

Phylogéographie
de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890
et *Neritina canalis* Sowerby, 1825
(Gastropoda, Cycloneritida, Neritidae)

Ahmed ABDOU, Clara LORD,
Philippe KEITH & René GALZIN

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION : Bruno David
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTRICE EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Laure Desutter-Grandcolas

ASSISTANTS DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITORS*: Anne Mabilie (zoosyst@mnhn.fr), Emmanuel Côté

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Anne Mabilie

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

James Carpenter (AMNH, New York, États-Unis)
Maria Marta Cigliano (Museo de La Plata, La Plata, Argentine)
Henrik Enghoff (NHMD, Copenhagen, Danemark)
Rafael Marquez (CSIC, Madrid, Espagne)
Peter Ng (University of Singapore)
Norman I. Platnick (AMNH, New York, États-Unis)
Jean-Yves Rasplus (INRA, Montferrier-sur-Lez, France)
Jean-François Silvain (IRD, Gif-sur-Yvette, France)
Wanda M. Weiner (Polish Academy of Sciences, Cracovie, Pologne)
John Wenzel (The Ohio State University, Columbus, États-Unis)

COUVERTURE / *COVER*:

Spécimens de *Neritina canalis* Sowerby, 1825 et *Neritina stumptzi* Boettger, 1890.

Zoosystema est indexé dans / *Zoosystema is indexed in*:

- Science Citation Index Expanded (SciSearch®)
- ISI Alerting Services®
- Current Contents® / Agriculture, Biology, and Environmental Sciences®
- Scopus®

Zoosystema est distribué en version électronique par / *Zoosystema is distributed electronically by*:

- BioOne® (<http://www.bioone.org>)

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Zoosystema* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Zoosystema are referenced by:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Zoosystema est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris / *Zoosystema is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris*

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, *Geodiversitas*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Naturae*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle

CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)

Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40

diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2019
ISSN (imprimé / *print*): 1280-9551/ ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Corrigendum: *Zoosystema* volume 41, article 12

Abdou A., Lord C., Keith P. & Galzin R. 2019. — Phylogéographie de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890 et *Neritina canalis* Sowerby, 1825 (Gastropoda, Cycloneritida, Neritidae). *Zoosystema* 41 (12): 237-248. <https://doi.org/10.5252/zoosystema-2019v41a12>. <http://zoosystema.com/41/12>

Dans la Figure 4 illustrant le réseau d'haplotypes de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890, le demi-cercle représentant les Seychelles a été oublié. La Figure 4 est reproduite ici. De même, dans la la Figure 5 représentant le réseau d'haplotypes de *Neritina canalis* Sowerby, 1825, le demi-cercle représentant Tahiti a été oublié. La Figure 5 est reproduite ici.

In Figure 4 illustrating the web of haplotypes of Neritina stumpffi Boettger, 1890, the semicircle representing Seychelles has been forgotten. Figure 4 is reproduced here. Similarly, in Figure 5 showing the haplotype network of Neritina canalis Sowerby, 1825, the semicircle representing Tahiti has been forgotten. Figure 5 is reproduced here.

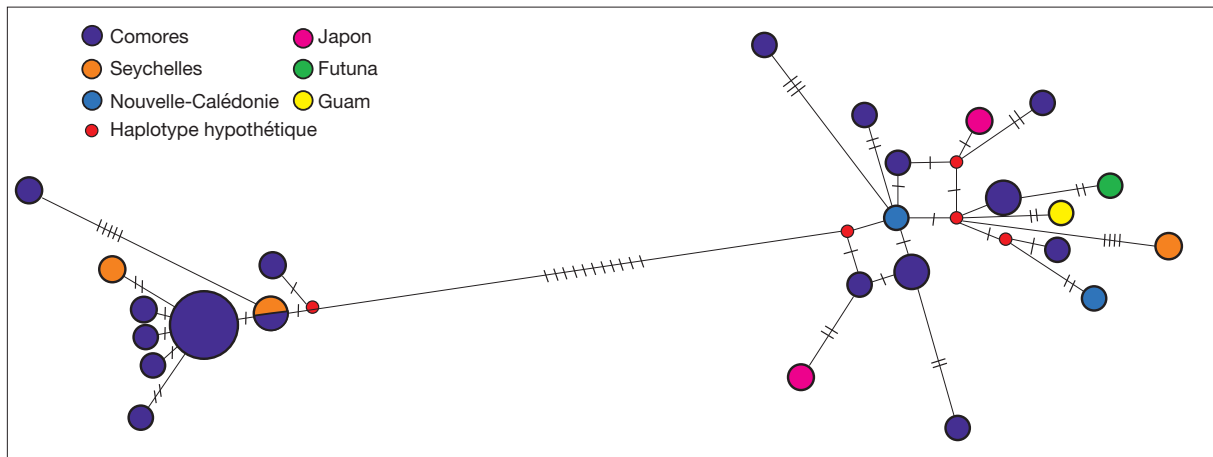


FIG. 4. — Réseau d'haplotypes de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890 selon la méthode du median-joining. Les cercles sont proportionnels à la fréquence des occurrences, le nombre de mutations est indiqué sur les branches par des tirets.

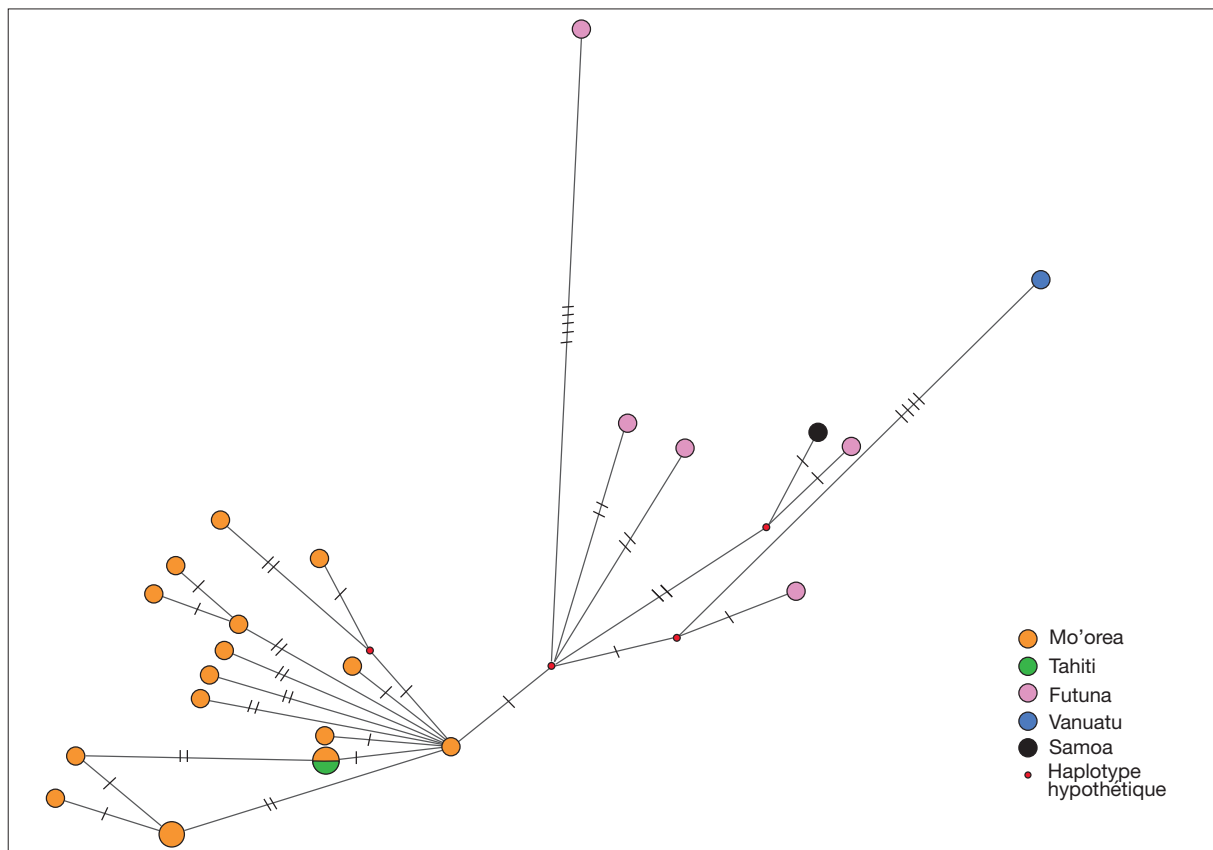


FIG. 5. — Réseau d'haplotypes de *Neritina canalis* Sowerby, 1825 selon la méthode du median-joining. Les cercles sont proportionnels à la fréquence des occurrences, le nombre de mutations est indiqué sur les branches par des tirets.

Phylogéographie de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890 et *Neritina canalis* Sowerby, 1825 (Gastropoda, Cycloneritida, Neritidae)

Ahmed ABDOU
Clara LORD
Philippe KEITH

Unité Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA),
Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université,
Université de Caen Normandie, Université des Antilles, CNRS, IRD,
case postale 26, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
ahmed.abdou@mnhn.fr

René GALZIN

Laboratoire d'excellence Corail, USR 3278 CNRS-EPHE-UPVD,
Centre de Recherches insulaires et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE),
BP 1013 Papetoai, 98729 Moorea, Polynésie française (France)

Soumis le 18 janvier 2018 | Accepté le 10 août 2018 | Publié le 4 juin 2019

[urn:lsid:zoobank.org:pub:578F05FA-D07C-43DD-9EAA-9391D7630C46](https://zoobank.org/pub:578F05FA-D07C-43DD-9EAA-9391D7630C46)

Abdou A., Lord C., Keith P. & Galzin R. 2019. — Phylogéographie de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890 et *Neritina canalis* Sowerby, 1825 (Gastropoda, Cycloneritida, Neritidae). *Zoosystema* 41 (12): 237-248. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2019v41a12>. <http://zoosystema.com/41/12>

RÉSUMÉ

La structuration génétique des populations de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890 dans l'Indo-Pacifique et celle de *Neritina canalis* Sowerby, 1825 dans l'océan Pacifique, ont été étudiées par l'analyse de séquences partielles du gène mitochondrial COI. Le réseau d'haplotypes de *N. stumpffi* a montré une structuration génétique entre les deux océans, avec des haplotypes partagés. Concernant *N. canalis*, les populations du Pacifique ouest et du Pacifique central sont génétiquement structurées, sans haplotypes partagés. Le Triangle de corail semble avoir joué un rôle de barrière filtrante pour *N. stumpffi*, dont la présence dans les deux océans pourrait s'expliquer par la circulation du courant sud-équatorial. Une barrière à la dispersion de *N. canalis* pourrait également exister entre le Pacifique ouest et le Pacifique central.

ABSTRACT

Phylogeography of Neritina stumpffi Boettger, 1890 and Neritina canalis Sowerby, 1825 (Gastropoda, Cycloneritida, Neritidae).

The population genetic structure of *Neritina stumpffi* Boettger, 1890 in the Indo-Pacific and *Neritina canalis* Sowerby, 1825 in the Pacific Ocean were investigated using a fragment of the mitochondrial COI gene. The haplotype network of *N. stumpffi* showed a genetic structuration between the two oceans, with shared haplotypes. Concerning *N. canalis*, western Pacific and central Pacific populations are genetically structured, without shared haplotypes. The Coral Triangle appears to have played a filtering barrier role for *N. stumpffi*, whose presence in both oceans could be explained by the flow of the south-equatorial current. A barrier to the dispersal of *N. canalis* between the western and the central Pacific may also exist.

MOTS CLÉS

Phylogéographie,
dispersion larvaire,
océan Indien,
océan Pacifique,
gène COI.

KEY WORDS

Phylogeography,
larval dispersion,
Indian Ocean,
Pacific Ocean,
COI gene.

INTRODUCTION

L'isolement géographique des îles océaniques joue en faveur de la structuration génétique des populations de certains groupes biologiques (Covich 2006; Crandall *et al.* 2010; Gaither *et al.* 2010). Au niveau de la faune terrestre, le cas d'un groupe à mobilité réduite comme les mollusques est assez démonstratif. Dans l'océan Indien comme dans l'océan Pacifique, plusieurs îles et archipels hébergent beaucoup d'espèces, voire de genres, endémiques. Sont endémiques aux Comores, par exemple, le genre *Pseudelma* Kobelt, 1904 (Streptaxidae Gray, 1860), composé de sept espèces (Abdou *et al.* 2008), ainsi que 11 espèces de Charopidae Hutton, 1884 (Muratov *et al.* 2005). Il y aurait 65 % de mollusques terrestres endémiques à l'île Maurice (Griffiths & Florens 2006) et la même proportion est observée aux Seychelles (Gerlach 2006). Dans le Pacifique, Abdou & Bouchet (2000) rapportent que la plus riche radiation d'Endodontidae Pilsbry, 1895 de toute la Polynésie est constituée de quatre genres, dont trois endémiques et de 30 espèces endémiques, dans l'archipel des Gambier. Cowie *et al.* (1995) ont recensé 763 espèces indigènes dans l'archipel hawaïen, quasiment toutes endémiques. Enfin, selon Gargominy & Fontaine (2014), 508 espèces ou sous-espèces (91 %) de mollusques terrestres et dulçaquicoles de Polynésie française seraient endémiques de ce territoire.

La situation est différente pour les gastéropodes aquatiques, marins et d'eau douce, dont le potentiel dispersif dépend essentiellement du mode de développement. Le développement direct semble prépondérant dans les écosystèmes dulçaquicoles où il est associé à une réduction de la mortalité larvaire en aval de l'habitat des adultes (Holthuis 1995; Crandall *et al.* 2010) alors que le développement à larves planctoniques prédomine dans le milieu marin, surtout chez les invertébrés tropicaux d'eau peu profonde (Vance 1973). Dans le cas des îles volcaniques, en raison de l'isolement, les systèmes dulçaquicoles ne peuvent être colonisés que par des espèces diadromes (Feutry *et al.* 2012). Pour être capables de coloniser ces milieux insulaires d'eau douce, les espèces diadromes amphidromes, particulièrement, dont la reproduction s'effectue en eau douce et la phase larvaire se déroule en mer durant quelques mois, n'ont d'autre choix que de produire des larves planctoniques, capables de retarder leur métamorphose en mer (Crandall *et al.* 2010; Lord *et al.* 2010, 2012; Abdou *et al.* 2015) jusqu'à trouver des habitats plus ou moins lointains dans des rivières propices à leur installation. En effet, le cycle de vie amphidrome consiste en une migration des larves, juste après éclosion, vers l'océan où elles se développent durant un temps variable selon les espèces, avant de se regrouper au niveau des estuaires, de se métamorphoser en juvéniles, puis de migrer vers les habitats des adultes en amont (McDowall 1992; Myers *et al.* 2000; Kano & Kase 2003, 2004; McDowall 2007; Kano 2009; McDowall 2010; Crandall *et al.* 2010; Abdou *et al.* 2015). Ce cycle de vie existe essentiellement dans les petites îles tropicales et sub-tropicales, souvent jeunes et volcaniques, dans lesquelles les habitats d'eau douce sont très instables, et soumis à de fortes perturbations climatiques (McDowall 2007, 2010).

Plusieurs études génétiques à grande échelle géographique ont montré que la persistance des populations diadromes dans les milieux insulaires d'eau douce dépend des événements de colonisation, qui sont tributaires, notamment, de la capacité de dispersion des espèces, des distances entre les habitats et des courants océaniques favorables (Crandall *et al.* 2010; Lord *et al.* 2012; Castelin *et al.* 2013; Feutry *et al.* 2013). La durée de vie larvaire (DVL) de ces espèces varie de quelques heures à une année environ pour les gastéropodes (Kano 2006; Kano & Kase 2008; Castelin 2010; Crandall *et al.* 2010), et elle contribue à la dispersion sur des distances plus ou moins importantes.

Les espèces amphidromes, avec leur phase de dispersion larvaire marine, peuvent être plus largement distribuées, et donc la connectivité des populations plus grande, que de nombreuses espèces marines (Crandall *et al.* 2010; Page *et al.* 2013). D'après Page *et al.* (2013), la connectivité phylogéographique serait déterminée par une combinaison de facteurs intrinsèques biologiques (l'histoire de vie) et de facteurs physiques extrinsèques (courants/hydrographie) variables, qui garantissent le potentiel mais pas nécessairement le pouvoir de dispersion. Pour sa part, Hansen (1980) met plutôt en avant le rôle de la tolérance environnementale (espèces eurytopes vs sténotopes) comme facteur important pour la dispersion à différentes échelles spatiales. Certaines espèces ayant des exigences particulières en matière d'habitat, la spécificité de celui-ci et les exigences écologiques du stade adulte peuvent être déterminantes dans la répartition géographique des populations (Resh *et al.* 1990, 1992; Liu & Resh 1997; Crandall *et al.* 2008; Ayre *et al.* 2009; White *et al.* 2010; Postaire *et al.* 2014; Abdou *et al.* 2015). Dans leur étude sur la colonisation et l'expansion démographique de la faune d'eau douce dans l'archipel hawaïen, Alda *et al.* (2016) suggèrent que c'est bien l'écologie (les exigences climatiques et/ou l'habitat) plutôt que la géologie (l'âge de l'île) qui régit les assemblages des communautés d'eau douce insulaires.

Dans un habitat donné, la connectivité entre les populations est donc régie notamment par les capacités de dispersion des organismes et la présence ou non de barrières biogéographiques (Gaither *et al.* 2010). La plus grande barrière indo-pacifique connue est l'archipel indo-australien (AIA) (Gaither *et al.* 2010; Lord *et al.* 2012; Castelin *et al.* 2013), qui a fortement impacté la distribution des populations marines lors des glaciations du Pléistocène. En raison des fluctuations du niveau de la mer, il a constitué une barrière physique intermittente ayant permis la formation de ponts reliant les systèmes fluviaux au Pléistocène (Voris 2000; de Bruyn *et al.* 2012; Fig. 1). Pendant cette période, les détroits de Torres, de la Sonde et de Malacca ont été fermés plusieurs fois (Voris 2000; Crandall *et al.* 2008; Taillebois *et al.* 2013), limitant ainsi la dispersion larvaire entre les deux océans (Fig. 1). D'après Rijsdijk *et al.* (2014), certaines îles ont vu leur taille réduite de plus de 50 % depuis la période du dernier maximum glaciaire, en raison de l'élévation du niveau de la mer. Cela a conduit à une perte importante de l'habitat côtier et une augmentation significative de l'isolement par l'augmentation des distances entre les îles. Cette barrière a donc joué un rôle de filtre aussi bien en son sein qu'entre le Pacifique et l'océan Indien.

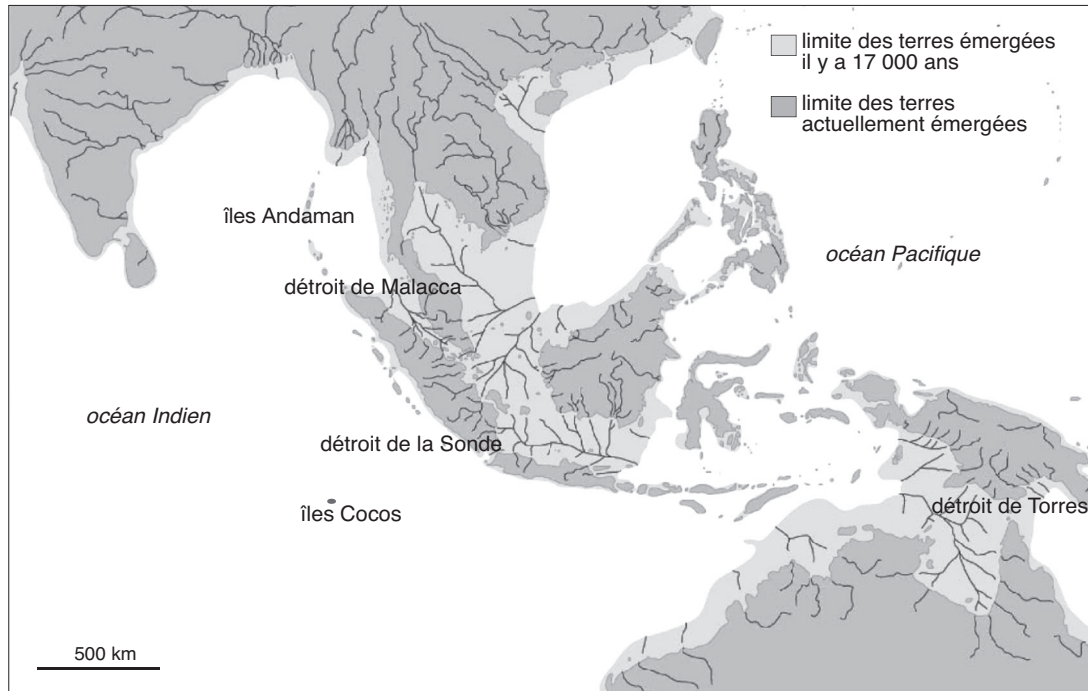


FIG. 1. — Carte de la région Indo-australienne au Pléistocène, lors du dernier maximum glaciaire, il y a 17 000 ans environ. Le niveau de la mer était à 120 m en dessous du niveau actuel. Les détroits de Malacca, de la Sonde et de Torres, par exemple, étaient fermés. Ce niveau eustatique a varié de 120 m à 0 m durant le Pléistocène, avec toutes les profondeurs intermédiaires ayant chaque fois fermé ou ouvert un passage (rôle de barrière filtrante de l'AIA). Carte modifiée d'après Voris (2000), © 2000 Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, USA.

Compte tenu des capacités dispersives et des éventuels obstacles à la dispersion, la connectivité entre les populations d'une même espèce peut être indirectement évaluée par l'étude de la structure génétique entre ces populations. La distribution géographique des espèces est le reflet de cette connectivité. La phylogéographie permet donc de mettre en évidence l'existence ou non de barrières aux flux de gènes ou d'isolements géographiques (Avisé *et al.* 1987; Avisé 1998). Ces barrières peuvent être physiques, physiologiques, écologiques ou comportementales (Covich 2006). Elles peuvent être de plusieurs natures à la fois, comme c'est le cas, par exemple, pour *Nerita atramentosa* Reeve, 1855, une des rares espèces de Neritidae, autres que celles du genre *Theodoxus* Montfort, 1810, à s'être adaptée au climat tempéré (Ayre *et al.* 2009; Waters *et al.* 2005). Cette espèce montre une structure génétique est-ouest au sud de l'Australie, de part et d'autre du promontoire de Wilson, qui constitue une barrière physique paléogéographique. Sa distribution latitudinale au sud de l'Australie et dans l'île du nord de la Nouvelle-Zélande est, par contre, de nature écologique car liée à la température (Waters *et al.* 2005).

Neritina stumpffi Boettger, 1890 est une espèce de gastéropode Neritidae amphidrome qui était connue seulement de l'océan Indien occidental (Madagascar, Comores, Seychelles) jusqu'à ce que Abdou *et al.* (2017) découvrent sa présence dans le Pacifique (Japon, Guam, Nouvelle-Calédonie, Futuna). *Neritina canalis* Sowerby, 1825 a une large répartition dans le Pacifique ouest (PO) et central (PC), allant des Philippines aux Îles Marquises (Pointier & Marquet 1990; Haynes 2001, 2005; Crandall *et al.* 2010). Ces deux espèces sont globalement

semblables par la forme et les couleurs de leurs coquilles. Elles ont une coquille oblongue, de couleur marron à noir (Fig. 2). *Neritina stumpffi* se distingue de *N. canalis* par un opercule dont la face externe est brun foncé, presque noir (Boettger 1890; Starmühlner 1983), une cloison pariétale granuleuse, rouge à blanchâtre. L'opercule de certains échantillons présente, partant du noyau, une bande claire divisée en forme de Y. La seconde possède, quant à elle, une cloison pariétale jaune orange à rouge postérieurement et, généralement, un « canal » entre le bord pariétal et la terminaison supérieure du labre.

Bien qu'elles soient assez largement réparties, ces deux espèces ont été peu étudiées.

L'objectif de notre travail est d'étudier la structuration génétique des populations de *Neritina stumpffi* et de *N. canalis* au sein de leur aire de distribution i.e., respectivement l'Indo-Pacifique et l'océan Pacifique. Cette analyse permettra de visualiser l'existence ou non d'une rétention larvaire et donc la présence d'un flux de gènes à différentes échelles spatiales, entre les différentes localités. Ce travail sera plus particulièrement significatif pour la gestion et la conservation des espèces. En effet, selon que le flux des gènes soit transocéanique, régional ou très local, la gestion sera nécessairement différente.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ÉCHANTILLONNAGE ET SÉQUENÇAGE

Une bonne partie du matériel concernant l'océan Indien a été récoltée à l'occasion de différentes missions de terrain.

C'est le cas des Comores, où deux campagnes ont eu lieu en 2005 et 2006. Des récoltes de Neritidae ont été réalisées du 30 octobre au 4 novembre 2005 à Mohéli (Mwali) et Anjouan (Ndzuwani) lors d'une mission d'inventaire financée par Conservation International (Keith *et al.* 2006). Une autre mission, conduite par l'Association réunionnaise de Développement de l'Aquaculture (ARDA) a eu lieu à Mayotte (Maore) du 13 au 21 mai 2006 (Valade *et al.* 2007). Des récoltes complémentaires ont été réalisées à Mohéli les 30 et 31 décembre 2013. Une mission spécifique organisée conjointement par l'UMR 7208 BOREA et l'USR 3278 CRILOBE nous a permis d'échantillonner à Mo'orea et Tahiti en Polynésie française durant le mois de février 2014. En outre, nous avons pu bénéficier d'échantillons collectés par des membres BOREA et par des partenaires de la zone indo-pacifique provenant des Seychelles, de Mayotte, de Nouvelle-Calédonie, de Futuna et du Japon (Okinawa) (Tableau 1 ; Fig. 3).

Sur le terrain, les nerites ont été essentiellement collectés à vue. Ils sont, en effet, pratiquement tous visibles à l'œil nu, vivants accrochés au substrat de blocs rocheux. Les spécimens ont été fixés à l'alcool à 70 % ou à 95 %. Nous avons identifié les espèces, en nous aidant de la littérature, de la description d'origine (Boettger 1890) et des collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN).

En raison de la qualité de conservation de certains spécimens des Comores, l'analyse moléculaire n'a pu être réalisée que sur un nombre limité des échantillons issus des récoltes de 2005 et 2006. Un fragment de 609 pb du gène mitochondrial codant pour la première sous-unité de la Cytochrome oxydase I (COI) a été séquencé pour 58 spécimens, 34 de *N. stumptzi* et 24 de *N. canalis* (Tableau 1). Pour *N. stumptzi* (Fig. 2D-H), 28 échantillons sont issus de l'océan Indien (Comores, N=25 et Seychelles, N=3) et six de l'océan Pacifique (Nouvelle-Calédonie, N=2 ; Japon, N=2 ; Futuna, N=1 et Guam, N=1). Pour *N. canalis* (Fig. 2A-C), 16 échantillons sont de Mo'orea, un de Tahiti, cinq de Futuna, un du Vanuatu et un de Samoa. Cinq séquences ont été récupérées dans GenBank ([AB477484](#), [AB477485](#), [AB477505](#) à [AB477507](#)), trois de *N. stumptzi* et deux de *N. canalis* (Kano 2009).

Pour chaque individu sélectionné, nous avons prélevé quelques milligrammes de tissu du muscle du pied. L'ADN génomique total a été extrait à l'aide du robot semi-automatique *eppendorf "epMotion 5075"* suivant le protocole du Kit *NucleoSpin® 96 Tissue* de MACHEREY-NAGEL. L'ADN a été amplifié par PCR en utilisant les amorces universelles développées par Folmer *et al.* (1994), LCOI1490 (5'-GGTCAACAAATCATAAA-GATATTGG-3') et HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGT-GACCAAAAAATCA-3'). L'amplification a été réalisée dans un volume final d'environ 21 µl contenant 12,94 µl d'eau stérile, 2 µl de tampon TAQ, 1 µl de DMSO (DiMéthyl Sulfoxyde), 1 µl de BSA (Sérum Albumine Bovine), 1,5 µl de MgCl₂, 0,80 µl de Mix dNTP (DesoxyriboNucleotide TriPhosphate) à 6,6 mM, 0,32 µl de chaque amorce, 0,12 µl de Taq polymérase (Qiagen), 1 à 1,5 µl d'ADN. La PCR a été réalisée à l'aide d'un thermocycleur *Bio-Rad C1000 Touch™*, selon le programme ci-après : trois minutes de dénaturation initiale à 95°C, suivie de 40 cycles de dénaturation à 95°C

TABLEAU 1. — Liste et localisation (archipels) des échantillons ayant fait l'objet de l'analyse moléculaire. Le numéro d'identification des spécimens au Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) ainsi que celui des séquences dans GenBank sont indiqués.

Localité	Année	Nb	MNHN	GenBank
<i>Neritina stumptzi</i> Boettger, 1890				
Anjouan, (Comores)	2005	3	MNHN-IM-2013-62796	MF407571
			MNHN-IM-2013-62797	MF407648
			MNHN-IM-2013-62798	MF407639
Mohéli (Comores)	2005	2	MNHN-IM-2013-62794	MF407637
			MNHN-IM-2013-62795	MF407638
Mohéli (Comores)	2008	2	MNHN-IM-2013-62792	MF407619
			MNHN-IM-2013-62793	MF407620
Mohéli (Comores)	2013	14	MNHN-IM-2013-62778	MF407618
			MNHN-IM-2013-62779	MF407617
			MNHN-IM-2013-62780	MF407636
			MNHN-IM-2013-62781	MF407622
			MNHN-IM-2013-62782	MF407624
			MNHN-IM-2013-62783	MF407630
			MNHN-IM-2013-62784	MF407631
			MNHN-IM-2013-62785	MF407626
			MNHN-IM-2013-62786	MF407615
			MNHN-IM-2013-62787	MF407632
			MNHN-IM-2013-62788	MF407627
			MNHN-IM-2013-62789	MF407633
			MNHN-IM-2013-62790	MF407628
			MNHN-IM-2013-62791	MF407629
Mayotte (Comores)	2006	1	MNHN-IM-2013-62802	MF407642
Mayotte (Comores)	2014	3	MNHN-IM-2013-62799	MF407616
			MNHN-IM-2013-62800	MF407634
			MNHN-IM-2013-62801	MF407635
Seychelles	2012	3	MNHN-IM-2013-62803	MF407625
			MNHN-IM-2013-62804	MF407640
			MNHN-IM-2013-62805	MF407641
Nouvelle-Calédonie	2013	2	MNHN-IM-2013-62806	MF407645
			MNHN-IM-2013-62807	MF407623
Futuna	2014	1	MNHN-IM-2013-62809	MF407621
Okinawa (Japon)		2	—	AB477505
				AB477506
Guam (Micronésie)		1	—	AB477507
<i>Neritina canalis</i> Sowerby, 1825				
Vanuatu	2006	1	—	AB477484
Samoa		1	—	AB477485
Futuna	2014	5	MNHN-IM-2013-62820	MF407598
			MNHN-IM-2013-62821	MF407599
			MNHN-IM-2013-62822	MF407600
			MNHN-IM-2013-62823	MF407601
			MNHN-IM-2013-62824	MF407602
Tahiti (Polynésie)	2014	1	MNHN-IM-2013-62825	MF407585
Mo'orea (Polynésie)	2014	16	MNHN-IM-2013-62826	MF407587
			MNHN-IM-2013-62827	MF407588
			MNHN-IM-2013-62828	MF407589
			MNHN-IM-2013-62829	MF407590
			MNHN-IM-2013-62830	MF407591
			MNHN-IM-2013-62831	MF407603
			MNHN-IM-2013-62832	MF407586
			MNHN-IM-2013-62833	MF407597
			MNHN-IM-2013-62834	MF407596
			MNHN-IM-2013-62835	MF407604
			MNHN-IM-2013-62836	MF407583
			MNHN-IM-2013-62837	MF407584
			MNHN-IM-2013-62838	MF407592
			MNHN-IM-2013-62839	MF407593
			MNHN-IM-2013-62840	MF407594
			MNHN-IM-2013-62841	MF407595
Total		58		

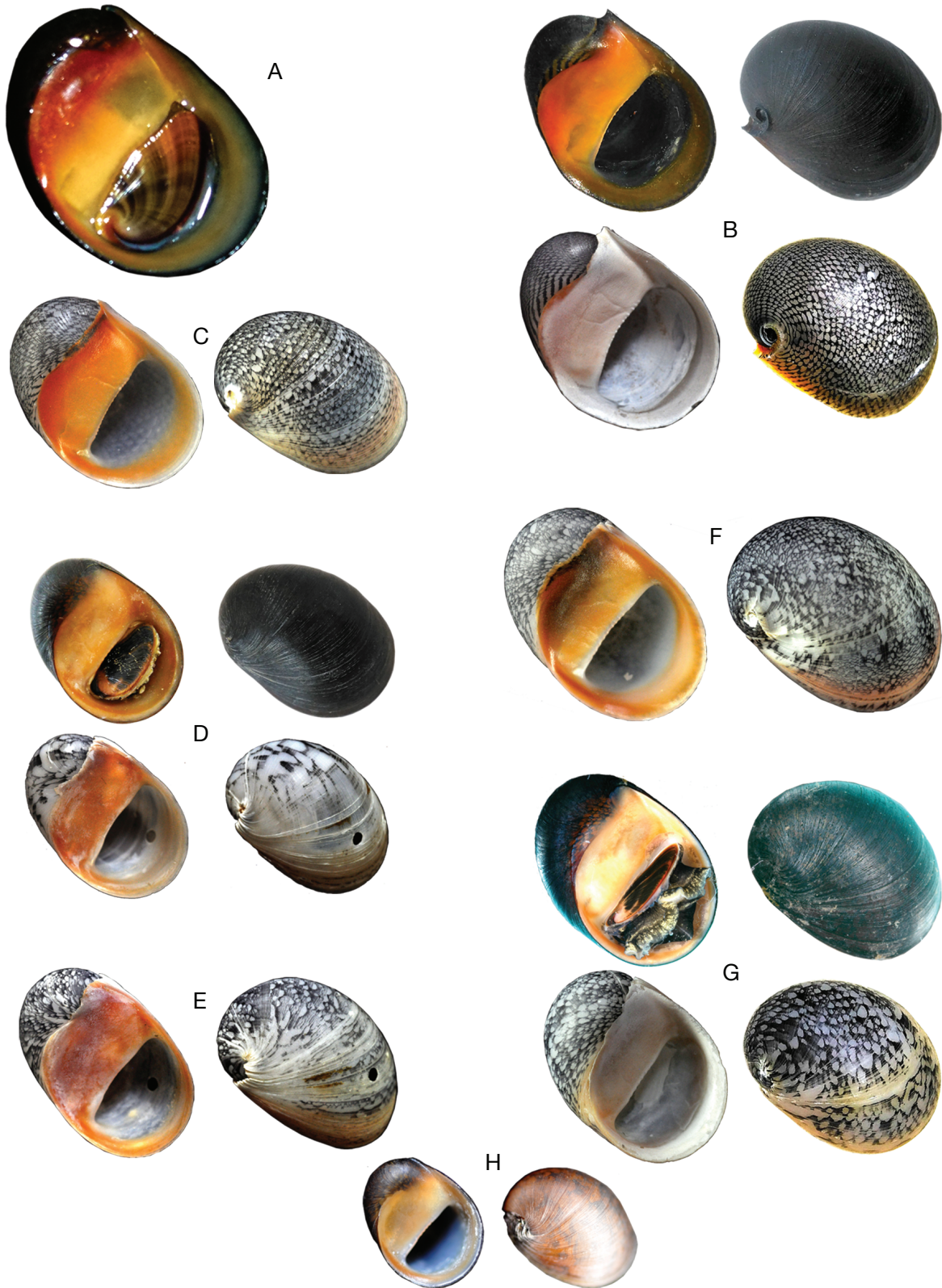


FIG. 2. — **A-C**, *Neritina canalis* Sowerby, 1825 : **A**, MNHN-IM-2013-62837, Mo'orea ; **B**, MNHN-IM-2013-62829 Mo'orea ; **C**, MNHN-IM-2013-62821, Futuna ; **D-H**, *N. stumpffi* Boettger, 1890 : **D**, MNHN-IM-2013-62806, Nouvelle-Calédonie ; **E**, MNHN-IM-2013-62808, Nouvelle-Calédonie ; **F**, MNHN-IM-2013-62809, Futuna ; **G**, MNHN-IM-2013-62796, Comores ; **H**, MNHN-IM-2013-62803, Seychelles. Les échantillons sont présentés avec le périostacum (**A**, **H**, et position haute de **B**, **D**, **G**) ou sans le périostacum (**C**, **E**, **F**, et position basse de **B**, **D**, **G**) après un traitement à l'eau de javel, montrant ainsi les motifs réels de la coquille, produits au niveau de la couche calcitique externe. Hauteur des spécimens : A, 28,40 mm ; B, 21,10 mm ; C, 19,86 mm ; D, 17,18 mm ; E, 19,66 mm ; F, 22,11 mm ; G, 20 mm ; H, 14,78 mm (la hauteur des échantillons a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse électronique « Absolute digimatic caliper », model n° CD-15DC, de Mitutoyo corp, avec une marge d'erreur de 0,02 mm).

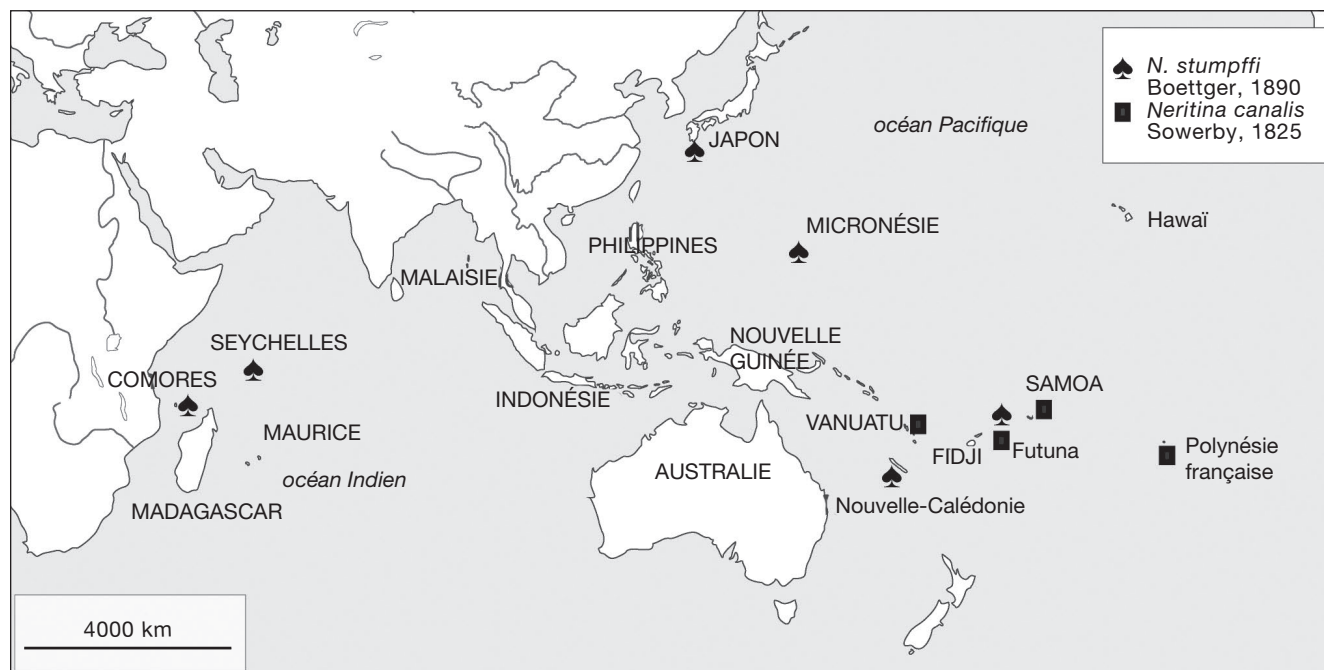


FIG. 3. — Localités de provenance des échantillons étudiés pour les deux espèces.

pour 30 secondes, hybridation 40-42°C pour 30 secondes, élongation à 72°C pour 45 secondes, suivis d'une élongation finale de 5 minutes à 72°C. Les produits de PCR ont été visualisés par migration électrophorétique sur un gel d'agarose à 1,5 %, préparé avec du tampon TBE (Tris, Borate, EDTA) et un agent intercalant de l'ADN, le BET (Bromure d'Ethidium). Le séquençage des produits PCR a été réalisé par Eurofins (<http://www.eurofins.fr>) en utilisant les mêmes amorces.

Les séquences partielles du gène COI ont été vérifiées et nettoyées et les chromatogrammes des deux brins (*forward* et *reverse*) ont été comparés à l'aide du logiciel CodonCode Aligner 5.0.2 (Codon Code Corporation). Les séquences ont été alignées par ClustalW à l'aide du logiciel MEGA 6.0 (Tamura *et al.* 2013).

Analyse des données

Le petit nombre d'échantillons par île ne pouvant pas être utilisé pour les analyses de populations à l'échelle locale, nous avons fait le choix de répartir les îles en deux groupes distincts pour chaque espèce. Ces deux groupes matérialisent les deux populations observées. Il s'agit des groupes océan Indien (Comores, Seychelles) et océan Pacifique (Japon, Guam, Nouvelle-Calédonie, Futuna) pour *N. stumpffii* ; Pacifique ouest (Vanuatu, Samoa, Futuna) et Pacifique central (Polynésie française) pour *N. canalis*.

Les indices de diversité tels que le nombre d'haplotypes (nd), la diversité haplotypique (h), qui mesure l'unicité d'un haplotype particulier dans une population donnée et la diversité nucléotidique (π), qui mesure le degré de polymorphisme au sein d'une population, ont été estimés avec *Arlequin v3.5.2.2* (Excoffier & Lischer 2010). La recherche d'haplotypes partagés par plusieurs individus a été effectuée à l'aide du logiciel

DnaSP v5.1 (Librado & Rozas 2009). Pour visualiser les relations généalogiques entre les haplotypes et leur répartition géographique, des réseaux d'haplotypes ont été construits selon la méthode du Median-Joining implémentée dans *Network v4.6.1.4* (Bandelt *et al.* 1999), en utilisant les paramètres par défaut. Pour évaluer le niveau de structure génétique entre les différents groupes de localités, l'indice de différenciation génétique F_{ST} (Wright 1951, 1978) a été estimé, à partir d'une analyse de variance/covariance moléculaire (AMOVA : Analysis of MOlecular VAriance, Excoffier *et al.* 1992) implémentée dans le programme *Arlequin v3.5.2.2* (Excoffier & Lischer 2010). Le F_{ST} est testé par rapport à une distribution théorique obtenue par 1000 jeux de données simulés par permutation des individus entre les groupes prédéfinis.

RÉSULTATS

Sur les 34 séquences de 609 pb du COI obtenues pour *N. stumpffii*, nous avons obtenu 25 haplotypes et 56 (9 %) sites polymorphes (nsp). La diversité haplotypique (h) est très élevée avec la valeur maximale (1,0) dans l'océan Pacifique ; la diversité nucléotidique (π) est, en revanche, faible mais relativement plus élevée dans l'océan Indien (voir Tableau 2).

Le réseau d'haplotypes (Fig. 4) montre deux entités génétiques fortement structurées ($F_{ST} = 0,288$; $p = 0,014$), mais non superposables à la répartition géographique. Le premier haplogroupe est composé des haplotypes issus du Pacifique (Japon, Guam, Nouvelle-Calédonie, Futuna) et d'haplotypes issus de l'océan Indien (11 des Comores et un des Seychelles). Le second haplogroupe est uniquement composé d'haplotypes provenant de l'océan Indien. Un des haplotypes du second

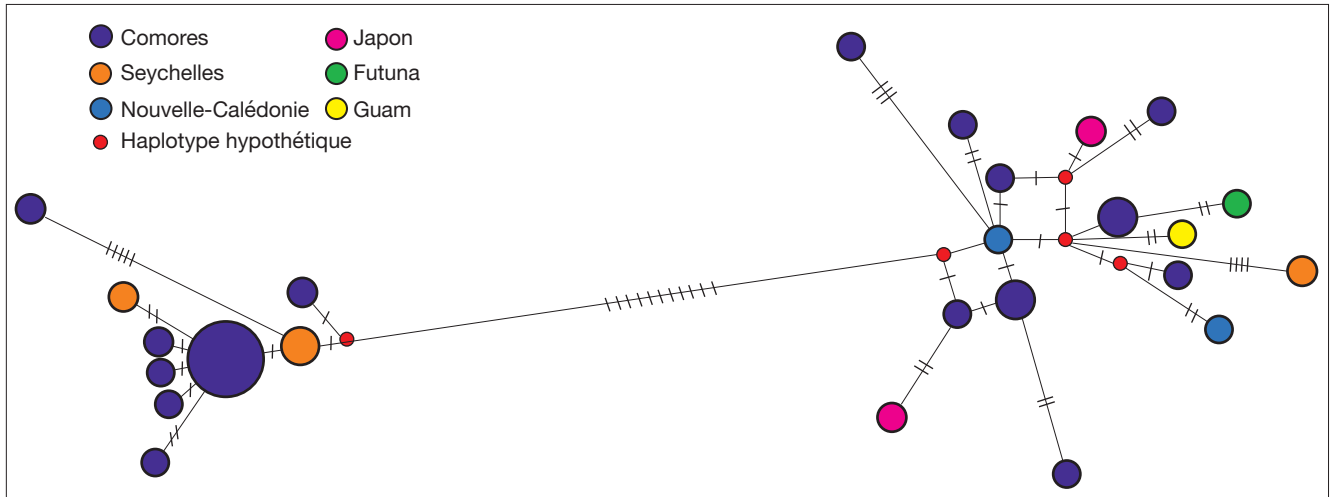


FIG. 4. — Réseau d'haplotypes de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890 selon la méthode du median-joining. Les cercles sont proportionnels à la fréquence des occurrences, le nombre de mutations est indiqué sur les branches par des tirets.

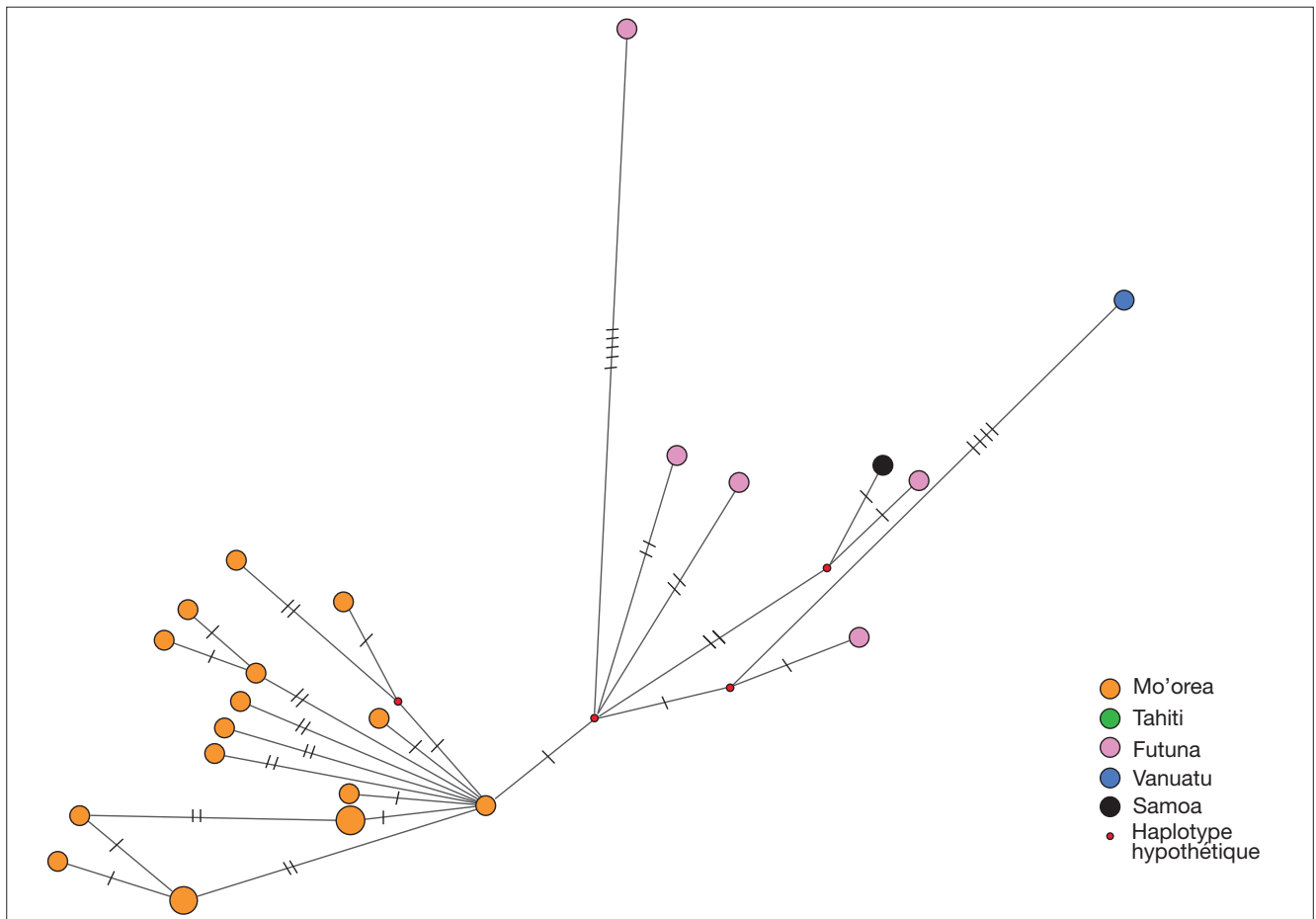


FIG. 5. — Réseau d'haplotypes de *Neritina canalis* Sowerby, 1825 selon la méthode du median-joining. Les cercles sont proportionnels à la fréquence des occurrences, le nombre de mutations est indiqué sur les branches par des tirets.

haplogroupe est partagé par sept échantillons des Comores (six de Mohéli, un de Anjouan) et un autre est à la fois aux Comores et aux Seychelles.

S'agissant de *N. canalis*, les 609 pb du gène COI séquencés pour 24 individus, ont donné 22 haplotypes, 38 (6 %) sites polymorphes, une diversité haplotypique très élevée

TABLEAU 2. — Indices de diversité basés sur 609 pb du gène COI chez les deux populations de *Neritina stumpffi* Boettger, 1890. Abréviations et symboles : **ns**, nombre de séquences ; **nh**, nombre d'haplotypes ; **nsp**, nombre de sites polymorphes ; **h**, diversité haplotypique ; **π**, diversité nucléotidique.

	ns	nh	nsp	h	π
océan Indien	28	19	41	0,937	0,015
océan Pacifique	6	6	15	1,000	0,009

TABLEAU 3. — Indices de diversité basés sur 609 pb du gène COI chez les deux populations de *Neritina canalis* Sowerby, 1825. Abréviations et symboles : **ns**, nombre de séquences ; **nh**, nombre d'haplotypes ; **nsp**, nombre de sites polymorphes ; **h**, diversité haplotypique ; **π**, diversité nucléotidique.

	ns	nh	nsp	h	π
Pacifique ouest	7	7	19	1,000	0,010
Pacifique central	17	15	19	0,985	0,006

($h = 1,00$ dans le Pacifique ouest ; $h = 0,99$ dans le Pacifique central) et une diversité nucléotidique faible, plus basse en Pacifique central qu'en Pacifique ouest (voir Tableau 3). Le F_{ST} estimé (0,248) indique une forte structuration génétique entre Pacifique ouest et Pacifique central ($p = 0,000$). Ce résultat est soutenu par le réseau d'haplotypes (Fig. 5) qui montre deux principales entités génétiques, géographiquement distribuées entre Pacifique ouest (représenté par Samoa, Vanuatu et Futuna) et Pacifique central (représenté par Mo'orea et Tahiti). Les 17 échantillons du Pacifique central sont représentés par 14 haplotypes enracinés sur un même quinzième, et les sept du Pacifique ouest sont représentés par sept haplotypes différents.

DISCUSSION

Dans le cas des deux espèces étudiées, nous avons observé une structure génétique des populations et des variations de connectivité. La diversité génétique de toutes les populations observées dans cette étude est caractérisée par une diversité haplotypique élevée combinée à une diversité nucléotidique faible. Cela suggérerait une croissance rapide à partir d'une population ancestrale de faible effectif, si l'on pouvait écarter un effet artefactuel éventuel, dû au petit nombre d'échantillons issus du Pacifique ouest pour *N. canalis*, et de l'océan Pacifique pour *N. stumpffi*. S'agissant de *N. stumpffi*, les analyses génétique et morphométrique réalisées par Abdou *et al.* (2017) ont écarté l'hypothèse de deux entités génétiques vivant en sympatrie dans l'océan Indien. Par conséquent, la mise en évidence d'une structuration génétique chez cette espèce ($F_{ST} = 0,288$; 11 mutations nucléotidiques) semble indiquer la présence d'une barrière (actuelle ou passée), qui limiterait la dispersion de l'espèce entre les deux océans, Pacifique et Indien. Néanmoins, des échantillons des Comores et des Seychelles, issus des mêmes stations possèdent des haplotypes différents, dont certains sont partagés avec des îles du Pacifique. Des migrations ont donc eu lieu du Pacifique vers l'océan Indien, même si elles ont été limitées.

De nombreuses études ont montré que, suivant des processus complexes de dispersion, des espèces aquatiques indo-pacifiques ont pu former ou non des populations distinctes, chez des gastéropodes (Frey & Vermeij 2008 ; Crandall *et al.* 2008, 2010 ; Postaire *et al.* 2014 ; cette étude), des poissons (Gaither *et al.* 2010 ; Lord *et al.* 2012 ; Taillebois *et al.* 2013) ou des crustacés (Castelin *et al.* 2013). Avec ses milliers d'îles, l'AIA, également appelé Triangle de corail, est une des régions du monde les plus riches en biodiversité, dans laquelle les changements eustatiques induits par les glaciations du Pléistocène ont joué comme des pompes à spéciation par vicariance (Frey & Vermeij 2008 ; Carpenter *et al.* 2011 ; de Bruyn *et al.* 2012). Mais si cette région constitue un haut lieu de la biodiversité actuelle, c'est essentiellement en raison de l'éclatement de la Téthys à l'oligocène/miocène, qui a provoqué une redistribution de taxons, y compris de la faune d'eau douce (Bunje & Lindberg 2007). En effet, le centre de la paléobiodiversité marine tropicale se situait au sein de la Téthys (Cowman & Bellwood 2013 ; Leprieur *et al.* 2016) jusqu'à sa migration vers le Triangle de corail au miocène, à la faveur de la fermeture de cet océan et à la délocalisation du bloc australien vers l'Asie du sud (Cowman & Bellwood 2013 ; Postaire *et al.* 2014 ; Leprieur *et al.* 2016).

L'hypothèse de cette migration dans le sens océan Pacifique vers l'océan Indien est soutenue, non seulement par le réseau d'haplotypes et les indices de diversité génétique, mais aussi par la courantologie (Fig. 6). En effet, la diversité haplotypique maximale ($h = 1,00$) dans l'océan Pacifique est en faveur d'une origine Pacifique de cette espèce.

À ce jour, *N. stumpffi* n'est signalée, dans l'océan Indien, qu'à Madagascar, aux Comores et aux Seychelles (Starmühlner 1983). Son absence aux Mascareignes (Griffiths & Florens 2006) pourrait s'expliquer par la circulation des courants océaniques (Fig. 6) et/ou un comportement particulier de l'espèce (migration verticale, réponses sensorielles, etc.), le transport des larves vers l'habitat d'implantation approprié pouvant être influencé par l'interaction de facteurs biophysiques et comportementaux, notamment (Weersing & Toonen 2009). Ces courants océaniques expliqueraient aussi le sens de migration, même si elle est limitée, entre l'océan Pacifique et l'océan Indien.

En effet, la connexion marine entre l'océan Pacifique et le sud-ouest de l'océan Indien (SOOI) est essentiellement assurée par le courant sud-équatorial (CSE), qui passe par un couloir délimité par le nord de l'Australie et le sud de l'Indonésie, entre 10°S et 20°S. La circulation du CSE dans le SOOI (Fig. 6) a été expliquée par Guyomard *et al.* (2006) et modélisée en 3D par Pous *et al.* (2010), qui ont reproduit les voies possibles de migration des larves, en tenant compte notamment des courants, de la température et de la salinité. Il apparaît que ce courant, qui est le plus intense à la surface mais atteint 1400 m de profondeur par endroits (Pous *et al.* 2014), se divise en deux au niveau de Madagascar, après avoir traversé le plateau des Mascareignes, entre Carcados Carajos et l'île Maurice, pour donner naissance au courant sud-est malgache (CSEM) vers le sud, rejoignant le système du courant des Aiguilles, et au courant nord-est malgache (CNEM) (Fig. 6). Les simulations

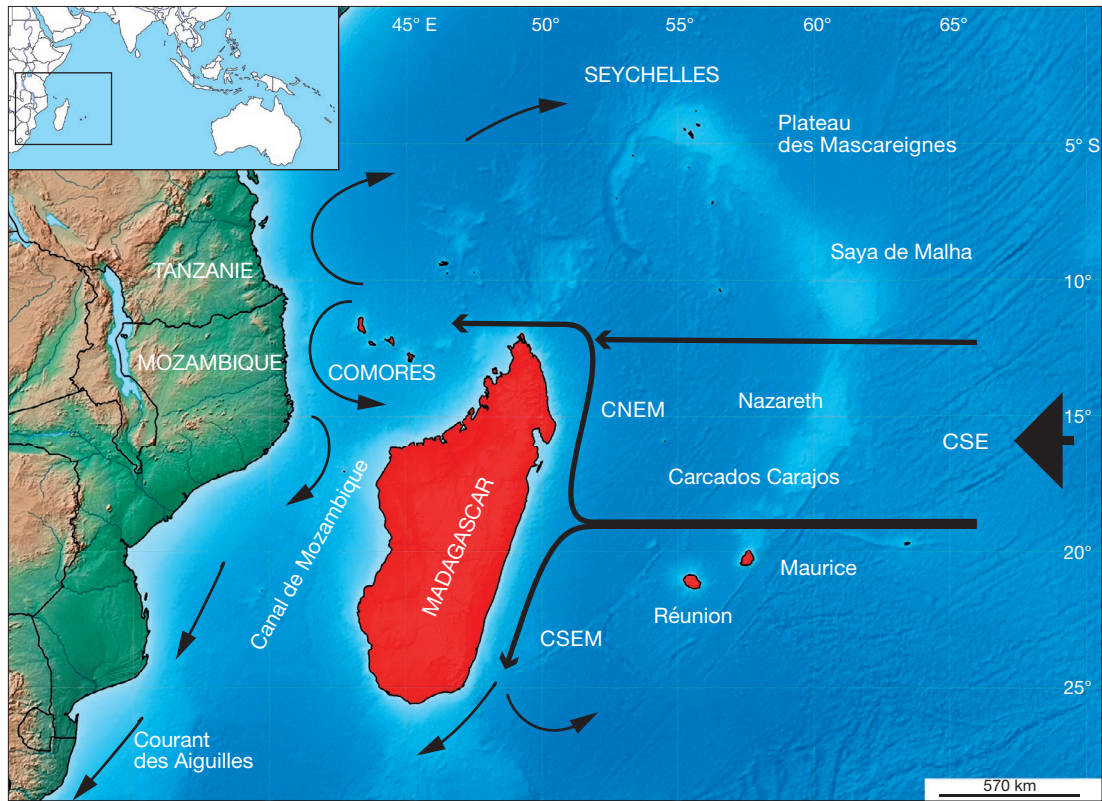


FIG. 6. — Circulation des courants océaniques dans le Sud ouest de l'océan Indien. Schéma basé sur les études de Guyomard *et al.* (2006) et Pous *et al.* (2010).

réalisées ont montré que l'essentiel des particules atteignant les Comores sont transportées par le flux nord du CSE, passant entre le banc de Saya de Malha et le banc de Nazareth, avant de rejoindre le CNEM au niveau du cap d'Ambre au nord de Madagascar (Pous *et al.* 2010, 2014). Le courant nord continue ensuite vers la côte est-africaine, au niveau de l'archipel de Quirimbas au nord du Mozambique, où il se subdivise en deux branches, l'une alimentant le courant côtier est-africain (Guyomard *et al.* 2006) vers le Nord, l'autre, entrant dans la circulation anticyclonique du nord du canal (Fig. 6). Cette voie de migration directe, par le nord du CSE entre 10°S et 14°S, serait plus courte et sans doute plus rapide pour les larves des espèces diadromes, les courants y étant plus intenses. C'est ce que suggèrent Castelin *et al.* (2013), dans leur étude sur la phylogéographie de la crevette amphidrome *Macrobrachium lar* (Fabricius, 1798), qui trouvent des résultats similaires aux nôtres. Ils expliquent ainsi l'existence d'haplotypes partagés entre des échantillons du Pacifique ouest (Indonésie, Îles Caroline, Nouvelle-Calédonie, Vanuatu, Fidji et Futuna) et des échantillons du nord du SOOI (Comores et Seychelles), alors qu'ils observent au sein même de cette zone une forte rupture phylogénétique entre les échantillons de Madagascar, Maurice et La Réunion, d'une part et ceux des Comores et des Seychelles d'autre part. Lord *et al.* (2012) ont également trouvé pour le téléostéen amphidrome *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas, 1770), une forte structuration géographique entre la Polynésie française et le Pacifique ouest, de même qu'entre le Pacifique ouest et l'océan Indien.

Selon les résultats de ces études et le schéma observé pour *N. stumpffi*, on peut raisonnablement émettre l'hypothèse que les larves pourraient emprunter du Pacifique, la route migratoire du nord de l'océan Indien, passant entre Saya de Malha et Nazareth, puisque nous avons trouvé aux Comores et aux Seychelles des haplotypes du Pacifique. Cette hypothèse est renforcée par l'absence de cette espèce dans les Mascareignes (Griffiths & Florens 2006), et par le fait que sa présence à Madagascar est essentiellement signalée à Nossy Bé et Nossy Komba (Boettger 1890; Starmühlner 1983), au nord-ouest de l'île, à hauteur des Comores. Notons cependant que si le rôle majeur des courants océaniques dans la structuration génétique des populations est incontestable (White *et al.* 2010; Pages *et al.* 2013), il existe plusieurs cas montrant qu'à une plus grande échelle géographique, des espèces, parfois proches, subissant les mêmes courants océaniques, empruntent des routes de migration différentes, puisque les traits d'histoire de vie particuliers des espèces (la profondeur à laquelle elles circulent, par exemple) interviennent. Le cas des gastéropodes amphidromes *Neritina canalis* et *Neripteron dilatatum* (Broderip, 1833) (Crandall *et al.* 2010), des gastéropodes marins *Nerita plicata* (Linnaeus, 1758) et *N. albicilla* (Linnaeus, 1758) (Crandall *et al.* 2008) ou celui des poissons téléostéens récifaux *Lutjanus kasmira* (Forsskal, 1775) et *L. fulvus* (Forster, 1801) (Gaither *et al.* 2010), illustrent bien ce phénomène.

La forte structuration génétique de *N. canalis* ($F_{ST} = 0,248$) que nous avons observée entre le Pacifique ouest et le Pacifique central, est en accord avec les résultats obtenus dans l'étude réalisée

par Crandall *et al.* (2010) sur cette même espèce. Cependant, nous n'avons trouvé aucun haplotype partagé entre le Pacifique ouest et le Pacifique central, cela étant probablement dû au faible nombre d'individus analysés (N=24). Il existerait donc une barrière à la dispersion entre ces deux zones. L'existence de cette barrière entre le Pacifique central, la Polynésie en particulier, et le Pacifique ouest, a été également trouvée pour deux espèces amphidromes à très large répartition indo-pacifique, l'une d'un poisson gobie (*Sicyopterus lagocephalus*) (Keith *et al.* 2005 ; Lord *et al.* 2012) et l'autre d'une crevette (*Macrobrachium lar*) (Castelin *et al.* 2013). Cet isolement serait dû à une combinaison complexe d'obstacles géographique, biogéographique ou écologique. S'agissant de *N. canalis*, Crandall *et al.* (2010) ont, en outre, montré l'absence de structure géographique au sein et entre trois archipels du Pacifique ouest (Vanuatu, Fidji et Samoa), sur une étendue de plus de 2000 km, prouvant ainsi la grande capacité de cette espèce à retarder la métamorphose. Dans l'étude de Crandall *et al.* (2010), une autre espèce de nérîte, *Neripteron dilatatum*, ne montre aucune structure génétique à l'échelle de plusieurs milliers de kilomètres, allant du Pacifique ouest aux Îles de la Société et aux Marquises, montrant aussi la perméabilité de la barrière entre le Pacifique ouest et le Pacifique central dans le cas de cette espèce. Cela peut s'expliquer par des traits de vie différents, par exemple par une très longue durée de vie larvaire ou par un phénomène d'extinction suivi de recolonisation. Selon Crandall *et al.* (2012), la connexion entre le Pacifique central et le Pacifique ouest dans ce cas, et donc le flux génétique entre ces deux biozones, se ferait essentiellement lors des variations des courants océaniques, dues à des événements climatiques de grande ampleur, El Niño et La Niña, ayant cours périodiquement dans cette région, et connus sous le nom de « El Niño Southern Oscillation ».

Il apparaît clairement que l'étude de la dispersion et de la connectivité des espèces est essentielle à la gestion durable des ressources naturelles aquatiques marines et dulçaquicoles, et que les protocoles de gestion doivent nécessairement tenir compte des voies de dispersion (Wilson *et al.* 2016). Maintenant que la répartition géographique des deux espèces de nérîtes étudiées ici est relativement mieux connue, il est souhaitable que, dans une perspective de gestion et de conservation, des études plus approfondies soient réalisées, surtout pour *N. stumpffi*, à des échelles locales et/ou régionales. L'anthropisation croissante des milieux aquatiques insulaires pouvant impacter négativement le cycle vital de ces espèces, une connaissance fine de leurs habitats aidera à les préserver, sachant bien évidemment que la condition principale reste le maintien d'un corridor écologique continu et permanent entre l'océan et les habitats dulçaquicoles (Keith 2003 ; Abdou *et al.* 2015).

CONCLUSION

Notre étude soutient l'existence de deux barrières biogéographiques partielles régulant la circulation des larves de nérîtes au sein de l'Indo-Pacifique au cours du temps. La première entre le Pacifique ouest et le Pacifique central, ce que d'autres études avaient déjà signalé chez des gastéropodes (Crandall

et al. 2010, 2012), des crustacés (Castelin *et al.* 2013) ou des poissons amphidromes (Lord *et al.* 2012). La deuxième entre l'océan Indien et le Pacifique, également signalé pour d'autres groupes.

Notre étude soutient également le fait que la barrière indo-pacifique a été plus ou moins perméable selon les espèces (Carpenter *et al.* 2011). Ce qui est le cas de l'une des deux espèces étudiées ici, *N. stumpffi*. La phylogéographie de cette espèce nécessite des études complémentaires, avec une augmentation de l'échantillonnage aussi bien pour le nombre des échantillons que pour celui des localités échantillonnées, dans le Pacifique comme dans l'océan Indien. Il serait aussi intéressant de pouvoir dater les événements et d'évaluer l'importance des flux géniques.

Remerciements

Nous remercions D. Labrousse, G. Marquet et L. Taillebois, qui ont récolté des échantillons, ainsi que l'UMR 7208 BOREA et l'USR 3278 CRIIBE qui ont financé la mission de terrain du premier auteur à Mo'orea en 2014. Nous tenons à remercier également les rapporteurs, dont les recommandations nous ont permis d'améliorer cet article.

RÉFÉRENCES

- ABDOU A. & BOUCHET P. 2000. — Nouveaux gastéropodes Endodontidae et Punctidae (Mollusca : Pulmonata) récemment éteints de l'archipel des Gambier (Polynésie). *Zoosystema* 22 (4): 689-707.
- ABDOU A., MURATOV I. & BOUCHET P. 2008. — Streptaxid microcosm: the radiation of the endemic genus *Pseudelma* on Mayotte, Comores Islands (Gastropoda, Pulmonata, Streptaxidae). *Tropical Zoology* 21 (1): 123-151.
- ABDOU A., KEITH P. & GALZIN R. 2015. — Freshwater neritids (Mollusca: Gastropoda) of tropical islands: amphidromy as a life cycle, a review. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 70 (4): 387-397.
- ABDOU A., GALZIN R., LORD C., DENYS G. & KEITH P. 2017. — Revision of the species complex '*Neritina pulligera*' (Gastropoda: Cycloneritimorpha: Neritidae) using taxonomy and barcoding. *Vie et Milieu - Life & Environment* 67: (3-4).
- ALDA F., GAGNE R. B., WALTER R. P., HOGAN J. D., MOODY K., ZINK F., MCINTYRE P. B., GILLIAM J. F. & BLUM M. J. 2016. — Colonization and demographic expansion of amphidromous stream fauna across the Hawaiian Archipelago. *Journal of Evolutionary Biology* 29 (10): 2054-2069. <https://doi.org/10.1111/jeb.12929>
- AVISE J. C. 1998. — The history and purview of phylogeography: A personal reflection. *Molecular Ecology* 7: 371-379. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00391.x>
- AVISE J. C., J. ARNOLD R. M., BALL E., BERMINGHAM T., LAMB J. E., NEIGEL C. A., REEB & SAUNDERS N. C. 1987. — Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002421>
- AYRE D. J., MINCHINTON T. E. & PERRIN C. 2009. — Does life history predict past and current connectivity for rocky intertidal invertebrates across a marine biogeographic barrier? *Molecular Ecology* 18 (9): 1887-1903. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04127.x>
- BANDELT H.-J., FORSTER P. & RÖHL A. 1999. — Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16: 37-48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>

- BOETTGER 1890. — Zur Kenntnis der Land- und Süßwassermollusken von Nossi-Bé. II. *Nachrichtsblatt der Malakozoologischen Gesellschaft* 22: 81-137.
- BUNJE P. M. E. & LINDBERG D. R. 2007. — Lineage divergence of a freshwater snail clade associated with post-Tethys marine basin development. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42 (2): 373-387. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.06.026>
- CARPENTER K. E., BARBER P. H., CRANDALL E. D., ABLAN-LAGMAN MA. C. A., AMBARIYANTO, MAHARDIKA G. N., MANJAJI-MATSUMOTO B. M., JUINIO-MEÑEZ M. A., SANTOS M. D., STARGER C. J. & TOHA A. H. A 2011. — Comparative Phylogeography of the Coral Triangle and Implications for Marine Management. *Journal of Marine Biology* 2011. <https://doi.org/10.1155/2011/396982>
- CASTELIN M. 2010. — *Lien entre endémisme et développement larvaire en milieu marin. Le cas des gastéropodes des monts sous-marins de la Zone Economique Exclusive de Nouvelle Calédonie*. Thèse de doctorat du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 275 p.
- CASTELIN M., FEUTRY P., HAUTECOEUR M., MARQUET G., WOWOR D., ZIMMERMANN G., KEITH P. 2013. — New insight on the genetic connectivity of the widespread amphidromous prawn *Macrobrachium lar* (Fabricius, 1798) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Marine Biology* 160: 1395-1406.
- COVICH A. P. 2006. — Dispersal – limited biodiversity of tropical insular streams. *Polish Journal of Ecology* 54 (4): 523-547.
- COWIE R. H., EVENHUIS N. L. & CHRISTENSEN C. C. 1995. — *Catalog of the Native Land and Freshwater Molluscs of the Hawaiian Islands*. Leiden: Backhuys Publishers, 248 p.
- COWMAN P. F. & BELLWOOD D. R. 2013. — The historical biogeography of coral reef fishes: global patterns of origination and dispersal. *Journal of Biogeography* 40: 209-224. <https://doi.org/10.1111/jbi.12003>
- CRANDALL E. D., TAFFEL J. R. & BARBER P. H. 2010. — High gene flow due to pelagic larval dispersal among South Pacific archipelagos in two amphidromous gastropods. *Heredity* 104: 563-572. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.138>
- CRANDALL E. D., TREML E. A. & BARBER P. H. 2012. — Coalescent and biophysical models of stepping-stone gene flow in neritid snails. *Molecular Ecology* 21 (22): 5579-5598.
- CRANDALL E. D., FREY M. A., GROSBERG R. K. & BARBER P. H., 2008. — Contrasting demographic history and phylogeographical patterns in two Indo-Pacific gastropods. *Molecular ecology* 17 (2): 611-626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03600.x>
- DE BRUYN M., VON RINTELEN K., VON RINTELEN T., MATHER P. B. & CARVALHO G. R. 2012. — Molecular biogeography and phylogeography of the freshwater fauna of the Indo-Australian Archipelago, in GOWER D., JOHNSON K., RICHARDSON J., ROSEN B., RÜBER L. & WILLIAMS S. (eds), *Biotic Evolution and Environmental Change in Southeast Asia*, 316-347. [Online]. Systematics Association Special Volume Series. Cambridge: Cambridge University Press. Available from: Cambridge Books Online. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511735882.015> [Accessed 29 July 2015].
- EXCOFFIER L., SMOUSE P. E. & QUATRO J. M. 1992. — Analyse of molecular variance inferred from metric distance among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
- EXCOFFIER L. & LISCHER H. E. L. 2010. — Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10: 564-567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- FEUTRY P., VALADE P., OVENDEN J. R., LOPEZ P. J. & KEITH P. 2012. — Pelagic larval duration of two diadromous Kuhlidae species (Teleostei: Percoidei) from Indo-Pacific insular systems. *Marine and Freshwater Research* 63: 397-402. <https://doi.org/10.1071/MF11243>
- FEUTRY P., VERGNES A., BRODERICK D., LAMBOURDIÈRE J., KEITH P. & OVENDEN J. R. 2013. — Stretched to the limit. Can a short-pelagic larval duration connect adult populations of an Indo-Pacific diadromous fish (*Kuhlia rupestris*)? *Molecular Ecology* 22: 1518-1530. <https://doi.org/10.1111/mec.12192>
- FOLMER O., BLACK M., HOEH W., LUTZ R. & VRIJENHOEK R. 1994. — DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294-299.
- FREY M. A. & VERMEIJ G. J. 2008. — Molecular phylogenies and historical biogeography of a circumtropical group of gastropods (Genus: *Nerita*): Implications for regional diversity patterns in the marine tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 1067-1086. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.05.009>
- GAITHER M. R., TOONEN R. J., ROBERTSON D. R., PLANES S. & BOWEN B. W. 2010. — Genetic evaluation of marine biogeographical barriers: perspectives from two widespread Indo-Pacific snappers (*Lutjanus kashmira* and *Lutjanus fluvius*). *Journal of Biogeography* 37: 133-147.
- GARGOMINY O. & FONTAINE B. 2014. — A global overview of the terrestrial and freshwater molluscs, in MEYER J. Y. & CLARIDGE E. M. [Eds]. *Terrestrial Biodiversity of the Austral Islands, French Polynesia*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, (*Patri-moines naturels*) 72: 55-91.
- GERLACH J. 2006. — *Terrestrial and Freshwater Mollusca of Seychelles*. Leiden: Backhuys Publishers, 117 p.
- GRIFFITHS O. & FLORENS V. 2006. — *A Field Guide to the Non-Marine Molluscs of the Mascarene Islands (Mauritius, Rodrigues and Réunion) and the Northern Dependencies of Mauritius*. Bioculture Press, Mauritius, 185 p.
- GUYOMARD D., PETIT M., DESRUISSEAU M., STRETTA J.-M. & GARDEL L. 2006. — Hydroclimat du sud-ouest de l'océan Indien et océanographie spatiale, in PETIT M. (ed.) & HUYNH F. (ed.). *Halieutique et environnement océanique : le cas de la pêche palangrière à l'espadon depuis l'île de la Réunion*. Paris, IRD: 39-65.
- HANSEN T. A. 1980. — Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropods. *Paleobiology* 6 (2): 193-207. <https://doi.org/10.1017/S0094837300025756>
- HAYNES A. 2001. — *Freshwater snails of the tropical pacific islands*. Institute of Applied Sciences, Suva, 116 p.
- HAYNES A. 2005. — An evaluation of members of the genera *Cli-thon* Montfort, 1810 and *Neritina* Lamarck 1816 (Gastropoda: Neritidae). *Molluscan Research* 25 (2): 75-84.
- HOLTHUIS B. V. 1995. — *Evolution between marine and freshwater habitats: a case study of Gastropod suborder Neritopsina*. PhD thesis, University of Washington DC, USA, 116 p.
- KANO Y. 2006. — Usefulness of the opercular nucleus for inferring early development in neritimorph gastropods. *Journal of Morphology* 267: 1120-1136. <https://doi.org/10.1002/jmor.10458>
- KANO Y. 2009. — Hitchhiking behaviour in the obligatory upstream migration of amphidromous snails. *Biology Letters* 5: 465-468. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0191>
- KANO Y. & KASE T. 2003. — Systematics of the *Neritilia rubida* complex (Gastropoda: Neritiliidae): three amphidromous species with overlapping distributions in the Indo-Pacific. *Journal of Molluscan Studies* 69: 273-284. <https://doi.org/10.1093/mollus/69.3.273>
- KANO Y. & KASE T. 2004. — Genetic exchange between anchialine cave populations by means of larval dispersal: the case of a new gastropod species *Neritilia cavernicola*. *Zoologica Scripta* 33: 423-437.
- KANO Y. & KASE T. 2008. — Diversity and distributions of the submarine-cave Neritiliidae in the Indo-Pacific (Gastropoda: Neritimorpha). *Organisms Diversity & Evolution* 8: 22-43. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2006.09.003>
- KEITH P. 2003. — Biology and ecology of amphidromous Gobiidae in the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of Fish Biology* 63 (4): 831-847. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00197.x>
- KEITH P., GALEWSKI T., GATTANEO-BERREBI G., HOAREAU T. & BERREBI P. 2005. — Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobiidae) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in

- the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 721-732. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.023>
- KEITH P., ABDOU A. & LABAT J.-N. 2006. — *Inventaire faunistique des rivières des Comores et Inventaire botanique*. Rapport. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 109 p.
- LEPRIEUR F., DESCOMBES F., GABORIAU T., COWMAN P. F., PARRAVICINI V., KULBICKI M., MELIÁN C. J., DE SANTANA C. N., HEINE C., MOUILLOT D., BELLWOOD D. R. & PELLISSIER L. 2016. — Plate tectonics drive tropical reef biodiversity dynamics. *Nature Communications* 7: 11461. <https://doi.org/10.1038/ncomms11461>
- LIBRADO P. & ROZAS J. 2009. — DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- LIU H. T. T. & RESH V. H. 1997. — Abundance and microdistribution of freshwater gastropods in three streams of Moorea, French Polynesia. *Annales de Limnologie* 33: 235-244.
- LORD C., BRUN C., HAUTECUR M. & KEITH P. 2010. — Insights on endemism: comparison of the duration of the marine larval phase estimated by otolith microstructural analysis of three amphidromous *Sicyopterus* species (Gobiidae: Sicydiinae) from Vanuatu and New Caledonia. *Ecology of Freshwater Fish* 19: 26-38.
- LORD C., LORION J., DETTAI A., WATANABE S., TSUKAMOTO K., CRUAUD C. & KEITH P. 2012. — From endemism to widespread distribution: phylogeography of three amphidromous *Sicyopterus* species (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae). *Marine Ecology Progress Series* 455: 269-285. <https://doi.org/10.3354/meps09617>
- MCDOWALL R. M. 1992. — Diadromy: origins and definition of terminology. *Copeia* 1: 248-251. <https://doi.org/10.2307/1446563>
- MCDOWALL R. M. 2007. — On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and Fisheries* 8: 1-13. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00232.x>
- MCDOWALL R. M. 2010. — Why be amphidromous: expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 20: 87-100. <https://doi.org/10.1007/s11160-009-9125-2>
- MURATOV I., ABDOU A. & BOUCHET P. 2005. — Charopid land snails (Gastropoda Pulmonata Charopidae) from Mayotte, Comores: alive and well. *Tropical Zoology* 18: 171-208. <https://doi.org/10.1080/03946975.2005.10531220>
- MYERS M. J., MEYER C. P. & RESH V. H. 2000. — Neritid and thiarid gastropods from French Polynesian streams: how reproduction (sexual, parthenogenetic) and dispersal (active/passive) affect population structure. *Freshwater Biology* 44: 535-545.
- PAGE T. J., TORATI L. S., COOK B. D., BINDERUP A., PRINGLE C. M., REUSCHEL S., SCHUBART CH. D. & HUGHES J. M. 2013. — Invertébrés Sans Frontières: Large Scales of Connectivity of Selected Freshwater Species among Caribbean Islands. *Biotropica* 45 (2): 236-244. (Première mise en ligne : 3.X.2012) <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00900.x>
- POINTIER J. P. & MARQUET G. 1990. — Taxonomy and distribution of freshwater mollusks of French Polynesia. *Venus* 49 (3): 215-231.
- POSTAIRE B., BRUGGEMANN J. H., MAGALON H. & FAURE B. 2014. — Evolutionary Dynamics in the Southwest Indian Ocean Marine Biodiversity Hotspot: A Perspective from the Rocky Shore Gastropod Genus *Nerita*. *PLoS ONE* 9(4): e95040. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095040>
- POUS S., FEUNTEUN E. & ELLIEN C. 2010. — Investigation of tropical eel spawning area in the South-Western Indian Ocean: Influence of the oceanic circulation. *Progress in Oceanography* 86 (3): 396-413. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.06.002>
- POUS S., LAZURE P., ANDRÉ G., DUMAS E., HALO I. & PENVEN P. 2014. — Circulation around La Réunion and Mauritius islands in the south-western Indian Ocean: A modeling perspective. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119: 1957-1976. <https://doi.org/10.1002/2013JC009704>
- RESH V. H., BARNES J. R. & CRAIG D. A. 1990. — Distribution and ecology of benthic invertebrates in the Opunohu river catchment, Moorea, French Polynesia. *Annales de Limnologie* 26: 195-214.
- RESH V. H., BARNES J. R., BENIS-STEGER B. & CRAIG D. A. 1992. — Life-history features of some invertebrates in a French Polynesian stream. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 27: 145-153.
- RIJSDIJK K. F., HENGL T., NORDER S. J., ÁVILA S. P. & FERNÁNDEZ-PALACIOS J. M. 2014. — Modelling sea level driven change of Macaronesian archipelago configurations since 120 kyr BP, in FERNÁNDEZ-PALACIOS J.-M., DE NASCIMENTO L., HERNÁNDEZ J. C., CLEMENTE C., GONZÁLEZ A. & DÍAZ-GONZÁLEZ J. P. (eds). *Climate Change perspectives from the Atlantic: past, present and future*. Servicio de Publicaciones, Universidad de La Laguna: 127-148.
- STARMÜHLNER F. 1983. — Results of the hydrobiological mission 1974 of the zoological institute of the university of Vienna. Part VIII: Contributions to the knowledge of the freshwater-gastropods of the Indian Ocean islands (Seychelles, Comores, Mascarene-Archipelagos). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 84B: 127-249.
- TAILLEBOIS L., CASTELIN M., OVENDEN J. R., BONILLO C., KEITH P. 2013. — Contrasting Genetic Structure among Populations of Two Amphidromous Fish Species (Sicydiinae) in the Central West Pacific. *PLoS ONE*, 8(10): e75465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075465>
- TAMURA K., STECHER G., PETERSON D., FILIPSKI A. & KUMAR S. 2013. — MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30 (12): 2725-2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- VALADE P., MARY N., ABDOU A. & KEITH P. 2007. — *Inventaire des espèces de poissons et d'invertébrés des eaux douces de Mayotte*. ARDA - Muséum national d'Histoire naturelle / DAF de Mayotte. Rapport final, August 2007, 144 p.
- VANCE R. R. 1973. — On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *The American Naturalist* 107: 339-352.
- VORIS H. K. 2000. — Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. *Journal of Biogeography* 27 (5): 1153-1167. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00489.x>
- WATERS J. M., KING T. M., O'LOUGHLIN P. M. & SPENCER H. G. 2005. — Phylogeographical disjunction in abundant high-dispersal littoral gastropods. *Molecular Ecology* 14 (9): 2789-2802. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02635.x>
- WEERSING K. & TOONEN R. J. 2009. — Population genetics, larval dispersal, and connectivity in marine systems. *Marine Ecology Progress Series* 393: 1-12. <https://doi.org/10.3354/meps08287>
- WHITE C., SELKOE K. A., WATSON J., SIEGEL D. A., ZACHERL D. C. & TOONEN R. J. 2010. — Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 1685-1694.
- WILSON L. J., FULTON C. J., HOGG A. M., JOYCE K. E., RADFORD B. & FRASER C. I. 2016. — Climate-driven changes to ocean circulation and their inferred impacts on marine dispersal patterns. *Global Ecology and Biogeography* 25: 923-939. <https://doi.org/10.1111/geb.12456>
- WRIGHT S. 1951. — The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15: 323-354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>
- WRIGHT S. 1978. — *Evolution and the genetics of populations. Variability within and among natural populations*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press, 590 p.

Soumis le 18 janvier 2018;
 accepté le 10 août 2018;
 publié le 4 juin 2019.