

DIVERSITÉ REMARQUABLE DE CORÉGONES EN SUISSE



RÉSULTATS DE 150 ANS DE RECHERCHE

Les lacs Suisses présentent une diversité exceptionnelle de corégones qui joue un rôle majeur dans l'écosystème. Les résultats de recherche scientifique présentés ici montrent qu'il est indispensable de considérer les mécanismes et le contexte environnemental qui ont conduit à l'émergence d'une telle profusion d'espèces pour préserver cette biodiversité et assurer à long terme une pêche durable. La protection de cette diversité dans les différents lacs permettra de préserver la capacité naturelle de rendement de ces écosystèmes et les ressources alimentaires qui en découlent.

Ole Seehausen, Eawag, Fish Ecology and Evolution et Université de Berne, Aquatische Ökologie & Evolution

Pascal Vonlanthen, Aquabios GmbH; Oliver M. Selz, Office fédéral de l'environnement OFEV

Traduction: Laurence Frauenlob

RÉSUMÉ

BEACHTLICHE VIELFALT DER SCHWEIZER FELCHEN – ERGEBNISSE AUS 150 JAHREN FORSCHUNG

Die Artenvielfalt der Felchen in den grossen Schweizer Seen ist einzigartig. Sie hat sich in den letzten rund 15 000 Jahren entwickelt und spielt eine zentrale Rolle in diesen Ökosystemen, da Felchen natürlicherweise die bei weitem grösste Fischbiomasse in allen Lebensräumen der grösseren Seen - mit Ausnahme der flachen Uferzonen - darstellen. Diese grosse und diversifizierte Biomasse ist seit jeher eine lokale und nachhaltige Nahrungsresource für den Menschen. Die Erforschung der Felchenartenvielfalt in den letzten zwei Jahrzehnten hat unser Verständnis darüber verbessert, wie diese Vielfalt entstanden ist, wie sie ökologisch und genetisch strukturiert ist und warum viele Arten in den vergangenen 80 Jahren ausgestorben sind. Die neuen Erkenntnisse zeigen, dass für den Erhalt der verbleibenden Artenvielfalt und einer langfristig nachhaltigen fischereilichen Nutzung der Felchen die Mechanismen und Umweltbedingungen berücksichtigt werden müssen, die zur Entstehung der Artenvielfalt geführt haben. Der Schutz der Artenvielfalt und der damit verbundenen ökologischen Vielfalt der Felchen innerhalb eines Sees trägt dazu bei, dessen natürliches Ertragspotenzial als Nahrungsquelle für den Menschen zu erhalten.

INTRODUCTION

Les lacs suisses abritent une diversité de corégones unique en Europe. Ils en comptaient autrefois au moins 34 espèces, génétiquement, morphologiquement et écologiquement distinctes, et en totalisent encore 24 aujourd'hui (fig. 1). Toutes ces espèces ne sont présentes que dans des lacs situés en Suisse ou à la frontière des pays voisins et n'existent nulle part ailleurs au monde. Il incombe ainsi à la Suisse une énorme responsabilité pour la préservation de cette précieuse biodiversité [1]. Mais l'importance des corégones ne se limite pas aux aspects de conservation des espèces. Ils constituent aussi depuis des siècles une ressource majeure pour la pêche professionnelle et de loisir. Ces vingt dernières années, ils représentaient ainsi respectivement en moyenne 60 et 25 % des captures de ces deux types de pêche en Suisse (www.fischereistatistik.ch). Enfin, ils occupent une place centrale dans les écosystèmes lacustres dont ils représentent la plus forte contribution à la biomasse en zone pélagique (eau libre) et en zone profonde [2].

Le nombre d'espèces de corégones historiquement présentes dans un lac varie fortement d'un lac à l'autre. Ceux du Plateau n'en comportaient le plus souvent qu'une seule et probablement

jamais plus de trois. Les lacs périalpins de basse altitude comme celui de Thoune abritent encore aujourd’hui jusqu'à six espèces connues de corégones [3].

Bien qu'il existe de manière générale une grande disparité morphologique entre les espèces, certaines présentent une telle similitude qu'il est très difficile de les distinguer à l'œil nu. Plusieurs naturalistes ont successivement travaillé au cours des deux derniers siècles à la description scientifique des différentes espèces et à leur classification et ils ont bien souvent abouti à des conclusions différentes. Leurs divergences s'expliquent notamment par le fait qu'ils ne disposaient pas des outils d'analyse génétique et moléculaire actuels, qui n'existent que depuis 25 ans. La complexité taxonomique des corégones rend une gestion cohérente et une protection efficace de leur diversité très difficile. C'est d'ailleurs un problème commun à tous les groupes riches en espèces et qui concerne également d'autres familles de poissons.

En corollaire de cette situation, la législation suisse ne considère aujourd'hui les corégones que de façon globale, sans tenir compte de leur diversité. À l'annexe 1 de l'Ordonnance relative à la loi fédérale sur la pêche (OLFP), les corégones sont ainsi listés comme un groupe d'espèces (*Coregonus spp.*). Elle ne précise ainsi pas de statut de conservation ou de menace pour les espèces individuelles. Bien que ce problème soit typique des groupes taxonomiques riches en espèces, il n'en reste pas moins un véritable obstacle pour les efforts de protection de la biodiversité. Depuis plusieurs dizaines d'années, la Suisse a de nouveau intensifié ses recherches sur la biodiversité des corégones en misant sur des méthodes de génétique en complément des caractérisations morphologiques. Cette nouvelle approche a permis de mieux comprendre la structuration des espèces et leurs rapports de parenté au sein des lacs ainsi que de décrypter les processus écologiques et évolutifs qui ont conduit à l'émergence et au main-

ten des espèces et qui leur sont encore nécessaires aujourd'hui. Ces travaux ont également fait en sorte que la biodiversité des corégones suisses déjà décrite dans la littérature scientifique internationale (cf. chap. *La taxonomie des corégones - hier et aujourd'hui*) a enfin trouvé sa place dans la nouvelle édition de l'Atlas des poissons de Suisse parue en 2018 [4] ainsi que dans la Liste rouge des poissons et cyclostomes menacés de Suisse parue en 2022 [5], où elle est décrite en annexe. Dans sa nouvelle Liste rouge des poissons d'eau douce d'Europe, l'IUCN fait maintenant apparaître les différentes espèces de corégones de la Suisse aussi bien en annexe que dans le texte (www.iucn.org). La plupart des espèces y sont considérées comme menacées, voire fortement menacées. Seules la prise en compte et la protection de cette biodiversité permettront une exploitation halieutique durable des différentes espèces de corégones. Ces poissons illustrent parfaitement comment, localement, la biodiversité assure des

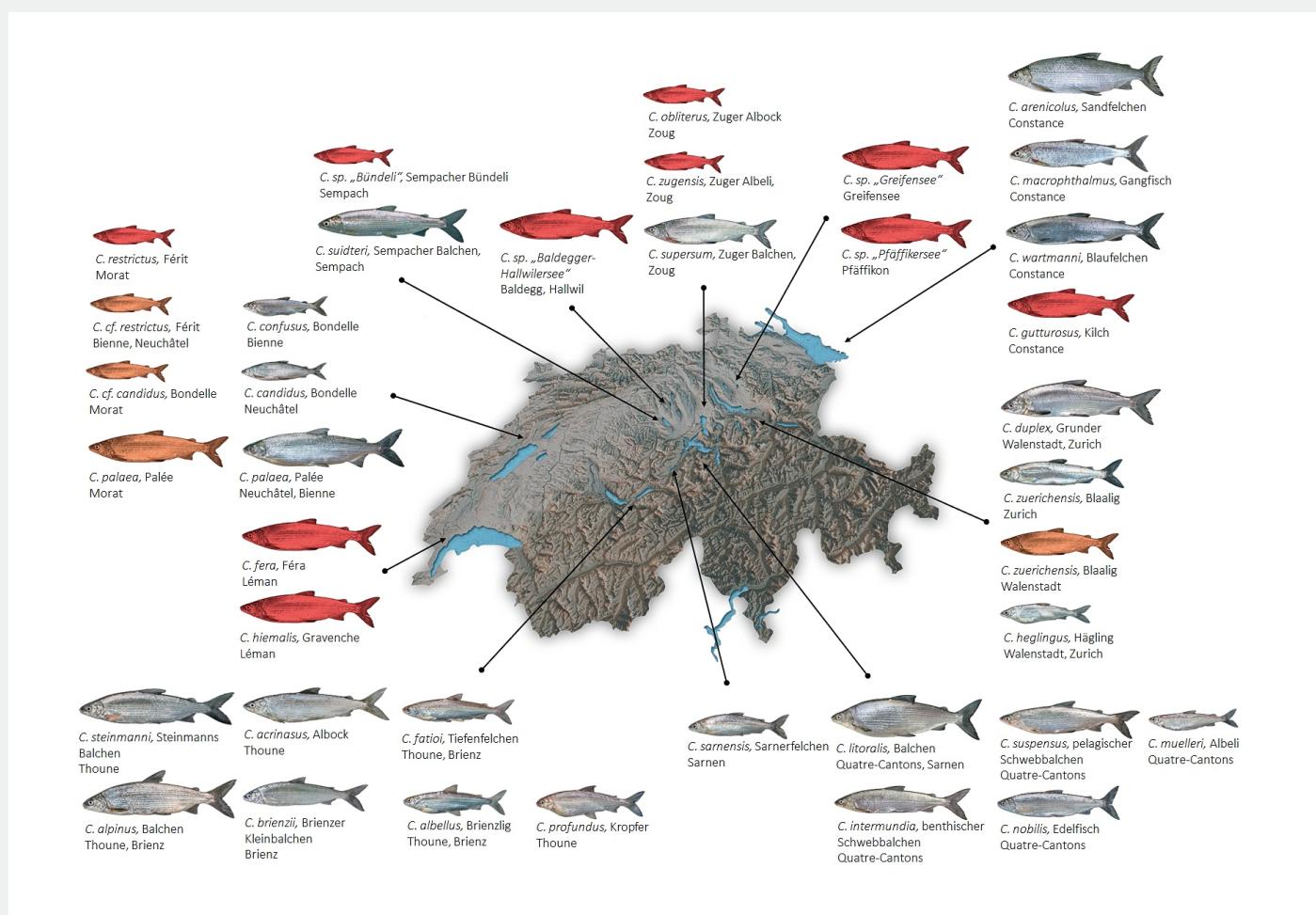


Fig. 1 Diversité des espèces de corégones décrites à ce jour dans les lacs suisses. Seule la distribution naturelle de chaque espèce est mentionnée.

Les espèces disparues sont indiquées en rouge et les populations disparues d'espèces encore présentes ailleurs sont représentées par des poissons orange. La taille des poissons représentés symbolise les différences de taille entre les espèces.

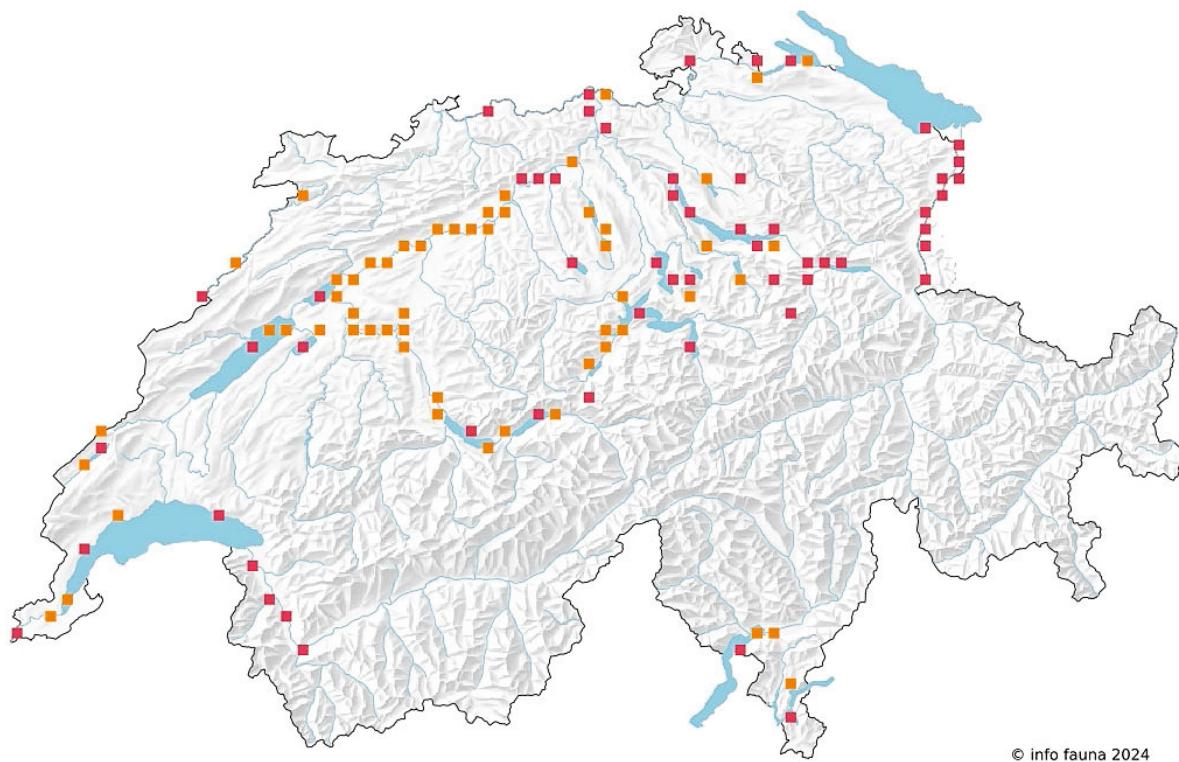


Fig. 2 Distribution des corégones en Suisse, d'après l'Atlas des poissons de Suisse [4]. Les points rouges correspondent aux présences attestées après 2000 et les points orange aux observations faites avant 2000. L'aire de répartition naturelle des corégones s'étend exclusivement au nord des Alpes. Les corégones présents dans le Tessin sont issus d'anciens alevinages et n'y sont donc pas considérés comme autochtones, même s'ils sont représentés sur cette carte.

(© info fauna - CSCF, swisstopo)

fonctions essentielles dans les écosystèmes tout en livrant une ressource alimentaire de grande valeur pour la population humaine. Toute perte au niveau de cette biodiversité peut avoir des conséquences considérables sur d'importants services écosystémiques et affecter, par exemple, la productivité halieutique naturelle des lacs [6]. Grâce au soutien financier de l'OFEV, l'Eawag a réalisé une synthèse des connaissances actuelles en matière de taxonomie et d'écologie des corégones. Les résultats ont été publiés dans un rapport intitulé «L'exceptionnelle diversité des corégones suisses – résultats de 150 ans de recherche» qui en présente une analyse détaillée lac par lac dans des chapitres spécifiques [7]. Ces différents chapitres émettent également des recommandations en vue de la protection des espèces de corégones. Celles-ci doivent maintenant être examinées de plus près par les autorités fédérales et cantonales et appliquées dans tous les cas possibles.

Sans être exhaustif, cet article présente un certain nombre de résultats du rapport ainsi que des recommandations générales de gestion issues des chapitres dédiés aux différents lacs.

COMMENT LA DIVERSITÉ DES ESPÈCES DE CORÉGONES EST-ELLE APPARUE?

DISTRIBUTION DES CORÉGONES

Le genre *Coregonus*, qui rassemble notamment les espèces de corégones de Suisse, est potentiellement présent dans tout l'hémisphère nord au-delà du 40^e parallèle. En Europe, la partie septentrionale de l'arc alpin correspond à la limite sud de son aire

de répartition naturelle. Elle est cependant isolée de son aire de répartition principale située plus au nord. Les corégones colonisent aussi bien les eaux stagnantes que les eaux courantes. Certaines espèces, comme le corégone oxynrhynque, passent une grande partie de leur vie dans les eaux salées de la mer des Wadden et, comme la saumon, remontent les rivières pour se reproduire [8]. En Suisse, les corégones sont naturellement présents dans tous les grands lacs du versant nord des Alpes (fig. 2). Il y a quelques décennies de cela, ils étaient encore assez fréquents dans les grands cours d'eau et les émissaires des lacs, mais ils s'y sont maintenant raréfiés.

EÉMERGENCE DE NOUVELLES ESPÈCES PAR SPÉCIATION ÉCOLOGIQUE

C'est après les dernières glaciations, il y a 15 000 à 20 000 ans, que la Suisse a été recolonisée par des poissons tels que les corégones. Auparavant, son territoire avait été presqu'entièrement recouvert de glaces pendant plusieurs milliers d'années [9, 10]. Les lacs que nous connaissons aujourd'hui n'existaient pas sous leur forme actuelle avant la fin du dernier âge glaciaire où ils sont apparus après le recul des glaciers. Les études génétiques indiquent que la diversité actuelle des corégones ne s'est développée en Suisse qu'après la recolonisation des lacs post-glaciaires. Les mécanismes qui ont conduit à une différenciation aussi rapide d'espèces distinctes sont particulièrement complexes. Ce processus peut être décrit par les concepts de «spéciation écologique» et de «radiation adaptative».

Dans la spéciation écologique, les transferts génétiques entre deux populations sont fortement restreints ou totalement in-

terrompus en raison de l'adaptation des populations à des conditions environnementales très différentes. Sous l'effet de la différenciation écologique et de la réduction des flux génétiques, les deux populations s'éloignent jusqu'à former deux espèces différentes [11-13]. Pour qu'une spéciation écologique puisse avoir lieu, certaines conditions doivent être remplies [13]:

- L'espèce d'origine doit présenter une diversité génétique suffisante.
- Des adaptations à des niches écologiques différentes doivent se produire du fait d'une sélection naturelle divergente. C'est ce qui advient lorsque deux populations d'une même espèce originelle s'adaptent à deux sources de nourriture différentes, par exemple.
- Avec le temps, une forme d'isolement reproducteur doit se mettre en place entre les deux populations (zones de reproduction différentes, différents choix du partenaire, etc.).
- Il faut qu'il existe un mécanisme héréditaire qui associe les différentes adaptations écologiques à une forme d'isolement reproducteur.

Les lacs recolonisés par les corégones après les glaciations présentaient une grande variété de niches écologiques. Certaines ont été colonisées par des poissons d'autres espèces que les corégones qui, comme eux, ont réinvesti le territoire après le recul des glaciers. Les niches situées en grande profondeur ou en eau libre, toutefois, ont été délaissées par ces poissons et sont majoritairement restées inoccupées. Les corégones se sont avérés capables d'exploiter ces niches vacantes et de s'y adapter. Ils ont ainsi pu coloniser une bonne partie des grands lacs profonds de la Suisse, lançant le processus d'adaptation à des niches écologiques différentes qui a abouti à la spéciation multiple.

Exemple des corégones du lac de Walenstadt
Le Hägling et le Grunder se distinguent fortement aussi bien sur le plan morphologique [13] que génétique [14-17]. Cette différence s'observe le plus simplement au niveau de la croissance et du nombre de branchiospines (excroissances épineuses à l'intérieur de l'arc branchial). Les deux espèces n'ont pas la même rapidité de croissance: le Grunder mesure de 30 à 40 cm à cinq ans tandis que le Hägling n'atteint que 15-20 cm (fig. 4,

à droite). Aucun poisson de cinq ans ne présente de taille intermédiaire. Le nombre de branchiospines est de 21-30 chez le Grunder et de 33-39 chez le Hägling (fig. 4, à gauche). Ces deux caractères permettent ainsi de clairement distinguer les deux espèces.

Comment ces différences ont-elles pu se développer? On trouve une explication en examinant de plus près la fonction des branchiospines dans la prise de nourriture. Cet aspect a été étudié chez le Balchen (*C. alpinus*) et le Brienzlig (*C. albellus*) du lac de Thoune qui ressemblent respectivement au Grunder et au Hägling du lac de Walenstadt aussi bien sur le plan morphologique qu'écologique. Des essais de nourrissage ont montré que les Brienzligs, dotés de branchiospines longues et nombreuses, consommaient plus efficacement le petit zooplancton que

les Balchens avec leurs branchiospines courtes et peu nombreuses [18] (fig. 5). Il est également apparu que les Balchens étaient plus efficaces que les Brienzligs pour la prise de nourriture benthique (des vers, en l'occurrence) [19].

Comme le Balchen et le Brienzlig, le Hägling et le Grunder sont donc adaptés à deux niches alimentaires différentes. Comme eux, ils présentent une nette différence au niveau du nombre et de la longueur des branchiospines et l'analyse de leur contenu stomacal a confirmé leurs différences de régime alimentaire (*M. Kugler*, com. pers.). Mais les deux espèces adoptent également des comportements différents pour la reproduction. Le Hägling fraie en eau profonde (en général à plus de 20 m de profondeur) sur une longue période. Les premiers corégones peuvent ainsi se reproduire dès la fin de



Fig. 3 Les deux espèces de corégones du lac de Walenstadt. En haut: Grunder adulte à maturité sexuelle (*C. duplex*). En bas : Hägling adulte à maturité sexuelle (*C. heglingus*).

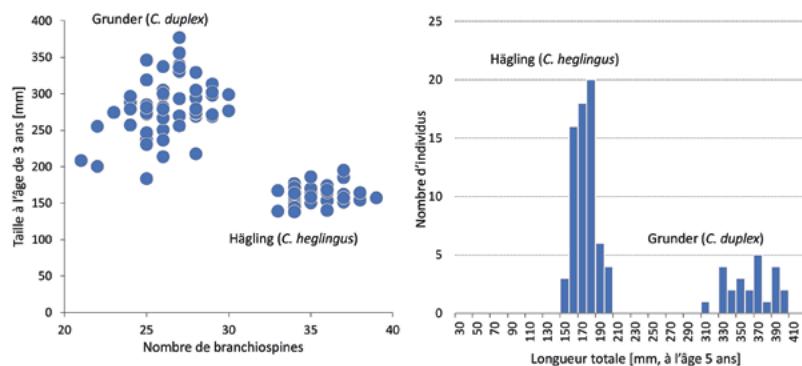


Fig. 4 À gauche: nombre de branchiospines et taille du Grunder et du Hägling à l'âge de trois ans.
À droite: histogramme des tailles des Grunders et Häglings de cinq ans dans le lac de Walenstadt. [13].

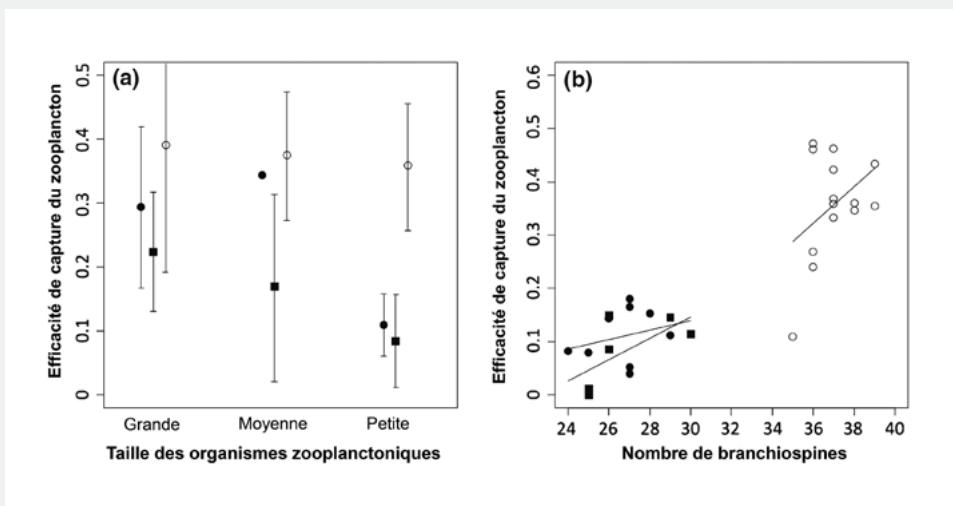


Fig. 5 Efficacité de capture du zooplancton par le Brienzlig (*C. albellus*, en blanc) et le Balchen (*C. alpinus*, en noir) en fonction de la taille des organismes zooplanctoniques (a, à gauche) et du nombre de branchiospines (b, à droite) [18, 19].

l'été tandis que les derniers fraient encore pendant l'hiver. Le Grunder, quant à lui, ne fraie qu'à faible profondeur (entre 50 cm et 10 m, rarement plus) et attend fin décembre, quand la température de l'eau descend en dessous de 10 °C. Les deux espèces ne se croisent (ou ne s'hybrident) donc que très rarement dans la nature [9, 13]. Elles se distinguent aussi très fortement sur le plan génétique [14, 17]. En raison de toutes ces différences, le Grunder et le Hägling doivent être considérés comme des espèces à part entière. Elles sont le résultat d'un processus de spéciation écologique qui s'est probablement déroulé dans le complexe lac de Zurich/lac de Walenstadt juste après sa formation.

Une grande diversité d'espèces dans le lac de Thoune

Le complexe formé par les lacs de Brienz et de Thoune dans l'Oberland bernois présente un très grand nombre d'espèces de corégones. Aucun autre lac ou complexe lacustre suisse n'en compte davantage. Le lac de Thoune en a, à ce jour, révélé six et le complexe avec le lac de Brienz en totalise sept. Cette diversité témoigne d'une bonne préservation de la biodiversité d'origine chez les corégones, ce qui n'a pas d'équivalent sur Terre. En effet, il n'existe nulle part ailleurs dans le monde d'endroit présentant une telle concentration d'espèces dans aussi peu d'espace. En Russie, le lac Ladoga totalise certes au moins sept espèces sympatriques connues de corégones [24] et celui d'Onega en compte même probablement neuf [25], mais, avec leurs superficies respec-

tives de 9900 et de 17 700 km², ces lacs sont deux cents fois plus grands que le lac de Thoune qui n'occupe que 48 km². Les espèces des lacs de Thoune et de Brienz se distinguent les unes des autres par de nombreux caractères comme la taille, le nombre et la longueur des branchiospines, la profondeur et la période de reproduction, etc. et se différencient sur le plan génétique [3, 26]. On observe alors une corrélation entre la distance génétique entre deux espèces et leur différence au niveau du nombre de branchiospines et de la profondeur à laquelle elles fraient [26]. Le lieu et la profondeur de capture hors de la période de frai jouent en revanche un rôle mineur pour la différenciation entre les espèces [26].

ÉVOLUTION PARALLÈLE D'ESPÈCES SIMILAIRES

La spéciation écologique a fait émerger dans chaque grand lac ou complexe lacustre de Suisse plusieurs espèces de corégones adaptées à différentes niches écologiques. Des espèces d'aspect similaire sont alors apparues dans différents lacs où elles ont colonisé le même type de niches. Ainsi, le Balchen des lacs de Walenstadt et de Zurich (*C. duplex*) ressemble beaucoup à la Palée des lacs de Neuchâtel et de Biel (*C. palaea*) et au Balchen des lacs de Thoune et de Brienz (*C. alpinus*). L'Albeli du lac des Quatre-Cantons (*C. muelleri*) ressemble quant à lui à l'Hägling du lac de Walenstadt (*C. heglingus*) et au Brienzlig du lac de Brienz (*C. albellus*).

Ces ressemblances expliquent aussi les confusions des anciennes études qui

traitaient souvent les espèces d'aspect similaire de lacs différents comme une seule et même espèce [27]. Les études génétiques montrent aujourd'hui très nettement que ces espèces de même aspect ont émergé indépendamment les unes des autres du fait de processus de spéciation qui se sont déroulés en parallèle dans les différents systèmes lacustres [15].

UNE EXTINCTION MASSIVE APRÈS DES MODIFICATIONS DE L'ENVIRONNEMENT

Une part considérable des espèces de corégones autrefois présentes en Suisse ont disparu au cours des 150 dernières années [28]. Un tiers de cette diversité originelle (fig. 1) a été perdue [28]. Le degré d'extinction par lac est corrélé à l'intensité de l'eutrophisation subie par le milieu. Ces apports excessifs de nutriments, qui ont particulièrement marqué la deuxième moitié du XX^e siècle, ont en effet causé une déperdition d'oxygène au fond des lacs et à la surface des sédiments. Ce manque d'oxygène était, et le reste dans certains lacs, particulièrement prononcé en été et à l'automne. Il a ainsi induit dans plusieurs lacs la disparition d'espèces se reproduisant près du fond à cette période. On déplore ainsi notamment l'extinction du Kilch (*C. gutturosus*) du lac de Constance et de l'Albock du lac de Zoug (*C. obliterus*), qui frayaient en profondeur de la fin de l'été à l'automne, ainsi que de l'Albeli du lac de Zoug (*C. zugensis*), qui frayait en eau profonde de l'automne au début de l'hiver [9, 27, 29]. On pensait que l'Edelfisch (*C. nobilis*) du lac des Quatre-Cantons, qui frayait en été, avait subi le même sort: or, après avoir été considérée comme éteinte pendant plusieurs décennies, l'espèce a été redécouverte au début des années 2000 [30]. Les lacs ayant toujours subi des apports de nutriments très limités, comme ceux des Quatre-Cantons, de Brienz et de Thoune, ont ainsi conservé toutes les espèces de corégones qui y ont été décrites par le passé [3, 31]. Dans certains lacs, toutefois, d'autres facteurs ont contribué à une extinction des espèces. Ainsi, la Gravenche (*C. hiemalis*) et la Féra (*C. fera*) qui vivaient autrefois dans le Léman, en ont disparu avant que le phénomène d'eutrophisation n'atteigne son maximum. Les causes exactes n'ont pas encore pu être déterminées. Les corégones qui peuplent aujourd'hui le Léman proviennent d'alevinages de Palée (*C. palaea*) à partir du lac de Neuchâtel [15, 32].

QU'EST-CE QU'UNE ESPÈCE ?

La spéciation s'effectue en général graduellement. Les nouvelles espèces émergent peu à peu à mesure que les populations se différencient de l'espèce ancestrale. Ce processus s'accompagne d'une raréfaction des accouplements entre individus de deux populations différentes, qui s'intensifie jusqu'à donner naissance à deux espèces génétiquement distinctes et isolées sur le plan reproducteur (fig. 6). Ces deux critères correspondent à la définition biologique de l'espèce.

LE CONCEPT BILOGIQUE DE L'ESPÈCE

L'espèce est, en biologie, l'unité de base de la systématique. Chaque espèce biologique est le résultat d'un phénomène de spéciation. En raison du caractère graduel de ce processus, il est impossible de donner une définition universelle de la notion d'espèce qui convienne à toutes les situations et réponde de la même manière à tous les critères théoriques et pratiques des différentes disciplines de la biologie [20]. En pratique, les scientifiques se réfèrent donc selon leur discipline à des définitions légèrement différentes de l'espèce, qui peuvent parfois conduire à des classifications différentes. La plupart des scientifiques appliquent le concept biologique de l'espèce [21] dans lequel une espèce est ainsi définie [22]: «*Une espèce est un groupe d'individus et de populations naturelles entretenant librement des échanges de gènes, ou susceptibles d'en entretenir s'ils ou elles se trouvaient sur un même territoire. Des individus ou populations appartiennent à des espèces différentes si, dans la nature, ils n'échangent habituellement pas librement de matériel génétique bien qu'ils vivent sur un même territoire et qu'aucune barrière géographique n'empêche donc le flux génique (il existe donc un isolement reproducteur indépendant de la géographie).*»

Les mécanismes conduisant à cet isolement reproducteur partiel ou total sont multiples. Ils entraînent cependant tous une interruption partielle ou totale du flux génique entre les populations, préalable indispensable à l'émergence de différences génétiques entre les espèces. Cela permet aux différentes espèces de s'adapter à différentes conditions environnementales. Mais des différences génétiques peuvent également apparaître au sein même d'une espèce, lorsque deux populations se trouvent isolées géographiquement. Avec le temps, ces populations géographiques peuvent donner naissance à des espèces indépendantes.

Dans le cas des corégones, la situation est souvent sans équivoque puisque plusieurs espèces sont présentes dans un même lac. Si plusieurs populations vivent dans un même lac mais présentent des différences génétiques sur de nombreux sites de leur génome, autrement dit, si elles sont largement isolées sur le plan reproducteur, il s'agit d'espèces biologiques différentes. Les différences génétiques entre espèces s'accompagnent souvent de différences morphologiques. Mais il peut également arriver que des espèces se distinguent sur le plan génétique sans qu'elles puissent être distinguées à l'œil nu sur le plan morphologique (il s'agit alors d'espèces dites cryptiques). Les analyses génétiques permettent ainsi d'y voir plus clair. Si des examens plus poussés sont ensuite menés, il n'est pas rare qu'ils révèlent des différentes morphologiques ou écologiques passées inaperçues jusqu'alors.

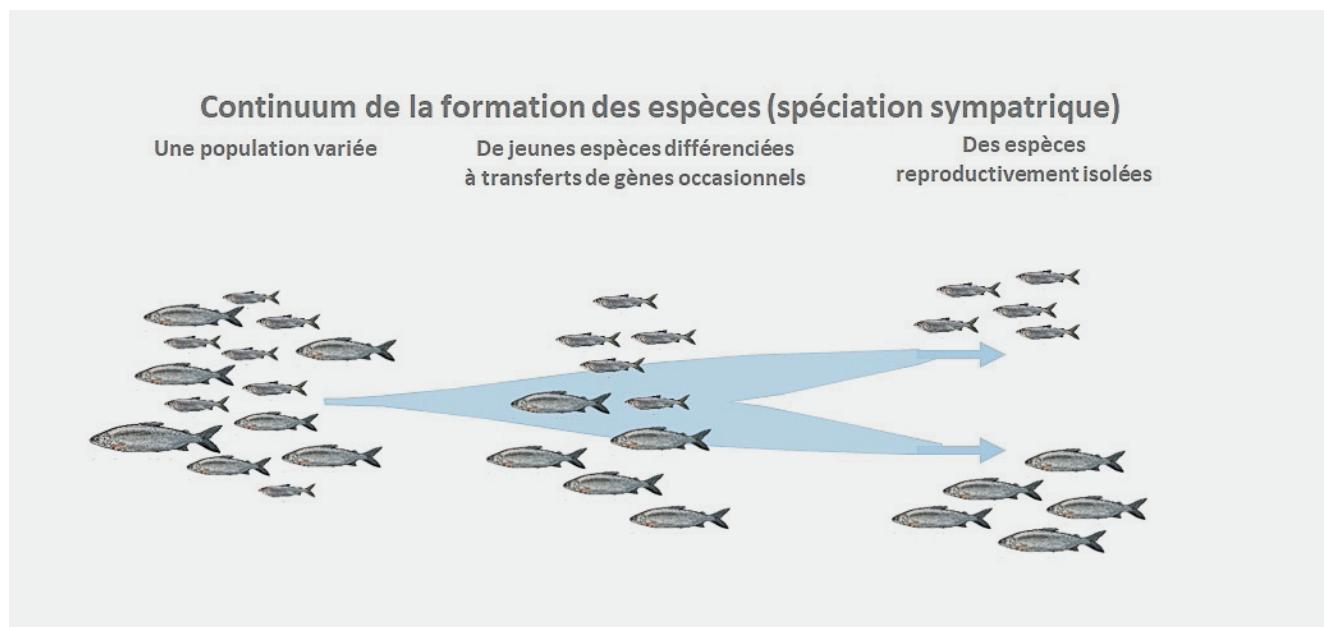


Fig. 6 Représentation schématique du continuum de la spéciation sympatrique (une espèce se scinde en deux espèces ou plus, bien que celles-ci vivent toutes dans un même territoire, un lac, par exemple). (D'après [23], modifié).

Dans le lac de Walenstadt, le Bratfisch (*C. zuerichensis*), a disparu alors que le lac n'a jamais été eutrophe. Là encore, les causes demeurent obscures. Selon l'une

des hypothèses, la correction de la Linth, qui a influencé la limnologie du lac et donc sa faune piscicole, pourrait avoir joué un rôle [9]. En effet, depuis qu'elle

a été détournée, la Linth ne traverse plus la plaine de la Linth pour se jeter dans le lac de Zurich mais déverse directement ses eaux troubles chargées en farine

glaciaire dans le lac de Walenstadt. Les eaux de ce dernier ont ainsi perdu de leur transparence, ce qui peut avoir modifié la production de plancton et donc impacté les poissons.

Dans d'autres lacs, encore, les espèces d'origine, ou du moins une partie d'entre elles, se sont maintenues malgré des conditions environnementales défavorables. Là, les alevinages ont permis de compenser les déficiences de la reproduction naturelle, parfois inefficace jusque dans les zones littorales. C'est en bénéficiant de telles mesures qu'au lac de Zoug, le Zuger Balchen (*C. supersum*), qui fraie en eau peu profonde, est la seule des trois espèces d'origine à avoir survécu.

Il est important de comprendre le mécanisme qui a conduit à l'extinction des espèces. Selon le plus connu, l'extinction d'une espèce se produit lorsque le nombre d'individus baisse progressivement ou subitement et que les populations disparaissent les unes après les autres jusqu'à l'extinction totale. Or les corégones sont touchés par un autre mécanisme, très peu connu jusqu'à récemment, qui peut intervenir lorsque plusieurs espèces d'un même genre sont présentes au même endroit: il s'agit d'une spéciation inversée [33]. L'extinction d'une espèce ne se produit alors pas uniquement en raison de la raréfaction de ses membres mais aussi parce qu'un changement du contexte environnemental a provoqué une modification des forces évolutives à l'origine de l'émergence de l'espèce. Si les forces évolutives qui ont conduit à la spéciation écologique s'affaiblissent voire s'inversent, les échanges géniques entre les espèces peuvent s'intensifier, ce qui conduit à une perte de différenciation interspécifique. Si par exemple la sélection naturelle a induit une spéciation écologique à travers des adaptations aux différentes niches du fond (basses températures toute l'année, faible luminosité, nourriture benthique) et de la surface (températures élevées l'été, bonne visibilité, nourriture planctonique abondante), et que l'eutrophisation prive le fond d'oxygène et de nourriture, les individus de l'espèce de fond qui remontent à la surface et se croisent avec des individus de l'espèce de surface bénéficient d'un avantage naturel. C'est par ce phénomène que des variants géniques d'espèces disparues peuvent être détectés chez les espèces survivantes, comme c'est le cas au lac de Constance [34, 35]. Ainsi, le Kilch (*C. gutturosus*) a bel et

bien disparu du lac mais une partie de ses gènes sont encore détectables dans le génome des espèces de corégones encore présentes.

TAXONOMIE DES CORÉGONES – HIER ET AUJOURD'HUI

La grande diversité des espèces de corégones et la difficulté, pour certaines, de les reconnaître et de les décrire avec certitude, ont fait en sorte que leur systématique (c'est-à-dire leur classification) a été maintes fois remaniée au cours du temps. Les premiers travaux sur la taxonomie des corégones à être parvenus jusqu'à nous sont ceux de *Beloni* [36] qui, en 1554, n'en décrivait qu'une seule espèce en Suisse, à savoir le *Lavaretus*. En 1563, *Konrad Gessner* distinguait, quant à lui, six espèces de corégones [37]. Malgré les débats sur la reconnaissance des différentes espèces, il existait déjà à cette époque des dénominations locales spécifiques pour les corégones d'aspects différents. Les travaux de *Fatio* (1855 ; 1890) puis de *Steinmann* (1950) livrent un bon aperçu de l'évolution de la systématique des corégones [9, 27, 29]. *Fatio* (1890) a, le premier, procédé à son remaniement complet. *Steinmann* (1950) s'est ensuite basé sur la classification de *Fatio* (1890) mais l'a utilisée d'une manière peu conforme aux connaissances taxonomiques actuelles (ni, d'ailleurs, à celles de son temps). Il ne reconnaissait ainsi qu'une seule espèce (*C. lavaretus*) et répartissait la diversité des corégones en éotypes identifiés au sein de catégories définies sur des bases géographiques. La plupart des éotypes décrits par *Steinmann* s'observent dans plusieurs lacs mais le naturaliste précise que, s'ils se ressemblent physiquement, ils se sont développés indépendamment les uns des autres. Dans la première révision moderne de la taxonomie des corégones publiée par *Kottelat* en 1997 [38], la majeure partie de ces éotypes sont reconnus en tant qu'espèces. Cette révision se base sur le concept biologique de l'espèce mais ne repose pas sur des examens morphologiques poussés. La révision la plus récente de la taxonomie des corégones de Suisse a été livrée par *Selz et al.* (2020) et *Selz et Seehausen* (2023), qui ont étudié les corégones des lacs de Thoune, de Brienz, des Quatre-Cantons, d'Alpnach, de Sarnen, de Zoug et de Semspach et ont également décrit de nouvelles espèces qui n'avaient jamais été identifiées auparavant.

Les dernières analyses génétiques [39] montrent que la classification de *Kottelat* (1997) était globalement juste. Il lui manquait toutefois plusieurs espèces que l'échantillonnage systématique des lacs et les études génétiques et morphologiques ont permis d'identifier dans les populations actuelles ou, pour les espèces disparues, dans les collections [3, 31]. Tous ces nouveaux éléments sont exposés dans les chapitres du rapport sur les corégones suisses consacrés aux différents lacs [7]. Même si toutes les questions relatives à la systématique des corégones ne sont pas encore résolues, les bases scientifiques nécessaires à l'identification des espèces ont été considérablement améliorées. À partir des connaissances actuelles, il est possible d'émettre des recommandations générales et de proposer des mesures concrètes pour la protection des espèces et la gestion halieutique durable des corégones.

CONSERVATION DES ESPÈCES ET GESTION HALIEUTIQUE

Les différentes espèces de corégones jouent un rôle important dans tous les lacs suisses aussi bien pour la pêche professionnelle que pour la pêche de loisir. La conservation et la gestion halieutique des espèces de poissons et d'écrevisses sont réglementées par la Loi fédérale sur la pêche (LFP; RS 923.0) et son ordonnance (OLFP; RS 923.01). La LFP vise à préserver ou à accroître la diversité naturelle et l'abondance des espèces indigènes de poissons, à protéger, à améliorer ou, si possible, à reconstituer leurs biotopes, à protéger les espèces et les races menacées et à assurer l'exploitation à long terme des peuplements de poissons (art. 1 LFP). Une gestion halieutique durable suppose de répondre du mieux possible aux exigences d'aujourd'hui sans hypothéquer sur la capacité des générations futures à répondre à leurs propres besoins. Il importe donc de prendre en compte de manière équitable les aspects socio-économiques et écologiques et de peser les intérêts avec un soin particulier [40]. Cela signifie concrètement qu'il est possible d'exploiter les différentes espèces de corégones d'un lac pour la pêche tant que leurs populations restent stables à long terme et tant que la protection des espèces et populations locales menacées est assurée.

Pour l'élaboration du rapport sur les corégones de Suisse [7], les connaissances

actuelles sur la répartition et l'écologie de toutes les espèces de corégones du pays ont été compilées et les éventuelles lacunes identifiées. D'autre part, des recommandations concernant des mesures et études souhaitables pour une gestion halieutique durable des diverses espèces de corégones ont été élaborées sous le prisme de la conservation des espèces et exposées dans les chapitres spécifiques à chaque lac.

Les pages qui suivent présentent les points les plus importants sous la forme de recommandations générales. À noter que certaines de ces recommandations peuvent être en désaccord avec certains intérêts à court terme de la pêche. Nous tenons donc à préciser que les mesures proposées ont pour préoccupation première la préservation de la diversité des corégones ainsi que des mécanismes écologiques et évolutifs nécessaires à cette diversité. Il appartient maintenant aux autorités cantonales et fédérales d'évaluer la compatibilité de l'exploitation halieutique et de la protection des espèces pour chaque espèce et pour chaque lac. Mais nous tenons à rappeler que l'application de nos recommandations permet d'assurer la durabilité de la pêche à long terme.

MONITORING

Dans une partie des lacs suisses, les populations de corégones exploitées pour la pêche font déjà l'objet de suivis réguliers. C'est sur les résultats de cette surveillance que s'appuie la réglementation des captures. Par exemple, la croissance et l'âge des corégones sont suivis pour estimer si la taille minimale de capture ou la dimension des mailles des filets conviennent ou doivent éventuellement être modifiées. Pour préserver la biodiversité des corégones et pouvoir exploiter longtemps cette ressource halieutique, en assurant donc une plus grande stabilité des rendements, il faut que les différentes espèces soient étudiées séparément afin que la réglementation soit adaptée à leur diversité. Jusqu'à présent, la surveillance de la biodiversité n'était pas le but de ces monitorings, comme en atteste le fait qu'ils n'enregistrent en général que les captures régulières de la pêche professionnelle ou ne portent que sur les espèces de corégones exploitées pour la pêche et ce, de façon globale sans les distinguer les unes des autres. Au vu des nouveaux résultats sur la biodiversité des corégones, il apparaît donc que les mo-

nitorings doivent être améliorés dans de nombreux lacs. Le détail de ces améliorations doit cependant être défini au cas par cas pour chaque lac.

ALEVINAGES

Les lacs suisses sont, à de rares exceptions près, le lieu de mesures de rempoissonnement avec au moins une espèce de corégone. Des corégones matures sont alors capturés pendant la fraie pour prélever des œufs et de la laitance qui sont ensuite mélangés artificiellement afin d'obtenir des œufs fécondés qui seront incubés en écloserie. Les larves sont ensuite déversées dans le lac.

La pertinence des alevinages doit être évaluée en fonction des objectifs de conservation des espèces. Dans les lacs suffisamment bien alimentés en oxygène au niveau des frayères, la reproduction naturelle est en général satisfaisante pour toutes les espèces de corégones [41] (fig. 7). Il convient, dans ces lacs, de s'interroger sur le bien-fondé d'une reproduction artificielle suivie d'alevinage du point de vue de la conservation des espèces et de se demander si l'alevinage doit absolument être réalisé étant donné ses effets négatifs potentiels sur la biodiversité [3, 42, 43]. L'un des problèmes liés à cette pratique est dû à la difficulté, lors de la pêche des géniteurs, de distinguer les individus d'espèces différentes, ce qui entraîne des croisements involontaires lors de la fécondation en écloserie. Qui plus est, la fécondation artificielle contourne le choix du partenaire et peut donc entraîner une sélection artificielle et un ef-

fet de domestication dans la pisciculture (c'est-à-dire une modification des caractéristiques génétiques et comportementales due aux pratiques d'élevage). Tous ces phénomènes affaiblissent les populations naturelles des différentes espèces de corégones et peuvent donc menacer la biodiversité [43-45].

Sur le plan halieutique, il convient d'autre part de noter qu'un rempoissonnement en trop grande densité peut s'avérer néfaste pour l'exploitation, en particulier dans les lacs dont les corégones proviennent en premier lieu d'alevinages. Plusieurs études menées sur les corégones [43, 46, 47] montrent qu'une trop forte intensité de rempoissonnement affecte la croissance en exacerbant la compétition intraspécifique pour les ressources alimentaires et peut donc compromettre une exploitation durable des ressources halieutiques. Dans ces lacs, la quantité de poissons déversés doit donc être déterminée en fonction de la capacité de rendement du lac. Si les pratiques de rempoissonnement sont maintenues, il est primordial de veiller à ce que leurs impacts soient aussi faibles que possible et à contrôler leur efficacité.

ÉCOLOGIE DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE CORÉGONES

Les connaissances sur les exigences écologiques des différentes espèces sont encore en partie lacunaires. Ce problème concerne tout particulièrement les corégones des lacs riches en espèces et sur lesquels les études disponibles sont déjà anciennes. Ces études ne peuvent souvent



Fig. 7 Un couple de corégones (*C. lavaretus*) frayant près des rives du lac d'Aiguebelette, en France.

(© Alamy)

être reprises en l'état dans la mesure où elles se fondent sur une identification erronée ou incertaine des espèces. Pour pouvoir, à l'avenir, préserver la biodiversité exceptionnelle des corégones et l'exploiter de façon durable pour la pêche, il est indispensable de pouvoir se baser sur des connaissances scientifiques solides. Il est donc important d'étudier de façon ciblée les caractéristiques écologiques des différentes espèces (habitat et période de reproduction, alimentation, croissance, etc.) et leurs modifications (report de la période de frai, altérations de la croissance, etc.) sous l'effet de facteurs tels que le dérèglement climatique, l'augmentation de la turbidité de l'eau, la gestion halieutique ou les espèces invasives comme la moule quagga.

ÉTAT LIMNOLOGIQUE DES LACS

L'eutrophisation des lacs dans la deuxième moitié du XX^e siècle a, par effet de ricochet, entraîné une disparition totale ou partielle d'espèces endémiques dans beaucoup de lacs [28]. Aujourd'hui, grâce aux mesures prises pour améliorer la qualité des eaux, la plupart des grands lacs riches en espèces ont retrouvé un état naturellement pauvre en nutriments qui permet la survie de toutes les espèces de corégones qu'ils abritent. Toutefois, malgré une baisse notable de leurs concentrations en nutriments par rapport aux années d'eutrophisation maximale, certains lacs du Plateau présentent encore des valeurs trop élevées, responsables de la persistance d'un manque d'oxygène en profondeur et au niveau des frayères [48]. Dans ces lacs, les efforts doivent être poursuivis pour améliorer la qualité de l'eau afin de restaurer des conditions permettant la reproduction naturelle des corégones.

Il apparaît, d'autre part, que beaucoup de lacs suisses ont bénéficié d'une baisse beaucoup plus importante des rejets de phosphore que des rejets d'azote. Un rapport très récent qui compile les connaissances actuelles sur le sujet révèle que la modification du rapport azote/phosphore qui résulte directement de l'évolution différente des rejets pourrait avoir un impact sur la structure du réseau trophique dans les lacs suisses [49]. Toutefois, les conséquences exactes sur les différents niveaux du réseau n'ont pas encore été totalement étudiées.

Qui plus est, le dérèglement climatique et d'autres types de rejets comme ceux de micropolluants peuvent également

contribuer à modifier la limnologie des lacs d'une manière susceptible de menacer certaines espèces de corégones. Ces nouveaux risques doivent être étudiés plus en détail.

INFLUENCE DES PROCESSUS ÉVOLUTIFS SUR LA CROISSANCE DES CORÉGONES

Ces dernières années, une baisse de croissance a été constatée chez certaines espèces de corégones dans différents lacs [47, 50, 51]. Alors qu'une relation a pu être établie entre la réoligotrophisation d'un lac – et donc la modification de la disponibilité en ressources alimentaires –, la taille des populations des différentes espèces et la croissance [52], le fait que les processus évolutifs pouvaient, eux aussi, avoir contribué à une baisse de croissance a été peu pris en compte jusqu'à présent. Étant donné que la croissance est influencée aussi bien par les conditions environnementales que par des facteurs génétiques, le prélèvement systématique des poissons à forte croissance par la pêche peut induire, à moyen et à long terme, une baisse de la croissance dans la population concernée.

Cette évolution induite par la pêche, bien connue en milieu marin, a encore été peu étudiée chez les corégones [53]. En Suisse, les études de corrélation menées jusqu'à présent dans le lac de Constance [54] et le lac de Joux [55] indiquent que ces effets évolutifs induits par la pêche pourraient jouer un rôle non négligeable. Ce risque concerne tous les lacs et espèces de corégones connaissant une forte pression de pêche. Pour mieux comprendre ce facteur, des études doivent être menées à titre d'exemple dans les lacs pour lesquels de nombreuses données sont disponibles.

CONCLUSIONS

La biodiversité des corégones des grands lacs suisses, qui s'est développée au cours des quelque 15 000 dernières années, est unique en son genre. Les corégones constituent la plus forte biomasse de poissons dans tous les habitats des grands lacs, à l'exception des zones littorales peu profondes, et leur biodiversité joue donc un rôle central dans ces écosystèmes. Cette biomasse abondante et diversifiée a, de toujours, constitué une ressource alimentaire locale et durable pour la population humaine. Les études menées ces vingt dernières années sur la biodiversité des corégones nous ont permis de mieux

comprendre comment une telle diversité a pu voir le jour, comment elle se structure sur le plan écologique et génétique et pourquoi de nombreuses espèces ont disparu au cours des 80 dernières années. Leurs résultats montrent qu'il est essentiel de prendre en compte les mécanismes et conditions qui ont conduit à l'émergence de cette biodiversité pour pouvoir préserver les espèces encore présentes et garantir à long terme une exploitation durable de cette ressource halieutique. La protection de la biodiversité et donc de la diversité écologique des corégones au sein des lacs contribue à préserver la capacité naturelle de rendement de ces écosystèmes, et donc les ressources alimentaires qu'elle assure aux sociétés humaines [6].

Les études ont également montré qu'il était nécessaire de revenir sur certains des principes de gestion halieutique appliqués aujourd'hui et de développer de nouvelles approches. Par ailleurs, des lacunes ont été mises en évidence, notamment sur l'écologie de beaucoup d'espèces de corégones, et il est essentiel de les combler pour pouvoir à l'avenir agir sur des bases scientifiques solides face à des écosystèmes lacustres modifiés (par le changement climatique, les espèces invasives, etc.). C'est à cette condition que la biodiversité pourra être préservée durablement et restera exploitable à long terme.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Tschudin, P. et al. (2017): *Endemiten der Schweiz – Methode und Liste 2017*. In *Schlussbericht im Auftrag des Bundesamts für Umwelt (BAFU)*, p. 37
- [2] Alexander, T.; Seehausen, O. (2021): *Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes*. In «*Projet Lac*» synthesis report. Eawag: Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology, p. 282
- [3] Selz, O.M. et al. (2020): *A taxonomic revision of the whitefish of lakes Brienz and Thun, Switzerland, with descriptions of four new species (Teleostei, Coregonidae)*. *Zookeys* (989): 79–162
- [4] Zaugg, B. (2018): *Fauna Helvetica - Pisces - Atlas*. CSCF, p. 240
- [5] OFEV (ed.) (2022): *Liste rouge des poissons et cyclostomes. Espèces menacées en Suisse. État 2022*. Office fédéral de l'environnement (OFEV); info fauna (CSCF), édition actualisée 2022. *L'environnement pratique* n° 2217-F, Berne
- [6] Alexander, T.J.; Vonlanthen, P.; Seehausen, O. (2017): *Does eutrophication-driven evolution change aquatic ecosystems?* *Phil. Trans. R. Soc. B* 372 1-10

- [7] Selz, O.M. et al.: *Die aussergewöhnliche Vielfalt der Schweizer Felchen - Ergebnisse aus 150 Jahren Forschung. Sous-presse (paraît en mars 2025), Eawag/Aquabios sur mandat de l'Office fédéral de l'environnement, Ittigen*
- [8] Hansen, M.M. et al. (2008): *Reproductive isolation, evolutionary distinctiveness and setting conservation priorities: The case of European lake whitefish and the endangered North Sea houting (*Coregonus spp.*)*. *BMC Evolutionary Biology* 8(137): 1-17
- [9] Steinmann, P. (1950): *Monographie der schweizer Koregenen*. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 12+13
- [10] Taylor, E.B. (1999): *Species pairs of north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy, and conservation*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9: 299-324
- [11] Schlüter, D. (2001): *Ecology and the origin of species*. *Trends in Ecology & Evolution*. 16: 372-380
- [12] Rundle, H.D.; Nosil, P. (2005): *Ecological speciation*. *Ecology Letters*. 8: 336-352
- [13] Vonlanthen, P. (2009): *On speciation and its reversal in adaptive radiations - The central European whitefish system*. Inauguraldissertation, Universität Bern, Bern
- [14] Feulner, P.G.D.; Seehausen, O. (2019): *Genomic insights into the vulnerability of sympatric whitefish species flocks*. *Molecular Ecology* 28(3): 1-15
- [15] Hudson, A.G.; Vonlanthen, P.; Seehausen, O. (2011): *Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population*. *Proc. R. Soc. B* 278: 58-66
- [16] Douglas, M.R.; Brunner, P.C.; Bernatchez, L. (1999): *Do asssemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks?* *Molecular Ecology*. 8: 589-603
- [17] Vonlanthen, P. et al. (2008): *Untersuchungen zur Verwandtschaft der Felchen aus dem Zürichsee, dem Walensee und dem Linthkanal*. Eawag, Kastanienbaum
- [18] Roesch, C. et al. (2013): *Experimental evidence for trait utility of gill raker number in adaptive radiation of a north temperate fish*. *Journal of Evolutionary Biology* 26(7): 1578-1587
- [19] Lundsgaard-Hansen, B.; Vonlanthen, P.; Seehausen, O. (2013): *Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (*Coregonus spp.*)*. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 483-498
- [20] Groves, C.P. et al. (2017): *Species definitions and conservation: a review and case studies from African mammals*. *Conservation Genetics*. 18: 1247-1256
- [21] Mayr, E. (1999): *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press
- [22] Mayr, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- [23] Tobler, M. (2023): *A Primer of Evolution - An Introduction to Evolutionary Thought: Theory, Evidence, and Practice*. Open (Access) Textbook
- [24] Hudson, A.G. et al. (2007): *Review: The geography of speciation and adaptive radiation in coregonines*. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 60: 111-146
- [25] Kottelat, M.; Freyhof, J. (2007): *Handbook of European Freshwater Fishes*. Cornol, Switzerland, Publications Kottelat
- [26] Doenz, C. et al. (2018): *Rapid buildup of sympatric species diversity in Alpine whitefish*. *Ecology and Evolution* 8: 9398-9412
- [27] Fatio, V. (1890): *Histoire naturelle des poissons, in Faune des vertébrés de la Suisse*. H. Georg, Editor; Genève et Bale
- [28] Vonlanthen, P. et al. (2012): *Anthropogenic eutrophication drives extinction by speciation reversal in adaptive radiations*. *Nature*. 482: 375-362
- [29] Fatio, V. (1855): *Les corégones de la Suisse (féras diverses) - classification et conditions de frai*. *Recueil Zoologique Suisse* 2: 649-665
- [30] Müller, R. (2005): *The re-discovery of the vanished «Edelfisch» *Coregonus nobilis* Haack, 1882, in Lake Lucerne, Switzerland*. *Advances in Limnology - Biology and Management of Coregonid Fishes* 60: 419-430
- [31] Selz, O.M.; Seehausen, O. (2023): *A taxonomic revision of ten whitefish species from the lakes Lucerne, Sarnen, Sempach and Zug, Switzerland, with descriptions of seven new species (Teleostei, Coregonidae)*. *Zookeys* 1144: 95-169
- [32] Bardel, M. (1956): *La pêche professionnelle des corégones dans les eaux françaises du Lac Léman*. *Bull. Fr. Piscic* 182: 26-36
- [33] Seehausen, O. (2006): *Conservation: Losing Biodiversity by Reverse Speciation*. *Current Biology* 16(9): R334-R337
- [34] Frei, D. et al. (2022): *Genomic variation from an extinct species is retained in the extant radiation following speciation reversal*. *Nature Ecology & Evolution* 6: 461-468
- [35] Frei, D. et al. (2022): *Introgression from extinct species facilitates adaptation to its vacated niche*. *Molecular Ecology* 32(4): 841-853
- [36] Belonius, P. (1554): *La nature et diversité des Poissons*. Paris: De aquatilibus libri duo
- [37] Gessner, K. (1563): *Fischbuch - Das ist ein kurtze, doch vollkom[m]ne beschreybung aller Fischen so in dem Meer vnd süssen wasseren, Seen, Flüssen, oder anderen Bächen jr wonung habend*.
- [38] Kottelat, M. (1997): *European freshwater fishes*. *Biologia* 52: 1-271
- [39] De-Kayne, R. et al. (2022): *Genomic architecture of adaptive radiation and hybridization in Alpine whitefish*. *Nature comm.* 13: 4479
- [40] Conseil fédéral (2022): *Mise en œuvre de l'Agenda 2030 pour le développement durable - Rapport national 2022 de la Suisse*, 60 p.
- [41] Müller, R. (1992): *Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish*. *Hydrobiologia* 243/244: 261-268
- [42] OFEV (2023): *Rempoisonnement en Suisse. Synthèse des suivis d'efficacité*. Office fédéral de l'environnement, Berne. *Connaissance de l'environnement n° 2328*, 36 p.
- [43] Bunnell, D.B. et al. (2024): *How diverse is the toolbox? A review of management actions to conserve or restore coregonines*. *Int. J. Lim.* 60: 5
- [44] Honsey, A.E. et al. (2024): *Impacts of artificial rearing on cisco *Coregonus artedi* morphology, including pugheadedness*. *Canadian Journal of Zoology* 102(7): 586-599
- [45] Anneville, O. et al. (2015): *Impact of Fishing and Stocking Practices on Coregonid Diversity*. *Food and Nutrition Sciences*. 6: 1045-1055
- [46] Wedekind, C. et al. (2022): *Persistent high hatchery recruitment despite advanced reoligotrophication and significant natural spawning in a whitefish*. *Global Ecology and Conservation* 38: e02219
- [47] Vonlanthen, P.; Polli, T. (2022): *Fischereibiologische Untersuchungen Hallwilersee - Felchenmonitoring bis 2021*. Auftraggeber: Departement Bau, Verkehr und Umwelt, Sektion Jagd und Fischerei, Kanton Aargau. Aquabios GmbH: Cordast
- [48] OFEV (2022): *Eaux suisses - état et mesures*. Office fédéral de l'environnement, Berne. *État de l'environnement n° 2207*, 90 p.
- [49] Knapp, D.; Posch, T. (2022): *Veränderung der Stickstoff- zu Phosphor-Verhältnisse in Seen - Mögliche Konsequenzen für die Struktur von Nahrungsnetzen in Schweizer Seen*. Projekt im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt BAFU, Bern. Limnologische Station, Institut für Pflanzen- und Mikrobiologie, Universität Zürich, Kilchberg
- [50] Müller, R.; Bernet, D. (2011): *Die Entwicklung des Brienzsees seit 1999: Zustandsanalyse 2010*. Limnos, Fischereiinspektorat Kanton Bern, Horw
- [51] Kirchhofer, A.; Breitenstein, M.; Vonlanthen, P. (2021): *Monitoring der Felchenfänge der Berufsfischer von Brienzsee, Thunersee und Bielersee 1984-2018*. Auftraggeber: Fischereiinspektorat des Kantons Bern. WFN, p. 50
- [52] Müller, R. et al. (2007): *Bottom-up control of whitefish populations in ultra-oligotrophic Lake Brienz*. *Aquatic Sciences* 69: 271-288
- [53] Dunlop, E.S.; Feiner, Z.S.; Höök, T.O. (2018): *Potential for fisheries-induced evolution in the Laurentian Great Lakes*. *Journal of Great Lakes Research*. 44(4): p. 735-747
- [54] Thomas, G.; Eckmann, R. (2007): *The influence of eutrophication and population biomass on common white fish (*Coregonus lavaretus*) growth – the Lake Constance example revisited*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 402-410
- [55] Nusslé, S.; Bornand, C.N.; Wedekind, C. (2009): *Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate*. *Evolutionary Applications* 2(2): 200-208