le complexe du grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) (Doyon *et al.* 1998). La forme naine du corégone est toujours absente lorsque le cisco de lac (*Coregonus artedii*) est présent. Il est possible que l'émergence du phénotype bleu soit restreinte par la présence de touladis (*Salvelinus namaycush*). Cette espèce se retrouve généralement dans les lacs relativement profonds (Scott et Crossman, 1973) et son aire de distribution n'inclut pas les lacs de cette étude (Scott et Crossman, 1973). Cependant, la présence du doré bleu et du touladi à l'intérieur du lac Ontario contredit cette hypothèse. Il n'est pas impossible que l'hétérogénéité des Grands Lacs a permis la cooccurrence de ces deux « compétiteurs ».

Plusieurs caractères morphologiques (une coloration bleuâtre, une tête plus longue, une distance plus grande entre l'os préoperculaire et les rayons branchiostèges, des canines plus distancées et plus longues ainsi que des yeux de plus grande taille avec un espace interorbital plus mince) distinguent les différentes paires de populations sympatriques de phénotype bleu et de phénotype jaune. (Hubbs et Lagler, 1964; Scott et Crossman, 1973 et Paradis et Magnan, 2005). De cette liste, seuls la coloration bleuâtre et l'espace interorbital plus mince permettent de distinguer l'ensemble des dorés au phénotype bleu de ceux au phénotype jaune (Paradis et Magnan, 2005). Ces deux traits morphologiques pourraient bien être des indicateurs caractérisant la niche écologique des dorés de

couleur bleue, tandis que les autres caractères pourraient être issus d'adaptations locales ou encore d'une forte dérive génique provoquée par un effet fondateur.

La coloration bleue pourrait servir de repère visuel puisque i) elle est la plus visible en profondeur (Wetzel, 1983) et ii) les dorés ont tendance à vivre en banc (Scott et Crosman, 1973). Les corégones nains ont développé une vision plus spécialisée en profondeur en augmentant l'absorption de rayons rouges afin de capter le maximum de lumière autre que la bleue (Jeukens *et al.*, 2009). Les dorés au phénotype bleu ont pu répondre à la même pression environnementale en augmentant leur propre visibilité au lieu de modifier leur vision. Il est aussi possible que la couleur bleue avantage le succès reproducteur dans les eaux plus profondes. Les poissons du genre *Cottus* du lac Baikal ont une coloration nuptiale corrélée à différentes habiletés de perception des couleurs et à différentes profondeurs (Wang *et al.*, 2008). Ce mécanisme aurait permis une radiation adaptative en fonction de la profondeur (Hunt *et al.*, 1997) et pourrait aussi être à l'origine du complexe *S. vitreus*. De plus, l'espace interorbital plus mince rapproche les yeux sur le dessus de la tête. Une telle configuration permettrait de mieux percevoir les proies et les prédateurs situés au-dessus de soi et avantagerait la vie en profondeur.

Finalement, une étude récente réalisé par le MNRF (automne 2008) a comparé le nombre et les densités des captures de dorés au phénotype bleu de ceux au phénotype jaune à différentes profondeurs à l'intérieur d'un même lac.

Aucune partition d'habitat n'a pu être observée (communication personnelle, Louis Houde, MRNF). Ces résultats peuvent s'expliquer par le brassage des couches limnétiques à l'automne qui influence la distribution des poissons préférant les eaux plus froides (Trautman, 1981). Si une partition d'habitats existe entre les deux phénotypes de ce lac, elle sera seulement observable en été, lorsque les couches limnétiques sont bien établies.

3.3 LA COULEUR BLEUE:

CAUSE OU CONSÉQUENCE DE L'ISOLEMENT REPRODUCTEUR ?

La couleur des poissons peut contribuer à la formation d'un isolement reproducteur, survenant en sympatrie, par l'établissement d'une sélection sexuelle (Gray et McKinnon, 2007). Cette contribution peut être soit l'origine, soit un mécanisme de renforcement de l'isolement reproducteur. Lorsqu'une sélection sexuelle basée sur la coloration des individus est à l'origine d'un isolement reproducteur, on s'attend à ce que l'apparition de la couleur alternative mène à la formation d'entités évolutives distinctes. Par conséquent, des populations ne possédant pas la couleur alternative ne devraient pas avoir colonisé une niche écologique alternative. Dans le cas contraire, des conditions environnementales différentes seraient obligatoires à l'établissement de l'isolement reproducteur. Il serait donc possible de rencontrer des populations habitant la niche écologique alternative et ne possédant pas la couleur alternative. Une autre possibilité est que la couleur alternative ne contribue aucunement à la formation de l'isolement

reproducteur. Elle serait une conséquence de ce dernier et ne permettrait aucun renforcement de l'isolement reproducteur entre les populations sympatriques.

Transposée au complexe *S. vitreus*, cette théorie permet d'émettre trois différentes hypothèses sur la relation entre la coloration bleue des dorés et l'établissement de l'isolement reproducteur en sympatrie. Premièrement, la couleur bleue produirait une sélection sexuelle qui est la cause de l'établissement de l'isolement reproducteur. Si tel est le cas, une sélection sexuelle devra être observable entre les individus de couleur différente et toutes les populations qui ont accédé à une niche écologique alternative devront posséder le phénotype bleu. Deuxièmement, la couleur bleue serait une conséquence de l'isolement reproducteur qui permet le renforcement de celui-ci par la sélection sexuelle. Dans un tel cas de figure, nous devrions observer une sélection sexuelle entre les individus bleus et les individus jaunes et nous pourrions observer des populations ne possédant pas le phénotype bleu à l'intérieur de la niche écologique alternative. Il sera alors nécessaire de caractériser l'habitat des dorés de couleur bleue afin de déterminer s'il existe des populations de dorés au phénotype jaune, spécialisées à ce type d'habitat, dans les lacs où il n'y a pas de dorés au phénotype bleu. Troisièmement, la couleur bleue serait une conséquence non reliée à la formation ou au maintien de l'isolement reproducteur. Ce dernier cas de figure ne démontrerait aucune sélection sexuelle attribuable à la couleur. Une étude en milieu naturel utilisant des enclos fermés pourrait déterminer si les femelles d'un des deux phénotypes préfèrent les mâles du même phénotype.

3.4 FUTUR ÉVOLUTIF DES DORÉS AU PHÉNOTYPE BLEU: ESPÈCE POLYPHYLÉTIQUE OU RADIATION ADAPTATIVE?

Un groupe polyphylétique est un regroupement de taxons qui n'ont pas d'ancêtre commun immédiat. Dans le contexte d'une évolution parallèle, il est possible que tous ces taxons puissent se reproduire entre eux, formant ainsi une espèce d'origine polyphylétique. Schluter et Nagel (1995) ont nommé ce processus évolutif « spéciation parallèle ». Il est aussi probable que ces différents taxons ne puissent plus se reproduire entre eux et qu'ils évoluent tous de façon indépendante pour ultimement former plusieurs espèces (i.e. : radiation adaptative). Le futur évolutif des populations de dorés au phénotype bleu ne peut être qu'une de ces deux options (à moins qu'elles s'éteignent ou s'hybride toutes ou encore qu'une seule d'entre elles survive).

Afin d'être considérée « espèce polyphylétique », les différents taxons possédant un même phénotype doivent pouvoir se reproduire entre eux, tout en maintenant un isolement reproducteur avec les taxons de phénotype différent (Schluter, 2000). Le complexe d'espèces de l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) est un exemple connu d'espèces polyphylétiques (Schluter et Nagel, 1995). Un isolement reproducteur est observable entre les individus possédant des phénotypes différents, mais les individus possédant un même phénotype peuvent se reproduire entre eux, peu importe le lac d'origine. Deux origines temporellement différentes ont probablement contribué à la

formation de ces espèces polyphylétiques. Les deux phénotypes alternatifs (benthique et limnétique) ont émergé suite à deux colonisations différentes (1500 ans d'écart). Les lacs qui ont été colonisés une seule fois sont composés d'une seule population avec un phénotype similaire à celui de l'ancêtre commun. Cependant, les lacs qui ont été colonisés à deux reprises sont composés de deux populations différenciées par l'émergence de deux phénotypes alternatifs. Les populations issues de la première colonisation ont développé une spécialisation au milieu benthique, tandis que les populations issues de la deuxième colonisation se sont spécialisées au mode de vie limnétique (Schluter et McPhail, 1992).

Le complexe *S. vitreus* est cependant différent. Les populations de dorés au phénotype bleu ne sont aucunement issues d'une origine indépendante aux dorés de phénotype jaune. Puisque chacune des populations au phénotype bleu est issue d'une population au phénotype jaune, une population de phénotype bleu sera toujours plus similaire génétiquement à au moins une population de phénotype jaune qu'à n'importe qu'elle autre population de phénotype bleu. On peut supposer qu'une telle configuration génétique augmente les chances que des isolements reproducteurs s'installent entre les différentes populations de phénotype bleu, ce qui mènerait ultimement à la formation de plusieurs nouvelles espèces (i.e.: radiation adaptative). Une étude testant les préférences de partenaires entre phénotypes de différents lacs pourrait répondre à la question et par le même fait vérifier l'étanchéité de la barrière de reproduction.

3.5 GESTION DES POPULATIONS DE DORÉS AU PHÉNOTYPE BLEU

Un des principaux objectifs de l'identification d'entités évolutives distinctes est leur conservation. Les dorés au phénotype bleu sont cependant un cas problématique puisque chacune des populations composant ce groupe polyphylétique doit être considérée comme distincte. Les populations composant ce groupe ont toutes un passé évolutif qui leur sont propre et risquent toutes d'évoluer différemment. Il serait par ailleurs conseillé de ne plus utiliser le terme « doré bleu » qui suggère un taxon monophylétique lorsqu'il est question de l'ensemble des populations de doré de couleur bleue. L'utilisation du terme doré au phénotype bleu est donc plus juste. La gestion indépendante de chacune de ces populations serait un exercice compliqué, voir même impossible. La protection du type d'environnement permettant l'émergence et le maintien de ces populations est la voie à recommander. Il est cependant nécessaire de poursuivre la recherche sur les dorés de phénotype bleu afin d'identifier ce type d'environnement. Une réserve de biodiversité contenant un nombre important de populations de phénotype bleu pourrait ensuite être créée.

En plus de l'établissement d'une réserve de biodiversité, il serait envisageable d'intégrer une limite de possession de dorés de couleur bleue aux règlements de pêches. À l'intérieur du Bouclier Laurentien, il existe une limite de possession entre 6 et 8 dorés jaunes selon la zone. Un maximum de dorés de couleur bleue pourrait être ajouté à l'intérieur de cette limitation. Cette

modification ne prendrait peut-être pas en considération le statut distinct de chacune des populations en voie de spéciation, mais permettrait tout de même une certaine protection contre leur attrayante couleur aux yeux des pêcheurs sportifs. Ces derniers ne pourraient plus conserver les dorés de couleur bleue et relâcher les autres d'aspect moins « exotique ». Cette mesure simple à mettre en place protégerait en partie les populations de phénotype bleu qui ne feraient pas partie d'une éventuelle réserve de biodiversité. De plus, le phénotype bleu du doré jaune serait mis en valeur par un tel règlement. Son attrait « marketing » n'en serait pas moins diminué tout en sensibilisant les pêcheurs à la conservation de ces populations issues d'un phénomène évolutif rarement observé.

3.6 LE PHENOTYPE BLEU: UN INDICATEUR DE BIODIVERSITÉ ?

En moyenne, depuis 200 000 ans, une espèce de cichlides est apparue à chaque tranche de 1000 ans à l'intérieur du lac Victoria (Avisé, 1990). Des explosions de cichlides ont aussi été observées à l'intérieur de petits lacs de cratère volcanique du Cameroun (Schliewen *et al.*, 1994). La profondeur du lac Baikal est aussi à l'origine d'une radiation adaptative (Hunt *et al.* 1997). Il se pourrait que les petits et récents lacs du Bouclier Laurentien, qui ont permis l'apparition du phénotype bleu, permettraient l'apparition de mécanismes de divergence similaires à ceux observés dans les précédents cas. Si tel est le cas, il est probable que d'autres espèces se sont aussi adaptées à cet environnement particulier, retrouvé en profondeur de ces lacs. Ces lacs pourraient être une source

importante de biodiversité en Amérique du Nord et la couleur bleue des dorés pourrait bien en être l'indicateur.

4. Références

Avise, J.C. 1990. Flocks of African fishes. *Nature*. 347: 512-513.

Bassam, B.J., G. Caetano-Anolles, et P.M. Gresshoff. 1991. Fast and sensitive silver staining of DNA in polyacrylamide gels. *Anal. Biochem.* 196: 80-83.

Bernatchez L., et J.J. Dodson. 1990. Allopatric origin of sympatric populations of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) as revealed by mitochondrial-DNA restriction analysis. *Evolution* 44(5): 1263-1271.

Billinton, N., R.J. Barrette, et P.D.N. Hebert. 1992. Management implications of mitochondrial DNA variation in walleye stocks. *N. Am. J. Fish. Manag.* 12: 276-284.

Brett, J. R., J.E. Shelbourn, et C.T. Shoop. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Board Can.* 26: 2363-2394.

Campbell, R.R. 1987. Status of the Blue Walleye, *Stizostedion vitreum glaucum*, in Canada. *Can. Field-Nat.* 101: 245-252.

Carninci, P., A. Sandelin, B. Lenhard, S. Katayama, K. Shimokawa, J. Ponjavic, C.A.M. Semple, M.S. Taylor, P.G. Engstrom, M.C. Frith, A.R.R. Forrest, W.B. Alkema, S.L. Tan, C. Plessy, R. Kodzius, T. Ravasi, T. Kasukawa, S. Fukuda, M.

Kanamori-Katayama, Y. Kitazume, H. Kawaji, C. Kai, M. Nakamura, H. Konno, K. Nakano, S. Mottagui-Tabar, P. Arner, A. Chesi, S. Gustincich, F. Persichetti, H. Suzuki, S.M. Grimmond, C.A. Wells, V. Orlando, C. Wahlestedt, E.T. Liu, M. Harbers, J. Kawai, V.B. Bajic, D.A. Hume et Y. Hayashizaki. 2007. Genome-wide analysis of mammalian promoter architecture and evolution. *Nat. Genet.* 38: 626-635.

COSEWIC / COSEPAC. 2003. Résultats des évaluations du COSEPAC, novembre 2003. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada.

Coyne, J. A., et H.A. Orr. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Doyon, J-F., R. Schetagne, et R. Verdon. 1998. Different mercury bioaccumulation rates between sympatric populations of dwarf and normal lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in the La Grande complex watershed, James Bay, Québec. *Biogeochemistry*. 40: 203-216.

Duchesne, P., et L. Bernatchez. 2002. AFLPOP: a computer program for simulated and real population allocation, based on AFLP data. *Mol. Ecol. Notes*. 2: 380-383.

Ellison, D.G., et W. G. Franzin. 1992. Overview of the symposium on walleye stocks and stocking. *N. Am. J. Fish. Man.* 12: 271-275.

Endler, J.A. 1986. *Naturel selection in the wild.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Esnault. C., J. Maestre, et T. Heidmann. 2000. Human LINE retrotransposons generate processed pseudogenes. *Nat. Genet.* 24: 363-367.

Felsenstein, J. 1989. PHYLIP - Phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics.* 5: 164-166.

Fraser, D.J. and L. Bernatchez. 2002. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Mol. Ecol.* 10: 2741-2752.

Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary biology.* 2d ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Gil, D.G., et H.E. Zaixso. 2007. The relation between feeding and reproduction in *Anasterias minuta* (Asteroidea: *Forcipulata*). *Mar. Biol. Res.* 3: 256-264.

Gold, J.R., W.J. Karel, et M.R. Strand. 1980. Chromosome formulae of North American fishes. *Prog. Fish-Cult.* 42: 10-23.

Gray, S. M., et J. S. McKinnon. 2007. Linking color polymorphism, maintenance and speciation. *TREE.* 22: 71-79.

Hartl, D.L., et A.G. Clark. 1997. Principles of populations genetics, 3rd ed. Sinauer. Sunderland, Massachusetts.

Hubbell, S. 2001. The United Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Oxford.

Hubbs, C.L. 1926. A checklist of the fishes of the Great Lakes and tributary waters with nomenclatorial notes and analytical keys. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 15.

Hubbs, C.L., et K.F. Lagler. 1964. Fishes of the Great Lakes region. 2nd ed. University of Michigan, Michigan.

Hunt, D.M., J. Fitzgibbon, S.J. Slobodyanyuk, J.K. Bowmaker et K.S. Dulai. 1997. Molecular evolution of the cottoid fish endemic to lake Baikal deduced from nuclear DNA evidence. *Mol. Phyl. Evol.* 8: 415-422.

Hutchinson, G. E. 1957. A Treatise on Limnology. vol. I, « Geography, physics and chemistry ». New York, John Wiley & Sons.

Jaccard, P. 1900. Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 36: 87-130.

Jeukens, J., D. Bittner, R. Knudsen et L. Bernatchez. 2009. Candidate genes and adaptive radiation: Insights from transcriptional adaptation to the limnetic niche among coregonine fishes (*Coregonus* spp., *Salmonidae*). Mol. Biol. Evol. 26: 155-166.

Kane, T.C., D.C. Culver, et R.T. Jones. 1992. Genetic structure of morphologically differentiated populations of the amphipod *Gammarus minus*. Evolution. 46: 272-278

Kimura, M. 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press. Cambridge.

Langella, O. 1999. Populations v.1.2.28, CNRS

Lynch, M. 2006. The origins of eukaryotic gene structure. Mol. Biol. Evol. 23: 450-468

Mayr, E. 1970. Populations, species and evolution. Harvard University Press. Cambridge.

McPhail, J.D. 1984. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia. *Can. J. Zool.* 62: 1402-1408.

Neel, J. 1949. The inheritance of sickle cell anemia. *Science* 110: 543-548

Østbye, K., P.A. Amundsen, L. Bernatchez, A. Klemetsen, R. Knudsen, R. Kristoffersen, T.F. Naesje, et K. Hindar. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Mol. Ecol.* 15: 3983-4001.

Paradis, Y. 2004. Blue walleye in our lakes: a fisherman's story or scientific reality? *Fisheries* (Bethesda), 29: 39.

Paradis, Y., et P. Magnan. 2005. Phenotypic variation of walleye, *Sander vitreus*, in Canadian Shield lakes: New insights on percid polymorphism. *Env. Biol. Fish.* 73: 357-366.

Parsons, J.W. 1967. Contributions of year-classes of blue pike to the commercial fishery of Lake Erie, 1943-1959. *J. Fish. Res. Board Can.* 24: 1035-1066.

Rathor, H.R., et R.J. Wood. 1984 Effect of selection for dichlorodiphenyltrichloroethane (DDT) resistance on the uptake and breakdown of DDT in *Aedes aegypti* L. *Can. J. Gen. Cyt.* 27: 25-28

Regier, N.A., V.C. Applegate, et R.A. Ryder. 1969. The ecology and management of the walleye in western Lake Erie. *Great Lakes Fish. Comm. Tech. Rep.* 15.

Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publication, Boston.

Saitou, N., et M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4: 406-425.

Sambrook, J., E. F. Fritsh, et T. Maniatis. 1989. *Molecular cloning: a laboratory manual*. 2nd ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY.

Schliwen U. K., D. Tautz, et S. Paabo. 1994. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature*. 368: 629-632.

Schluter, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Schluter, D., et L. M. Nagel. 1995. Parallel speciation by natural selection. *Am. Nat.* 146: 292-301.

Schluter, D., et J. D. McPhail. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *Am. Nat.* 140: 85-108.

Scott, W.B., et E.J. Crossman. 1973. Freshwater fishes of Canada. Fisheries Research Board of Canada Bulletin 184.

Sheffield, V.C., J.S. Beck, A.E. Kwitek, D.W. Sandstrom, et E.W. Stone. 1993. The sensitivity of single strand conformation polymorphism analysis for the detection of single base substitutions. *Genomics.* 16: 325-332.

Skúlason, S., et T.B. Smith. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *TREE.* 10: 366-370.

Smith, T.B., et S. Skúlason. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 111-133.

Stone, F.L. 1948. A study on the taxonomy of the blue and yellow pike-perches (*Stizostedion*) of Lake Erie and Lake Ontario. Ph.D. thesis. University of Rochester, Rochester, NY.

Taylor, E.B. 1999. Species pairs of north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy, and conservation. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 9: 299-334.

Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective." In *Speciation and Its Consequences* par D. Otte, et J. A. Endler, 3-27. Sunderland, Sinauer.

Trautman, M.B. 1981. *The fishes of Ohio*. Ohio State University Press, Columbus, Ohio.

Vos, P., R. Hogers, M. Bleeker, M.Reijans, T. Van de Lee, M. Hornes, A. Frijters, J. Pot, J. Peleman, M. Kuiper, et M. Zabeau. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucl. Acids Res.* 23: 4406-4414.

Vbra, E.S. 1985. *Species and Speciation*. Transvaal Museum Monograph No. 4, Pretoria.

Yu, C.-L., D. Ferraro, S. Ramaswanny, M.H. Schmitz, W.F. Schaefer, et D.T. Gibson. 2008. Purification and properties of sandercyanin, a blue protein secreted in the mucus of blue forms of walleye, *Sander vitreus*. *Env. Biol. Fish.* 82: 51-58.

Wang F.Y., W.S. Chung, H.Y. Yan et C.S. Tzeng. 2008. Adaptive evolution of cone opsin genes in two colourful cyprinids, *Opsariichthys pachycephalus* and *Candidia barbatus*. *Vis. Res.* 48: 1695-1704.

Wetzel, R.G. 1983. *Limnology*. Saunders College Publishing House, Philadelphia.