



Agrocampus Ouest

Institut supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage

Ecole doctorale Vie, Agro, Santé (VAS)

THESE

Présentée par

Jessica Côte

Et soutenue

Le 11 Décembre 2012

En vue de l'obtention du
DOCTORAT d'Agrocampus Ouest

**Potentiel de réponses adaptatives face à des changements
environnementaux chez les embryons de saumon atlantique**

MEMBRES DU JURY

Patrice David
Dylan Fraser
Yannick Outreman
Simon Blanchet
Guillaume Evanno
Jean-Marc Roussel

Directeur de recherche, CNRS Montpellier / Rapporteur
Professeur assistant, Université Concordia / Rapporteur
Professeur, Agrocampus Ouest / Examineur
Chargé de recherche, CNRS Moulis / Examineur
Chargé de recherche, INRA Rennes / Co-directeur de thèse
Chargé de recherche, INRA Rennes / Directeur de thèse

"C'est une triste chose de songer que la nature parle et que le genre humain n'écoute pas."

Victor Hugo (1802-1885)

Résumé

Cette thèse porte sur les potentiels de réponses adaptives de quatre populations de saumon Atlantique *Salmo salar* en France. Pour chaque population, nous avons étudié l'effet du manque d'oxygène et des variations de température sur des traits d'histoire de vie mesurés au cours du développement embryonnaire. Les quatre populations sont génétiquement différenciées et évoluent dans des environnements hydrologiques, géo-morphologiques et thermiques variés. Des expériences de croisements intra et inter-populations ont été réalisées afin de comparer les performances des descendants F1 élevés en conditions contrôlées. Les croisements intra-populations révèlent une importante plasticité au sein des populations qui présentent une gamme de tolérance importante vis-à-vis de l'oxygène et de la température de l'eau. Des interactions population x environnement et génotype x environnement ont permis de révéler des différences de réponse selon les populations et suggèrent une base génétique à cette plasticité. Une approche comparative Qst-Fst a permis de révéler un effet de la sélection divergente sur l'ensemble des traits étudiés, l'effet de la sélection étant potentiellement variable selon le traitement considéré. Les croisements inter-populations en conditions stressantes mettent en évidence des phénomènes de vigueur hybride (meilleures performances des individus issus des croisements inter-populations) et de dépression de croisement (moins bonnes performances de ces individus) selon les traits mesurés. La dépression de croisement est observée sur plusieurs traits sur l'ensemble du développement embryonnaire, ce qui suggère une adaptation locale des populations impliquées. Finalement, l'étude a été complétée par des croisements inter-spécifiques entre le saumon Atlantique et la truite, *Salmo trutta*, mettant en évidence de meilleures performances des hybrides en conditions stressantes, et suggérant que l'introgession du saumon par la truite pourrait être favorisée dans le cadre du changement climatique.

Mots-clés : Adaptation – Plasticité phénotypique – Interactions génotype x environnement – Stress environnemental - saumon Atlantique

Abstract

This thesis investigates the potential of adaptive responses of four Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in France. For each population, the effects of dissolved oxygen level and water temperature on early life history traits were measured during the embryonic development. The study populations are genetically differentiated and dwell in contrasted hydrological, geo-morphological and thermal environments. Within and between populations crosses were performed to compare responses of F1 offspring reared under controlled conditions. Within-population crosses revealed a high plasticity and tolerance to hypoxia and water temperature of study populations. Observed population x environment and genotype x environment interactions showed that populations differ in their ability to respond to environmental stress, and suggested a genetic basis for phenotypic plasticity. A comparative Qst-Fst approach revealed that divergent selection was probably involved in the phenotypic differentiation of populations studied. We detected effects of both heterosis and outbreeding depression depending on traits when inter-population hybrid embryos were incubated under stressful conditions. The effects of outbreeding depression were predominant over embryonic development, suggesting local adaptation of populations studied. We also investigated the consequences of interspecific hybridization by cross-fertilizing salmon and brown trout *Salmo trutta*. Higher performances of hybrids were recorded under stressful oxygen conditions, suggesting that salmon genetic introgression by trout could be enhanced by on-going changes in riverine habitats at a global scale.

Key-words: Adaptation – Atlantic salmon - Environmental stress – Genotype x Environment interactions - Phenotypic plasticity

Remerciements

Ce travail de thèse n'aurait pas été possible sans l'aide de nombreuses personnes que je tiens à remercier maintenant :

Tout d'abord, je souhaite remercier mes deux directeurs de thèse, Jean-Marc Roussel, et Guillaume Evanno pour leur encadrement au cours de ces trois années de thèse et leur sympathie. Merci pour leur enthousiasme et leurs idées, que ce soit pour la mise en place des manip ou l'analyse des résultats ainsi que pour les nombreuses discussions.

Merci à Jean-Luc Baglinière pour m'avoir accueillie dans le labo ainsi que pour sa sympathie et sa disponibilité.

Je tiens à remercier Patrice David, Dylan Fraser, Simon Blanchet et Yannick Outreman d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Je souhaite également remercier l'ensemble du personnel de l'Unité Expérimentale d'Ecologie et d'Ecotoxicologie sans qui les titanesques expériences entreprises durant ma thèse n'auraient jamais pu se faire, merci pour votre sympathie et votre aide précieuse : Didier Azam, Julien Tremblay, Frederic Marchand, Aymeric Cheyrousse, Gaelle Bertrand, Nicolas Jeannot, Camille Saget, Yohann Guilloux et Pauline Delaunay pour leur aide dans la capture des individus. Merci à Alphonse Quémeneur, Bernard Joseph, Antoine Gallard, Cédric Lacoste, Maïra Coke pour leur aide lors de la réalisation des fécondations in vitro et la gestion des élevages. Merci aussi à Martine Ollitrault pour son travail concernant les analyses physico-chimiques des expériences ainsi que pour les ballades riches en émotions sur le Scorff ! Merci à Richard Delanoë pour son aide lors des séances de captures hivernales des géniteurs ainsi que pour sa bonne humeur.

Je souhaiterais également remercier les différentes personnes m'ayant permis d'obtenir les oeufs et les individus géniteurs nécessaires aux expériences. Merci à Vincent Vauclin (ONEMA), Aurore Baisez (LOGRAMI), Marion Guilloux (LOGRAMI), Patrick Martin (CNSS), Jocelyn Rancon (CNSS), Eyméric Bussy (DREAL Centre), David Barracou (Migradour), Didier Balestin (Migradour), Yannick Moulia (Migradour), Christophe Lousto (Migradour), Pierre Etchécopar (APP Soule), Fabrice Masseboeuf (Fédération de pêche 64), Jean-Yves Moello (Fédération de pêche 56). Merci aussi à l'ensemble de l'équipe de l'UMR ECOBIOP à St-Pée sur Nivelle et en particulier à Frédéric Lange et Jacques Rives.

Un grand merci à Dominique Huteau qui m'a aidée dans les milliers de mesures d'embryons au cours des deux années d'expérience. Dominique, merci pour ta sympathie, ton organisation et ton sens de l'humour qui ont rendu ces expériences plus agréables. Merci aussi à Glenn Surzur pour son aide lors de la capture des individus ainsi que les heures supplémentaires passées avec moi à mettre des œufs dans des plaques !

Merci à Noël Grosset ainsi qu'à l'ensemble du personnel du laboratoire de Microbiologie d'Agrocampus Ouest pour m'avoir aidée et si bien accueillie lors des manips. Noël, merci pour ta disponibilité et les bases en microbiologie que tu m'as apprises. Un grand merci aussi à Anne-Laure pour son aide sur les parties microbiologie et moléculaire de ma thèse, ainsi que pour sa sympathie et sa bonne humeur. Merci à Christian Michel du laboratoire de Jouy en Josas pour son aide sur cette partie de la thèse.

Merci à Luc Madec et Anne-Marie Cortesero pour m'avoir permis de réaliser des enseignements au cours de mes deux premières années de thèse. Merci aussi aux nombreux thésards et post-docs avec lesquels j'ai partagé avec beaucoup de plaisir ces enseignements.

Merci également aux membres de mon comité de pilotage : Manuel Plantegenest, Agnès Bardonnnet, Cédric Tentelier, Marie-Agnès Coutellec, Martin Schlaepfer et ma tutrice, Joan Van Baaren. Un merci tout particulier à Marie-Agnès pour sa sympathie, sa disponibilité et les nombreuses discussions scientifiques enrichissantes tout au long de ces 3 années qui ont largement dépassé le cadre du comité de pilotage et qui m'ont beaucoup apporté.

Merci à tous les collègues de l'UMR ESE que j'ai cotoyés au cours de ces 3 années pour leur accueil et l'ambiance qui règne au sein du laboratoire.

Un grand merci à Gervaise Février et Marie-Thérèse Delaroché, nos deux extraordinaires secrétaires pour leur sympathie et leur disponibilité, ainsi que pour le travail considérable qu'elles réalisent pour l'ensemble du personnel du labo. Merci à Sonia Azam pour son aide informatique au cours d'une partie de ma thèse.

Un grand merci à tous mes collègues de bureau qui ont été nombreux au cours de ces 3 ans et plus particulièrement à Sabrina, François, Anthony et Marc (Marc, je sais que tu auras quelque chose à redire sur le classement des noms, ils sont juste ordonnés par ordre chronologique d'arrivée, ne te vexe pas !). Merci à tous pour votre soutien, votre présence tout au long de cette thèse, les fous-rires, les discussions scientifiques ou pas, les gâteaux,

pains au chocolat, verres et caramels au beurre salé partagés, ainsi que pour tous les bons moments passés avec vous. Un merci particulier à Anthony pour sa présence sur la fin de thèse. D'un point de vue professionnel, merci à Sab pour son travail sur les analyses génétiques ainsi que pour son aide précieuse durant les sessions de capture des individus et d'élevage.

Merci aux autres collègues de l'UMR ESE que j'ai cotoyés quotidiennement pour leur sympathie et les nombreuses discussions: Anne-Laure, les nombreux Guillaume, Jérôme et Arnaud, Yannick, Anne, Sophie, Alpar, Rudy, Dom, Glenn, Valérie, Ludo, Charles, Erwan, Marie- Agnès.....

Merci à mes amis, qu'ils soient rennais ou non, pour les moments de détente nécessaires en parallèle de toute thèse.

Enfin, les remerciements finaux reviennent à mes parents, ainsi qu'à ma sœur, Méryl. Merci pour leur soutien, leur écoute, leur patience et leur respect de mes choix. Merci pour les nombreuses discussions et les conseils toujours avisés!

Publications et communications au cours de la thèse

Publications

- COTE J., ROUSSEL J.M., LE CAM S., BAL G., EVANNO G. 2012. Population differences in response to hypoxic stress in Atlantic salmon, *Journal of evolutionary biology* 25: 2596-2606.
- COTE J., ROUSSEL J.M., LE CAM S., EVANNO G. Adaptive divergence in embryonic thermal plasticity among Atlantic salmon populations, article en preparation.
- COTE J., ROUSSEL J.M., LE CAM S., EVANNO G. Hypoxic stress reveals hybrid vigour and outbreeding depression in Atlantic salmon embryos, article en preparation.

Communications

- COTE J., ROUSSEL J-M., EVANNO G. Adaptation aux changements globaux : le cas des embryons de saumons atlantiques face à un stress hypoxique, Poster Ecologie 2010, Septembre 2010, Montpellier
- COTE J., ROUSSEL J-M., EVANNO G. : Adaptive potential of Atlantic salmon populations to hypoxia during embryo development, Communication orale EMPSEB, Août 2011, Seia, Portugal.
- COTE J., ROUSSEL J-M., EVANNO G.: Adaptive potential of Atlantic salmon populations to hypoxia during embryo development, Poster ESEB, Août 2011, Tuebingen, Allemagne.
- COTE J., ROUSSEL J-M, EVANNO G. : Potentiel adaptatif des populations de saumon atlantique face à un stress hypoxique, Communication orale PPD, Août 2012, Toulouse, France.
- EVANNO G., COTE J., LE CAM S., PERRIER C., ROUSSEL J-M. : Adaptive potential of Atlantic salmon populations to hypoxia during embryo development, ICISB meeting, Juin 2012, Oslo, Norvège.

Divers

- 128 h Enseignement (2 années) : Biostatistique (3ème année de licence) et Ecologie aquatique et terrestre (1^{ère} année de licence)
- Expertise avec Arnaud Auber, doctorant, pour l'entreprise Véolia dans le cadre d'un projet professionnalisant.

Sommaire

Liste des figures	15
Liste des tableaux	19
Chapitre I. Introduction : Changements environnementaux et notion de stress	23
1. Réponses aux stress environnementaux	24
1.1. Modification de l'aire de distribution.	24
1.2. Modification de la phénologie	25
1.3. Modifications morphologiques	26
2. Adaptation à de nouvelles conditions environnementales	28
2.1. « L'adaptation génétique »	28
2.2. La plasticité phénotypique, une autre forme d'adaptation	33
2.3. La plasticité phénotypique adaptative : une base génétique à la plasticité phénotypique	34
3. Hybridation et adaptation à de nouveaux stress environnementaux	36
3.1. L'hybridation inter-spécifique	38
3.2. L'hybridation intra-spécifique	39
4. Les jeunes stades de saumon atlantique, un modèle approprié pour étudier l'adaptation des populations aux stress environnementaux	45
4.1 Aire de distribution.	45
4.2. Cycle de vie	45
4.3. Développement embryonnaire	47
4.4. Le saumon atlantique, une espèce en danger	48
4.5. Stress impactant les jeunes stades de salmonidés	48
5. Objectifs de la thèse.	51
Chapitre II. Méthodes	53
1. Populations étudiées	53
2. Capture des géniteurs	56
3. Fécondations in vitro	58
4. Dispositifs expérimentaux d'incubation des oeufs	61

4.1. Circuit normoxie – hypoxie	61
4.2. Dispositif en micro-plaques 12 puits	61
4.3. Incubation en conditions naturelles : capsules grillagées	61
5. Schémas de croisements quantitatifs	63
5.1. Croisements intra-populations	64
5.2. Croisements inter-populations	65
5.3. Croisements inter-espèces	65
6. Volet pathogène	65
7. Analyses génétiques	66
8. Analyse statistiques	67
Chapitre III. Divergence adaptative de la plasticité thermique au stade embryonnaire entre des populations de saumon atlantique	69
Chapitre IV. Réponses au stress hypoxique de 4 populations de saumons Atlantique ...	87
Chapitre V. Vigueur hybride et dépression de croisement révélées par un stress hypoxique chez des embryons de saumon atlantique.	111
Chapitre VI. De l'inter-populations à l'inter-espèces: Réponses des hybrides truites-saumons à un stress environnemental, l'oxygène.	135
Chapitre VII. Discussion générale	149
1. Forte plasticité phénotypique des populations de saumons en France	150
2. Divergence adaptative entre les populations étudiées	152
3. Variation du potentiel adaptatif entre les populations	154
4. L'adaptation locale et le cas de la population de saumons de l'Allier	156
5. Vigueur hybride et dépression de croisement révélées en conditions stressantes ...	159
6. Vigueur des hybrides saumon-truite en conditions d'hypoxie ?	161
7. Limites de l'étude	162
Chapitre VIII. Conclusion et perspectives	164
Références bibliographiques	167

Liste des figures

- Figure 1** : Modification de la valeur moyenne d'un trait au cours du temps des variations environnementales (d'après la théorie de la sélection naturelle (Charles Darwin 1859)).....27
- Figure 2** : L'hypothèse « Local vs Foreign » tirée de *Kawecki & Ebert 2004*. Le carré blanc représente le génotype local de l'habitat 1 alors que le rond noir représente le génotype local de l'habitat 2.....30
- Figure 3** : L'hypothèse « Home vs Away » tirée de *Kawecki & Ebert 2004*. Le carré blanc représente le génotype local de l'habitat 1 alors que le rond noir représente le génotype local de l'habitat 2.....30
- Figure 4** : Les différents cas de normes de réaction, d'après *Pigliucci (2001)*.....35
- Figure 5** : Les barrières pré et post-zygotiques entre espèces, adapté d'après *Coyne & Orr 2004* et *Johannet (2009)*.....37
- Figure 6** : Aire de répartition du saumon atlantique (Source : J.L Baglinère).....45
- Figure 7** : Représentation schématique du cycle de vie du saumon atlantique (*Salmo salar*) dans le sud de son aire de répartition. La période embryonnaire s'étend de la fécondation jusqu'à l'émergence des graviers au stade alevin. (Source: Guillaume Evanno).....46
- Figure 8** : Développement embryonnaire du saumon atlantique (a : œuf fécondé, b : stade de l'oeillage, c : éclosion de l'embryon, d : stade embryon vésiculé, e : Stade alevin résorbé). (Source: Dominique Ombredane).....46
- Figure 9** : Evolution de la répartition du saumon atlantique en France (a : milieu du XVIIIème siècle, b : Fin du XIXème siècle, c : Fin du XXème siècle), tiré de *Thibault (1994)*.....48
- Figure 10** : Localisation des rivières étudiées (la Nive est indiquée car étudiée dans les chapitres 4 et 5). Les ellipses colorées correspondent à la localisation des groupes génétiques (« clusters ») de populations décrits par *Perrier et al. (2011)*.....54
- Figure 11** : Photographies des quatre cours d'eau étudiés avec de haut en bas : l'Oir (source : U3E), le Scorff, le Saison (Source: http://basaburua.fr/le_saison.php) et la Nive (Source : <http://www.garazibaigorri.com>) et l'Allier (Source : G.Evanno).....57
- Figure 12** : Techniques de capture des saumons : a) Piège sur la rivière de l'Oir, Cerizel ; b) Pêche électrique (Source U3E).....58
- Figure 13** : Technique de fécondation in vitro : a) stripping des femelles, b) stripping des mâles, c) répartition du sperme, d) Fécondation.....58
- Figure 14** : Dispositif expérimental du circuit normoxie-hypoxie : a) Incubateurs après dépôt des œufs, b) Augettes contenant les incubateurs, c) Ensemble du dispositif..... 60

Figure 15 : Micro-plaques utilisées pour incuber les œufs individuellement.....	60
Figure 16 : Capsule grillagée et sites de frayères artificielles.....	62
Figure 17 : Boxplots présentant le taux d'éclosions par type de croisements en conditions naturelles.....	63
Figure 18 : Schéma de croisements du design North Carolina II, tirée de <i>Lynch & Walsh 1998</i>	64
Figure 19 : Schéma des croisements intra-populations réalisés durant les deux années d'expérience.....	64
Figure 20 : Schéma des croisements inter-populations effectués durant la première année d'expérience.....	65
Figure 1 . Localisation of the four study populations and monthly variations (mean \pm se) of water temperature in each river. The dark bars indicate the period of embryonic development of Atlantic salmon.	75
Figure 2 . Temperature reaction norms for survival, incubation time measured length and corrected length ratio of embryos at hatching (means \pm S.E.), for Oir (black solid line), Scorff (dotted line), Saison (dashed line) and Allier (grey solid line). L and H correspond to the two thermal regimes.....	79
Figure 1 . Location of study sites and description of crosses designs for each population and experiment. The life history of progenitors and the number of families generated in each experiment are indicated (G: grilse; MS: multi-sea-winter individual; MP: Mature parr).....	93
Figure 2 . Hypoxia reaction norms for survival, incubation time and length of embryos in four Atlantic salmon populations (means \pm S.E.). Results from Experiment 1 (a, c, e) and Experiment 2 (b, d, f) are presented for Oir (black solid line), Scorff (dotted line), Saison (dashed line) and Allier (grey solid line).....	97
Figure 1 . Hypoxia responses for six life-history traits in WP (Oir (O), Scorff (S), Saison (Sa) and Allier (A)) and BP crosses. White bars and grey bars refer to normoxia and hypoxia, respectively. Black bars reflect hybrid values significantly different from the two parental populations. Values are given as mean \pm S.D and letters (a, b and ab) indicate significant differences between types of cross ($\alpha = 0.05$). Italic characters are used when a BP cross is significantly different from one parental population but marginally from the second one ($0.05 < p\text{-value} < 0.1$).....	122
Figure S1 . Localization of study sites and crosses' design. Number of family is indicated for each population. Number of WP (O, S, N, A) and BP families are also noticed (OS, ON,OA).....	130
Figure S2 . Hypoxia reaction norms for BP crosses and the two parental phenotypes. Results are significant for total survival (%), Length at 900 ADDS (mm) and Incubation time (ADDs).....	131
Figure 1 . Hypoxia reaction norms (means \pm S.E.) for survival at hatching, survival at the end of embryonic development, incubation time at hatching, length at hatching and at the end of	

the embryonic development (900 ADDs). Results are presented for the progenies of pure salmon crosses (black solid line) and trout-salmon hybrids (dotted line).....144

Figure 21. Normes de réactions de la croissance post-éclosion révélant un effet compensatoire non présenté dans le chapitre IV (**Bleu** : Scorff, **Rose** : Scorff, **Jaune** : Saison, **Vert clair** : Allier). *Le taux de croissance est calculé comme la différence entre la taille à la fin du développement et la taille à l'éclosion divisée par le nombre de degrés jours entre la fin du développement et l'éclosion*.....151

Figure 22. Taux de survie de l'œuf au smolt selon la rivière considérée (source : INRA, Jean-Luc Baglinière).....157

Liste des tableaux

Table 1. Tableau présentant l'ensemble des études sur l'effet du stress sur l'expression de la vigueur hybride et de la dépression de croisement. « + » correspond à un effet plus fortement révélé en conditions de stress tandis que « - » correspond à une diminution. « ns » correspond à une absence de résultats significatifs permettant de statuer sur l'effet du stress. « nr » correspond à « non renseigné ».....44

Table 2. Tableau présentant les études portant sur l'effet de la distance génétique sur l'intensité de la dépression de croisement. « ns » correspond à une absence de significativité des résultats.....44

Table 3 : Matrice de différenciation génétique (F_{st}) entre les populations étudiées (toutes les valeurs sont significatives, d'après Perrier et al. 2011).....53

Table 4 : Caractéristiques environnementales des quatre rivières abritant les populations de saumon atlantique étudiées.....55

Table 5. Descriptif des géniteurs impliqués dans les croisements au cours des deux années d'expérience. Les individus en rouge correspondent aux individus uniquement impliqués dans les croisements inter-populations. (C = Castillons, SP = Saumon de printemps, MP = Mâle précoce, F = Femelle, M = Mâle). La taille est indiquée en cm (\pm sd). Tous les individus MP sont des mâles précoces 1+ (1 an en rivière) excepté pour les individus mâles utilisés au cours de la 2^{ème} année d'expérience pour la rivière du Saison qui sont des mâles précoces 0+ (Juvéniles).....59

Table 1. Linear mixed models testing for temperature, population, egg size and interaction (population x temperature) fixed effects on embryonic traits (survival, incubation time and corrected length). A second model was constructed to test for population and egg size effect at each thermal treatment (Low Temperature and High Temperature). Significant p-values are in bold.....79

Table 2. Results of linear mixed models testing temperature and parental fixed effects (sire and dam) and interactions (dam x sire and sire x temperature) on embryonic traits in each study population. Significant p-values are in bold.....81

Table 3. Divergence in quantitative traits (Q_{st}) of Atlantic salmon embryos incubated at high (H) and low (L) temperature. Values for heritability (h^2), additive genetic variance (V_a), between-populations variance (V_{pop}), observed (Obs.) and expected (Exp.) Q_{st} assuming a neutrality hypothesis are displayed. F_{st} overall populations was 0.07 ($p < 0.001$). P-values indicate statistical differences between observed and expected values of $Q_{ST} - F_{st}$ (observed value of F_{st} : 0.07).....81

Table S1. Genetic diversity indices for each population. n is the number of sampled individuals by river, N is the number of alleles, A_R is allelic richness (based on samples of 12 individuals), H_e is the unbiased expected heterozygosity, H_o is the observed heterozygosity, and F_{is} is the inbreeding coefficient (non significant for all the rivers). Bold values represent

values calculated on our samples whereas non bold values correspond to values found by Perrier et al. 2011 on the same rivers.....	85
Table S2: Heritability values for each early life-history trait in both treatments (L: Low; H: High) and for the two experiments. Significant P-values are indicated in bold, 95% Bayesian credible intervals are in brackets.....	85
Table 1. Results of linear mixed models testing the effects of population (Pop.), treatment (Tr.) and their interaction on early <i>S. salar</i> life history traits for both experiments.....	99
Table 2. Linear mixed models testing treatment (Tr.), parental fixed effects and their interactions on early life history traits of Atlantic salmon. For each population, p-values obtained from Experiment 1 (Exp. 1) and Experiment 2 (Exp. 2) are in bold when significant. Degrees of freedom are indicated in brackets; Dam and Dam x Sire effects could not be tested for the Scorff population in Experiment 1 because only one female was used (-). The Allier population was only used in experiment 1.....	101
Table 3. Heritability values for each early life history trait in both treatments (N: normoxia; H: hypoxia) and for the two experiments. Significant p-values are indicated in bold, 95% Bayesian credible intervals are in brackets and the coefficient of genetic variation in italic (Houle 1992).....	103
Table S1. Results of linear mixed models testing population (Pop.) and parental effects on early life history traits of Atlantic salmon and for both treatments and experiments.....	107
Table S2. Additive genetic variance for each population, treatment (N: Normoxia, H: Hypoxia), and early life history trait of Atlantic salmon in both experiments. Bayesian credible intervals are in brackets.....	108
Table S3. Residual variance for each population, treatment (N: normoxia; H: hypoxia) and early life history trait of Atlantic salmon in both experiments. 95% confidence intervals are in brackets.....	109
Table 1. Genetic diversity indices for each population. <i>n</i> is the number of sampled individuals by river, <i>N</i> is the number of alleles, <i>A_R</i> is allelic richness (based on samples of 12 individuals), <i>H_e</i> is the unbiased expected heterozygosity, <i>H_o</i> is the observed heterozygosity, and <i>F_{is}</i> is the inbreeding coefficient (non significant for all the rivers). Bold values represent values calculated on our samples whereas non bold values correspond to values found by Perrier et al. 2011 on the same rivers.....	118
Table 2. Results of linear mixed models testing cross (Cr.), treatment (Tr.) and cross x treatment interaction (Cr. X Tr.) effects by group of crosses on six life-history traits: survival at hatching, incubation time, length at hatching, post-hatching survival and length at 900 DDA of embryos (O: Oir, OS: Oir x Scorff, S: Scorff, ON: Oir x Nive, N: Nive, OA: Oir x Allier, A: Allier). Bold p-values refer to significant values ($\alpha = 0.05$). χ^2 values are indicated in brackets. Degrees of freedom are equal to one for all the factors.....	123
Table S1. Results of linear mixed models testing population effect by treatment and by group of crosses on six life-history traits: survival at hatching, incubation time, length at hatching, post-hatching survival and length of embryos at 900 DDA (df = 1, Tr.: Treatment, N.: Normoxia, H.: Hypoxia; O: Oir, OS: Oir x Scorff, S: Scorff, ON: Oir x Nive, N: Nive, OA: Oir x Allier, A: Allier). Bold p-values refer to significant values ($\alpha = 0.05$). χ^2 values are	

indicated in brackets.....132

Table S2. Summary of results of linear mixed effects models testing between-population F_{st} and Treatment effect between the three hybrids crosses (OS, ON, OA) (Tr.: Treatment) for the six life-history traits. χ^2 values are indicated in brackets.....133

Table 1. Results of linear mixed models testing the effects of cross-type (Cr.), treatment (Tr.) and their interaction on embryos' life history traits for both experiments. Degrees of freedom are equal to 1 for all the variables for both treatments.....142

Table 2. Results of linear mixed models testing cross-type (Cr.) and parental effects on embryos' life history traits for both treatments and experiments.....146

Chapitre I. Introduction: Changements environnementaux et notion de stress

Les stress environnementaux peuvent être définis comme des variations de l'environnement susceptibles d'être défavorables et pouvant entraîner des modifications biochimiques et physiologiques chez les organismes qui y sont soumis. Ils peuvent varier dans le temps et l'espace, et peuvent être d'ordre abiotique ou biotique (Meyers & Bull 2002). Dans le cadre des modifications environnementales actuellement engendrées par l'homme, regroupées sous les termes de « changement global », beaucoup d'organismes semblent exposés à davantage de stress environnementaux.

Le changement global est un concept difficile à définir car il fait référence à plusieurs dimensions. Il recouvre des changements environnementaux incluant des variations climatiques, principalement dus à l'action humaine et initiés dès le début du XXème siècle. Les changements climatiques représentent des modifications du climat directement ou indirectement liées à l'activité humaine (industries, élevage...) qui altèrent la composition de l'atmosphère par l'émission de gaz à effet de serre. Cette augmentation de la concentration de gaz à effet de serre est à l'origine d'une augmentation de la température atmosphérique, d'une fonte des glaciers et des nappes glaciaires polaires ; de l'augmentation du niveau de la mer et de l'acidification des océans, d'une augmentation de l'activité cyclonique ou encore d'une modification de la pluviométrie régionale (IPCC 2007). Bien que les modifications d'ordre climatique puissent résulter d'évènements naturels (notamment au niveau de la variabilité du rayonnement solaire), il a été démontré que le changement global était principalement lié à des activités de nature anthropogénique (IPCC 2007). Outre ces changements climatiques, le terme changement global recouvre également les modifications d'occupation des sols principalement liées à la fragmentation des habitats ainsi que la surexploitation des ressources naturelles (Houghton et al. 1996).

Nombreuses sont les études qui ont mis en évidence l'impact négatif des conséquences du changement climatique sur les écosystèmes terrestres et océaniques (McCarty 2001; Walther et al. 2002; Hyrenbach & Veit 2003; Parmesan & Yohe 2003). En plus du changement du climat, d'autres modifications environnementales locales mais souvent d'ampleur planétaire altèrent les écosystèmes : la fragmentation et la dégradation des habitats, l'apparition de nouveaux polluants, l'introduction d'organismes allochtones et invasifs, et plus généralement la modification des flux biogéochimiques à la surface du globe.

De nombreux travaux ont porté sur les réponses phénotypiques des organismes associées à ces variations environnementales et ont montré l'impact de certains stress liés au changement global (augmentation de la température, pollution, sécheresse, diminution des ressources) sur le comportement ou la physiologie des espèces animales et végétales (Parmesan & Yohe 2003; Badeck et al. 2004; Parmesan 2006).

Comprendre comment les populations peuvent s'adapter à ces nouvelles conditions environnementales est devenu un enjeu primordial en biologie de la conservation.

1. Réponses aux stress environnementaux

Dans un contexte où les changements environnementaux peuvent être rapides, il existe plusieurs réponses possibles pour les espèces incluant un changement de l'aire de distribution, des modifications phénologiques ou même morphologiques.

1.1. Modification de l'aire de distribution

L'aire de distribution d'une espèce correspond à l'ensemble des zones de la planète où les conditions environnementales sont favorables à sa présence. La « fuite » de conditions locales défavorables constitue un moyen efficace pour les organismes mobiles d'éviter un stress environnemental permanent ou temporaire. Les vols d'ajustement fréquemment observés chez certains criquets sont un bon exemple de ce comportement car ils sont déclenchés par l'apparition de conditions locales momentanément défavorables (ressources, température, sécheresse...) (Camuffo & Enzi 1991).

A plus large échelle, étant donnée la rapidité des changements actuels auxquels doivent faire face les organismes, il est attendu que la majorité d'entre eux répondent à ces changements par une modification de leur aire de distribution plutôt que par l'adaptation (Parmesan 2006). Il semblerait que les espèces vont se déplacer vers les zones d'altitude et les pôles, actuellement trop froids pour être favorables (Parmesan et al. 1999; Walther et al. 2002; Parmesan 2006; Thomas 2010).

Ces changements de distribution de plus en plus fréquents mettent en présence des espèces auparavant totalement déconnectées. Dans le cas d'espèces géographiquement éloignées, l'isolement reproducteur est rarement développé (Pfennig & Simovich 2002). Par conséquent, des changements de distribution peuvent conduire à une augmentation de l'hybridation inter-espèces, avec un impact direct sur l'évolution des espèces que ce soit à

l'échelle globale ou plus locale (Parmesan et al. 1999; Parmesan 2006; Garroway et al. 2010). Des études menées chez les poissons ont mis en évidence l'impact des activités anthropiques sur l'hybridation. Par exemple, chez l'alose feinte *Alosa fallax* et la grande alose *Alosa alosa*, il a été montré que la présence de nombreux obstacles liés à l'activité humaine en amont des rivières (barrages...) empêchait l'accès aux zones amont à la grande Alose, entraînant un chevauchement d'habitat plus important entre les deux espèces et une augmentation du taux d'hybridation (Coscia et al. 2010; Jolly et al. 2011). L'introduction d'espèces piscicoles non indigènes par l'homme dans les cours d'eau peut aussi être à l'origine de l'augmentation du taux d'hybridation (Allendorf et al. 2004; Rosenfield et al. 2004; Costedoat et al. 2005).

1.2. Modification de la phénologie

La phénologie se définit comme la succession d'événements biologiques qui ponctuent le cycle de vie d'un organisme animal ou végétal tels que la reproduction, la migration... Dans l'ensemble, la phénologie des organismes animaux ou végétaux semble être fortement modifiée par les changements climatiques actuels, la tendance allant vers un avancement des périodes clés du cycle de vie de l'organisme (Parmesan 2006). Chez les plantes, des changements ont pu être observés notamment sur la période de floraison (Cayan et al. 2001; Menzel 2005; Menzel & Dose 2005) ou la durée de la période de croissance (Keeling et al. 1996; Fabian & Menzel 1999; Menzel & Fabian 1999; Menzel 2000). Concernant les espèces animales, de nombreuses études ont mis en évidence un avancement de la date de ponte et de migration chez différentes espèces d'oiseaux (Crick et al. 1997; Brown et al. 1999; Dunn & Winkler 1999; Huppopp & Huppopp 2003) ou, au contraire, un retard chez d'autres espèces (Gordo et al. 2005). Chez les amphibiens, un avancement de la période de reproduction et de la phénologie du chant, a aussi été observé chez plusieurs espèces (Beebee 1995; Gibbs & Breisch 2001). Un avancement similaire de la date de métamorphose et de la date de premier vol a été mis en évidence chez certains papillons (Roy & Sparks 2000; Forister & Shapiro 2003; Stefanescu et al. 2003; Altermatt 2010). L'impact de la température sur la phénologie des poissons a aussi été documenté (Graham & Harrod 2009). Chez le flet commun, espèce marine, l'effet de la température sur la phénologie de migration a été mis en évidence (Sims et al., 2004), tout comme chez des espèces de poissons d'eau douce (Graham & Harrod, 2009). Une autre étude menée chez l'anguille européenne *Anguilla anguilla* a montré l'influence de la température sur le stade de maturation (Svedang et al. 1996). Chez certains mammifères tels que la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*), le changement climatique est à l'origine d'un raccourcissement de la période d'hibernation (Ozgul et al. 2010).

1.3. Modifications morphologiques

Bien que les études concernant les modifications au niveau de la phénologie ou de l'aire de distribution soient plus nombreuses, des travaux récents tendent à montrer l'impact des changements climatiques sur la condition des organismes. En effet, le changement climatique semble souvent induire une diminution de la taille des organismes, ce qui peut impacter les changements d'aires de distribution mentionnés précédemment (McCauley & Mabry 2011), la capacité de dispersion des organismes étant fortement liée à leur taille (Bowler & Benton 2005; Benard & McCauley 2008). Chez les plantes, cette diminution de taille et ces changements morphologiques peuvent s'expliquer par la diminution de la disponibilité en nutriments et en eau (Sheridan & Bickford 2011). Chez les animaux et en particulier pour les ectothermes, l'explication réside plus au niveau du métabolisme. La règle de Bergman établit une relation négative entre la température ambiante et la taille des individus (Bickford et al. 2011 ; Sheridan & Bickford 2011). Cette règle est toutefois non validée chez différents taxa (Sheridan & Bickford 2011), notamment chez les poissons où il est montré que les perturbations anthropiques peuvent modifier cette relation (Blanchet et al. 2010; Fisher et al. 2010). D'un point de vue évolutif, les organismes de petite taille pourraient être favorisés lors des périodes d'extinction si les ressources alimentaires deviennent limitantes (Sheridan & Bickford 2011). Néanmoins, quelques observations vont à l'encontre de l'hypothèse de diminution de la taille des individus. Ainsi, chez les mammifères dont la période d'hibernation se réduit, la masse corporelle des individus peut au contraire augmenter (Ozgul et al. 2010).

En outre, des changements comportementaux, concernant notamment la reproduction, ont aussi été observés comme, par exemple, chez les oiseaux. (Botero & Rubenstein 2012). Dans cette récente étude, il a été montré que le taux d'infidélité chez plusieurs espèces d'oiseaux monogames vivant en couple variait en fonction de la température et de la pluviométrie. Plus les changements climatiques sont importants, plus le taux de paternité hors couple est élevé. La réponse de ces espèces consiste à augmenter le mélange des gènes engendré par les accouplements hors-couple afin de maximiser les chances d'avoir une descendance adaptée aux nouvelles conditions environnementales.

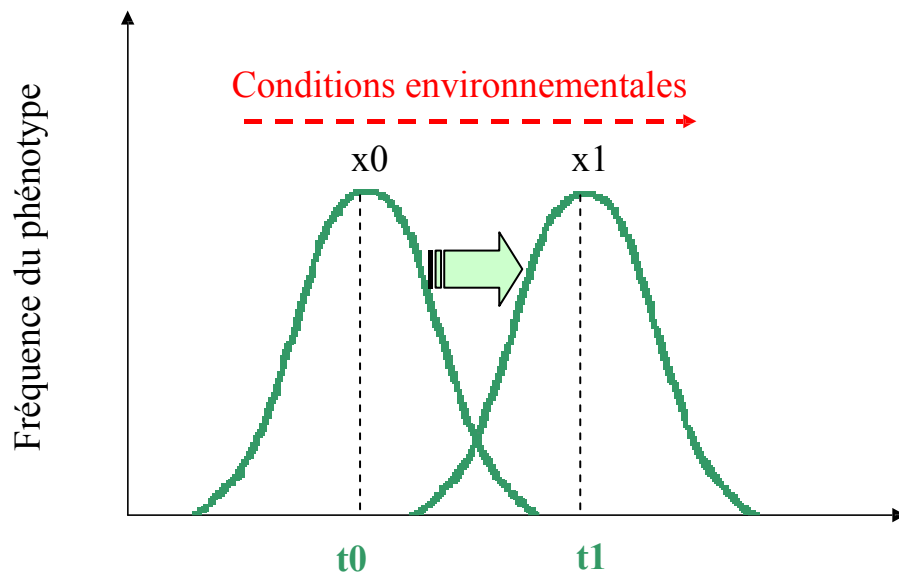


Figure 1. Modification de la valeur moyenne d'un trait au cours du temps et des variations environnementales (d'après la théorie de la sélection naturelle (Charles Darwin 1859)).

2. Adaptation à de nouvelles conditions environnementales

Williams (1966) définit l'adaptation comme « *un changement phénotypique qui apparaît en réponse à un signal environnemental spécifique résultant en une augmentation de la fitness des individus (croissance, survie, reproduction)* ». L'adaptation peut avoir lieu *via* la micro-évolution de traits héritable et / ou la plasticité phénotypique. Bien que présentées séparément, ces deux notions ne sont pas exclusives (Davis & Shaw 2001; Ghalambor et al. 2007).

2.1. « L'adaptation génétique »

2.1.1. Définition de l'héritabilité

Il existe deux types d'évolution : la macro-évolution et la micro-évolution. La macro-évolution est à l'origine de l'apparition de nouveaux groupes taxonomiques. La micro-évolution, quant à elle, concerne l'évolution des fréquences alléliques au sein des populations. L'adaptation génétique a lieu *via* la micro-évolution de traits héritable ; c'est un phénomène inter-générationnel par lequel les génotypes les plus performants seront retenus par la sélection naturelle (Hoffmann & Sgro 2011). La sélection favorise les génotypes les mieux adaptés à certaines conditions d'habitat. Lorsque ces conditions d'habitat changent, le génotype le mieux adapté à l'environnement va lui aussi changer au cours des générations (Figure 1). Pour qu'un trait évolue par sélection naturelle, deux pré-requis doivent être observés : ce trait doit présenter une variance additive génétique non nulle (donc être héritable) et il doit exister une relation positive entre la valeur sélective ou fitness de l'individu et la valeur du trait.

L'héritabilité est donc au cœur de la notion « d'adaptation génétique ». Associée à la sélection, elle constitue un des moteurs à l'origine de la réponse évolutive. L'héritabilité doit être clairement distinguée de celle d'hérédité. L'hérédité est définie comme la transmission des caractères d'un individu à ses descendants par l'intermédiaire de ses gènes. Elle a donc un sens au niveau individuel. L'héritabilité, quant à elle, correspond au ratio de la variance génétique additive (V_a) sur la variance phénotypique totale (V_p). En d'autres termes, c'est l'expression de la part génétique dans la variance d'un caractère au niveau populationnel. La variance phénotypique (V_p) représente la somme de la variance génétique (V_g) (transmise aux générations suivantes) et la variance liée à l'environnement (V_e) (non transmise aux

générations suivantes): $V_p = V_g + V_e$. La variance génétique a trois composantes: la variance additive (V_a), la variance de dominance (V_d) et la variance d'interaction (V_i).

Une héritabilité élevée permet une forte réponse à la sélection. L'héritabilité reflète ainsi le potentiel évolutif et adaptatif d'une population. Ce potentiel peut aussi se mesurer par l'évolvabilité calculée selon la formule de Houle (1992) : $C_v = 100 \sqrt{(\text{variance trait}) / (\text{moyenne du trait})}$.

2.1.2 Héritabilité et conditions stressantes

L'héritabilité peut varier en fonction du trait considéré (Garant et al. 2004) et est spécifique d'une population dans un environnement donné (Charmantier & Garant 2005). Certaines études ont mis en évidence une augmentation significative de la valeur d'héritabilité en conditions stressantes notamment chez les amphibiens (Uller et al. 2002), les oiseaux (Charmantier et al. 2004; Garant et al. 2004; Garant et al. 2005) ou les mammifères (Reale et al. 1999) ; de nombreuses autres études montrent une tendance identique mais non significative (Qvarnstrom 1999; Garant et al. 2003a; Pakkasmaa et al. 2003; Cano et al. 2004; Ernande et al. 2004; Garant et al. 2004; Gomez-Mestre & Tejedo 2004). A l'inverse, il existe des cas où l'héritabilité a tendance à diminuer, mais là encore sans que les différences reportées soient significatives (Coltman et al. 2001; McAdam & Boutin 2003; Pakkasmaa et al. 2003; Cano et al. 2004; Ernande et al. 2004; Garant et al. 2004). Dans ces études, la variance génétique additive semble corrélée positivement à l'héritabilité. Globalement il semble donc que le potentiel adaptatif d'une population soit environnement-dépendant.

2.1.3. L'adaptation locale, un cas particulier de l'adaptation génétique

L'adaptation locale correspond à la situation dans laquelle, dans un habitat donné, le génotype local présente une fitness relative plus élevée que les génotypes provenant d'autres habitats (Williams 1966). Au sens strict du terme, c'est un « processus observé dans les populations d'une même espèce connectées au moins potentiellement, par la migration et les flux de gènes » (Kawecki & Ebert 2004). Il existe trois conditions nécessaires pour que l'adaptation locale se développe : 1- les flux de gènes sont réduits entre populations (faible dispersion) ; 2- les traits considérés sont fortement liés à la fitness, 3- une interaction génotype x environnement (population x environnement) est détectée.

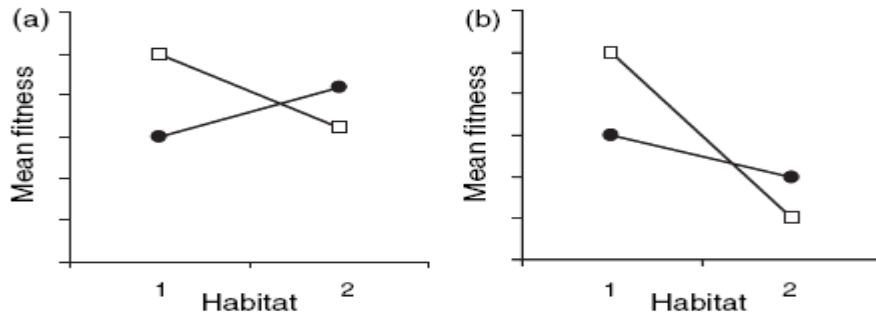


Figure 2 : L'hypothèse « Local vs Foreign » tirée de *Kawecki & Ebert 2004*. Le carré blanc représente le génotype local de l'habitat 1 alors que le rond noir représente le génotype local de l'habitat 2.

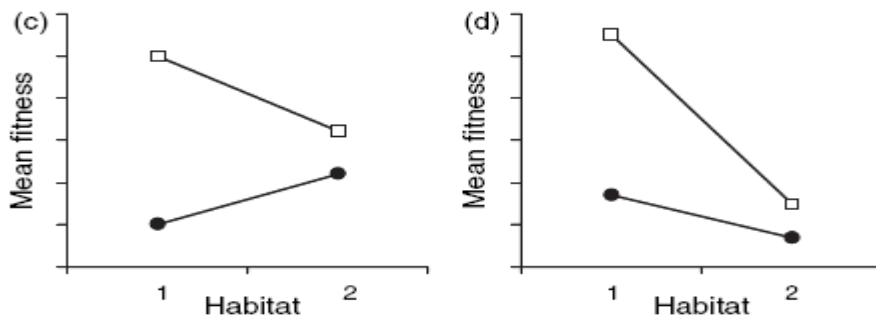


Figure 3 : L'hypothèse « Home vs Away » tirée de *Kawecki & Ebert 2004*. Le carré blanc représente le génotype local de l'habitat 1 alors que le rond noir représente le génotype local de l'habitat 2.

L'interaction génotype x environnement est essentielle dans le processus d'adaptation locale. Une interaction pléiotrope antagoniste, c'est-à-dire pour laquelle les allèles ont des effets opposés sur la fitness dans les différents habitats est la plus importante pour l'adaptation locale (Kawecki & Ebert 2004). Différents facteurs écologiques peuvent favoriser la présence d'adaptation locale : faible flux de gènes entre les populations, forte sélection contre les génotypes adaptés à d'autres habitats... (Kawecki & Ebert, 2004). Parmi ceux-ci, une faible variabilité temporelle au niveau des forces de sélection est importante puisque cette variabilité a tendance à favoriser des phénotypes généralistes (Kisdi 2002). Deux scénarii non exclusifs permettent de représenter la notion d'adaptation locale, le scénario « local vs foreign » et le scénario « home vs away ».

Sous l'hypothèse « local vs foreign », la comparaison des performances se fait entre les génotypes au sein d'un même habitat (Figure 2). Dans les deux cas présentés, le génotype local présente de meilleures performances que le génotype non local dans chacun des habitats, bien que les performances des génotypes soient toutes deux moins bonnes dans l'habitat 2 (Figure 2).

Sous l'hypothèse « home vs away », la comparaison est effectuée entre habitats. Les génotypes 1 et 2 présentent de meilleures performances dans leur habitat local que dans l'autre habitat (Figure 3). Néanmoins, le génotype 1 présente une meilleure fitness que le génotype 2 dans les deux habitats. Cette hypothèse contraste donc avec la définition propre de l'adaptation locale énoncée précédemment qui stipule que la fitness du génotype doit forcément être supérieure, dans son habitat local, à celle d'autres génotypes.

Le scénario « local vs foreign » est donc obligatoire pour parler d'adaptation locale, alors que le scénario « home vs away » ne permet pas à lui seul de statuer sur l'existence d'une telle adaptation. Il existe deux approches pour tester l'adaptation locale : l'approche « *parallel local adaptation* » ou l'approche « *unique local adaptation* » (Kawecki & Ebert 2004).

L'approche « *parallel local adaptation* » comporte un *a priori* sur le facteur environnemental à l'origine de la sélection divergente (en général un facteur de stress) et elle est généralement testée en *common garden experiment*. La méthode *common garden experiment* est un design expérimental en laboratoire ou en milieu semi-naturel qui consiste à placer les individus dans un habitat commun présentant deux modalités pour un ou plusieurs facteurs de stress contrôlés, puis de mesurer et comparer leurs performances dans ces différentes conditions. L'adaptation locale a été mise en évidence chez différents taxons *via* des expériences de

common garden experiment (Dorman et al. 2009; Alberto Ramirez-Valiente et al. 2010; Bassar et al. 2010; Ebeling et al. 2011; Alcantara-Rodriguez et al. 2012; Hangartner et al. 2012; Sherrard & Maherali 2012). Néanmoins, certains effets confondants existent avec cette approche. Tout d'abord, les différences de performances peuvent être liées à une meilleure adaptation aux conditions de laboratoire plus qu'au facteur considéré. De plus, dans les écosystèmes naturels, les différences entre habitats ne sont pas si tranchées et résultent de combinaisons de plusieurs facteurs difficilement réalisables en laboratoire. La méthode en *common garden experiment* est donc un design efficace dans le cas d'habitat très contrastés et stables qui diffèrent par un facteur principal (gradient altitudinal, température...).

L'approche « *unique local adaptation* » ne pose aucun *a priori* sur le facteur environnemental potentiellement à l'origine de la sélection divergente entre les populations. Cette approche peut être testée *via* une transplantation réciproque du génotype 1 dans l'habitat 2 et du génotype 2 dans l'habitat 1, puis en mesurant leurs performances dans ces deux habitats (Kawecki & Ebert 2004). Selon les espèces considérées, la transplantation réciproque se heurte à des contraintes logistiques et réglementaires. Par exemple, chez les espèces aquatiques, le transfert d'individus d'une rivière à l'autre est parfois interdit car pouvant engendrer un transfert de pathogènes. Des expériences de transplantation réciproque ont permis de révéler des phénomènes d'adaptation locale principalement chez les plantes (Waser & Price, 1985 ; Gonzalo-Turpin & Hazard, 2009 ; Leinonen et al., 2011, Latta, 2009 ; Grondahl & Ehlers, 2008 ; Hedderson & Longton, 2008) mais aussi certains animaux tels que la salamandre maculée *Ambystoma maculatum*, (Brady 2012) ou le saumon atlantique, *Salmo salar* (Houde et al. 2011).

2.1.4. Q_{ST} vs F_{ST} : une approche pour tester l'effet de la sélection

L'effet de la sélection naturelle sur des traits quantitatifs peut être évalué par une approche impliquant la comparaison de deux indices de différenciation des populations : Q_{ST} et F_{ST} (Spitze 1993). Q_{ST} mesure la divergence des traits quantitatifs entre populations mesurée en conditions contrôlées et F_{ST} mesure la différenciation basée sur des marqueurs moléculaires neutres (Leinonen et al. 2008; Whitlock 2008). Lorsque $Q_{ST} > F_{ST}$, l'effet de la sélection est supérieur à celui de la dérive génétique, ce qui suggère une sélection divergente entre différents habitats. Dans ce cas, on s'attend à observer une adaptation locale mais cette observation seule ne suffit pas à la démontrer. Des approches complémentaires telles que des transplantations réciproques ou l'étude de la relation entre les conditions environnementales

et les mesures de la sélection sont nécessaires (Whitlock 2008). Si $Q_{ST} = F_{ST}$, les effets des processus neutres et de la sélection sur la différenciation des populations ne peuvent pas être distingués. Enfin, $Q_{ST} < F_{ST}$ suggère un effet de sélection homogénéisante ou stabilisante ayant conduit à la mise en place de phénotypes similaires dans des environnements distincts.

La comparaison $Q_{ST} - F_{ST}$ a été largement documentée chez différents taxa : amphibiens (Palo et al. 2003; Johansson et al. 2007; Knopp et al. 2007; Hangartner et al. 2012) ; invertébrés aquatiques et terrestres (Luttikhuisen et al. 2003; Chapuis et al. 2007; Chapuis et al. 2008; Demont et al. 2008) ; plantes (Badri et al. 2007; Chun et al. 2011; Volis 2011; Frei et al. 2012; Kurt et al. 2012) et poissons (Ostbye et al. 2005; Perry et al. 2005; Jensen et al. 2008; Young et al. 2011; McCairns & Bernatchez 2012; Rogell et al. 2012). Néanmoins, dans l'ensemble de ces travaux, l'effet de variations environnementales sur les valeurs de Q_{ST} n'a pas été testé. De récents travaux chez les amphibiens et les poissons ont mis en évidence une variation des valeurs de Q_{ST} en fonction des conditions environnementales, suggérant que les conditions d'habitat doivent être prises en compte dans l'étude de l'effet de la sélection sur les organismes (Palo et al. 2003; Johansson et al. 2007; Alho et al. 2011; Hangartner et al. 2011). L'approche $Q_{ST} - F_{ST}$ a néanmoins été régulièrement décriée (Pujol et al. 2008), notamment à cause du manque de précision des estimations et de biais éventuels, dans le cas d'étude où le nombre de populations est inférieur à 20 (O'hara & Merila 2005).

2.2. La plasticité phénotypique, une autre forme d'adaptation

2.2.1. Concepts : plasticité et adaptation

La plasticité phénotypique désigne la capacité d'un même génotype à engendrer divers phénotypes selon différentes conditions environnementales (Stearns et al. 1991). Elle permet le maintien des organismes dans un environnement changeant (Richards et al. 2006; Chown et al. 2007; Berg et al. 2010; Davidson et al. 2011), d'où son importance dans la réponse aux changements globaux. Lorsque les changements environnementaux sont rapides, la plasticité phénotypique permet un maintien des populations qui vont ainsi réagir sur une échelle de temps courte et présenter une capacité de tolérance face aux nouvelles conditions environnementales (Ghalambor et al. 2007). Les phénomènes de diapause observés chez de nombreux invertébrés terrestres tels que le balanin de la châtaigne, *curculio elephas*, constituent un bel exemple de plasticité phénotypique : En fonction des conditions environnementales, les individus modulent leur date d'émergence du sol (Debouzie & Menu

1992; Menu 1993; Menu & Debouzie 1993, 1995; Menu et al. 2000). La plasticité phénotypique est, contrairement à l'adaptation génétique, un processus observé à l'échelle d'une génération. La plasticité est généralement représentée par une norme de réaction qui correspond à l'ensemble des phénotypes exprimés par un génotype en fonction des conditions environnementales, c'est-à-dire à la réponse d'un génotype ou d'une population à différents environnements (Woltereck 1909; Stearns 1989).

2.2.2 Normes de réaction

La norme de réaction permet de révéler des interactions génotype x environnement, que ce soit à l'échelle populationnelle ou de la famille. Pigliucci (2001) représente les différents profils possibles pour les normes de réaction de deux génotypes (Figure 4).

Si les normes de réaction de différents génotypes sont parallèles et leurs pentes nulles (cas 1), il n'y a pas d'interaction génotype x environnement et donc pas de plasticité phénotypique. De plus, l'amplitude entre les deux génotypes est la même dans les deux environnements, suggérant que la variation génétique est similaire dans les deux habitats. On peut également observer des phénotypes différents selon l'environnement considéré, malgré une absence d'interaction génotype x environnement (cas 2). Si on observe une interaction génotype x environnement matérialisée par le croisement entre les deux normes de réaction, les deux génotypes peuvent néanmoins, avoir une fitness similaire dans un des environnements (cas 3). Si on observe un inversement du pattern de réponse des génotypes dans les deux environnements, l'interaction génotype x environnement est alors maximale (cas 4). Ce dernier pattern constitue l'un des pré-requis à l'adaptation locale. La pente des normes de réaction permet de déterminer l'intensité de la plasticité phénotypique : des pentes fortes suggèrent une importante plasticité. Les normes de réaction ont été étudiées pour un grand nombre de traits d'histoire de vie incluant des traits comportementaux (Scotti & Foster 2007; Shuster & Arnold 2007; Dingemanse et al. 2009; Dingemanse et al. 2010; Tuomainen & Candolin 2011; Westneat et al. 2011; Carter et al. 2012; Dingemanse et al. 2012a; Dingemanse et al. 2012b).

2.3. La plasticité phénotypique adaptative : une base génétique à la plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique est dite adaptative lorsqu'on observe un changement de phénotype héritable en réponse à un facteur local de sélection induisant une meilleure fitness de

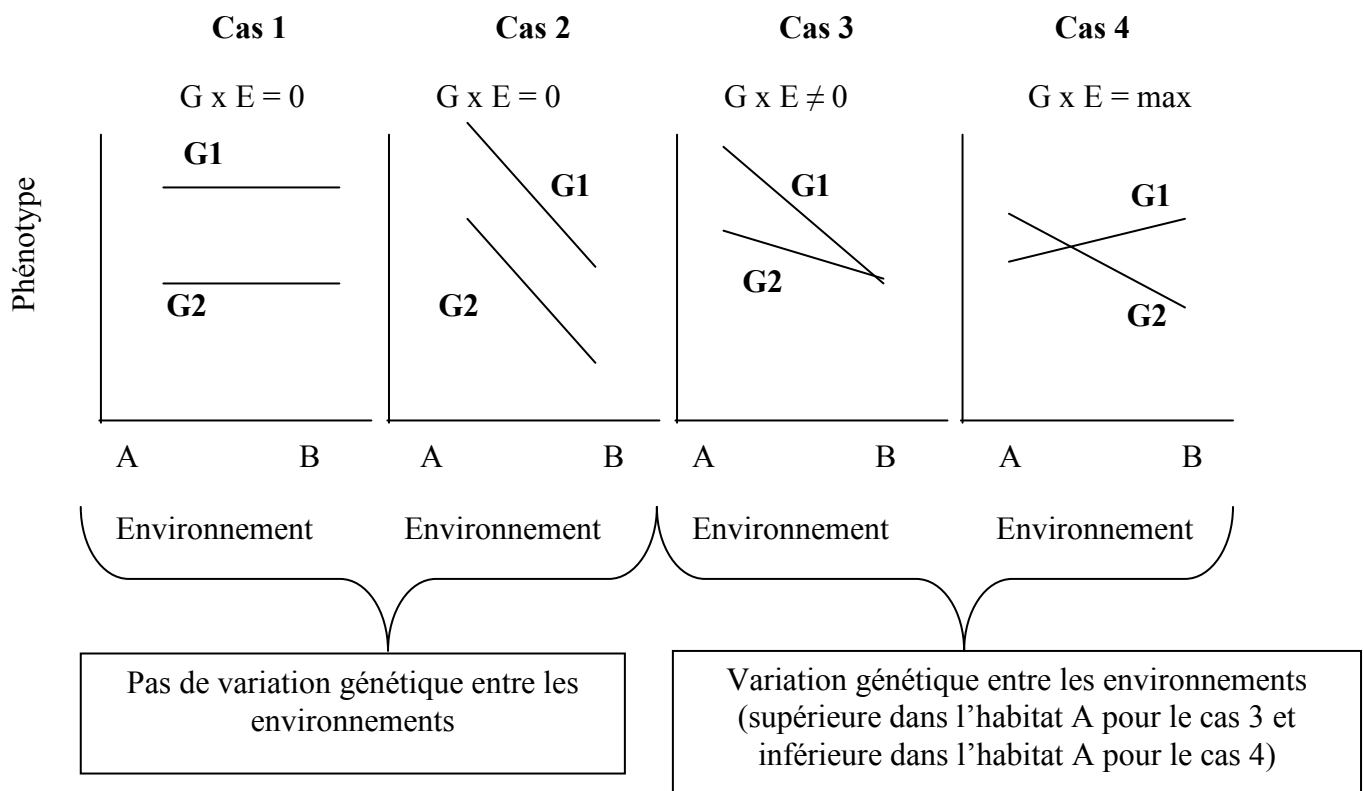


Figure 4 : Les différents cas de normes de réaction, d'après Pigliucci (2001).

l'organisme dans son nouvel environnement. La base génétique de la plasticité phénotypique est à l'origine de plusieurs controverses (Scheiner 1993; Schlichting & Pigliucci 1993). La plasticité peut ainsi être considérée comme un trait ayant une base génétique (donc potentiellement héritable) sur laquelle la sélection naturelle agit (Schlichting 1986; Scheiner & Lyman 1989, 1991). Si des variations de plasticité entre individus induisent des différences de fitness entre eux, et si ces variations sont hérissables alors la plasticité peut évoluer. Des études ont suggéré que la plasticité phénotypique pouvait conduire à une adaptation génétique *via* le maintien des individus dans un nouvel environnement pendant un laps de temps suffisamment long pour permettre l'adaptation génétique à ce nouvel environnement (Pigliucci 2001).

Bien qu'elle soit soumise à controverse, l'existence de gènes de plasticité a été suggérée dans plusieurs études (Beldade et al. 2011). Schlichting & Pigliucci 1993 définissent ces gènes comme « l'ensemble des loci régulateurs qui répondent directement à un stimulus environnemental spécifique déclenchant des changements morphogéniques spécifiques ». Outre les gènes eux-mêmes, des mécanismes d'épigénétique peuvent aussi moduler l'expression de la plasticité phénotypique (Bossdorf et al. 2008). L'importance de la méthylation de l'ADN, des modifications post-traductionnelles ou de certaines hormones dans les variations phénotypiques en fonction des conditions environnementales a été démontrée chez de nombreuses espèces (Gilbert 2005; Moczek & Snell-Rood 2008; Beldade et al. 2011).

3. Hybridation et adaptation à de nouveaux stress environnementaux

Les perturbations liées aux changements globaux peuvent entraîner des changements dans l'aire de distribution des espèces pouvant conduire à une augmentation du taux d'hybridation entre espèces ou populations (Seehausen et al. 2008). D'autres facteurs peuvent favoriser l'hybridation intra ou inter-spécifique, comme la diminution du nombre d'individus reproducteurs au sein d'une population, comme cela a été observé chez le loup gris *Canis lupus* et le coyote, *Canis latrans* (Lehman et al. 1991) ou encore la diminution de la disponibilité alimentaire (Grant & Grant 1993). Si les individus hybrides sont viables et leurs performances meilleures dans les nouvelles conditions d'habitat, ils peuvent se maintenir et engendrer d'importantes conséquences pour l'évolution des espèces et des populations.

La notion d'hybridation est différemment définie selon les auteurs. Ici nous nous appuyerons sur la définition d'Arnold 1992 reprise par Rhymer & Simberloff 1996 qui

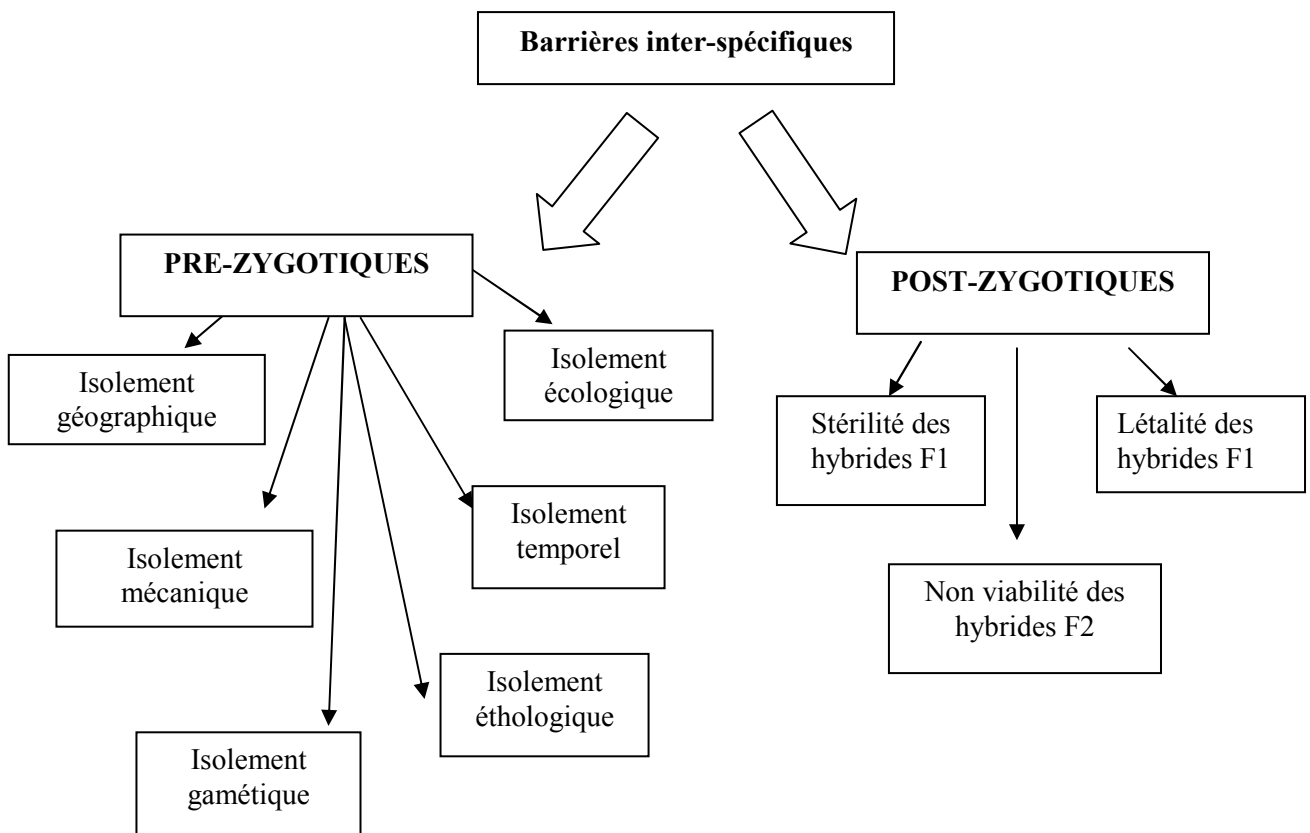


Figure 5 : Les barrières pré et post-zygotiques entre espèces, adapté d’après *Coyne & Orr 2004* et *Johannet (2009)*.

caractérisent l'hybridation comme « le croisement entre individus appartenant à deux populations génétiquement distinctes, quelque soit le taxa considéré ». D'autres auteurs font néanmoins la distinction entre hybridation inter-spécifique et intra-spécifique. Le terme « hybrid » a été restreint à l'hybridation inter-spécifique tandis que les termes « intergrade » ainsi que « cross » et « interbreed » ont été employés pour les croisements entre sous-espèces et populations respectivement (Arnold et al.1991). La notion d'introgession est quant à elle employée lorsque le génome d'une espèce ou d'une population est incorporé dans celui d'une autre espèce (ou population) (Anderson & Hubricht 1938). Cette introgression a lieu lorsque les hybrides F1 ainsi que leurs rétrocroisements avec l'un des deux parents entraînent des descendants viables et fertiles (Rhymer & Simberloff 1996). Dans cette thèse, nous avons abordé l'hybridation inter et intra-spécifique qui impliquent des mécanismes différents.

3.1. L'hybridation inter-spécifique

3.1.1. Concept

En 1942, Mayr définit une espèce comme « une population ou un ensemble de populations dont les individus interféconds engendrent une descendance viable et fertile ». Dans sa définition de l'isolement reproducteur, Dobzhansky (1937) distingue les barrières pré-zygotiques (avant accouplement) des barrières post-zygotiques (après accouplement). L'ensemble de ces barrières sont présentées dans la Figure 5 adaptée d'après Coyne & Orr (2004). Les barrières pré-zygotiques sont d'ordre géographique (différences d'aires de distribution), écologique (différences de niches), temporel (non synchronisme des périodes de reproduction), mécanique (incompatibilité anatomique entre les appareils génitaux), gamétique (incompatibilité entre les gamètes) et éthologique (absence d'attractivité entre les partenaires). Les barrières post-zygotiques regroupent les mécanismes post-fécondation conduisant à la non viabilité et / ou à la stérilité des hybrides F1 et F2.

L'hybridation interspécifique concerne 10 % des espèces animales et 25 % des espèces végétales (Mallet 2005). Elle correspond donc à un phénomène assez fréquemment observé, bien que pendant longtemps considéré comme rare chez les animaux, notamment à cause d'une incapacité à reconnaître les phénotypes hybrides (Arnold 1992; Allendorf et al. 2001). Elle est observée chez de nombreux taxa : reptiles (Capula 1993); mammifères (Goodman et al. 1999; Trigo et al. 2008) ; oiseaux (Pearson & Manuwal 2000; Nishibori et al. 2005) ; amphibiens (Vörös et al. 2005 ; Johanet 2009), poissons (Meldgaard et al. 2007) et de nombreux végétaux dont les brassicacées et les graminées (Elling et al. 2010).

3.1.2. Conséquences évolutives

L'hybridation peut fortement influencer l'évolution des espèces animales (Grant & Grant 1992, Rhymer & Simberloff 1996). Les conséquences négatives de l'hybridation ont été mises en évidence, notamment dans le cas d'espèces rares (Rhymer & Simberloff 1996; Allendorf et al. 2001). L'introgession des gènes d'une autre espèce dans le génome d'une espèce rare peut ainsi avoir des impacts directs sur son évolution en « remplaçant » le génome de l'espèce rare par celui de l'espèce allochtone. L'hybridation de taxons autochtones avec des espèces invasives non indigènes a été démontrée chez de nombreuses espèces animales et végétales (Ryan et al. 2009; Ward et al. 2009; Brannock & Hilbish 2010; Brumfield 2010; Fitzpatrick et al. 2010; Meyerson et al. 2010; Senn et al. 2010; Deepthi et al. 2011). C'est le cas par exemple de l'hybridation entre la grenouille rieuse invasive *Rana ridibunda*, originaire d'Europe de l'Est et importée massivement en France dans un but gastronomique, avec la grenouille verte indigène *Rana lessonae*. L'hybridation entre ces deux espèces produit des hybrides *Rana esculenta* qui sont capables de se reproduire entre eux mais aussi avec les autres espèces de grenouilles vertes. Par un mécanisme connu sous le nom d'hybridogénèse, le génome de *Rana lessonae* présent à moitié dans les gamètes de l'hybride est détruit par le génome de *Rana ridibunda*. Par conséquent, des croisements entre la grenouille verte hybride *Rana esculenta* et la grenouille verte autochtone *Rana Lessonae* permettent le maintien du patrimoine génétique de l'espèce invasive, *Rana ridibunda*, entraînant une invasion du génome de l'espèce allochtone par celui du génome de l'espèce invasive (Schmeller et al. 2005; Schmeller et al. 2007).

A l'inverse, l'hybridation peut aussi constituer une source de diversité utile à l'adaptation à de nouvelles conditions environnementales (Lewontin & Birch 1966). Un transfert d'adaptation d'une espèce à l'autre a ainsi été mis en évidence chez certaines plantes (Arnold & Bennett 1993; Kim & Rieseberg 1999) et chez des moustiques (Wang et al. 2001; Besansky et al. 2003).

3.2. L'hybridation intra-spécifique

3.2.1. Concept

L'hybridation intra-spécifique (ou inter-populations) est fréquemment observée dans la nature en lien avec la dispersion naturelle des individus entre populations. Elle peut aussi être plus fréquente lors de modifications des aires de distribution d'une espèce. L'activité

humaine, *via* le transport d'individus d'un habitat à l'autre, constitue une autre cause des croisements inter-populations dans la nature. Par exemple chez les salmonidés, des réempoissonnements d'une rivière à l'autre ont été souvent pratiqués afin de renforcer les effectifs des populations en déclin. Ainsi, de nombreux cours d'eau français ont été réempoissonnés par des souches écossaises, canadiennes et scandinaves de saumon atlantique (*Salmo salar*) (Baglinière & Dumas 1988 ; Baglinière et al. 1990). Ces opérations de repeuplement ont présenté un succès assez limité, les individus allochtones présentant généralement des performances moins bonnes que les individus locaux (Baglinière et al. 1990). En outre, l'impact des croisements entre individus sauvages et issus d'élevage a été fortement étudié au Canada et en Europe du Nord afin d'évaluer l'impact d'une potentielle « pollution génétique » par des individus échappés de fermes d'élevage (Fraser et al. 2008; Darwish & Hutchings 2009; Fraser et al. 2010a; Fraser et al. 2010b).

Différents facteurs tels que la divergence génétique entre les populations et le stress environnemental peuvent influencer les performances des hybrides inter-populations (Edmands 2007). Plusieurs études ont porté sur l'effet du stress sur l'hybridation intra-spécifique chez les plantes (Pederson, 1968; Einfeldt et al. 2005; Favre & Karrenberg 2011; George et al. 2011; Munaro et al. 2011) mais très peu chez les animaux (Willett 2012). En théorie, l'augmentation de la divergence génétique entre les populations devrait être négativement corrélée avec les performances des hybrides mais peu d'études, principalement chez les plantes, ont testé cette hypothèse (Edmands 1999, 2002; Bailey & McCauley 2006; Edmands 2007). Néanmoins, une étude impliquant des croisements expérimentaux entre des populations canadiennes et écossaises de saumon atlantique fortement différenciées génétiquement (divergence estimée à 60 000 ans) a mis en évidence la non viabilité des individus issus de rétrocroisements entre des hybrides F1 et des saumons canadiens, tandis que les rétrocroisements avec des saumons écossais avaient une viabilité élevée (Cauwelier et al. 2012). Il existe donc des barrières post-zygotiques entre ces populations, semblables à celles observées entre des espèces proches telles que la truite commune, *Salmo trutta*, et le saumon atlantique (Garcia-Vazquez et al. 2004).

Les performances des individus hybrides peuvent être intermédiaires à celles des individus parents, on parle alors d'effets additifs. Les individus hybrides peuvent aussi présenter des performances supérieures à celles des deux parents, il s'agit alors de vigueur hybride ou hétérosis. Enfin, les individus hybrides peuvent présenter des performances inférieures à celles des deux parents, un phénomène décrit comme l'« outbreeding depression » ou dépression de croisement.

3.2.2. Effets additifs

On parle d'effets additifs lorsque le phénotype hybride est intermédiaire à celui des deux parents, par effet de codominance. Peu d'études ont mis en évidence des effets additifs chez des hybrides inter-populations, ce type de résultats étant attendu pour des traits morphologiques tels que la coloration ou la taille (Granath et al. 2004).

3.2.3. Vigueur hybride

La vigueur hybride est caractérisée par une meilleure performance des hybrides en comparaison de celles des deux parents. Elle a été observée dans des populations naturelles chez différents taxa : oiseaux (Marr et al. 2002; Drake 2006) ; plantes (Einfeldt et al. 2005; Busch 2006) ; invertébrés (Edmands 1999; Escobar et al. 2008; Coutellec & Caquet 2011) ; poissons (Meldgaard et al. 2007) et chauve-souris (Rossiter et al. 2001). Dans la plupart des cas, les études se sont intéressées à des croisements entre populations d'élevage, notamment chez les oiseaux (Wang et al. 2008; Youssao et al. 2009; Atashi & Izadifar 2012; Nemes et al. 2012) les mammifères (Nemes et al. 2012, Atashi & Izadifar 2012) et les poissons (Granier et al. 2011; Lozano et al. 2011).

Plusieurs hypothèses ont été émises sur les mécanismes à l'origine de la vigueur hybride. Tout d'abord, les croisements entre des populations génétiquement différenciées sont à l'origine de l'introduction potentielle d'allèles avantageux dans l'une des populations, pouvant expliquer les meilleures performances des hybrides (Ingvarsson & Whitlock 2000). La vigueur hybride peut aussi résulter du « masquage » chez les hybrides, de mutations délétères récessives de faible impact accumulées par dérive génétique dans chaque population parente (Lynch 1991; Remington & O'Malley 2000). L'hypothèse de surdominance (« overdominance ») ou avantage de l'hétérozygote est une autre explication possible à la vigueur hybride (Lynch 1991). Enfin, des phénomènes d'épistasie pourraient aussi être impliqués (Lynch 1991).

3.2.4. Outbreeding depression » ou dépression de croisement

La dépression de consanguinité ou « inbreeding depression » se caractérise par une diminution de la fitness de descendants issus de croisements entre individus apparentés. L'« outbreeding depression » ou dépression de croisement, correspond à une perte de fitness de la descendance issue de croisements entre populations génétiquement distinctes. Ce phénomène a été documenté chez les plantes (Price & Waser 1979; Waser & Price 1985,

1994; Schierup & Christiansen 1996), les invertébrés (Peer & Taborsky 2005; Escobar et al. 2008), les salmonidés (Gilk et al. 2004; Houde et al. 2011) et les amphibiens (Sagvik et al. 2005). On pourrait voir dans cette notion le symétrique « négatif » de la vigueur hybride mais les mécanismes impliqués dans ces phénomènes sont totalement différents (Falconer & Mackay, 1976). La dépression de croisement peut être vue comme un mécanisme à la fois intrinsèque et extrasèque. En effet, une moins bonne survie des descendants que celle de leurs parents peut être due à des incompatibilités génétiques (mécanismes intrinsèques) mais aussi à un phénotype hybride moins bien adapté aux conditions environnementales locales et donc moins optimal que celui des parents (mécanismes extrinsèques). Les mécanismes d'incompatibilités génétiques peuvent notamment s'expliquer par l'hypothèse de sous-dominance (désavantage de l'hétérozygote) (Schierup & Christiansen 1996), mais également par des interactions épistatiques, comme dans le cas de la vigueur hybride (Waser 1993). Lorsque la dépression de croisement est observée en seconde génération, elle peut-être due à des ruptures de complexes de gènes co-adaptés (Price & Waser 1979; Fenster & Galloway 2000) conduisant à une rupture de l'adaptation locale observée chez les populations parentales. La diminution de fitness est théoriquement révélée chez les hybrides de deuxième génération chez lesquels les interactions délétères entre allèles récessifs à différents loci sont exposées à la sélection du fait de la recombinaison (Lynch 1991). La détection de dépression de croisement permettrait donc de mettre en évidence de manière indirecte l'adaptation locale d'une ou des deux populations parentes.

3.2.5. Incidences des conditions environnementales sur l'hybridation intra-spécifique

L'environnement peut influencer les conséquences de l'outbreeding. Etant donné le faible nombre d'études qui se sont intéressées aux effets du stress sur les conséquences de l'hybridation inter-populations (Edmands 2007), le tableau 1 regroupe l'ensemble de la bibliographie sur le sujet. Dans l'ensemble, ces études montrent que la vigueur hybride tend à augmenter en conditions stressantes. En conditions stressantes, les interactions épistatiques responsables de mauvaises performances des hybrides à l'origine de la dépression de croisement sont diminuées. Les mécanismes de dépression de croisement tendent donc aussi à diminuer. Les effets de la vigueur hybride et de la dépression de croisement ayant tendance à s'annuler, on observe alors une augmentation des interactions épistatiques favorables à l'origine de l'augmentation de la vigueur hybride en conditions de stress (Armbruster et al. 1997; Edmands 2007). Chez les espèces domestiques animales et végétales, cette augmentation de l'hétérosis en conditions stressantes a également été documentée (Barlow 1981).

La divergence génétique entre les populations peut également influencer les conséquences de l'hybridation intra-spécifique (Edmands 2002; Edmands & Timmerman 2003). Ainsi on s'attend à ce que l'intensité de la dépression de croisement soit positivement liée à la distance génétique entre les populations parentales. Les études ayant testé cette prédiction ne permettent néanmoins pas de la confirmer (Table 2).

Table 1. Tableau présentant l'ensemble des études sur l'effet du stress sur l'expression de la vigueur hybride et de la dépression de croisement. « + » correspond à un effet plus fortement révélé en conditions de stress tandis que « - » correspond à une diminution. « ns » correspond à une absence de résultats significatifs permettant de statuer sur l'effet du stress. « nr » correspond à « non renseigné ».

Taxon	Espèce	Stress étudié	Vigueur hybride	Dépression de croisement	Références
Végétaux	<i>Arabidopsis sp.</i>	Température	+	nr	<i>Pederson 1968</i>
	<i>Hordeum vulgare</i>	Eau	+	nr	<i>Einfeldt et al. 2005</i>
	<i>Silena latifolia</i>	Lumière	+	nr	<i>Favre & Karrenberg 2011</i>
	<i>Zea mays</i>	Eau + nitrogène	- / ns	nr	<i>Munaro et al. 2011</i>
Invertébrés	<i>Wyeomyia smithii</i>	Densité larvaire	+	nr	<i>Armbruster et al. 1997</i>
	<i>Tigriopus californicus</i>	Température	+	-	<i>Edmands & Deimler 2004</i>
	<i>Drosophila mercatorum</i>	Température	ns	ns	<i>Krag et al. 2009</i>
	<i>Tigriopus californicus</i>	Température	+	ns	<i>Willett 2012</i>
Vertébrés	<i>Salmo salar</i>	pH	ns	ns	<i>Fraser et al. 2008</i>
	<i>Salmo salar</i>	Température	ns	ns	<i>Darwish & Hutchings 2009</i>

Table 2. Tableau présentant les études portant sur l'effet de la distance génétique sur l'intensité de la dépression de croisement. « ns » correspond à une absence de significativité des résultats.

Taxon	Espèce	Dépression de croisement	Références
Végétaux	<i>Delphinium nelsonii</i>	+	<i>Waser & Price 1993</i>
	<i>Chamaecrista fasciculata</i>	ns	<i>Fenster & Galloway 2000</i>
	<i>Silena vulgaris</i>	+	<i>Bailey & McCauley 2006</i>
Vertébrés	<i>Poeciliopsis o.occidentalis</i>	ns	<i>Sheffer et al. 1999</i>
	<i>Peromyscus polionotus</i>	ns	<i>Mullen et al. 2009</i>

4. Les jeunes stades de saumon atlantique, un modèle approprié pour étudier l'adaptation des populations aux stress environnementaux

4.1 Aire de distribution

Le saumon atlantique *Salmo salar* est une espèce de poisson migrateur anadrome (reproduction en eau douce et croissance en mer), présent en Amérique du Nord et en Europe (Figure 6). En Amérique, son aire de répartition s'étend de l'état de New York au Québec et en Europe, il est présent de la Russie jusqu'au Portugal (Klemetsen et al. 2003). Certaines populations d'élevage ont été introduites en Afrique du Sud, en Asie, en Australie, en Colombie Britannique et en Amérique du Sud, notamment au Chili.

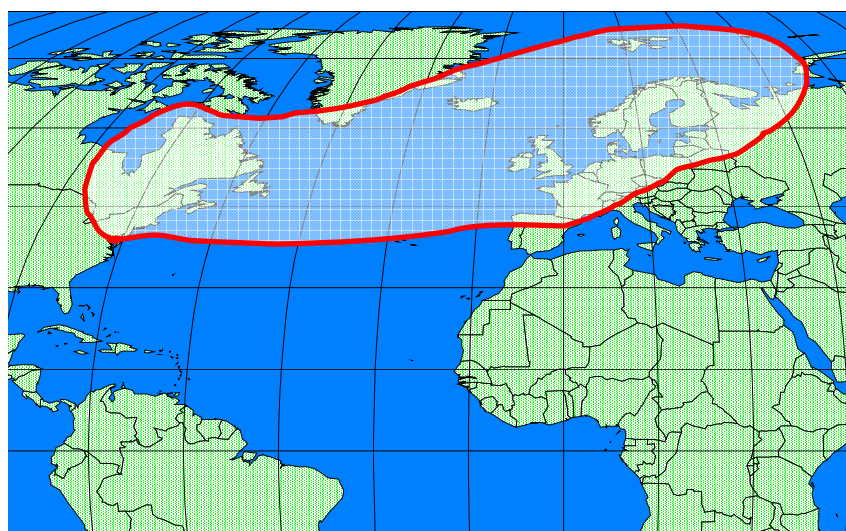


Figure 6 : Aire de répartition du saumon atlantique (Source : J.L Baglinère).

4.2. Cycle de vie

A l'issue de la phase de croissance en mer, les saumons retournent dans leur rivière natale pour s'y reproduire (Figure 7), c'est le phénomène de « homing » qui serait lié à une reconnaissance olfactive de la rivière d'origine (Nevitt et al. 1994, Dittman & Quinn 1996). Néanmoins ce homing n'est pas strict et environ 5% des individus se reproduisent dans une rivière différente de celle de leur naissance (Jonsson et al. 2003). La reproduction a lieu en hiver, les œufs fécondés étant enfouis dans les graviers par la femelle (Fleming 1998). Les zones de frayères se caractérisent par des vitesses de courant élevées où les substrats sont bien oxygénés. La plupart des adultes meurent après la reproduction mais chez le saumon atlantique, l'itéroparité est plus affirmée que chez les saumons pacifique (genre

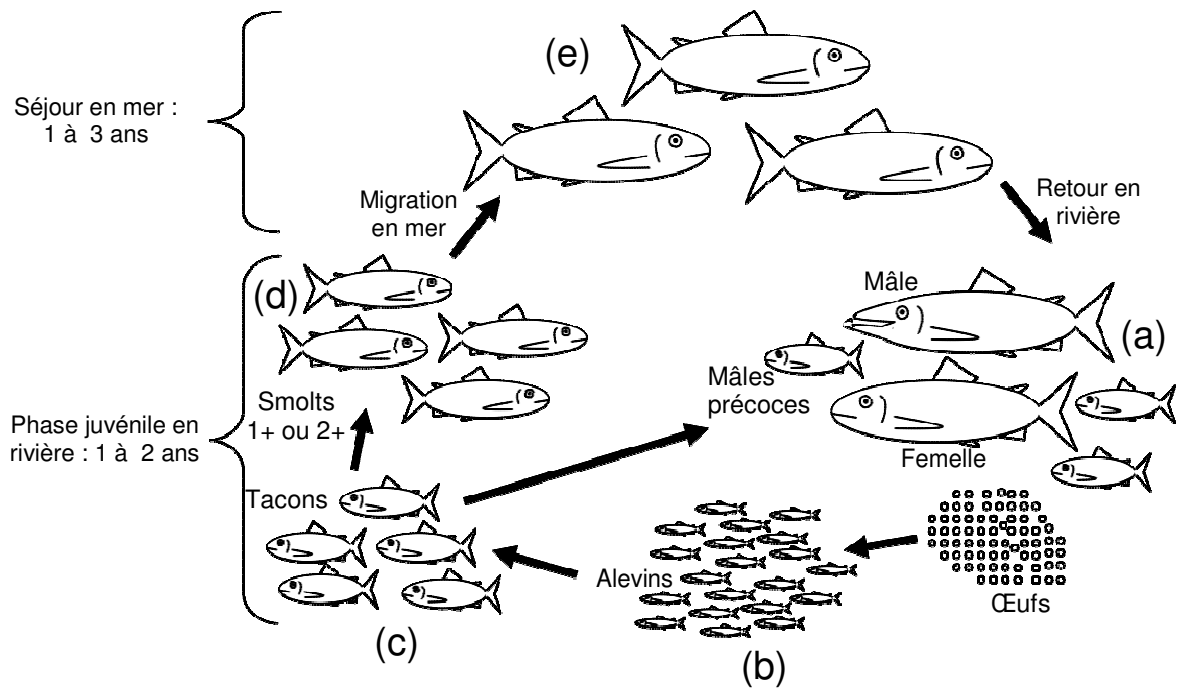


Figure 7 : Représentation schématique du cycle de vie du saumon atlantique (*Salmo salar*) dans le sud de son aire de répartition. La période embryonnaire s'étend de la fécondation jusqu'à l'émergence des graviers au stade alevin. (Source: Guillaume Evanno).



Figure 8 : Développement embryonnaire du saumon atlantique (a : œuf fécondé, b : stade de l'oeillage, c : éclosion de l'embryon, d : stade embryon vésiculé, e : Stade alevin résorbé). (Source: Dominique Ombredane)

Oncorhynchus). En France, la reproduction se déroule de fin novembre à début février, avec une activité de reproduction importante courant décembre (Mills 1971). La période embryonnaire dure 900°J , soit de 3 à 5 mois environ selon la température de l'eau. Le développement est direct, ce qui signifie que l'on passe de l'embryon au juvénile selon un processus continu sans passer par une période larvaire (Balon 1980). L'émergence des alevins marque le début de la période juvénile (stade tacon), qui va durer de 1 à 2 ans dans le sud de l'aire de répartition mais qui peut atteindre 8 ans dans les rivières les plus septentrionales (Heland & Dumas 1994). Ensuite, le tacon subit un ensemble de modifications physiologiques, comportementales et anatomiques qui lui permettront de survivre en milieu marin, c'est le stade de « smolt » (Stefansson et al. 1991 ; McCormick et al. 1998). Les smolts dévalent des cours d'eau au printemps et après un séjour possible en zones estuariennes ou littorales, les post-smolts vont rejoindre des zones d'engraissement dans l'Atlantique nord : le sud du Groenland, les îles Féroées ou la mer de Norvège. Ils y séjournent 1 an (stade « castillon ») ou 2 à 3 ans (stade « saumons de printemps ») avant de retourner en rivière pour la reproduction. Outre les mâles adultes anadromes, certains mâles peuvent être matures au stade tacon (mâle précoces ou « sneakers ») en eau douce et peuvent participer de manière non négligeable à la reproduction (Fleming 1998; Klemetsen et al. 2003). A noter enfin que certaines populations d'Amérique du Nord (Lac St-John, Québec) et du Nord de l'Europe (Scandinavie) réalisent néanmoins l'ensemble de leur cycle de vie en eau douce (MacCrimmon & Gots, 1978).

4.3. Développement embryonnaire

Chez les salmonidés, le développement embryonnaire est étroitement lié à la température et les différents stades du développement sont calculés en degrés jours depuis la fécondation. Par exemple, 200°J correspondent à 20 jours d'une incubation à 10°C mais aussi à 40 jours d'une incubation à 5°C . A partir de 300°J , on dit que les œufs sont œillés s'il est possible de distinguer la tête de l'embryon (Figure 8). A ce moment, on peut repérer les œufs non fécondés ou morts très précocement (non œillés). L'éclosion a lieu vers 450°J , les embryons sont alors en contact direct avec le milieu d'incubation. Ils présentent un sac vitellin (réserves d'origine maternelle) qui va leur permettre de se nourrir de manière endogène dans le gravier durant plusieurs semaines. A partir de 750°J (mois de Février-Mars), les embryons commencent à émerger du gravier et à partir de $850-900^{\circ}\text{J}$, l'alevin a totalement épuisé ses réserves vitellines, c'est le stade de résorption. L'alimentation devient alors exogène (invertébrés aquatiques).

4.4. Le saumon atlantique, une espèce en danger

Au cours du siècle dernier, le saumon atlantique a disparu de nombreux cours d'eau des pays européens et nord-américains (Jonsson & Jonsson 2004). Par exemple, il n'existe quasiment plus de population sauvage de *S. salar* aux Etats-Unis et un fort déclin est observé chez les populations canadiennes. En France, le saumon atlantique présente le statut d'espèce vulnérable sur la liste rouge des espèces menacées (Liste rouge des espèces menacées en France). Son aire de distribution a fortement diminué au cours des derniers siècles (Thibault 1994), comme le montre la Figure 9. Au XXème siècle, il ne subsiste que dans quelques rivières du sud de la France, de Bretagne, Normandie, ainsi que dans l'Allier. On attribue cette diminution principalement à la rupture de connectivité migratoire liée aux nombreux barrages construits sur les axes fluviaux.

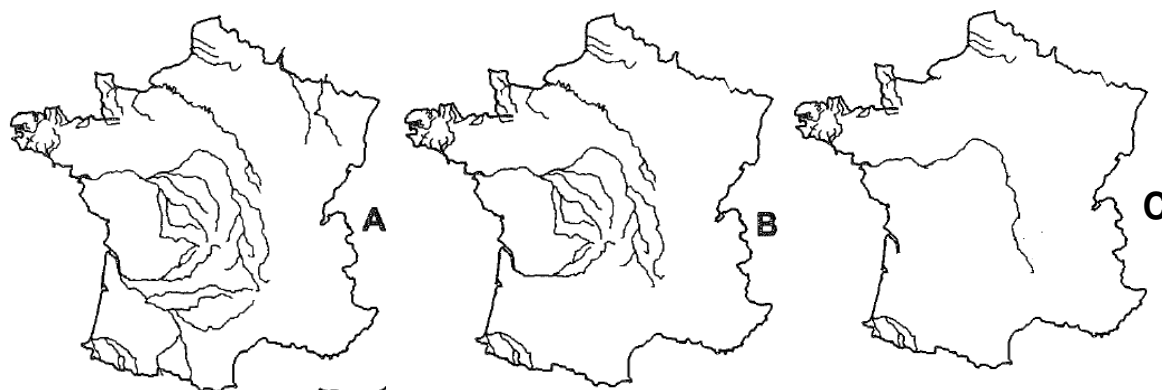


Figure 9 : Evolution de la répartition du saumon atlantique en France (a : milieu du XVIIIème siècle, b : Fin du XIXème siècle, c : Fin du XXème siècle), tiré de Thibault (1994).

4.5. Stress impactant les jeunes stades de salmonidés

En plus des problèmes de continuité écologique sur les axes migratoires, plusieurs facteurs de stress environnementaux affectent le saumon tout au long de son cycle de vie et particulièrement durant la période embryonnaire. La mortalité peut-être très forte durant cette période car les embryons enfouis dans le gravier subissent certains stress sans pouvoir s'y soustraire (Bardonnnet & Baglinière 2000). Ces stress représentent des pressions de sélection fortes sur les embryons et incluent les variations de température, d'oxygène dissous (hypoxie) et plus généralement de physicochimie (notamment pH) de l'eau interstitielle. Des infections bactériennes et fongiques (*Saprolegnia*) peuvent également fortement altérer la survie des embryons (Chevassus & Dorson 1990 ; Fjålestad et al. 1996 ; Balfry et al. 1997). C'est

notamment le cas de la bactérie d'eau froide, *Flaviobacterium psychrophilum*, responsable d'une forte mortalité des stades adultes et embryonnaires. Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes particulièrement intéressés aux stress liés à la température et à l'hypoxie.

4.5.1. La température

La température est un facteur essentiel pour la survie des organismes ectothermes. Les seuils de tolérance thermique diffèrent selon les stades de développement avec les individus adultes qui tolèrent généralement des gammes de température plus importantes que les jeunes stades (Cossins & Bowler 1987). Chez les salmonidés, des travaux réalisés chez des embryons de saumon atlantique, truite commune, truite de mer et omble de fontaine montrent un raccourcissement du temps de développement (Jensen et al., 1989; Elliott & Hurley, 1998; Killeen et al., 1999; Ojanguren & Braña, 2003) et une augmentation de la taille avec l'augmentation de la température (Peterson & Martinrobichaud, 1995; Beer & Anderson, 1997; Ojanguren et al., 1999; Ojanguren & Braña, 2003). Chez le saumon atlantique, des auteurs ont suggéré qu'il existait un trade-off entre la vitesse de développement (corrélée directement aux dates d'émergence et d'éclosion) et la taille des individus, la première étant augmentée et la deuxième diminuée par l'augmentation de la température (Einum & Fleming, 2000). Le saumon coho, *Onchorynchus kisutch*, et l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, ont une meilleure survie embryonnaire à des températures basses inférieures à 12°C (Campbell et al., 1998; Bebak et al. 2000). Chez la truite commune, *Salmo trutta*, la survie embryonnaire semble maximale pour des températures de 8-10°C ; la température limite de survie à l'éclosion est située entre 14 et 16°C (Ojanguren & Braña, 2003). Chez le saumon atlantique, la température de développement embryonnaire pré-éclosion maximale est de 16°C et de 22°C pour le développement embryonnaire post-éclosion. Une augmentation de la température conduit à une accélération du développement et donc à une diminution du volume du sac vitellin (Ojanguren et al. 1999 ; Chapitre IV de la thèse). Une augmentation de la température induit une augmentation de la taille au cours des stades pré-résorption du sac vitellin et une diminution de la taille après résorption complète (Ojanguren et al. 1999). La survie embryonnaire reste très élevée pour des températures basses (inférieures à 4°C) (Ojanguren et al. 1999), comme cela a été confirmé au cours de la thèse (Chapitre III).

4.5.2. L'oxygène

L'oxygène dissous constitue un facteur essentiel au fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Ce facteur est directement lié à la température de l'eau, la solubilité de l'oxygène étant plus élevée à de fortes températures (Davis 1975; Cech et al. 1990; Smale & Rabeni 1995). La diminution du taux d'oxygène, appelée hypoxie (en dessous de 2 à 3 mg d'oxygène/litre), est régulièrement observée dans les écosystèmes aquatiques en lien avec des paramètres physiques du cours d'eau (substrat, débit) mais aussi à cause de l'abondance de nutriments (nitrogène, phosphore, métaux lourds) et de sédiments fins. Ces nutriments et sédiments proviennent en général d'activités humaines telles que l'agriculture, l'aquaculture ou encore d'effluents industriels ou ménagers (Winn & Knott 1992; Bonsdorff et al. 1997; Tucker & Burton 1999). Les nutriments peuvent entraîner un « bloom algal » à l'origine de l'hypoxie.

L'hypoxie est une cause fréquente de mortalité chez les organismes aquatiques et notamment les poissons d'eau douce, quelque soit le stade de développement (Davis 1975; Cech et al. 1990; Smale & Rabeni 1995). Outre cette mortalité accrue, la diminution du taux d'oxygène dans l'eau peut conduire à des effets sub-létaux: augmentation de la ventilation (Jobling 1994), variation du rythme cardiaque (McDonald & McMahon 1977) ou du niveau d'activité visant à réduire les besoins en oxygène ou à fuir les conditions défavorables (Kramer 1987). Chez les embryons de salmonidés, le taux d'oxygène sous-gravier constitue l'un des facteurs les plus déterminants dans leur survie et leur développement. L'accumulation de sédiments fins dans le gravier peut produire un effet de « colmatage » qui perturbe la circulation de l'eau interstitielle et provoque l'hypoxie. Un taux d'oxygène dissous trop faible au sein de la frayère peut engendrer une mortalité très importante des embryons (Massa et al. 1999 ; Dumas et al. 2007). Des effets sub-létaux ont aussi été référencés : ralentissement du développement embryonnaire, diminution de la taille ou présence d'individus présentant des malformations (Roussel 2007). Le taux d'oxygène sous-gravier est un facteur extrêmement variable localement et temporellement et donc difficilement mesurable *in situ*. Malgré l'importance du stress hypoxique pour les jeunes stades de salmonidés, aucune d'étude n'a porté sur l'adaptation des populations à ce stress.

5. Objectifs de la thèse

L'objectif de cette thèse est de caractériser à l'échelle populationnelle le potentiel de réponses adaptatives des jeunes stades embryonnaires de saumon Atlantique face à des stress environnementaux. Les quatre populations étudiées sont génétiquement différenciées et présentent des caractéristiques environnementales contrastées. Nous avons voulu caractériser les réponses adaptatives de ces 4 populations face à deux facteurs potentiellement stressants au stade embryonnaire : l'hypoxie et la température. Nous avons utilisé des schémas de croisement factoriels et élevé les descendants en conditions contrôlées. Nous avons également réalisé des croisements inter-populations pour étudier l'effet de la divergence génétique des populations parentes sur les performances des descendants élevés en conditions normales et stressantes. Enfin, nous avons exploré le domaine de l'hybridation inter-spécifique afin de déterminer l'impact éventuel de ce phénomène sur l'adaptation à des changements environnementaux au sein des populations de saumon atlantique. Trois grandes questions sont plus spécifiquement posées:

- 1- Les populations étudiées répondent-elles de manière différente à un stress hypoxique et à des variations de température durant le développement embryonnaire ?

- 2- La réponse des populations aux conditions environnementales testées reflète-t-elle une adaptation génétique à ces conditions ?

- 3- Quelles sont les conséquences de l'hybridation inter-populations, mais aussi inter-spécifique sur la capacité de réponse au stress des populations de saumon ?

Après cette première partie introductive (Chapitre I), le Chapitre II propose une description des méthodes utilisées au cours de la thèse. Par la suite, les résultats sont présentés sous la forme de 4 articles scientifiques rédigés en anglais et présentant des niveaux de rédaction plus ou moins aboutis :

- Chapitre III. Divergence adaptative de la plasticité thermique au stade embryonnaire entre des populations de saumon atlantique. Cet article est en préparation.

- Chapitre IV. Variations dans la réponse au stress hypoxique entre des populations de saumon atlantique. Cet article est sous presse dans *Journal of Evolutionary Biology*.

- Chapitre V. Vigueur hybride et dépression de croisement révélées par un stress hypoxique chez des embryons de saumon atlantique. Cet article est en préparation pour être soumis à *Evolution*.

- Chapitre VI. Le stress hypoxique révèle de meilleures performances des embryons hybrides truite commune x saumon atlantique par rapport aux embryons de saumon. Ce travail amène des perspectives intéressantes et sera complété par des expériences en 2013 dans le cadre d'un projet de Master 2.

Enfin, une discussion générale de l'ensemble des résultats et de leurs perspectives est présentée dans le Chapitre VII.

Chapitre II. Méthodes

1. Populations étudiées

Les quatre populations de saumon Atlantique étudiées appartiennent à 4 des 5 groupes génétiques structurant les populations de saumons atlantique en France (Perrier et al. 2011). Au sein de cette structure génétique hiérarchique, la population de l'Oir appartient au groupe de Basse normandie, le Scorff au groupe Bretagne, le Saison au groupe Adour, et enfin la population de l'Allier constitue un groupe génétique en elle-même (Figure10). Les quatre populations sont différenciées génétiquement avec des F_{st} par paire allant de 0.05 à 0.12 (Table 3), l'Allier étant fortement différenciée des autres populations. L'Oir est un affluent de la Sélune en Basse Normandie et le Scorff est un fleuve côtier breton qui se jette en rade de Lorient. Le Saison est un cours d'eau appartenant au bassin versant des Gaves et l'Allier est un affluent de la Loire. Eloignées géographiquement les unes des autres d'au moins une centaine de kilomètres, les populations vivent dans des environnements très contrastés géomorphologiquement et hydrologiquement (Table 4).

Table 3 : Matrice de différenciation génétique (F_{st}) entre les populations étudiées basée sur 17 marqueurs microsatellites neutres (toutes les valeurs sont significatives, d'après Perrier et al. 2011).

	Oir	Scorff	Saison	Allier
Oir	-	0.04	0.05	0.10
Scorff	-	-	0.06	0.11
Saison	-	-	-	0.10

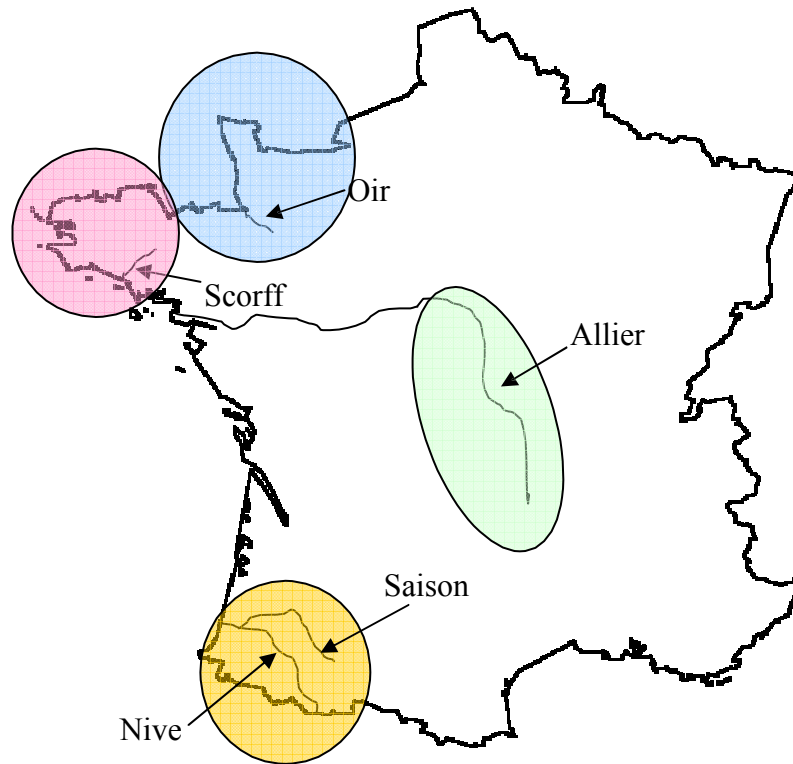


Figure 10 : Localisation des rivières étudiées (la Nive est indiquée car étudiée dans les chapitres 4 et 5). Les ellipses colorées correspondent à la localisation des groupes génétiques (« clusters ») de populations décrits par *Perrier et al. (2011)*.

Table 4 : Caractéristiques environnementales des quatre rivières abritant les populations de saumon atlantique étudiées.

	Oir	Scorff	Saison	Allier
Distance source-embouchure (km)	21	75	54	908
Altitude à la source (m)	220	223	1000	1380
Superficie Bassin versant (km²)	87	480	630	14310
Climat	Océanique tempéré	Océanique tempéré	Océanique tempéré	Continental
Régime hydrologique	Pluvial océanique	Pluvial océanique	Pluvio-nival	Pluvial
Débit mensuel moyen (m³.s⁻¹)	1	5	24.4	148
T °C (minimales et maximales mensuelles)	7-17	7-20	7-17	4-21
Substrat géologique	Roches métamorphiques siliceuses et schisteuses	Roches granitiques et métamorphiques avec formations sédimentaires et schisteuses	Roches métamorphiques et sédimentaires avec inclusions calcaires	Granite et roches volcaniques
pH	6.9-7.2	6.5	7.5	7-7.5
Taille de population estimée	300	250	400-500	500
Sources bibliographiques	- U3E - Baglinière et al. 2005 - Thèse Guillaume Bal - Agence de l'eau	- U3E - Thèse Guillaume Bal - Agence de l'eau Loire Bretagne	- Synthèse Migradour 2007 - Agence de l'eau Adour- Garonne	- Données Banque HYDRO - Agence de l'eau Loire-Bretagne - DREAL Bassin Loire-Allier

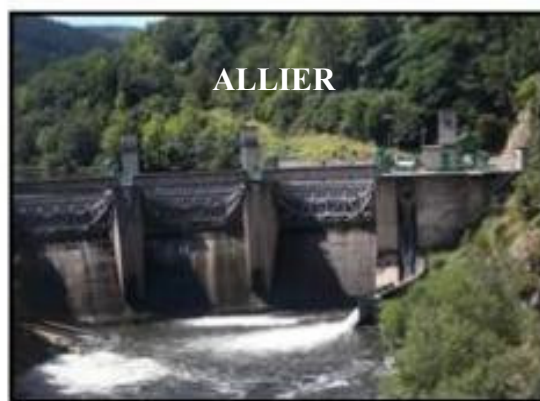
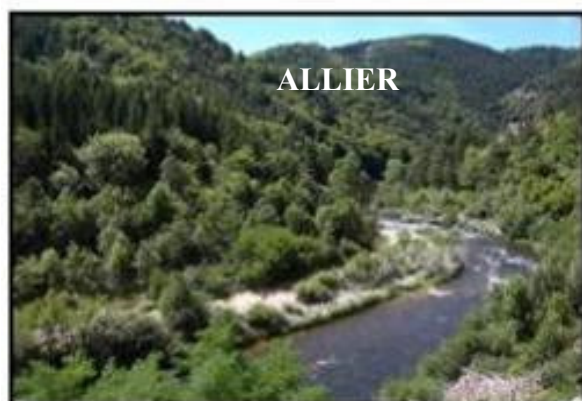
Les quatre rivières étudiées présentent des différences hydrologiques mais aussi géomorphologiques importantes (Figure 11). L'Allier se distingue notamment par sa longueur à l'origine d'une variabilité intra-bassin des caractéristiques géomorphologiques. Le Haut-Allier, où se localisent les zones de frayères à saumons, présente une vallée très encaissée entre plateau basaltique et massif granitique. Sa largeur est comprise entre 10 et 30 m et sa pente est de 0.7%. La température hivernale est comprise entre 0 et 5°C et peut atteindre 20 °C l'été. L'Allier abrite une population de saumon atlantique présentant des caractéristiques uniques à l'échelle européenne. Tout d'abord, c'est l'une des dernières rivières à saumons avec des sites de reproduction autant isolés à plus de 700 kms de l'estuaire. La quasi-totalité des individus sont des grand « saumons de printemps » ayant séjourné 2 à 3 ans en mer (dans la plupart des autres populations européennes la majorité des individus sont des « castillons » ayant séjourné 1 an en mer). De plus, cette population présente une phénologie de migration particulière avec les premières arrivées en estuaire dès l'automne, c'est-à-dire plus d'un an avant la reproduction.

Le degré d'anthropisation des 4 populations étudiées est difficilement quantifiable. Des phénomènes de colmatage du gravier sont observés sur l'Oir en lien avec les activités agricoles et le substrat de ce cours d'eau. Sur le Scorff, les phénomènes de colmatage sont aussi présents bien que moins importants. Sur l'ensemble du bassin versant de l'Adour, il existe des risques d'eutrophisation liés notamment à la présence de matières phosphorées et d'accumulations de matières organiques. Cette pollution serait principalement liée aux rejets domestiques et industriels, et accessoirement agricoles. Enfin, de nombreux aménagements hydroélectriques et autres seuils existent sur le Saison et l'Allier.

2. Capture des géniteurs

La capture des géniteurs en parallèle sur quatre sites éloignés de plusieurs centaines de kilomètres a représenté un important défi logistique impliquant de nombreux partenaires (fédérations de pêches, associations de protection des poissons migrateurs, collègues d'autres unités INRA...). Les saumons ont été capturés en 2009 et 2010 juste avant la période de reproduction s'étalant de Novembre à Décembre selon les populations considérées. Les moyens de capture ont varié selon les cours d'eau : pêche électrique, piégeage ou capture nocturne à l'épuisette (Figure 12). Sur l'Allier, les géniteurs avaient été capturés au printemps par piégeage puis stockés à la pisciculture de Chanteuges. Les femelles capturées étaient en majorité des castillons (taille < 65 cm, séjour de 1 an en mer) sauf pour l'Allier où des femelles saumons de printemps (> 65 cm, 2 à 3 ans en mer) ont été utilisées

Figure 11 : Photographies des quatre cours d'eau étudiés avec de haut en bas : l'Oir (source : U3E), le Scorff, le Saison (Source: http://basaburua.fr/le_saison.php) et la Nive (Source : (<http://www.garazibaigorri.com>)) et l'Allier (Source : G.Evanno).



car les castillons sont absents de ce cours d'eau. Les mâles étaient des individus précoces (sauf pour l'Allier) pour simplifier les manipulations. Une étude préliminaire menée dans le laboratoire ESE par Lucas Marie-Orléach' a montré que les performances des descendants issus de croisements impliquant des mâles castillons étaient semblables à celles des descendants issus de croisements impliquant des mâles précoces. Les caractéristiques des géniteurs utilisés dans chaque population sont résumées dans le tableau 5. Un échantillon de nageoire a été prélevé sur chaque individu.



Figure 12 : Techniques de capture des saumons : a) Piège sur la rivière de l'Oir, Cerizel ; b) Pêche électrique (Source : U3E)

3. Fécondations *in vitro*

Les fécondations ont été réalisées selon le protocole développé par Jacob et al. (2010) (Figure 13). Les géniteurs ont été préalablement anesthésiés à l'aide d'une solution de benzocaïne. Les ovocytes des femelles et le sperme des mâles ont été récupérés par pression manuelle de l'abdomen (« stripping »). Les œufs ont ensuite été distribués dans des boîtes de Pétri et 40 μ L de sperme ajouté dans chaque boîte. De l'eau standard (stérile) fabriquée selon les normes OECD (OECD 1992) a ensuite été rajoutée dans les boîtes de pétri pour réaliser la fécondation. Après une heure sans manipulation, les œufs ont été rincés avec de l'eau standard et placés dans les divers dispositifs d'incubation.



Figure 13 : Technique de fécondation *in vitro* : a) stripping des femelles, b) stripping des mâles, c) répartition du sperme, d) Fécondation.

Table 5. Descriptif des géniteurs impliqués dans les croisements au cours des deux années d'expérience (C = Castillons, SP = Saumon de printemps, MP = Mâle précoce, F = Femelle, M = Mâle). La taille est indiquée en cm (\pm sd). Tous les individus MP sont des mâles précoces 1+ (1 an en rivière) excepté pour les individus mâles utilisés au cours de la 2^{ème} année d'expérience pour la rivière du Saison qui sont des mâles 0+. Pour chaque population, des croisements intra-populations ont été menés (Intra) et tous les croisements possibles au sein de chaque population ont été réalisés. Lors de la première année d'expérience, 16 familles ont été obtenues pour l'Oir et l'Allier, 4 pour le Scorff et 8 pour le Saison. Lors de la deuxième année, 20 familles ont été réalisées pour l'Oir, le Scorff et l'Allier, 15 pour le Saison. En parallèle, lors de la première année d'expérience, des croisements inter-populations (Inter) ont été menés, pour lesquels nous avons croisé des femelles de l'Oir avec 4 mâles de chacune des autres populations. 16 familles ont été obtenues pour chacun des trois groupes d'inter.

Année	Population	Type croisement	Taille (cm)	Age	Sexe	Nombre individus
1 ^{ère} année	Oir	Intra / Inter	61.5 \pm 2.9	1 SP 3 C	F	4
		Intra	13.5 \pm 1	4 MP	M	4
	Scorff	Intra	62	1 C	F	1
		Intra	14.5 \pm 1.3	4 MP	M	4
		Inter	14 \pm 0.8	4 MP	M	4
	Saison	Intra	64.5 \pm 2.1	2 C	F	2
	Nive	Intra / Inter	18.7 \pm 0.5	4 MP	M	4
	Allier	Intra	93.7 \pm 2.9	4 SP	F	4
		Intra	90.7 \pm 7.3	4 SP	M	4
		Inter	11.7 \pm 0.5	4 MP	M	4
2 ^{ème} année	Oir	Intra	63.2 \pm 10.0	1 SP 3 G	F	4
		Intra	14.5 \pm 1	4 MP	M	5
	Scorff	Intra	57.7 \pm 2.5	4 C	F	4
		Intra	14.2 \pm 1.3	5 MP	M	5
	Saison	Intra	64.3 \pm 3.8	3 C	F	3
		Intra	11.6 \pm 1.1	5 MP	M	5
	Allier	Intra	92 \pm 2.7	4 SP	F	4
		Intra	75.6 \pm 37.0	4 SP 1 MP	M	5

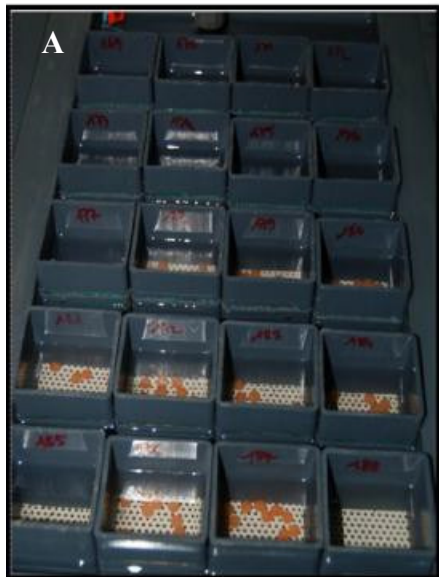


Figure 14 : Dispositif expérimental du circuit normoxie-hypoxie : a) Incubateurs après dépôt des œufs, b) Augettes contenant les incubateurs, c) Ensemble du dispositif.



Figure 15 : Micro-plaques utilisées pour incuber les œufs individuellement.

4. Dispositifs expérimentaux d'incubation des oeufs

4.1. Circuit normoxie – hypoxie

Les œufs ont été placés dans des incubateurs au sein d'un circuit d'eau circulante à température constante (10°C) dont la moitié des incubateurs était soumis à un stress hypoxique (4.5 mg d'oxygène par litre lors de la première année d'expérience, 4 mg d'oxygène lors de la deuxième année d'expérience) et l'autre moitié élevée dans des conditions standard d'oxygène (10 mg d'oxygène par litre). Les incubateurs en PVC (50 mm de largeur, 50 mm de longueur et 110 mm de hauteur) présentent un planché ajouré permettant la circulation de l'eau (Figure 14).

L'eau à faible teneur d'oxygène a été obtenue grâce à un système de diminution de l'oxygène adapté de Roussel (2007). Ce système repose sur le principe d'une désoxygénation de l'eau par injection d'azote atmosphérique. Les conditions d'hypoxie imposées dans cette expérience (4.5 et 4 mg d'oxygène) sont proches du seuil léthal chez les embryons de saumon atlantique et peuvent être expérimentées par les embryons en conditions naturelles (Dumas et al. 2007). Une forte diminution du taux d'oxygène au sein d'une frayère (taux inférieur au seuil léthal) peut entraîner une mortalité de 100 % des embryons.

4.2. Dispositif en micro-plaques 12 puits

Dans ce dispositif, les œufs ont été incubés individuellement dans les 12 puits contenus dans les plaques (microplaques IWAKI) (Figure 15). Chaque puits contenait 4.5 mL d'eau standard réalisée selon les normes OECD. Les plaques ont été placées dans des chambres climatisées à différentes températures (voir chapitre III). Les individus ont été gardés dans les puits jusqu'à une semaine après l'éclosion, date à partir de laquelle ils ne pouvaient plus se développer convenablement dans les puits.

4.3. Incubation en conditions naturelles : capsules grillagées

Afin d'avoir une mesure de survie en conditions naturelles, les œufs de certains croisements ont été incubés dans le ruisseau de la Roche, affluent de l'Oir. Ce bassin versant étant classé indemne de pathologie, il ne peut recevoir des œufs provenant de bassins classés « non indemnes ». Ainsi, seuls les croisements entre ovules de femelles de l'Oir et mâles de deux autres cours d'eau (Nive-Saison et Scorff) ont pu être testés de cette manière. Les capsules grillagées utilisées ressemblent à des « bigoudis » mesurant 15 mm de diamètre et 60 mm de hauteur (Figure 14).

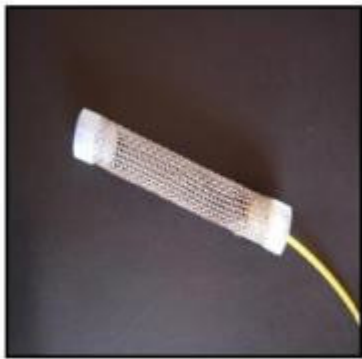


Figure 16 : Capsule grillagée et sites de frayères artificielles

Dix œufs ont été mis dans chaque capsule, intercalés par 10 billes. Les capsules ont ensuite été regroupées par dix dans des paniers de 150 mm de diamètre et 160 mm de hauteur et maintenues par des cailloux, qui ont ensuite été enfouis à 15 cm de profondeur dans le gravier afin de créer une frayère artificielle. Trois frayères artificielles contenant chacune l'ensemble des combinaisons ont été réalisées.

En raison du faible nombre de croisements testés et de l'absence de différence significative dans la survie des différents croisements, j'ai décidé de ne pas présenter ces résultats dans la thèse (Figure 17).

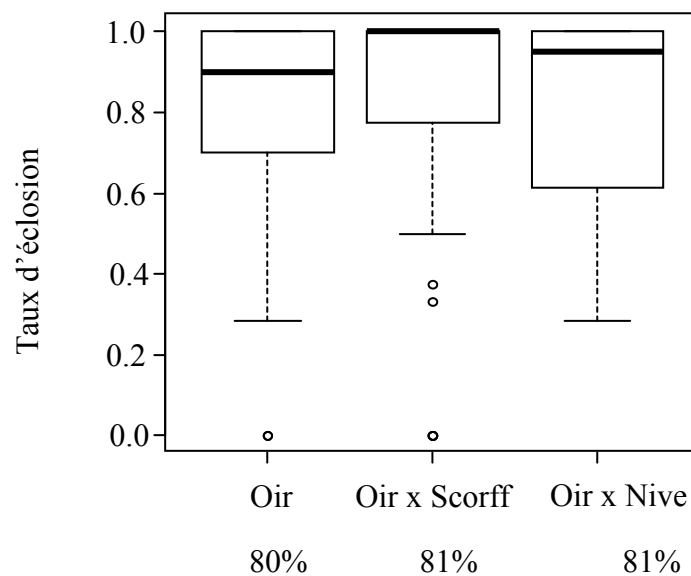


Figure 17 : Boxplots présentant le taux d'éclosions par type de croisements en conditions naturelles

5. Schémas de croisements quantitatifs

L'ensemble des croisements réalisés ont suivi le schéma factoriel complet ou « North Carolina II design ». Dans ce schéma, tous les mâles sont croisés avec toutes les femelles, ce qui permet d'extraire les composantes de variance liées aux effets mâles, femelles, et aux interactions mâles x femelles (Figure 18). Ce schéma de croisement est le seul à permettre d'obtenir à la fois des estimations de la composante génétique additive mâle et des effets maternels et environnementaux (Lynch & Walsh 1998). Bien que le nombre de géniteurs par population soit faible, le fait de réaliser tous les croisements génétiques possibles permet d'augmenter le nombre de combinaisons génétiques.

		Sires						
		1	2	3	4	5	...	Ns
Dams	1						...	
	2						...	
	3						...	
	4						...	
	5						...	

	Ns						...	

Figure 18 : Schéma de croisements du design North Carolina II, tirée de *Lynch & Walsh 1998*.

5.1. Croisements intra-populations

Les schémas de croisements intra-populations ont impliqué dans la mesure du possible 4 femelles et 4 mâles par population en 2009, et en 2010, 5 mâles ont été utilisés. Dans plusieurs cas cet effectif n'a pas pu être atteint faute de capture d'un nombre suffisant d'individus. En outre, il n'a pas été possible de capturer des mâles sur le Saison en 2009, ils ont donc été prélevés sur une rivière proche, la Nive, ces deux populations n'étant pas différenciées génétiquement d'après Perrier et al. (2011). L'ensemble des croisements intra-populations réalisés sont présentés dans la figure 19.

1 ^{ère} année	<p>OIR</p> <p>4 ♀ x 4 ♂</p> <p>16 familles</p>	<p>SCORFF</p> <p>1 ♀ x 4 ♂</p> <p>4 familles</p>	<p>SAISON</p> <p>2 ♀ x 4 ♂</p> <p>8 familles</p>	<p>ALLIER</p> <p>4 ♀ x 4 ♂</p> <p>16 familles</p>
2 ^{ème} année	<p>OIR</p> <p>4 ♀ x 5 ♂</p> <p>20 familles</p>	<p>SCORFF</p> <p>4 ♀ x 5 ♂</p> <p>20 familles</p>	<p>SAISON</p> <p>3 ♀ x 5 ♂</p> <p>15 familles</p>	<p>ALLIER</p> <p>4 ♀ x 5 ♂</p> <p>20 familles</p>

Figure 19 : Schéma des croisements intra-populations réalisés durant les deux années d'expérience

5.2. Croisements inter-populations

En 2009, 4 femelles de l'Oir ont été croisées avec 4 mâles de chacune des autres populations (Figure 20). En 2010, un schéma de croisements similaire a été réalisé mais cette fois-ci, les femelles originaires de deux populations (Oir et Saison) étaient croisées avec tous les mâles de chacune des autres populations. Trois femelles des deux populations mères étaient croisées avec 4 mâles des autres populations. Les résultats de ces croisements sont en cours d'analyse et ne sont pas présentés dans cette thèse. Seul le schéma de croisement de la 1^{ère} année d'expérience sera présenté ci-dessous :

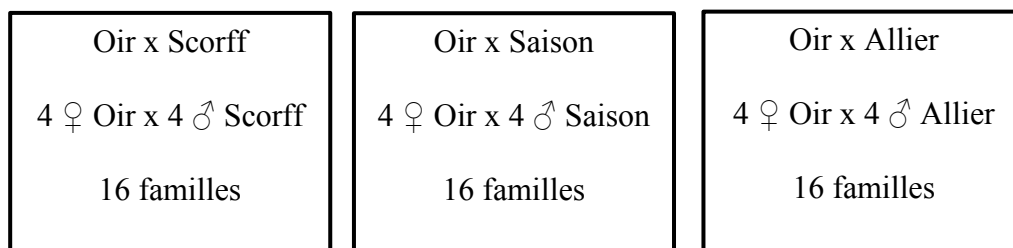


Figure 20 : Schéma des croisements inter-populations effectués durant la première année d'expérience.

5.3. Croisements inter-espèces

Pour les croisements truite – saumon, les individus ont été capturés sur l'Oir en 2010. Trois femelles saumons et trois mâles de truites communes *S. trutta* ont été croisés les uns avec les autres, produisant 9 familles.

6. Volet pathogène

Initialement, nous souhaitions comparer la résistance des populations étudiées à une bactérie pathogène spécifique des salmonidés. Néanmoins cette expérience n'a pas fonctionné mais j'ai souhaité présenter brièvement son protocole ici. Une souche de la bactérie agent responsable de la furunculose, *Aeromonas salmonicida*, a été obtenue auprès du laboratoire de génétique et pathologie des poissons de l'INRA de Jouy en Josas, en collaboration avec Christian Michel. La bactérie a ensuite été élevée au laboratoire de Rennes de décembre 2010 à avril 2011 et dénombrée après culture selon Baron et al. (2006) afin de connaître parfaitement la dose inoculée dans les puits des individus incubés en micro-plaques. Après des tests préliminaires afin de stabiliser la concentration, la souche bactérienne a été congelée.

Quatre jours avant l'infection, un réplikat a été décongelé et la bactérie a été activée et repiquée dans du TSB (Tryptone soy Broth) durant 3 jours. Le quatrième jour, la bactérie a été déposée sur TSA (Tryptone Soy Agar) afin d'obtenir une concentration donnée. Avant chaque infection, la concentration a été mesurée par lecture de DO ainsi que par dénombrement des colonies sur agar agar après dilution afin de connaître le nombre exact de bactéries inoculées. Les infections étant désynchronisées entre populations (les fécondations étant initialement désynchronisées), le même protocole a été réalisé avant chaque infection. Une nouvelle solution mère de bactéries a été faite avant chaque infection afin de conserver un nombre semblable dans l'inoculat. Trois niveaux de concentrations ont été établis : témoin (aucune bactérie), faible infection (100 bactéries/ ml), forte infection (300 bactéries/ ml). Une fois la bactérie réactivée et la concentration connue, un volume de la concentration mère a été injecté dans du TS (Tryptone sodium). Deux solutions ont été réalisées en fonction des concentrations désirées. Un ml d'une des solutions a été inoculé dans chaque puits concerné. Dans le cas des témoins, 1 ml de TS a été inoculé.

Ce travail a été réalisé au laboratoire de microbiologie de l'Agrocampus Ouest avec l'aide du technicien Noël Grosset. Néanmoins, bien que les bactéries étaient actives, aucune mortalité d'embryon de saumon due à la bactérie n'a été observée. Ces résultats ne sont donc pas présentés dans la thèse.

7. Analyses génétiques

Tous les individus adultes utilisés pour les croisements expérimentaux ont été génotypés avec des marqueurs microsatellites afin de déterminer : 1) leur degré d'introgession éventuelle par des lignées de repeuplement (chapitre IV), 2) la différenciation des populations et 3) le degré d'apparentement entre géniteurs (chapitre V). L'extraction d'ADN a été réalisée avec le kit d'extraction Macherey-nagel selon les recommandations du fabricant. Les individus ont été génotypés à 15 loci microsatellites développés par le consortium du projet SALSEA-Merge (Ellis et al 2011): Ssa171, Ssa197, Ssa202, SSsp1605, SSsp2201, SSsp2210, SSsp2216, SsspG7, SsaD144, SsaD486 et SSsp3016. Le kit de PCR Multiplex QIAGEN a été utilisé pour l'amplification par PCR, avec une température d'hybridation de 56°C. Les paires d'amorces ont été distribuées dans 3 sets de multiplex : [FAM- SSsp2210, FAM-Ssa202, HEX-SSspG7, HEX-SSsp2201, NED-SsaD144, NED-SsaD157], [FAM-SSsp2216, HEX- Ssa289, HEX-SSsp1605, NED-Ssa14, NED-Ssa171] et [FAM-SsaF43, HEX-Ssa197, NED-SsaD486, NED-SSsp3016]. Les produits PCR ont été analysés avec un séquenceur ABI 3130 et les génotypes déterminés avec le logiciel

GENEMAPPER V3.7. Afin de connaître le degré d' « admixture » éventuelle des géniteurs par des lignées de repeuplement, des analyses ont été réalisées avec le logiciel Structure (Pritchard 2000). Nous avons testé entre 1 et 6 clusters génétiques (k) avec 10 réplicats pour chaque k et les paramètres suivants : burn-in= 50000 et MCMC = 300 000. Le logiciel FSTAT (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>) a été utilisé pour calculer les valeurs de Fst ainsi que les indices de diversité génétique (richesse allélique, hétérozygoties observée et attendue) par population. Des calculs d'apparentement (relatedness) ont été réalisés avec le logiciel IDENTIX (<http://www.univ-montp2.fr/>)(Belkhir et al. 2002). L'ensemble des analyses génétiques a été réalisé en collaboration avec Sabrina Le Cam, actuellement en post-doctorat dans l'équipe CREA.

8. Analyse statistiques

Les analyses statistiques ont été majoritairement réalisées avec le logiciel R (<http://cran.univ-lyon1.fr/>). Ces analyses sont présentées dans chaque article. Les calculs d'héritabilités par une approche bayésienne (chapitre IV) ont été réalisés grâce au logiciel de modélisation OPENBUGS (<http://www.openbugs.info/w/Downloads>). Les composantes de variance des différents facteurs étudiés (mâle et population notamment) ont été calculées avec des modèles linéaires mixtes implémentés dans les « packages » lme4 et MCMCglmm du logiciel R.

Pour les chapitres III et IV (croisements intra-populations), 3 types de modèles statistiques ont été réalisés. Tout d'abord, nous avons travaillé à une échelle globale sur l'ensemble du jeu de données afin d'estimer l'effet du traitement (hypoxie) et les différences de réponses au stress des populations (matérialisées par les interactions population x traitement), selon le modèle suivant :

$Y = \mu + \text{traitement} + \text{population} + \text{population} \times \text{traitement} + \text{taille_oeufs (moyenne par femelle)} + \text{dam} + \text{sire} + \text{dam} \times \text{sire} + \text{dam} \times \text{traitement} + \text{sire} \times \text{traitement} + \text{dam} \times \text{sire} \times \text{traitement} + \text{incubateurs} + \varepsilon$.

Avec dam (effet femelle), sire (effet mâle), dam x sire, dam x traitement, sire x traitement, dam x sire x traitement et incubateurs en tant qu'effets aléatoires nichés dans l'effet population.

Les effets traitement ainsi que les interactions population x traitement étant significatifs, suggérant notamment une mortalité différentielle selon le traitement et la population, nous avons

décidé d'analyser les données pour chaque traitement séparément selon un second modèle :

$$Y = \mu + \text{Population} + \text{taille_oeufs} + \text{dam} + \text{sire} + \text{dam} * \text{sire} + \text{incubateurs} + \varepsilon.$$

Avec dam, sire, dam * sire et incubateurs en tant qu'effets aléatoires nichés dans l'effet population.

Enfin, nous nous sommes intéressés à des effets intra-populationnels afin d'estimer, les interactions génotype x environnement à l'échelle des familles ainsi que les effets mâles et femelles sur les performances des descendants selon le modèle :

$$Y = \mu + \text{Traitement} + \text{dam} + \text{sire} + \text{sire} * \text{Traitement} + \text{dam} * \text{sire} + \text{taille_oeufs} + \text{incubateurs} + \varepsilon.$$

Avec l'effet « incubateur » en tant que facteur aléatoire.

Pour ces 3 modèles, l'effet « incubateur » (chapitre IV) était un effet « plaques » dans les modèles du chapitre III.

Pour le chapitre V, des modèles proches aux deux premiers présentés ci-dessus ont été réalisés par groupe de croisement inter-populations.

Pour le chapitre VI, des modèles également similaires aux deux premiers modèles présentés ci-dessus ont été réalisés, l'effet population étant été remplacé par un effet type de croisement : intraspécifique *versus* interspécifique.

Chapitre III. Divergence adaptative de la plasticité thermique au stade embryonnaire entre des populations de saumon atlantique

A l'origine, cette étude visait à caractériser la réponse des quatre populations considérées à deux stress (et leur interaction) : la température et un pathogène. Pour cela, nous avons décidé de travailler sur la bactérie commune responsable de la furunculose, *Aeromonas salmonicida*. Cette bactérie thermo-dépendante présente une activité optimale à 15-20°C, mais est capable de survivre à des températures plus basses, bien que sa virulence soit alors amoindrie. Elle est responsable d'une importante mortalité dans les piscicultures, que ce soit chez les adultes de truites communes, *Salmo trutta*, ou de saumons atlantique. *A. salmonicida* infecte le tube digestif des individus mais dégrade aussi l'état général en entraînant des nécroses cutanées. Aucune étude ne s'est intéressée à l'effet de cette bactérie sur les embryons de salmonidés. Nous avons donc décidé de tester la réponse des quatre populations d'intérêt à une souche de cette bactérie en fonction d'un gradient de température. Trois niveaux d'abondance de la bactérie avaient été choisis : nul, moyen, élevé, ainsi que trois modalités de température : 3.5 °C, 9.5°C, 13.5°C. La température la plus élevée constitue un stress pour les saumons mais est optimale pour la bactérie tandis que la température la plus basse constitue une température adaptée aux embryons de saumons atlantique mais pas à la bactérie. Afin de pouvoir réaliser les infestations au niveau individuel, les embryons ont été incubés dans des plaques de culture cellulaire (puits de 5 mL), et non en eau circulante dans un circuit fermé. La température de 13.5°C a hélas entraîné une mortalité totale des individus des quatre populations dès le stade de l'oeillage, probablement en lien avec une diminution trop importante du taux d'oxygène dans les puits des plaques à cette température. De plus, les nombreuses tentatives d'infection par inoculation de la bactérie dans les puits des plaques n'ont entraîné aucune mortalité des embryons, malgré des concentrations nettement supérieures à la valeur de DL 50 pour cette espèce. Par conséquent, l'objectif de cette étude a été complètement revu, les données disponibles ne concernant que les performances des embryons de quatre populations à deux températures (3.5 et 9.5 °C).

La température constitue un facteur déterminant dans le développement des embryons de salmonidés. En effet, la vitesse de développement est directement corrélée à la température. Elle n'est donc pas mesurée en jours mais en degrés jours : 100 °J correspondent à 10 jours passés à 10°C mais aussi à 20 jours passés à 5°C. Dans le cadre du changement

climatique, la température des cours d'eau tend à augmenter et dans cette étude, nous avons voulu comparer les réponses de quatre populations à deux régimes thermiques contrastés. Durant les trois premiers mois de développement, les embryons sont ainsi soumis à une température assez faible dans les rivières françaises, oscillant entre 1 et 7°C selon les années considérées. A partir du mois d'avril, la température remonte, et varie à la fin du développement, entre 7 et 10°C. Pour le premier régime thermique, nous avons soumis les embryons à une température de 3.5°C jusqu'au stade de l'oeillage puis nous les avons transféré à une température de 10°C. Le second régime consistait en une température de 10°C imposée tout au long du développement. Au cours des trois premiers mois de développement embryonnaire, les quatre populations étudiées (Oir, Scorff, Allier, Saison) présentent différents régimes thermiques, l'Allier subissant des températures plus faibles (entre 0 et 4°C) que les trois autres cours d'eau (entre 5 et 7°C). Nous avons donc étudié les réponses de ces différentes populations à cette variation de température afin de tester d'éventuelles différences de performances entre les individus de l'Allier et ceux des autres populations. Nous avons également testé au moyen de l'approche comparative Qst-Fst si un effet de sélection naturelle divergente pouvait expliquer les patrons de divergence phénotypique observés entre ces populations. Cette approche est généralement utilisée avec une seule condition expérimentale et n'a en outre jamais été développée chez le saumon atlantique.

Adaptive divergence in embryonic thermal plasticity among Atlantic salmon populations

Jessica Côte^{1*}, Jean-Marc Roussel¹, Sabrina Le Cam¹ and Guillaume Evanno¹

¹INRA, UMR 985 Ecologie et Santé des Ecosystèmes, F-35042 Rennes, France.

²Agrocampus Ouest, UMR ESE, 65 rue de Saint-Brieuc, F-35042 Rennes, France.

Manuscript in preparation

Abstract

In the context of global changes, the long-term viability of populations of endangered ectotherms may depend on their ability to cope with temperature variations. We studied responses of Atlantic salmon embryos from four populations to temperature variations. Embryos were reared under two experimental conditions: a low temperature regime at 4°C until eyed-stage and 10°C until the end of embryonic development and a high temperature regime with a constant temperature of 10°C throughout embryonic development. Significant variations among populations and population x temperature interactions were observed for embryo survival, incubation time and length. Comparisons between Q_{st} and F_{st} suggested an effect of divergent selection on these early-life history traits. Our results also revealed that Q_{st} values could vary according to environmental conditions. We showed an adaptive divergence in thermal embryonic plasticity in Atlantic salmon populations in France. These results suggest that salmon populations may differentially respond to temperature variations induced by climate change.

Introduction

Changes in environmental conditions can generate strong selection on fitness related traits (Gienapp et al. 2008). Understanding how populations can cope with new environmental conditions is essential in conservation biology. Phenotypic plasticity is observed when a genotype produces different phenotypes in response to contrasted environmental conditions (Schmalhausen 1949). Such a process allows rapid adjustments of organisms to changes, and several studies have shown its role in many taxa including birds, mammals and insects (Przybylo et al. 2000; Reale et al. 2003 a, b& c; Gvozdik 2012; Richter et al. 2012). On the other hand, micro-evolution of heritable traits is the alternative process to phenotypic plasticity for rapid adaptation (Gienapp et al. 2008). Some studies showed very fast adaptation to climate changes (Koskinen et al. 2002; Stockwell et al. 2003) for instance variation in the timing of migration or competition in birds (Bearhop et al. 2005; Jonzen et al. 2006; Spottiswoode et al. 2006). Phenotypic plasticity and genetic adaptation are not mutually exclusive phenomena (Price et al. 2003).

One way to reveal adaptive differentiation in phenotypic traits among populations and potential local adaptation is to calculate an index of divergence in quantitative traits (Q_{st}) and compare it to an index of divergence based on neutral molecular markers (F_{st}) (Spitze 1993). When, $Q_{st} > F_{st}$, divergent selection is thought to be involved in the quantitative genetic differentiation among populations. When $Q_{st} < F_{st}$, stabilizing selection should have led to the differentiation among populations. When $Q_{st} = F_{st}$, the observed divergence in quantitative traits can be explained by the action of drift alone (Merila & Crnokrak 2001). Q_{st} - F_{st} comparisons are only possible in organisms that can be reared under controlled conditions such as plants (Badri et al. 2007), amphibians (Hangartner et al. 2012b), invertebrates (Evanno et al. 2006; Chapuis et al. 2008) or fish (Ostbye et al. 2005; Jensen et al. 2008; Young et al. 2011). In most of these studies Q_{st} was inferred in one controlled environmental setting but it has been (rarely) shown that Q_{st} estimates can vary depending on experimental conditions (Palo et al. 2003; Alho et al. 2011; Hangartner et al. 2011).

In the context of climate change, aquatic life in cold rivers is expected to cope with increasing water temperature in the future. Negative effect of temperature on survival (Jonsson and Jonsson 2009) and growth traits (Jensen 2003; Bacon et al. 2005) have been observed on juveniles salmonids. Differences in temperature requirements of early-life stages might exist among Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations (Berg and Moen 1999). The

aim of this study was to compare responses of Atlantic salmon embryos from four different populations to two contrasted thermal scenarios. The first scenario tended to mimic natural conditions of incubation, from low (4°C) to high (10°C) temperature at the end of embryonic development, whereas in the second scenario embryos were incubated at a constant high temperature (10°C). We used a common-garden approach to detect potential differences in embryo performances under these two thermal scenarios. Specific objectives were to test i) potential population differences in each thermal scenario, ii) gene-environment interactions between and within populations, iii) a role of divergent selection *via* a Qst-Fst approach and iv) the effect of thermal scenarios on Qst estimates.

Material and methods

Study populations

Four Atlantic salmon populations located in western and central France were used in this study: Oir, Scorff, Saison and Allier. These populations are genetically differentiated (pairwise Fst: 0.04–0.11) and belong to four of the five genetic groups described in France (Perrier et al., 2011). They live in river systems of various sizes with very distinct environmental characteristics (see Côte et al. 2012 for details). The genetic differentiation among these four populations combined with their contrasted environmental characteristics suggests they may have evolved some degree of adaptive divergence and/or they may have different adaptive potentials to environmental variations, and notably for water temperature. Average water temperature profiles (Figure 1) were calculated from the following data: temperatures were recorded hourly on Oir and Scorff rivers from August 2004 to September 2010 for Oir (La Roche site) and from January 1995 to April 2010 for Scorff (Moulin des princes site), using electronic data recorders located in the downstream part of the stream. Temperature was measured daily on the Saison River from March 1999 to November 2009 (on Cheraute site), whereas on Allier River, temperatures were recorded sporadically during once a month from June 2000 to April 2012 (on Langeac site).

Fish sampling and artificial fertilization

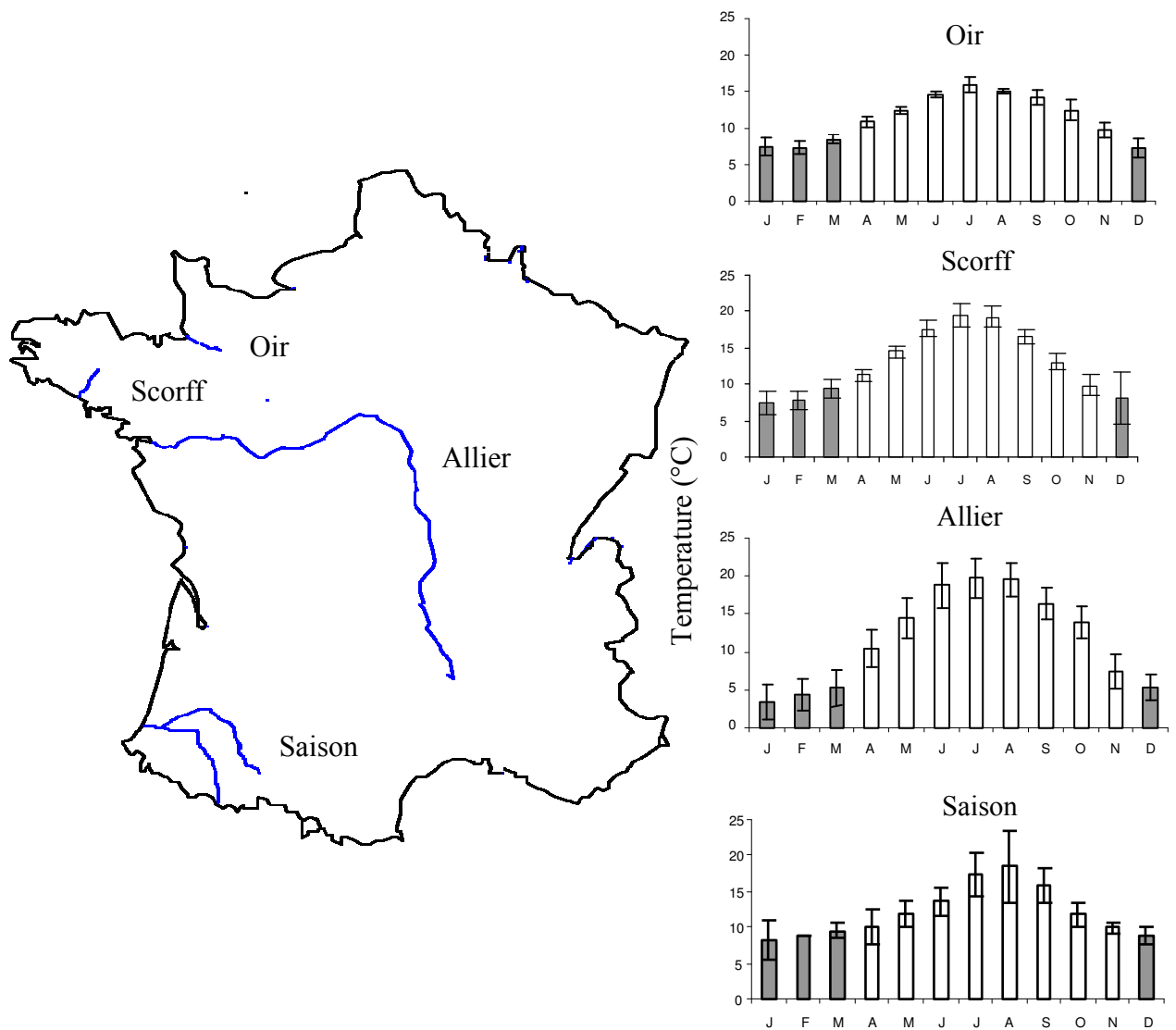


Figure 1. Localisation of the four study populations and monthly variations (mean \pm se) of water temperature in each river. The dark bars indicate the period of embryonic development of Atlantic salmon.

The study was performed during December 2010. For Oir, Scorff and Saison, male and female Atlantic salmon were captured few weeks before the spawning period (November-December) using deep-netting, electro-fishing or upstream migration traps. For the Allier population, fish were caught in an upstream migration trap in spring and kept at the Chanteuges fish farm. Fertilizations for Oir, Saison and Scorff populations occurred at INRA (Rennes, France) after transfer of individuals or gametes only (in the case of Scorff) whereas fertilizations for Allier population took place at the Chanteuges hatchery. Fertilizations were performed in December and eggs were incubated at INRA facilities.

For each population, five males and four females were used for fertilization except for Saison where only three females were available. Individuals were anaesthetised and gametes were collected by manual stripping. We kept twenty ova per female, which were individually weighted after freeze-drying. A full-factorial design was used to produce 20 families in each population but Saison (n=15) for a total of 75 sibships. This design allows an unbiased quantification of additive genetic effects. The protocol of *in vitro* fertilizations in Petri dishes was described in Côte et al. (in press). After fertilization, eggs were washed with standardized water (OECD 1992) and transferred to INRA facilities for subsequent handling.

Rearing experiment

Eggs were incubated individually in 5-ml wells of 12 wells plates that contained standardized water, previously aerated and tempered according to OECD guidelines (OECD 1992). Eggs from each sibship were incubated at two different temperatures in climate chambers. Half of eggs was incubated at 9.6°C (sd ± 0.6) ('high' temperature treatment) from fertilization to 530 Accumulated Degree Days (ADDs). The second part was incubated at 3.7°C (sd ± 0.7) from fertilization until eyed-stage (313 ADDs) and then at 10°C until 530 ADDs ('low' temperature treatment). The change from 3.7 to 10°C was implemented to reflect natural changes that usually occur around Mid-March in Allier River. The experiment was stopped at 530 ADDs because salmon embryos cannot survive much longer after hatching in plates. Every hour, room temperature was automatically recorded (TidbiT ONSET V2 Temp Logger UTBI-001). For each treatment, we randomly distributed 36 eggs from every sibship into 9 plates (4 eggs per sibship and plate and three different sibships per plate).

Offspring measurements

At 313 ADDs after fertilization (i.e. the eyed-stage), unfertilized eggs with no developing embryo were recorded and not considered in further analyses. For each sibship, survival at hatching was calculated as the number of hatched embryos divided by the number of developing embryos estimated at 313 ADDs. Hatching date was recorded daily at the individual level. 7 days after hatching, embryos were photographed in plates using a digital camera (Nikon D5000). Photographs were processed with Image J software (<http://rsbweb.nih.gov/ij/download.html>) to measure embryos' length to the nearest 1/100 mm. Length data were corrected by dividing the measured values by incubation time (in ADD) in order to encompass variations of hatching dates into embryos' length analyses. The resulting parameter is hereafter called 'corrected length'.

Molecular analyses

To infer genetic diversity estimates in each population and compute F_{st} we genotyped 106 individuals including the 35 progenitors involved in this study and 71 other individuals from the same populations captured during December 2009 and 2010 (sample size per population is given in Table S1). Genomic DNA was extracted from fin samples in a solution with 10 μ L of proteinase K (10mg/mL), 10 μ L of TE (TrisEDTA 1X) and 100 μ L of Chelex 100 sodium form (5%) incubated overnight at 56°C, and the enzyme was annihilated with 15 min at 100°C. DNA solution (10X) was used to genotype 14 microsatellite loci from the SALSEA-Merge project (Ellis et al 2011). QIAGEN's Multiplex PCR Kit was used for PCR amplification according to the manufacturer's recommendations, using an annealing temperature of 56°C. Forward primers were labelled with fluorescent dyes and primer pairs were distributed in three multiplex sets: [FAM- SSsp2210, FAM-Ssa202, HEX-SSspG7, HEX-SSsp2201, NED-SsaD144, NED-SsaD157], [FAM-SSsp2216, HEX-Ssa289, HEX-SSsp1605, NED-Ssa14, NED-Ssa171] and [FAM-SsaF43, HEX-Ssa197, NED-SSsp3016]. PCR products were analyzed on an ABI 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) and loci were genotyped with GENEMAPPER V3.7 (Applied Biosystem) software.

Statistical analyses

Phenotypic data were analyzed using linear mixed-effects models implemented in the R software (<http://cran.r-project.org>) via the lme4 and Pedigreemm package (Pinheiro & Bates 2000). We included egg weight per female as a fixed covariate and plate effect as a random effect in all models. Population, temperature and population x temperature interaction were treated as fixed effects and tested in models including sire, dam, dam x sire, dam x treatment, sire x treatment and dam x sire x treatment interactions as random effects. We also

investigated genotype x environment interactions in each population by testing sire x temperature interactions with sire, dam, dam x sire and sire x treatment as fixed effects. For models with survival as a response variable, we fitted a binomial error family. Data of incubation time and length were log transformed and analysed with a Gaussian error family. The statistical significance of each factor was tested by comparisons of models including or not the focal variable using likelihood ratios based on a Chi^2 distribution.

We calculated Q_{st} for each trait using variance components estimated by REML in the lme4 package, using the following formula (Spitze 1993):

$$Q_{st} = \sigma^2_b / (\sigma^2_b + 2 \sigma^2_a)$$

with σ^2_b the component of observed genetic variance among-populations and σ^2_a the within-population component estimated by the additive genetic variance (V_a).

Comparisons between F_{st} and Q_{st} values were performed following the method developed by Whitlock & Guillaume (2009). This approach aims at comparing the observed $Q_{st} - F_{st}$ difference with its expected simulated distribution under a neutrality hypothesis.

To calculate heritability in each population, we extracted variance components of sire, dam, dam x sire and other random effects, using the MCMCglmm package in R based on an ‘animal model’ approach. The additive genetic variance was estimated as $V_a = 4 \times \sigma^2_{\text{sire}}$ and narrow-sense heritability as $h^2 = V_a / V_p$. We also computed heritability overall populations for each trait using variance components estimated by REML.

We used the FSTAT software (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>) to compute F_{ST} overall populations and allelic richness in each population based on multilocus microsatellite data (Table S1). The GENETIX program (<http://kimura.univ-montp2.fr/genetix/>) was used to calculate the allelic number, expected heterosigosity (H_e), observed heterosigosity (H_o) and F_{is} in each population.

Results

Variations among populations and temperature treatments

Egg size did not differ significantly between populations ($F_{3,215} = 0.70$, $p = 0.64$) and a significant effect of egg size was only observed on corrected length (Table 1). Overall, the effect of treatment was significant for all traits (Table 1, Figure 2): at low temperature,

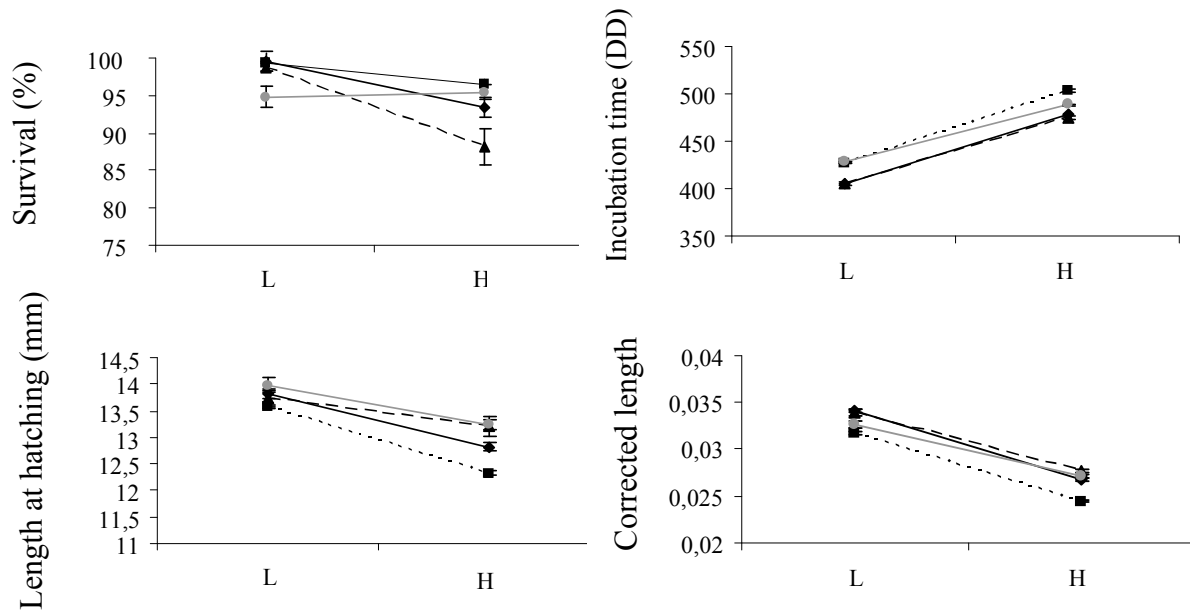


Figure 2. Temperature reaction norms for survival, incubation time, measured length at hatching and corrected length (length /incubation time) (means \pm S.E.), for Oir (black solid line), Scorff (dotted line), Saison (dashed line) and Allier (grey solid line). L and H correspond to the low and high temperature regimes.

Table 1. Linear mixed models testing for temperature, population, egg size and interaction (population x temperature) fixed effects on embryonic traits (survival, incubation time and corrected length). A second model was constructed to test population and egg size effects at each thermal treatment (Low Temperature and High Temperature). Significant p-values are in bold. For each model, sire, dam, sire x dam and plates were included as random effects but are not presented in the table.

		Global			Low temperature		High temperature	
		Df	χ^2	p-value	χ^2	p-value	χ^2	p-value
Survival	Treatment	1	14.13	<0.001	-	-	-	-
	Population	3	5.88	ns	10.96	0.01	4.45	ns
	Pop.x Treat.	3	10.88	0.01	-	-	-	-
	Egg size	1	0.17	ns	1.11	ns	1.29	ns
Incubation time	Treatment	1	111.69	<0.001	-	-	-	-
	Population	3	35.40	<0.001	39.77	<0.001	39.77	<0.001
	Pop.x Treat.	3	12.01	0.007	-	-	-	-
	Egg size	1	1.05	ns	0	1	1.35	ns
Length	Treatment	1	36.93	<0.001	-	-	-	-
	Population	3	5.12	ns	0	1	13.23	0.004
	Pop.x Treat.	3	16.26	0.001	-	-	-	-
	Egg size	1	9.91	0.002	6.71	0.01	12.11	0.005
Corrected length	Treatment	1	82.62	<0.001	-	-	-	-
	Population	3	9.90	0.002	7.59	0.05	25.39	<0.001
	Pop.x Treat.	3	18.68	<0.001	-	-	-	-
	Egg size	1	6.13	0.01	3.88	0.049	8.34	0.004

survival was higher (>95%), embryos hatched sooner and were longer than at high temperature. Significant interactions between temperature and population were detected in all traits (Table 1).

The effect of population was significant for all traits except survival at high temperature and length at low temperature. At low temperature, survival at hatching was significantly lower for Allier than for other populations (Tukey tests: $p < 0.001$, by comparing Allier with all populations). Corrected length values were significantly different between populations at low temperature (Tukey test: $p < 0.001$ except $p = 0.08$ for Oir-Saison) and high temperature (Tukey test: $p < 0.001$ except $p = 0.05$ for Allier-Oir and $p = 0.01$ for Allier-Saison), embryos from Scorff population being smaller and Allier being longer than other population at both temperature treatments.

Dam and Sire effects (Table 2) were common and observed for length (except Sire effect in Oir population and Dam effect in Scorff population), corrected length, incubation time (except Sire effect in Saison Population) and survival (except Sire effect in Saison population and Dam effects in Scorff and Allier populations). Dam x Sire interactions were only observed for survival in Allier population. Sire x Temperature interactions were observed for incubation time (Oir and Scorff populations), length (Scorff population) and corrected length (Oir population) (Table 2).

Quantitative and molecular genetic variation

Observed Q_{st} values were significantly higher than F_{st} ($= 0.07$, $p < 0.001$) for each trait (survival, incubation time and corrected length) in both temperature treatments (Table 3), except for length at low temperature. Q_{st} values were extremely high (0.45 to 0.99) and usually similar between the two temperatures, except for length and for corrected length for which Q_{st} at low temperature was lower (0.18 *versus* 0.47 at high temperature for length, 0.45 *versus* 0.95 at high temperature). Global heritability estimates were low: 0 for survival and from 0.02 to 0.06 for incubation time, length and corrected length (Table 3). Heritability for survival was close to zero in all populations (Table S2) and estimates were moderate for corrected length (from 0 to 0.99) and incubation time (from 0.03 to 0.26). Heritability values had wide 95% credible intervals and no significant differences were noticed among populations or temperature treatments (Table S2).

Table 2. Results of linear mixed models testing temperature and parental fixed effects (sire and dam) and interactions (dam x sire and sire x temperature) on embryonic traits in each study population. A ‘plate’ effect was also included in models as a random effect (data not shown). Significant p-values are in bold.

		Oir		Scorff		Saison		Allier	
		Df	p-value	Df	p-value	Df	p-value	Df	p-value
Survival	Treatment	1	<0.001	1	<0.001	1	<0.001	1	ns
	Sire	3	0.006	4	0.05	3	Ns	4	0.01
	Sire x Treat.	3	ns	4	ns	3	Ns	4	ns
	Dam	3	0.006	3	ns	2	<0.001	3	ns
	Dam x Sire	9	ns	12	ns	6	0.06	12	0.02
Incubation time	Treatment	1	<0.001	1	<0.001	1	<0.001	1	<0.001
	Sire	3	<0.001	4	<0.001	3	Ns	4	<0.001
	Sire x Treat.	3	0.001	4	<0.001	3	Ns	4	ns
	Dam	3	<0.001	3	<0.001	2	<0.001	3	<0.001
	Dam x Sire	9	0.06	12	ns	6	Ns	12	ns
Length	Treatment	1	<0.001	1	<0.001	1	<0.001	1	<0.001
	Sire	3	ns	4	0.01	3	0.01	4	0.008
	Sire x Treat.	3	ns	4	0.04	3	Ns	4	ns
	Dam	3	<0.001	3	ns	2	<0.001	3	<0.001
	Dam x Sire	9	ns	12	ns	6	Ns	12	ns
Corrected length	Treatment	1	<0.001	1	<0.001	1	<0.001	1	<0.001
	Sire	3	0.004	4	<0.001	3	0.01	4	0.007
	Sire x Treat.	3	0.003	4	ns	3	Ns	4	ns
	Dam	3	<0.001	3	0.004	2	<0.001	3	<0.001
	Dam x Sire	9	ns	12	ns	6	Ns	12	ns

Table 3. Divergence in quantitative traits (Qst) of Atlantic salmon embryos incubated at high (H) and low (L) temperature. Values for heritability (h^2), additive genetic variance (V_a), between-populations variance (V_{pop}), observed (Obs.) and expected (Exp.) Qst assuming a neutrality hypothesis are displayed. Fst overall populations was 0.07 ($p < 0.001$). P-values indicate statistical differences between observed and expected values of $Q_{st} - F_{st}$ (observed value of F_{st} : 0.07).

		V_a	V_{pop}	h^2	Obs. Qst	Exp. Qst	P-value
Survival	H	0.01	0.08	7.11×10^{-3}	0.80	0.14	< 0.001
	L	7.38×10^{-3}	3.06	1.43×10^{-3}	0.99	0.02	< 0.001
Incubation time	H	7.38×10^{-3}	1.59×10^{-3}	4.55×10^{-2}	0.99	0.07	< 0.001
	L	4.47×10^{-5}	2.46×10^{-3}	6.48×10^{-2}	0.96	0.04	< 0.001
Length	H	3.52×10^{-4}	6.25×10^{-4}	6.97×10^{-2}	0.47	0.11	0.001
	L	6.98×10^{-5}	4.5×10^{-13}	2.11×10^{-2}	0.18	0.24	0.1
Corrected length	H	2.82×10^{-4}	9.86×10^{-3}	1.80×10^{-2}	0.95	0.09	< 0.001
	L	2.82×10^{-4}	4.67×10^{-4}	4.33×10^{-2}	0.45	0.07	0.003

Discussion

We detected an effect of thermal regime on all the traits measured. Population differences were also found depending on traits and thermal regime. Populations x temperature interactions were observed for all traits and sire x temperature interactions were detected for incubation time and corrected length. Q_{st} values were extremely high and significantly higher than F_{st} for all traits. The Q_{st} for corrected length was twice lower at low than at high temperature.

Individuals incubated at 10°C had a higher mortality, delayed hatching and were smaller compared to individuals reared at a lower temperature. Effects of temperature on early-life stages of salmonids have been well documented and a negative effect of increased temperature on survival has been previously observed (Ojanguren et al. 1999). In our experiment, differences among thermal regimes could also be partly due to the change in temperature that occurred in one treatment (from 3.5°C to 10°C). Moreover, decrease of survival at 10°C can be due to a decrease of oxygen rate in well of plate experimental design. Temperature and oxygen rate are negatively linked and an increase of temperature can be responsible for a decrease of oxygen rate. This could explain why all the populations present worse performances at 10°C. Nevertheless, survival rates are very high for both treatments (>90 %), suggesting that this range of temperature variation (lower and equal to 10 °C) is not sufficient so as to reveal population differences biologically significant.

Population effects observed for the three traits under both thermal regimes suggest a genetic divergence between populations. This observation is supported by the Q_{st} - F_{st} comparison that suggests a pattern of divergent selection for all traits. We also showed that Q_{st} for corrected length was lower at low temperature, supporting the view that this treatment should be closer to natural conditions from study populations, hence lower effects of divergent selection under this treatment compared to the other one. Q_{st} estimates under distinct controlled conditions are rare because usually researchers pool data from different environments or experimental conditions (Knopp et al. 2007; Jensen et al. 2008). However, some studies, mainly in amphibians, showed that environmental conditions could influence Q_{st} values (Gomez-Mestre & Tejedo 2004; Porcher et al. 2004; Alho et al. 2011; Hangartner et al. 2011, 2012a). For instance some authors observed an increase of Q_{st} values along an acidity gradient linked to an increase of population effects (Gomez-Mestre & Tejedo 2004). However, Alho et al. (2011) did not detect any significant effect of experimental stress (interaction between temperature and food availability) on common frog traits (see also Palo et al. 2003).

The high Q_{st} values we observed suggest an effect of divergent selection, which may lead to local adaptation of study populations. Accordingly, we should observe higher performances of the Allier population in the low temperature treatment very similar to natural conditions from this river (but very different from conditions from the three other rivers, Figure 1). However, individuals from the Allier did not perform better in the low temperature treatment and they even had the lowest survival from this treatment. In addition, we expected individuals from this population to suffer more at 10°C but in fact they had a similar survival in both treatments (about 95%). Interestingly, the population x temperature interactions observed for all traits seem largely explained by the distinct reaction norms of the Allier population. This suggests a genetic divergence of this population in its thermal adaptation, which nevertheless cannot be called ‘local adaptation’ *sensu stricto*. This particular adaptation of the Allier population could be linked to the particular thermal regime of this river with extremely low temperatures from January to March (1 to 5°C) followed by an abrupt elevation to 10°C in April. This potential adaptation may explain the high survival score we observed for this population at 10°. Nevertheless, these results may be considered cautiously since Q_{st} - F_{st} approach has often been criticized (Pujol et al. 2008), especially because of lack of precision and bias in case of studies involving less than 20 populations (O’Hara & Merila 2005). Moreover, in 2002, Hendry criticized the approach which compares Q_{st} and F_{st} , suggesting that Q_{st} values are often higher than F_{st} one. One of the assumption of Q_{st} – F_{st} approach is that migration rates are higher than mutation rates. In case of populations with low migration rate and high mutation rate, this assumption is not checked. This could explain why our results present very high Q_{st} values. Significant population x temperature we observed for all the traits suggest an adaptive divergence in thermal plasticity of Atlantic salmon populations. In salmonids, such differences among populations thermal reaction norms have already been observed for early- life stages (Haugen & Vollestad 2000; Jensen et al. 2008; Darwish & Hutchings 2009). For instance, Haugen & Vollestad (2000) detected significant population effects under different thermal regimes as well as population x temperature interactions in graylings *Thymallus thymallus*. In brown trout (*Salmo trutta*) Jensen et al. (2008) detected some adaptive divergence in thermal responses linked to local conditions for alevin length and growth rate.

In addition to population reaction norms, we observed significant Sire x Temperature interactions for Oir and Scorff populations for incubation time and corrected length. This suggests heritable reaction norms and consequently genetic variability in plasticity between individuals within these two populations. This also suggests differences in adaptive potential between these populations. These results are in agreement with those found in early-life

stages of the brown trout and grayling, by Jensen et al., 2008 and Haugen & Vollestad (2000), respectively. Accordingly, several studies detected a genetic basis for incubation time in salmonids (Gharrett & Smoker 1993; Quinn & Adams 1996; Hebert et al. 1998). Incubation time constitutes an important trait for later performances because it is directly correlated to timing of emergence (Beacham & Murray 1987; Hebert et al. 1998).

To conclude, this study reveals a high phenotypic plasticity to temperature variations in early-life stages of Atlantic salmon. Population effects and population x temperature interactions further revealed an adaptive divergence in response to temperature variations in the study populations. This divergence was supported by extremely high Q_{st} values well above neutral expectations. However, it was difficult to link the performances of populations to their local conditions. Even though the Allier had distinct reaction norms from other populations, further investigations are required to demonstrate its putative local adaptation. In the context of climate change, these results suggest that salmon populations could be differentially impacted by thermal changes.

Acknowledgments

We thank the following colleagues from INRA 'Unité Expérimentale d'Ecologie et d'Ecotoxicologie Aquatique' for their help during experiments: D. Azam, M. Coke, P. Delaunay, A. Gallard, N. Jeannot, B. Joseph, C. Lacoste, F. Marchand, A. Quémeneur, C. Saget and J. Tremblay. We are also grateful to the following people who helped to capture Atlantic salmon or provided environmental data on the rivers studied: A. Baisez, D. Balestin, A. Bardonnnet, D. Barracou, E. Bussy, R. Delanoë, P. Etchécopar, P. Gaudin, Y. Guilloux, M. Hoffman, D. Huteau, F. Lange, C. Lousto, Y. Moulia, P. Martin, Y. Moello, E. Prévost, J. Rancon and V. Vauclin. We thank two anonymous referees for their helpful comments. SLC was supported by a grant from Plan Loire Grandeur Nature (project n° 34108) to GE.

Supplementary material

Table S1. Genetic diversity indices for each population: n is the sample size by river, N is the number of alleles, A_R is the allelic richness (based on samples of 12 individuals), H_e is the unbiased expected heterozygosity, H_o is the observed heterozygosity, and F_{is} is the inbreeding coefficient (non significant for all populations). Bold values represent values calculated on our samples while other values were found by Perrier et al. (2011).

River	n	N	A_R	H_e	H_o	F_{is}
Oir	43 / 80	11.07 / 13.4	7.7 /6.8	0.77 / 0.79	0.77 / 0.79	0.013 / 0.01
Scorff	18 / 64	8.07 / 11.6	7.2 / 6.3	0.74 / 0.79	0.78 / 0.78	-0.024 / 0.01
Saison	20 / 29	9.71 / 11.6	8.1 / 7.2	0.76 / 0.81	0.79 / 0.77	-0.04 / 0.06
Allier	25 / 35	7.36 / 8.1	6.1 / 5.4	0.68 / 0.74	0.71 / 0.74	-0.018 / 0

Table S2: Heritability for each early life-history trait in both treatments (L: Low; H: High) with 95% Bayesian credible intervals in brackets.

		Oir	Scorff	Saison	Allier
Survival	L	9.96×10^{-3} [$2.3 \times 10^{-4} - 8.0 \times 10^{-1}$]	4.83×10^{-3} [$1.4 \times 10^{-4} - 4.5 \times 10^{-1}$]	2.60×10^{-3} [$1.1 \times 10^{-4} - 1.3 \times 10^{-1}$]	1.13×10^{-2} [$1.1 \times 10^{-3} - 8.2 \times 10^{-1}$]
	H	1.11×10^{-2} [$8.2 \times 10^{-4} - 8.5 \times 10^{-1}$]	2.10×10^{-2} [$8.7 \times 10^{-4} - 7.0 \times 10^{-1}$]	3.31×10^{-3} [$1.1 \times 10^{-4} - 5.3 \times 10^{-1}$]	2.98×10^{-2} [$4.5 \times 10^{-3} - 7.4 \times 10^{-1}$]
Incubation time	L	1.24×10^{-1} [0.02 – 0.55]	6.56×10^{-2} [0.03 – 0.57]	5.92×10^{-2} [0.005 – 0.44]	5.71×10^{-2} [0.01 – 0.36]
	H	7.89×10^{-2} [0.01 – 0.46]	2.66×10^{-1} [0.19 – 0.84]	2.93×10^{-2} [0.001 – 0.26]	1.11×10^{-1} [0.01 – 0.70]
Corrected length	L	9.3×10^{-1} [$7.8 \times 10^{-1} - 9.7 \times 10^{-1}$]	1.3×10^{-3} [$1.6 \times 10^{-5} - 6.2 \times 10^{-2}$]	7.0×10^{-5} [$3.1 \times 10^{-6} - 1.1 \times 10^{-2}$]	1.5×10^{-4} [$9.4 \times 10^{-6} - 9.9 \times 10^{-1}$]
	H	1.1×10^{-3} [$7.2 \times 10^{-6} - 2.3 \times 10^{-2}$]	8.7×10^{-2} [$2.4 \times 10^{-2} - 9.3 \times 10^{-1}$]	9.9×10^{-1} [$1.8 \times 10^{-1} - 1$]	9.9×10^{-1} [$8.0 \times 10^{-3} - 1$]

Chapitre IV. Réponses au stress hypoxique de 4 populations de saumons Atlantique

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence des variations de réponses à la température, facteur potentiellement stressant pour les embryons de salmonidés dans la nature, bien que les conditions d'expérience imposées précédemment ne puissent pas être considérées en tant que telles. Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à la réponse des populations à un stress déterminant dans la survie et le développement des embryons de salmonidés : le manque d'oxygène. L'oxygène sous-gravier constitue un stress important pour les embryons de salmonidés. En effet, le développement des embryons a lieu sous le gravier et une diminution d'oxygène peut conduire à une forte mortalité au sein de la frayère. Certaines activités anthropiques, notamment agricoles, en favorisant le colmatage des cours d'eau, peuvent fortement modifier ce facteur. Le taux d'oxygène sous-gravier est un facteur difficilement mesurable car il présente une variabilité inter-rivières mais aussi intra-rivières très importante. Au sein d'une même frayère, le taux d'oxygène peut aussi fortement varier. C'est la raison pour laquelle nos rivières sont difficilement caractérisables pour ce facteur. Les populations d'intérêt sont toutes impactées par des problèmes d'hypoxie, de manière plus ou moins importante, notamment à cause des caractéristiques géo-morphologiques de ces rivières d'intérêt. Dans la rivière de l'Oir, les œufs de salmonidés sont exposés à des problèmes d'hypoxie notamment dus au colmatage des frayères.

L'objectif de ce chapitre est de caractériser de manière expérimentale les réponses de ces 4 populations françaises de saumon Atlantique à un stress en oxygène et de les comparer afin de connaître le potentiel d'adaptation de ces populations face à d'éventuels changements de conditions locales liées au changement climatique. Les rivières n'étant pas caractérisables pour ce facteur et, par conséquent, l'adaptation locale ne pouvant être testée, nous n'avons pas cherché à établir de lien entre les conditions locales et les différences observées.

Afin d'étudier la réponse des populations au stress en oxygène, nous avons réalisé des croisements intra-populations et soumis 4560 embryons à un stress en oxygène. L'expérience s'est déroulée sur deux années et le niveau de stress a été modifié d'une année sur l'autre. Nous avons réalisé et comparé des normes de réaction aussi bien à l'échelle inter qu'intra-populationnelle afin de connaître le potentiel adaptatif des populations d'intérêt.

Cet article a été publié dans *Journal of Evolutionary Biology*.

Population differences in response to hypoxic stress in Atlantic salmon

Jessica Côte^{1,2*}, Jean-Marc Roussel^{1,2}, Sabrina Le Cam^{1,2}, Guillaume Bal^{1,2,3} and Guillaume Evanno^{1,2}

¹INRA, UMR 985 Ecologie et Santé des Ecosystèmes, F-35042 Rennes, France.

²Agrocampus Ouest, UMR ESE, 65 rue de Saint-Brieuc, F-35042 Rennes, France.

³NOAA Fisheries, Northwest Fisheries Science Center, 2725 Montlake Blvd. E. Seattle, WA. 98112, USA.

Published in *Journal of Evolutionary Biology* (2012), 25, 2596-2606.

DOI: 10.1111/jeb.12007

Abstract

Understanding whether populations can adapt to new environmental conditions is a major issue in conservation and evolutionary biology. Aquatic organisms are increasingly exposed to environmental changes linked to human activities in river catchments. For instance, the clogging of bottom substratum by fine sediments is observed in many rivers and usually leads to a decrease of dissolved oxygen concentrations in gravel beds. Such hypoxic stress can alter the development and even be lethal for Atlantic salmon (*Salmo salar*) embryos that spend their early life into gravels beds. In this study we used a common-garden experiment to compare the responses to hypoxic stress of four genetically differentiated and environmentally contrasted populations. We used factorial crossing designs to measure additive genetic variation of early life history traits in each population. Embryos were reared under normoxic and hypoxic conditions and we measured their survival, incubation time and length at the end of embryonic development. Under hypoxic conditions, embryos had a lower survival and hatched later than in normoxic conditions. We found different hypoxia reaction norms among populations but almost no population effect in both treatments. We also detected significant sire \times treatment interactions in most populations and a tendency for heritability values to be lower under stressful conditions. Overall these results reveal a high degree of phenotypic plasticity in salmon populations that nevertheless differ in their adaptive potential to hypoxia given the distinct reaction norms observed between and within populations.

Key words: Adaptation, phenotypic plasticity, reaction norm, *Salmo salar*

Introduction

In the current context of global changes, numerous species face severe modifications of their environment (Vitousek et al. 1997; Balmford et al. 2003). Except migrating to unaltered habitats, there are two non exclusive ways by which species can adapt to these changes. First, adaptive changes are possible for traits with a significant additive genetic variation (i.e. heritable traits). Such a micro-evolution has been described in a number of species even in few generations (Merila et al. 2001; Kruuk et al. 2002; Hoffmann & Sgro, 2011). Second, phenotypic plasticity can allow organisms to cope with environmental changes when a given genotype can express various phenotypes in a range of environments (Stearns 1989). However, phenotypic plasticity can itself have a genetic basis and heritable reaction norms (i.e. genotype x environment interactions) have been described in many taxa (Haugen & Vollestad 2000; Kawecki & Ebert 2004; Fraser et al. 2007; Charmantier et al. 2008; Dingemanse et al. 2009).

The inference of mechanisms underlying the adaptation of populations to their current environment is central to predict their adaptive potential to environmental changes. Common garden experiments combined with quantitative genetics crossing designs can be used to disentangle the genetic and environmental bases of life history traits and measure reaction norms. Such experiments have demonstrated that populations can be adapted to local optima *via* divergent selection leading to genetically based differences in life history traits (Koskinen et al. 2002; Cano et al. 2004; Perry et al. 2005; Jensen et al. 2008). Alternatively, variations in such traits can be solely due to plastic responses or to a combination of genetic adaptation and phenotypic plasticity depending on traits and populations (Hendry et al. 1998; Haugen & Vollestad 2000). Importantly, half sib crossing designs should be used to avoid including non genetic maternal effects in measurements of genetic variation within and among populations (Hunt & Simmons 2002). The evolutionary potential depends on standing genetic variance of populations, notably additive genetic variance (V_a) that is directly linked to the heritability of a trait and thus to its response to selection. However, heritability varies with environmental conditions: lower values are usually observed under stressful conditions (Réale *et al.* 1999; Uller *et al.* 2002; Cano *et al.* 2004; Charmantier *et al.* 2004; and Garant *et al.* 2004.; 2005). As a result, experimental investigations of adaptive potential in wild populations should ideally be carried out under regular 'benign' settings but also under more realistic stressful conditions.

Aquatic organisms are highly sensitive to certain environmental factors, notably water temperature and dissolved oxygen levels. Adaptive potential of fish populations to variations in water temperature has been widely investigated to predict the consequences of climate change on fish populations' viability (Beacham & Murray 1985, 1986; Hendry et al, 1998; Haugen & Vollestad, 2000; Jensen et al. 2008). However, few studies investigated the evolutionary potential of populations to lower levels of dissolved oxygen (Crispo & Chapman 2008; 2010; 2011; Martinez et al. 2009). These studies were all carried out on African cichlids while hypoxia is also an important stress for fish from the northern hemisphere (Shields & Knight 2011). Such hypoxic stress is increasingly frequent in river catchments where anthropogenic activities enhance sediment transfers to aquatic ecosystems (Waters 1995). Notably, the deposition of fine sediments induces river substrate clogging (Brunke 1999) and modifies the hydrochemistry of the hyporheic zone and the availability of dissolved oxygen to aquatic organisms (Boulton et al. 1998; Soulsby et al. 2001; Greig et al. 2007).

Atlantic salmon (*Salmo salar*) is an anadromous species that reproduces in rivers where juveniles spend one to four years before migrating to sea for one to three years depending on populations. Most *S. salar* populations are considered endangered due to anthropogenic pressures including recreational and professional fishing, alteration of feeding grounds at sea by global changes, habitat loss through dam construction or degradations of spawning habitats (Bagliniere et al. 1990; Schindler 2001). Salmon embryos develop into gravel riverbeds and are thus often exposed to hypoxic stress causing high mortality rates (Malcolm et al. 2003; Dumas et al. 2007). If embryos survive to hypoxia, their development is nonetheless slower and they are smaller at hatching compared to non-stressed individuals (Ciuhandu et al. 2005; Greig et al. 2005; Finn 2007). Despite the widespread incidence of hypoxic stress both in North-American and European salmon rivers (Reeves et al. 1993), no study investigated the variation among populations in embryo resistance to hypoxia.

In this study, a common garden experiment was designed to detect potential differences in early life history traits measured under normoxic and hypoxic conditions among four Atlantic salmon populations. We investigated whether hypoxia reactions norms differed among populations and assessed their adaptive potential by i) calculating heritability values under normal and stressful conditions and ii) testing for genotype by environment interactions.

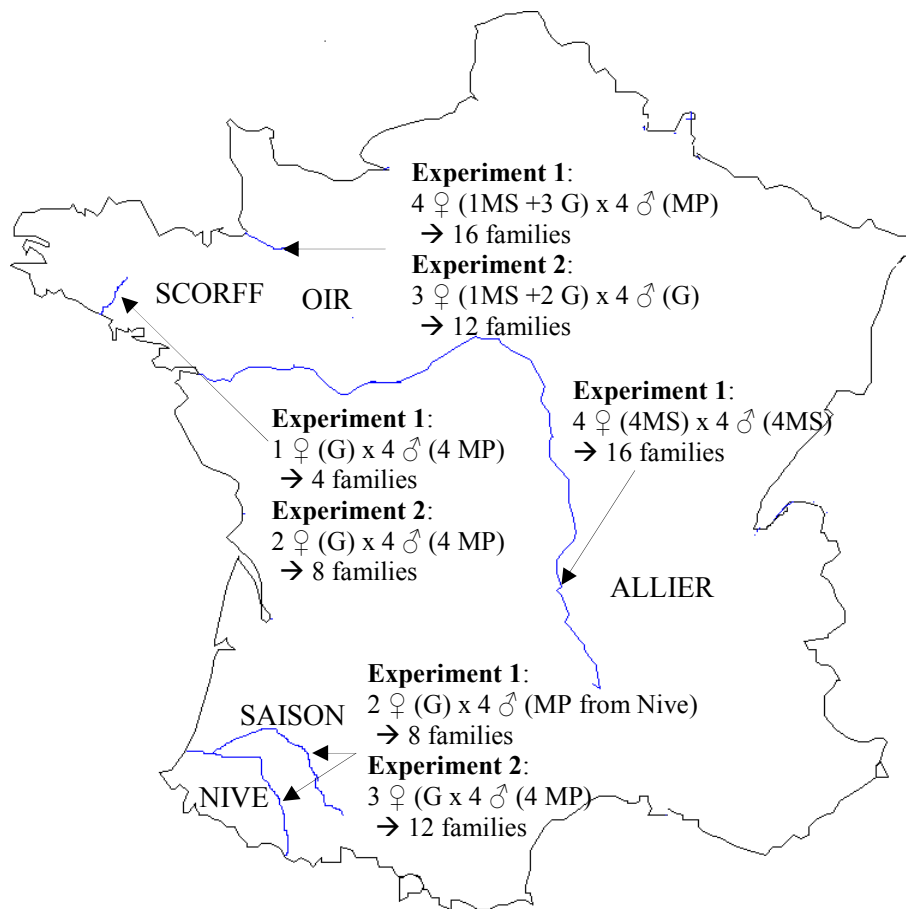


Figure 1. Location of study sites and description of crosses designs for each population and experiment. The life history of progenitors and the number of families generated in each experiment are indicated (G: grilse; MS: multi-sea-winter individual; MP: Mature parr).

Material and methods

Study populations

We studied four Atlantic salmon populations located in Western and Central France and separated by several hundred kilometres from each other (Fig. 1). These populations are genetically differentiated (pairwise F_{st} : 0.04 to 0.11) and belong to four of the five genetic groups described in France (Perrier et al. 2011). These populations also live in river systems of various sizes with very distinct environmental characteristics. The Oir River is a 20-km-long tributary of the Sélune River that flows into the English Channel. This river drains an area of 87 Km² with a mean annual discharge of 1 m³.s⁻¹. The Scorff River is 62-km-long and its watershed covers an area of 480 Km². It flows into the Atlantic Ocean, and has a mean annual discharge of 8 m³.s⁻¹. The Oir and Scorff rivers have a similar geology characterized by metamorphic siliceous rocks. The Saison River is a 54-Km-long tributary of Oloron Gave. It drains an area of 627 Km² with a mean annual discharge of 24.5 m³.s⁻¹. The geology of this watershed is mostly made of sedimentary rocks. The Allier River is a tributary of Loire River that flows into the Atlantic Ocean. This river has a mean annual discharge of 147 m³.s⁻¹ and drains an area of 14310 Km² characterized by a particular geology made of volcanic and metamorphic rocks. Adult Atlantic salmon reach spawning areas in the Allier River after an upstream migration of more than 700 km, *i.e.* the longest freshwater migration reported in Western Europe. This population is the most genetically differentiated from all other French populations and the predominance of multisea-winter fish combined with a precocious run-timing suggests a local adaptation to a long migration distance (Perrier et al. 2011). According to local environmental agencies water quality is good for Allier, Saison and Scorff rivers but medium for Oir in relation with high levels of nitrate and suspended solids. No quantitative information is available on levels of dissolved oxygen in the rivers studied except for Oir river where low oxygen levels have been recorded in gravel beds where Atlantic salmon embryos develop (Massa et al. 1998). Overall the genetic differentiation among these four populations combined with their strongly contrasted environmental characteristics suggests they may have evolved some degree of adaptive divergence and / or they may have different adaptive potentials to environmental variations.

Fish sampling and artificial fertilization

The study was performed during two consecutive winters (2009-2010, Experiment 1; 2010-2011, Experiment 2) to increase the number of families in each population and to investigate

two levels of hypoxic stress. We used wild progenitors captured in each river to make full factorial crossing designs with resulting embryos being reared under normoxic and hypoxic conditions. Due to technical constraints, the number of progenitors varies between populations and experiments and we used either small precocious males or large anadromous males (see Figure 1 for details). Males and females were captured few weeks before the spawning period (November-December) on Oir, Scorff and Saison Rivers, using deep-netting, electrofishing or upstream migration traps. The capture of precocious males was not successful in Saison River during Experiment 1, thus fish from the nearby Nive river were used (Figure 1). Nive and Saison salmon populations belong to the same genetic cluster and are not significantly differentiated (Perrier *et al.*, 2011). Fish from Allier (Experiment 1 only) were caught in an upstream migration trap in spring and kept in Chanteuges fish farm facilities. Fertilizations took place either locally (Oir and Allier) or at INRA Rennes where fish or gametes were transferred (Scorff and Saison).

For each population four males were used but the number of females varied between 1 and 4 depending on the success of capture (Fig. 1). Fish were anaesthetized and gametes were individually collected by manual stripping. Twenty ova per female were kept and individually weighed after freeze-drying. Fertilisations were then made in a full-factorial design, every male being crossed with every female of the same population. For Scorff, Oir and Saison, *in vitro* fertilizations were made in Petri dishes according to the protocol of Jacob *et al.*, 2010. Ova were distributed in Petri dishes and fertilized with 40 μ L of milt. Petri dishes were then half filled with water and after one hour, eggs were carefully rinsed. Water used for fertilisations and rinsing the eggs was aerated and chemically standardized water reconstituted according to OECD guidelines (OECD 1992). For the Allier population fertilizations were done according to the protocol routinely used at the Chanteuge hatchery, which mainly differed by the use of plastic beakers and a standard diluent for fertilizations. Eggs from the Allier were then rinsed with the same water used for other populations. Over both experiments, a total of 76 families were analysed.

Rearing experiment and offspring measurements

Eggs were incubated at INRA Rennes in a recirculated water system. Water temperature was kept constant and automatically recorded every hour (mean \pm s.d. = 10.06 $^{\circ}$ C \pm 0.17 and 10.22 $^{\circ}$ C \pm 0.18 for Experiment 1 and Experiment 2, respectively). Each sib-group was split into 4 replicates of 15 eggs, which were placed separately in perforated containers (50 mm x 50 mm) that ensure water circulation. Two replicates were incubated with normal oxygen supply (normoxia), and two replicates with water at lower dissolved oxygen (DO) level (hypoxia).

Hypoxic water was obtained by using an oxygen-depletion system adapted from Roussel, 2007. During incubation, DO level was checked twice a day using an oxymeter (Hach portable LDO HQ10). The average \pm s.d. DO concentrations in normoxic water were 10.37

± 0.44 mg.L⁻¹ (min-max 9.03-10.88) and 9.99 ± 0.52 mg.L⁻¹ (min-max 9.13-11.27) for Experiment 1 (Exp. 1) and Experiment 2 (Exp. 2), respectively. For the hypoxic treatment, the average DO concentration was slightly higher in experiment 1 (4.79 ± 0.24 mg.L⁻¹; min-max 4.42 – 5.76) than in experiment 2 (4.15 ± 0.60 mg.L⁻¹; min-max 3.66 – 5.15). The DO level was intentionally lower in experiment 2 to challenge populations with a stronger hypoxic stress.

Unfertilised eggs that kept the appearance of ova were counted and removed from the containers at 313 Accumulated Degree-Days (ADD) after fertilization. Dead eggs and embryos were daily removed to prevent any infection. Three early life history traits were measured on a total of 4560 embryos. For each sib group, survival was calculated as the number of embryos at 900 ADDs divided by the number of developing embryos at 313 ADDs to avoid any bias due to unfertilized eggs. The incubation time (hatching date) was recorded at the individual level. At 900 ADD, embryos were over-anaesthetized in a solution of benzocaine (0.1%) and photographed using a digital camera (Nikon D5000). Photographs were processed with Image J software (<http://rsbweb.nih.gov/ij/download.html>) to measure embryos' fork length to the nearest 0.01 mm.

Statistical analyses

Data were analyzed for each experiment using linear mixed-effects models or generalized linear mixed-effects models implemented in the R software (<http://cran.r-project.org>) via the lme4 package (Pinheiro & Bates 2000). The population, treatment and population x treatment interaction were treated as fixed effects and sire, dam, container and dam x sire interaction were considered as random effects. Differences among populations were investigated for each treatment separately to account for significant populations x treatment interactions and significant differences in survival between treatments. We also investigated genotype x environment interactions in each population by testing sire x treatment interactions (in that case, treatment, sire and dam were considered as fixed effects). Average egg weight per female was included as a fixed covariate in all models except in within population models with a fixed dam effect. We used a binomial error family for models with survival as a response variable. Data on incubation time and offspring length were log transformed and analysed with a Gaussian error family.

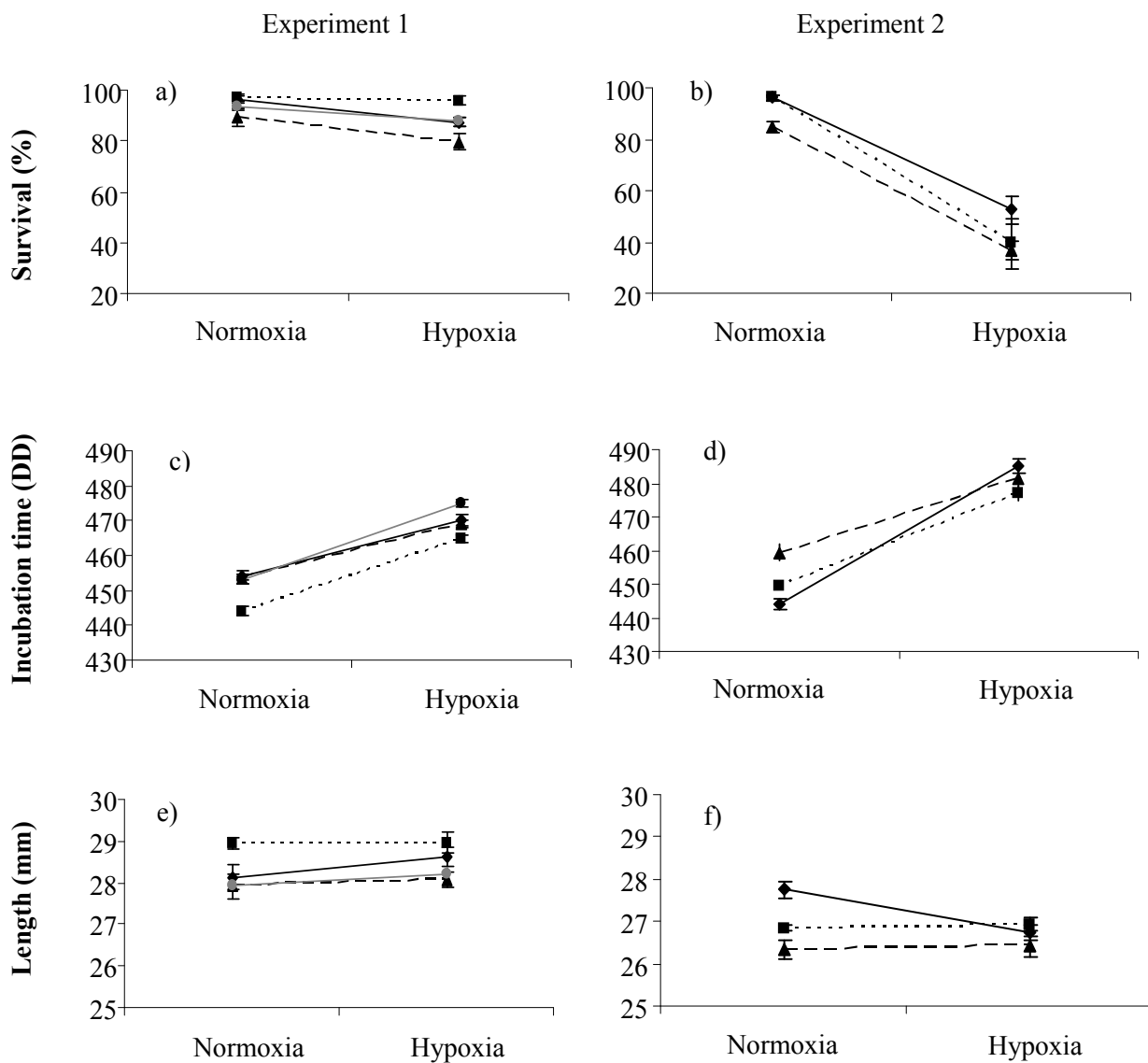


Figure 2. Hypoxia reaction norms for survival, incubation time and length of embryos in four Atlantic salmon populations (means \pm S.E.). Results from Experiment 1 (a, c, e) and Experiment 2 (b, d, f) are presented for Oir (black solid line), Scorff (dotted line), Saison (dashed line) and Allier (grey solid line).

To investigate the amount of between-years variation relative to the among-populations (within year) variation we tested for a year effect among the two experiments for the three traits measured in normoxia. We also tested for a year effect in each population and trait separately. The statistical significance of each factor was tested by comparisons of models including or not the focal variable using likelihood ratios tests (LRT) based on a Chi^2 distribution. We also investigated year and population effects on (log-transformed) egg size using hierarchical analyses of variance with female effect nested within years and female effect nested within populations, respectively. For the Scorff population, as only one female was used in experiment 1, the year effect was tested singly in a linear model.

We computed heritability for each population using an ‘animal model’ approach and a Bayesian inference developed by Waldmann (2009). These analyses were carried out with the OpenBugs software (<http://www.openbugs.info/w/>, Lunn et al. 2009). Three parallel MCMC chains were run, and 50 000 iterations for each chain were retained after an initial burn-in of 10 000 iterations. Convergence of MCMC sampling was assessed with the Brooks-Gelman-Rubin diagnostic (Brooks & Gelman 1998) and the omnibus χ^2 discrepancy was used to verify the consistency between models and data (Gelman et al. 2004). Heritability was calculated using estimates of additive genetic variance (V_a) and residual variance (V_r) as: $h^2 = V_a / (V_a + V_r)$. We also computed coefficients of genetic variation for each trait following Houle (1992).

Results

Variations among experiments, treatments, populations and parents

For both experiments, the hypoxic treatment had a significant effect on all traits measured (Table 1). Overall, offspring reared under hypoxic conditions had a lower survival and hatched later than embryos reared under normoxic conditions (Fig. 2). Offspring size was lower under hypoxic conditions in Experiment 2 but it was unexpectedly higher under such conditions in Experiment 1 (Table 1 and Fig. 2). When considering each population

Table 1. Results of linear mixed models testing the effects of population (Pop.), treatment (Tr.) and their interaction on early *S. salar* life history traits for both experiments.

		Experiment 1			Experiment 2		
		χ^2	Df	p-value	χ^2	Df	p-value
Survival	Pop.	6.76	3	0.08	2.27	2	ns
	Tr.	38.2	1	<0.001	145.63	1	<0.001
	Pop x Tr.	4.33	3	ns	13.18	2	0.001
	Egg size	1.84	1	ns	0.01	1	ns
Incubation time	Pop.	1.82	3	ns	1.36	2	ns
	Tr.	228.70	1	<0.001	154.83	1	<0.001
	Pop x Tr.	13.62	3	0.003	30.30	2	<0.001
	Egg size	0	1	ns	0	1	ns
Length	Pop.	4.24	3	ns	0.93	2	ns
	Tr.	16.17	1	<0.001	7.25	1	0.007
	Pop x Tr.	1.66	3	ns	30.27	2	<0.001
	Egg size	32.86	1	<0.001	9.59	1	0.002

separately, the treatment did not equally affect all traits and populations (Table 2). The length of embryos at the end of development was only significantly influenced by hypoxic stress in Oir and Allier populations during Experiment 1 and in Oir population only during Experiment 2 (Table 2). Significant population x treatment interactions were observed for all traits in Experiment 2 but only for incubation time in Experiment 1 (Table 1). Surprisingly, we observed a significant difference among populations only for survival under normoxic conditions (LRT $\chi^2 = 6.77$, $p = 0.03$, Table S2). This effect seems to be due to the low survival recorded for the Saison population (Fig. 1, Tukey tests: Oir-Saison $p=0.007$, Saison-Scorff $p=0.006$, Scorff-Oir $p=0.99$). Egg size did not differ among populations for both experiments (Exp. 1: $F_{3,209} = 0.65$, $p = 0.61$; Exp. 2: $F_{2,265} = 0.21$, $p = 0.88$). Egg size only differed among the two years for the Scorff population in which the single female used in experiment 1 had larger eggs than females from experiment 2 (average \pm sd in Exp. 1: 0.13 ± 0.003 (g); Exp. 2: 0.09 ± 0.003 ; $F_{1,58} = 1493.5$, $p < 0.001$). Considering the three traits measured in normoxia, a significant year effect was only observed for embryo length (LRT: $\chi^2 = 24.32$, $p < 0.001$). This effect was linked to smaller embryos in the Scorff and Saison populations in experiment 2 (LRTs, Scorff: $\chi^2 = 12.86$, $p < 0.001$; Saison: $\chi^2 = 9.64$, $p = 0.002$; Oir: $\chi^2 = 0$, $p = 1$; Fig.2 e,f).

Parental effects are presented for each population and experiment in Table 2. As expected, dam effects are often significant on embryo length and incubation time but also survival (Table 2). Dam effects on embryo length were probably partly linked to significant egg size variations (Table 1 and S1). Significant sire (genetic) effects are observed for all traits in the Allier population and for at least one trait in other populations (Table 2). Sire x dam interactions are only significant for survival in the Saison population (Table 2). Sire x treatment interactions are observed at least once in each population except for Oir River (Table 2). Such genotypes x environment interactions are also more frequent in Experiment 1 than in Experiment 2 (Table 2).

Quantitative genetic variation

Heritability varied between 0 and 0.71 depending on traits and populations (Table 3). Heritability for survival in the Scorff population in Experiment 1 could not be computed because of a lack of convergence of MCMC chains for this data set (Tables 3, S2, S3). Null heritability values were noticed for survival and highest values were observed for length. For incubation time and length, heritability tended to be higher under normoxic conditions than

Table 2. Linear mixed models testing treatment (Tr.), parental fixed effects and their interactions on early life history traits of Atlantic salmon. For each population, p-values obtained from Experiment 1 (Exp. 1) and Experiment 2 (Exp. 2) are in bold when significant. Degrees of freedom are indicated in brackets; Dam and Dam x Sire effects could not be tested for the Scorff population in Experiment 1 because only one female was used (-). The Allier population was only used in experiment 1.

		Oir		Scorff		Saison		Allier
Survival	Tr.	<0.001 ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎	ns ₍₁₎	0.004 ₍₁₎	0.004 ₍₁₎	0.001 ₍₁₎	0.002 ₍₁₎
	Sire	ns ₍₃₎	0.006 ₍₃₎	ns ₍₃₎	0.006 ₍₃₎	0.010 ₍₃₎	ns ₍₂₎	< 0.001 ₍₃₎
	Sire x Tr.	0.080 ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	0.020 ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎
	Dam	<0.001 ₍₃₎	0.001 ₍₂₎	-	ns ₍₃₎	ns ₍₁₎	0.010 ₍₃₎	0.003 ₍₃₎
	Dam x Sire	0.050 ₍₉₎	ns ₍₆₎	-	ns ₍₃₎	<0.001 ₍₃₎	ns ₍₆₎	0.070 ₍₉₎
Incubation time	Tr.	<0.001 ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎
	Sire	<0.001 ₍₃₎	0.060 ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	0.040 ₍₃₎	ns ₍₂₎	<0.001 ₍₃₎
	Sire x Tr.	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	0.040 ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	0.030 ₍₃₎
	Dam	<0.001 ₍₃₎	0.001 ₍₂₎	-	ns ₍₁₎	ns ₍₁₎	<0.001 ₍₃₎	<0.001 ₍₃₎
	Dam x Sire	ns ₍₉₎	ns ₍₆₎	-	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₆₎	ns ₍₉₎
Length	Tr.	0.003 ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎	ns ₍₁₎	ns ₍₁₎	ns ₍₁₎	ns ₍₁₎	0.020 ₍₁₎
	Sire	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	0.002 ₍₃₎	ns ₍₃₎	0.003 ₍₂₎	<0.001 ₍₃₎
	Sire x Tr.	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	0.009 ₍₃₎	0.020 ₍₃₎	ns ₍₃₎
	Dam	<0.001 ₍₃₎	<0.001 ₍₂₎	-	ns ₍₁₎	<0.001 ₍₁₎	<0.001 ₍₃₎	<0.001 ₍₃₎
	Dam x Sire	ns ₍₉₎	0.090 ₍₆₎	-	ns ₍₃₎	ns ₍₃₎	ns ₍₆₎	ns ₍₉₎

hypoxic conditions, except for the Saison population. However, 95 % Bayesian credible intervals were overlapping between both treatments except for the Oir population in Experiment 2. Coefficients of genetic variation followed a similar trend of lower heritability in hypoxia (Table 3). Accordingly, higher V_a values were observed under normoxic conditions except for the Saison population (Table S2). Residual variation usually did not significantly differ between normoxia and hypoxia except five cases of significant increase under hypoxia in Experiment 2 (Oir and Scorff populations, Table S3).

Discussion

We detected an effect of hypoxic stress on most traits measured but surprisingly almost no differences between populations were observed either under normal or stressful conditions. However, significantly different reaction norms were observed among populations suggesting genetic differences in response to hypoxia at this level. We also detected sire x treatment interactions that indicate adaptive responses to hypoxia within certain populations. Such genotype x environment interactions may enhance the adaptive potential of populations to hypoxia. Alternatively, lower heritability values observed under stressful conditions may constrain the evolutionary potential of Atlantic salmon populations (Charmantier & Garant 2005; Hoffman & Sgro 2011).

Individuals exposed to hypoxic stress had a higher mortality and delayed hatching compared to embryos reared under normal conditions. Such effects had already been observed in previous studies (Ruggerone 2000; Ciuhandu et al. 2005; Greig et al. 2005; Finn 2007). The size at the end of embryonic development under hypoxia was lower in only one case (Oir population in Experiment 2) compared to normoxic conditions. The delay at hatching was likely compensated by a higher growth rate leading to a similar size at the end of embryonic development in both treatments (Hamor & Garside 1976; Roussel 2007). We also noticed that a slight change in stress intensity (from 4.8 to 4.2 mg.l⁻¹ of dissolved oxygen) can dramatically increase the mortality of salmon embryos by two to three orders of magnitude.

These effects of hypoxia on early life history traits were mediated by the population of origin of embryos as reflected by significant population x treatment interactions. Unexpectedly, almost no population differences were noticed both under normoxic and hypoxic conditions, except for survival in normoxia in Experiment 2. This last result contrasts with many studies reporting significant differences among populations of various taxa based on measurements of early life history traits in common garden experiments (e.g. Dingle & Mousseau 1994;

Table 3. Heritability values for each early life history trait in both treatments (N: normoxia; H: hypoxia) and for the two experiments. Significant p-values are indicated in bold, 95% Bayesian credible intervals are in brackets and the coefficient of genetic variation in italic (Houle 1992).

		Experiment 1			Experiment 2		
		Survival	Incubation time	Length	Survival	Incubation time	Length
Oir	N	8.7×10^{-17}	0.65	0.71	4.0×10^{-15}	0.63	0.58
		[1.6×10^{-30} - 2.8×10^{-25}]	[0.46 - 0.81]	[0.57 - 0.99]	[2.3×10^{-31} - 3.4×10^{-22}]	[0.46 - 0.79]	[0.40 - 0.98]
		<i>3.3×10^{-05}</i>	<i>0.83</i>	<i>1.80</i>	<i>1.1×10^{-04}</i>	<i>0.61</i>	<i>4.34</i>
	H	1×1.10^{-19}	0.61	0.67	6.6×10^{-3}	1.08×10^{-9}	0.31
	[7.2×10^{-32} - 3.0×10^{-28}]	[0.36 - 0.84]	[0.55 - 0.99]	[1.7×10^{-30} - 5×10^{-2}]	[1.7×10^{-31} - 2×10^{-9}]	[0 - 0.69]	
	<i>9.9×10^{-06}</i>	<i>0.67</i>	<i>1.55</i>	<i>1.27</i>	<i>$5 \times 9e^{-04}$</i>	<i>2.88</i>	
Scorff	N	-	0.48	0.41	6.0×10^{-21}	0.38	0.57
			[0.09 - 0.82]	[2×10^{-3} - 0.99]	[0 - 7.2×10^{-20}]	[6.8×10^{-6} - 0.99]	[0.43 - 0.70]
		<i>0.47</i>	<i>0.93</i>	<i>9.4 \times 10^{-06}</i>	<i>0.45</i>	<i>4.01</i>	
	H	-	0.09	0.27	9.1×10^{-6}	0.27	0.08
	[1.8×10^{-36} - 0.75]	[1×10^{-3} - 0.63]	[0 - 4.07×10^{-8}]	[2.2×10^{-6} - 0.75]	[4.0×10^{-29} - 0.02]		
	<i>0.30</i>	<i>0.57</i>	<i>0.19</i>	<i>0.48</i>	<i>0.83</i>		
Saison	N	2.5×10^{-24}	5.9×10^{-4}	0.64	1.7×10^{-16}	0.52	0.51
		[1.3×10^{-30} - 6.5×10^{-25}]	[4.9×10^{-30} - 2.7×10^{-7}]	[0.37 - 0.99]	[1.3×10^{-32} - 3.6×10^{-29}]	[0.36 - 0.66]	[0.19 - 0.99]
		<i>1.7×10^{-06}</i>	<i>0.031</i>	<i>0.98</i>	<i>6.0×10^{-05}</i>	<i>0.67</i>	<i>3.34</i>
	H	4.2×10^{-22}	0.05	0.59	2.4×10^{-20}	0.68	0.45
	[6.6×10^{-29} - 5.1×10^{-23}]	[0 - 0.98]	[0.37 - 0.79]	[5.8×10^{-31} - 1.6×10^{-24}]	[0.41 - 0.88]	[0.25 - 0.99]	
	<i>2.0×10^{-06}</i>	<i>0.24</i>	<i>1.14</i>	<i>1.7×10^{-10}</i>	<i>0.80</i>	<i>5.35</i>	
Allier	N	7.5×10^{-12}	0.55	0.68	-	-	-
		[1.05×10^{-29} - 1.11×10^{-22}]	[0.38 - 0.72]	[0.47 - 0.99]			
		<i>6.9×10^{-04}</i>	<i>0.59</i>	<i>1.65</i>			
	H	1.2×10^{-12}	0.49	0.54	-	-	-
	[6.6×10^{-30} - 5.7×10^{-23}]	[0.31 - 0.66]	[0.37 - 0.70]				
	<i>5.7×10^{-04}</i>	<i>0.56</i>	<i>0.96</i>				

(-) Data not available

Marangoni & Tejedo 2008; Gonda et al. 2009; Reardon & Chapman 2009; Crispo & Chapman 2010; Crispo & Chapman 2011; Rogell et al. 2011; Aubret 2012). In salmonids, Haugen & Vollestad (2000) and Jensen et al. (2008) both detected significant embryo length variations among grayling and brown trout populations, respectively. This lack of population effect in our experiment is surprising given the genetic differentiation among the four populations (notably the Allier population *versus* the others, Perrier *et al.* 2011), the high geographic distance between the rivers studied as well as their distinct environmental characteristics. Our results thus suggest a higher plasticity in early life history traits among Atlantic salmon populations compared to other salmonids. Similarly, Paez et al. (2010) measured *S. salar* embryonic life history traits in sub-populations from a Canadian river under controlled conditions and did not detect any significant differences. Later during the juvenile period, however, Nicieza et al. (1994 a, b) found significant differences in growth rate and digestion traits for one-year-old *S. salar* collected in Spanish and Scottish rivers. We also investigated whether trait variations among both experiments (in normoxia) may be important relative to variations among populations in each experiment. We only detected annual differences for embryo length. These differences were probably linked to significant egg size variations among experiments in the Scorff population and to annual variations in maternal and / or paternal effects for the Saison population (Table S1).

Even though almost no population differences were observed in each treatment, we noticed several significant population x treatment interactions notably in Experiment 2 under a more severe hypoxic stress. These population-specific reaction norms may suggest a local adaptation to hypoxic stress. However, we cannot link population specific responses to their local hypoxia conditions. This is because contrary to environmental variables such as discharge, water temperature and water chemistry, the large scale monitoring of dissolved oxygen levels in gravel river beds is hardly possible. Consequently our results based on a common garden experiment reveal genetic differences in response to hypoxia among populations but further investigations are required to test whether these differences reflect a pattern of local adaptation. Results from Experiment 2 suggest that certain populations are more vulnerable to hypoxia. For instance, the Oir population had the most delayed hatching and the most important decrease in size under hypoxic conditions and the Scorff population displayed the largest decrease in survival under such conditions. If one refers to the recent review on reactions norms in salmonids by Hutchings (2011), our study is the first to provide reaction norms for hypoxia in salmonid species. Most population-specific reaction norms have been described for temperature or pH (e.g. Hendry et al. 1998; Haugen & Vollestad

2000; Jensen et al. 2008; Fraser et al. 2008; Darwish & Hutchings 2009). In Atlantic salmon, most studies focused on comparisons between wild and farmed populations (e.g. Fraser et al. 2008 or Darwish & Hutchings 2009). It is also worth notice that some authors did not detect significantly different reaction norms among populations (Kinnison et al. 1998; Morris et al. 2011).

In addition to populations-specific reaction norms, we observed several significant sire x treatment effects that reveal genotype x environment interactions. Heritable plastic responses to hypoxia have been described for gill size in an African cichlid species (Crispo & Chapman, 2010). In salmonid species, heritable reaction norms were so far mainly reported for temperature or pH (Beacham & Murray 1985; 1986; Hebert et al. 1998; Einum & Fleming 1999). The fact that genotype x environment interactions were not observed in all populations and traits suggests that this component of genetic variation may contribute to differences in adaptive potential among populations. The evolutionary potential also depends on heritability of traits under standard and stressful conditions, the latter being more critical in the current context of global changes. We found a general tendency for heritability (and coefficients of genetic variation or ‘evolvability’) to decrease under hypoxic conditions, which corresponds to the pattern usually observed in wild animal populations (Réale et al. 1999; Uller et al. 2002; Garant et al. 2003; 2004; Cano et al. 2004; Charmantier et al. 2004; Charmantier & Garant 2005). We also observed null heritability values for survival but relatively high values for incubation time and embryo size, which follows the general prediction of lower heritability for fitness traits compared to morphological traits (Mousseau & Roff 1987). Finally maternal effects had a highly significant influence on incubation time and embryo size, in accordance with previous studies in salmonids (e.g. Einum & Fleming 1999; Aykanat et al. 2012).

To conclude, our results demonstrate some significant differences in response to hypoxic stress among four wild Atlantic salmon populations. However, almost no population difference was observed in normal or stressful conditions contrary to other studies in salmonids. Our data show a high degree of phenotypic plasticity for early life history traits in genetically differentiated salmon populations. This plasticity may help populations to cope with current global changes but their adaptive potential is probably variable as reflected by distinct heritable reactions norms and different responses of heritability under stressful conditions among populations. Hutchings (2011) recently reviewed the literature on reaction norms in salmonids and described this research topic as being in its infancy, while it can address numerous questions allowing a better understanding of adaptation in a changing

environment. In this perspective, we hope this study has demonstrated that adaptation to hypoxia in salmonids represents a promising field of investigation.

Acknowledgements

We thank the following colleagues from INRA ‘Unité Expérimentale d’Ecologie et d’Ecotoxicologie Aquatique’ for their help during experiments: D. Azam, M. Coke, P. Delaunay, A. Gallard, N. Jeannot, B. Joseph, C. Lacoste, F. Marchand, A. Quémeneur, C. Saget and J. Tremblay. We are also grateful to the following people who helped to capture Atlantic salmon or provided environmental data on the rivers studied: A. Baisez, D. Balestin, A. Bardonnnet, D. Barracou, E. Bussy, R. Delanoë, P. Etchécopar, P. Gaudin, Y. Guilloux, M. Hoffman, D. Huteau, F. Lange, C. Lousto, Y. Moulia, P. Martin, Y. Moello, E. Prévost, J. Rancon and V. Vauclin. We thank two anonymous referees for their helpful comments. SLC was supported by a grant from Plan Loire Grandeur Nature (project n° 34108) to GE.

Supplementary material

Table S1. Results of linear mixed models testing population (Pop.) and parental effects on early life history traits of Atlantic salmon and for both treatments and experiments

		Experiment 1			Experiment 2		
		Df	Normoxia	Hypoxia	Df	Normoxia	Hypoxia
Survival	Pop.	3	0.08 ($\chi^2 = 6.68$)	ns ($\chi^2 = 5.48$)	2	0.03 ($\chi^2 = 6.77$)	ns ($\chi^2 = 1.89$)
	Egg size	1	ns ($\chi^2 = 0.34$)	ns ($\chi^2 = 2.34$)	1	ns ($\chi^2 = 0.74$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Dam*	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 1.92$)	1	ns ($\chi^2 = 0.35$)	<0.001 ($\chi^2 = 15.20$)
	Sire*	1	ns ($\chi^2 = 0.41$)	ns ($\chi^2 = 1.39$)	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0.073$)
	Sire x Dam*	1	ns ($\chi^2 = 2.05$)	ns ($\chi^2 = 1.91$)	1	ns ($\chi^2 = 0.58$)	0.046 ($\chi^2 = 3.98$)
Incubation time	Pop.	3	ns ($\chi^2 = 2.88$)	ns ($\chi^2 = 3.12$)	2	ns ($\chi^2 = 0.11$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Egg size	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0.47$)	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Dam*	1	<0.001 ($\chi^2 = 20.68$)	<0.001 ($\chi^2 = 23.93$)	1	<0.001 ($\chi^2 = 33.50$)	0.008 ($\chi^2 = 7.02$)
	Sire*	1	<0.001 ($\chi^2 = 20.26$)	0.03 ($\chi^2 = 4.89$)	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Sire x Dam*	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)
Length	Pop.	3	0.089 ($\chi^2 = 6.51$)	ns ($\chi^2 = 1.51$)	2	ns ($\chi^2 = 4.51$)	ns ($\chi^2 = 0.12$)
	Egg size	1	<0.001 ($\chi^2 = 33.52$)	<0.001 ($\chi^2 = 27.75$)	1	<0.001 ($\chi^2 = 11.55$)	0.01 ($\chi^2 = 6.60$)
	Dam*	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)	1	<0.001 ($\chi^2 = 16.74$)	<0.001 ($\chi^2 = 16.48$)
	Sire*	1	ns ($\chi^2 = 1.45$)	0.09 ($\chi^2 = 2.82$)	1	0.009 ($\chi^2 = 6.76$)	ns ($\chi^2 = 1.50$)
	Sire x Dam*	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)	1	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0.20$)

*Random effects

Table S2. Additive genetic variance for each population, treatment (N: Normoxia, H: Hypoxia), and early life history trait of Atlantic salmon in both experiments. Bayesian credible intervals are in brackets.

		Experiment 1			Experiment 2		
		Survival	Incubation time	Length	Survival	Incubation time	Length
Oir	N	1.0x10 ⁻⁹ [1.8x10 ⁻¹⁵ – 1.2x10 ⁻¹³]	14.24 [9.91 – 18.21]	3.05 [0.72– 27.09]	1.1x10 ⁻⁸ [2.8x10 ⁻¹⁵ – 9.5x10 ⁻¹¹]	7.33 [5.75 – 8.9]	1.34 [0.57– 6.35]
	H	7.6x10 ⁻¹¹ [2.5x10 ⁻¹⁵ – 1.5x10 ⁻¹³]	9.94 [7.82 – 11.93]	1.85 [0.99 – 12.03]	0.46 [3.1x10 ⁻¹⁴ – 5.27]	1.2x10 ⁻⁴ [2.0x10 ⁻¹⁴ –3.x10 ⁻⁴]	0.64 [0– 0.81]
Scorff	N	-	4.36 [1.49 – 5.73]	0.82 [0.04 – 3.00]	6.4x10 ⁻¹¹ [1.9x10 ⁻³⁷ – 1.3x10 ⁻⁹]	4.10 [0.01 – 18.81]	1.16 [0.27– 10.1]
	H	-	2.02 [9.3x10 ⁻¹⁸ – 7.37]	0.30 [0.02 – 0.58]	5.1x10 ⁻³ [0 – 5.1x10 ⁻³]	5.24 [0.01 – 11.24]	0.05 [0– 0.12]
Saison	N	2.2x10 ⁻¹² [1.7x10 ⁻¹⁴ –1x10 ⁻¹¹]	0.02 [0– 0.04]	0.77 [0.63– 0.93]	3.2x10 ⁻⁹ [1.3x10 ⁻¹⁵ – 6.6x10 ⁻¹⁴]	9.54 [7.50 – 11.67]	0.77 [0.63– 0.93]
	H	2.4x10 ⁻¹¹ [1.1x10 ⁻¹³ –8.6x10 ⁻¹¹]	1.28 [0– 16.01]	0.83 [0.61 – 1.09]	2.4x10 ⁻²⁰ [5.8x10 ⁻³¹ – 1.6x10 ⁻²⁴]	14.96 [10.56 – 19.10]	2.03 [0.46– 20.81]
Allier	N	4.3x10 ⁻⁷ [2.2x10 ⁻¹⁴ – 7.2x10 ⁻¹¹]	7.90 [5.85 – 9.35]	2.39 [0.60 – 22.8]	-	-	-
	H	2.5x10 ⁻⁷ [2.2x10 ⁻¹⁴ – 7.1x10 ⁻¹¹]	6.54 [4.98 – 8.17]	0.71 [0.56 – 0.87]	-	-	-

(-) data not available

Table S3. Residual variance for each population, treatment (N: normoxia; H: hypoxia) and early life history trait of Atlantic salmon in both experiments. 95% confidence intervals are in brackets.

		Experiment 1			Experiment 2		
		Survival	Incubation time	Length	Survival	Incubation time	Length
Oir	N	4.96 [3.93 – 6.27]	10.96 [7.87-13.38]	0.61 [0.23–1.11]	5.59 [4.06-7.86]	5.47 [4.42 –6.57]	0.66 [0.51– 0.78]
	H	9.38 [7.28 – 12.05]	7.16 [5.71-8.56]	0.84 [0.68 – 0.98]	23.66 [17.62-32.35]	44.37 [38.97-50.62]	0.72 [0.51– 0.98]
Scorff	N	-	3.76 [2.64 –4.89]	0.64 [0.21 –0.85]	4.61 [3.18-6.85]	4.12 [0.18 –6.15]	0.48 [0.30– 0.61]
	H	-	6.49 [4.27 –7.70]	0.52 [0.39 – 0.68]	22.07 [16.39-30.29]	9.14 [6.23 – 11.59]	0.84 [0.71-1]
Saison	N	14.46 [10.01 – 21.92]	8.63 [7.85-9.51]	0.66 [0.56-0.77]	11.8 [8.79-16.35]	9.14 [7.84 – 10.57]	0.66 [0.56– 0.77]
	H	12.96 [8.76 – 19.35]	8.33 [3.53-9.41]	0.68 [0.52 –0.86]	19.5 [13.03-30.03]	10.03 [6.71 – 13.08]	0.74 [0.17– 0.89]
Allier	N	6.78 [5.29 – 8.79]	6.66 [5.60 –7.60]	0.57 [0.11 – 0.96]	-	-	-
	H	8.37 [6.44 – 11.06]	6.64 [5.69– 7.56]	0.65 [0.55 – 0.74]	-	-	-

(-) Data not available

Chapitre V. Vigueur hybride et dépression de croisement révélées par un stress hypoxique chez des embryons de saumon atlantique.

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence une variabilité inter-populationnelle dans la réponse au déficit d'oxygène. Dans ce chapitre, nous avons décidé d'étudier la réponse au stress en oxygène d'individus issus de croisements entre ces mêmes populations. Les croisements inter-populations constituent un moyen de comprendre l'adaptation des populations d'un point de vue évolutif. En effet, « l'outbreeding », c'est-à-dire le croisement entre des individus provenant de stocks génétiques différents, présente des conséquences contrastées et permet notamment de révéler des phénomènes d'hétérosis ou vigueur hybride mais aussi de dépression de croisement résultant de la rupture de complexes de gènes co-adaptés, dans le cas de populations adaptées localement. La distance génétique entre les populations impliquées dans les croisements inter-populations semble constituer un facteur important sur les conséquences de l'outbreeding. Bien que les études sur les conséquences de l'outbreeding soient nombreuses, relativement peu d'études se sont intéressées à l'impact du stress sur ces conséquences, notamment chez les espèces de vertébrés « non modèles ». Chez le saumon atlantique les individus viennent pour la plupart se reproduire dans la rivière où ils sont nés. Ce phénomène de « homing » serait basé sur une reconnaissance chimique et olfactive permettant aux adultes de reconnaître leur rivière natale. Néanmoins, ce homing n'est pas strict et environ 5% (Quinn 1993; Jonsson et al. 2003) des individus ne se reproduisent pas dans leur rivière d'origine. Chez le saumon, des études ont porté sur des croisements entre individus issus de populations sauvages et d'élevage mais très peu sur des croisements entre plusieurs populations sauvages. Nous avons étudié les performances d'individus issus de croisements intra et inter-populations en conditions normales et face à un stress hypoxique, afin de tester l'existence des phénomènes d'hétérosis et / ou d'outbreeding dépression chez le saumon atlantique. Dans un cadre de biologie de la conservation, cette étude pourrait permettre de mieux appréhender les conséquences de l'hybridation inter-populations naturelle mais aussi de celle liée aux repeuplements de souches allochtones, dans les populations françaises de saumon.

Hypoxic stress reveals hybrid vigour and outbreeding depression in Atlantic salmon embryos

Jessica Côte^{1,2*}, Jean-Marc Roussel^{1,2}, Sabrina Le Cam^{1,2} and Guillaume Evanno^{1,2}

¹INRA, UMR 985 Ecologie et Santé des Ecosystèmes, F-35042 Rennes, France.

²Agrocampus Ouest, UMR ESE, 65 rue de Saint-Brieuc, F-35042 Rennes, France.

*Corresponding author: Jessica Cote, email: jessica.cote@rennes.inra.fr
Phone: +33 2 23 48 55 29, fax: +33 2 23 48 54 40

Manuscript in preparation for submission to *Evolution*

Abstract

The consequences of outbreeding are extremely variable in natural populations. Hybrid vigor and outbreeding depression can both be observed but the effect of environmental stressors on the occurrence of these phenomena is still poorly known. In Atlantic salmon, interpopulation hybridization occurs when returning adults do not reproduce in their natal river and such dispersal among populations may increase with global changes. However, little is known on the performances of inter-populations hybrids since most studies focused on hybridization between wild individuals and farm escapees. In addition, local habitat quality is often decreasing which may influence the performances of interpopulation hybrids relative to local individuals. Low levels of dissolved oxygen can strongly alter the development of salmon embryos and lead to high mortality rates. We performed a common-garden experiment to compare responses to a hypoxic stress of embryos resulting from within and between wild population crosses. We detected both heterosis and outbreeding depression in different traits but mainly under stressful conditions. Heterosis was observed for hatching rate whereas outbreeding depression was noticed for post-hatching survival and incubation time. We further observed different hypoxia reaction norms between within and between population crosses. Overall our results demonstrate that under stressful but realistic conditions outbreeding can have important fitness consequences in wild Atlantic salmon populations.

Introduction

Hybridization is defined as the reproduction between individuals from two genetically distinct groups (Rhymer and Simberloff 1996). It is a natural phenomenon in wild populations, which can be amplified by some human activities like the introduction of non indigenous species or non native individuals in wild populations (Allendorf et al. 2001; Muhlfeld et al. 2009). Climate change, by modifying distribution species areas and habitats (Paterson 1999; Dudley et al. 2002) could also contribute to higher levels of interpopulation hybridization (Rhymer and Simberloff 1996; Pfennig and Simovich 2002; Garcia Valiente et al. 2010).

Between-populations (BP) crosses can induce contrasting consequences on offspring performances. In case of heterosis, interpopulation hybrids have a higher fitness than offspring of within- population (WP) crosses (Burke and Arnold 2001). This can be explained by the masking of deleterious recessive alleles and mutations from one parent by alleles from the other parent originating from a genetically distinct population (Lynch 1991; Remington and O'Malley 2000). BP crosses could thus alleviate the genetic load accumulated by random genetic drift in a population and also introduce advantageous alleles (Ingvarsson and Whitlock 2000). Other mechanisms including overdominance (the superiority of heterozygotes over homozygotes) and epistasis (between-loci interactions) may also explain hybrid vigour (Lynch 1991). Heterosis can be expressed right after one generation and has been observed in many plants and animals (Edmands 1999; Marr et al. 2002; Einfeldt et al. 2005; Busch 2006; Coutellec and Caquet 2011).

Conversely, outbreeding depression refers to situations where offspring from BP crosses have a lower fitness compared to progeny from both parental lineages (Lynch 1991). Mechanisms involved in outbreeding depression differ from those relevant to hybrid vigour. In first generation, the decrease of hybrids' performances can be due to extrinsic and intrinsic mechanisms. Hybrid phenotype can be maladapted or not optimal in local conditions, in comparison with parental phenotypes (extrinsic mechanisms). Decrease of hybrid's performances can also be explained by genetic incompatibilities especially because of negative epistatic interactions (Waser and Price 1985, 1994; Schierup and Christiansen 1996). Underdominance hypothesis can also explain disadvantage to heterozygotes leading to outbreeding depression effects (Waser and Price 1985, 1994; Schierup and Christiansen 1996). In second generation, decrease of hybrid's fitness can also be due to breakdown of co-adapted genes complexes in parental lineages (Price and Waser 1979) after recombination events (Lynch 1991; Gharrett et al. 1999; Gilk et al. 2004; Escobar et al. 2008). However, most studies investigated the effects of outbreeding in F1s and few were performed until the second

al. 2011; Willett 2012) or third generation (Fenster and Galloway 2000). Outbreeding depression has been often described in plants and invertebrates (Waser and Price 1994; Burke and Arnold 2001; Peer and Taborsky 2005; Escobar et al. 2008) but more rarely in vertebrates (Marr et al. 2002; Edmands 2007; Granier et al. 2011; Huff et al. 2011).

The expression of heterosis or outbreeding depression, as inbreeding depression, is also strongly dependent on environmental conditions (Pray et al. 1994). The effects of environmental stress on outbreeding consequences were mainly described in plants (Pederson 1968; Einfeldt et al. 2005; Favre and Karrenberg 2011; Munaro et al. 2011), some invertebrates (Armbruster et al. 1997; Edmands and Deimler 2004; Krag et al. 2009; Willett 2012) and fishes (Fraser et al. 2008; Darwish and Hutchings 2009). These studies showed an increase of hybrid vigor under stressful conditions (Pederson 1968; Armbruster et al. 1997; Edmands and Deimler 2004; Einfeldt et al. 2005; Favre and Karrenberg 2011; Willett 2012) and for one of them, a decrease of outbreeding depression under such circumstances (Edmands and Deimler 2004). The magnitude of population reaction norms in response to environmental stress can thus be modified by outbreeding. Such effects can be detected by differences in the response to stress between WP and BP crosses (Fraser et al. 2007; Fraser et al. 2008; Darwish and Hutchings 2009). These differences can in turn indicate local adaptation of populations involved. Another factor linked to the magnitude of outbreeding depression and heterosis is the level of population divergence (Edmands 2007). Theoretically, a higher divergence should further reduce the fitness of interpopulation hybrids, a pattern observed in some taxa (Waser and Price 1994; Bailey and McCauley 2006; Edmands 2007) but not in others (Sheffer et al. 1999; Fenster and Galloway 2000; Edmands 2007; Mullen et al. 2009).

In fishes, BP crosses have been well documented between farmed and wild populations of salmonids (Fraser et al. 2008; Darwish and Hutchings 2009; Fraser et al. 2010a; Fraser et al. 2010b). This phenomenon could greatly alter the genetic integrity of wild salmon populations (Fleming et al. 2000; Garant et al. 2003; McGinnity et al. 2003). Experimental studies of BP crosses among wild salmonid populations were mainly performed in pacific salmon and revealed outbreeding depression for F2 survival in coho salmon, *Onchorynchus kisutch* (McClelland et al. 2005) and pink salmon, *O. gorbuscha* (Gharrett et al. 1999; Gilk et al. 2004; Wang et al. 2006; Wang et al. 2007). The impact of stress (pH and temperature) on consequences of outbreeding in salmonids has been indirectly investigated in only two studies (Fraser et al. 2008; Darwish and Hutchings 2009). In Atlantic salmon, *Salmo salar*, BP crosses occur either naturally *via* dispersers or artificially through escapes from fish farms or when non native fish are stocked in wild populations.

In Atlantic salmon, early-life stages are exposed to several environmental stressful factors. Salmon eggs develop into the gravel of river beds and a lack of oxygen constitutes a major stress affecting embryo survival and development (Dumas et al. 2007; Jonsson & Jonsson 2011). We used a common garden experiment to compare performances of offspring from WP and BP crosses among four wild Atlantic salmon populations. Early life history traits were monitored on embryos reared under both non stressful and stressful conditions of oxygen (i.e. in normoxia and hypoxia, respectively). We aimed at i) investigating whether heterosis and / or outbreeding depression may be preferentially revealed under stressful conditions, ii) comparing the hypoxia reactions norms of BP and WP crosses and iii) testing for a potential relationship between genetic distance among populations and performances of offspring from BP crosses.

Material and methods

Study populations

We studied four Atlantic salmon populations located in France (Fig.1) and genetically differentiated (Pairwise F_{st} from 0.04 to 0.11, (Perrier et al. 2011)). The Oir, Scorff, Saison and Allier populations live in rivers with distinct geo-morphological and hydrological characteristics. Oir is a 20 km- long river with a siliceous geological substrate. Scorff and Saison rivers are 50-60 km-long and present granite and limestone geology, respectively. Allier is a tributary from the Loire river with a volcanic substrate and a large distance between spawning grounds and the estuary: 700 kms. The Atlantic salmon population in the Allier presents a unique life history linked to the long freshwater migration: a precocious upstream migration initiated one year before spawning and a large size of returning adults that are almost all (> 95%) multi-sea winter individuals.

Fish origin and crossing design

The study was performed during winter 2009-2010. Wild progenitors were crossed according to full factorial breeding designs (WP and BP crosses) with resulting embryos being reared under normoxic and hypoxic conditions. Precocious males and anadromous females were captured before spawning using electro-fishing, deep-netting and upstream migration traps on rivers Oir, Scorff and Saison. Precocious males could not be captured in the Saison and were finally caught in the proximal Nive River whose salmon population is not

Table 1. Genetic diversity indices for each population. n is the sample size, N is the number of alleles, A_R is allelic richness (based on samples of 12 individuals), H_e is the unbiased expected heterozygosity, H_o is the observed heterozygosity, and F_{is} is the inbreeding coefficient (non significant for all populations). Values obtained in this study (left side) are presented with those from Perrier et al. (2011).

River	n	N	A_R	H_e	H_o	F_{is}
Oir	43 / 80	11.07 / 13.4	7.7 /6.8	0.77 / 0.79	0.77 / 0.79	0.013 / 0.01
Scorff	18 / 64	8.07 / 11.6	7.2 / 6.3	0.74 / 0.79	0.78 / 0.78	-0.024 / 0.01
Saison	20 / 29	9.71 / 11.6	8.1 / 7.2	0.76 / 0.81	0.79 / 0.77	-0.04 / 0.06
Allier	25 / 35	7.36 / 8.1	6.1 / 5.4	0.68 / 0.74	0.71 / 0.74	-0.018 / 0

genetically differentiated from the Saison (Perrier et al. 2011). Anadromous progenitors from the river Allier were trapped in spring 2009 in an upstream migration trap and then kept at the Chanteuges fish hatchery. Precocious males from Allier used for BP crosses were F1 offspring born in the hatchery from wild progenitors. WP crosses were done using 4 males of each population (precocious males for Oir, Scorff, Saison and adult males for Allier) and a various number of females depending on catching success (4 females for Oir and Allier, 2 for Saison and one for Scorff). BP crosses involved the same 4 females from Oir used for WP crosses, and 4 precocious males from each other population (but 3 for Allier). These precocious males were the same as those involved in WP crosses except for the Saison. Fish were anaesthetized and gametes were individually collected by manual stripping. Twenty ova per female were kept and individually weighed after freeze-drying. *In vitro* fertilizations were mainly performed in Petri dishes, according to the protocol described in Cote et al. 2012. A total of 92 families were produced including 44 families for WP crosses (16 families in Oir and Allier and 4 and 8 families in Scorff and Saison respectively, data previously published in Côte et al. 2012) and 48 for BP crosses (16 families for each type of BP cross).

Rearing experiment and offspring measurements

Eggs from WP and BP crosses were incubated at INRA Rennes in a re-circulated water system at constant temperature ($10.06 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.17$). Each sib-group was separated into 4 replicates containing 15 eggs put in perforated containers (50mm x 50 mm) with circulated water. Two containers were incubated in water with saturated dissolved oxygen DO level (normoxia), and two others with a depleted DO level (hypoxia). Hypoxic water was obtained using an oxygen-depletion system described in Roussel (2007). During incubation, DO level was checked twice a day with an oxymeter (Hach portable LDO² HQ10). The average DO concentrations were $9.98 \text{ mg.L}^{-1} (\pm 0.44, \text{ min-max } 9.03 - 10.88)$ and $4.79 \text{ mg.L}^{-1} (\pm 0.24, \text{ min-max } 4.42 - 5.76)$ in normoxic and hypoxic water, respectively.

Eggs with no developing embryos (i.e. either unfertilized or precociously dead) were removed from the containers at 313 Accumulated Degree-Days (ADDs) after fertilization (eyed stage). Dead eggs and embryos were removed everyday to avoid any infection. Five life history traits were measured on 2640 WP embryos and 2880 BP embryos.

For each container, survival at hatching was equal to the number of hatched embryos divided by the number of developed embryos at 313 ADDs to avoid any bias due to unfertilized eggs that cannot be distinguished from early-dead eggs. Post-hatching survival was calculated as:

1- (number of embryos at hatching – number of embryos at 900 ADDs) /number of embryos at hatching). Total survival was defined as the number of embryos at 900 ADDs divided by the number of developed embryos at 313 ADDs. The hatching date was recorded at the individual level and is hereafter mentioned as incubation time. At hatching and at 900 ADDs, embryos were overanaesthetized in a solution of benzocaine (1%) and photographed using a digital camera (Nikon D5000). Pictures were analysed with the Image J software (<http://rsbweb.nih.gov/ij/download.html>) to measure embryo's length at hatching and embryo's fork length at 900 ADDs to the nearest 1/100 mm.

Molecular analyses

Since stocking with non-native fish has occurred in some of the study populations in the past decades (Perrier et al. 2011; Perrier et al. 2013), we genotyped the progenitors used in breeding experiments to exclude potential individuals with admixed genotypes in relation with these stocking practices. This exclusion was especially important for BP crosses that were performed to test the consequences of outbreeding among study populations. We genotyped all progenitors as well as 67 other mature individuals from these populations either caught during this experiment or for another study in winter 2009-2010 (Table 1). Genomic DNA was extracted from fin samples in a solution with 10 μ L of proteinase K (10mg/mL), 10 μ L of TE (TrisEDTA 1X) and 100 μ L of Chelex 100 sodium form (5%) incubated overnight at 56°C, and the enzyme was annihilated with 15 min at 100°C. DNA solution (10X) was used to genotype 14 microsatellite loci from the genetic consortium of SALSEA-Merge project (Ellis et al 2011). QIAGEN's Multiplex PCR Kit was used for PCR amplification according to the manufacturer's recommendations, using an annealing temperature of 56°C. Forward primers were labelled with fluorescent dyes and primer pairs were distributed in three multiplex sets: [FAM- SSsp2210, FAM-Ssa202, HEX-SSspG7, HEX-SSsp2201, NED-SsaD144, NED-SsaD157], [FAM-SSsp2216, HEX-Ssa289, HEX-SSsp1605, NED-Ssa14, NED-Ssa171] and [FAM-SsaF43, HEX-Ssa197, NED-SSsp3016]. PCR products were analyzed on an ABI 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) and loci were genotyped with GENEMAPPER V3.7 (Applied Biosystem) software.

Admixture analyses were performed with the Structure program assuming a model with admixture (Pritchard et al. 2000). We tested between 1 and 6 genetic clusters (k) with 10 replicates for each k and the following parameters: burn-in = 50 000 and MCMC = 300 000. We used the individual proportions of membership to each cluster (q) to test whether each individual was assigned to the population where it was sampled. Individuals were considered

as belonging to the local cluster if their q value was > 0.70 for this cluster (Perrier et al. 2011). We excluded from analyses all offspring from individuals presenting a qlocal value below 0.70. The FSTAT software (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>) was used to calculate allelic richness per population. The GENETIX program (<http://kimura.univ-montp2.fr/genetix/>) was used for computing other indices of genetic diversity (N, He, Ho, Fis).

Statistical analyses

Data were analyzed using linear and generalized linear mixed-effects models implemented in the R software (<http://cran.r-project.org>) via the lme4 package (Pinheiro & Bates 2000). In all models, average egg weight per female was included as a fixed covariate and a container effect was included as a random effect. For each trait (y) and within each treatment, we compared performances of each BP cross with those from both parental populations in the following model:

$$y \sim \text{cross} + \text{egg size} + \text{dam} + \text{sire} + \text{dam} \times \text{sire} + \text{containers}$$

We also compared responses of BP and WP crosses to hypoxic stress by testing cross \times treatment interactions for each type of cross (Oir \times Scorff, Oir \times Saison and Oir \times Allier):

$$y \sim \text{treatment} + \text{cross} + \text{cross} \times \text{treatment} + \text{egg size} + \text{dam} + \text{sire} + \text{dam} \times \text{sire} + \text{sire} \times \text{treatment} + \text{dam} \times \text{treatment} + \text{dam} \times \text{sire} \times \text{treatment} + \text{containers}$$

Dam and sire effects were considered as random effects whereas cross and treatment were set as fixed effects.

We further investigated variations among the three BP crosses with this model:

$$y \sim \text{treatment} + \text{paternal population} + \text{paternal population} \times \text{treatment} + \text{egg size} + \text{dam} + \text{sire} + \text{dam} \times \text{sire} + \text{sire} \times \text{treatment} + \text{dam} \times \text{treatment} + \text{dam} \times \text{sire} \times \text{treatment} + \text{containers}$$

For models with survival as a response variable we used a binomial error. Other dependent variables were log transformed and analyzed with a Gaussian error family. The statistical significance of each factor was tested using likelihood ratio tests based on a Chi² distribution. Post-hoc tukey tests were performed for pairwise comparisons of BP crosses.

Results

Molecular analyses confirmed previous results by Perrier et al. (2011): the four populations were assigned to four distinct genetic groups using Bayesian clustering analyses. Pairwise Fst values were all significant ($\alpha = 0.01$) and similar to those found by Perrier et al. (2011): Oir vs Scorff: 0.05, Oir vs Saison: 0.08, Oir vs Allier: 0.11, Scorff vs Saison: 0.06, Scorff vs Allier:

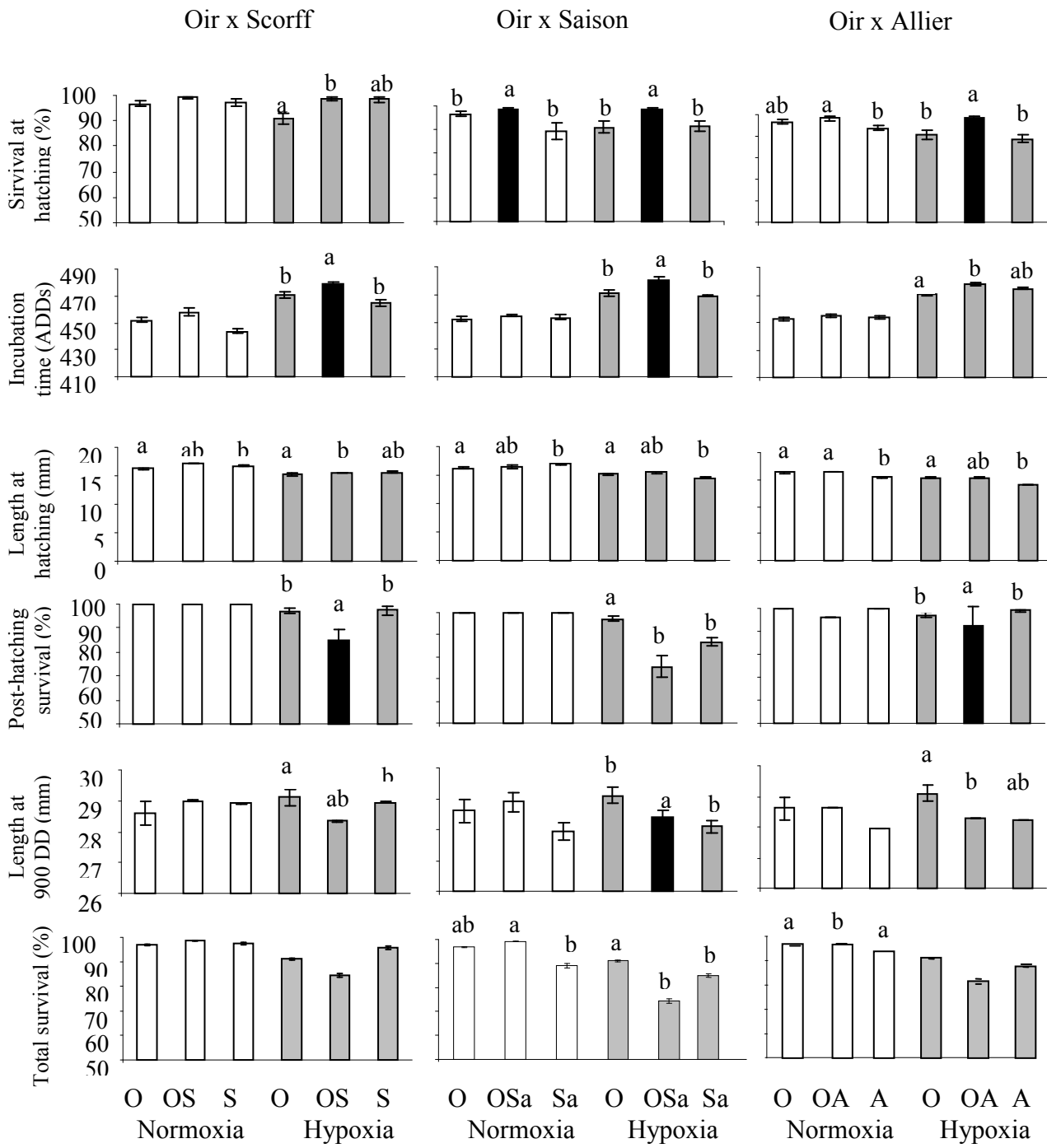


Figure 1. Hypoxia responses for six life-history traits in WP (Oir (O), Scorff (S), Saison (Sa) and Allier (A)) and BP crosses. White bars and grey bars refer to normoxia and hypoxia, respectively. Black bars reflect hybrid values significantly different from the two parental populations. Values are given as mean \pm S.D and letters (a, b and ab) indicate significant differences between types of cross ($\alpha = 0.05$). Italic characters are used when a BP cross is significantly different from one parental population but marginally from the second one ($0.05 < p\text{-value} < 0.1$).

Table 2. Results of linear mixed models testing cross (Cr.), treatment (Tr.) and cross x treatment interaction (Cr. X Tr.) effects by group of crosses on six life-history traits: survival at hatching, incubation time, length at hatching, post-hatching survival, length at 900 ADDs of embryos (O: Oir, OS: Oir x Scorff, S: Scorff, OSa: Oir x Saison, Sa: Saison, OA: Oir x Allier, A: Allier). Bold p-values refer to significant values ($\alpha = 0.05$) and χ^2 values are indicated in brackets (df =1). Estimates of regression coefficients \pm s.e. are also given, except for post-hatching survival.

		Survival at hatching	Incubation time	Length at hatching	Length at 900 ADDs	Post-hatching survival	Total survival
O vs OS	Cr.	0.004 (8.37) 1.66 \pm 0.68	0.02 (5.08) -0.02 7.00.10 ⁻³	0.003 (8.57) 0.02 \pm 0.01	ns (0.55) -0.03 \pm 0.01	ns (2.49)	ns (0.09) -0.39 \pm 0.57
	Tr.	0.07 (3.26) 0.78 \pm 0.50	<0.001 (11.65) -0.04 \pm 0.008	<0.001 (14.22) 0.07 \pm 0.01	ns (0.40) -0.02 \pm 0.01	<0.001 (13.05)	<0.001 (13.72) 1.35 \pm 0.60
	Cr.x Tr.	ns (0.05) 0.28 \pm 1.36	ns (0.33) 0.004 \pm 0.007	ns (0) -0.004 \pm 0.01	<0.001 (12.55) 2.51 \pm 0.20	ns (2.53)	0.03 (4.87) 2.56 \pm 1.46
S vs OS	Cr.	ns (1.39) -0.65 \pm 1.09	0.04 (4.00) -0.03 \pm 0.02	ns (0) -0.0003 \pm 0.04	ns (0) 0.002 \pm 0.009	ns (2.58)	ns (0.06) 1.32 \pm 0.96
	Tr.	ns (0.08) 1.06 \pm 1.18	<0.001 (14.71) -0.04 \pm 0.01	<0.001 (12.30) 0.07 \pm 0.01	0.08 (3.10) 0.02 \pm 0.006	<0.001 (11.64)	<0.001 (11.70) 3.99 \pm 1.50
	Cr.x Tr.	ns (1.08) -1.48 \pm 1.51	ns (0) -0.001 \pm 0.02	ns (0.03) 0.0007 \pm 0.005	0.01 (6.20) -0.03 \pm 0.012	ns (0)	0.04 (4.19) -3.34 \pm 1.88
O vs OSa	Cr.	0.003 (8.49) -1.57 \pm 0.53	0.005 (7.70) -0.02 \pm 0.004	0.005 (7.85) -0.02 \pm 0.009	ns (1.11) -0.02 \pm 0.006	0.003 (8.49)	ns (1.55) 1.24 \pm 0.45
	Tr.	ns (1.69) 1.36 \pm 1.15	<0.001 (1.75) -0.06 \pm 0.007	<0.001 (13.31) 0.06 \pm 0.008	ns (0) -0.02 \pm 0.009	<0.001 (13.94)	<0.001 (15.05) 3.62 \pm 0.76
	Cr.x Tr.	ns (0.31) -0.62 \pm 1.20	0.005 (7.78) 0.01 \pm 0.005	ns (0.16) 1.47 \pm 1.24	<0.001 (14.13) 0.04 \pm 0.007	0.03 (4.83)	0.01 (6.22) -2.27 \pm 0.98
Sa vs OSa	Cr.	0.008 (7.01) -1.74 \pm 0.85	0.09 (2.79) -0.02 \pm 0.01	ns (0.28) - 0.05 \pm 0.04	ns (1.82) 0.03 \pm 0.01	ns (1.58)	ns (1.97) 0.50 \pm 0.52
	Tr.	ns (0.09) 1.49 \pm 1.18	<0.001 (17.08) -0.06 \pm 0.006	0.002 (9.38) 0.06 \pm 0.02	ns (0.51) 0.02 \pm 0.01	<0.001 (24.95)	<0.001 (10.89) 3.61 \pm 0.71
	Cr.x Tr.	0.08 (3.02) -1.77 \pm 1.22	0.03 (4.94) 0.02 \pm 0.009	0.009 (6.70) 0.10 \pm 0.03	0.03 (4.92) -0.03 \pm 0.01	ns (0)	0.002 (9.77) -2.63 \pm 0.84
O vs OA	Cr.	0.01 (6.54) 1.22 \pm 0.52	0.002 (9.41) 0.02 \pm 0.003	ns (1.26) 0.006 \pm 0.009	0.03 (4.60) -0.03 \pm 0.009	0.08 (3.12)	0.005 (7.96) -0.45 \pm 0.55
	Tr.	ns (0.47) 0.59 \pm 0.67	<0.001 (11.22) -0.04 \pm 0.007	<0.001 (11.24) 0.07 \pm 0.01	ns (0.72) -0.02 \pm 0.009	<0.001 (11.73)	ns (0.44) 1.37 \pm 0.66
	Cr.x Tr.	ns (0.10) -0.27 \pm 0.87	0.02 (4.91) -0.01 \pm 0.004	ns (0.23) 0.004 \pm 0.01	0.047 (3.93) 0.02 \pm 0.01	ns (0)	0.02 (5.17) -1.91 \pm 0.84
A vs OA	Cr.	0.007 (7.29) 1.72 \pm 0.63	ns (0.22) 0.009 \pm 0.01	0.001 (9.92) 0.07 \pm 0.02	ns (2.58) -0.02 \pm 0.01	0.02 (5.00)	ns (2.60) 0.07 \pm 0.57
	Tr.	0.02 (5.34) 0.61 \pm 0.25	<0.001 (31.54) -0.05 \pm 0.004	<0.001 (30.33) 0.09 \pm 0.007	ns (0.11) -0.009 \pm 0.008	0.009 (6.86)	ns (0.50) 0.83 \pm 0.37
	Cr.x Tr.	ns (0.01) -0.08 \pm 0.81	ns (0.30) -0.004 \pm 0.007	0.049 (3.84) -0.02 \pm 0.01	ns (1.48) 0.02 \pm 0.013	ns (0)	0.03 (4.40) -1.33 \pm 0.58

0.09 and Saison *vs* Allier: 0.09. The Allier population was the most differentiated population and the one with the lowest genetic diversity (Table 1). Admixture analyses revealed two admixed individuals in the Oir population: one female ($q_{\text{oir}} = 0.51$) and one male ($q_{\text{oir}} = 0.06$). The offspring from these individuals (7 WP families and 12 BP families) were excluded from further analyses.

Under normoxic conditions, no outbreeding depression was observed but we detected heterosis for total survival in the Oir x Allier crosses as well as for hatching survival in the Oir x Saison crosses (Figure 1, see details in table S1). However, under hypoxic conditions we observed both heterosis and outbreeding depression depending on traits and BP crosses. We found a strong heterosis for survival at hatching in Oir x Saison and Oir x Allier BP crosses (Figure 1). Conversely, we detected a tendency to outbreeding depression for post-hatching survival in Oir x Scorff and Oir x Allier BP crosses (Figure 1, Table S1). We observed a strong outbreeding depression for incubation time in Oir x Scorff and Oir x Saison crosses under hypoxia. For length at hatching and at 900 DD, we did not detect any heterosis or outbreeding depression.

Our results also revealed outbreeding depression in hypoxia reaction norms for total survival in all BP crosses, for length at 900 ADDs in Oir x Scorff and Oir x Saison crosses and for incubation time in the Oir x Saison crosses only (Figure S2, Table 2).

Regarding BP crosses, we only found significant differences among paternal populations for two traits: length at hatching and total survival (table S2). For length at hatching in both treatments, individuals from Oir x Allier crosses were significantly smaller than others (Tukey tests, Normoxia: Oir x Saison (16.57 ± 0.035 , mean \pm sd) *vs* Oir x Allier (16.40 ± 0.037): $p = 0.03$; Oir x Scorff (16.67 ± 0.042) *vs* Oir x Allier: $p < 0.001$; Hypoxia: Oir x Saison (15.56 ± 0.037) *vs* Oir x Allier (15.34 ± 0.026): $p = 0.03$, Oir x Scorff (15.62 ± 0.030) *vs* Oir x Allier: $p < 0.001$). For total survival, values were also lower for Oir x Allier crosses compared to others BP crosses but under normoxia only (Tukey tests: Oir x Saison (0.98 ± 0.018) *vs* Oir x Allier (0.80 ± 0.236): $p < 0.001$, Oir x Scorff (0.99 ± 0.018) *vs* Oir x Allier: $p < 0.001$).

Discussion

In this work, we investigated effect of stressful conditions on outbreeding consequences, by realizing outcrossing involving genetically divergent wild populations of Atlantic salmon. We showed both heterosis and outbreeding depression in early-life stages, these phenomena being mainly revealed under stressful conditions. In addition, hypoxia reaction norms showed a pattern of outbreeding depression for total survival and length at 900 ADDs in all

BP crosses. A significant effect of divergence among populations on offspring performances was detected for total survival and length at hatching.

Heterosis and outbreeding depression can be both expressed in F1 generation.

Individuals from BP crosses presented a higher survival at hatching but a delayed hatching and lower post-hatching survival under hypoxic conditions, suggesting both heterosis and outbreeding depression effect in early-life stages in Atlantic salmon. Same pattern has ever been observed in invertebrates (Escobar et al. 2008) where heterosis, outbreeding depression but also inbreeding depression were observed simultaneously all over life cycle species. In our study, heterosis and outbreeding depression both affect fitness related traits. Heterosis is especially observed on early survival trait, as it was previously noticed in mammals (Coltman et al. 1998; Coulson et al. 1998) or guppies (Shikano & Taniguchi 2002). In salmonids, heterosis has been rarely commented (Gharrett et al. 1999; Bryden et al. 2004; Granier et al. 2011; Houde et al. 2011a). Conversely, outbreeding depression was frequently observed in several species of pacific salmon mainly on survival traits in early-life stages of F1s and F2s (Gharrett et al. 1999; Gilk et al. 2004; Granath et al. 2004; McClelland et al. 2005; Wang et al. 2006; Wang et al. 2007).

Observing hybrid vigor effect in F1 generation is not surprising. A masking of deleterious mutations accumulated by genetic drift can occur by outcrossing, leading to an increase in offspring's fitness in comparison with parental one. In our study, genetic structure is pretty low (< or = 10 %) in comparison with other species with lower dispersal ability (Escobar et al. 2008). Nevertheless, we observe heterosis effect for some traits. Studies showed that populations interconnected by low or intermediate migration rate (highly structured populations) can present strong heterosis effect (Whitlock et al. 2000). These observations reveal that deleterious mutations have been fixed in studied populations and can be masked by outcrossing (Escobar et al. 2008). Our results also reveal high tendency to outbreeding depression effects for total survival (at the end of development), suggesting that BP individuals would present worse performances than WP individuals, especially under stressful conditions.

Concerning incubation time, we observed a delay of hatching in offspring. These results can be seen as benefits (heterosis) or disadvantages (outbreeding depression) for embryo development. Incubation time is strongly correlated to emergence timing (Beacham and Murray 1989, 1990). It has been showed that early emerging individuals presented a competitive advantage on feeding sites (Metcalf and Thorpe 1992) since a delay of a few days may directly constrain alevins' growth rate (Metcalf and Thorpe 1992) and consequently their ability to survive and compete for habitat (Einum and Fleming 2000; Harwood et al.

2003). Nevertheless, in our work, delay at hatching is only revealed under stressful conditions. When environmental conditions are bad, it may be advantageous to delay hatching until best conditions occur, even if it seems unlikely that so few days of delay are sufficient to change environmental conditions.

At the end of embryonic development, hybrids have a similar overall survival as parental lineages even if a tendency for lower hybrids' survival is observed, suggesting that the effects of heterosis and outbreeding depression on survival cancel out each other over development. Such results about survival have ever been observed in other salmonid species (rainbow and cutthroat trout) for which hybrid vigor was observed until hatching whereas outbreeding depression was detected after hatching (Leary et al.1995). The occurrence of both heterosis and outbreeding depression during embryonic development can be surprising because previous studies showed that the expression of hybrid vigor or outbreeding depression is dependent on life cycle stages (Edmands 2007; Coutellec and Caquet 2011). In theory, heterosis is expected in lately expressed traits (Charlesworth and Hugues 1996; Escobar et al. 2008; Coutellec and Caquet 2011) because weakly deleterious mutations leading to drift load are accumulated with age (Coutellec and Caquet, 2011). Escobar et al. (2008) demonstrated inbreeding depression, heterosis and outbreeding depression over successive life stages from hatching to sexual maturity (2 to 3 months) in the snail *Physa acuta*. In their study, heterosis was observed at reproductive stage (beginning of adult stage) whereas outbreeding depression was observed in embryonic stages. In fishes, one study led on brook trout (Granier et al. 2011) reported both heterosis and outbreeding depression in early-life stages, essentially on morphological and growth traits. Granier et al. (2011) detected heterosis on more traits than outbreeding depression, contrary to what was observed in our study and in other salmonids (Bryden et al. 2004; Gunther et al. 2005). Overall, our results show that heterosis can be observed at the beginning of *S. salar* embryonic development but further investigations over the full life cycle would be necessary to understand global consequences of heterosis and outbreeding depression in this species.

Outbreeding depression and heterosis were mainly observed under hypoxic stressful conditions. Environmental conditions are known to influence the risks of outbreeding (Edmands 2007). In theory, hybrid vigor is expected to be revealed in stressful conditions (Pederson 1968; Armbruster et al. 1997) whereas outbreeding depression tends to decrease in stressful conditions (Edmands and Deimler 2004; Edmands 2007). Such patterns have been mainly described in plants (Pederson 1968; Einfeldt et al. 2005) and invertebrates (Armbruster et al. 1997; Edmands and Deimler 2004; Willett 2012). Stressful conditions,

by exacerbating the negative effects of weakly deleterious mutations in WP crosses can reveal a heterosis effect with deleterious effects of inbreeding depression being masked in BP crosses (Hoffman and Parsons 1991; Edmands 2007). Such observations can also be explained by higher buffering capacity of heterozygotes than homozygotes, especially in extreme conditions (Developmental homeostasis concept, Lerner 1954). In 1954, Lerner suggests a negative relationship between heterozygosity and phenotypic variability. According to him, heterozygotes should present more stable development than homozygotes individuals leading to lower phenotypic variation. This would generate a higher frequency of extremes phenotypes, more inclined to cope with extreme environmental conditions (Lerner 1954, Hall 2005). The increase of heterosis and, consequently, decrease of outbreeding depression in stressful conditions, could also be explained by a decrease of deleterious epistatic interactions more than an increase of beneficial dominant effects (Armbruster et al.1997; Edmands and Deimler 2004).

We also detected effect of outcrossing in response to hypoxic stress for one fitness related trait and two morphological and developmental traits. Outbreeding depression in the response to hypoxic stress was observed and revealed by different reaction norms for these three traits. Such results have been few observed in first generation. Few studies compared responses of BP and WP crosses to environmental stress in salmonids (Fraser et al. 2008; Darwish and Hutchings 2009; Clark et al. 2013). In Atlantic salmon, all the studies focused on effect of outcrossing with farmed individuals on wild populations. Darwish and Hutchings (2009) showed changes in thermal stress reaction norms for morphological and fitness related traits between WP and BP crosses involving wild and farmed populations in second generation only, thus suggesting differences in resistance to thermal stress between the two types of crosses. In the same species, Fraser et al. 2008 observed outbreeding depression in response to pH stress in F1 hybrids resulting from outcrossing between wild and farmed populations but not in second generation. In contrast to our results and previously cited publications, in brown trout F1 generation, Clark et al. 2013 showed no effect of outcrossing between wild populations in response to pathogen stress on fitness-related traits. These differences with our results can be explained by the fact that populations involved in Clark et al. 2013 study presented low differentiation (F_{st} values lower 0.04) in comparison with ours. These lower performances of hybrids observed in our results for such fitness related traits would probably be highly detrimental under natural conditions.

We showed differences of performances between BP crosses for one morphological trait and one fitness related trait, only revealed for highest divergent BP

cross (Oir-Allier) suggesting an effect of genetic distance on offspring performances. No effect of population divergence on occurrence of heterosis and outbreeding depression was observed. Population divergence is known to be an important factor driving outbreeding consequences (Lynch 1991; Falconer & Mackay 1996; Edmands 2007). In theory, heterosis should increase linearly with population divergence whereas outbreeding depression should be low in weakly differentiated populations and high in strongly differentiated populations (Orr & Turelli 2001; Pekkala et al. 2012). Such a pattern has been observed in plants where an optimal outcrossing distance has been detected (Waser and Price 1994; Bailey and McCauley 2006). In vertebrates, an absence of relation is often recorded (Edmands 2007; Mullen et al. 2009), as it was observed in pink salmon *Onchorynchus gorbuscha* where outbreeding depression was observed in F2 generation in crosses involving weakly differentiated populations (Gharrett et al. 1999). In our study, occurrence of heterosis and outbreeding depression was not linked to type of cross (origin of father population). Such results have been observed in brown trout where no evidence of a relationship between population divergence and occurrence of heterosis or outbreeding depression (Clark et al. 2013). Nevertheless, in this study, no relationship between phenotype and outcrossing distance was detected. In our work, results show worse offspring performances for highest divergent BP cross (Oir-Allier) observed for two traits (hatching length and total survival in normoxia) for which, surprisingly, no outbreeding depression nor heterosis have been detected. We can suggest that studied populations are not sufficiently divergent so as to really test effect of genetic divergence on offspring's performances, even if some clues may let think that outbreeding depression could be higher in the genetically farthest population.

Only one direction of hybridization was tested since one maternal population (Oir) was involved in these BP crosses. WP crosses involving this maternal population showed similar performances in normoxia and hypoxia of this population compared to others (Côte et al. 2012), suggesting that results from BP crosses are not linked to a maternal population effect. In BP crosses, for Saison population only, males involving in BP crosses were the same as those involving in WP crosses. In this case, we can clearly say that hybrid vigor and outbreeding depression are not biased by father effect.

In conservation biology, studies about consequences of outbreeding are rare but essential (Edmands 2007). The introduction of even few migrant individuals in a declining population can positively affect its fitness (Ingvarsson 2002; Tallmon et al. 2004). However, in the case of locally adapted populations, such hybridization can induce outbreeding depression mainly in the F2 generation, hence potential negative effects for endangered

populations (Muhlfeld et al. 2009). Our results reveal that outbreeding depression was predominant over heterosis during *S. salar* embryonic development under stressful but realistic conditions. These results suggest that low performances of offspring from crosses between dispersers and local individuals can be expected in wild salmon populations, especially in low quality habitats. This also confirms the potential negative impacts of stocking with non-native fish or breeding between farms escapees and wild individuals (Aprohmanian et al. 2003; Braithwaite and Salvanes 2010; Houde et al. 2011a).

Acknowledgments

We thank the following colleagues from INRA ‘Unité Expérimentale d’Ecologie et d’Ecotoxicologie Aquatique’ for their help during experiments: D. Azam, M. Coke, P. Delaunay, A. Gallard, N. Jeannot, B. Joseph, C. Lacoste, F. Marchand, A. Quémeneur, C. Saget and J. Tremblay. We are also grateful to the following people who helped to capture Atlantic salmon or provided environmental data on the rivers studied: A. Baisez, D. Balestin, A. Bardonnet, D. Barracou, E. Bussy, R. Delanoë, P. Etchécopar, P. Gaudin, Y. Guilloux, M. Hoffman, D. Huteau, F. Lange, C. Lousto, Y. Moulia, P. Martin, Y. Moello, E. Prévost, J. Rancon and V. Vauclin. We thank two anonymous referees for their helpful comments. SLC was supported by a grant from Plan Loire Grandeur Nature (project n° 34108) to GE.

Supplementary material

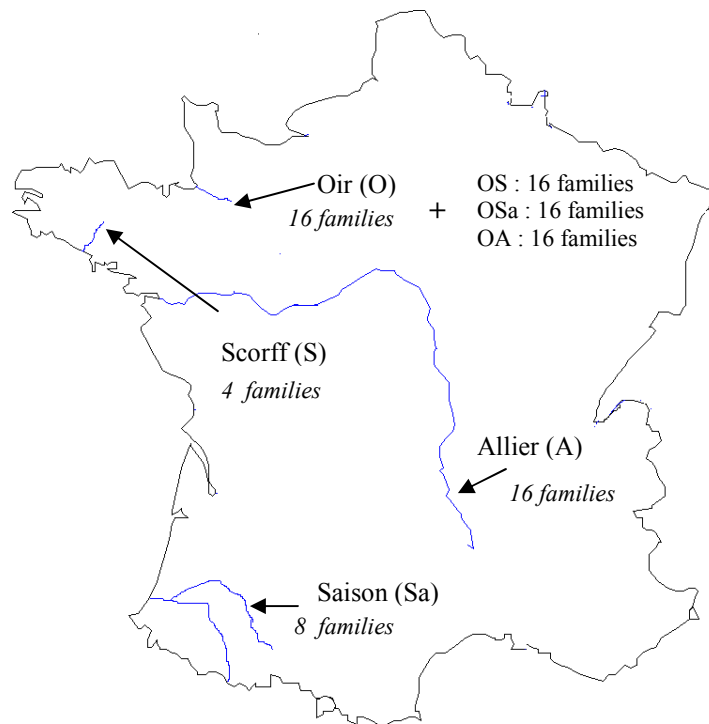


Figure S1. Localization of study sites and cross’design. Number of family is indicated for each population. Number of WP (O, S, N, A) and BP families are also noticed (OS, ON, OA).

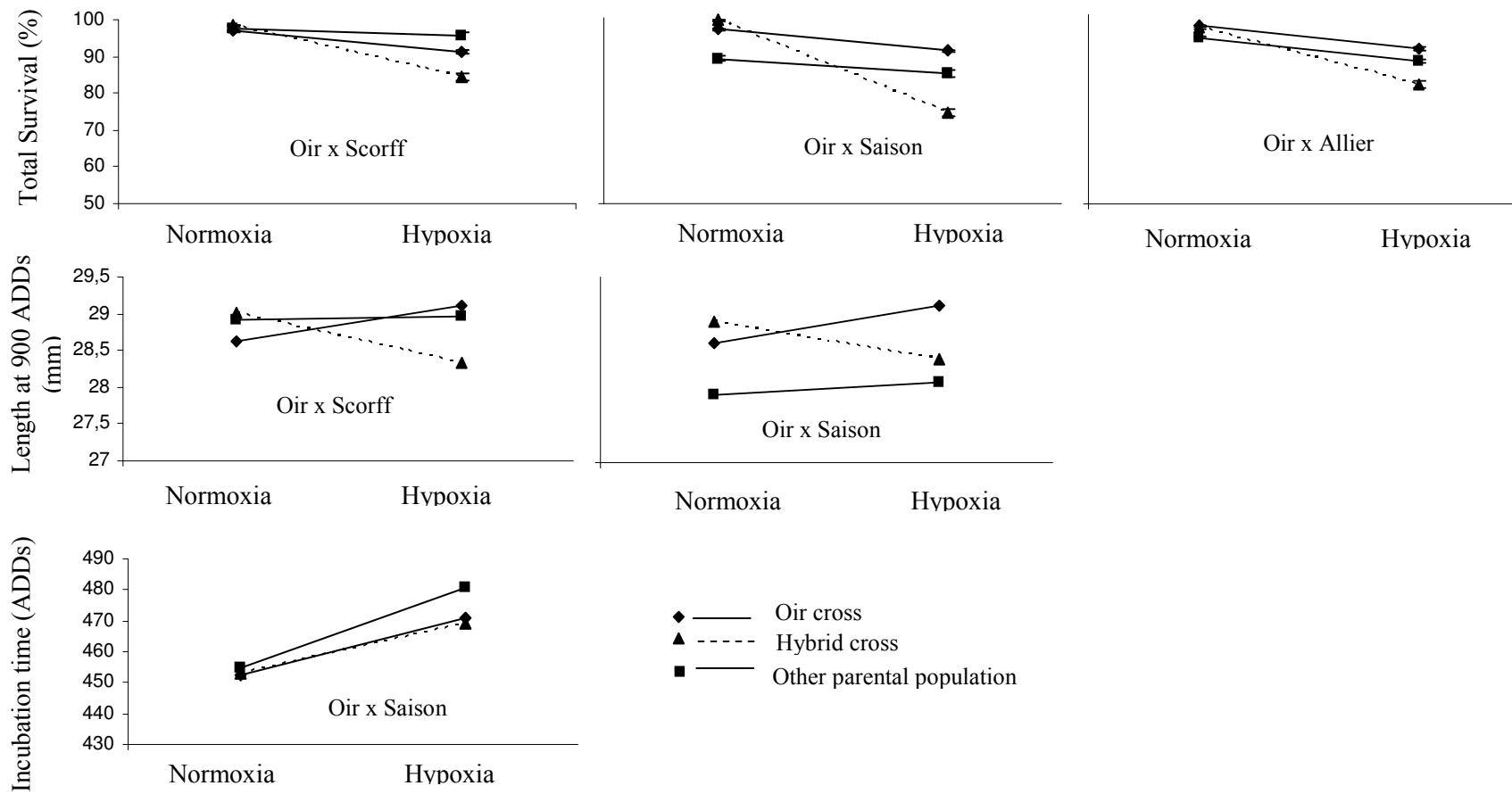


Figure S2. Hypoxia reaction norms for BP crosses and the two parental phenotypes. Results are significant for total survival (%), length at 900 ADDs and incubation time (ADDs).

Table S1. Results of linear mixed models testing population effect by treatment and by group of crosses on six life-history traits: survival at hatching, incubation time, length at hatching, post-hatching survival and length of embryos at 900 DDA (df = 1, Tr.: Treatment, N.: Normoxia, H.: Hypoxia; O: Oir, OS: Oir x Scorff, S: Scorff, ON: Oir x Nive, N: Nive, OA: Oir x Allier, A: Allier). Bold p-values refer to significant values ($\alpha = 0.05$). χ^2 values are indicated in brackets.

	Tr	Survival at hatching	Incubation Time	Length at hatching	Length at 900 ADDs	Post-hatching survival	Total survival
O vs Os	N.	ns (2.39) 1.90 ± 1.20	ns (2.29) -0.01 ± 0.008	ns (0) 0.016 ± 0.007	ns (0.25) 0.01 ± 0.01	ns (0.25)	ns (0.14) 1.90 ± 1.20
	H.	0.006 (7.40) 1.65 ± 0.69	0.002 (9.56) -0.02 ± 0.004	0.04 (6.58) 0.022 ± 0.009	ns (0.22) -0.03 ± 0.005	0.02 (4.97)	ns (2.28) -0.38 ± 0.57
S vs OS	N.	ns (2.60) -1.90 ± 1.41	ns (2.19) -0.03 ± 0.03	ns (0.05) 0 ± 0.003	ns (1.18) -0.03 ± 0.01	ns (0)	ns (1.19) -1.90 ± 1.41
	H.	ns (0.17) -0.863 ± 1.50	<0.001 (13.27) -0.04 ± 0.006	ns (0) -0 ± 0.004	ns (0) 0.003 ± 0.007	0.09 (2.90)	ns (1.62) 1.39 ± 0.99
O vs S	N.	ns (0) -0.117 ± 0.90	ns (1.95) -0.02 ± 0.02	0.03 (4.69) 0.04 ± 0.03	ns (0.65) -0.02 ± 0.02	ns (0.15)	ns (1.50) -0.18 ± 0.90
	H.	ns (0.63) 1.360 ± 1.27	ns (0.16) -0.02 ± 0.02	ns (0.38) 0.01 ± 0.03	0.02 (5.22) -0.022 ± 0.02	ns (0)	ns (0.03) 0.82 ± 0.58
O vs OSa	N.	0.07 (3.36) -2.222 ± 1.22	ns (1.34) -0.005 ± 0.005	ns (1.30) -0.01 ± 0.008	ns (0.55) 0.006 ± 0.01	ns (0)	ns (0.96) -1.42 ± 1.41
	H.	0.008 (6.96) -1.579 ± 0.52	<0.001 (12.91) -0.02 ± 0.003	ns (0.44) -0.02 ± 0.009	0.02 (5.34) 0.02 ± 0.01	<0.001 (12.26)	0.009 (6.89) 1.24 ± 0.44
Sa vs OSa	N.	0.008 (6.99) -3.38 ± 1.43	ns (0) -0.005 ± 0.01	ns (0) 0.05 ± 0.04	ns (0) 0.01 ± 0.008	ns (0)	0.03 (4.88) -2.56 ± 1.31
	H.	0.02 (5.19) -1.91 ± 0.84	0.02 (5.03) -0.021 ± 0.01	ns (0.01) -0.05 ± 0.04	0.04 (3.97) -0.02 ± 0.003	ns (1.58)	ns (1.63) 0.45 ± 0.46
O vs Sa	N.	ns (2.38) -1.10 ± 0.83	ns (0) 0.001 ± 0.01	<0.001 (12.28) 0.07 ± 0.02	ns (1.59) 0.02 ± 0.02	ns (0)	ns (2.38) -1.10 ± 0.83
	H.	ns (0.58) -0.500 ± 0.58	ns (0) 0.001 ± 0.02	0.03 (4.77) -0.04 ± 0.03	ns (0) 0 ± 0.01	0.002 (9.31)	0.03 (4.93) -0.93 ± 0.39
O vs OA	N.	ns (1.32) 0.940 ± 0.79	0.04 (4.03) 0.007 ± 0.01	ns (1.41) 0.01 ± 0.008	ns (0.05) -0.002 ± 0.01	ns (0)	0.002 (9.41) -2.38 ± 0.65
	H.	0.01 (6.35) 1.243 ± 0.52	0.001 (10.32) 0.006 ± 0.01	ns (0.22) 0.005 ± 0.01	<0.001 (11.63) -0.03 ± 0.006	0.07 (3.16)	ns (0.58) -0.45 ± 0.57
A vs OA	N.	0.048 (3.91) 1.425 ± 0.69	ns (0.20) 0.006 ± 0.003	0.03 (4.85) 0.04 ± 0.02	ns (0) -0.002 ± 0.009	ns (0)	0.01 (5.93) -1.34 ± 0.49
	H.	0.006 (7.44) 1.870 ± 0.65	ns (0) 0.01 ± 0.003	<0.001 (16.11) 0.07 ± 0.01	0.03 (5.02) -0.02 ± 0.01	0.03 (4.52)	ns (0.05) 0.13 ± 0.57
O vs A	N.	ns (0.84) 0.490 ± 0.53	ns (0) 0.002 ± 0.01	0.02 (4.97) 0.03 ± 0.02	ns (0.87) -0.01 ± 0.01	ns (0)	ns (0.85) 0.4905 ± 0.53
	H.	ns (1.83) 0.674 ± 0.46	ns (0.45) -0.01 ± 0.01	<0.001 (16.86) 0.068 ± 0.01	ns (0.21) 0.007 ± 0.01	0.09 (2.84)	ns (0.45) 0.250 ± 0.37

Table S2. Summary of results of linear mixed effects models testing the effects of the Treatment (Tr.) and of the paternal populations among the three BP crosses (OS, ON, OA) for the six life-history traits. χ^2 values are indicated in brackets.

Effects	Df	Survival at hatching	Incubation time	Length at hatching	Post-hatching survival	Length at 900 DD	Total survival
Tr.	1	ns (2.32)	< 0.001 (14.12)	< 0.001 (14.17)	< 0.001 (20.10)	0.002 (9.64)	< 0.001 (11.25)
Paternal population	1	ns (1.41)	ns (0.21)	0.02 (7.93)	ns (3.21)	ns (1.91)	0.001 (8.45)
Tr. x Paternal population	2	ns (0.38)	ns (1.62)	ns (0.75)	ns (0)	ns (0.82)	< 0.001 (1.93)
Egg size	1	ns (0.02)	ns (0)	ns (2.02)	ns (0.06)	< 0.001 (12.95)	ns (0.20)

Chapitre VI. De l'inter-populations à l'inter-espèces: Réponses des hybrides truites-saumons à un stress environnemental, l'oxygène.

Ce chapitre correspond à une ébauche d'article et n'a pas été initialement conçu comme un volet à part entière de la thèse, mais plus comme un effet d'opportunité. L'idée de réaliser des croisements inter-espèces est apparue lors de l'expérience de la première année. Il restait des œufs de saumons surnuméraires à la fin de l'expérience que nous avons donc décidé de féconder avec des mâles de truite (*Salmo trutta*) pour étendre le continuum de distances génétiques amorcé avec les croisements inter-populations chez le saumon. Les résultats ne sont pas publiables en l'état car il manque les croisements des mâles saumon avec des femelles truite, et les croisements de truites purs. Néanmoins ils sont suffisamment intéressants pour qu'une nouvelle expérience soit lancée à la suite de ma thèse. Ce sujet va faire l'objet du stage de master 2 de Valérie Lopez, sur le thème : « Performances des hybrides truite – saumon face aux stress climatiques ».

Dans le cadre du changement climatique, l'hybridation inter-espèces constitue un phénomène potentiellement exacerbé, les aires de répartition des espèces étant modifiées. En France, les aires de distribution de la truite commune et du saumon atlantique se chevauchent et sont proches de leurs limites méridionales. Les hybrides entre ces deux espèces sont viables et le taux d'hybridation dans les populations naturelles, tous stades de développement confondus (l'hybridation est observée chez les tacons mais aussi chez les adultes anadromes) varie entre 0.1 % et 13 % selon les rivières (Verspoor 1988; Jansson et al. 1991; Garcia-Vazquez et al. 2002). Dans ce contexte, il est important de connaître la réponse des hybrides au stress hypoxique, stress qui influence fortement le développement embryonnaire des salmonidés.

Les résultats préliminaires mettent en évidence que les performances des hybrides sont meilleures que celles de la progéniture issue des croisements saumon-saumon. Ce phénomène est observé en condition stressante essentiellement. Des interactions entre le type de croisement et l'environnement sont significatives pour certains traits, suggérant une différence de réponse au stress. Ainsi, les hybrides truite-saumon pourraient être avantagés en cas d'augmentation de l'hypoxie dans les rivières, ce qui pourrait amplifier des phénomènes d'introgession du génome de la truite dans celui du saumon.

Hybridization between Atlantic salmon and brown trout: how do embryos perform during hypoxic stress?

Jessica Côte, Guillaume Evanno and Jean-Marc Roussel

INRA, UMR 0985 Ecology and Health of Ecosystems, 35042 Rennes, France Agrocampus Ouest, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France

Corresponding author: Jessica Côte; E-mail : cote.jessica@wanadoo.fr

Manuscript in preparation

Abstract

Hybridization has often been considered as a threat for the integrity of populations and species. However it has been shown that inter-specific hybridization could enhance the evolutionary potential of some species, notably in changing environmental conditions. In salmonids, hybridization is observed between Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) that share a common distribution area. Some studies revealed that hybrids could be viable and outperform parental species under standard conditions. Here, salmon females were fertilized with salmon males and trout males and responses of progenies to oxygen stress were compared. Under benign conditions, hybrids had similar or lower performances than salmon but they outperformed salmon embryos under hypoxic conditions. Significant interactions between cross type and treatment indicated that hybrids could better cope with such environmental stress. Results suggest that the introgression from trout genes into the salmon genome may be increased when both species share the same spawning grounds and high under-gravel hypoxia levels are observed.

Introduction

There are two kinds of barriers that prevent hybridization between animal species. Geographic isolation, difference in reproduction time, behaviour (no attractiveness between partners) and incompatibility between genital organs or gametes represents pre-mating barriers. When hybridization occurs between closely related species of the same genus for instance, post-mating barriers can also lead to hybrid sterility or mortality during the first generation or the next one. Nevertheless, hybridization involves 10% of animal species (Mallet 2005). In amphibians for instance, hybridization has been shown between three frog species, *Rana ridibunda*, *R. lessonae* and *R. perezi* that have almost similar songs and morphologies (Lodé & Pagano 2000). The present context of global warming may exacerbate hybridization by modifying species distribution and habitat (Paterson 1999; Dudley et al. 2002). Introgression of a species's genome into another has been reported in many taxa (Capula 1993; Goodman et al. 1999; Nishibori et al. 2005; Vörös et al. 2005; Germain 2007; Trigo et al. 2008; Johanet 2009; Elling et al. 2010).

Hybridization is also observed in fish (Scribner et al. 2000; Meldgaard et al. 2007; Cucherousset et al. 2008; Hayden et al. 2010). Meldgaard et al. (2007) showed no preference for sexual partner in brown trout (*Salmo trutta*) and marbled trout (*Salmo marmoratus*). Atlantic salmon and brown trout are close species that belong to *Salmo* genus and that display very with similar life cycle. They are sympatric in most of the distribution areas of Atlantic salmon (Heggenes et al. 1999; Klemetsen et al. 2003). In Europe, all Atlantic salmon populations are anadromous (Kazakov 1992), whereas anadromous or non-migratory populations of brown trout can be found depending on rivers. In some cases, Atlantic salmon and brown trout share the same spawning grounds. Spawning date and mating behaviour are very close in both species and, consequently, hybridization is possible between individuals from both species. Previous experimentations have shown that brown trout embryos tolerate lower dissolved oxygen rate ($3 \text{ mg O}_2\cdot\text{L}^{-1}$, Roussel 2007) than Atlantic salmon ($4.5 \text{ mg O}_2\cdot\text{L}^{-1}$, Côte et al. 2012).

Hybridization between brown trout and Atlantic salmon is commonly observed in European streams and can represent from 0.1 % to 13 % in natural populations for different life cycle stages (Verspoor 1988; Jansson et al. 1991; Jansson and Ost 1997; Garcia-Vazquez et al. 2001; Garcia-Vazquez et al. 2002). Because of their aggressiveness, brown trout males can mate with Atlantic salmon female (Bremset & Heggenes 2001), and hybrids usually result from such cross in the wild (Beall et al. 1997; Garcia-Vazquez et al. 2001), especially in

European rivers (Beall et al. 1997; Youngson et al. 1993; Garcia-Vazquez et al. 2001, 2002, 2003, 2004). Consequently, salmon introgression by trout is possible and was observed in several studies (Garcia-Vasquez et al. 2003; Garcia-Vazquez et al. 2004; Castillo et al. 2008a; Castillo et al. 2008b; Castillo et al. 2010).

Performances of hybrids resulting from these crosses have been poorly documented. In the wild, worse performances of hybrids than parental cross-types have been recorded (Arnold & Hodges 1995) in fishes (Dowling & Moore 1985), amphibians (Lamb et al. 1990) and insects (Harrison & Hall 1993). Majority of studies about performances of hybrids (Arnold & Hodges 1995) revealed intermediate (Howard et al. 1993, Schluter 1993) and mostly equivalent performances to those of parents (Moore & Koenig 1986; Lamb et al. 1990). Sense of cross can strongly impact hybrids performances. One study on mosquito fishes *Gambusia holbrooki* and *G. affinis* showed that hybrids presented better performances than parents when the female involved in crosses was *G. holbrooki* (Scribner & Avise 1994). In the reciprocal cross, performances of hybrids were intermediate to parents. In south European rivers, it has been showed that embryos resulting from ♀ *Salmo salar* x ♂ *Salmo trutta* presented good performances (Alvarez & Garcia-Vazquez 2011) sometimes higher than parental cross-types (MacGowan & Davidson 1992) whereas high mortality (close to 100 % after 15 days post-fertilization) was recorded for hybrids from ♀ *S. trutta* x ♂ *S. salar* (Galbreath & Thorgaard 1995; Alvarez & Garcia-Vazquez 2011). Hybrids from ♀ *S. salar* x ♂ *S. trutta* are able to backcross with two parental cross-types (Wilkins et al. 1993; Garcia-Vazquez et al. 2003).

Climate changes and habitat fragmentation, by modifying species distribution area, create major factors promoting hybridization (Rhymer & Simberloff 1996; Allendorf et al. 2001). In particular, climatic changes may alter local habitat conditions. In this context, it is essential to know how hybrids will respond to stressful local conditions so as to evaluate potential consequences of hybridization on salmon populations. Hybrids that present better performances to new local conditions can be selected. Some works showed an increase of hybrid's performances under stressful conditions (Armbruster et al. 1997; Edmands 2007). In trout-salmon hybrids, the ability of hybrids to response to stressful conditions has never been observed. Trout is expected resist better to hypoxic stress, consequently hybrids from Atlantic salmon and brown trout are expected to present better resistance to oxygen stress than pure salmon crosses.

In this paper, a common-garden experiment was used to study the response of hybrids from Atlantic salmon females and brown trout males crosses exposed to low oxygen stress during

embryonic development. By comparing hybrid progenies to salmon x salmon progenies, we aimed at testing whether hypoxia reactions norms differed among crosses types.

Material and methods

Study site

Study has been conducted on Oir River, a 20 km stream located in southern Normandy (France). Metamorphic siliceous rocks characterize the substrate, and the catchment mostly consists of arable lands. During the spawning period, water temperatures average 7-8°C. There is no monitoring of under gravel oxygen rate but hypoxia in gravel nests have been reported in relation with substrate clogging (Brunke 1999). Brown trout and Atlantic salmon share the same spawning grounds in the main river and major tributaries.

Sampling and cross design

Salmon (3 precocious males and 3 large anadromous females) and trout (3 males) were caught in December 2010 using electro-fishing and upstream migration traps. Ova and sperm were collected by manual stripping of anaesthetized fish; a total of 1080 ova were artificially fertilized with milt of each salmon and trout males (full factorial crossing design). Fertilized eggs were split in two groups to test for hypoxic stress.

Rearing experiment and offspring measurements

Eggs were incubated at INRA Rennes in a re-circulated water system. Water temperature was recorded every hour and was kept stable (10.22 ± 0.18). Each sib-group was divided into 4 replicates of 15 eggs, which were placed separately in perforated containers (50 mm x 50 mm) with water circulation. Two replicates were incubated with normal oxygen supply (normoxia) and two others with water at lower oxygen dissolved (DO) level (hypoxia). An oxygen depletion system adapted from Roussel (2007) provided hypoxic water. The average (\pm sd) DO concentrations were monitored daily and reached $9.99 (\pm 0.52)$ mg.L⁻¹ in normoxic water and $4.15 (\pm 0.60)$ mg.L⁻¹ in hypoxic water.

Dead eggs and embryos were removed daily to prevent any infection during incubation; eggs with no developing embryos were counted and removed from the containers at 313 Accumulated Degree-Days (ADD) after fertilization (eyed stage). Five life history-traits were measured on embryos:

Table 1. Results of linear mixed models testing the effects of cross-type (Cr.), treatment (Tr.) and their interaction on embryos' life history traits for both experiments. Degrees of freedom are equal to 1 for all the variables for both treatments. Dam, sire, dam x sire interactions and containers were also included in models as random effects (data not shown).

		χ^2	p-value
Survival at hatching	Cr.	0.62	ns
	Tr.	84.86	<0.001
	Cr. x Tr.	0.02	ns
Incubation time	Cr.	31.97	<0.001
	Tr.	111.68	<0.001
	Cr. x Tr.	20.74	<0.001
Length at hatching	Cr.	20.32	<0.001
	Tr.	61.14	<0.001
	Cr. x Tr.	38.68	<0.001
Survival at 900 ADDs	Cr.	5.29	0.02
	Tr.	204.22	<0.001
	Cr. x Tr.	13.48	<0.001
Length at 900 ADDs	Cr.	1.43	ns
	Tr.	0.27	ns
	Cr. x Tr.	30.08	<0.001

- 1- survival at hatching calculated as the number of hatched embryos (450 ADDs) divided by the number of eggs with a developing embryo at 313 ADDs
- 2- survival at the end of embryonic development (900 ADDs)
- 3- hatching date (*i.e.* incubation time)
- 4- length at hatching measured as follows: when at least 75% of embryos hatched in a replicate, they were anaesthetized with a solution of benzocaine, photographed with a digital camera (Nikon D5000) and measured with Image J software to the nearest 0.1 mm.
- 5- length at the end of embryonic development (900 ADDs), following a similar method as for length at hatching.

Statistical analysis

Data were analysed with linear mixed-effects models or generalized linear mixed-effects models implemented in the R software (<http://cran.r-project.org>) via the lme 4 package (Pinheiro & Bates, 2000). Cross type (salmon x trout or salmon x salmon), treatment (normoxia-hypoxia) and cross x treatment interaction were treated as fixed effects, whereas sire, dam, container and dam x sire interactions were considered as random effects. Differences among pure and hybrid crosses were investigated for each treatment separately to avoid any bias due to significant cross x treatment interactions and significant differences in survival between treatments. We used a binomial error family for models with survival as a response variable. For incubation time and offspring length, data were log-transformed and analysed with a Gaussian error family. The statistical significance of each factor was tested by comparisons of models including or not the focal variable using likelihood ratios tests (LRT) based on a Chi² distribution.

Results

The hypoxic treatment significantly affected all traits except length at 900 ADDs (Table 1, Figure 1). Under normoxic conditions, hybrid embryos displayed lower survival and smaller length at 900 ADDs but they hatched sooner and were larger at hatching than pure salmon crosses (Table 2, Figure 1). Under hypoxic conditions, the cross type effect was only significant for two traits (Table 2): hybrids were larger at hatching and hatched sooner than pure salmon crosses. We also observed a tendency for hybrids to be larger at at 900 ADDs

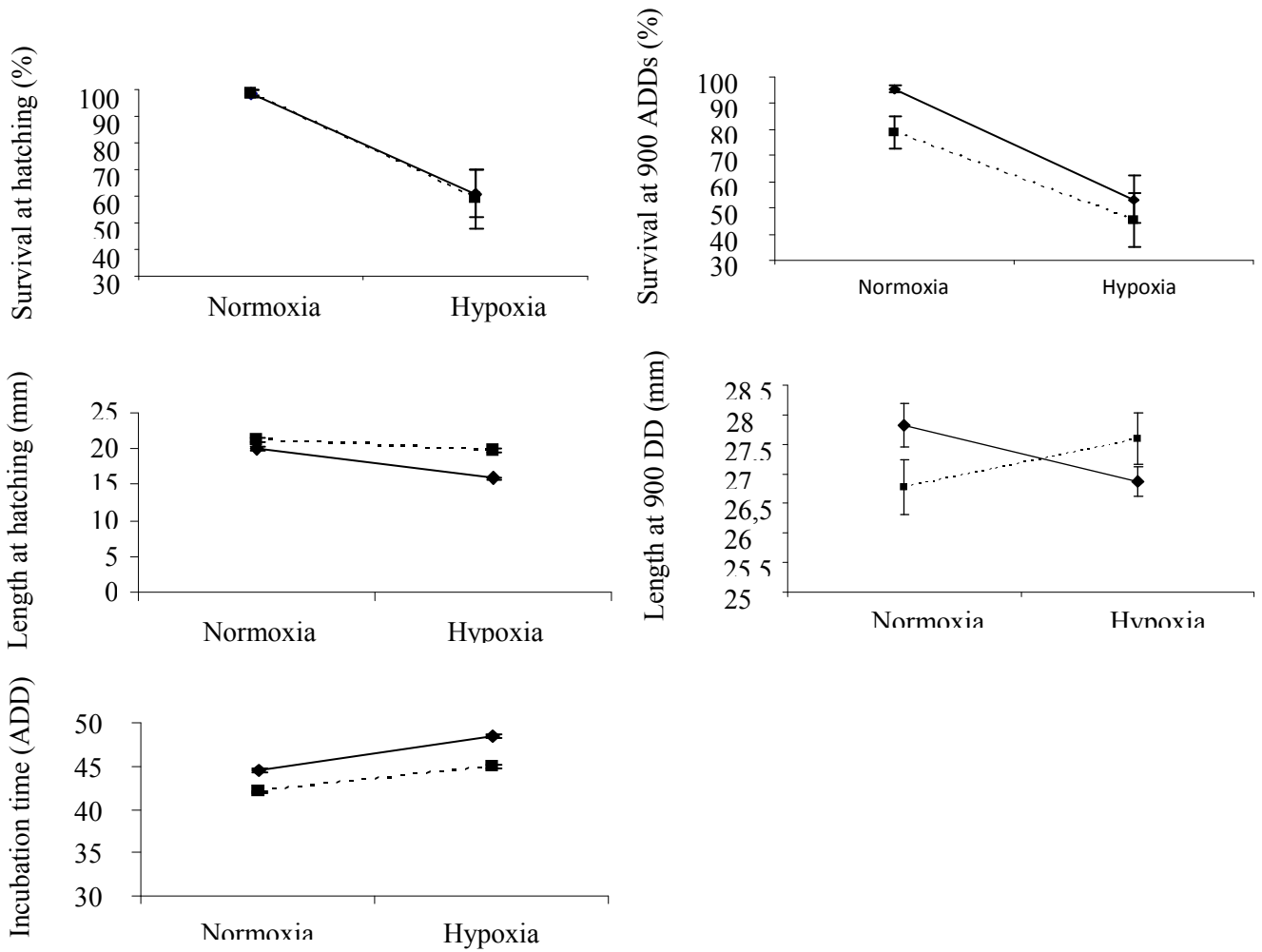


Figure 1. Hypoxia reaction norms (means \pm S.E.) for survival at hatching, survival at the end of embryonic development, incubation time at hatching, length at hatching and at the end of the embryonic development (900 ADDs). Results are presented for the progenies of pure salmon crosses (black solid line) and trout-salmon hybrids (dotted line).

($p < 0.09$). Cross type x treatment interactions were all significant except for size at hatching (Table 1).

Discussion

In this study, ova of Atlantic salmon females were fertilized with milt of either Atlantic salmon or brown trout males. Under optimal conditions of dissolved oxygen, hybrid embryos suffered from a higher mortality and were smaller than salmon embryos. Under hypoxic stress however, embryo survival was not different between the two types of progenies, and the average body size of hybrids was larger compared to salmon embryos. Even if such trend was only significant at the time of hatching, *i.e.* approximately half of the embryonic period, stressful conditions revealed better performance of salmon-trout hybrids. This result follows our expectation since Brown trout embryos are known to be more tolerant to hypoxia than Atlantic salmon embryos. By artificially crossing Brown trout with Atlantic salmon, the performance of the progeny under unfavourable condition was enhanced.

Results obtained under benign conditions (normoxia) are not in complete agreement with previous work on trout-salmon hybrids. Alvarez & Garcia-Vazquez (2011) measured survival rate from fertilization until beginning of exogenous feeding (16th week after fertilization) and showed that trout-salmon hybrids ($\text{♀ } Salmo\ salar \times \text{♂ } Salmo\ trutta$) and pure salmon crosses had a similar survival. We studied survival until 12th week after fertilization, suggesting that survival advantage of hybrids could be expressed at feeding stage. Hybrids hatched sooner than pure salmon crosses, in agreement with previous results on salmonids (Alvarez & Garcia-Vazquez 2011) and also on tadpoles of hybrid amphibians (Pfennig & Simovich 2002). Incubation time is directly correlated to emerging date and consequently, our results suggest that hybrids individuals could arrive sooner than others on feeding sites, and, consequently could become more dominant and competitive (Alvarez & Garcia-Vazquez 2011). In adult and juvenile stages, worse performances of trout-salmon hybrids in the wild have been observed for fertility success (Castillo et al. 2010) but also for survival rate from fry to smolt stages (Urke et al. 2010).

Our study is the first one to compare trout-salmon hybrids to parental strains under stressful conditions. Results indicate some better performances for hybrids than salmon at embryonic stage, suggesting advantage for hybrids in rivers experiencing strong local hypoxic stress. Brown trout being less sensitive to hypoxia than Atlantic salmon, hybrid offspring was

Table 2. Results of linear mixed models testing cross-type (Cr.) and parental effects on embryos' life history traits for both treatments and experiments. A random container effect was also included in models.

		Normoxia	Hypoxia
Survival at hatching	Cr.	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0.56$)
	Dam*	ns ($\chi^2 = 0$)	<0.001 ($\chi^2 = 28.52$)
	Sire*	ns ($\chi^2 = 1.01$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Sire x Dam*	ns ($\chi^2 = 2.49$)	0.02 ($\chi^2 = 5.68$)
Incubation time	Cr.	<0.001 ($\chi^2 = 34.50$)	<0.001 ($\chi^2 = 27.19$)
	Dam*	<0.001 ($\chi^2 = 37.43$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Sire*	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Sire x Dam*	ns ($\chi^2 = 0.29$)	ns ($\chi^2 = 0$)
Length at hatching	Cr.	<0.001 ($\chi^2 = 16.44$)	<0.001 ($\chi^2 = 20.75$)
	Dam*	<0.001 ($\chi^2 = 36.88$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Sire*	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Sire x Dam*	ns ($\chi^2 = 1.24$)	ns ($\chi^2 = 0.20$)
Survival at 900 ADD	Cr.	0.008 ($\chi^2 = 7.12$)	ns ($\chi^2 = 1.36$)
	Dam*	ns ($\chi^2 = 0$)	<0.001 ($\chi^2 = 34.46$)
	Sire*	0.05 ($\chi^2 = 3.66$)	0.001 ($\chi^2 = 10.43$)
	Sire x Dam*	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 1.93$)
Length at 900 DD	Cr.	0.002 ($\chi^2 = 9.92$)	0.09 ($\chi^2 = 2.74$)
	Dam*	<0.001 ($\chi^2 = 20.19$)	0.04 ($\chi^2 = 4.20$)
	Sire*	ns ($\chi^2 = 0$)	ns ($\chi^2 = 0$)
	Sire x Dam*	0.03 ($\chi^2 = 4.84$)	<0.001 ($\chi^2 = 25.96$)

* random effects.

expected to perform better than salmon but worse than trout. Even if we lack pure trout crosses, our results suggest an increase of resistance of hybrids to hypoxia in comparison with pure salmon crosses for morphological and developmental traits, essentially at hatching, but not for survival. Even if results were not significant, we also observed a trend towards better performances of hybrids for length at the end of development. Cross x treatment interactions are significant, suggesting a differential response between pure salmon and salmon-trout hybrids to stress. For all the traits and most obviously for length at 900 DD, we showed hybrid vigor in the response to environmental stress for hybrids. Such observations suggest that hybrids might be less impacted by hypoxic stress than individuals from pure crosses.

If advantage of hybrids is maintained after embryonic development, this could have direct impacts on evolution of these two species. In the context of climate changes, increase of environmental changes could lead to selection of hybrids, performing better under stressful conditions, and to potential introgression of salmon by trout, hybrids being favoured in less favourable rivers. This could potentially explain between-rivers variability of proportion of trout-salmon hybrids (from 0.1 % to 13 %). Nevertheless, the absence of better performances on survival restrains results and can perhaps explain why hybridization is actually pretty low in the wild. Supplementary experiments including pure trout crosses are needed so as to compare hybrid responses to those of two parents and not only to response of salmon crosses. Experiments in F2 generation are also necessary to clearly evaluate impacts of this hybridization on Atlantic salmon and brown trout populations in a conservation biology prospect.

Relation between environment and hybrid performances has been documented in other taxa. Studies on *Artemisia* species showed significant interactions between cross-type and environment, indicating that hybrid performances were better in hybrid zone only (Graham et al. 2001). Other studies on *Artemisia* showed no impact of hybridization on response to water stress (McArthur et al. 1998) or in function of habitat (Graham et al. 1995) whereas others revealed that performances of hybrids were better in hybrid zone than in parental area where performances of parents were better for growth and reproduction (Wang et al. 1997). Other found intermediary hybrid phenotype in resistance to local stress (Bennett & Grace 1990; Garbuz et al. 2003).

Our study provides evidence that environmental stress can affect the issue of hybridization process. Salmon genome introgression by trout would lead to higher resistance to hypoxic stress. Similar results have been observed in response to thermal variations (non published data). This suggests that introgression of salmon by trout could be

promoted by climate changes. Decrease of oxygen rate in marine and aquatic waters is known to be one of the major consequences of climate changes. An increase of water temperature can lead to a decrease of oxygen solubility.

Chapitre VII. Discussion générale

L'objectif de cette thèse était de caractériser les potentiels de réponses adaptatives chez quatre populations de saumon atlantique en France, géographiquement éloignées et génétiquement différenciées. Différentes questions ont été posées :

Les populations étudiées répondent-elles de manière différente à un stress hypoxique et à des variations de température durant le développement embryonnaire ?

La réponse des populations aux conditions environnementales testées reflète-t-elle une adaptation génétique à ces conditions ?

Quelles sont les conséquences de l'hybridation inter-populations et inter-spécifique sur la capacité de réponse au stress des populations de saumon ?

Les résultats obtenus dans cette étude répondent à ces différents questionnements en mettant en évidence :

1. Une forte plasticité phénotypique des populations de saumons en France au niveau des jeunes stades embryonnaires pour les deux facteurs environnementaux étudiés, l'oxygène et la température ;
2. Une divergence adaptative entre populations observée dans certaines conditions de température et sous la forme de nombreuses interactions population x environnement pour oxygène et température ;
3. Une variation du potentiel adaptatif entre les populations reflétée par des interactions génotype x environnement présentes dans certaines populations seulement ;
4. Une absence de lien clair entre les réponses observées et les conditions locales des populations étudiées, notamment pour la population la plus différenciée aux niveaux génétique et écologique : l'Allier ;
5. Des phénomènes de vigueur hybride mais principalement d'outbreeding depression qui sont révélés en conditions stressantes sur des traits embryonnaires ;

6. De meilleures performances des hybrides saumon-truite en comparaison des croisements de saumon purs qui apparaissent en conditions stressantes, suggérant une introgression du saumon atlantique par la truite facilitée dans les habitats hypoxiés.

Ces différents points sont repris un par un dans la discussion.

1. Forte plasticité phénotypique des populations de saumons en France

Dans le cadre de changements environnementaux rapides et brusques tels que ceux observés actuellement, il est attendu que les organismes soient plus prompts à répondre à l'échelle intra-générationnelle (plasticité phénotypique) qu'à celle inter-générationnelle (adaptation génétique) qui nécessite une échelle de temps importante pour maintenir cette réponse (Parmesan 2006; Ghalambor et al. 2007).

Dans le cadre de ce travail, nous avons mis en évidence une forte plasticité des traits d'histoire de vie des jeunes stades embryonnaires de saumon atlantique, aussi bien à l'échelle des populations que des familles, et ce pour l'ensemble des traits d'histoire de vie mesurés. Dans les conditions testées, les stress thermique et hypoxique entraînent une diminution du taux de survie (surtout l'hypoxie), un décalage de la date d'éclosion et une diminution de la taille à l'éclosion (non présentée dans le chapitre IV). Cette diminution de taille n'étant plus observée à la fin du développement, un mécanisme post-éclosion de croissance compensatoire permet aux individus de « rattraper le retard » voire de dépasser les performances des individus non soumis au stress hypoxique (Figure 19). La croissance compensatoire intervient en général après un stress au niveau de la nourriture mais peut aussi apparaître lors d'un stress environnemental quelconque (Metcalfé & Monaghan 2001). Un tel mécanisme a déjà été observé chez les stades adultes de saumon atlantique (Nicieza & Metcalfé 1997), chez les stades embryonnaires de truite commune (Roussel 2007), chez les stades larvaires de papillons (Nylin & Gotthard 1998), chez les chéloniens (Xie et al. 2007; Wang et al. 2011; Xie et al. 2012) ou encore les reptiles (Radder et al. 2007).

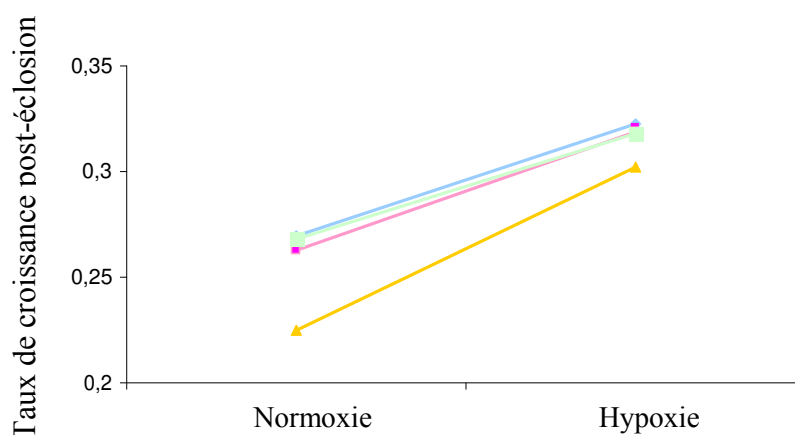


Figure 21. Normes de réactions de la croissance post-éclosion révélant un effet compensatoire non présenté dans le chapitre IV (**Bleu** : Scorff, **Rose** : Scorff, **Jaune** : Saison, **Vert clair** : Allier). *Le taux de croissance est calculé comme la différence entre la taille à la fin du développement et la taille à l'éclosion divisée par le nombre de degrés jours entre la fin du développement et l'éclosion.*

Nos résultats sont en accord avec d'autres études ayant montré que le saumon atlantique se caractérise par une forte plasticité phénotypique adaptative, notamment au niveau des traits d'histoire de vie adulte et juvénile, à l'origine de choix entre différentes tactiques principalement liés au temps de résidence en eau douce (Hutchings & Myers 1994; Nicieza et al. 1994a; Nicieza et al. 1994b; Thorpe 1994 a;b;c; Thorpe et al. 1998; Thorpe & Metcalfe 1998; Klemetsen et al. 2003). Chez les jeunes stades embryonnaires, des études ont mis en évidence une forte plasticité des embryons de saumon atlantique face à des variations thermiques (Finstad & Jonsson 2012). Du point de vue de la biologie de la conservation, les résultats obtenus sont encourageants car ils montrent une importante capacité de réponse des populations étudiées à différents stress environnementaux.

Pour ce qui concerne le stress thermique, il a notamment été montré que la température létale maximale des saumons atlantiques adultes est d'environ 27°C, ce qui fait de l'espèce l'une des plus résistantes chez les salmonidés (Jonsson & Jonsson 2009). Au niveau des jeunes stades embryonnaires, la température maximale tolérée au cours du développement est évaluée à 16°C (Ojanguren et al. 1999) chez le saumon atlantique alors qu'elle est de 14°C chez la truite commune (Ojanguren & Brana 2003), le salmonidé le plus proche sur le plan phylogénétique. En ce qui concerne le stress en oxygène, les résultats obtenus sont plus étonnants. En effet, il existe une forte variabilité de la tolérance à l'hypoxie chez les salmonidés aussi bien au niveau des stades adultes qu'embryonnaires (Carter 2005). Chez les embryons de saumon atlantique, le seuil de tolérance est d'environ 4 à 5 mg d'oxygène / litre selon le stade de développement de l'œuf (oeillage, pré-éclosion, éclosion) (Davis 1975).

Contrairement à ce qui était attendu, les résultats ont montré une survie importante (> 80 %) pour l'ensemble des populations à un taux de 4.8 mg O₂ / litre. Une mortalité accrue plus ou moins importante selon les familles et les populations considérées (40 à 60%) n'a été observée qu'à partir d'un taux de 4.2 mg O₂ / litre. Des modifications au niveau des traits développementaux et morphologiques ont aussi été observées à la suite du stress en oxygène imposé.

2. Divergence adaptative entre les populations étudiées

La plasticité phénotypique et l'adaptation génétique ne constituent pas des processus exclusifs (Joshi et al. 2001; Byars et al. 2007). Effectivement, la plasticité peut constituer un trait à part entière et présenter une base génétique matérialisée par les interactions génotype x environnement à l'échelle de la famille et population x environnement à l'échelle des populations (dans le cas de populations génétiquement différenciées, comme c'est le cas dans notre étude) (Hendry & Stearns 2004).

Les résultats de cette thèse sont les premiers à mettre en évidence chez *S. salar* des différences génétiques, aussi bien entre populations que *via* des interactions populations x environnement, avec un nombre aussi important de populations sauvages et à une grande échelle géographique (Hutchings 2011). Chez le saumon atlantique, trois études canadiennes antérieures se sont intéressées à la variabilité génétique dans les normes de réactions entre populations (Fraser et al. 2007; Fraser et al. 2008; Darwish & Hutchings 2009). Dans la première étude qui concerne la croissance au cours et à la suite d'une période de stress en nourriture à l'origine du phénomène de croissance compensatoire, les auteurs ont mis en évidence une base génétique aux différences phénotypiques observées entre populations (Fraser et al. 2007). La seconde étude s'intéresse à la réponse de 3 populations dont une d'élevage à une variation de pH et met en évidence des interactions populations x traitement ainsi que des effets populations dans les performances au sein de chaque pH testé, suggérant l'adaptation locale d'une des populations à ce facteur environnemental (Fraser et al. 2008). La troisième étude impliquant 3 populations dont une d'élevage a mis en évidence des interactions génotype x environnement principalement liées à la population d'élevage, les conclusions tirées du travail concernant l'impact de l'introgession sur l'amplitude des normes de réaction (Darwish and Hutchings 2009). Nos résultats sont partiellement en accord avec ces études puisque, dans notre cas, les effets populations intra-traitement ne sont pas toujours

observés (cf stress en oxygène) bien qu'il existe un effet populationnel reflété dans les interactions population x environnement.

L'absence de significativité de l'effet population au sein de chaque traitement, pour le stress en oxygène (Chapitre IV), résulte probablement d'un manque de puissance statistique lié à une forte variabilité intra-populationnelle. Les résultats mettent en évidence un effet population significatif dans la réponse au stress hypoxique, suggérant que les performances sont forcément différentes dans l'un ou l'autre des traitements mais ces différences ne sont pas révélées à l'échelle du traitement. A cet égard, le dispositif en plaques apparaît plus puissant, l'unité de réplication étant l'individu et non le compartiment comme dans le cas du circuit fermé (n=2 compartiment par famille).

Des interactions population x traitement dans le cadre de l'étude de la réponse au stress en oxygène n'avaient jamais été observées, ni même étudiées chez les salmonidés. Néanmoins, concernant d'autres facteurs environnementaux potentiellement stressants, plusieurs études revues par Hutchings (2011) ont mis en évidence par exemple des interactions population x température suggérant une base génétique à l'adaptation thermique chez différentes espèces de salmonidés dont le saumon pacifique, *Onchorynchus sp.* (Hendry et al. 1998), l'ombre commun, *Thymallus thymallus* (Haugen & Vollestad 2000; Thomassen et al. 2011) ou la truite commune, *Salmo trutta* (Jensen et al. 2008). L'absence d'étude sur le stress hypoxique, pourtant facteur déterminant dans la survie et le développement embryonnaire de la totalité des espèces de salmonidés (Kamler 2008), peut s'expliquer par la difficulté de contrôler ce facteur en laboratoire. De plus, la majorité des études ayant révélé des interactions population x traitement chez les salmonidés avaient pour objectif de révéler des adaptations locales et le facteur étudié constituait un facteur probable de sélection à l'origine de la divergence phénotypique observée entre les populations (températures contrastées entre les rivières, variabilité au niveau du pH principalement liée au substrat) (Fraser et al. 2008). Le stress en oxygène est nettement plus variable au sein des rivières et donc beaucoup plus difficilement caractérisable à l'échelle populationnelle. Chez les poissons, peu d'études ont mis en évidence l'oxygène en tant que facteur de sélection et de divergence phénotypique entre populations excepté chez certains organismes évoluant en milieu lentique où le taux d'oxygène est plus facilement caractérisable à l'échelle de la population, tels que la perche du Nil dans le lac Nabugabo (Paterson et al., 2010) ou certains cichlidés africains du genre *Pseudocrenilabrus* (Chapman et al. 2007; Crispo & Chapman 2008; J 2008; Martinez et al. 2009; Reardon & Chapman 2009; Crispo & Chapman 2010; Crispo & Chapman 2011).

3. Variation du potentiel adaptatif entre les populations

Dans un design de type North Carolina II, il est possible de connaître ces interactions génotype x environnement, *via* les croisements mâles x traitement. De nombreuses études s'intéressent à ces interactions génotype x environnement notamment chez les plantes de culture ou les animaux d'élevage afin de sélectionner les individus les plus aptes à survivre dans ces conditions (de la Mata et al. 2012; Djemel et al. 2012; Hasing et al. 2012; Streit et al. 2012). D'un point de vue évolutif, ces interactions génotype x environnement permettent de connaître le potentiel adaptatif d'une population au sein d'une espèce.

Dans cette étude, nous avons mis en évidence des interactions mâle x traitement significatives et variables selon les populations et les traits considérées. Ceci suggère des interactions génétique x environnement indiquant qu'il existe une variation génétique intra-populationnelle dans les réponses plastiques pour certaines populations seulement. Cette variation génétique constitue la part de la variance génétique sur laquelle peut agir la sélection et un potentiel pour l'adaptation locale (Hoffmann et al. 1995; Blows & Hoffmann 2005). Ceci signifie que l'expression des traits déterminés génétiquement peut varier selon les environnements considérés (Hoffmann & Merila 1999; Charmantier & Garant 2005). Concernant le stress en oxygène, nous n'avons pas détecté de variation génétique dans les réponses d'une seule population, l'Oir (aucune interaction mâle x traitement détectée au cours des deux années d'expérience pour cette population), ce qui indique une limitation dans la réponse de cette population au stress hypoxique. L'absence de variation génétique intra-populationnelle dans la norme de réaction semble courante car elle a été observée chez plusieurs espèces d'amphibiens, mais dans ces études des interactions mère x environnement ont été abondamment détectées (Laurila et al. 2002; Laugen et al. 2005; Eads et al. 2012). Néanmoins, concernant la température, les résultats mettent en évidence une variation génétique dans la réponse à l'environnement pour les populations de l'Oir et du Scorff. La mise en évidence d'interactions mâle x traitement est en accord avec les résultats trouvés dans la réponse au stress thermique chez au moins deux autres espèces de salmonidés : l'ombre commun *Thymallus thymallus* (Haugen & Vollestad 2000) et la truite commune (Jensen et al. 2008). Néanmoins, dans ces deux études, les interactions mâle x traitement ont été calculées en mélangeant les populations et non intra-populationnelle. Nos études sont aussi en accord avec des travaux menés chez d'autres espèces de poissons tropicaux (Crispo & Chapman 2010) ou marins (Dupont-Nivet et al. 2010). Ces résultats suggèrent donc que le potentiel

adaptatif est fonction du trait mais aussi du traitement considéré, ce qui suggère qu'une population peut être limitée dans sa réponse à un facteur environnemental mais pas à un autre.

Le potentiel adaptatif des populations dépend aussi du caractère héritable des traits considérés, que ce soit en conditions stressantes ou non. L'héritabilité des traits permet de connaître la capacité des populations à répondre à la sélection *via* la variation génétique additive intra-populationnelle (Hendry & Stearns 2004). Dans ce contexte, le concept « d'evolvability » (Houle 1992), représenté par le coefficient génétique de variation, a été développé pour décrire le potentiel évolutif des populations. Dans notre étude, des calculs de valeurs d'héritabilité intra-populations ont été réalisés pour les différents traits et environnements. Néanmoins, étant donnés les intervalles de confiance très larges des estimations d'héritabilité, il n'a pas été possible de tirer des conclusions claires sur d'éventuelles comparaisons inter-traitement ou inter-populations. La raison est peut-être liée à nos expériences réalisées avec 20 familles maximum (4 femelles x 5 mâles), ce qui manque probablement de puissance pour calculer des estimations d'héritabilité robustes.

Néanmoins pour le stress en oxygène, une tendance à la diminution des valeurs d'héritabilité, de la variance génétique additive et du coefficient de variation génétique est observée en conditions de stress (Chapitre IV). De par l'intérêt commercial important que peuvent représenter les salmonidés, de nombreuses études fournissent des valeurs d'héritabilités dans cette famille (Gjerde and Schaeffer 1989; Crandell & Gall 1993a, b, c; Su et al. 1997; Hebert et al. 1998; Quinn et al. 2000) mais aucune ne s'est intéressée à la comparaison de valeurs d'héritabilité entre populations. Toutefois, la tendance observée pour l'héritabilité en conditions de stress est en accord avec d'autres études menées dans des populations naturelles d'autres taxons (Reale et al. 1999; Uller et al. 2002; Garant et al. 2003; Cano et al. 2004; Charmantier et al. 2004; Garant et al. 2004; Charmantier & Garant 2005). De plus, nos résultats montrent aussi des héritabilités pour les traits morphologiques et développementaux supérieures à celles des traits fortement liés à la fitness comme la survie (Mousseau & Roff 1987). Les faibles valeurs de variation génétique héritable, notamment pour la survie, peuvent refléter la faible contribution relative des effets additifs comparés aux effets maternels pour les traits d'histoire de vie de jeunes stades embryonnaires. L'importance de ces effets maternels dans les jeunes stades de vie a été montrée chez différents taxons (Mousseau & Fox 1998) et ils peuvent masquer des effets additifs qui seront révélés ultérieurement dans le cycle de vie (Eads et al. 2012).

4. L'adaptation locale et le cas de la population de saumons de l'Allier

Il existe différents pré-requis pour parler d'adaptation locale des populations :

- Des populations génétiquement différenciées
- Des environnements contrastés
- Des interactions population x environnement local significatives
- Des traits mesurés fortement liés à la fitness

Un design en transplantation réciproque constitue le meilleur moyen de tester cette hypothèse, mais dans le cas de modèles biologiques où cela n'est pas faisable, le design en « *common garden experiment* » reste un moyen efficace de tester cette adaptation. Il convient néanmoins d'identifier au préalable un facteur environnemental potentiel acteur de sélection divergente. La réalisation de croisements inter-populations à l'origine d'une potentielle dépression de croisement chez les descendants peut être un moyen alternatif de révéler une l'adaptation locale.

Dans le cadre de cette étude, qui implique des populations génétiquement différenciées évoluant dans des environnements contrastés, nous avons mis en évidence des interactions population x environnement significatives pour la quasi-totalité des traits, notamment ceux fortement liés à la fitness tels que la survie, quelque soit le facteur environnemental considéré (Chapitres III et IV). Les résultats de l'approche comparative Q_{st} vs F_{st} menée dans le cadre de la réponse au facteur thermique (Chapitre III) ont mis en évidence un écart vis-à-vis des attendus sous l'hypothèse de neutralité avec des valeurs de $Q_{st} - F_{st} > 0$, pour les deux conditions de température et les différents traits, suggérant un effet de la sélection divergente sur ces traits. De plus, les croisements inter-populations ont révélé des phénomènes de dépression de croisement en première génération révélés en conditions de stress hypoxique uniquement.

L'ensemble de ces résultats suggère l'adaptation locale au sein des populations d'intérêt. Pourtant, dans notre étude, aucun lien ne peut être établi entre les conditions locales des populations d'intérêt et les performances des populations contrairement à d'autres études menées chez le saumon (Fraser et al. 2007) et la truite commune *Salmo trutta* (Jensen et al. 2008) où l'hypothèse d'adaptation locale a pu être émise. Ce point concernant les croisements inter-populations sera repris plus en détail ultérieurement. L'observation de valeurs de Q_{st} supérieures à celles de F_{st} pour la majorité des traits quelque soit la température considérée suggère un effet de la sélection divergente à l'origine de la différenciation phénotypique entre les populations. L'approche comparative $Q_{st} - F_{st}$ n'a jamais été utilisée chez le saumon

Atlantique mais les résultats obtenus sont en accord avec ceux trouvés chez d'autres salmonidés que ce soit au niveau des stades embryonnaires ou juvéniles (Koskinen et al. 2002 ; Perry et al. 2005 ; Jensen et al. 2008 ; Mc Clelland & Naish 2007).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer le fait que nous n'observons pas d'adéquation entre les conditions d'habitat locales et les performances des individus, bien que les résultats suggèrent une potentielle adaptation locale. Tout d'abord, une réelle caractérisation des habitats des rivières étudiées et donc des différents facteurs environnementaux serait nécessaire. Effectivement, dans le cas d'écosystèmes lotiques, il existe une variabilité intra-rivières des facteurs physico-chimiques qui peut être importante. La variabilité de ces facteurs au sein de chaque rivière mais aussi inter-annuelle peut être parfois aussi importante que la variabilité inter-rivières.

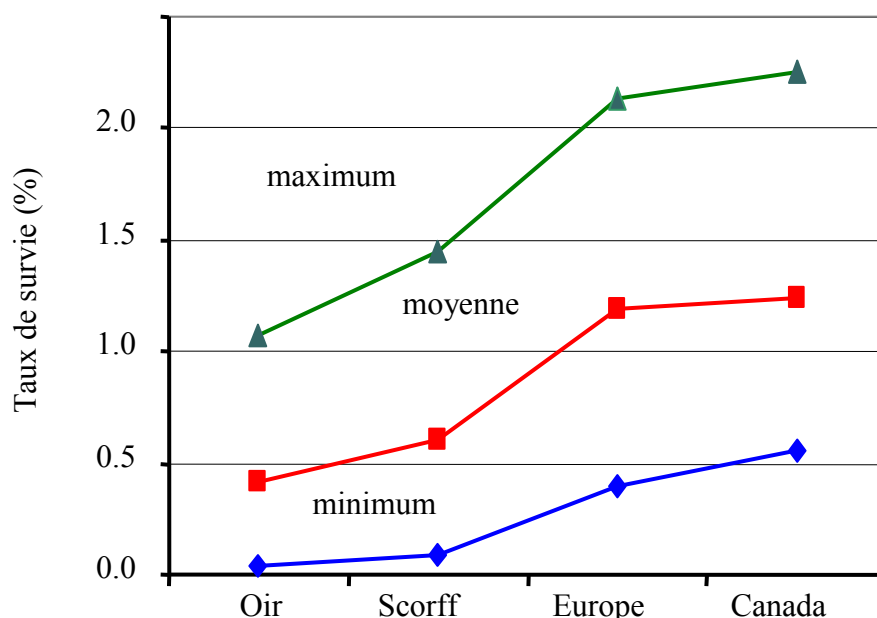


Figure 22. Taux de survie de l'œuf au smolt selon la rivière considérée (source : INRA, Jean-Luc Baglinière).

L'oxygène sous-gravier notamment est un facteur difficilement mesurable et aucun suivi détaillé n'a été réalisé sur les rivières d'intérêt (quelques données parcellaires et sporadiques ont été trouvées). Néanmoins, parmi les populations étudiées, l'Oir semble être la rivière la plus impactée par les problèmes d'hypoxie. En effet, un important colmatage du substrat et des frayères a été remarqué sur ce cours d'eau, principalement à cause du type de substrat mais aussi de la prédominance des activités agricoles induisant d'importants problèmes de ruissellement de sédiments fins (Martignac, 2009). De plus, des études menées sur les œufs de

truites communes, pourtant plus résistants au stress hypoxique que ceux de saumons atlantiques (seuil léthal chez la truite : $< 3\text{mg d'oxygène/litre}$), ont montré que la survie sous-gravier des œufs dans la rivière était nettement inférieure à celle observée dans d'autres rivières françaises ou européennes (Figure 22). Dans le cas d'un facteur aussi variable que l'oxygène dissous dans l'eau interstitielle des frayères, il semble que présenter une forte plasticité confère un avantage aux organismes. Les embryons pouvant être exposés à des fortes conditions d'hypoxie quelque soit les rivières testées, des différences marquées d'adaptation locale à ce facteur sont donc peu probables d'une rivière à une autre. La température de l'eau est un facteur plus prédictible d'une rivière à l'autre à l'échelle de cette étude. A ce titre, la rivière de l'Allier constitue une rivière particulière car contrairement aux trois autres rivières, la température mensuelle moyenne descend en-dessous de 5°C pendant le développement embryonnaire (de décembre à mars), puis remonte rapidement au-dessus de 10°C dès le mois d'avril. Malgré nos attentes, les résultats ne mettent pas en évidence un avantage clair de cette rivière en conditions basses de température.

Les travaux réalisés au cours de cette thèse font suite à ceux de Charles Perrier (2010) qui a mis en évidence une structure génétique neutre hiérarchique en 5 groupes des populations de saumon atlantique en France en relation, notamment, avec le substrat géologique et la longueur de la rivière. Dans ce cadre, l'Allier constitue un groupe très différenciée génétiquement des autres rivières françaises (et européennes). De plus, des particularités phénotypiques sont aussi observées sur cette rivière. Les individus adultes sont en effet bien plus grands que dans d'autres rivières probablement à cause de leur long séjour marin puisque plus de 95 % des individus passent 2 à 3 ans en mer. En outre, les individus remontent tôt en rivière et certains ont été observés quatorze mois avant la reproduction dans la partie basse de la Loire. D'anciennes études menées chez les salmonidés ont montré que la période de reproduction était génétiquement contrôlée (Tallman 1986) et liée à la température (Brannon 1987 ; Heggberget 1988). Les sites de reproduction de la population de l'Allier sont situés entre 700 et plus de 900 kms de la mer, constituant la seconde plus grande rivière à saumons connue, la première étant la Petchora en Russie (1800 kms). En outre, malgré les nombreux repeuplements effectués depuis les années 50, l'hybridation avec des individus allochtones est quasi-inexistante. Tout ceci laisse à penser que la population de l'Allier est celle où l'adaptation locale est potentiellement la plus forte. Dans sa thèse, Charles Perrier a ainsi suggéré que la population de l'Allier était phénotypiquement adaptée aux caractéristiques physiques de la rivière ainsi qu'à la difficulté de migration sur les zones de reproduction. Dans ce contexte, nous nous attendions à observer une différenciation

phénotypique forte au niveau des stades embryonnaires. Néanmoins nos résultats n'ont pas mis en évidence de différenciation phénotypique particulière de la population l'Allier. Cette population a cependant des performances en partie distinctes des autres populations en présence de variations de température (Chapitre III) mais ces résultats ne permettent pas de démontrer une adaptation locale. Cependant, l'analyse en cours des performances des hybrides inter-populations face au stress thermique pourrait apporter des informations supplémentaires sur cette problématique.

Chez les salmonidés, nombreuses sont les études qui ont mis en évidence une base génétique à la variation phénotypique entre populations, notamment au niveau des stades juvéniles et adultes (Taylor 1991) ; mais relativement peu de travaux ont démontré une adaptation locale des populations au sens strict du terme. Nos résultats contrastent donc avec la littérature où des mécanismes d'adaptation locale ont été observés chez des salmonidés. Malgré un nombre de publications important sur la question de l'adaptation chez les salmonidés (Taylor 1991; Fraser et al. 2011), l'adaptation locale au sens strict (selon le critère « local vs foreign ») a été mise en évidence dans cinq études seulement chez le saumon atlantique (dont la majorité étudiait deux populations) dans des expériences en conditions naturelles *in situ* (Deleaniz et al. 1989; Donaghy & Verspoor 1997; McGinnity et al. 2004; Houde et al. 2011) et une en conditions contrôlées (Fraser et al. 2008). Cette dernière étude a montré une adaptation locale chez des populations canadiennes au facteur pH pour de jeunes stades embryonnaires. Chez les espèces de saumons Pacifique du genre *Onchorynchus*, l'adaptation locale, principalement à la température et aux pathogènes, a été démontrée à plusieurs reprises (Beacham & Murray 1986; Hemmingsen et al. 1986; Beacham & Murray 1989; Bower et al. 1995; Hendry et al. 1998).

5. Vigueur hybride et depression de croisement révélées en conditions stressantes

Les croisements entre saumons échappés d'élevage et individus sauvages sont fréquemment observés dans la nature (Morris et al., 2008). Ces croisements ainsi que ceux impliquant des individus allochtones volontairement relâchés en nature, peuvent conduire à une introgression des populations sauvages et à une baisse de fitness de ces dernières (Fraser et al., 2008, Fraser et al., 2010a, Fraser et al., 2010b). Cette problématique a été largement documentée chez les salmonidés et a justifié de nombreuses études basées sur des croisements inter-populations impliquant des souches d'élevages et sauvages. Néanmoins, la question du

devenir d'individus issus de croisements entre populations sauvages est aussi particulièrement intéressante mais n'a été que très peu étudiée chez les salmonidés. Les croisements inter-populations permettent notamment d'inférer indirectement l'adaptation des populations impliquées, comme nous l'avons vu précédemment. Si l'adaptation locale des populations croisées est forte, une dépression de croisement est attendue en 1^{ère} ou 2^{ème} génération (Lynch & Walsh 1998). De plus, dans le cadre des changements climatiques actuels à l'origine de modification dans l'aire de distribution des espèces, il est important de connaître les performances des individus résultant de croisements entre migrants et individus locaux (Garcia Valiente et al., 2010).

D'un point de vue évolutif, nos résultats mettent en évidence des phénomènes de vigueur hybride et d'outbreeding depression apparaissant uniquement en conditions stressantes. De tels mécanismes ont rarement été mis en évidence simultanément chez des espèces animales sur une si courte période du cycle de vie (Escobar et al. 2008). Ces résultats doivent néanmoins être pondérés par le fait que l'étude s'arrête à la génération F1. Il est nécessaire de savoir si la dépression de croisement observée en F1 se poursuit en seconde génération. De plus, une seule population mère a été impliquée dans les croisements inter-populations et idéalement au moins une deuxième population mère devrait être utilisée, afin de s'affranchir d'un effet population. Les analyses en cours concernant la réponse au facteur thermique impliquant deux populations mères devraient nous permettre de mieux caractériser ces phénomènes de vigueur hybride et de dépression de croisement chez les stades embryonnaires de saumon atlantique.

D'un point de vue appliqué, ces résultats permettent de mieux comprendre l'impact des réempoissonnements auxquels ont été (et sont encore) soumises certaines populations de saumons en France. Au cours de ce travail, nous avons montré que l'existence de phénomènes de vigueur hybride au début du développement embryonnaire en conditions stressantes pourrait faciliter l'introggression dans les cas de repeuplements avec des souches allochtones. Néanmoins, cette vigueur hybride précoce est largement compensée par l'outbreeding depression sur la survie globale du stade embryonnaire et sur la taille des embryons. L'introggression pourrait donc être freinée par ces mécanismes de dépression de croisement. Des expériences complémentaires sont nécessaires afin de savoir si ce phénomène de dépression de croisement est toujours observé à des stades ultérieurs du cycle de vie et dans différentes conditions de stress.

6. Vigueur des hybrides saumon-truite en conditions d'hypoxie ?

Le saumon atlantique et la truite commune constituent les deux représentants du genre *Salmo*. L'hybridation entre les deux espèces est possible et observée dans la nature puisqu'elles présentent une philopatrie importante sur l'ensemble de leurs aires de répartition. Dans le cas d'espèces géographiquement éloignées, l'isolement géographique constitue une barrière pré-zygotique rédhibitoire ; l'isolement reproducteur est en général peu développé et l'hybridation est biologiquement possible (Bullini 1994). Dans le cas d'espèces proches géographiquement, comme la truite commune et le saumon atlantique, des barrières post-zygotiques dues à des incompatibilités cytoplasmiques (observées dans un sens de croisement) limitent les phénomènes d'hybridation.

Plusieurs travaux se sont intéressés à la viabilité des différents types de croisements truite x saumon mais uniquement en conditions contrôlées. Aucune étude n'avait porté sur les performances des hybrides dans des conditions environnementales plus réalistes, voire plus stressantes. Dans le cadre de ce travail, nous avons mis en évidence une tendance à la dépression hybride en terme de survie en conditions non stressantes mais une vigueur hybride en conditions stressantes notamment pour la taille alors que la survie est équivalente entre croisements. Ces résultats mettent donc en évidence un léger avantage de l'hybride en conditions stressantes, ce qui pourrait suggérer une augmentation potentielle de la proportion d'hybrides en cas de dégradation des conditions environnementales. Dans les rivières françaises, les hybrides représentent de 0,5% à 13% des individus saumons ; le taux d'hybridation varie selon le stade de vie et la proportion d'hybrides est plus importante dans les rivières du Sud que du Nord de la France (Garcia-Vazquez et al. 2001, 2002, 2003, 2004). Le taux d'hybridation intra-rivières est difficilement estimable puisque les hybrides sont en général très semblables à l'un des deux parents.

Le maintien des hybrides est difficilement explicable. Dans le sud de l'Europe, la majorité des hybrides sont issues d'un croisement entre une femelle saumon et un mâle truite. Ces hybrides sont viables et on peut donc imaginer que la sélection naturelle devrait favoriser les mâles truite tentant de se reproduire avec des femelles saumon, car celles-ci ont une fécondité nettement plus importante que les femelles truite (saumon : 4000 à 10000 œufs, truite : environ 2000 à 3000 œufs). Des études ont suggéré que l'hybridation était plus fréquente lorsque l'abondance d'une des espèces était supérieure à l'autre, expliquant ainsi potentiellement les différences de taux d'hybridation entre rivières. Notre étude apporte une autre explication. Si l'hybride est avantagé durant son développement embryonnaire dans la

réponse aux conditions stressantes, alors il semble plausible que le taux d'hybridation soit environnement dépendant et qu'il soit plus élevé dans des rivières potentiellement soumises à des stress environnementaux importants. Des études chez d'autres taxons ont mis en évidence le lien entre environnement et hybridation (Graham et al., 1995, Graham et al., 2001), révélant la présence de zones dites « hybrides » où l'hybride est favorisé et de zones dites « de tension » où le génotype hybride est défavorisé. Ceci suggère aussi que les performances des hybrides peuvent varier, selon les rivières considérées, en conditions stressantes ou non stressantes.

Dans un cadre de changements climatiques avec des perturbations environnementales de plus en plus importantes, et en considérant que l'avantage hybride soit conservé tout au long du cycle de vie (ce qui est loin d'être certain), il est aussi possible d'envisager, qu'à long terme, cet avantage puisse entraîner une sélection de ces individus hybrides, mieux adaptés, et conduire à une introgression du saumon atlantique par la truite commune dans les rivières françaises et européennes. Des expériences complémentaires impliquant le suivi en élevage jusqu'à la phase juvénile voire smolt sont nécessaires pour étayer cette hypothèse. Enfin, les résultats obtenus à la suite des croisements truite-saumon sont semblables à ceux observés dans des travaux récemment publiés impliquant des croisements entre des populations de saumons atlantiques européennes (écossaises) et canadiennes (Cauwelier 2012). Dans ce cas il existerait des barrières post-zygotiques dans un sens de croisements uniquement, suggérant que la divergence entre les populations de saumons européennes et canadiennes est proche de celle observée entre la truite et le saumon. Cette forte divergence entre populations de saumons peut expliquer le fait que, dans les rivières d'Amérique du Nord, les hybrides truites-saumons résultent principalement de croisements ♀ truites x ♂ saumon (MacGowan & Davidson 1992 ; Gephard et al. 2000) tandis qu'ils résultent principalement de croisements ♀ saumon x ♂ truites dans les rivières d'Europe de l'Ouest. (Youngson et al., 1993, Garcia- Vazquez et al., 2001), bien que quelques individus issus du croisement réciproque aient été répertoriés dans le nord de l'Europe (Jansson & Ost 1997; Hartley 1996).

7. Limites de l'étude

Les principales limites rencontrées au cours de ce travail de thèse résultent du modèle biologique et des populations d'intérêt. La présence de rivières déclarées indemnes et non indemnes (Allier) empêche les transplantations réciproques d'une rivière à l'autre à cause d'un transfert potentiel de pathogènes qui pourrait nuire à l'intégrité des populations

piscicoles. Le modèle biologique lui-même, le saumon atlantique, constitue une limite à l'étude car il s'agit d'une espèce en danger d'intérêt économique et patrimonial (saumon de l'Allier). Par conséquent, l'obtention de géniteurs, dont l'épisode de reproduction pour cette année-là est forcément sacrifié, est soumise à différentes étapes administratives. Le nombre de géniteurs (notamment femelles) et le nombre d'œufs par femelle (principalement pour la population de l'Allier) sont donc fortement limités. Le biais engendré par le faible nombre de géniteurs a été partiellement atténué par la répétition de l'expérience d'hypoxie lors de la deuxième année, ce qui a permis d'augmenter le nombre de géniteurs (sauf pour l'Allier). Le nombre de géniteurs mâles est moins limitant, mais globalement il reste difficile de produire et de suivre durant tout le développement embryonnaire un grand nombre de famille sur 4 populations simultanément.

Une autre limite importante de ce travail réside dans notre incapacité à élever les saumons jusqu'à des stades juvéniles permettant des croisements en F2 voire en F3. L'étude des ces générations est particulièrement importante dans la mise en évidence de processus de dépression de croisement. Nos conclusions sur ce point sont donc partielles.

Les études actuelles en *common garden experiment* se focalisent sur l'étude de la réponse des populations ou des espèces à un facteur de stress seulement. Néanmoins, de plus en plus de travaux montrent qu'en conditions naturelles l'interaction entre divers facteurs peut constituer une pression de sélection sur les organismes et engendrer une adaptation locale (Rogell et al. 2009). L'adaptation des organismes à un facteur de sélection peut aussi limiter leur potentiel d'adaptation à un autre facteur (Futuyma & Moreno 1988). A l'avenir il serait donc intéressant d'étudier conjointement les effets de facteurs naturellement « liés » tels que la température et l'oxygène.

Chapitre VIII. Conclusion et perspectives

Cette étude est la première à s'intéresser aux potentiels d'adaptation aux stress environnementaux des populations de saumons en France et impliquant un nombre aussi important de populations génétiquement différenciées et géographiquement éloignées. Cette approche a permis de révéler une différence de réponse au stress chez les populations étudiées *via* des interactions population x environnement mais aussi génotype x environnement. Ces résultats suggèrent une base génétique à la plasticité phénotypique face à certains stress. Une différenciation significative entre les populations a été mise en évidence, notamment lors d'exposition à des températures différentes. En complément, une approche comparative Qst-Fst a permis de révéler un effet de la sélection divergente sur l'ensemble des traits étudiés, l'effet de la sélection étant potentiellement variable selon le traitement considéré. En parallèle, des croisements inter-populations ont permis de révéler des phénomènes de dépression de croisement potentiellement dus à une adaptation locale des populations impliquées. Les résultats ne nous permettent néanmoins pas de démontrer une adaptation locale des populations étudiées.

Au niveau appliqué, la forte plasticité des populations face aux différents stress environnementaux testés et pouvant potentiellement évoluer avec les changements globaux constitue un résultat encourageant. L'observation de différences de potentiels adaptatifs entre les populations et selon les stress environnementaux étudiés, suggère néanmoins que les populations varient dans leur capacité de réponses à des variations environnementales. Ces résultats renforcent la nécessité d'éviter les repeuplements avec des souches allochtones qui risqueraient de perturber les adaptations de ces populations (Fraser et al. 2011). Néanmoins, l'existence de phénomènes de dépression de croisement durant le développement embryonnaire devrait limiter l'introgession par des souches allochtones.

Cette thèse débouche sur plusieurs perspectives de travail. A court terme, les travaux de master 2 de Valérie Lopez sur la comparaison des performances de croisements intra et inter- spécifiques truite commune – saumon atlantique face à l'interaction entre deux stress, l'hypoxie et la température, permettront de compléter les résultats du dernier chapitre de la thèse. L'interaction entre ces deux stress apportera une vision plus réaliste et novatrice au travail. De plus, concernant les questions de croisements inter-populations, des expériences impliquant deux populations mères ont été réalisées lors de l'expérience de l'hiver 2010-2011 pour tester la réponse de ces croisements au facteur thermique et les analyses devraient débutées rapidement afin de savoir si des phénomènes de vigueur

hybride ou d'hétérosis similaires à ceux observés dans le Chapitre V peuvent aussi être révélés par le facteur thermique. A plus long terme, il semble nécessaire d'augmenter l'acquisition de données physico-chimiques et d'habitat au niveau des sites de frayères des rivières d'intérêt afin de pouvoir clairement traiter la question de l'adaptation locale dans les populations d'étude. Cette caractérisation plus claire pourrait permettre d'identifier des stress environnementaux plus contrastés entre les rivières comme le pH qui pourraient potentiellement révéler des adaptations (Fraser et al. 2008). Au cours de cette thèse, nous avons apporté des connaissances permettant de comprendre et de connaître les potentialités d'adaptation des populations au niveau des jeunes stades embryonnaires face à deux stress environnementaux abiotiques que sont l'oxygène et la température. Les potentialités de réponses à des stress biotiques n'ont, quant à elles, pas été étudiées puisque l'infection par une bactérie n'a pas fonctionné. Pourtant les travaux en cours de Sabrina Le Cam mettent en évidence une différenciation génétique au niveau du Complexe majeur d'Histocompatibilité (CMH) entre les populations étudiées. Ce gène est impliqué dans la résistance aux pathogènes, ce qui suggère que les populations peuvent potentiellement répondre différemment aux pathogènes. La question des pathogènes mérite donc d'être approfondie en lien avec ces travaux sur le CMH.

Références bibliographiques

- Alberto Ramirez-Valiente, J., Sanchez-Gomez, D., Aranda, I. & Valladares, F. 2010. Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology* **30**: 618-627.
- Alcantara-Rodriguez, J. A., Ciros-Perez, J., Ortega-Mayagoitia, E., Serrania-Soto, C. R. & Piedra-Ibarra, E. 2012. Local adaptation in populations of a *Brachionus* group *plicatilis* cryptic species inhabiting three deep crater lakes in Central Mexico. *Freshwater Biology* **57**: 728-740.
- Alho, J. S., Leinonen, T. & Merila, J. 2011. Inheritance of Vertebral Number in the Three-Spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Plos One* **6**: 1-6.
- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P. & Wenburg, J. K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 613-622.
- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Hitt, N. P., Knudsen, K. L., Lundquist, L. L. & Spruell, P. 2004. Intercrosses and the US Endangered Species Act: Should hybridized populations be included as Westslope cutthroat trout? *Conservation Biology* **18**: 1202-1213.
- Altermatt, F. 2010. Tell me what you eat and I'll tell you when you fly: diet can predict phenological changes in response to climate change. *Ecology Letters* **13**: 1475-1484.
- Alvarez, D. & Garcia-Vazquez, E. 2011. Maintenance of asymmetric hybridization between Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) via postzygotic barriers and paternal effects (vol 68, pg 593, 2011). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **68**: 952-952.
- Anderson, E. & Hubricht, L. 1938. Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. *American Journal of Botany* **25**: 396-402.
- Aprahamian, M. W., Smith, K. M., McGinnity, P., McKelvey, S. & Taylor, J. 2003. Restocking of salmonids - opportunities and limitations. *Fisheries Research* **62**: 211-227.
- Armbruster, P., Bradshaw, W. E. & Holzapfel, C. M. 1997. Evolution of the genetic architecture underlying fitness in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Evolution* **51**: 451-458.
- Armbruster, P. & Reed, D. H. 2005. Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* **95**: 235-242.
- Arnold, M.L., Buckner, C.M. & Robinson, J.J. 1991. Pollen mediated introgression and hybrid speciation in Louisiana irises. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **88**: 1398-1402.
- Arnold, M. L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**: 237-261.
- Arnold, M. L. & Bennett, B. D. 1993. Natural Hybridization in Louisiana irises: genetic variation and ecological determinants. In *Hybrid Zones and Evolutionary Process*, pp. 115-139. Oxford University Press, New York.
- Arnold, M. L. & Hodges, S. A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology & Evolution* **10**: 67-71.
- Atashi, H. & Izadifar, J. 2012. Estimation of individual heterosis for lamb growth in Ghezal and Mehraban sheep. *Iranian Journal of Applied Animal Science* **2**: 127-130.
- Aubret, F. 2012. Body-size evolution on islands: Are adult size variations in tiger snakes a nonadaptive consequence of selection on birth size? *American Naturalist* **179**: 756-767.
- Austerlitz, F., Gleiser, G., Teixeira, S. & Bernasconi, G. 2012. The effects of inbreeding, genetic dissimilarity and phenotype on male reproductive success in a dioecious plant. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**: 91-100.
- Aykanat, T., Bryden, C.A. & Heath, D.D. 2012. Sex-biased genetic component distribution among populations: additive genetic and maternal contributions to phenotypic differences among populations of Chinook salmon. *Journal of Evolutionary Biology* **25**: 682-690.
- Bacon, P. J., Gurney, W. S. C., Jones, W., McLaren, I. S. & Youngson, A. F. 2005. Seasonal growth patterns of wild juvenile fish: partitioning variation among explanatory variables, based on individual growth trajectories of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Journal of Animal Ecology* **74**: 1-11.
- Badeck, F. W., Bondeau, A., Bottcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J. & Sitch, S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* **162**: 295-309.
- Badri, M., Ilahi, H., Huguet, T. & Aouani, M. E. 2007. Quantitative and molecular genetic variation in sympatric populations of *Medicago laciniata* and *M-truncatula* (Fabaceae): relationships with eco-geographical factors. *Genetics Research* **89**: 107-122.
- Baeverfjord, G., Asgard, T. & Shearer, K.D. 1998. Development and detection of phosphorus deficiency in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr and post-smolts. *Aquaculture Nutrition* **4**: 1-11.
- Bagliniere, J.L. & Dumas, I. 1988. Réintroductions, restaurations et soutiens de populations de Saumon

- atlantique (*Salmo salar L.*) en France. Bulletin Scientifique et Technique. INRA, 32 pages.
- Baglinière J.L., Thibault M. & Dumas J. 1990. Réintroductions et soutiens de populations de saumon atlantique (*Salmo salar L.*) en France. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **5**: 299-323.
- Baglinière, J.L. & Maisse, G. 1991. La truite : biologie et écologie. INRA Editions
- Baglinière, J.L., Marchand, F. & Vauclin, V. 2005. Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) population in the river Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawner and in-stream habitat. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 695-707.
- Bailey, M. F. & McCauley, D. E. 2006. The effects of inbreeding, outbreeding and long-distance gene flow on survivorship in North American populations of *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology* **94**: 98-109.
- Bal, G. 2011. « Evolution des populations françaises de saumon atlantique (*Salmo salar L.*) et changement climatique. Thèse de doctorat en écologie, Université de Rennes 1.
- Balfry, S.K., Heath, D.D. & Iwama, G.K. 1997. Genetic Analysis of Lysosome Activity and Resistance to *Vibrosis* in Farmed Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Aquaculture Research* **28**: 893-899.
- Balmford, A., Green, R. E. & Jenkins, M. 2003. Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 326-330.
- Balon, E.K. 1980. Early ontogeny of the lake char, *Salvelinus (Cristivomer) namaycush*. Chars: Salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Junk Publishers, Netherlands.
- Bardonnet, A. & Baglinière, J.L. 2000. Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57** : 497-508.
- Barlow, R. 1981. Experimental evidence for interaction between heterosis and environment in animals. *Animal Breeding Abstracts* **49**: 715-737.
- Baron, F., Cochet, M. F., Ablain, W., Grosset, N., Madec, M. N., Gonnet, F., Jan, S. & Gautier M. 2006. Rapid and cost-effective method for microorganism enumeration based on miniaturization of the conventional plate-counting technique. *Le Lait* **86** 251-257.
- Bassar, R. D., Marshall, M. C., Lopez-Sepulcre, A., Zandonia, E., Auer, S. K., Travis, J., Pringle, C. M., Flecker, A. S., Thomas, S. A., Fraser, D. F. & Reznick, D. N. 2010. Local adaptation in Trinidadian guppies alters ecosystem processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**: 3616-3621.
- Beacham, T.D. & Murray, C.B. 1985. Effect of female size, egg size, and water temperature on developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Nitinat River, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**: 1755-1765.
- Beacham, T.D. & Murray, C.B. 1986. The effect of spawning time and incubation temperature on meristic variation in chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Canadian Journal of Zoology*. **64**: 45-48.
- Beacham, T. D. & Murray, C.B. 1987. Adaptive variation in body size, age, morphology, egg size, and developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**: 244-261.
- Beacham, T. D. & Murray, C. B. 1989. Variation in developmental biology of Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and Chinook salmon (*O.Tshawytscha*) in British-Columbia. *Canadian Journal of Zoology* **67**: 2081-2089.
- Beacham, T. D. & Murray, C. B. 1990. Temperature, egg size and development of embryos and alevins of 5 species of pacific salmon – A comparative analysis. *Transactions of the American Fisheries Society* **119**: 927-945.
- Beall, E., Moran, P., Pendas, A., Izquierdo, J. & Vazquez, E. G. 1997. Hybridization in natural populations of salmonids in South-West Europe and in an experimental channel. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* **344-345**: 271-285.
- Bearhop, S., Fiedler, W., Furness, R. W., Votier, S. C., Waldron, S., Newton, J., Bowen, G. J., Berthold, P. & Farnsworth, K. 2005. Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science* **310**: 502-504.
- Bebak, J., Hankins, J.A. & Summerfelt, S.T. 2000. Effect of water temperature on survival of eyed eggs and alevins of Arctic char. *North American Journal of Aquaculture* **62**:139-143.
- Beebee, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* **374**: 219-220.
- Beer, W. N. & Anderson, J. J. 1997. Modelling the growth of salmonid embryos. *Journal of Theoretical Biology* **189**: 297-306.
- Beldade, P., Mateus, A. R. A. & Keller, R. A. 2011. Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. *Molecular Ecology* **20**: 1347-1363.
- Belkhir, K, Castric, V. & Bonhomme, F. 2002. IDENTIX, a software to test for relatedness in a population using permutation methods. *Molecular Ecology Notes* **2**: 611-614.
- Benard, M. F. & McCauley, S. J. 2008. Integrating across life-history stages: Consequences of natal habitat effects on dispersal. *American Naturalist* **171**: 553-567.
- Bennett, B. D. & Grace, J. B. 1990. Shade tolerance and its effect on the segregation of 2 species of *Louisiana*

- iris* and their hybrids. *American Journal of Botany* **77**: 100-107.
- Berg, O. K. & Moen, V. 1999. Inter- and intrapopulation variation in temperature sum requirements at hatching in Norwegian Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **54**: 636-647.
- Berg, M. P., Kiers, E. T., Driessen, G., van der Heijden, M., Kooi, B. W., Kuenen, F., Liefjing, M., Verhoef, H. A. & Eilers, J. 2010. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology* **16**: 587-598.
- Besansky, N. J., Krzywinski, J., Lehmann, T., Simard, F., Kern, M., Mukabayire, O., Fontenille, D., Toure, Y. & Sagnon, N. F. 2003. Semipermeable species boundaries between *Anopheles gambiae* and *Anopheles arabiensis*: Evidence from multilocus DNA sequence variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**: 10818-10823.
- Blanchet, S., Grenouillet, G., Beauchard, O., Tedesco, P. A., Leprieux, F., Durr, H. H., Busson, F., Oberdorff, T. & Brosse, S. 2010. Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecology Letters* **13**: 421-431.
- Blows, M. W. & Hoffmann, A. A. 2005. A reassessment of genetic limits to evolutionary change. *Ecology* **86**: 1371-1384.
- Bonsdorff, E., Blomqvist, E. M., Mattila, J. & Norkko, A. 1997. Coastal eutrophication: Causes, consequences and perspectives in the Archipelago areas of the northern Baltic Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **44**: 63-72.
- Bossdorf, O., Richards, C. L. & Pigliucci, M. 2008. Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters* **11**: 106-115.
- Botero, C. A. & Rubenstein, D. R. 2012. Fluctuating Environments, Sexual Selection and the Evolution of Flexible Mate Choice in Birds. *Plos One* **7**.
- Boulton, A.J., Findlay, S., Marmonier, P., Stanley, E.H. & Valett, H.M. 1998. The functional significance of the hyporheic zone in streams and rivers. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics* **29**: 59-81.
- Bower, S. M., Withler, R. E. & Riddell, B. E. 1995. Genetic variation in resistance to the hemoflagellate *Cryptobia salmositica* in coho and sockeye salmon. *Journal of Aquatic Animal Health* **7**: 185-194.
- Bowler, D. E. & Benton, T. G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* **80**: 205-225.
- Brady, S. P. 2012. Road to evolution? Local adaptation to road adjacency in an amphibian (*Ambystoma maculatum*). *Scientific Reports* **2**: 235.
- Braithwaite, V. A. & Salvanes, A. G. V. 2010. Aquaculture and restocking: implications for conservation and welfare. *Animal Welfare* **19**: 139-149.
- Brannock, P. M. & Hilbish, T. J. 2010. Hybridization results in high levels of sterility and restricted introgression between invasive and endemic marine blue mussels. *Marine Ecology-Progress Series* **406**: 161-171.
- Brannon, E. 1987. Mechanisms stabilizing salmonid fry emergence timing. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* **96**: 120-124
- Brooks, S.P. & Gelman, A. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **7**: 434-455.
- Brown, J. L., Li, S. H. & Bhagabati, N. 1999. Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: A response to global warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**: 5565-5569.
- Brumfield, R. T. 2010. Speciation genetics of biological invasions with hybridization. *Molecular Ecology* **19**: 5079-5083.
- Brunke, M. 1999. Colmation and depth filtration within streambeds: retention of particles in hyporheic interstices. *International Review of Hydrobiology* **84**: 99-117.
- Bryden, C. A., Heath, J. W. & Heath, D. D. 2004. Performance and heterosis in farmed and wild Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) hybrid and purebred crosses. *Aquaculture* **235**: 249-261.
- Bullini, L. 1994. Origin and evolution of animal hybrid species. *Trends in Ecology & Evolution* **9**: 422-426.
- Burke, J. M. & Arnold, M. L. 2001. Genetics and the fitness of hybrids. *Annual Review of Genetics* **35**: 31-52.
- Busch, J. W. 2006. Heterosis in an isolated, effectively small, and self-fertilizing population of the flowering plant *Leavenworthia alabamica*. *Evolution* **60**: 184-191.
- Byars, S. G., Papst, W. & Hoffmann, A. A. 2007. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* **61**: 2925 - 2941.
- Campbell, W.B., Emlen, J.M. & Hershberger, W.K. 1998. Thermally induced chronic developmental stress in coho salmon: integrating measures of mortality, early growth, and developmental instability. *Oikos* **81**:398-410.
- Camuffo, D. & Enzi, S. 1991. Locust invasions and climatic factors from the middle-ages to 1800. *Theoretical and Applied Climatology* **43**: 43-73.
- Cano, J. M., Laurila, A., Palo, J. & Merila, J. 2004. Population differentiation in G matrix structure due to natural selection in *Rana temporaria*. *Evolution* **58**: 2013-2020.

- Capula, M. 1993. Natural hybridization in *Podarcis sicula* and *P. wagleriana* (Reptilia, Lacertidae). *Biochemical Systematics and Ecology* **21**: 373-380.
- Carter, K. 2005. The Effects of Dissolved Oxygen on Steelhead Trout, Coho Salmon, and Chinook Salmon Biology and Function by Life Stage. Prepared as staff to the California regional water quality control Board, North Coast region.
- Carter, A., Goldizen, A. & Heinsohn, R. 2012. Personality and plasticity: temporal behavioural reaction norms in a lizard, the Namibian rock agama. *Animal Behaviour* **84**: 471-477.
- Castillo, A. G. F., Ayllon, F., Moran, P., Izquierdo, J. I., Martinez, J. L., Beall, E. & Garcia-Vazquez, E. 2008a. Interspecific hybridization and introgression are associated with stock transfers in salmonids. *Aquaculture* **278**: 31-36.
- Castillo, A. G. F., Moran, P., Hurtado, N., Vega, J. A., Perez, J., Martinez, J. L. & Garcia-Vazquez, E. 2008b. Mechanisms for introgression in allotriploid fish. *Aquaculture* **278**: 51-54.
- Castillo, A. G. F., Beall, E., Moran, P., Martinez, J. L. & Garcia-Vazquez, E. 2010. Indirect Benefits for Female Salmon from Mating with Brown Trout. *Journal of Heredity* **101**: 461-468.
- Cauwelier, E., Gilbey, J., Jones, C.S., Noble, L.R. & Verspoor, E. 2012. Asymmetrical viability in backcrosses between highly divergent populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*): implications for conservation. *Conservation genetics* **13**: 1665-1669.
- Cayan, D. R., Dettinger, M. D., Caprio, J. M., Kammerdiener, S. A. & Peterson, D. H. 2001. Comments on "Changes in the onset of spring in the western United States" - Reply. *Bulletin of the American Meteorological Society* **82**: 2265-2266.
- Cech, J. J., Mitchell, S. J., Castleberry, D. T. & McEnroe, M. 1990. Distribution of California stream fishes - Influence of environmental - Temperature and hypoxia. *Environmental Biology of Fishes* **29**: 95-105.
- Chapman, L., Albert, J. & Galis, F. 2007. Phenotypic plasticity and the possible role of genetic assimilation in an African cichlid fish. *Journal of Morphology* **268**: 1058-1058.
- Chapuis, E., Martin, G. & Goudet, J. 2008. Effects of Selection and Drift on G Matrix Evolution in a Heterogeneous Environment: A Multivariate Q(st)-F-st Test With the Freshwater Snail *Galba truncatula*. *Genetics* **180**: 2151-2161.
- Chapuis, E., Trouve, S., Facon, B., Degen, L. & Goudet, J. 2007. High quantitative and no molecular differentiation of a freshwater snail (*Galba truncatula*) between temporary and permanent water habitats. *Molecular Ecology* **16**: 3484-3496.
- Charlesworth, B. & Hughes, K. A. 1996. The quantitative genetics of life history traits. In *Evolutionary Genetics from Molecules to Morphology* (ed. R. S. Singh & C. B. Krimbas). Cambridge: Cambridge University Press.
- Charmantier, A., Kruuk, L. E. B. & Lambrechts, M. M. 2004. Parasitism reduces the potential for evolution in a wild bird population. *Evolution* **58**: 203-206.
- Charmantier, A. & Garant, D. 2005. Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**: 1415-1425.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* **320**: 800-803.
- Chevassus, B. & Dorson, M. 1990. Genetics of Disease in Fishes. *Aquaculture* **85**: 83-107.
- Chown, S. L., Slabber, S., McGeoch, M. A., Janion, C. & Leinaas, H. P. 2007. Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274**: 2531-2537.
- Chun, Y. J., Le Corre, V. & Bretagnolle, F. 2011. Adaptive divergence for a fitness-related trait among invasive *Ambrosia artemisiifolia* populations in France. *Molecular Ecology* **20**: 1378-1388.
- Ciuhandu, C.S., Stevens, E.D. & Wright, P.A. 2005. The effect of oxygen on the growth of *Oncorhynchus mykiss* embryos with and without a chorion. *Journal of Fish Biology* **67**: 1544-1551.
- Clark, E., Stelkens, R.B. & Wedekind, C. 2013. Parental influences on pathogen resistance in brown trout embryos and effects of outcrossing within a river network. *Plos One* **8**: 1-10.
- Coltman, D. W., Bowen, W. D. & Wright, J. M. 1998. Birth weight and neonatal survival of harbour seal pups are positively correlated with genetic variation measured by microsatellites. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **265**: 803-809.
- Conover, D. O., Clarke, L. M., Munch, S. B. & Wagner, G. N. 2006. Spatial and temporal scales of adaptive divergence in marine fishes and the implications for conservation. *Journal of Fish Biology* **69**: 21-47.
- Coscia, I., Rountree, V., King, J. J., Roche, W. K. & Mariani, S. 2010. A highly permeable species boundary between two anadromous fishes. *Journal of Fish Biology* **77**: 1137-1149.
- Cossins, A. R. & Bowler, K. 1987. Temperature biology of animals. *Temperature biology of animals*.
- Costedoat, C., Pech, N., Salducci, M. D., Chappaz, R. & Gilles, A. 2005. Evolution of mosaic hybrid zone between invasive and endemic species of Cyprinidae through space and time. *Biological Journal of the Linnean Society* **85**: 135-155.
- Cote, J., Roussel, J.M., Le Cam, S., Bal, G. & Evanno, G. 2012. Population differences in response to hypoxic stress in Atlantic salmon. *Journal of Evolutionary Biology* **25**: 2596-2606.

- Coulson, T. N., Pemberton, J. M., Albon, S. D., Beaumont, M., Marshall, T. C., Slate, J., Guinness, F. E. & Clutton-Brock, T. H. 1998. Microsatellites reveal heterosis in red deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **265**: 489-495.
- Coutellec, M. A. & Caquet, T. 2011. Heterosis and inbreeding depression in bottlenecked populations: a test in the hermaphroditic freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. *Journal of Evolutionary Biology* **24**: 2248-2257.
- Coyne, J.A. & Orr, H.A. 2004. Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Crandell, P. A. & Gall, G. A. E. 1993a. The effect of sex on heritability estimates of body-weight determined from data on individually tagged rainbow-trout (*Onchorynchus mykiss*). *Aquaculture* **113**: 47-55.
- Crandell, P. A. & Gall, G. A. E. 1993b. The genetic of age and weight at sexual maturity based on individually tagged rainbow-trout (*Onchorynchus mykiss*). *Aquaculture* **117**: 95-105.
- Crandell, P. A. & Gall, G. A. E. 1993c. The genetics of body-weight and its effect on sexual maturity based on individually tagged rainbow-trout (*Onchorynchus mykiss*). *Aquaculture* **117**: 77-93.
- Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E. & Thomson, D. L. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* **388**: 526.
- Crispo, E. & Chapman, L. J. 2008. Population genetic structure across dissolved oxygen regimes in an African cichlid fish. *Molecular Ecology* **17**: 2134-2148.
- Crispo, E. & Chapman, L. J. 2010. Geographic variation in phenotypic plasticity in response to dissolved oxygen in an African cichlid fish. *Journal of Evolutionary Biology* **23**: 2091-2103.
- Crispo, E. & Chapman, L. J. 2011. Hypoxia drives plastic divergence in cichlid body shape. *Evolutionary Ecology* **25**: 949-964.
- Cucherousset, J., Aymes, J. C., Poulet, N., Santoul, F. & Cereghino, R. 2008. Do native brown trout and non-native brook trout interact reproductively? *Naturwissenschaften* **95**: 647-654.
- Dann, T. H., Smoker, W. W., Hard, J. J. & Gharrett, A. J. 2010. Outbreeding Depression after Two Generations of Hybridizing Southeast Alaska Coho Salmon Populations? *Transactions of the American Fisheries Society* **139**: 1292-1305.
- Darwin, C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, London.
- Darwish, T. L. & Hutchings, J. A. 2009. Genetic variability in reaction norms between farmed and wild backcrosses of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**: 83-90.
- Davidson, A. M., Jennions, M. & Nicotra, A. B. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* **14**: 419-431.
- Davis, J. C. 1975. Minimal dissolved-oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species - Review. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**: 2295-2332.
- Davis, M. B. & Shaw, R.G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* **292**: 673-679.
- Debouzie, D. & Menu, F. 1992. Prolonged diapause frequency in experimental chestnut weevil *Curculio elephas* populations. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **13**: 315-324.
- Deepthi, Y., Kapila, Y., Yakandawala, D. & Yakandawala, K. 2011. Hybridization between native and invasive alien plants: an overlooked threat to the biodiversity of Sri Lanka. *Ceylon Journal of Science, Biological Sciences* **40**: 13-23.
- De la Mata, R., Voltas, J. & Zas, R. 2012. Phenotypic plasticity and climatic adaptation in an Atlantic maritime pine breeding population. *Annals of Forest Science* **69**: 477-487.
- Deleaniz, C. G., Verspoor, E. & Hawkins, A. D. 1989. Genetic determination of the contribution of stocked and wild atlantic salmon, *Salmo salar* L., to the angling fisheries in 2 spanish rivers. *Journal of Fish Biology* **35**: 261-270.
- Demont, M., Blanckenhorn, W. U., Hosken, D. J. & Garner, T. W. J. 2008. Molecular and quantitative genetic differentiation across Europe in yellow dung flies. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 1492-1503.
- Dingemanse, N. J., Van der Plas, F., Wright, J., Reale, D., Schrama, M., Roff, D. A., Van der Zee, E. & Barber, I. 2009. Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proceedings of Royal Society B-Biological. Sciences*. **276**: 1285-1293.
- Dingemanse, N. J., Barber, I., Wright, J. & Brommer, J. E. 2012a. Quantitative genetics of behavioural reaction norms: genetic correlations between personality and behavioural plasticity vary across stickleback populations. *Journal of Evolutionary Biology* **25**: 485-496.
- Dingemanse, N. J., Bouwman, K. M., van de Pol, M., van Overveld, T., Patrick, S. C., Matthysen, E. & Quinn, J. L. 2012b. Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* **81**: 116-126.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Reale, D. & Wright, J. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* **25**: 81-89.

- Dingemanse, N. J., Van der Plas, F., Wright, J., Reale, D., Schrama, M., Roff, D. A., Van der Zee, E. & Barber, I. 2009. Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **276**: 1285-1293.
- Dingle, H. & Mousseau, T.A. 1994. Geographic-variation in embryonic development time and stage of diapause in a grasshopper. *Oecologia* **97**: 179-185.
- Dittman, A. H. & Quinn, T. P. 1996. Homing in Pacific salmon: Mechanisms and ecological basis. *Journal of Experimental Biology* **199**: 83-91.
- Djemel, A., Revilla, P., Hanifi-Mekliche, L., Malvar, R. A., Alvarez, A. & Khelifi, L. 2012. Maize (*Zea mays* L.) from the Saharan oasis: adaptation to temperate areas and agronomic performance. *Genetic Resources and Crop Evolution* **59**: 1493-1504.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York, Columbia University Press).
- Donaghy, M. J. & Verspoor, E. 1997. Egg survival and timing of hatch in two Scottish Atlantic salmon stocks. *Journal of Fish Biology* **51**: 211-214.
- Dorman, M., Sapir, Y. & Volis, S. 2009. Local adaptation in four Iris species tested in a common-garden experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* **98**: 267-277.
- Dowling, T. E. & Moore, W. S. 1985. Evidence for selection against hybrids in the family Cyprinidae (Genus *Notropis*). *Evolution* **39**: 152-158.
- Drake, J. M. 2006. Heterosis, the catapult effect and establishment success of a colonizing bird. *Biology Letters* **2**: 304-307.
- Dudley, J.P., Ginsberg, J.R., Plumptre, A.J., Hart, J.A., Campos, L.C. 2002. Effects of war and civil strife on wildlife and wildlife habitats. *Conservation Biology* **16**: 319-329.
- Dumas, J., Olaïzola, M. & Barrière, L. 2007. Survie embryonnaire du saumon Atlantique (*Salmo salar*) dans un cours d'eau du sud de son aire de répartition, La Nivelle. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **384**: 39-60.
- Dunn, P. O. & Winkler, D. W. 1999. Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **266**: 2487-2490.
- Dupont-Nivet, M., Karahan-Nomm, B., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., Chatain, B. & Vandeputte, M. 2010. Genotype by environment interactions for growth in European seabass (*Dicentrarchus labrax*) are large when growth rate rather than weight is considered. *Aquaculture* **306**: 365-368.
- Eads, A. R., Mitchell, N. J. & Evans, J. P. 2012. Patterns of genetic variation in desiccation tolerance of embryos of the terrestrial breeding frog, *Pseudophryne guentheri*. *Evolution* **66**: 2865-2877.
- Ebeling, S. K., Stoecklin, J., Hensen, I. & Auge, H. 2011. Multiple common garden experiments suggest lack of local adaptation in an invasive ornamental plant. *Journal of Plant Ecology-Uk* **4**: 209-220.
- Edmunds, S. 1999. Heterosis and outbreeding depression in interpopulation crosses spanning a wide range of divergence. *Evolution* **53**: 1757-1768.
- Edmunds, S. 2002. Does parental divergence predict reproductive compatibility? *Trends in Ecology & Evolution* **17**: 520-527.
- Edmunds, S. & Timmerman, C. C. 2003. Modeling factors affecting the severity of outbreeding depression. *Conservation Biology* **17**: 883-892.
- Edmunds, S. & Deimler, J. K. 2004. Local adaptation, intrinsic coadaptation and the effects of environmental stress on interpopulation hybrids in the copepod *Tigriopus californicus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **303**: 183-196.
- Edmunds, S. 2007. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology* **16**: 463-475.
- Einfeldt, C. H. P., Ceccarelli, S., Grando, S., Gland-Zwenger, A. & Geiger, H. H. 2005. Heterosis and mixing effects in barley under drought stress. *Plant Breeding* **124**: 350-355.
- Einum, S. & Fleming, I.A. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of Royal Society B-Biological Sciences*. **266**: 2095-2100.
- Einum, S. & Fleming, I.A. 2000. Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* **54**: 628-639.
- Eknath, A. E., Bentsen, H. B., Ponzoni, R. W., Rye, M., Nguyen, N. H., Thodesen, J. & Gjerde, B. 2007. Genetic improvement of fanned tilapias: Composition and genetic parameters of a synthetic base population of *Oreochromis niloticus* for selective breeding. *Aquaculture* **273** : 1-14.
- Elling, B., Hochkirch, M., Neuffer, B. & Bleeker, W. 2010. Hybridisation between oilseed rape (*Brassica napus*) and tetraploid Brassica rapa under field conditions. *Flora* **205**: 411-417.
- Elliott, J.M. & Hurley, M.A. 1998. A new functional model for estimating the maximum amount of invertebrate

- food consumed per day by brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater biology* **39**: 339-349.
- Ellis JS, Gilbey J, Armstrong A, *et al.* 2011. Microsatellite standardization and evaluation of genotyping error in a large multi-partner research programme for conservation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Genetica* **139**, 353-367.
- Ernande, B., Boudry, P., Clobert, J. & Haure, J. 2004. Plasticity in resource allocation based life history traits in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. I. Spatial variation in food abundance. *Journal of Evolutionary Biology* **17**: 342-356.
- Escobar, J. S., Epinat, G., Sarda, V. & David, P. 2007. No correlation between inbreeding depression and delayed selfing in the freshwater snail *Physa acuta*. *Evolution* **61**: 2655-2670.
- Escobar, J. S., Nicot, A. & David, P. 2008. The Different Sources of Variation in Inbreeding Depression, Heterosis and Outbreeding Depression in a Metapopulation of *Physa acuta*. *Genetics* **180**: 1593-1608.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* **14**: 2611-2620.
- Evanno, G., Castella, E. & Goudet, J. 2006. Evolutionary aspects of population structure for molecular and quantitative traits in the freshwater snail *Radix balthica*. *Journal of Evolutionary Biology* **19**: 1071-1082.
- Fabian, P. & Menzel, A. 1999. Changes in phenology of trees in Europe. *Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. Proceedings of the international seminar held in Nancy, France, 14-16 May, 1998* **27**: 43-51.
- Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C. 1996. Introduction to quantitative genetics, 4th edition. Longman, Harlow, UK.
- Favre, A. & Karrenberg, S. 2011. Stress tolerance in closely related species and their first-generation hybrids: a case study of *Silene*. *Journal of Ecology* **99**: 1415-1423.
- Fenster, C. B. & Galloway, L. F. 2000. Inbreeding and outbreeding depression in natural populations of *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). *Conservation Biology* **14**: 1406-1412.
- Finn, R.N. 2007. The physiology and toxicology of salmonid eggs and larvae in relation to water quality criteria. *Aquatic Toxicology*. **81**: 337-354.
- Finstad, A. G. & Jonsson, B. 2012. Effect of incubation temperature on growth performance in Atlantic salmon. *Marine Ecology-Progress Series* **454**: 75-82.
- Fisher, J. A. D., Frank, K. T. & Leggett, W. C. 2010. Breaking Bergmann's rule: truncation of Northwest Atlantic marine fish body sizes. *Ecology* **91**: 2499-2505.
- Fitzpatrick, B. M., Johnson, J. R., Kump, D. K., Smith, J. J., Voss, S. R. & Shaffer, H. B. 2010. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**: 3606-3610.
- Fjalestad, K.T., Larsen, H.J.S. Røed, K.H. 1996. Antibody response in Atlantic salmon (*Salmo salar*) against *Vibrio anguillarum* and *Vibrio salmonicida* O-antigens: Heritabilities, genetic correlations and correlations with survival. *Aquaculture* **145**:77-89.
- Fleming, I. A. 1998. Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 59-76.
- Fleming, I. A., Hindar, K., Mjølnerod, I. B., Jonsson, B., Balstad, T. & Lamberg, A. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**: 1517-1523.
- Forister, M. L. & Shapiro, A. M. 2003. Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California. *Global Change Biology* **9**: 1130-1135.
- Fraser, D. J., Weir, L. K., Darwish, T. L., Eddington, J. D. & Hutchings, J. A. 2007. Divergent compensatory growth responses within species: linked to contrasting migrations in salmon? *Oecologia* **153**: 543-553.
- Fraser, D. J., Cook, A. M., Eddington, J. D., Bentzen, P. & Hutchings, J. A. 2008. Mixed evidence for reduced local adaptation in wild salmon resulting from interbreeding with escaped farmed salmon: complexities in hybrid fitness. *Evolutionary Applications* **1**: 501-512.
- Fraser, D. J., Houde, A. L. S., Debes, P. V., O'Reilly, P., Eddington, J. D. & Hutchings, J. A. 2010a. Consequences of farmed-wild hybridization across divergent wild populations and multiple traits in salmon. *Ecological Applications* **20**: 935-953.
- Fraser, D. J., Minto, C., Calvert, A. M., Eddington, J. D. & Hutchings, J. A. 2010b. Potential for domesticated-wild interbreeding to induce maladaptive phenology across multiple populations of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**: 1768-1775.
- Fraser, D. J., Weir, L. K., Bernatchez, L., Hansen, M. M. & Taylor, E. B. 2011. Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity* **106**: 404-420.
- Frei, E. S., Scheepens, J. F., Armbruster, G. F. J. & Stocklin, J. 2012. Phenotypic differentiation in a common garden reflects the phylogeography of a widespread Alpine plant. *Journal of Ecology* **100**: 297-308.
- Futuyma, D. J. & Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**: 207-233.

- Galbreath, P. F. & Thorgaard, G. H. 1995. Sexual maturation and fertility of diploid and triploid Atlantic salmon x brown trout hybrids. *Aquaculture* **137**: 299-311.
- Garcia Valiente, A., Beall, E. & Garcia-Vazquez, E. 2010. Population genetics of south European Atlantic salmon under global change. *Global Change Biology* **16**: 36-47.
- Garant, D., Fleming, I. A., Einum, S. & Bernatchez, L. 2003. Alternative male life-history tactics as potential vehicles for speeding introgression of farm salmon traits into wild populations. *Ecology Letters* **6**: 541-549.
- Garant, D., Dodson, J. J. & Bernatchez, L. 2003. Differential reproductive success and heritability of alternative reproductive tactics in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Evolution* **57**: 1133-1141.
- Garant, D., Sheldon, B. C. & Gustafsson, L. 2004. Climatic and temporal effects on the expression of secondary sexual characters: Genetic and environmental components. *Evolution* **58**: 634-644.
- Garant, D., Kruuk, L. E. B., Wilkin, T. A., McCleery, R. H. & Sheldon, B. C. 2005. Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature* **433**: 60-65.
- Garbuz, D., Evgenyev, M. B., Feder, M. E. & Zatsepina, O. G. 2003. Evolution of thermotolerance and the heat-shock response: evidence from inter/intraspecific comparison and interspecific hybridization in the virilis species group of *Drosophila*. I. Thermal phenotype. *Journal of Experimental Biology* **206**: 2399-2408.
- Garcia-Vazquez, E., Moran, P., Martinez, J. L., Perez, J., de Gaudemar, B. & Beall, E. 2001. Alternative mating strategies in Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Heredity* **92**: 146-149.
- Garcia-Vazquez, E., Moran, P., Perez, J., Martinez, J. L., Izquierdo, J. I., de Gaudemar, B. & Beall, E. 2002. Interspecific barriers between salmonids when hybridisation is due to sneak mating. *Heredity* **89**: 288-292.
- Garcia-Vazquez, E., Ayllon, F., Martinez, J. L., Perez, J. & Beall, E. 2003. Reproduction of interspecific hybrids of Atlantic salmon and brown trout in a stream environment. *Freshwater Biology* **48**: 1100-1104.
- Garcia-Vazquez, E., Perez, J., Ayllon, F., Martinez, J. L., Glise, S. & Beall, E. 2004. Asymmetry of post-F-1 interspecific reproductive barriers among brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **234**: 77-84.
- Garcia Valiente, A., Beall, E. & Garcia-Vazquez, E. 2010. Population genetics of south European Atlantic salmon under global change. *Global Change Biology* **16**: 36-47.
- Garroway, C. J., Bowman, J., Cascaden, T. J., Holloway, G. L., Mahan, C. G., Malcolm, J. R., Steele, M. A., Turner, G. & Wilson, P. J. 2010. Climate change induced hybridization in flying squirrels. *Global Change Biology* **16**: 113-121.
- Gelman, A. 2004. Parametrization and Bayesian modeling. *Journal of the American Statistical Association* **99**: 537-545.
- George, M. L. C., Salazar, F., Warburton, M., Narro, L. & Vallejo, F. A. 2011. Genetic distance and hybrid value in tropical maize under P stress and non stress conditions in acid soils. *Euphytica* **178**: 99-109.
- Gephard, S., Moran, P. & Garcia-Vazquez, E. 2000. Evidence of successful natural reproduction between brown trout and mature male Atlantic salmon parr. *Transactions of the American Fisheries Society* **129**: 301-306.
- Germain, E. 2007. Approche éco-éthologique de l'hybridation entre le forestier d'Europe (*Felis silvestris silvestris*) et le chat domestique (*Felis catus*). Université de Reims.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P. & Reznick, D. N. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**: 394-407.
- Gharrett, A. J. & Smoker, W. W. 1993. A perspective on the adaptive importance of genetic infrastructure in salmon populations to ocean ranching in Alaska. *Fisheries Research* **18**: 45-58.
- Gharrett, A. J., Smoker, W. W., Reisenbichler, R. R. & Taylor, S. G. 1999. Outbreeding depression in hybrids between odd- and even-broodyear pink salmon. *Aquaculture* **173**: 117-129.
- Gharrett, A. J. 2004. Outbreeding depression in hybrids between spatially separated pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, populations: marine survival, homing ability, and variability in family size. *Environmental Biology of Fishes* **69**: 287-297.
- Gibbs, J. P. & Breisch, A. R. 2001. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900-1999. *Conservation Biology* **15**: 1175-1178.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A. & Merila, J. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* **17**: 167-178
- Gilbert, S. F. 2005. Mechanisms for the environmental regulation of gene expression: Ecological aspects of animal development. *Journal of Biosciences* **30**: 65-74.
- Gilk, S. E., Wang, I. A., Hoover, C. L., Smoker, W. W., Taylor, S. G., Gray, A. K. & Gharrett, A. J. 2004. Outbreeding depression in hybrids between spatially separated pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, populations: marine survival, homing ability, and variability in family size. *Environmental Biology of*

- Fishes* **69**: 287-297.
- Gjerde, B. & Schaeffer, L. R. 1989. Body traits in rainbow trout. 2. Estimates of heritabilities and of phenotypic and genetic correlations. *Aquaculture* **80**: 25-44.
- Gomez-Mestre, I. & Tejedó, M. 2004. Contrasting patterns of quantitative and neutral genetic variation in locally adapted populations of the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Evolution* **58**: 2343-2352.
- Gonda, A., Herczeg, G. & Merilä, J. 2009. Adaptive brain size divergence in nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*)? *Journal of Evolutionary Biology* **22**: 1721-1726.
- Gonzalo-Turpin, H. & Hazard, L. 2009. Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of Ecology* **97**: 742-751.
- Gordo, O., Brotons, L., Ferrer, X. & Comas, P. 2005. Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? *Global Change Biology* **11**: 12-21.
- Goodman, S. J., Barton, N. H., Swanson, G., Abernethy, K. & Pemberton, J. M. 1999. Introgression through rare hybridization: A genetic study of a hybrid zone between red and sika deer (genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics* **152**: 355-371.
- Graham, J. H., Freeman, D. C. & McArthur, E. D. 1995. Narrow hybrid zone between 2 subspecies of Big sagebrush (*Artemisia tridentata*, Asteraceae). 2. Selection gradients and hybrid fitness. *American Journal of Botany* **82**: 709-716.
- Graham, J. H., McArthur, E. D. & Freeman, D. C. 2001. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata* : Asteraceae) - XII. Galls on sagebrush in a reciprocal transplant garden. *Oecologia* **126**: 239-246.
- Graham, C. T. & Harrod, C. 2009. Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology* **74**: 1143-1205.
- Granath, K. L., W. W. Smoker, A. J. Gharrett, J. J. Hard. 2004. Effects on embryo development time and survival of intercrossing three geographically separate populations of Southeast Alaska coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Environmental Biology of Fishes* **69**: 299-306.
- Granier, S., Audet, C. & Bernatchez, L. 2011. Heterosis and outbreeding depression between strains of young-of-the-year brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **89**: 190-198.
- Grant, P. R. & Grant, B.R. 1992 Hybridization of bird species. *Science* **256**: 193-197.
- Grant, B.R. & Grant, P.R. 1993. Evolution of Darwin's finches caused by a rare climatic event. *Proceedings of Royal Society London. B* **251**: 111-117.
- Greig, S.M., Sear, D.A., Smallman, D. & Carling, P.A. 2005. Impact of clay particles on the cutaneous exchange of oxygen across the chorion of Atlantic salmon eggs. *Journal of Fish Biology* **66**: 1681-1691.
- Greig, S.M., Sear, D.A. & Carling, P.A. 2007. A review of factors influencing the availability of dissolved oxygen to incubating salmonid embryos. *Hydrological Processes* **21**: 323-334.
- Grøndahl, E. & Ehlers, B.K. 2008. Local adaptation to biotic factors: reciprocal transplants of four species associated with aromatic *Thymus pulegioides* and *T. serpyllum*. *Journal of Ecology* **96**: 981-992.
- Gunther, S. J., Moccia, R. D. & Bureau, D. P. 2005. Growth and whole body composition of lake trout (*Salvelinus namaycush*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and their hybrid, F-1 splake (*Salvelinus namaycush* x *Salvelinus fontinalis*), from first-feeding to 16 weeks post first-feeding. *Aquaculture* **249**: 195-204.
- Gvozdić, L. 2012. Plasticity of preferred body temperatures as means of coping with climate change? *Biology Letters* **8**: 262-265.
- Hall B.K. 2005. Fifty years later: I. Michael Lerner's *Genetic Homeostasis* (1954) – a valiant attempt to integrate genes, organisms and environment. *Journal of Experimental Zoology Part B, Molecular and Developmental Evolution* **304B**: 187-197.
- Hamor, T. & Garside, E.T. 1976. Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen and water exchange. *Canadian Journal of Zoology* **54**: 1912-1917.
- Hangartner, S., Laurila, A. & Raesaenen, K. 2011. Adaptive divergence of the moor frog (*Rana arvalis*) along an acidification gradient. *Bmc Evolutionary Biology* **11**: 366-388.
- Hangartner, S., Laurila, A. & Raesaenen, K. 2012a. Adaptive divergence in moor frog (*Rana Arvalis*) populations along an acidification gradient: Inferences from Qst-Fst correlations. *Evolution* **66**: 867-881.
- Hangartner, S., Laurila, A. & Rasanen, K. 2012b. The quantitative genetic basis of adaptive divergence in the moor frog (*Rana arvalis*) and its implications for gene flow. *Journal of evolutionary biology* **25**: 1587-99.
- Harrison, J. F. & Hall, H. G. 1993. African european honeybee hybrids have low non intermediate metabolic capacities. *Nature* **363**: 258-260.
- Hartley, S. E. 1996. High incidence of Atlantic salmon x brown trout hybrids in a Lake District stream. *Journal of Fish Biology* **48**: 151-154.
- Harwood, A. J., Griffiths, S. W., Metcalfe, N. B. & Armstrong, J. D. 2003. The relative influence of prior residency and dominance on the early feeding behaviour of juvenile Atlantic salmon. *Animal Behaviour*

- 65: 1141-1149. Hasing, T., Osorio, L. F. & Whitaker, V. M. 2012. Estimation of genetic parameters and gains for color traits of strawberry. *Euphytica* **186**: 303-311.
- Haugen, T. O. & Vollestad, L. A. 2000. Population differences in early life-history traits in grayling. *Journal of Evolutionary Biology* **13**: 897-905.
- Hayden, B., Pulcini, D., Kelly-Quinn, M., O'Grady, M., Caffrey, J., McGrath, A. & Mariani, S. 2010. Hybridisation between two cyprinid fishes in a novel habitat: genetics, morphology and life-history traits. *Bmc Evolutionary Biology* **10**: 169-180.
- Hebert, K. P., Goddard, P. L., Smoker, W. W. & Gharrett, A. J. 1998. Quantitative genetic variation and genotype by environment interaction of embryo development rate in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 2048-2057.
- Hedderson, T.A. & Longton, R.E. 2008. Local adaptation in moss life histories: population-level variation and a reciprocal transplant experiment. *Journal of Bryology* **30**: 1-11.
- Heggberget, T.G., Okland, F. I Ugedal, O. 1996. Prespawning migratory behaviour of wild and farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a north Norwegian river. *Aquaculture Research* **21**: 313-322.
- Heggenes, J., Bagliniere, J. L. & Cunjak, R. A. 1999. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S-trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* **8**: 1-21.
- Heland M. & Dumas J. 1994. Ecologie et comportement des juvéniles. In "Le saumon atlantique : biologie et gestion de la ressource", Gueguen J.C. et Prouzet P., IFREMER, Brest, pp. 29-46.
- Hemmingsen, A. R., Holt, R. A., Ewing, R. D. & McIntyre, J. D. 1986. Susceptibility of progeny from crosses among 3 stocks of coho salmon to infection by *Ceratomyxa*- Shasta. *Transactions of the American Fisheries Society* **115**: 492-495.
- Hendry, A. P., Hensleigh, J. E. & Reisenbichler, R. R. 1998. Incubation temperature, developmental biology, and the divergence of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within Lake Washington. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1387-1394.
- Hendry, A.P. & Stearns, S.C. 2004. *Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives*. Oxford University Press.
- Hoffman, A.A. & Parsons, P.A. 1991 *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford University Press.
- Hoffmann, A. A. & Merila, J. 1999. Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. *Trends in Ecology & Evolution* **14**: 96-101.
- Hoffman, A. A., Sgro, C. M. & Lawler, S. H. 1995. Ecological population genetics: The interface between genes and the environment. *Annual Review of Genetics* **29**: 349-370.
- Hoffman, A.A. & Sgro, C.M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**: 479-485.
- Houde, A. L. S., Fraser, D. J., O'Reilly, P. & Hutchings, J. A. 2011. Relative risks of inbreeding and outbreeding depression in the wild in endangered salmon. *Evolutionary Applications* **4**: 634-647.
- Houghton, J.T., Meira Filho, L.G., Callander, B.A., Harris, N., Kattenberg, A. & Maskell, K. 1996. *Climate Change 1995: The Science of Climate Change*. Cambridge University Press.
- Houle, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* **130**: 195-204.
- Howard, D. J., Waring, G. L., Tibbets, C. A. & Gregory, P. G. 1993. Survival of hybrids in a mosaic hybrid zone. *Evolution* **47**: 789-800.
- Huff, D. D., Miller, L. M., Chizinski, C. J. & Vondracek, B. 2011. Mixed-source reintroductions lead to outbreeding depression in second-generation descendants of a native North American fish. *Molecular Ecology* **20**: 4246-4258.
- Hunt, J. & Simmons, L. 2002. The genetics of maternal care: Direct and indirect genetic effects on phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **99**: 6828-6832.
- Huppopp, O. & Huppopp, K. 2003. North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**: 233-240.
- Hutchings, J. A. 2011. Old wine in new bottles: reaction norms in salmonid fishes. *Heredity* **106**: 421-437.
- Hutchings, J. A. & Myers, R. A. 1994. The evolution of alternative mating strategies in variable environments. *Evolutionary Ecology* **8**: 256-268.
- Hyrenbach, K. D. & Veit, R. R. 2003. Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-98): response at multiple temporal scales. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography* **50**: 14-16.
- Ingvarsson, P. K. & Whitlock, M. C. 2000. Heterosis increases the effective migration rate. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**: 1321-1326.
- Ingvarsson, P.K. 2002. Lone wolf to the rescue. *Nature* **420**: 472.
- Jacob, A., Evanno, G., Von Siebenthal, B.A., Grossen, C. & Wedekind, C. 2010. Effects of different mating scenarios on embryo viability in brown trout. *Molecular Ecology* **19**: 5296-5307.
- Jansson, H., Holmgren, I., Wedin, K. & Andersson, T. 1991. High-frequency of natural hybrids between atlantic

- salmo, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. in a Swedish river. *Journal of Fish Biology* **39**: 343-348.
- Jansson, H. & Ost, T. 1997. Hybridization between Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S-trutta*) in a restored section of the River Dalälven, Sweden. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 2033-2039.
- Jarne, P., Perdieu, M.A., Pernot, A.F., Delay, B., David, P. 2000. The influence of self-fertilization and grouping on fitness attributes in the freshwater snail *Physa acuta*: population and individual inbreeding depression. *Journal of Evolutionary Biology* **13**: 645-655.
- Jensen, A.J., Johsen, B.O. & Saksgard, L. 1989. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**: 786-789.
- Jensen, A. J. 2003. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the regulated River Alta: Effects of altered water temperature on parr growth. *River Research and Applications* **19**: 733-747.
- Jensen, L. F., Hansen, M. M., Pertoldi, C., Holdensgaard, G., Mensberg, K.-L. D. & Loeschcke, V. 2008. Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275**: 2859-2868.
- Jobling, M. 1994. Fish Bioenergetics. Chapman and Hall, London.
- Johanet, A. 2009. Flux de gènes inter et intra-spécifiques chez des espèces de vallées alluviales : cas des tritons palmés et ponctués en vallée de la Loire. Thèse de doctorat en écologie. Université d'Angers.
- Johansson, M., Primmer, C. R. & Merila, J. 2007. Does habitat fragmentation reduce fitness and adaptability? A case study of the common frog (*Rana temporaria*). *Molecular Ecology* **16**: 2693-2700.
- Jolly, M. T., Maitland, P. S. & Genner, M. J. 2011. Genetic monitoring of two decades of hybridization between allis shad (*Alosa alosa*) and twaite shad (*Alosa fallax*). *Conservation Genetics* **12**: 1087-1100.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. P. 2003. Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* **62**: 1-59.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2004. Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 2369-2383.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2009. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* **75**: 2381-2447.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2011. Ecology of Atlantic salmon and Brown trout: habitat as a template for life-histories. Fish & Fisheries Series 33. Springer, Dordrecht.
- Jonzen, N., Linden, A., Ergon, T., Knudsen, E., Vik, J. O., Rubolini, D., Piacentini, D., Brinch, C., Spina, F., Karlsson, L., Stenvander, M., Andersson, A., Waldenstrom, J., Lehikoinen, A., Edvardsen, E., Solvang, R. & Stenseth, N. C. 2006. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science* **312**: 1959-1961.
- Joshi, J., Schmid, B., Caldeira, M. C., Dimitrakopoulos, P. G., Good, J., Harris, R., Hector, A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Minns, A., Mulder, C. P. H., Pereira, J. S., Prinz, A., Scherer-Lorenzen, M., Siamantziouras, A. S. D., Terry, A. C., Troumbis, A. Y. & Lawton, J. H. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* **4**: 536-544.
- Kamler, E. 2008. Resource allocation in yolk-feeding fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**: 143-200.
- Kawecki, T. J. & Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**: 1225-1241.
- Kazakov, R.V. 1992. Distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in freshwaterbodies of Europe. *Aquaculture and Fisheries Management* **23**: 461-475.
- Keeling, C. D., Chin, J. F. S. & Whorf, T. P. 1996. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* **382**: 146-149.
- Killeen, J., McLay, H.A. & Johnston, I.A. 1999. Development in *Salmo trutta* at different temperatures, with a quantitative scoring method for intraspecific comparisons. *Journal of Fish Biology* **55**: 382-404.
- Kim, S. C. & Rieseberg, L. H. 1999. Genetic architecture of species differences in annual sunflowers: Implications for adaptive trait introgression. *Genetics* **153**: 965-977.
- Kinnison, M.T., Unwin, M.J. & Quinn, T.P. 1998. Growth and salinity tolerance of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from two introduced New Zealand populations. *Canadian Journal of Zoology* **76**: 2219-2226.
- Kisdi, E. 2002. Dispersal: Risk spreading versus local adaptation. *American Naturalist* **159**: 579-596.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* **12**: 1-59.
- Knopp, T., Cano, J. M., Crochet, P. A. & Merila, J. 2007. Contrasting levels of variation in neutral and

- quantitative genetic loci on island populations of moor frogs (*Rana arvalis*). *Conservation Genetics* **8**: 45-56.
- Koskinen, M.T., Haugen, T.O. & Primmer, C.R. 2002. Contemporary fisherian life-history evolution in small salmonid populations. *Nature* **419**: 826-830.
- Krag, K., Thomsen, H., Faurby, S., Kjærsgaard, A., Tejedo, M., Loeschcke, V. & Pertoldi, C. 2009. Consequences of outbreeding on phenotypic plasticity in *Drosophila mercatorum* wings. *Evolutionary Ecology* **23**: 403-415.
- Kramer, D.L. 1987. Dissolved oxygen and fish behavior. *Environmental biology of fishes* **18**: 81-92.
- Kruuk, L.E.B., Slate, J., Pemberton, J.M., Brotherstone, S., Guinness, F. & Clutton-Brock, T. 2002. Antler size in red deer: Heritability and selection but no evolution. *Evolution* **56**: 1683-1695.
- Kurt, Y., Gonzalez-Martinez, S. C., Alia, R. & Isik, K. 2012. Genetic differentiation in *Pinus brutia* Ten. using molecular markers and quantitative traits: the role of altitude. *Annals of Forest Science* **69**: 345-351.
- Latta, R. G. 2009. Testing for local adaptation in *Avena barbata*: a classic example of ecotypic divergence. *Molecular Ecology* **18**: 3781-3791.
- Laugen, A. T., Kruuk, L. E. B., Laurila, A., Rasanen, K., Stone, J. & Merila, J. 2005. Quantitative genetics of larval life-history traits in *Rana temporaria* in different environmental conditions. *Genetical Research* **86**: 161-170.
- Laurila, A., Pakkasmaa, S., Crochet, P. A. & Merila, J. 2002. Predator-induced plasticity in early life history and morphology in two anuran amphibians. *Oecologia* **132**: 524-530.
- Leary, R.F., Allendorf, F.W. & Sage, G.K. 1995. Hybridization and introgression between introduced and native fish. *American Fisheries Society Symposium* **15**: 91-101.
- Lehman, N., Eisenhauer, A., Hansen, K., Mech, L. D., Peterson, R. O., Gogan, P. J. P. & Wayne, R. K. 1991. Introgression of coyote mitochondrial-DNA into sympatric north-american gray wolf populations. *Evolution* **45**: 104-119.
- Leinonen, T., O'Hara, R. B., Cano, J. M. & Merila, J. 2008. Comparative studies of quantitative trait and neutral marker divergence: a meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 1-17.
- Lerner, I. M. 1954. Genetic Homeostasis. John Wiley, New York.
- Lewontin, R.C. & Birch, L.C. 1966. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution* **20** : 315-336.
- Lodé, T. & Pagano, A. 2000. Variations in call and morphology in males water frog : taxonomic and evolutionary implications. *Compte-Rendus Académie des Sciences Vie/Life Sciences* **323**: 995-1001.
- Lozano, C., Gjerde, B., Bentsen, H. B., Dionisio, E. E. & Rye, M. 2011. Estimates of strain additive genetic, heterosis and reciprocal effects for male proportion in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. *Aquaculture* **312**: 32-42.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A. & Best, N. 2009. The BUGS project: Evolution, critique and future directions (with discussion). *Statistics in Medicine* **28**: 3049-3082.
- Luttikhuisen, P. C., Drent, J., van Delden, W. & Piersma, T. 2003. Spatially structured genetic variation in a broadcast spawning bivalve: quantitative vs. molecular traits. *Journal of Evolutionary Biology* **16**: 260-272.
- Lynch, M. 1991. The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution* **45**: 622-629.
- Lynch, M. & Walsh, B. 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sinauer, Sunderland, MA.
- MacCrimmon, H.R. & Gots, B.L. 1978. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **36**: 422-457.
- Malcolm, I.A., Youngson, A.F. & Soulsby, C. 2003. Survival of salmonid eggs in a degraded gravel-bed stream: effects of groundwater-surface water interactions. *River Research and Applications* **19**: 303-316.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 229-237.
- Marangoni, F. & Tejedo, M. 2008. Variation in body size and metamorphic traits of Iberian spadefoot toads over a short geographic distance. *Journal of Zoology* **275**: 97-105.
- Marr, A. B., Keller, L. F. & Arcese, P. 2002. Heterosis and outbreeding depression in descendants of natural immigrants to an inbred population of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Evolution* **56**: 131-142.
- Martignac, F. 2009. Evolution de l'habitat de l'Oir : Mise en évidence de la modification des compositions granulométriques du substrat d'un cours d'eau bas-normand. Université Rennes 1.
- Martinez, M. L., Chapman, L. J. & Rees, B. B. 2009. Population variation in hypoxic responses of the cichlid *Pseudocrenilabrus multicolor victoriae*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **87**: 188-194.
- Massa, F., Grimaldi, C., Bagliniere, J.L. & Prunet, P. 1998. Evolution des caractéristiques physico-chimiques de deux zones de frayères à sédimentation contrastée et premiers résultats de survie embryo-larvaire de truite commune (*Salmo trutta*) *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **350/351**: 359-376.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press. New York.
- McAdam, A. G. & Boutin, S. 2003. Effects of food abundance on genetic and maternal variation in the growth rate of juvenile red squirrels. *Journal of Evolutionary Biology* **16**: 1249-1256.

- McArthur, E. D., Freeman, D. C., Graham, J. H., Wang, H., Sanderson, S. C., Monaco, T. A. & Smith, B. N. 1998. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata*: Asteraceae). VI. Respiration and water potential. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* **76**: 567-574.
- McCairns, R. J. S. & Bernatchez, L. 2012. Plasticity and heritability of morphological variation within and between parapatric stickleback demes. *Journal of Evolutionary Biology* **25**: 1097-1112.
- McCarty, J. P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* **15**: 320-331.
- McClelland, E. K., Myers, J. M., Hard, J. J., Park, L. K. & Naish, K. A. 2005. Two generations of outbreeding in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): effects on size and growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**: 2538-2547.
- McClelland, E.K. & Naish, K.A. 2007. Comparisons of Fst and Qst of growth related traits in two populations of coho salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **136**: 1276-1284.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P. & Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 77-92.
- McDonald, D. G. & McMahan, B. R. 1977. Respiratory development in arctic charr *Salvelinus alpinus* under conditions of normoxia and chronic hypoxia. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **55**: 1461-1467.
- McGinnity, P., Prodohl, P., Ferguson, K., Hynes, R., O'Maoileidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J. & Cross, T. 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**: 2443-2450.
- McGinnity, P., Stone, C., Taggart, J.B., Cooke, D., Cotter, D., Hynes, R., McCamley, C., Cross, T. & Ferguson, A. 1997. Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. *ICES Journal of Marine Science* **54**: 998-1008.
- McGinnity, P., Prodohl, P., Maoileidigh, N. O., Hynes, R., Cotter, D., Baker, N., O'Hea, B. & Ferguson, A. 2004. Differential lifetime success and performance of native and non-native Atlantic salmon examined under communal natural conditions. *Journal of Fish Biology* **65**: 173-187.
- McGowan, C. & Davidson, W.S. 1992. Artificial hybridization of Newfoundland brown trout and Atlantic salmon: hatchability, survival and growth to first feeding. *Aquaculture* **106**: 117-125.
- Meldgaard, T., Crivelli, A. J., Jesensek, D., Poizat, G., Rubin, J.-F. & Berrebi, P. 2007. Hybridization mechanisms between the endangered marble trout (*Salmo marmoratus*) and the brown trout (*Salmo trutta*) as revealed by in-stream experiments. *Biological Conservation* **136**: 602-611.
- Menu, F. 1993. Diapause development in the chestnut weevil *Curculio elephas*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* **69**: 91-96.
- Menu, F. & Debouzie, D. 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects - Example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera, Curculionidae). *Oecologia* **93**: 367-373 .
- Menu, F. & Debouzie, D. 1995. Larval development variation and adult emergence in the chestnut weevil *Curculio elephas gyllenhal* (Col., Curculionidae). *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie* **119**: 279-284.
- Menu, F., Roebuck, J. P. & Viala, M. 2000. Bet-hedging diapause strategies in stochastic environments. *American Naturalist* **155**: 724-734.
- Menzel, A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *International Journal of Biometeorology* **44**: 76-81.
- Menzel, A. 2005. A 500 year pheno-climatological view on the 2003 heatwave in Europe assessed by grape harvest dates. *Meteorologische Zeitschrift* **14**: 75-77.
- Menzel, A. & Dose, V. 2005. Analysis of long-term time series of the beginning of flowering by Bayesian function estimation. *Meteorologische Zeitschrift* **14**: 429-434.
- Menzel, A. & Fabian, P. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* **397**: 659-659.
- Merila, J. & Crnokrak, P. 2001. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology* **14**: 892-903.
- Merila, J., Sheldon, B.C. & Kruuk, L.E.B. 2001. Explaining stasis: microevolutionary studies in natural populations. *Genetica* **112**: 199-222.
- Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. 1992. Early predictors of life-history events – The link between 1st feeding date, dominance and seaward migration in atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* **41**: 93-99.
- Metcalfe, N. B. & Monaghan, P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 254-260.
- Meyers, L. A. & Bull, J. J. 2002. Fighting change with change: adaptive variation in an uncertain world. *Trends in Ecology & Evolution* **17**: 551-557.
- Meyerson, L. A., Viola, D. V. & Brown, R. N. 2010. Hybridization of invasive *Phragmites australis* with a native

- subspecies in North America. *Biological Invasions* **12**: 103-111.
- Mills, D. 1971. Salmon and trout: A Resource, its Ecology, Conservation and Management. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Moczek, A. P. & Snell-Rood, E. C. 2008. The basis of bee-ing different: the role of gene silencing in plasticity. *Evolution & Development* **10**: 511-513.
- Moore, W. S. & Koenig, W. D. 1986. Comparative reproductive success of yellow-shafted, red-shafted, and hybrid flickers across a hybrid zone. *Auk* **103**: 42-51.
- Morris, M. R. J., Fraser, D. J., Heggelin, A. J., Whoriskey, F. G., Carr, J. W., O'Neil, S. F. & Hutchings, J. A. 2008. Prevalence and recurrence of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) in eastern North American rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**: 2807-2826.
- Morris, M.R.J., Fraser, D.J., Eddington, J. & Hutchings, J.A. 2011. Hybridization effects on phenotypic plasticity: experimental compensatory growth in farmed-wild Atlantic salmon. *Evolutionary Applications* **4**: 444-458.
- Mousseau, T.A. & Roff, D.A. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* **59**: 181-187.
- Mousseau, T. A. & Fox, C. W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* **13**: 403-407.
- Muhlfeld, C. C., Kalinowski, S. T., McMahon, T. E., Taper, M. L., Painter, S., Leary, R. F. & Allendorf, F. W. 2009. Hybridization rapidly reduces fitness of a native trout in the wild. *Biology Letters* **5**: 328-331.
- Mullen, L. M., Vignieri, S. N., Gore, J. A. & Hoekstra, H. E. 2009. Adaptive basis of geographic variation: genetic, phenotypic and environmental differences among beach mouse populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **276**: 3809-3818.
- Munaro, E. M., Eyherabide, G. H., D'Andrea, K. E., Cirilo, A. G. & Otegui, M. E. 2011. Heterosis x environment interaction in maize: What drives heterosis for grain yield? *Field Crops Research* **124**: 441-449.
- Murray, C. B. & McPhail, J. D. 1988. Effect of incubation temperature on the development of 5 species of pacific salmon (*Onchorynchus*) embryos and alevins. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **66**: 266-273.
- Nemes, Z., Predrag, P., Szabara, L. & Gaspard, A. 2012. Heterosis in reproductive traits estimated from an upgrading breeding program. 2. "Days open" and pregnancy rate. *Magyar Allatorvosok Lapja* **134**: 451-458.
- Nevitt, G. A., Dittman, A. H., Quinn, T. P. & Moody, W. J. 1994. Evidence for a peripheral olfactory memory in imprinted salmon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**: 4288-4292.
- Nicieza, A.G., Reiriz, L. & Brana, F. 1994a. Variation in digestive performance between geographically disjunct populations of Atlantic salmon – countergradient in passage time and digestion rate. *Oecologia* **99**: 243-251.
- Nicieza, A.G., Reyesgavilan, F. G. & Brana, F. 1994b. Differentiation in juvenile growth and bimodality patterns between northern and southern populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L). *Canadian Journal of Zoology* **72**: 1603-1610.
- Nicieza, A. G. & Metcalfe, N. B. 1997. Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: Responses to depressed temperature and food availability. *Ecology* **78**: 2385-2400.
- Nishibori, M., Shimogiri, T., Hayashi, T. & Yasue, H. 2005. Molecular evidence for hybridization of species in the genus *Gallus* except for *Gallus varius*. *Animal Genetics* **36**: 367-375.
- Nylin, S. & Gotthard, K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology* **43**: 63-83.
- O'Hara, R. B. & Merila, J. 2005. Bias and precision in Qst estimates: Problems and some solutions. *Genetics* **171**: 1331-1339.
- Ojanguren, A. F., Reyes-Gavilan, F. G. & Munoz, R. R. 1999. Effects of temperature on growth and efficiency of yolk utilisation in eggs and pre-feeding larval stages of Atlantic salmon. *Aquaculture International* **7**: 81-87.
- Ojanguren, A.F. & Braña, F. 2003. Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. *Journal of Fish Biology* **62**: 580-590.
- Orr, H.A. & Turelli, M. 2001. The evolution of postzygotic isolation: accumulating Dobzhansky-Muller incompatibilities. *Evolution* **55**: 1085-109.
- Ostbye, K., Naesje, T. F., Bernatchez, L., Sandlund, O. T. & Hindar, K. 2005. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway. *Journal of Evolutionary Biology* **18**: 683-702.
- Ozgul, A., Childs, D. Z., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Olson, L. E., Tuljapurkar, S. & Coulson, T. 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature* **466**: 482.
- Paez, D. J., Morrissey, M., Bernatchez, L. & Dodson, J. J. 2010. The genetic basis of early-life morphological traits and their relation to alternative male reproductive tactics in Atlantic salmon. *Journal of*

- Evolutionary Biology* **23**: 757-768.
- Pakkasmaa, S., Merila, J. & O'Hara, R. B. 2003. Genetic and maternal effect influences on viability of common frog tadpoles under different environmental conditions. *Heredity* **91**: 117-124.
- Palmer, C. A. & Edmands, S. 2000. Mate choice in the face of both inbreeding and outbreeding depression in the intertidal copepod *Tigriopus californicus*. *Marine Biology* **136**: 693-698.
- Palo, J. U., O'Hara, R. B., Laugen, A. T., Laurila, A., Primmer, C. R. & Merila, J. 2003. Latitudinal divergence of common frog (*Rana temporaria*) life history traits by natural selection: evidence from a comparison of molecular and quantitative genetic data. *Molecular Ecology* **12**: 1963-1978.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. In: *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, Vol. 37. pp. 637-669 Annual Review of Ecology Evolution and Systematics. Annual Reviews, Palo Alto.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W. J., Thomas, J. A. & Warren, M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**: 579-583.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37-42.
- Paterson, B.D. 1999. Contingency and determinism in mammalian biogeography: the role of history. *Journal of Mammalogy* **80**: 345-360.
- Paterson, J. A., Chapman, L. J. & Schofield, P. J. 2010. Intraspecific variation in gill morphology of juvenile Nile perch, *Lates niloticus*, in Lake Nabugabo, Uganda. *Environmental Biology of Fishes* **88**: 97-104.
- Patterson, J. 1999. Wetlands and climate change. Feasibility investigation of giving credit for conserving wetlands as carbon sinks. Wetlands International Special Publication 1, 35 pp.
- Pearson, S. F. & Manuwal, D. A. 2000. Influence of niche overlap and territoriality on hybridization between Hermit Warblers and Townsend's Warblers. *Auk* **117**: 175-183.
- Pederson, D. G. 1968. Environmental stress, heterozygote advantage and genotype-environment interaction in *Arabidopsis*. *Heredity* **23**: 127-138.
- Peer, K. & Taborsky, M. 2005. Outbreeding depression, but no inbreeding depression in haplodiploid ambrosia beetles with regular sibling mating. *Evolution* **59**: 317-323.
- Pekkala, N., Knott, K.E., Kotiaho, J.S., Nissinen, K. & Puurtinen, M. 2012. The benefits of interpopulation hybridization diminish with increasing divergence of small populations. *Journal of Evolutionary Biology* **25**: 2181-2193.
- Perrier, C. 2010. « Structure génétique des populations de saumon Atlantique en France ». Thèse de doctorat en écologie, Université de Caen.
- Perrier, C., Guyomard, R., Bagliniere, J.L. & Evanno, G. 2011. Determinants of hierarchical genetic structure in Atlantic salmon populations: environmental factors vs. anthropogenic influences. *Molecular Ecology* **20**: 4231-4245.
- Perrier, C., Bagliniere, J.L., Evanno, G. 2013. Understanding admixture patterns in supplemented populations: a case study combining molecular analyses and temporally explicit simulations in Atlantic salmon. *Evolutionary applications* **6**: 218-230.
- Perry, G. M. L., Audet, C. & Bernatchez, L. 2005. Maternal genetic effects on adaptive divergence between anadromous and resident brook charr during early life history. *Journal of Evolutionary Biology* **18**: 1348-1361.
- Peterson, R. H. & Martin-Robichaud, D.J. 1995. Yolk utilization by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) alevins in response to temperature and substrate. *Aquacultural Engineering* **14**:85-99.
- Pfennig, K. S. & Simovich, M. A. 2002. Differential selection to avoid hybridization in two toad species. *Evolution* **56**.
- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer Verlag, New York, LLC.
- Pigliucci, M. 2001. Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. Johns Hopkins University Press.
- Porcher, E., Giraud, T., Goldringer, I. & Lavigne, C. 2004. Experimental demonstration of a causal relationship between heterogeneity of selection and genetic differentiation in quantitative traits. *Evolution* **58**: 1434-1445.
- Pray, L. A., Schwartz, J. M., Goodnight, C. J. & Stevens, L. 1994. Environmental dependency of inbreeding depression – Implications for conservation biology. *Conservation Biology* **8**: 562-568.
- Price, M. V. & Waser, N.M. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* **277**: 294-297.
- Price, T. D., Qvarnstrom, A. & Irwin, D. E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**: 1433-1440.
- Pritchard, J.K., Stephens, P., & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**: 945-959.
- Przybylo, R., Sheldon, B. C. & Merila, J. 2000. Climatic effects on breeding and morphology: evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology* **69**: 395-403.
- Pujol, B., Wilson, A.J., Ross, R.I.C & Pannell, J.R. 2008. Are Qst – Fst comparisons for natural populations meaningful ? *Molecular Ecology* **17**: 4782-4785.

- Quinn, T. P. 1993. A review of homing and straying of wild and hatchery-produced salmon. *Fisheries Research* **18**: 29-44.
- Quinn, T. P. & Adams, D. J. 1996. Environmental changes affecting the migratory timing of American shad and sockeye salmon. *Ecology* **77**: 1151-1162.
- Quinn, T. P., Unwin, M. J. & Kinnison, M. T. 2000. Evolution of temporal isolation in the wild: Genetic divergence in timing of migration and breeding by introduced chinook salmon populations. *Evolution* **54**: 1372-1385.
- Qvarnstrom, A. 1999. Genotype-by-environment interactions in the determination of the size of a secondary sexual character in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Evolution* **53**: 1564-1572.
- Radder, R. S., Warner, D. A. & Shine, R. 2007. Compensating for a bad start: Catch-up growth in juvenile lizards (*Amphibolurus muricatus*, Agamidae). *Journal of Experimental Zoology Part a-Ecological Genetics and Physiology* **307A**: 500-508.
- Reale, D., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J. T. 1999. Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity* **83**: 526-532.
- Reale, D. & Festa-Bianchet, M. 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour* **65**: 463-470.
- Reale, D., Berteaux, D., McAdam, A. G. & Boutin, S. 2003a. Lifetime selection on heritable life-history traits in a natural population of red squirrels. *Evolution* **57**: 2416-2423.
- Reale, D., McAdam, A. G., Boutin, S. & Berteaux, D. 2003b. Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**: 591-596.
- Reardon, E. E. & Chapman, L. J. 2009. Hypoxia and life-history traits in a eurytopic African cichlid. *Journal of Fish Biology* **75**: 1795-1815.
- Reeves, G.H., Everest, F.H. & Sedell, J.R. 1993. Diversity of juvenile anadromous salmonids assemblages in coastal Oregon basins with different levels of timber harvest. *Transactions of American Fisheries Society* **122**: 309-317.
- Remington, D. L. & O'Malley, D. M. 2000. Evaluation of major genetic loci contributing to inbreeding depression for survival and early growth in a selfed family of *Pinus taeda*. *Evolution* **54**: 1580-1589.
- Rhymer, J. M. & Simberloff, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 83-109.
- Richter, S., Kipfer, T., Wohlgemuth, T., Guerrero, C. C., Ghazoul, J. & Moser, B. 2012. Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. *Oecologia* **169**: 269-279.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* **9**: 981-983.
- Rogell, B., Hofman, M., Eklund, M., Laurila, A. & Høglund, J. 2009. The interaction of multiple environmental stressors affects adaptation to a novel habitat in the natterjack toad *Bufo calamita*. *Journal of Evolutionary Biology* **22**: 2267-2277.
- Rogell, B., Berglund, A., Laurila, A. & Høglund, J. 2011. Population divergence of life history traits in the endangered green toad: implications for a support release programme. *Journal of Zoology* **285**: 46-55.
- Rogell, B., Dannewitz, J., Palm, S., Petersson, E., Dahl, J., Prestegard, T., Jarvi, T. & Laurila, A. 2012. Strong divergence in trait means but not in plasticity across hatchery and wild populations of sea-run brown trout *Salmo trutta*. *Molecular Ecology* **21**: 2963-2976.
- Rosenfield, J. A., Nolasco, S., Lindauer, S., Sandoval, C. & Kodric-Brown, A. 2004. The role of hybrid vigor in the replacement of Pecos pupfish by its hybrids with sheepshead minnow. *Conservation Biology* **18**: 1589-1598.
- Rossiter, S. J., Jones, G., Ransome, R. D. & Barratt, E. M. 2001. Outbreeding increases offspring survival in wild greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **268**: 1055-1061.
- Roussel, J.-M. 2007. Carry-over effects in brown trout (*Salmo trutta*): hypoxia on embryos impairs predator avoidance by alevins in experimental channels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**: 786-792.
- Roy, D. B. & Sparks, T. H. 2000. Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology* **6**: 407-416.
- Ruggerone, G.T. 2000. Differential survival of juvenile sockeye and coho salmon exposed to low dissolved oxygen during winter. *Journal of Fish Biology* **56**: 1013-1016.
- Ryan, M. E., Johnson, J. R. & Fitzpatrick, B. M. 2009. Invasive hybrid tiger salamander genotypes impact native amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 11166-11171.
- Sagvik, J., Uller, T. & Olsson, M. 2005. Outbreeding depression in the common frog, *Rana temporaria*. *Conservation Genetics* **6**: 205-211.

- Scheiner, S. M. 1993. Plasticity as a selectable trait - Reply. *American Naturalist* **142**: 371-373 .
- Scheiner, S. M. & Lyman, R. F. 1989. The genetics of phenotypic plasticity. 1. Heritability. *Journal of Evolutionary Biology* **2**: 95-107.
- Scheiner, S. M. & Lyman, R. F. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. 2. Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology* **4**: 23-50.
- Schierup, M. H. & Christiansen, F. B. 1996. Inbreeding depression and outbreeding depression in plants. *Heredity* **77**: 461-468.
- Schindler, D.W. 2001. The cumulative effects of climate warming and other human stresses on canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 18-29.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 667-693 .
- Schlichting, C. D. & Pigliucci, M. 1993. Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *American Naturalist* **142**: 366-370.
- Schluter, D. 1993. Adaptive radiation in sticklebacks – size, shape, and habitat use efficiency. *Ecology* **74**: 699-709.
- Schmalhausen, I. I. 1949. Factors of Evolution. Philadelphia, PA: Blakiston.
- Schmeller, D. S., Pagano, A., Plenet, A. & Veith, M. 2007. Introducing water frogs - Is there a risk for indigenous species in France? *Comptes Rendus Biologies* **330**: 684-690.
- Schmeller, D. S., Seitz, A., Crivelli, A. & Veith, M. 2005. Crossing species' range borders: interspecies gene exchange mediated by hybridogenesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**: 1625-1631.
- Scotti, M.-A. L. & Foster, S. A. 2007. Phenotypic plasticity and the ecotypic differentiation of aggressive behavior in threespine stickleback. *Ethology* **113**: 190-198.
- Scribner, K. T. & Avise, J. C. 1994. Population cage experiments with a vertebrate – The temporal demography and cytonuclear genetics of hybridization in *Gambusia* fishes. *Evolution* **48**: 155-171.
- Scribner, K. T., Page, K. S. & Bartron, M. L. 2000. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **10**: 293-323.
- Seehausen, O., Takimoto, G., Roy, D. & Jokela, J. 2008. Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Molecular Ecology* **17**: 30-44.
- Senn, H. V., Barton, N. H., Goodman, S. J., Swanson, G. M., Abernethy, K. A. & Pemberton, J. M. 2010. Investigating temporal changes in hybridization and introgression in a predominantly bimodal hybridizing population of invasive sika (*Cervus nippon*) and native red deer (*C-elaphus*) on the Kintyre Peninsula, Scotland. *Molecular Ecology* **19**: 910-924.
- Sheffer, R. J., Hedrick, P. W. & Velasco, A. L. 1999. Testing for inbreeding and outbreeding depression in the endangered Gila topminnow. *Animal Conservation* **2**: 121-129.
- Sheridan, J. A. & Bickford, D. 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change* **November**: 401-406.
- Sherrard, M. E. & Maherali, H. 2012. Local adaptation across a fertility gradient is influenced by soil biota in the invasive grass, *Bromus inermis*. *Evolutionary Ecology* **26**: 529-544.
- Shields, F. D. & Knight, S.S. 2011. Significance of riverine hypoxia for fish: the case of the big Sunflower river, Mississippi. *Journal of American Water Resources Association* **48**: 170-186.
- Shikano, T. & N. Taniguchi. 2002. Relationships between genetic variation measured by microsatellite DNA markers and a fitness-related trait in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Aquaculture* **209**: 77-90.
- Shuster, S. M. & Arnold, E. M. 2007. The effect of females on male-male competition in the isopod, *Paracerceis sculpata*: A reaction norm approach to behavioral plasticity. *Journal of Crustacean Biology* **27**: 417-424.
- Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Genner, M. J., Southward, A. J. & Hawkins, S. J. 2004. Low-temperature-driven early spawning migration of a temperate marine fish. *Journal of Animal Ecology* **73**: 333-341.
- Smale, M. A. & Rabeni, C. F. 1995. Hypoxia and hyperthermia tolerances of headwater stream fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**: 698-710.
- Smoker, W. W., Wang, I. A., Gharrett, A. J. & Hard, J. J. 2004. Embryo survival and smolt to adult survival in second-generation outbred coho salmon. *Journal of Fish Biology* **65**: 254-262.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M., Miller, H. L. & Intergovernmental Panel on Climate, C. 2007. Climate change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Group I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Summary for Policymakers. *Climate change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Group I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Summary for Policymakers*.
- Soulsby, C., Youngson, A.F., Moir, H.J. & Malcolm, I.A. 2001. Fine sediment influence on salmonid spawning habitat in a lowland agricultural stream: a preliminary assessment. *Science of the Total Environment* **265**: 295-307.

- Spitze, K. 1993. Population structure in *Daphnia obtusa*: quantitative genetic and allozymic variation. *Genetics* **135**: 367–374.
- Spottiswoode, C. N., Tottrup, A. P. & Coppack, T. 2006. Sexual selection predicts advancement of avian spring migration in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 3023-3029.
- Stearns, S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* **39**: 436-445
- Stearns, S., Dejong, G. & Newman, B. 1991. The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *Trends in Ecology & Evolution* **6**: 122-126.
- Stefanescu, C., Penuelas, J. & Filella, I. 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology* **9**: 1494-1506.
- Stefansson, S.O., Bjornsson, B.T., Hansen, T., Haux, C., Taranger, G. L. & Saunders, R. L. 1991. Growth, parr-smolt transformation and changes in growth hormone of Atlantic salmon (*Salmo salar*) reared under different photoperiods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 2100–2108.
- Stockwell, C. A., Hendry, A. P. & Kinnison, M. T. 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 94-101.
- Streit, M., Reinhardt, F., Thaller, G. & Bennewitz, J. 2012. Reaction norms and genotype-by-environment interaction in the German Holstein dairy cattle. *Journal of animal breeding and genetics = Zeitschrift für Tierzucht und Zuchtungsbiologie* **129**: 380-389.
- Su, G. S., Liljedahl, L. E. & Gall, G. A. E. 1997. Genetic and environmental variation of female reproductive traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **154**: 115-124.
- Svedang, H., Neuman, E. & Wickstrom, H. 1996. Maturation patterns in female European eel: Age and size at the silver eel stage. *Journal of Fish Biology* **48**: 342-351.
- Tallman, R.F. 1986. Genetic differentiation among seasonally distinct spawning populations of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Aquaculture* **57**: 211–217.
- Tallmon, D. A., Luikart, G. & Waples, R. S. 2004. The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends in Ecology & Evolution* **19**: 489-496.
- Taylor, E. B. 1991. A review of local adaptation in salmonidae, with particular reference to pacific and atlantic salmon. *Aquaculture* **98**: 185-207.
- Teixeira, S., Foerster, K. & Bernasconi, G. 2009. Evidence for inbreeding depression and postpollination selection against inbreeding in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Heredity* : **102** : 101-112.
- Thibault, M. 1984. Les captures de saumon atlantique dans les rivières armoricaines de 1951 à 1982 comparées à celles du Sud-Ouest de l'Angleterre ; Essai d'interprétation et propositions pour la gestion de l'espèce. *Bulletin. Scientifique et Technique, INRA* 52 p.
- Thomas, C. D. 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions* **16**: 488-495.
- Thomassen, G., Barson, N. J., Haugen, T. O. & Vollestad, L. A. 2011. Contemporary divergence in early life history in grayling (*Thymallus thymallus*). *Bmc Evolutionary Biology* **11**: 1-10.
- Thorpe, J. E. 1994a. An alternative view of smolting in salmonids. *Aquaculture* **121**: 105-113.
- Thorpe, J. E. 1994b. Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture and Fisheries Management* **25**: 77-87.
- Thorpe, J. E. 1994c. Salmonid flexibility - Responses to environmental extremes. *Transactions of the American Fisheries Society* **123**: 606-612 .
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, N. B. & Huntingford, F. A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology* **12**: 581-599.
- Thorpe, J. E. & Metcalfe, N. B. 1998. Is smolting a positive or a negative developmental decision? *Aquaculture* **168**: 95-103.
- Trigo, T. C., Freitas, T. R. O., Kunzler, G., Cardoso, L., Silva, J. C. R., Johnson, W. E., O'Brien, S. J., Bonatto, S. L. & Eizirik, E. 2008. Inter-species hybridization among Neotropical cats of the genus *Leopardus*, and evidence for an introgressive hybrid zone between *L.-geoffroyi* and *L.-tigrinus* in southern Brazil. *Molecular Ecology* **17**: 4317-4333.
- Tucker, K. A. & Burton, G. A. 1999. Assessment of nonpoint-source runoff in a stream using in situ and laboratory approaches. *Environmental Toxicology and Chemistry* **18**: 2797-2803.
- Tuomainen, U. & Candolin, U. 2011. Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews* **86**: 697-710.
- Uller, T., Olsson, M. & Stahlberg, F. 2002. Variation in heritability of tadpole growth: an experimental analysis. *Heredity* **88**: 480-484.
- Urke, H. A., Koksvik, J., Arnekleiv, J. V., Hindar, K., Kroglund, F. & Kristensen, T. 2010. Seawater tolerance in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., brown trout, *Salmo trutta* L., and *S. salar* x *S. trutta* hybrids smolt. *Fish Physiology and Biochemistry* **36**: 845-853.
- Verspoor, E. 1988. Widespread hybridization between native atlantic salmon, *salmo salar* L., and introduced

- brown trout, *Salmo trutta*, in eastern Newfoundland. *Journal of Fish Biology* **32**: 327-334.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**: 494-499.
- Volis, S. 2011. Adaptive genetic differentiation in a predominantly self-pollinating species analyzed by transplanting into natural environment, crossbreeding and Qst-Fst test. *New Phytologist* **192**: 237-248.
- Vörös, J., Alcobendas, M., Martínez-Solano, I. & García-París, M. 2005. Evolution of *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura : Discoglossidae) in the Carpathian basin: A history of repeated mt-DNA introgression across species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **38**: 705-718.
- Waldman, P. 2009. Easy and flexible Bayesian inference of quantitative parameters. *Evolution* **63**: 1640-1643.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**: 389-395.
- Wang, J., Niu, C., Huang, C., Rummer, J. L. & Xie, Z. 2011. Compensatory Growth in Juvenile Freshwater Turtles, *Chinemys reevesii*, Following Feed Deprivation. *Journal of the World Aquaculture Society* **42**: 82-89.
- Wang, H., McArthur, E. D., Sanderson, S. C., Graham, J. H. & Freeman, D. C. 1997. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata*: Asteraceae) .4. Reciprocal transplant experiments. *Evolution* **51**: 95-102.
- Wang, H., Sun, D. X., Yu, Y., Wang, D. & Zhang, Y. 2008. Relationship between differential expression of estrogen receptor and follicle stimulating hormone receptor genes in ovary and heterosis of egg number traits in chickens. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* **21**: 325-330.
- Wang, I. A., Leder, E. H., Smoker, W. W. & Gharrett, A. J. 2006. Timing of development during epiboly in embryos of second-generation crosses and backcrosses between odd- and even-broodyear pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*. *Environmental Biology of Fishes* **75**: 325-332.
- Wang, I. A., Gilk, S. E., Smoker, W. W. & Gharrett, A. J. 2007. Outbreeding effect on embryo development in hybrids of allopatric pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) populations, a potential consequence of stock translocation. *Aquaculture* **272**: S152-S160.
- Wang, R., Zheng, L. B., Toure, Y. T., Dandekar, T. & Kafatos, F. C. 2001. When genetic distance matters: Measuring genetic differentiation at microsatellite loci in whole-genome scans of recent and incipient mosquito species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 10769-10774.
- Ward, S. M., Fleischmann, C. E., Turner, M. F. & Sing, S. E. 2009. Hybridization between Invasive Populations of Dalmatian Toadflax (*Linaria dalmatica*) and Yellow Toadflax (*Linaria vulgaris*). *Invasive Plant Science and Management* **2**: 369-378.
- Waser, N.M. & Price, M. V. 1985. Reciprocal transplant experiments with *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae) - Evidence for local adaptation. *American Journal of Botany* **72**: 1726-1732.
- Waser, N. M. & Price, M. V. 1989. Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata*: seed set and offspring fitness. *Evolution* **43** : 1097-1109.
- Waser, N.M. 1993. Sex, mating systems, inbreeding, and outbreeding. In *The natural history of inbreeding and outbreeding*. University of Chicago Press.
- Waser, N. M. & Price, M. V. 1994. Crossing-distance effects in *Delphinium nelsonii* – Outbreeding depression and inbreeding depression in progeny fitness. *Evolution* **48**: 842-852.
- Waters, T.F. 1995. Sediments in streams, sources, biological effects, and control. American fisheries Society Monograph 7, Betesda, Maryland.
- Westneat, D. F., Hatch, M. I., Wetzel, D. P. & Ensminger, A. L. 2011. Individual Variation in Parental Care Reaction Norms: Integration of Personality and Plasticity. *American Naturalist* **178**: 652-667.
- Whitlock, M. C. 2008. Evolutionary inference from Qst. *Molecular Ecology* **17**: 1885-1896.
- Whitlock, M. C. & Guillaume, F. 2009. Testing for Spatially Divergent Selection: Comparing Qst to Fst. *Genetics* **183**: 1055-1063.
- Wilkins, N. P., Courtney, H. P. & Curatolo, A. 1993. Recombinant genotypes in backcrosses of male atlantic salmon x brown trout hybrids to female atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **43**: 393-399.
- Willett, C. S. 2012. Hybrid Breakdown Weakens under Thermal Stress in Population Crosses of the Copepod *Tigriopus californicus*. *Journal of Heredity* **103**: 103-114.
- Williams, C.G. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton University Press.
- Winn, R. N. & Knott, D. M. 1992. An evaluation of the survival of experimental populations exposed to hypoxia in the Savanna river estuary. *Marine Ecology-Progress Series* **88**: 161-179.
- Woltereck, R. 1909. 'Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnien', *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft* **19**: 110-173.
- Xie, Q.-S., Yang, Z.-C., Li, J.-W. & Li, Y.-J. 2012. Effect of protein restriction with subsequent re-alimentation

- on compensatory growth of juvenile soft-shelled turtles (*Pelodiscus sinensis*). *Aquaculture International* **20**: 19-27.!
- Xie, Z., Niu, C., Xie, Z. G. & Niu, C. J. 2007. Effects of partial and complete food deprivation on compensatory growth of juvenile soft-shelled turtle (*Pelodiscus sinensis*): temporal patterns in growth rate and changes in body composition. *Acta Hydrobiologica Sinica* **31**: 214-219.
- Young, M. J., Evans, J. P. & Simmons, L. W. 2011. Population genetic structure and a possible role for selection in driving phenotypic divergence in a rainbowfish (*Melanotaeniidae*). *Biological Journal of the Linnean Society* **102**: 144-160.
- Youngson, A. F., Webb, J. H., Thompson, C. E. & Knox, D. 1993. Spawning of escaped farmed atlantic salmon (*Salmo salar*) – Hybridization of females with brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 1986-1990.
- Youssao, I. A. K., Senou, M., Dahouda, M., Kpodekon, M. T., Djenontin, J., Idrissou, N. D., Bonou, G. A., Tougan, U. P., Ahounou, S., Assogba, H. M., Bankole, E., Rognon, X. & Tixier-Boichard, M. 2009. Genetic improvement of local chickens by crossing with the Label Rouge (T55XSA51): growth performances and heterosis effects. *International Journal of Poultry Science* **8**: 536-544.

