



Amphidromie et phylogéographie des Neritidae (Mollusca Gastropoda) des rivières Indo-Pacifiques

Ahmed Abdou

► To cite this version:

Ahmed Abdou. Amphidromie et phylogéographie des Neritidae (Mollusca Gastropoda) des rivières Indo-Pacifiques. Systématique, phylogénie et taxonomie. École pratique des hautes études - EPHE PARIS, 2016. Français. NNT : 2016EPHE3063 . tel-02102329

HAL Id: tel-02102329

<https://theses.hal.science/tel-02102329>

Submitted on 17 Apr 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



École Pratique des Hautes Études

Mention « Systèmes intégrés, environnement, biodiversité »

Discipline : Biodiversité, Génétique et Évolution

École doctorale de l'École Pratique des Hautes Études - ED 472

USR 3278 CRIOBE – EPHE - CNRS - UPVD

Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement

Amphidromie et phylogéographie des Neritidae (Mollusca: Gastropoda) des rivières Indo-Pacifiques

Par **ABDOU Ahmed**

THÈSE DE DOCTORAT

Sous la direction de :

M. GALZIN René, Directeur d'études, EPHE

Présentée et soutenue publiquement le 10 novembre 2016

Devant le jury composé de :

M. FEUNTEUN Éric	Professeur	MNHN, Dinard	Rapporteur
M. GALZIN René	Directeur d'études	EPHE	Directeur de thèse
M. KEITH Philippe	Professeur	MNHN, Paris	Directeur de thèse
Mme LORD Clara	Maître de conférences	UPMC - Paris 6	Examineur
M. POINTIER Jean-Pierre	Maître de conférences	EPHE	Examineur
M. SIRE Jean-Yves	Directeur de Recherche	CNRS (UPMC- Paris 6)	Rapporteur



USR 3278 CRIOBE– EPHE, CNRS, UPVD



UMR 7208 BOREA - MNHN, CNRS, UPMC, IRD 207, UCN, UA



École Pratique des Hautes Études

Mention « Systèmes intégrés, environnement, biodiversité »

Discipline : Biodiversité, Génétique et Évolution

École doctorale de l'École Pratique des Hautes Études - ED 472

USR 3278 CRILOBE – EPHE – CNRS – UPVD

Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement

Amphidromie et phylogéographie des Neritidae (Mollusca: Gastropoda) des rivières Indo-Pacifiques

Par **ABDOU Ahmed**

Thèse de doctorat

Sous la direction de :

M. GALZIN René, Directeur d'études, EPHE

Présentée et soutenue publiquement le 10 novembre 2016

Devant le jury composé de :

M. FEUNTEUN Éric	Professeur	MNHN, Dinard	Rapporteur
M. GALZIN René	Directeur d'études	EPHE	Directeur de thèse
M. KEITH Philippe	Professeur	MNHN, Paris	Directeur de thèse
Mme LORD Clara	Maître de conférences	UPMC - Paris 6	Examineur
M. POINTIER Jean-Pierre	Maître de conférences	EPHE	Examineur
M. SIRE Jean-Yves	Directeur de Recherche	CNRS (UPMC- Paris 6)	Rapporteur



USR 3278 CRILOBE – EPHE – CNRS – UPVD

Centre de Recherches Insulaires et
Observatoire de l'Environnement
Laboratoire d'excellence "CORAIL"
BP 1013 - 98729 Papetoai, Moorea,
Polynésie française



UMR 7208 BOREA - MNHN, CNRS, UPMC, IRD 207, UCN, UA

Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques
Equipe : Dispersion larvaire et organisation en milieu austral
et insulaire tropical
Muséum National d'Histoire Naturelle
43, rue Cuvier - 75005 PARIS

*À la mémoire de mes grands-parents
Bwana Ntsode
et Amina Mlatamu
Eux, qui m'ont façonné*

À mon fils Amine Ridjal

Une baisse de biodiversité révèle souvent un dysfonctionnement écologique, sans en être la cause. L'évaluation de la qualité des eaux à partir d'inventaires des invertébrés d'eau douce est un exemple simple de ce rôle d'indicateur : la réduction de leur diversité n'est qu'une conséquence des pollutions, mais permet d'enregistrer celles-ci de façon simple et robuste, en en gardant une trace biologique dans la durée.

Jean-Dominique Lebreton

(Membre de l'Académie des sciences)

"Libres points de vue d'Académiciens sur la biodiversité" (2010)

On the islands, the impact of humans on aquatic habitats is highly significant, particularly on estuarine habitats which are crucial to amphidromous species. These have to undertake two migrations between fresh waters and the sea. The success of such a life cycle, i.e. production of larvae and restocking rivers, depends on maintaining the mountain ocean corridor open to allow movements between both habitats.

McDowall, 1997 ; Keith, 2003

Isolation, by checking immigration and consequently competition, will give time for any new variety to be slowly improved; and this may sometimes be of importance in the production of new species. If, however, an isolated area be very small, either from being surrounded by barriers, or from having very peculiar physical conditions, the total number of the individuals supported on it will necessarily be very small; and fewness of individuals will greatly retard the production of new species through natural selection, by decreasing the chance of the appearance of favourable variations.

Charles Darwin

On the Origin of Species (1859)

Remerciements

Ce travail de thèse n'aurait pas eu lieu sans la proposition, l'insistance et les encouragements du professeur *Philippe Keith* et du Dr. *Gérard Marquet*. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma reconnaissance et de mes sincères remerciements ! Mais pour réaliser une thèse, outre le sujet, il faut un cadre administratif, un cadre de recherche et un encadrement. Et mon statut de salarié à temps complet qui, sans être extraordinaire, ne s'ajuste pas automatiquement au cadre ordinaire généralement admis par les Écoles doctorales, a quelque peu compliqué les choses. L'École Pratique des Hautes Études (EPHE) s'est avérée être la structure la mieux adaptée pour mon cas. Je remercie chaleureusement le professeur *René Galzin*, directeur d'études (DE) dans cet établissement, qui a bien voulu accepter de diriger cette thèse conjointement avec le professeur *Philippe Keith*. Il m'a, en outre, agréablement accueilli à Moorea en février 2014, et a mis à ma disposition tout le matériel nécessaire à la réalisation des expériences que j'y suis allé mener. Je lui en suis reconnaissant.

Merci au professeur *Guy Duhamel* de m'avoir accueilli au sein du Département des Milieux et Peuplements Aquatiques (DMPA) du Muséum d'histoire naturelle à Paris et au professeur *Sylvie Dufour*, directrice de l'UMR BOREA (Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques) qui m'a aimablement acceptée dans son unité pour que je puisse y préparer ma thèse. Merci également au professeur *Serge Planes*, directeur du CRILOBE (Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement) qui m'a permis de mener certaines de mes expériences dans ce cadre agréable à Moorea en Polynésie française. Qu'ils trouvent tous ici l'expression de ma gratitude !

Je remercie vivement les membres du jury qui ont bien voulu accepter de juger mon travail. *Clara Lord*, *Jean-Pierre Pointier* et *Pierre Sasal*, ont composé mon comité de thèse. Je leur en sais gré.

Je voudrais dire toute ma reconnaissance aux nombreuses personnes qui ont contribué, à de degrés divers, à la réalisation de cette thèse en me faisant bénéficier de leur expertise, en particulier *Clara Lord*, *Gilles Luquet*, *Sophie Berland*, *Hélène Tabouret*, *Aïcha Badou*, *Stéphanie Bordenave*, *Nicolas Puillandre*. J'ai souvent sollicité l'expertise des Jeunes (comme je les appelle) au labo, *Gaël*, *Valentin* et *Marion* ; et j'ai beaucoup dérangé *Céline Bonillo* et *Josie Lambourdière*, qui m'ont apporté leur concours au Service de Systématique Moléculaire (SSM) lors de mes manipulations de génétique. Qu'ils en soient tous ici remerciés. Merci à tous les collègues qui m'ont fourni des précieux échantillons récoltés aussi bien dans le Pacifique que dans l'océan Indien : *Midori Iida*, *Ken Maeda*, *Didier Labrousse*, *Laura Taillebois*, *Laurent Charles*, *Pierre Valade*, *Owen Griffiths*. Merci aussi à *François Meunier* pour ses encouragements, à *Coco* pour sa bonté et sa disponibilité et à *Mélyne*. Je suis reconnaissant envers l'association AIMARA pour le soutien financier qu'elle m'a apporté.

Pour leurs encouragements et leur compréhension, je remercie tous mes collègues du service des Publications scientifiques du Muséum, la responsable d'édition *Laurence Bénichou* en particulier. J'associe à ces remerciements tous les

camarades de la Malaco terrestre et marine au Muséum, *Olive, Ben, La Virge, Barbara, Danielle et Le Maestro*, notamment.

En Polynésie française, mes remerciements s'adressent à toute la communauté criobienne de Moorea. Je citerai en particulier *Benoît Espiau* qui a aimablement accepté de veiller sur mon dispositif expérimental après mon départ de Moorea fin février 2014, *Franck Lerouvreur* qui m'a aidé à installer le système de bullage dans mes aquariums, *Elina Burns* pour son accueil et sa disponibilité, *Pierre Sasal* qui m'a fait découvrir le sentier des ancêtres et les *Marae Titiroa*.

Mes remerciements s'adressent également à Jean-Yves Meyer, qui m'a fait découvrir Tahiti. Il m'a permis de visiter les deux composantes de l'île et de faire quelques récoltes dans la rivière *Vaitepiha* à Tahiti Iti (Taïarapu) et la rivière *Vaipaea* au sein du parc naturel territorial de Te Faaiti, dans la vallée de la Papenoo à Tahiti Nui. Il m'a, en outre, instruit sur le nom de Moorea, qui serait une graphie simplifiée de la transcription normale du nom de l'île, "Mo'o-re'a", se traduisant littéralement par le "lézard jaune" d'après une légende.

Ils ne m'ont pas tenu rigueur pour mes retours tardifs le soir et mes absences de la maison pratiquement tous les weekends durant ces quatre dernières années. Pour leur soutien, leur tolérance et leur compréhension, je remercie chaleureusement ma femme et mon fils.

Last but not the least, je voudrais exprimer ici ma profonde gratitude au professeur *Philippe Bouchet*, principal artisan de mon admission au sein du Muséum. Il a, en effet, instruit et validé ma demande d'inscription au DEA de Systématique de cet établissement, m'a accueilli dans son laboratoire dans le cadre de ce diplôme, m'a initié à la malacologie et m'a permis d'intégrer le Service des Publications scientifiques du Muséum, tout en me laissant la possibilité de participer aux travaux de recherche de son équipe. C'est cette opportunité qui m'a permis de rencontrer *Philippe Keith* et *Gérard Marquet* dans le cadre de missions de terrain que nous avons réalisées ensemble aux Comores.

SOMMAIRE

TABLE DES FIGURES	13
LISTE DES TABLEAUX.....	15
SIGLES ET ABRÉVIATIONS UTILISÉS	16
INTRODUCTION	17
1.- Île et insularité	18
1.1- L'île, entité complexe et multifacette.....	18
1.2- Province biogéographique Indo-Pacifique et biodiversité	21
1.2.1- Où il est question de biogéographie des îles	25
1.2.2- de phylogéographie	27
1.2.3- de courants marins ... et de dispersion	30
2.- Contexte et problématique.....	34
2.1.- Le contexte de l'étude	34
2.2.- Problématique et objectifs	36
CHAPITRE 1- MATÉRIELS ET MÉTHODES	39
1.- Modèles de l'étude	40
1.1- Modèle géographique	40
1.2- Modèle biologique.....	40
1.2.1- Groupe biologique	40
1.2.2- Echantillonnage	41
2.- Analyses moléculaires.....	44
2.1- Choix des gènes	44
2.2- Extraction des ADN totaux	45
2.2.1- Digestion enzymatique	45
2.2.2- Extraction.....	45
2.3- Amplification par PCR et séquençage.....	46
2.3.1- Les amorces	46
2.3.2- L'amplification	46
2.4- Nettoyage et alignement des séquences	47
2.4.1- Vérification et nettoyage	47
2.4.2- Alignement des séquences	47
2.5- Analyse des données	48
2.5.1- Reconstruction phylogénétique à partir de données moléculaires	48
2.5.2- Les méthodes probabilistes	49
2.5.3- La méthode bayésienne.....	50
2.5.3.1- Le théorème de Bayes.....	50
2.5.3.2- L'inférence bayésienne de la phylogénie	50
2.5.4- L'outil « Automatic Barcode Gap Discovery » (ABGD).....	52
2.5.5- Structuration géographique des populations	53
2.5.5.1- Génétique des populations.....	53
2.5.5.2- Analyse de la structure spatiale des populations	53

3.- Analyses sclérochronologiques des structures calcifiées	54
3.1- L'opercule comme outil.....	56
3.2- Marquage vital.....	58
3.2.1- Marquage au chlorure de manganèse (MnCl ₂)	60
3.2.2- Marquage à l'alizarine	61
3.3- Préparation des opercules.....	62
3.4- Microanalyses chimiques par couplage ablation laser femtoseconde–ICP-MS	63
3.4.1- Généralités.....	63
3.4.2- Analyses microchimiques	63
3.5- Analyse des données	65
3.5.1- Observation par cathodoluminescence	65
3.5.2- Observation par microscopie de fluorescence	65
3.5.3- Observation par spectroscopie infrarouge	65
3.5.4- Observation par spectroscopie Raman.....	66
4.- Analyses morphométriques	66
 CHAPITRE 2- NERITIDAE D'EAU DOUCE, QUEL CYCLE DE VIE ?.....	69
1.- L'amphidromie, un cycle biologique complexe	70
2.- L'amphidromie chez les nérîtes dulçaquicoles	73
2.1- Type larvaire et développement	73
2.2- État des connaissances sur l'amphidromie des nérîtes	74
2.2.1- Introduction	76
2.2.2- Taxinomy and distribution	77
2.2.3- Reproduction	78
2.2.4- Larval dispersal	79
2.2.5- Phylogeography and barriers to dispersal	80
2.2.6- Recruitment and upstream migration	81
2.2.7- Conservation.....	84
 CHAPITRE 3- PHYLOGÉNIE DU COMPLEXE 'NERITINA PULLIGERA'	91
1.- La phylogénie des Neritidae.....	92
2.- Le complexe 'Neritina pulligera'	94
2.1- Introduction.....	94
2.2- Matériel et méthodes.....	97
2.2.1- Echantillonnage	97
2.2.2- Analyses morphométriques.....	101
2.2.3- Analyses génétiques	101
2.3- Résultats	103
2.3.1- Analyse morphométrique	103
2.3.2- Analyses moléculaires.....	106
2.4- Discussion	107
2.5- Conclusion	111
2.6- Note complémentaire	114
 CHAPITRE 4- PHYLOGÉOGRAPHIE DE DEUX ESPÈCES DE NÉRITINES INDO-PACIFIQUES.....	117
1.- Introduction.....	118
2.- Importance de la biorégion Sud-ouest du Pacifique	119

3.- Phylogéographie de deux espèces du genre <i>Neritina</i>	120
3.1- Introduction	120
3.2- Matériel et méthodes	125
3.2.1- Échantillonnage et séquençage	125
3.2.2- Analyse des données	125
3.3- Résultats	127
3.4- Discussion	129
3.5- Conclusion	135
 CHAPITRE 5- L'OPERCULE, VERS UN OUTIL MULTIUSAGE	137
1.- Introduction.....	138
2.- Importance de l'opercule	138
2.1- Introduction	140
2.2- Matériels et méthodes	142
2.2.1- Étude de la structure minéralogique de l'opercule	143
2.2.1.1- Microscopie électronique	143
2.2.1.2- Microscopie de fluorescence	144
2.2.1.3- Cathodoluminescence.....	144
2.2.1.4- Spectroscopie infrarouge	144
2.2.1.5- Spectroscopie Raman.....	145
2.2.2- Marquage vital.....	145
2.2.3- Préparation des échantillons	148
2.2.4- Microchimie	149
2.3- Résultats	150
2.3.1- Composition et structure minéralogiques	150
2.3.2- Fluorochrome et marques de croissance	153
2.3.3- Microchimie	154
2.4- Discussion	157
2.4.1- Microstructure et structure minéralogique.....	157
2.4.2- L'opercule, une archive environnementale	158
2.5- Conclusion	159
 CHAPITRE 6- SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES	161
 RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	167
 ANNEXES	191

TABLE DES FIGURES

Introduction

Figure 1 : Gradient de biodiversité vers l'Océan Indien occidental et le Pacifique est, à partir du "Triangle d'or de la biodiversité marine".	21
Figure 2 : L'archipel Indo-Australien (Triangle du corail)..	22
Figure 3 : Illustration de l'évolution du rôle de l'AIA dans les origines de la biodiversité des poissons des récifs Indo-Pacifiques,.	23
Figure 4 : Circulation des courants marins de surface dans l'océan mondial.....	31

Chapitre 1 : Matériels et méthodes

Figure 1 : Zones de provenance des échantillons analysés	40
Figure 2 : Le robot d'extraction epMotion 5075	46
Figure 3 : Illustration de la formule de Bayes, modifiée d'après Parent (2012)	50
Figure 4 : Systèmes cristallins de l'aragonite et de la calcite	55
Figure 5 : Opercule rigiclaudent spiral de <i>Neritina canalis</i>	58
Figure 6 : Dispositif expérimental du marquage vital	59
Figure 7 : Protocoles du marquage au $MnCl_2$	61
Figure 8 : Protocoles du marquage à l'alizarine.....	62
Figure 9 : Schéma du couplage Ablation laser-Spectrométrie de masse à plasma induit (LA - ICP MS)	64
Figure 10 : Opercule d'un nérîte avec schémas d'interprétation	64

Chapitre 2 : Cycle de vie

Figure 1 : Schéma de la diadromie avec ses 3 composantes.....	72
Figure 2 : Cycle amphidrome des Neritidae	74

Chapitre 3 : Phylogénie

Figure 1 : Localités de provenance des échantillons étudiés.....	97
Figure 2 : protocole de mesure de la coquille	101
Figure 3 : Corrélation entre la largeur et la hauteur de la coquille, selon une régression linéaire	103
Figure 4 : Nuage de points des deux premières composantes principales de l'analyse en composantes principales (ACP).....	104
Figure 5 : Arbre phylogénétique issue d'une analyse bayésienne du gène de la sous-unité 1 de la Cytochrome oxydase (COI) pour 119 individus du genre <i>Neritina</i>	108
Figure 6 : Quelques Nérîtines d'eau douce faisant l'objet de cette étude.....	110
Figure 7 : Arbre phylogénétique issue d'une analyse bayésienne du gène de la sous-unité 28S du gène de l'ARN ribosomique (ARN) pour 64 individus du genre <i>Neritina</i>	115

Chapitre 4 : Phylogéographie

Figure 1 : Carte de la région Indo-australienne au Pléistocène, lors du dernier maximum glaciaire.	123
Figure 2 : <i>Neritina canalis</i> et <i>N. stumpffi</i>	124
Figure 3 : Réseau d'haplotypes de <i>Neritina stumpffi</i> selon la méthode du median-joining.	127
Figure 4 : Réseau d'haplotypes de <i>Neritina canalis</i> selon la méthode du median-joining.	128
Figure 5 : Circulation des courants océanique dans le Sud ouest de l'océan Indien.....	132

Chapitre 5 : L'outil opercule

Figure 1 : Croissance de l'opercule	139
Figure 2 : Opercule d'une nérîte avec schémas d'interprétation.	142
Figure 3 : Protocoles de marquage vital au $MnCl_2$	147
Figure 4 : Protocoles de marquage vital à l'alizarine	148
Figure 5 : Luminescence de couleur verte émise par un opercule marqué au $MnCl_2$...	150
Figure 6 : Spectre FTIR émanant de poudre d'opercule de <i>N. canalis</i>	151
Figure 7 : Spectres FTIR émanant d'opercules de <i>N. canalis</i>	152
Figure 8 : Spectres Raman de l'opercule adulte de <i>N. canalis</i>	152
Figure 9 : Spectres Raman de l'opercule larvaire de <i>N. canalis</i>	152
Figure 10 : Vues au MEB d'une coupe d'opercule de <i>Neritina knorri</i>	153
Figure 11 : Opercule d'un individu de <i>N. canalis</i> marqué 2 fois à l'alizarine, à 14 jours d'intervalle, et sacrifié 29 jours après le 2 ^e marquage.	153
Figure 12 : Vue en lumière UV de la zone apophysaire d'échantillons de <i>N. canalis</i> marqués à l'alizarine	154
Figure 13 : Échantillon ayant reçu 2 marquages à l'alizarine de 36h et sacrifié 29 jours après le 2 ^e marquage	154
Figure 14 : Profils des ratios Sr:Ca et Ba:Ca obtenus à partir d'un balayage continu avec fs-LA-ICP-MS sur des opercules de certaines espèces de nérîtes	156
Figure 15 : Portion de l'opercule post-larvaire de <i>N. stumpffi</i> montrant des stries d'accroissement de différentes épaisseurs.....	158

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1

Tableau 1 : Localités et espèces échantillonnées.....	43
Tableau 2 : Amorces utilisées et longueur de la région amplifiée	46
Tableau 3 : Programme pour une PCR	47
Tableau 4 : Spécimens des collections historiques du MNHN ayant servis dans l'analyse morphométrique.....	67

Chapitre 3

Tableau 1 : Classification de la famille des Neritidae, distribution et habitats.....	93
Tableau 2 : Liste des espèces ayant fait l'objet d'analyse moléculaire.....	98
Tableau 3 : Spécimens secs et en alcool ayant servis uniquement dans l'analyse morphométrique	100
Tableau 4 : Coordonnées factorielles, valeurs propres et pourcentages de la variance totale expliquée par les trois axes factoriels de l'ACP.....	105
Tableau 5 : Distance génétique moyenne, sur le gène COI, entre les groupes délimités par l'outil ABGD	106

Chapitre 4

Tableau 1 : Liste et localisation des échantillons ayant fait l'objet de l'analyse moléculaire	126
Tableau 2 : Indices de diversité de <i>Neritina stumpffi</i>	127
Tableau 3 : Indices de diversité de <i>Neritina canalís</i>	128

Chapitre 5

Tableau 1 : Techniques et échantillons traités.....	143
Tableau 2 : Fluctuations du rapport Sr:Ca dans les zones larvaire et post-larvaire.....	155

SIGLES ET ABRÉVIATIONS UTILISÉS

A		G	
ABGD :	Automatic Barcode Gap Discovery	GDM :	General Dynamic Model
ACP :	Analyse en Composantes Principales	GTR :	Generalised Time Reversible (modèle d'évolution moléculaire)
ADN :	Acide désoxyribonucléique	H	
ADNmt :	ADN mitochondrial	HKY	Hasegawa, Kishino et Yano (modèle d'évolution moléculaire)
AIA :	Archipel Indo-Australien	I	
AMOVA :	Analysis of MOlecular Variance	IRD	Institut de Recherche pour le Développement
ARDA :	Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture	IR :	Infrarouge
ARN :	Acide ribonucléique	IPB :	Indo-Pacific Barrier
ARNr :	ARN ribosomique	M	
B		MNHN :	Muséum national d'Histoire naturelle
BIP	Barrière Indo-Pacifique	MCMC :	Markov Chain Monte Carlo
BOREA :	Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques	P	
C		PCR :	réaction en chaîne par polymérase
CE :	Courant équatorial	PC :	Pacifique central
CL :	Cathodoluminescence	PO :	Pacifique ouest
CNE :	Courant nord-équatorial	S	
CNEM :	Courant nord-est malgache	SOOI :	Sud-ouest de l'océan Indien
CNRS :	Centre national de la recherche scientifique	U	
COI :	sous-unité 1 de la cytochrome oxydase	UA :	Université des Antilles
CRIOBE :	Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement	UCN :	Université Caen Normandie
CSE :	Courant sud-équatorial	UMR :	Unité mixte de recherche
CSEM :	Courant sud-est malgache	UPMC :	Université Pierre et Marie Curie - Paris 6
D		UPVD :	Université de Perpignan Via Domitia
DVL :	Durée de vie larvaire	USR :	Unité de service et de recherche
E		UV :	Ultraviolet
ED :	École doctorale		
ENSO :	El Niño Southern Oscillation		
EPHE :	École Pratique des Hautes Études		
F			
FTIR :	Spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier		
Fs-LA-ICP-MS	Laser femtoseconde couplé à un spectromètre de masse à plasma induit		

INTRODUCTION



Tout travail scientifique est une réalisation communautaire et non pas l'oeuvre d'un cavalier seul. Qui sait où Darwin se serait égaré en 1837 sans Gould, sans Owen, et sans la vie scientifique très active de Londres et de Cambridge ?

Stephen Jay Gould
Le sourire du flamant rose, 1988

1.- Île et insularité

Toute île résulte à l'origine d'un cataclysme, d'une éruption, d'une cassure avec les grands espaces des continents. L'île, fille de la rupture du lien est toujours un peu orpheline. (...) L'insularité, c'est l'isolement. L'îléité, c'est la rupture ; un lien rompu avec le reste du monde et donc un espace hors de l'espace, un lieu hors du temps, un lieu nu, un lieu absolu. Il y a des degrés dans «l'îléité», mais une île est d'autant plus île que la rupture est forte.

Bonnemaison (1990)

1.1- L'île, entité complexe et multifacette

Au commencement une éruption volcanique fait émerger de l'océan une terre basaltique dépourvue de toute forme de vie. Ainsi commence l'histoire d'une île océanique, volcanique. Avec le temps, cette terre sera colonisée par une multitude d'organismes végétaux et animaux, venus d'ailleurs, progressivement apportés par les courants, le vent, les oiseaux, les objets flottants (Kano *et al.*, 2013), etc. La faune et la flore y sont généralement pauvres, mais l'endémisme est souvent relativement important en raison de l'isolement (Lasserre, 2011). Cet auteur, comme Yu & Lei (2001) et d'autres avant eux (Wallace, 1902), distingue deux grandes catégories d'îles : les îles continentales (ex. : Madagascar, Nouvelle-Guinée) et les îles océaniques (ex. : Japon, Caraïbes, Polynésie, Comores). Les premières sont plus anciennes car elles ont eu un lien avec le bloc continental, dont elles se sont détachées par des mouvements tectoniques ou par des transgressions marines. Elles sont subdivisées en îles dépendantes et indépendantes (Germanaz, 2005). La deuxième catégorie est constituée d'îles volcaniques et d'îles madréporiques (coralliennes), parmi lesquelles les atolls et les récifs. Doumenge (1984) propose une autre typologie pour classer les îles tropicales, basée sur la masse de l'île, le volume émergé et l'ensemble des caractéristiques lithologiques. Il distingue :

- *les îles proprement océaniques* : reliefs émergés de la dorsale océanique ou liées à de grandes fractures
- *les îles liées aux systèmes de bordures des plaques* : plus variées et plus anciennes

- le système « fosse-arc » : donne des reliefs émergés sur la crête anticlinale bordant la dépression subsidente et est caractéristique des contacts des cuvettes océaniques de l'ouest du Pacifique
- le système *plus complexe des cordillères* : permet la constitution des « Grandes Terres » insulaires.

Une autre typologie, tenant compte de l'influence de l'action climatique et océanique et de la géomorphologie, est également proposée par le même auteur. Il distingue :

- les *îles volcaniques simples*, dont la jeunesse et l'isolement expliquent la pauvreté des peuplements animaux et végétaux
- les *îles volcaniques complexes* (plusieurs volcans), dont la complexité du relief avec des éléments anciens très érodés, permet un peuplement plus dense et varié en fonction des micro-climats.

Les îles sont des objets géographiques, à la fois géologiques et biologiques. Elles sont caractérisées par la diversité de leur morphologie et la diversité de leurs espèces et populations, ces dernières étant le produit de processus graduels de différenciation (Gombaud, 2007). Mais le caractère premier d'une île est d'être unique, singulier et de ne ressembler en apparence à aucune autre (Bonnemaison, 1990 ; Doumenge, 1984). L'île est un milieu complexe, unique et changeant ; il n'y a pas deux îles qui ont la même dimension, ni la même écologie, ni un peuplement identique (Chevrier, 2007).

Plusieurs définitions ont donc été données de l'île, mais aucune n'est totalement satisfaisante. La plus simple étant qu'une île est une terre entourée d'eau. Mais quelles en sont les limites ? Certains estiment stérile le débat sur la définition de l'île, tout en souscrivant à l'intérêt d'une classification cohérente des îles (Germanaz, 2005), une manière indirecte d'en approcher la définition. Quant à François Taglioni (2006), il soutient qu'on ne peut pas enfermer l'objet géographique « île » dans une définition restrictive, car il n'a pas de limitation universelle. Il estime, en revanche, que *la thématique n'est pas l'île mais bien plutôt l'insularité, l'«îléité», l'insularisme et les concepts afférents d'isolement, de contiguïté, de connexité, de discontinuité, d'enclavement et de « périphéricité »*.

Les îles et archipels seront donc colonisés progressivement par les espèces, au fil du temps, et servent de **laboratoires écologiques et évolutifs**, en fonction des migrations ou des barrières à la dispersion. Comme le soulignent Duda & Lee (2009), les îles océaniques représentent d'excellents systèmes pour étudier le lien entre l'isolement géographique et la divergence des populations. Les îles et archipels permettent ainsi de rendre compte de phénomènes biologiques complexes, grâce à la mise en rapport des observations avec les données historiques, géologiques et les variations climatiques, et ils ont de tout temps fasciné les hommes, et en particulier les chercheurs.

Cette fascination transparaît dans l'énoncé suivant de Gombaud (2007) :

L'île est un objet curieux ; tellurique avec ses falaises, ses grottes, ses volcans, ses racines insondables ; maritime avec ses rivages, ses lagons, ses bordures océaniques ; aérien, avec ses climats, son atmosphère, ses vents, sa saison cyclonique ; animal, avec ses oiseaux, ses poissons et crustacés, ses reptiles, son corail, ses vertébrés, ses insectes, ses moustiques ; végétal, avec ses forêts, ses fleurs, ses palmiers et fougères, ses mousses.

Darwin fut aussi l'objet de cette fascination en tant qu'observateur avisé, et l'a exprimé ainsi dans son « The Voyage of the Beagle » (1839), en parlant des îles Galápagos :

« Most of the organic productions are aboriginal creations, found nowhere else; there is even a difference between the inhabitants of the different islands; yet all show a marked relationship with those of America, though separated from that continent by an open space of ocean, between 500 and 600 miles in width. The archipelago is a little world within itself, or rather a satellite attached to America, whence it has derived a few stray colonists, and has received the general character of its indigenous productions. Considering the small size of the islands, we feel the more astonished at the number of their aboriginal beings, and at their confined range. Seeing every height crowned with its crater, and the boundaries of most of the lava-streams still distinct, we are led to believe that within a period geologically recent the unbroken ocean was here spread out. Hence, both in space and time, we seem to be brought somewhat near to that great fact— that mystery of mysteries— the first appearance of new beings on this earth.(...) I never dreamed that islands, about 50 or 60 miles apart, and most of them in sight of each other, formed of precisely the same rocks, placed under a quite similar climate, rising to a nearly equal height, would have been differently tenanted; but we shall soon see that this is the case ».

1.2- Province biogéographique Indo-Pacifique et biodiversité

Dans la vaste province biogéographique de l'Indo-Pacifique, qui va de la côte est-africaine à la côte ouest-américaine, la biodiversité serait maximale dans la région du « Triangle du corail » (Malaisie-Indonésie-Philippines) et diminuerait de part et d'autre, vers le Pacifique est et vers l'Océan Indien occidental (Carpenter *et al.*, 2011 ; Postaire *et al.*, 2014). Cette diminution en périphérie serait compensée par l'émergence d'espèces endémiques qui revêtent un fort intérêt en matière de biodiversité. Cette situation est bien illustrée par l'étude réalisée par Roberts *et al.* (2002), sur 1700 espèces de poissons récifaux, 804 espèces de coraux, 662 espèces d'escargots et 69 espèces de langoustes (figure 1).

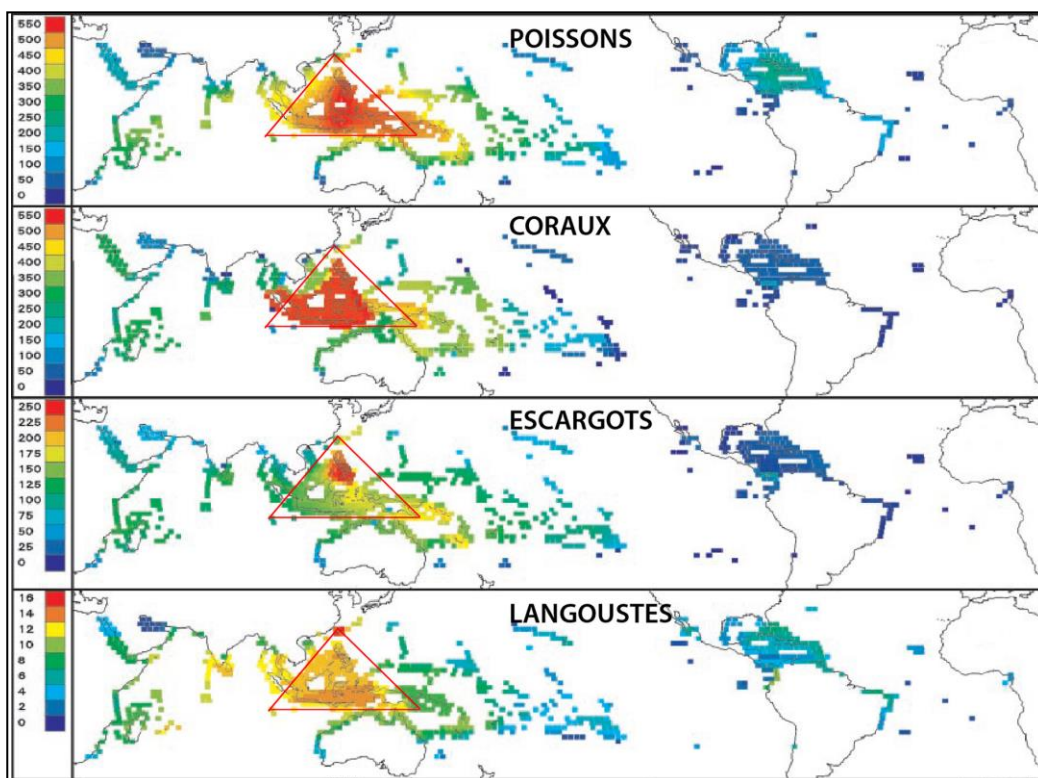


Figure 1 : Gradient de biodiversité vers l'Océan Indien occidental et le Pacifique est, à partir du "Triangle d'or de la biodiversité marine". Les couleurs indiquent la richesse spécifique, décroissante de rouge, orange, jaune à bleue. Modifié d'après Roberts *et al.*, 2002

Cette région est essentiellement constituée par un vaste archipel entre le continent asiatique et l'Australie, appelé Archipel Indo-Australien (AIA) ou Archipel Malais ou Insulinde (figure 2), contenant quatre des 25 points chauds (*hotspots*) de

la biodiversité mondiale (de Bruyn *et al.* 2012 ; Lohman *et al.*, 2011). Elle a joué un rôle déterminant, au cours des temps géologiques, dans la dissémination et l'évolution des taxons dans les deux océans. Notons, cependant, que l'AIA n'aurait pas toujours été le haut lieu de la biodiversité marine qu'il est aujourd'hui, selon une étude d'évaluation de l'impact des événements géologiques anciens dans la répartition actuelle des coraux et des poissons tropicaux, publiée récemment (Leprieur *et al.*, 2016). Ces auteurs ont montré que la biodiversité marine tropicale s'est déplacée de la Téthys, où elle était maximale à l'Éocène, vers la péninsule arabique et l'océan Indien occidental au cours de l'Oligocène, pour enfin s'installer au niveau du Triangle de Corail au Miocène, à la faveur des mouvements tectoniques des plaques continentales ayant conduit à la fermeture de l'océan Téthys.

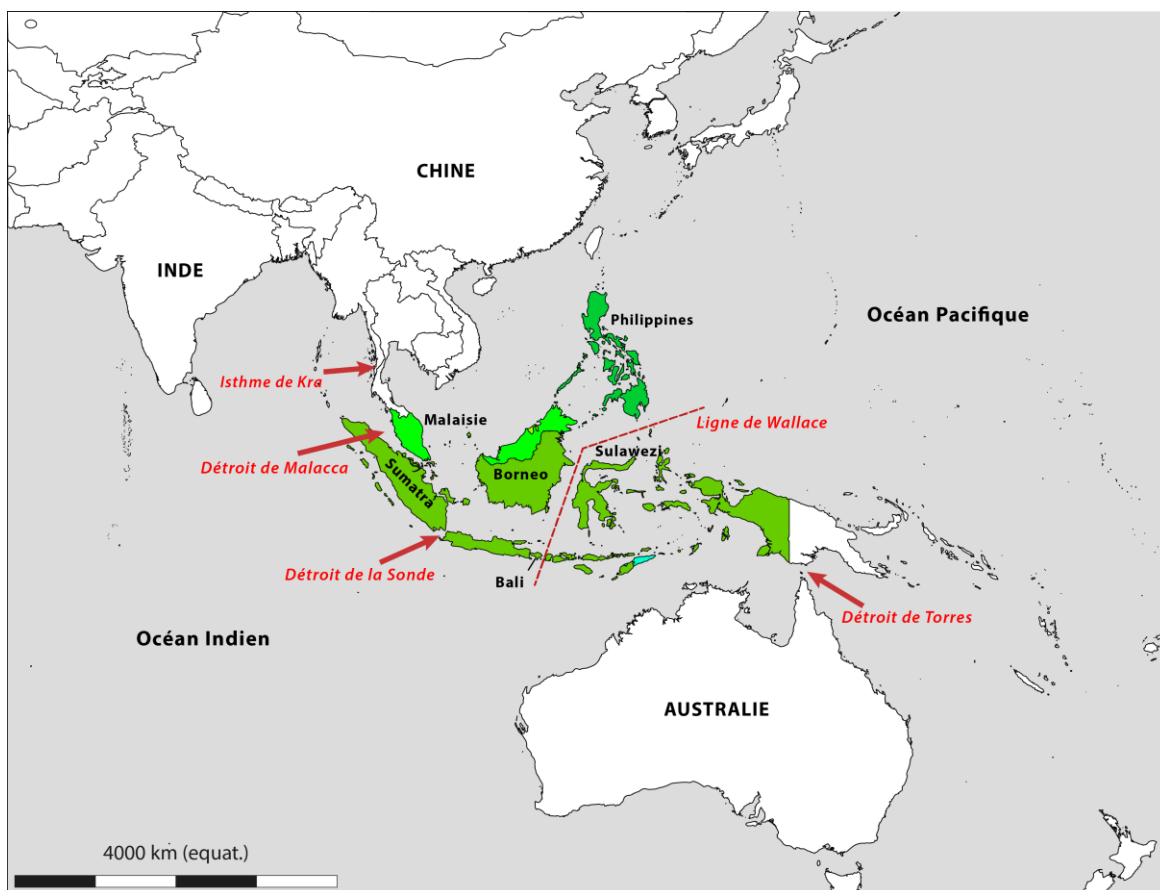
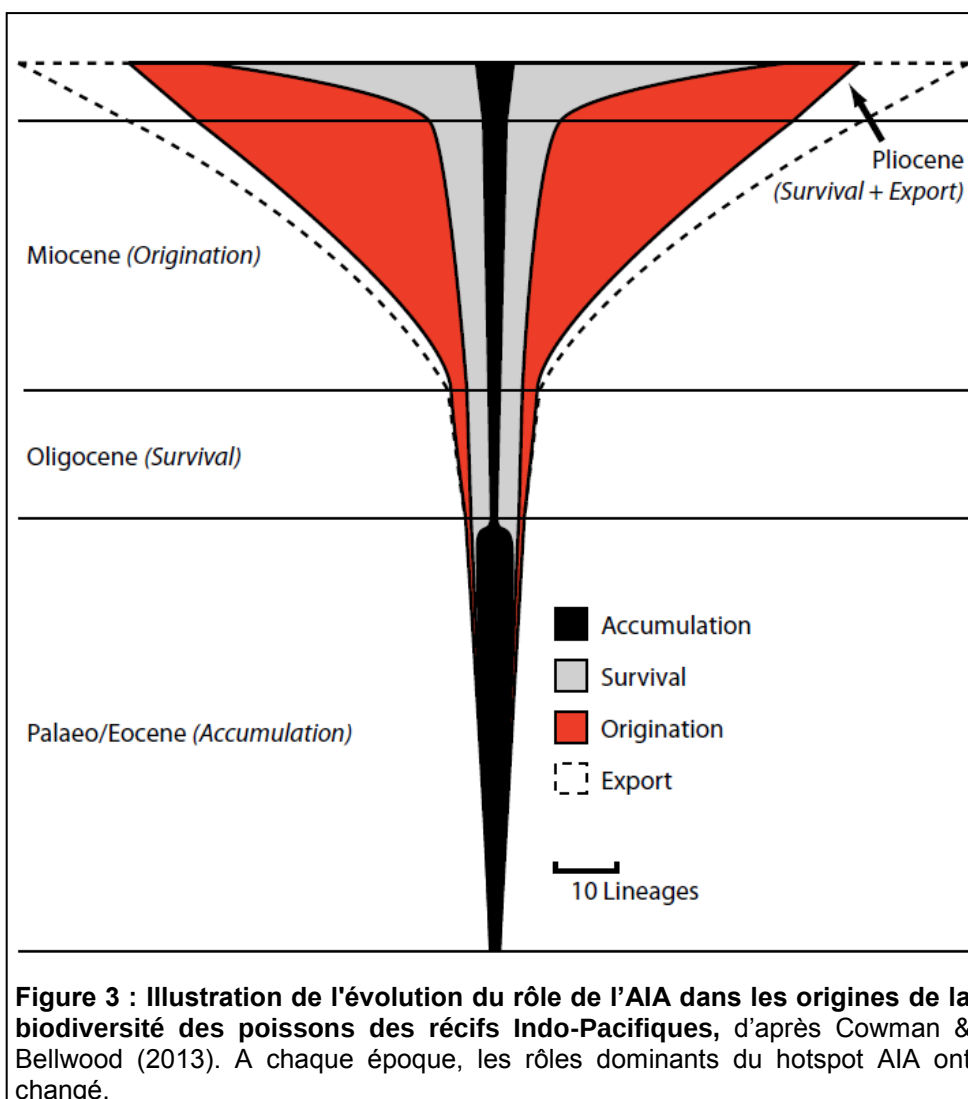


Figure 2 : L'archipel Indo-Australien (Triangle du corail). Il contient 4 des 25 points chauds de la biodiversité, abrite 20-25% de la faune et de la flore mondiales et au moins 15% de la faune dulçaquicole du monde. De part sa géodynamique et sa composition territoriale (plus de 20 000 îles), il sert, au fil des temps géologiques, de régulateur des migrations entre les océans Pacifique et Indien. C'est un cadre idéal pour les études biogéographiques.

De nombreuses études ont été réalisées pour essayer de trouver une explication à cette concentration remarquable de biodiversité, à la jonction des deux océans Indien et Pacifique (Keyse *et al.*, 2014). Mais, ces études menées sur plusieurs groupes taxinomiques n'ont pas permis de privilégier l'une ou l'autre des trois théories proposées pour expliquer la forte diversité de cette région du Triangle du corail : centre d'origine, centre d'accumulation ou centre de recouvrement (Ladd, 1960 ; Planes & Galzin, 1997 ; Lord, 2009 ; de Bruyn *et al.*, 2012). Il y a, cependant, une étude récente menée par Cowman & Bellwood (2013) sur plusieurs lignées de poissons récifaux, dans cinq grandes régions biogéographiques des trois océans, qui tend à montrer que les trois hypothèses ont eu cours au sein du Triangle du corail, et donc à confirmer leur non exclusivité mutuelle évoquée par Carpenter *et al.* (2011). Une quatrième hypothèse a même été évoquée, le 'centre de survivance', pour expliquer le fait que des taxons subsistent dans l'AIA,



indépendamment de leurs lieux d'origine d'où ils ont pu disparaître. L'AIA aurait donc, successivement puis simultanément, agi comme centre d'accumulation et de recouvrement, à partir du Paléocène/Eocène, centre de survivance, dès l'Éocène/Oligocène, centre d'origine et de dispersion, amplifiée dès le Miocène (figure 3).

L'AIA aurait donc servi de refuge pendant des périodes d'extinction dans les habitats ancestraux adjacents, et les lignées qui y ont survécu seraient devenues les forces motrices de la biodiversité actuelle dans l'Indo-Pacifique, grâce à l'aptitude des récifs coralliens à permettre à la fois des taux élevés de diversification et à réduire la vulnérabilité aux extinctions pour les lignées associées (Cowman & Bellwood, 2013). Tout en ayant une préférence pour le centre de survivance, Frey & Vermeij (2008) concèdent, en effet, qu'aucune de ces hypothèses ne peut, seule, expliquer la diversité biologique au sein de l'AIA, qui a pu lui-même servir de barrière à la dispersion entre le Pacifique et l'océan Indien. Une autre étude, réalisée par Postaire *et al.* (2014), sur l'origine et la diversification des espèces du genre *Nerita* (gastéropodes de la famille des Neritidae) dans le Sud-ouest de l'Océan Indien, soutient plus l'hypothèse de centre d'origine pour l'AIA que celle de centre de recouvrement. Cette étude souligne également l'importance du rôle joué par les facteurs climatiques et géologiques dans cette diversification depuis le paléocène supérieur, à savoir les fluctuations intermittentes du niveau de la mer et les événements tectoniques.

Par ailleurs, s'il est communément admis que la richesse des régions tropicales s'inscrit dans un système de gradient de diversité latitudinal, pour certains auteurs comme Boyero (2011), ce qui détermine clairement la diversité biologique est non la latitude mais les variables environnementales corrélées à la latitude. Plusieurs mécanismes différents régissant le gradient de diversité latitudinal ont été suggérés, sans obtenir de consensus à ce propos. Ils mettent en jeu, notamment, le temps, l'hétérogénéité spatiale, la compétition, la prédation, la stabilité climatique, la productivité, tout autant de facteurs pouvant agir séparément ou simultanément (Pianka, 1966).

Le Pacifique, océan le plus vaste du monde, comprend des milliers d'îles, réparties entre l'Asie et l'Océanie. L'Indonésie, plus grand archipel au monde, est à la fois asiatique et océanienne, mais beaucoup d'îles océaniques sont

traditionnellement regroupées en trois zones : la Mélanésie (Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Calédonie, Vanuatu, Fidji, Salomon), la Micronésie (Mariannes, Guam, Wake Island, Palau, Marshall, Kiribati, Nauru) et la Polynésie (Samoa, Tonga, Tuvalu, îles Cook, Wallis et Futuna, Polynésie française, île de Pâques).

L'océan Indien occidental, quant à lui, contient des îles d'origine gondwanienne, comme Madagascar, Socotra, les Seychelles, Zanzibar, et des îles volcaniques ou coralliennes telles que les Comores, les Mascareignes, ou certains atolls des Seychelles. Toutes ces îles ont une histoire géologique complexe et différente (Agnarsson & Kuntner, 2012), leur conférant un intérêt particulier en matière d'études biogéographiques, de par leurs origines, leurs âges, la distance au continent le plus proche. Agnarsson & Kuntner (2012) ont montré que les meilleurs agents de dispersion dans cette région viennent d'Afrique, mais aussi d'Asie et d'Australie, et qu'il existe un nombre limité de lignées (gondwaniennes) vicariantes.

1.2.1- Où il est question de biogéographie des îles ...

Le peuplement animal et végétal des îles s'apparente à une course d'obstacles : la chance de peuplement est d'autant plus faible que l'île est plus éloignée du lieu d'origine des espèces immigrantes. Le taux d'immigration augmente avec la surface de l'île. Il diminue avec la distance au point de départ des espèces colonisatrices et au fur et à mesure que le nombre d'espèces installées s'accroît, du fait des phénomènes de prédation et de compétition entre espèces.

Brigand (2002 : 25).

Les îles ne représentent que 3% de la surface de la terre (Fleming, 2010), mais elles ont un impact extraordinairement important dans les études d'écologie évolutive, à la suite de Darwin et de Wallace (Gunnell, 2013), mais surtout de la théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1963, 1967). Selon cette théorie, deux facteurs principaux régulent la richesse spécifique d'une île : le taux de colonisation et le taux d'extinction. A n'importe quel moment, le nombre d'espèces sur une île serait le résultat d'un équilibre dynamique entre ces deux processus.

L'examen critique rétrospectif de cette théorie par certains auteurs contribue à la faire évoluer. D'aucuns font remarquer, par exemple, que des paramètres

importants ont été ou négligés ou oubliés dans ce modèle (Fleming, 2010). Si la superficie de l'île reste un facteur essentiel pour expliquer la variation du nombre d'espèces occupant une île, d'autres variables sont également importantes pour la mise en place de la biodiversité (Triantis, 2011). Il a, en effet, été tenu compte de la surface de l'île et du degré d'isolement, mais pas de l'âge qui, on le sait maintenant, peut avoir un effet sur la richesse spécifique. Comme le souligne Steinbauer *et al.* (2013), le temps pour la diversification peut être un facteur clé dans la création de biodiversité sur les îles. De même, Yu & Lei (2001) soulignent qu'il est difficile de vérifier sur le terrain la théorie selon laquelle c'est la superficie plus que la diversité de l'habitat qui explique la richesse spécifique, dans la mesure où ces deux paramètres sont fortement corrélés. Ces auteurs pointent également plusieurs faiblesses du modèle de base de MacArthur et Wilson. Il s'agit de la non prise en compte de la spéciation, qui doit s'ajouter à l'immigration, des capacités de dispersion des espèces, des conséquences de la destruction et de la fragmentation de l'habitat par l'homme, notamment. S'agissant de la spéciation, Chen *et al.* (2011) affirment qu'elle peut jouer un rôle important dans la richesse spécifique et l'endémisme des îles océaniques, et que sa contribution à la diversité des espèces locales peut éventuellement être supérieure à celle de l'immigration sous certaines conditions, indépendamment du taux d'immigration. Par ailleurs, concernant les réseaux trophiques et les structures des communautés, les chercheurs continuent de mettre l'accent sur la concurrence et la prédation, et négligent les interactions telles que le mutualisme et le parasitisme qui peuvent fortement affecter la richesse en espèces. Ces sujets méritent d'être pris en compte dans les modèles généraux de la richesse en espèces des îles (Fleming, 2010).

Les îles ont souvent été considérées comme des entités fixes, alors qu'elles ont leur dynamique propre due à l'évolution de leur histoire géologique (Heaney *et al.*, 2013). Pour ces auteurs, la dynamique de la biodiversité dans les îles et archipels océaniques est beaucoup plus complexe que ce qui est généralement admis en vertu des deux modèles traditionnels de la biogéographie insulaire, le modèle de l'équilibre dynamique et le modèle de vicariance. Selon eux, ces deux modèles ne sont pas entièrement satisfaisants, le premier ne tenant pas compte de l'histoire géologique de l'île, de sa « naissance » à sa « mort » ; le second accordant peu d'attention à l'impact des processus écologiques à toute échelle de temps. Whittaker *et al.* (2008), estimant lui aussi que le modèle de l'équilibre dynamique

est inefficace lorsqu'il est appliqué à des systèmes et des processus opérant sur des échelles de temps géologiques évolutives, a proposé le « *General Dynamic Model* » (GDM), un modèle de dynamique générale de la biogéographie insulaire océanique, sensé y remédier. Ce modèle combine les processus clés de la dynamique biologique (migration, spéciation, extinction) avec le cycle de vie des îles océaniques. Il s'agit donc d'une théorie "*for the biogeography of oceanic islands that explicitly places MacArthur & Wilson's (1963, 1967) dynamic equilibrium model into the geological and evolutionary context of oceanic archipelagoes*". Le GDM est salué comme une avancée importante dans la réflexion par Heaney *et al.* (2013), mais celui-ci trouve que beaucoup de questions restent encore sans réponses. Il y a, par exemple, le fait que le GDM se base sur « une île », or les îles existent rarement comme simples entités isolées. En effet, elles sont souvent associées en archipels océaniques qui ont des histoires de vie et une évolution géodynamique et géomorphologique différentes selon qu'ils sont issus de « points chauds » ou de « marges actives » (zones de subduction). Il y a aussi la question de l'évaluation de la disponibilité des ressources et la concurrence pendant les phases de naissance de l'île, de son développement et de sa mort par érosion progressive.

En tout état de cause, on peut noter avec Gregg F. Gunnell (2013), que tout en restant une science d'observation, la biogéographie bénéficie aujourd'hui de nouvelles techniques d'observation et de surveillance telle que la génétique, qui permettent d'avoir des données plus précises sur la taxinomie et la répartition des espèces, favorisant ainsi une meilleure compréhension de leur évolution et de leur phylogéographie ; techniques que Wallace n'a jamais connues.

1.2.2- de phylogéographie ...

Islands possess many advantages for the study of the laws and phenomena of distribution. As compared with continents they have a restricted area and definite boundaries, and in most cases their geographical and biological limits coincide. The number of species and of genera they contain is always much smaller than in the case of continents, and their peculiar species and groups are usually well defined and strictly limited in range. Again, their relations with other lands are often direct and simple, and even when more complex are far easier to comprehend than those of continents; and they exhibit besides certain influences on the forms of life and certain peculiarities in their distribution which continents do not present, and whose study offers many points of interest.

Alfred Russel Wallace
Island life, 1880 : 233

Grâce à la biologie moléculaire permettant l'analyse génétique de l'ADN mitochondrial (ADNmt), Avise *et al.* (1987) ont proposé la phylogéographie comme sous catégorie de la biogéographie devant étudier la relation entre la généalogie et la géographie. En effet, l'analyse de l'ADNmt a apporté un éclairage nouveau sur la distinction entre généalogie des gènes et phylogénie des organismes. De nombreuses espèces se sont révélées présenter une histoire phylogénétique de l'ADNmt corrélée avec une structure géographique profonde. La phylogéographie a connu une évolution rapide et remarquable grâce, notamment, à l'avènement de la réaction en chaîne par polymérase (PCR = *Polymerase Chain Reaction*) et la théorie de la coalescence. Elle est aujourd'hui une discipline très intégrative, combinant génétique des populations, phylogénétique, histoire géoclimatique, paléontologie, biologie moléculaire, biogéographie, etc., afin de caractériser la répartition géographique des lignées généalogiques, surtout au niveau intraspécifique. Elle met l'accent sur les distributions spatiales contemporaines des lignées génétiques (Avise, 1998 ; Hickerson *et al.* 2010). **En utilisant des données génétiques pour identifier les espèces morphologiquement cryptiques et des zones géographiques abritant une diversité génétique élevée ou unique, les études de phylogéographie peuvent, notamment, aider aux efforts de conservation** (Lohman *et al.*, 2011).

De par leurs histoires géologiques et leur richesse en biodiversité, les îles de la province Indo-Pacifique, l'archipel Indo-australien (AIA) en particulier, constituent un cadre idéal pour les études phylogéographiques (Carpenter *et al.*, 2011). En effet, avec ses milliers d'îles, l'AIA est la région tropicale la plus géologiquement dynamique, comme l'indiquent Lohman *et al.* (2011), dans leur étude sur la biogéographie de cet archipel, basée sur des analyses phylogénétiques. En outre, l'AIA abriterait 20 à 25% de la faune et de la flore mondiale (de Bruyn *et al.* 2012). Selon ces auteurs, dont l'étude porte sur la phylogéographie de la faune d'eau douce de l'AIA, l'Asie du sud-est est connue pour être la deuxième région, à l'échelle mondiale, en termes de richesse spécifique et d'endémicité de la faune d'eau douce. L'Indonésie hébergerait, à elle seule, environ 15% de la faune d'eau douce du monde. Les études phylogénétiques qui ont été faites sur cette faune ont permis de constater que des barrières, telles que la Ligne de Wallace ou l'Isthme de Kra, par exemple (voir figure 2), ont été traversées au cours du miocène, d'ouest en est d'abord et inversement ensuite. Entre le miocène et le pléistocène, en raison de

phénomènes géodynamiques et géoclimatiques qui ont provoqué la montée ou la baisse du niveau de la mer, des ponts entre régions ont pu s'établir ou disparaître. La phylogéographie de cette région s'expliquerait par des processus de vicariance et/ou de dispersion, liés à des événements géologiques impliquant des variations du niveau de la mer entre le Miocène et le Pléistocène (Jeffrey *et al.*, 2007 ; Crandall *et al.*, 2008 ; de Bruyn *et al.* 2012). Ladd (1960) et Postaire *et al.* (2014) abondent dans ce sens en expliquant qu'il a pu exister, par le passé, plus d'îles qu'il n'y en a actuellement, et qui ont disparu par affaissement. Ces îles ont pu servir de tremplins éphémères dans la distribution des taxons et ont probablement facilité la dispersion et la colonisation des organismes. Ce phénomène de vicariance survenu au pléistocène a été également évoqué par Taillebois *et al.* (2013), dans leur étude sur deux espèces de poissons amphidromes de la famille des Gobiidae, largement distribuées dans la biorégion centre-ouest Pacifique. Le détroit de Torres aurait constitué, à l'époque, une barrière physique à la dispersion larvaire. Bunje (2005) explique lui aussi la phylogéographie de *Theodoxus fluviatilis*, une espèce de nérite (mollusque, gastéropode), par vicariance à la même période.

D'autres informations complémentaires, voire contradictoires parfois, viennent enrichir la réflexion sur la phylogéographie de l'Indo-Pacifique et la dispersion des organismes. Ainsi, Treml *et al.* (2015), travaillant sur un modèle biophysique de dispersion larvaire pour évaluer la capacité des barrières à filtrer les taxons, constatent que les traits biologiques essentiels qui influent sur la perméabilité des barrières sont liés au succès reproductif, à la stratégie de reproduction (période et fréquence des pontes, etc.) et à la durée de vie larvaire. Ce modèle, qui a tenu compte y compris des événements climatiques extrêmes tels que El Niño et La Niña, semble compatible avec ce qui est observé dans plusieurs groupes biologiques.

Dans le milieu marin, les obstacles à la dispersion peuvent être contournés par la nature dynamique de l'environnement physique et la diversité des traits biologiques pouvant s'adapter à la vie dans ces environnements. Une autre équipe travaillant sur des espèces aquatiques intertidales de la côte sud-est australienne (Ayre *et al.* 2009), soutient l'hypothèse selon laquelle la spécificité de l'habitat et non le type de larves est le facteur déterminant des flux de gènes à travers les barrières. Il n'y aurait pas de concordance entre le type larvaire et la structure

phylogéographique ou la capacité de traverser la barrière. L'effet barrière serait moindre ou absent sur les espèces capables d'occuper une plus large gamme d'habitats, réduisant ainsi l'étendue spatiale de la barrière. Les deux équipes semblent en tout cas d'accord sur le fait que la connectivité des populations est déterminée par des interactions complexes entre la biologie et les obstacles. Les facteurs environnementaux influencent la connectivité des populations et donc leur structuration génétique (White *et al.*, 2010). Il serait trop simpliste, en tout cas, d'attribuer les structures génétiques des populations aux seules spécificités de la vie larvaire, car les exigences écologiques du stade adulte déterminent également la répartition des espèces (Postaire *et al.*, 2014).

1.2.3- de courants marins ... et de dispersion

L'île est certes une terre séparée des autres terres par la mer, mais celle-ci est à la fois frontière et voie de communication permanente.

Chevrier (2007)

La connection entre les différentes populations de la faune aquatique est principalement assurée par la dispersion larvaire. Un des facteurs importants de cette dispersion, à la fois active et passive, est la durée de vie larvaire (DVL), mais les courants océaniques en sont un moteur essentiel, sans pour autant en garantir nécessairement la réalisation (Page *et al.*, 2013). Différentes méthodes permettent d'estimer la DVL, notamment celle utilisant la distance entre le point d'arrivée et le point de départ des migrants, et la vitesse du courant (Crandall *et al.*, 2010). Cependant, certains auteurs pensent que la distance euclidienne et la vitesse du courant sont en réalité des paramètres trompeurs. En effet, dans le milieu marin, les courants peuvent être détournés par des phénomènes océanographiques comme les tourbillons et les fronts, empêchant ainsi la progression et la propagation des larves pélagiques. D'où le découplage de la dispersion des larves pélagiques et la distance euclidienne (White *et al.*, 2010). Deux sites adjacents peuvent rarement échanger des migrants s'ils sont situés sur des côtés différents d'un front océanique, alors que deux sites distants peuvent être reliés par un fort courant entre eux. White *et al.* (2010) préconisent donc, dans l'analyse de l'isolement par la distance des populations aquatiques à dispersion marine, une nouvelle approche incorporant les observations directes de la circulation océanique. Il est également

31

Dans chaque compartiment (Pacifique et Indien) les courants marins provoquent des gigantesques tourbillons d'eau océanique, les gyres subtropicaux, qui peuvent être autant de facteurs influant positivement ou négativement sur la dispersion marine. Il y en a trois : le gyre du Pacifique nord, le gyre du Pacifique sud et le gyre de l'Océan indien. La formation de ces gyres implique aussi bien les courants équatorial, Sud-équatorial et Nord-équatorial. Notons enfin que le sens des courants peut être perturbé par les cyclones, permettant ainsi à des larves d'atteindre des endroits inaccessibles dans les conditions climatiques normales.

En général, la connectivité des populations due, notamment, à leurs capacités dispersives, et l'endémicité évoluent en sens inverse. En effet, la différenciation génétique augmente avec la diminution du flux de gènes, processus dans lequel la DVL joue un rôle important (Treml *et al.*, 2015) mais probablement pas déterminant (Bowen *et al.*, 2006). En effet, on a longtemps cru que la DVL et les capacités de dispersion étaient corrélées, et plusieurs études allant dans ce sens ont été réalisées sur des mollusques, mais aussi sur des crustacés et des poissons (Scheltema, 1971 ; Myers *et al.*, 2000 ; Kano & Kase, 2003 ; 2004 ; 2008 ; Hoareau *et al.*, 2007a ; Crandall *et al.*, 2010 ; Dennenmoser *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2010 ; Feutry *et al.*, 2012a). Ainsi, par exemple, l'étude réalisée par Lord *et al.* (2010) sur trois espèces de gobies amphidromes du genre *Sicyopterus*, a montré que les deux espèces endémiques possèdent des DVLs nettement plus courtes que l'espèce cosmopolite Indo-Pacifique, *S. lagocephalus*, qui serait originaire du Pacifique-ouest (Hoareau *et al.*, 2007a ; Lord *et al.*, 2012). Néanmoins, l'endémisme chez les espèces à fort potentiel dispersif ne peut pas s'expliquer par la DVL. Et ce d'autant plus que la rétention larvaire et la dispersion restreinte ne sont pas des facteurs favorables dans les habitats d'eau douce instables en milieu insulaire tropical, au vu des conséquences sur la capacité des populations à s'adapter aux changements écologiques locaux (Levin, 2006). L'avantage pour les espèces dans ces milieux insulaires serait de pouvoir disperser le plus loin possible et coloniser des îles lointaines et isolées, pour assurer la survie de l'espèce. En permettant de retarder la métamorphose afin d'atteindre des rivières favorables à coloniser, une longue phase larvaire marine pourrait être une adaptation à la vie dans les systèmes insulaires d'eau douce très instables (Crandall *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2010, 2012). Il semble donc que l'endémisme, chez les espèces à fort potentiel dispersif, ne peut être que le résultat d'une combinaison complexe de facteurs historiques,

biogéographiques, environnementaux et physiologiques ou de contraintes sélectives locales (Lord *et al.*, 2012), voire d'un changement d'habitats et d'une spécialisation écologique (Triantis, 2011).

Soulignons que la DVL confert un potentiel de dispersion qui ne se transforme pas nécessairement en capacité. Le sujet fait débat, dans la mesure où plusieurs études réalisées ont montré que la DVL n'est pas un bon prédicteur de la dispersion, et donc des flux de gènes et de la structure géographique des populations. Shanks *et al.* (2003) indiquent que la DVL explique plus de 60% de la variabilité de la distance de dispersion. Après avoir analysé les distances de dispersion de plusieurs espèces appartenant à différents groupes biologiques, dont les mollusques, les crustacés et les poissons ayant une DVL s'étendant de 6 à 293 jours, Shanks (2009) a constaté que ces distances sont inférieures à ce que l'on pourrait attendre s'il s'agissait de particules passives transportées par un courant océanique. Il en a conclu que le comportement larvaire joue un rôle déterminant dans la distance de dispersion. Une grande flexibilité du comportement en réponse aux conditions hydrologiques donnerait aux larves beaucoup plus de latitude dans le contrôle de leurs mouvements (Levin, 2006). Bowen *et al.* (2006) abondent dans ce sens en évoquant le cas de deux poissons récifaux sans aucune structuration génétique pour celui dont la DVL est la plus courte, contrairement à celui qui a la plus longue DVL. A l'issue d'une méta-analyse d'un échantillon de 300 études publiées, Weersing & Toonen (2009) sont arrivés à la même conclusion, en précisant que le positionnement vertical dans la colonne d'eau permet de maximiser le temps de séjour près des sources de nourriture, de minimiser la prédation, d'atténuer l'advection et/ou de faciliter le transport vers l'habitat d'installation approprié.

La disparité dans la répartition géographique d'espèces ayant des potentiels de dispersion comparables serait liée à la tolérance environnementale (Hansen, 1980). La distribution géographique des populations serait le résultat de la combinaison entre la tolérance environnementale et la dispersion, des espèces à larves non planctotrophes mais eurytopes pouvant être répandues et moins sensibles aux phénomènes d'extinction que celles à larves planctoniques mais sténotopes.

2.- Contexte et problématique

On est dans la situation paradoxale où les pays riches des régions tempérées sont les mieux connus et continuent de recevoir une part disproportionnée de l'attention des chercheurs, tandis que c'est dans les pays pauvres, qui souffrent d'un déficit de connaissances, de moyens budgétaires et d'infrastructures pour étudier leur biodiversité, qu'il y a le plus de découvertes à faire, et là aussi que la biodiversité est la plus menacée. C'est ce décalage entre moyens et besoins que la Convention sur la diversité biologique a reconnu sous le nom de "handicap taxonomique". Malgré ce handicap et ce déséquilibre, 60% des espèces de mollusques marins nouvellement décrites proviennent bien, comme on pouvait s'y attendre, des mers tropicales. La région tropicale Indo-ouest Pacifique se taille la part du lion, ce qui s'explique par le fait qu'elle est la plus riche en espèces et que sa superficie est la plus étendue.

Philippe Bouchet

Regard sur les coquillages, 2007

2.1.- Le contexte de l'étude

En ce début du 21^e siècle, la crise de la biodiversité est probablement l'un des rares sujets sur lequel tous les acteurs politiques, sociologiques ou scientifiques sont d'accord. La communauté scientifique internationale s'est mobilisée pour essayer de comprendre les signaux climatiques et anthropiques dans le changement climatique global et dans les bouleversements du fonctionnement des écosystèmes (Barats, 2006). Depuis quelques temps déjà, on n'arrête pas de parler de « crise de la biodiversité » et de « sixième extinction » (Leakey & Lewin, 1996). Récemment, deux équipes internationales de chercheurs ont mené des études sur le sujet, l'une travaillant sur les vertébrés (Ceballos *et al.*, 2015) et l'autre sur les invertébrés (Régnier *et al.*, 2015). Leur conclusion est sans appel : la sixième extinction massive d'espèces est en marche. La destruction de l'habitat naturel, la surexploitation des ressources et des espèces, la pollution et le changement climatique, etc., contribueraient notablement à cette catastrophe annoncée. Du fait de l'activité de l'espèce humaine, le rythme d'extinction des espèces serait actuellement au moins 100 à 200 fois supérieur au rythme naturel. Certains auteurs (Lohman *et al.*, 2011) projettent, par exemple, au rythme actuel de la perte d'habitats dans le vaste archipel malais (Insulinde) comptant plus de 20 000 îles, une extinction allant jusqu'à 85% des espèces de la région en 2100. Cette région étant une des plus menacées mais aussi des plus riches dans le monde, on ne peut maintenir la richesse de sa biodiversité qu'au prix d'efforts de conservation intensifs.

Les scientifiques estiment que l'on peut encore éviter cette décroissance dramatique de la biodiversité et la perte subséquente de services écosystémiques grâce à l'intensification des efforts de conservation, mais il faut faire vite car la fenêtre d'opportunité se referme rapidement (Ceballos *et al.*, 2015). Comme le souligne Gros-Désormeaux (2012), il est certes normal que, pour assurer sa survie, l'espèce humaine rentre en compétition avec d'autres taxa dans l'exploitation de l'espace et de ses ressources. Néanmoins, pour diverses raisons (éthiques, esthétiques, économiques, sociologiques, culturelles, écologiques), sa sphère intellectuelle lui impose de prendre en considération la conservation de la vie sous toutes ses formes. Il a dès lors la responsabilité de pérenniser sa propre existence dans un altruisme tourné vers les besoins des générations futures, mais aussi les besoins d'autres entités biologiques avec lesquelles il partage la biosphère.

Dans ce contexte, la gestion de la diversité biologique doit être un objectif prioritaire pour les espaces insulaires, beaucoup plus vulnérables. Et comme nous ne pouvons protéger que ce que nous connaissons (Raven, 2004), une bonne connaissance, aussi bien du cycle de vie des organismes et leur répartition, que de la taxinomie de la biodiversité, est essentielle pour les différents acteurs impliqués dans la préservation et la conservation.

Depuis les travaux de Darwin et Wallace, les îles sont présentées comme des écosystèmes singuliers et fragiles, mais en même temps comme des centres privilégiés d'endémisme et d'études de l'évolution. Les rivières des systèmes insulaires, en particulier, abritent de nombreuses espèces d'organismes migrateurs diadromes (voir Chapitre 2) qui sont les seules espèces capables de coloniser naturellement les cours d'eau. Les stratégies de dispersion de ces organismes diadromes représentent un moteur essentiel de la structuration et de la persistance des communautés allant de l'échelle locale du cours d'eau, d'une île ou d'un archipel, à l'échelle régionale (Keith, 2003 ; Lord *et al.*, 2012 ; Castelin *et al.*, 2013 ; Feutry *et al.*, 2013). En raison de l'isolement, les populations locales de ces espèces n'assurent leur pérennité qu'en maintenant une dispersion marine forte, permettant la colonisation de milieux nouveaux et un recrutement indépendant des conditions locales de reproduction. Ces organismes (poissons, crustacés, mollusques) pondent en général en eau douce ou saumâtre et les larves dévalent vers la mer où elles vivent une phase planctonique dont la durée (quelques jours à quelques

mois) est très variable selon les espèces, puis elles retournent vers les rivières où elles grossissent et se reproduisent ; on les qualifie d'espèces diadromes amphidromes (voir Chapitre 2).

Chez les mollusques Gastéropodes, la famille des Neritidae est constituée d'espèces à répartition restreinte et d'espèces à plus large répartition. De nombreuses questions se posent sur ce groupe : pourquoi certaines espèces sont-elles à répartition restreinte, alors qu'il existe *a priori* une phase de dispersion marine ? Quelles différences peut-on observer dans les traits de vie entre espèces endémiques et espèces à plus large distribution ? Quels sont les facteurs qui régulent dispersion et recrutement ? Comment s'effectuent les échanges entre les populations ?

Devant l'augmentation de la pression humaine sur les rivières insulaires, il est nécessaire de prévoir un programme de gestion durable de ces taxons et de leurs habitats. Le préalable consiste à étudier leurs traits de vie afin de comprendre leur cycle biologique. Mon étude portera donc sur les Mollusques Gastéropodes amphidromes qui colonisent la région Indo-Pacifique.

2.2.- Problématique et objectifs

Le cycle biologique complexe des gastéropodes diadromes soulève un certain nombre de questions qui sont à l'origine de la problématique de cette thèse, notamment en ce qui concerne les modalités de dispersion.

Après ce chapitre introductif, un **premier chapitre** traitera des matériels et méthodes utilisés dans ce travail. Il s'agira de préciser la zone d'étude, le matériel biologique, l'échantillonnage et les différentes méthodes mises en œuvre pour la taxinomie, les analyses moléculaires et l'étude des structures calcifiées.

Un **deuxième chapitre** s'attachera à expliciter la complexité de l'amphidromie, en tant que cycle vital des nérites d'eau douce. L'état actuel des connaissances sur ce cycle sera passé en revue pour toutes les étapes concernées (croissance, reproduction, dispersion, recrutement, migrations amont et aval).

Dans notre travail, nous nous intéresserons au complexe '*Neritina pulligera*', et plus particulièrement aux espèces *N. knorri*, *N. stumpffi* et *N. canalis*, qui n'ont

pas fait l'objet d'études approfondies. Elles ont été seulement signalées et localisées géographiquement par différents auteurs, alors que, comme le montre Cook *et al.* (2009) sur certains taxons, la phase marine de ce cycle (développement et dispersion larvaire) détermine la structure génétique des populations des espèces amphidromes. En effet, les échanges génétiques entre les populations se feront localement, régionalement ou à plus longue distance, selon les capacités de dispersion des larves véligères. Pourquoi existe-t-il des espèces cosmopolites, capables de coloniser des archipels allant de l'ouest de l'océan Indien à l'est de l'océan Pacifique, et des espèces endémiques à différentes échelles, alors que toutes ces espèces sont supposées avoir un même cycle biologique diadrome ?

Dans un premier temps, une mise au point taxinomique et phylogénétique sera indispensable afin, notamment, de vérifier si les espèces choisies dans notre complexe et pour cette étude sont bien des « bonnes espèces », avec leurs variabilités et leur évolution. Ceci sera développé dans le **troisième chapitre**. En effet, *Neritina pulligera* (Linné, 1767) semble désigner, selon les auteurs, soit une vraie espèce localisée dans le Pacifique et l'océan Indien oriental, soit une espèce complexe dont les représentants dans l'océan Indien occidental seraient *N. knorri* (Recluz, 1841) et *N. stumpffi* Boettger, 1890 ; soit une sorte de fourre-tout où l'on rassemble en synonymie les espèces citées et bien d'autres encore telles que *N. petitii* (Recluz, 1841), *N. iris* Mousson, 1849, *N. canalis* Sowerby, 1825, *N. bruguieri* (Recluz, 1841), etc. (Tryon, 1888 ; Starmühlner, 1983, 1984 ; Gerlach *et al.*, 2011). Nous désignons par "complexe *Neritina pulligera*" l'ensemble de toutes les espèces mises en synonymie de ce taxon.

Nous rechercherons aussi s'il existe des structures génétiques visibles dans les populations de ces espèces, des échanges de gènes entre les populations qui pourraient nous aider à comprendre les mécanismes de dispersion larvaire et de mettre en évidence d'éventuelles barrières à la dispersion. Dans ce contexte, les capacités de dispersion des organismes doivent être prises en compte car elles influent sur la nature et l'efficacité des barrières aux flux de gènes. Nous nous intéresserons ainsi aux espèces *N. stumpffi* et *N. canalis* dans le **chapitre 4**.

Enfin, la structure de l'opercule de ces Nérites n'ayant pas fait l'objet d'étude approfondie dans le cadre de la compréhension de leurs traits d'histoire de vie, nous entreprendrons ce travail par différentes méthodes, afin d'ouvrir la voie à de futures

recherches sur ces espèces (**Chapitre 5**). Nous terminerons par un chapitre de conclusion et perspectives.

L'objectif de la thèse est donc de réaliser une étude permettant d'allier l'acquisition de connaissances fondamentales sur la taxinomie et les traits de vie de certaines espèces de Neritidae diadromes et la recherche appliquée, afin d'établir les bases de leur gestion. La comparaison des résultats obtenus avec ceux déjà acquis sur les autres groupes (macrocrustacés, gobies, etc.) donnera aussi des éléments de gestion pour l'ensemble du compartiment rivière des systèmes insulaires. L'analyse des modes de dispersion au niveau des îles offre, en effet, des perspectives sur la gestion des habitats fragmentés (Covich, 2006).

Cette problématique fait partie des recherches menées, d'une part, par l'UMR BOREA « Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques », à travers l'équipe « Dispersion larvaire et organisation en milieu austral et insulaire tropical » et, et d'autre part, par l'USR 3278 CNRS-EPHE-UPVD (CRIOBE) « Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement », basé en Polynésie française.



CHAPITRE 1- MATÉRIELS ET MÉTHODES



$$Pr(H|X) = \frac{Pr(X|H) \cdot Pr(H)}{Pr(X)}$$

1.- Modèles de l'étude

Cette étude porte sur une zone géographique et un groupe biologique bien déterminés.

1.1- Modèle géographique

Un cadre insulaire : îles océaniques du Pacifique et de l'océan Indien.

L'aire d'étude de cette thèse est constituée d'une partie du bassin Indo-Pacifique (de la Polynésie française, la Nouvelle-Calédonie à la Micronésie et l'Indonésie jusqu'aux îles de l'océan Indien occidental (Comores, Seychelles, Madagascar, Mascareignes) (Figure 1). Cette zone appartient à la province biogéographique Indo-Pacifique.



Figure 1 : Zones de provenance des échantillons analysés

1.2- Modèle biologique

1.2.1- Groupe biologique

L'étude concerne des mollusques gastéropodes d'eau douce.

Nous avons choisi, pour cette étude, des mollusques gastéropodes de la famille des Neritidae :

- Une espèce à très large répartition, ***Neritina pulligera*** (Linné, 1767) qui, d'après Gerlach *et al.* (2011), Haynes (1988, 1990, 2001, 2005), Brown (1994) et Starmühlner (1983), couvre pratiquement tout le bassin Indo-Pacifique jusqu'en Afrique de l'est (Australie, Fiji, Nicobar, Andaman, Guam, Malaisie, Indonésie, Micronésie, Papouasie Nouvelle-Guinée, Philippines, Nouvelle-Calédonie, Solomon, Vanuatu, Thaïlande, Comores, Seychelles, Madagascar, Mascareignes, Mozambique, Kenya, Tanzanie et Afrique du Sud). Cette espèce serait variable et aurait plusieurs sous-espèces, dont certaines sont sensées la représenter dans l'océan Indien. Nous l'appelons donc le complexe "*N. pulligera*".
- Une espèce à aire de distribution restreinte, ***Neritina canalis*** Sowerby, 1825, connue seulement dans le Pacifique.

1.2.2- Echantillonnage

Une bonne partie du matériel biologique concernant l'océan Indien a été récolté lors de missions antérieures aux travaux de cette thèse et auxquelles nous avons participé. C'est le cas des Comores, où deux campagnes ont eu lieu en 2005 et 2006. Des récoltes ont été réalisées du 30/10 au 4/11/2005 à Mwali (Mohéli) et Ndzuwani (Anjouan) lors d'une mission d'inventaire financée par *Conservation International* (Keith *et al.*, 2006). Une autre mission, conduite par l'ARDA (*Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture*) a eu lieu à Maore (Mayotte) du 13 au 21/05/2006, dont le but était de caractériser les peuplements de poissons et d'invertébrés des eaux douces (endémisme, répartition, habitats, espèces introduites) en vue de fournir aux gestionnaires un outil de connaissance utile pour la mise en place de mesures de gestion et de conservation (Valade *et al.*, 2007).

Pendant la thèse, nous avons aussi pu, avec l'aide de l'UMR BOREA, réaliser des récoltes à Mohéli les 30 et 31/12/2013. Une mission spécifique organisée conjointement par l'UMR BOREA et le CRIOBE nous a permis d'échantillonner et de

faire du marquage vital à Moorea¹ et Tahiti en Polynésie française durant le mois de février 2014. En outre, nous avons pu bénéficier d'échantillons collectés par les membres de notre équipe d'accueil au sein de l'UMR 7208 BOREA (Equipe 4 : *Dispersion larvaire et organisation en milieu austral et insulaire tropical*) et par des partenaires de la zone Indo-Pacifique, ainsi que des collections muséologiques. C'est ainsi que nous avons enrichi notre matériel notamment par des échantillons des Seychelles, de Nouvelle-Calédonie, de Samoa et Fidji, de Mayotte, d'Indonésie, de Futuna et d'Okinawa (Tableau 1). Par ailleurs, nous avons complété notre échantillonnage en rajoutant des séquences de gènes, trouvées dans GenBank, de spécimens issus du Japon, des Philippines, de Guam, de Salomon, de Vanuatu, des Samoa et de Maurice (Kano, 2009). En raison de la qualité de conservation de certains spécimens, l'analyse moléculaire n'a concerné qu'une partie des échantillons en alcool. Du matériel sec des collections historiques du MNHN a été également examiné. Le nombre de spécimens étudiés pour chaque espèce est donné dans chaque chapitre en fonction des méthodes utilisées et des objectifs.

Les Nérîtes ont été essentiellement collectés à vue. Ils sont, en effet, pratiquement tous visibles à l'œil nu, accrochés au substrat de blocs rocheux. Les spécimens ont été fixés à l'alcool à 70 % et à 95 %. Nous avons identifié nous-même les espèces, en nous aidant de la littérature et des collections détenues par le MNHN.

¹ Graphie officiellement établie du nom de cette île polynésienne, anciennement appelée "**Aimeho**". La transcription correcte devrait être "**Mo'o-re'a**", qui se traduit littéralement par le "lézard jaune" (<http://www.tahitiheritage.pf/legende-lezard-jaune-moorea/>). Cette île abrite le CRIOBE;

Tableau 1 : Localités et espèces échantillonnées, y compris celles dont les séquences moléculaires ont été trouvées dans GenBank

	Localités	Espèces
Océan Indien	- Comores (Mohéli, Anjouan, Mayotte)	- <i>Neritina stumpffi</i> , <i>Neritina knorri</i> ,
	- Seychelles	- <i>Neritina stumpffi</i>
	- Madagascar	- <i>Neritina knorri</i>
	- Maurice	- <i>Neritina knorri</i> (<i>Neritina delestenei</i>)
Océan Pacifique	- Indonésie (Bali)	- <i>Neritina pulligera</i> , <i>Neritina iris</i> ,
	- Japon (Okinawa, Amami)	- <i>Neritina delestenei</i> , <i>Neritina pulligera</i> , <i>Neritina iris</i> , <i>Neritina</i> sp. Suji, <i>Neritina petiti</i> , <i>Neritina asperulata</i> , <i>Neritina</i> sp. Kuro
	- Micronésie (Guam, Pohnpei)	- <i>Neritina delestenei</i> , <i>Neritina pulligera</i> , <i>Neritina iris</i> , <i>Neritina</i> sp. Suji, <i>Neritina</i> <i>asperulata</i> , <i>Neritina</i> sp. Kuro
	- Futuna	- <i>Neritina stumpffi</i> , <i>Neritina canalis</i>
	- Nouvelle-Calédonie	- <i>Neritina stumpffi</i> , <i>Neritina petiti</i> , <i>N. knorri</i>
	- Vanuatu	- <i>Neritina stumpffi</i> , <i>Neritina canalis</i> , <i>Neritina</i> <i>powisiana</i> , <i>Neritina asperulata</i>
	- Samoa	- <i>Neritina canalis</i> , <i>Neritina pulligera</i> ,
	- Fidji	- <i>Neritina petiti</i>
	- Philippines	- <i>Neritina iris</i> , <i>Neritina asperulata</i> , <i>Neritina</i> <i>petiti</i> , <i>Neritina pulligera</i> , <i>Neritina knorri</i>
	- Salomon	- <i>Neritina petiti</i> , <i>Neritina asperulata</i>
	- Malaisie (Perak)	- <i>Neritina knorri</i>
	- Indochine	- <i>Neritina delestenei</i>
	- Australie	- <i>Neritina pulligera</i>
	- Polynésie française (Moorea, Tahiti)	- <i>Neritina canalis</i> , <i>Neritina knorri</i>

2.- Analyses moléculaires

2.1- Choix des gènes

Pour les analyses moléculaires, deux gènes ont été choisis, le COI et le 28S.

Le gène mitochondrial codant pour la première sous-unité de la cytochrome oxydase (COI), une protéine qui intervient dans la chaîne respiratoire, a été retenu comme marqueur de référence pour l'identification taxinomique des organismes vivants dans le projet « *Barcoding of life* » (Hebert *et al.*, 2003). Ce gène remplit toutes les conditions qu'un marqueur moléculaire doit avoir pour servir dans une analyse phylogénétique, selon Avise *et al.* (1987). En effet, il est fortement conservé et universellement distribué au sein de tous les organismes aérobiques ; il est facile à isoler et a une structure génétique simple, dénuée d'éléments transposables, de pseudogènes, de séquences répétées ou introniques ; il est informatif au niveau spécifique et populationnel et présente un taux d'évolution rapide ; son taux de variabilité intraspécifique est faible ou nul, par opposition à un taux de variabilité interspécifique qui est plus élevé. En outre, l'ADN mitochondrial (ADNmt) étant une molécule haploïde et à transmission monoparentale, le temps de coalescence moyen (c'est-à-dire le temps qui sépare deux copies de leur plus proche ancêtre) est quatre fois plus court pour un gène mitochondrial que pour un gène nucléaire (diploïde à transmission biparentale). Ce marqueur permet d'inférer des relations phylogénétiques récentes, et donc de visualiser la structure entre les populations d'une même espèce, voire de détecter la présence éventuelle d'espèces distinctes au sein d'un échantillonnage donné. Il présente aussi l'avantage d'être plus facilement amplifiable, le nombre de mitochondries, et donc de copies d'ADNmt, étant élevé. Enfin, il existe beaucoup de données déjà disponibles pour ce marqueur, ce qui permettra éventuellement de replacer ces espèces dans un échantillonnage plus complet (Taillebois, 2012).

Pour compléter les résultats du marqueur mitochondrial, nous avons choisi un marqueur nucléaire, le gène de la sous-unité 28S de l'ARN ribosomique (ARNr). Ce marqueur est souvent utilisé dans les analyses moléculaires concernant les gastéropodes et autres invertébrés (Colgan *et al.*, 2000 ; Kano *et al.* 2002 ; Colgan *et al.*, 2003 ; Jørgensen *et al.*, 2008 ; 2010 ; Castelin *et al.*, 2012 ; 2013 ;

Puillandre *et al.*, 2012b ; 2014). L'avantage d'utiliser deux types de gènes ayant des histoires généalogiques indépendantes, est que les résultats de la comparaison des données qui en sont issues seront plus robustes (Castelin *et al.*, 2012). Les marqueurs nucléaires évoluent beaucoup moins vite que les mitochondriaux, mais le domaine D2 que nous avons ciblé, tel que défini par Hassouna *et al.* (1984), est l'un des plus variables du gène. Par ailleurs, ce domaine D2 est considéré par Shylla *et al.* (2013) comme étant le plus robuste et pouvant être complémentaire de l'ADN mitochondrial dans le barcoding moléculaire.

2.2- Extraction des ADN totaux

2.2.1- Digestion enzymatique

Pour chaque individu sélectionné, nous avons prélevé quelques milligrammes de tissu du muscle du pied, en prenant soin d'éviter les contaminations éventuelles d'un individu à l'autre. Pour cela le port de gants est obligatoire et le matériel de dissection est lavé à l'eau de javel puis rincé à l'eau déminéralisée après chaque prélèvement effectué sur un individu. Les tissus sont disposés individuellement dans une plaque 96 puits. Nous avons, ensuite, versé 200 µl d'un mélange composé de 2,5 ml de Protéinase K et 18 ml de tampon de lyse T1. Nous avons scellé la plaque à l'aide de papier-aluminium spécial, et l'avons placée, après centrifugation, dans une étuve durant plus de 12h sous agitation, jusqu'à ce que tout le tissu soit digéré.

2.2.2- Extraction

L'ADN génomique total est extrait dans des plaques de 96 puits, à l'aide du robot semi-automatique *eppendorf* « *epMotion 5075* » (voir figure 2). L'extraction se fait suivant le protocole du Kit *NucleoSpin® 96 Tissue* de MACHEREY-NAGEL.

Après avoir centrifugé la plaque d'ADN, nous avons rempli les bacs de produits (BQ1, BW, B5, BE) et avons positionné le tout dans le robot selon les préconisations du protocole. Globalement l'ADN est complexé à une membrane de silicate positivement chargée. Cette membrane est rincée plusieurs fois avec un tampon à base d'éthanol pour éliminer les impuretés et les restes de débris cellulaires. L'ADN est ensuite élué dans du tampon d'élution. L'ensemble des étapes se fait par aspiration

sous vide et ne nécessite pas de centrifugation. Les solutions d'ADN sont conservées dans la plaque 96 puits à -20°C.



Figure 2 : Le robot d'extraction epMotion 5075

2.3- Amplification par PCR et séquençage

2.3.1- Les amorces

Des fragments des gènes mitochondrial COI et nucléaire 28S ont été amplifiés par réaction de polymérisation en chaîne (PCR : *Polymerase Chain Reaction*). Nous avons utilisé les amorces universelles LCO1490 et HCO2198 pour le COI (Folmer *et al.*, 1994) et C1' et D2 pour le 28S de l'ARNr (Jovelin & Justine, 2001).

Tableau 2 : Amorces utilisées et longueur de la région amplifiée

Marqueur	Amorce	Séquence	Référence	Longueur amplifiée
COI	LCO1490 (<i>forward</i>)	5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3'	Folmer <i>et al.</i> , 1994	609 pb
	HCO2198 (<i>reverse</i>)	5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3'		
28S	C1' (<i>forward</i>)	5'-ACCCGCTGAATTTAAGCAT-3'	Jovelin & Justine, 2001	700 pb
	D2 (<i>reverse</i>)	5'-TCCGTGTTTCAAGACGGG-3'		

2.3.2- L'amplification

Pour chaque échantillon, l'amplification a été réalisée dans un volume 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 (DésoxyNucléotide TriPhosphate) à 6,6mM, 0,32 µl de chaque amorce,

0,12 µl de Taq polymérase de chez Qiagen, 1 à 1,5 µl d'ADN pour le COI ou 3 µl d'ADN dilué au 1/10 pour le 28S. La PCR est réalisée à l'aide d'un thermocycleur *Bio-Rad C1000 Touch™*, suivant le programme indiqué dans le tableau 3. Les produits de PCR sont 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), dont la détection se fait par exposition aux ultraviolets (UV). Le marqueur MXIV est utilisé pour évaluer la taille des produits amplifiés. Le séquençage des produits PCR est réalisé par une société commerciale (*Eurofins*; <http://www.eurofins.fr>) en utilisant les mêmes amorces.

Tableau 3 : Programme pour une PCR

Phase	COI		28S	
	Durée	Température	Durée	Température
Dénaturation initiale	3 min	95°C	4 min	94°C
Dénaturation	30 s	95°C	40 s	94°C
Hybridation	30 s	40-42°C	40 s	58°C
Elongation	45 s	72°C	50 s	72°C
Elongation finale	5 min	72°C	5 min	72°C

} 40 cycles pour COI
 38 cycles pour 28S

2.4- Nettoyage et alignement des séquences

2.4.1- Vérification et nettoyage

Les séquences ont été vérifiées visuellement et nettoyées sur leur chromatogramme à l'aide du logiciel CodonCode Aligner 5.0.2 (Codon Code Corporation). La comparaison des deux brins (*forward* et *reverse*) permet de lever les ambiguïtés sur l'un d'eux grâce à l'autre séquence.

2.4.2- Alignement des séquences

Après le nettoyage les séquences ont été alignées par ClustalW à l'aide du logiciel MEGA 6.0 (Tamura *et al.*, 2013). Les ARN ribosomiques peuvent parfois poser des problèmes en raison de la nature même de leurs structures secondaires, formées de tiges et de boucles (Hassouna *et al.*, 1984). Les tiges sont des séquences complémentaires qui s'apparient, et les boucles sont de l'ARN simple brin, situées entre les tiges. Ce sont donc les boucles qui peuvent poser problème lors de l'alignement. L'ADN nucléaire étant diploïde, le chromatogramme peut présenter des

doubles pics indiquant une hétérozygotie du gène. Mais dans notre cas les alignements ont posé peu de problèmes. Pour le COI, notre échantillonnage a été enrichi des séquences AB477472 à AB477514, issues de DDBJ/EMBL/GenBank, qui ont servi dans une analyse phylogénétique de certaines espèces du genre *Neritina* (Kano, 2009).

2.5- Analyse des données

2.5.1- Reconstruction phylogénétique à partir de données moléculaires

Toutes les méthodes de reconstruction souffrent d'un sérieux handicap : il est en effet impossible de refaire l'histoire et de confronter la réalité historique aux résultats obtenus par une méthode quelconque. Cependant (...) les méthodes de reconstruction phylogénétique ne sont pas de pures spéculations et ont quelque lien avec la réalité.

Darlu & Tassy (1993)

Il existe différentes méthodes de reconstruction phylogénétique. On distingue, notamment, les méthodes phénétiques et cladistiques, qui sont basées sur le concept de ressemblance ou similitude, et les méthodes probabilistes permettant de choisir l'arbre le plus vraisemblable parmi plusieurs, réalisés sous un modèle d'évolution des caractères déterminé (Darlu & Tassy, 1993). Selon ces auteurs les différentes méthodes se distinguent essentiellement par le traitement de la similitude. Pour la cladistique (Hennig, 1966), il est primordial d'identifier les états des caractères, ceux-ci pouvant être ancestraux (plésiomorphes), dérivés (apomorphes) ou homoplasiques (convergences et réversions). Seule la similitude liée aux traits homologues, permet d'éviter les « fausses » similitudes que sont les homoplasies, pouvant être induites par la similitude globale, sur laquelle se base les méthodes phénétiques (Darlu & Tassy, 1993). Il apparaît donc qu'une parenté étroite se manifeste par le partage d'un état apomorphe de caractères homologues (Darlu & Tassy, 1993 ; Hennig, 1966). Quant aux approches probabilistes, leur domaine d'application privilégié est le traitement des données moléculaires (Darlu & Tassy, 1993 ; Delsuc & Douzery, 2004a), car elles sont les seules capables de coupler l'inférence des modalités évolutives des séquences moléculaires avec la reconstruction de la phylogénie (Delsuc & Douzery, 2004a).

2.5.2- Les méthodes probabilistes

Les méthodes probabilistes sont fondées, non pas sur la ressemblance, mais sur la vraisemblance. Elles nécessitent la définition préalable d'un modèle explicite d'évolution des caractères (Darlu & Tassy, 1993). Les plus utilisées sont la méthode du maximum de vraisemblance (*Maximum Likelihood*- ML) et l'inférence bayésienne (IB). Mais, bien qu'étant fondées toutes les deux sur la fonction de vraisemblance utilisant les mêmes modèles d'évolution des séquences, elles diffèrent par le concept de probabilité qu'elles emploient (Delsuc & Douzery, 2004a). La première sélectionne l'arbre qui maximise la vraisemblance (l'arbre ayant la plus forte probabilité d'avoir conduit aux données), alors que l'approche bayésienne assigne une distribution de probabilités *a priori* aux différents arbres et réalise des inférences à partir de la distribution des probabilités *a posteriori* de ces arbres.

Le concept de probabilité admet plusieurs interprétations, qui se rattachent toutes à deux courants inférentiels : l'approche fréquentiste et l'approche bayésienne. Pour l'approche fréquentiste, la probabilité mesure la fréquence d'apparition d'un événement donné, qui se stabilise progressivement lorsque le nombre de réalisations croît considérablement. Le ML est une méthode fréquentiste qui détermine les paramètres du modèle choisi pour que la probabilité d'observer les données expérimentales sous ce modèle soit la plus grande possible (Delsuc & Douzery, 2004a). Dans l'approche fréquentiste les probabilités sont conditionnelles aux paramètres, qui sont supposés connus, mais qui ne peuvent pas et ne doivent pas être probabilisés. Dans l'approche bayésienne, la probabilité représente une mesure de crédibilité ou du degré de confiance dans l'occurrence d'un événement ou la véracité d'une proposition donnée, compte tenu des informations disponibles. Les paramètres du modèle peuvent être probabilisés. Dans tous les cas, la qualité de l'arbre obtenu dépend de l'adéquation du modèle d'évolution choisi. Dans cette étude, Nous avons choisi l'approche bayésienne pour l'analyse des données moléculaires. Cette méthode est plus flexible et permet l'implémentation de modèles d'évolution des séquences complexes, incorporant un grand nombre de paramètres, en un temps de calcul raisonnable (Delsuc & Douzery, 2004b ; Douady *et al.*, 2003 ; Douzery *et al.*, 2010). Elle permet donc de traiter plus de taxons. Le ML, par contre, est vite limité par un temps de calcul rédhibitoire, pour des jeux de données conséquents (Delsuc & Douzery, 2004a).

2.5.3- La méthode bayésienne

2.5.3.1- Le théorème de Bayes

La formule de Bayes combine la probabilité *a priori* et la vraisemblance pour générer une probabilité postérieure (*a posteriori*). La probabilité $\Pr(H/X)$, de l'hypothèse H sachant les données X , se calcule ainsi :

$$\Pr(H/X) = \Pr(X/H) \cdot \Pr(H) / \Pr(X)$$

$\swarrow$ $\Pr(H/X)$ $\nwarrow$ $\Pr(X/H)$ $\nwarrow$ $\Pr(H)$ $\nwarrow$ $\Pr(X)$
probabilité postérieure *vraisemblance* *probabilité a priori de l'hypothèse H* *probabilité des données*

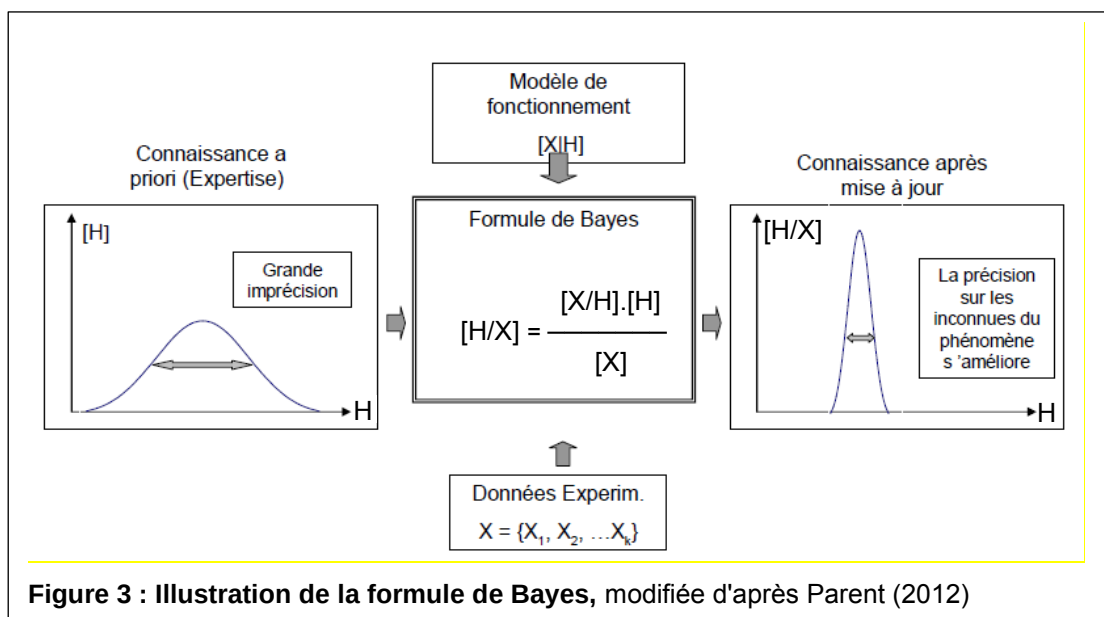


Figure 3 : Illustration de la formule de Bayes, modifiée d'après Parent (2012)

La probabilité postérieure d'une hypothèse peut donc être interprétée comme la probabilité que cette hypothèse soit vraie sachant les données (Delsuc & Douzery, 2004b). Parent (2012) donne une illustration de la formule de Bayes représentée par la figure 3.

2.5.3.2- L'inférence bayésienne de la phylogénie

La formule de Bayes est utilisée pour calculer la probabilité postérieure $\Pr(A/D)$ d'un arbre A , qui est interprétée comme étant la probabilité que cet arbre soit vrai connaissant les données D .

$$\Pr(A/D) = \frac{\Pr(D/A) \cdot \Pr(A)}{\Pr(D)}$$

- $\Pr(D/A)$ est la vraisemblance des données D, sachant l'arbre A
- $\Pr(A)$ est la probabilité *a priori* d'un arbre A (avant l'examen des données)
- $\Pr(D)$ est la probabilité des données
- $\Pr(A/D)$ est la probabilité postérieure d'un arbre A (à la lumière des données D)

Dans la méthode bayésienne les inférences sont donc réalisées à partir de la distribution de probabilité postérieure $\Pr(A/D)$ des différents arbres évalués au cours de l'analyse. Il s'agit d'examiner l'espace des phylogénies et de conserver la plus probable. Cependant, le calcul des probabilités postérieures des arbres phylogénétiques est analytiquement impossible, car nécessitant la prise en compte de la fonction de vraisemblance sur toutes les combinaisons possibles de topologies, longueurs de branches et paramètres du modèle d'évolution. Par conséquent, l'inférence bayésienne repose sur les simulations par les méthodes de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC = *Markov Chain Monte Carlo*) (Delsuc & Douzery, 2004b). Une chaîne de Markov prend la forme d'une marche guidée où chaque pas explore l'espace multidimensionnel des paramètres, impliquant une modification aléatoire de la topologie et des longueurs de branches de l'arbre ainsi que des paramètres du modèle d'évolution des séquences. L'échantillonnage régulier des valeurs de ces paramètres permet de définir une distribution de probabilités. L'approximation de la distribution sera d'autant plus exacte que le nombre de pas effectués par la chaîne de Markov sera élevé. Les premiers pas correspondant à la mise en route ou phase d'allumage (« *burn in* ») ne sont pas pris en compte (Delsuc & Douzery, 2004b ; Douzery *et al.*, 2010). C'est ainsi que pour s'assurer qu'un nombre suffisant de générations MCMC est réalisé, un algorithme permet d'utiliser n MCMC simultanément, dont $n-1$ sont dites « chauffées » de manière graduelle (Delsuc & Douzery, 2004b). Ce qui permet de générer un échantillon de plusieurs millions d'arbres grâce au logiciel *MrBayes* (Ronquist *et al.*, 2012).

Les données que nous avons obtenues pour nos deux marqueurs (COI, 28S) ont été analysés séparément par la méthode d'inférence bayésienne (IB), avec le logiciel *MrBayes* 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012). Le meilleur modèle de substitution nucléotidique, avec partition par position de codon, a été sélectionné par *JModelTest* 2.1.1 (Darriba *et al.*, 2012). Il s'agit du modèle GTR pour le 28S et du modèle HKY+G+I pour le COI. L'IB a consisté en deux analyses indépendantes de quatre chaînes de

Markov avec méthode de Monte Carlo, de 10 millions de générations, échantillonnées à raison de un arbre toutes les 200 générations. L'arbre consensus obtenu a été calculé après avoir éliminé dix pour cent des arbres générés en tant que « *burn in* », en étant assuré que la phase stationnaire a été atteinte (voir chapitre 3).

2.5.4- L'outil « Automatic Barcode Gap Discovery » (ABGD)

L'homoplasie et la plasticité phénotypique des caractères de la coquille, dépendant des conditions du milieu (Puillandre *et al.*, 2010), rendent peu fiable la taxinomie traditionnelle basée sur la morphologie de la coquille chez les mollusques. D'où la nécessité d'une approche taxinomique intégrative (Puillandre, 2012b), qui permet, notamment, de remettre en question certains paradigmes liés à la distribution des espèces et l'identification de complexes d'espèces cryptiques (Martin, 2013).

ABCD est une méthode se fondant exclusivement sur la distance génétique entre les séquences d'ADN (Puillandre *et al.*, 2012b), développée par Puillandre *et al.* (2012a), permettant d'obtenir, à partir de plusieurs séquences génétiques, des délimitations primaires d'espèces, devant être confirmées par d'autres approches. La méthode s'appuie sur le principe selon lequel les distances génétiques entre les individus de la même espèce sont censées être plus faibles que les distances génétiques entre les individus d'espèces différentes. Cet écart de distance génétique, appelé « barcode gap » est utilisé comme seuil pour cette délimitation primaire des espèces. Dans la distribution par paires des distances génétiques le « barcode gap » correspond potentiellement à un seuil entre les distances intra et inter-spécifiques. En utilisant un modèle de coalescence, la limite maximale théorique de la diversité intraspécifique est calculée. Les détails de la méthode sont donnés par Puillandre *et al.* (2012a).

Nous nous sommes servis de la version en ligne (<http://www.wabi.snv.jussieu.fr/public/abgd/>) pour analyser nos données concernant le gène COI, en utilisant les paramètres par défaut de ABGD. Quelle que soit la valeur de la *prior* utilisée, nous avons obtenu la même partition (voir chapitre 3).

2.5.5- Structuration géographique des populations

2.5.5.1- Génétique des populations

La génétique des populations permet de comprendre la constitution génétique d'une population ainsi que les facteurs qui déterminent et modifient cette constitution. La fréquence à laquelle les allèles sont présents à un locus donné au sein d'une population peut être modifiée par mutation, sélection, dérive ou migration. Les analyses de génétique des populations permettent de quantifier le polymorphisme génétique, décrire la structuration génétique et l'histoire démographique des populations. Mais, pour comprendre les processus qui gouvernent la distribution de lignées généalogiques au sein d'une espèce, l'intégration d'une dimension géographique est nécessaire. C'est ainsi que la phylogéographie s'attache à mettre en évidence l'existence ou non de barrières aux flux de gènes ou d'isolements géographiques (Avice *et al.*, 1987). Des hypothèses sur l'histoire évolutive des populations au sein d'une espèce pourront alors être inférées à la lumière d'éléments géographiques, géologiques ou climatiques.

2.5.5.2- Analyse de la structure spatiale des populations

Les indices de diversité tels que le nombre d'haplotypes, le nombre de sites polymorphes, la diversité haplotypique et la diversité nucléotidique, ont été estimés avec *Arlequin v3.5.2.2* (Excoffier & Lischer, 2010).

Comme ils tiennent compte des relations entre haplotypes récents et ancestraux qui peuvent coexister au sein des populations d'une même espèce, les réseaux d'haplotypes reflètent mieux la structure du réseau généalogique au sein d'une espèce que des arbres phylogénétiques (Bandelt *et al.*, 1999). Aussi, 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 et en réalisant une optimisation par Maximum de Parcimonie afin d'enlever les haplotypes manquants hypothétiques non contenus dans l'arbre le plus court compris dans le réseau. Préalablement à la construction de ces réseaux, la recherche d'haplotypes partagés par plusieurs individus a été effectuée à l'aide du logiciel *DnaSP v5.1* (Librado & Rozas, 2009).

Les niveaux de structure génétique entre les différentes localités ou groupes de localités sont estimés par le biais de F -statistiques, un ensemble d'outils mathématiques qui décrivent la répartition de la variabilité génétique entre et au sein des populations (Wright, 1951). Trois paramètres ont été définis :

- F_{ST} mesure la différenciation génétique des populations par rapport au total
- F_{IS} mesure la déviation par rapport aux proportions attendues sous l'équilibre de Hardy-Weinberg, au sein de chaque population (différenciation des individus à l'intérieur des populations)
- F_{IT} mesure la déviation par rapport aux proportions attendues sous l'équilibre de Hardy-Weinberg sur l'ensemble des populations (différenciation des individus par rapport au total).

Weir & Cockerham (1984) ont montré qu'il existe une correspondance entre les paramètres F de Wright et les composantes de la variance des fréquences alléliques dans les populations structurées. Dans le cadre de cette thèse, seul 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). Les F_{ST} générés par cette analyse intègrent à la fois les fréquences haplotypiques et leurs différences nucléotidiques par paires. 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 (échantillonnage avec remise).

3.- Analyses sclérochronologiques des structures calcifiées

Les études de sclérochronologie, science qui permet de mesurer le temps à partir de marques naturelles enregistrées périodiquement par les tissus durs des animaux en croissance, se sont multipliées. Les traits d'histoire de vie impliquant la dimension temporelle (âge individuel, âge à maturité sexuelle, longévité, vitesse de croissance) peuvent ainsi être directement estimés, tant chez les formes actuelles que chez les fossiles, avec les meilleures précisions connues à ce jour.

Barats (2006)

La sclérochronologie est une discipline qui étudie les pièces calcifiées dans le but de reconstruire l'histoire vécue par les organismes vivants (Panfili *et al.*, 2002). Le mot dérive des racines grecques *sklēros* « dur », *chronos* « temps » et *logos* « étude ». Les approches sclérochronologiques sur les biominéralisations aquatiques s'avèrent pertinentes pour établir un cadre temporel précis à l'échelle de la vie d'un organisme ou d'une population (de Rafélis *et al.*, 2013). Plusieurs types de structures calcifiées sont utilisés en sclérochronologie, notamment les écailles, les os, les otolithes, les statolithes, les coquilles, les opercules.

Ces structures sont essentiellement composées de carbonate de calcium, qui cristallise naturellement sous deux formes principales : l'**aragonite** et la **calcite**. Ces deux cristaux ont la même composition chimique (CaCO_3) mais diffèrent par leur organisation géométrique cristalline. L'aragonite appartient au système cristallin orthorombique, alors que la calcite est rhomboédrique (Figure 4).

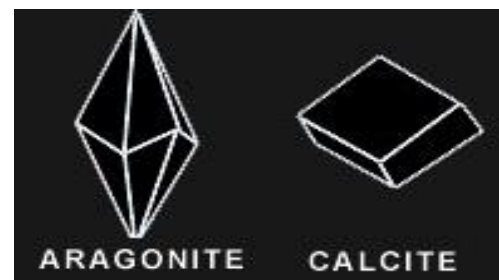


Figure 4 : Systèmes cristallins de l'aragonite et de la calcite

Certains organismes (coraux, mollusques, poissons...) ont la capacité de former un squelette caractérisé par une succession de couches de matrice carbonatée de façon journalière, saisonnière ou annuelle, au cours de leur croissance. Cette structure périodique est liée aux variations du taux de croissance induites par des facteurs environnementaux (biotiques ou abiotiques), et des facteurs endogènes (Tabouret, 2009). Au moment de la formation de la matrice carbonatée, des éléments traces, en particulier les cations comme Sr^{2+} , Mg^{2+} , Ba^{2+} , Mn^{2+} , disponibles dans l'environnement de l'organisme, vont pouvoir être intégrés à la structure calcifiée (Campana, 1999). Le squelette carbonaté s'avère donc être un enregistreur permanent des conditions environnementales (température, salinité, perturbation chimique) en milieu aquatique. Par conséquent, de par leurs caractéristiques de croissance et leur composition élémentaire, les pièces minéralisées constituent des archives biologiques potentielles, pouvant être décodées pour en extraire l'information utile et appropriée. Leur analyse permet non seulement l'estimation d'âge mais aussi l'estimation de la période et de la durée d'événements marquants de l'histoire individuelle des organismes.

Chez les mollusques, les statolithes (analogues des otolithes des poissons) se sont révélés fiables dans l'estimation de l'âge aussi bien de certains gastéropodes marins (Grana-Raffucci & Appeldoorn, 1997 ; Barroso *et al.*, 2005 ; Richardson *et al.*, 2005a ; Chatzinikolaou & Richardson, 2007) que de céphalopodes (Jackson & Moltschaniwskyj, 1999 ; Bettencourt & Guerra, 2001 ; Jackson & Moltschaniwskyj, 2001). Des études ont été également réalisées sur les stries de croissance des coquilles des bivalves (Sato-Okoshi & Okoshi, 2008 ; Mahé *et al.*, 2010) et des coquilles et opercules de gastéropodes marins (Sire & Bonnet, 1984 ; Villiers & Sire, 1985 ; Santarelli & Gros, 1985 ; Hawkes *et al.*, 1996 ; Richardson *et al.*, 2005a ; Auzoux-Bordenave *et al.*, 2015), essentiellement dans les familles Haliotidae, Buccinidae, Naticidae et Turbinidae. Néanmoins, peu ou pas de travaux ont été réalisés dans ce sens sur des opercules de gastéropodes néritimorphes, sujet de la thèse.

3.1- L'opercule comme outil

Chez les gastéropodes, l'opercule (Figure 5) est un organe de protection élaboré au niveau du pied. Il permet de fermer la coquille lorsque l'animal s'y retire. Selon Kaim & Sztajner (2005), les Neritidae doivent leur succès évolutif à leur aptitude à fermer hermétiquement la coquille, ce qui les protège contre les attaques de prédateurs et les aide à prévenir la dessiccation évitant une déshydratation sévère des tissus mous, même sous des températures élevées (Vasconcelos *et al.* 2012).

Checa & Jiménez-Jiménez (1998) ont défini trois catégories d'opercules. La première, dite *flexiclaudent*, concerne les opercules flexibles, toujours spiraux et jamais calcifiés ; leur forme ne coïncide pas avec celle de l'ouverture de la coquille. La deuxième est qualifiée de *rigiclaudent spiral* et la troisième de *rigiclaudent concentrique*. Les deux dernières catégories concernent les opercules calcifiés, rigides, qui s'ajustent parfaitement à l'ouverture de la coquille. Les opercules des espèces néritimorphes sont toujours rigiclaudents à dominante spirale. Notons enfin, qu'au cours de l'évolution, le passage du type flexiclaudent à rigiclaudent et celui de spiral à concentrique, s'est opéré plusieurs fois de façon indépendante.

Les processus de formation des opercules sont traités par Vovelle *et al.* (1977) et Checa & Jiménez-Jiménez (1998). Contrairement à la coquille, qui est sécrétée par

le manteau, l'opercule est fabriqué par des cellules spéciales situées dans une région du pied appelée « gouttière operculaire » (Vovelle *et al.*, 1977 ; Checa & Jiménez-Jiménez, 1998 ; Eichhorst, 2016). La composition minérale a été étudiée par Suzuki *et al.* (1991), Sasaki (2001), Kaim & Sztajner (2005). L'opercule des Nérîtes marines est composé d'une couche aragonitique externe, suivie d'une couche organique et de deux couches aragonitiques internes. Quant à celui des Nérîtes d'eau douce, il serait formé de deux couches aragonitiques internes recouvertes, sur les deux faces, par une couche organique bien développée (Suzuki *et al.*, 1991 ; Eichhorst, 2016). Cette couche cornée s'étend au-delà de la partie minérale de l'opercule et forme une lame membraneuse le long du bord externe, qui contribue à étanchéifier la fermeture de la coquille (Eichhorst, 2016). La couche organique ne recouvre que partiellement et seulement la face externe de l'opercule des nérîtes vivant en eau saumâtre. Comparativement aux Nérîtes marines, l'opercule des Nérîtes non marines est moins calcifiée, et cela pourrait être une adaptation à un environnement moins salé (Suzuki *et al.*, 1991 ; Sasaki, 2001). Le passage évolutif de l'environnement marin à l'eau douce, aurait conduit à une réorganisation de la structure de l'opercule. La couche organique s'épaissit et s'exteriorise, comme pour protéger la matière calcaire que l'eau peu saline a tendance à dissoudre (Suzuki *et al.*, 1991 ; Eichhorst, 2016).

Il a été démontré que, comme la protoconque, l'opercule des gastéropodes nérítimorphes peut permettre d'inférer leur mode de développement, et qu'il est mieux préservé de l'érosion que la coquille (Kano, 2006). En effet, le noyau operculaire, correspondant à l'opercule larvaire, est en forme de "D" chez les espèces à larves planctotrophiques (Figure 5Aa). En outre, l'opercule est présent à tous les stades de développement (embryon, larve, imago) et grandit avec l'animal sous la forme d'une succession de dépôts calcifiés. Il est donc potentiellement possible de reconstruire l'histoire de vie des individus à partir de l'étude de cette structure (Abdou *et al.*, 2013) qui, de par son mode de formation, présente de nombreuses stries d'accroissement, dont certaines sont bien visibles à l'œil nu, pouvant refléter le rythme de croissance de l'animal (Sire & Bonnet, 1984). Il a déjà été utilisé pour inférer un rythme de croissance et une estimation de l'âge chez des groupes tels que les Buccinidae, les Turbinidae et d'autres gastéropodes (Richardson *et al.*, 2005a ; Santarelli & Gros, 1985 ; Sire & Bonnet, 1984 ; Villiers & Sire, 1985).

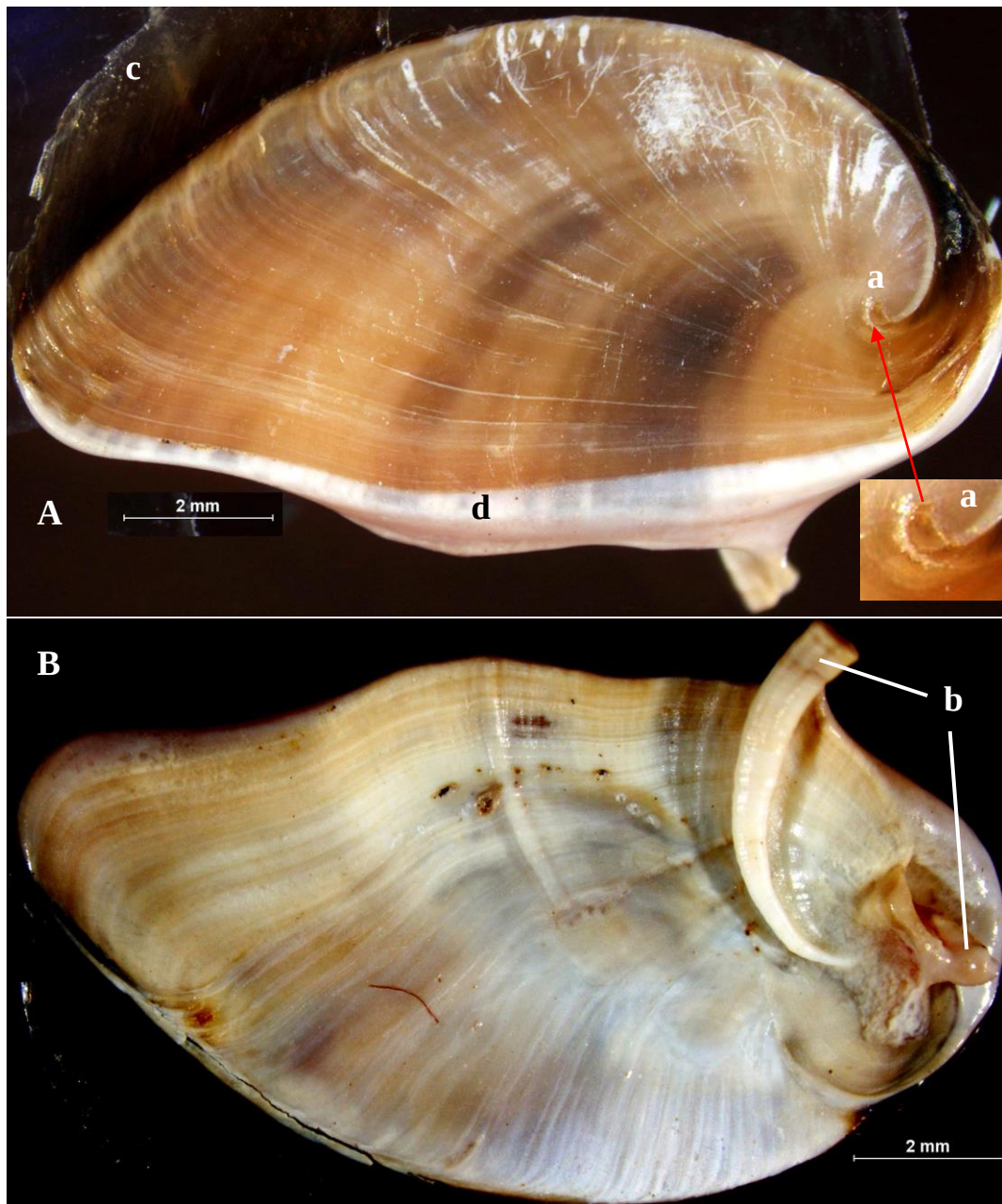


Figure 5 : Opercule rigiclaudent spiral de *Neritina canalis*. A- face externe, B- face interne. a- noyau de l'opercule en forme de « D » indiquant un développement planctotrophe, b- apophyses, c- enveloppe membraneuse cornée, d- bord interne emboité dans la gouttière operculaire et par lequel se fait la croissance. On distingue bien les stries d'accroissement.

3.2- Marquage vital

Le marquage vital consiste à administrer aux animaux un ou plusieurs marqueurs qui se fixent, *in vivo*, sur les tissus en cours de minéralisation, lesquels acquièrent une fluorescence lorsqu'ils sont observés à la lumière UV (Panfili *et al.*, 2002). Il permet de distinguer le tissu minéral formé avant, pendant et après

l'administration de la substance chimique. Un bon marqueur doit être non toxique pour l'organisme, à usage facile, détectable et persistant (Hawkes *et al.*, 1997 ; Mahé *et al.*, 2010 ; Meunier, 1974). Il existe différents marqueurs chimiques, notamment le Manganèse et autres fluorochromes comme la calcéine, l'alizarine, la tetracycline, etc. Cette dernière étant un antibiotique, elle n'est plus utilisée. Les marqueurs sont administrés par immersion (baignation) ou par injection. Nous avons préféré la méthode par immersion car elle est facile à réaliser et moins traumatisante pour l'animal, difficile à piquer (Sire & Bonnet, 1984 ; Villiers & Sire, 1985).



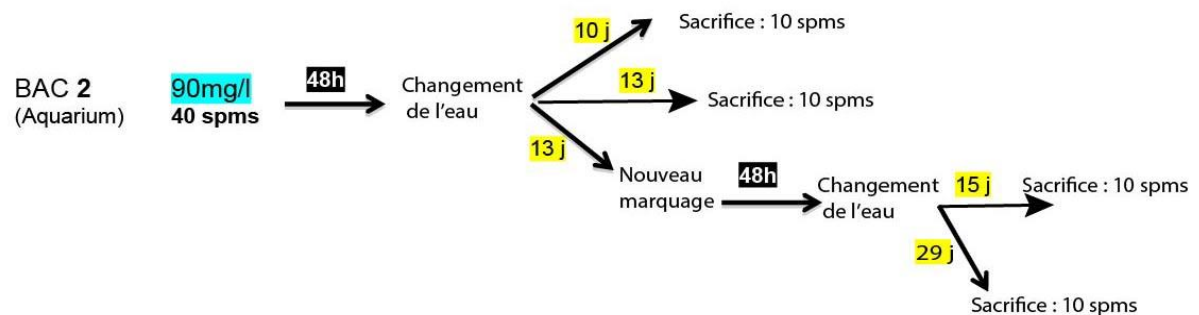
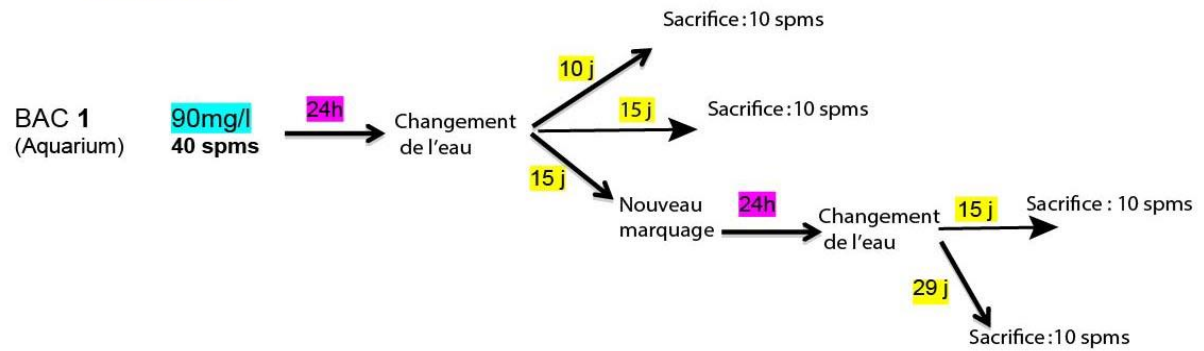
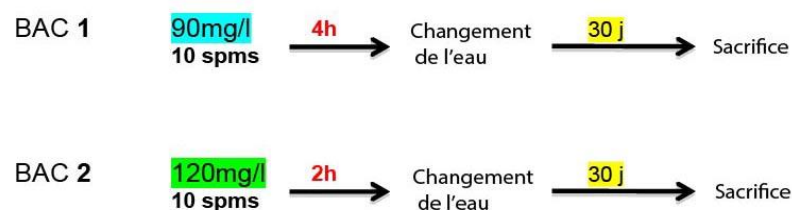
Figure 6 : Dispositif expérimental du marquage vital. On y voit les tuyaux amenant l'air aux bulleurs situés au fond des bacs

Afin d'étudier le rythme de dépôt des couches calcifiées, nous avons réalisé un marquage au manganèse et à l'alizarine du 10 février au 28 mars 2014, au Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE), à Moorea en Polynésie française. Nous avons dû raccourcir les délais dans le protocole que nous avions prévu, n'ayant pas pu accéder à la rivière pendant quelques jours en raison du mauvais temps. Les 180 échantillons de *Neritina canalís* qui ont servi dans l'expérience ont été prélevés dans deux rivières : la rivière Opunohu, affluent 1^{er} pont

(17.52338°S, 149.85037°W, sur une longueur d'environ 250 m), le 8/02/2014 ; et la rivière Papeare à Vai'are (17.52008°S, 149.78279°W, sur une distance d'environ 10 m), le 11/02/2014. Le dispositif expérimental (Figure 6) était composé de six bacs faisant office d'aquariums et d'un système de bullage permettant une bonne oxygénation en augmentant les échanges gazeux entre la surface de l'aquarium et l'air, à la température ambiante. L'eau et les cailloux utilisés dans les aquariums provenaient de la rivière Opunohu où ont été prélevés la plupart des échantillons. L'eau était régulièrement renouvelée. Aucun animal n'est mort durant l'expérience. Les spécimens sacrifiés à des moments précis suivant le protocole (Figures 7 et 8), ont été conservés dans l'alcool pur. Le détachement de l'opercule de l'animal a été réalisé au laboratoire de l'UMR BOREA au Muséum à Paris.

3.2.1- Marquage au chlorure de manganèse (MnCl₂)

Cette méthode consiste à incuber les échantillons en eau douce additionnée de chlorure de manganèse (II) tétrahydraté (MnCl₂, 4H₂O). Nous avons utilisé du manganèse de Sigma-Aldrich, lot #SLBD1661V. Le manganèse (Mn) incorporé permet d'identifier par cathodoluminescence (CL) le dépôt de CaCO₃. La méthode serait rapide et efficace, d'après Lartaud *et al.* (2010), qui ont travaillé sur des huitres (bivalves) et ont préconisé des concentrations de 90 mg/l à 120 mg/l, pour une exposition de 30 min à 4h. Mahé *et al.* (2010) estiment, par contre, que 30 min sont insuffisantes pour produire une marque visible par cathodoluminescence. D'autres auteurs dont l'expérience a porté sur des ormeaux (gastéropodes) ont proposé une concentration en Mn de 189 mg/l pendant 48h (Hawkes *et al.*, 1996) ou 90 mg/l pendant 2h (Auzoux-Bordenave *et al.*, 2015). Il apparaît, en tout cas, qu'au-delà de 272 mg/l le Mn induit un stress physiologique réduisant la calcification et qu'à 945 mg/l et plus la dose devient létale (Hawkes *et al.*, 1997). Nous avons réalisé le marquage selon deux protocoles détaillés dans la figure 7.

Protocole 1Protocole 2Figure 7 : Protocoles du marquage au MnCl_2 **3.2.2- Marquage à l'alizarine**

Nous avons utilisé de l'alizarine (Alizarin Red S, lot #030M1776V, de Sigma-Aldrich), qui est un colorant rouge, d'origine végétale, se fixant au calcium par un processus de chélation. Nous l'avons préférée aux autres fluorochromes, car elle est persistante, son efficacité comme colorant vital est prouvée chez divers invertébrés marins, dont les gastéropodes (Sire & Bonnet, 1984). Dans son expérience sur des gastéropodes marins, Sire (1984) a maintenu les animaux en immersion, pendant 12h, dans une solution d'alizarine à 40 mg/l. Il recommande d'augmenter la durée de l'immersion pour obtenir une marque plus intense, plutôt que d'augmenter fortement

la quantité du colorant, qui n'est plus soluble à fortes doses. Nous avons donc augmenté légèrement la concentration, pour une durée d'exposition de 24h et 36h (Figure 8).

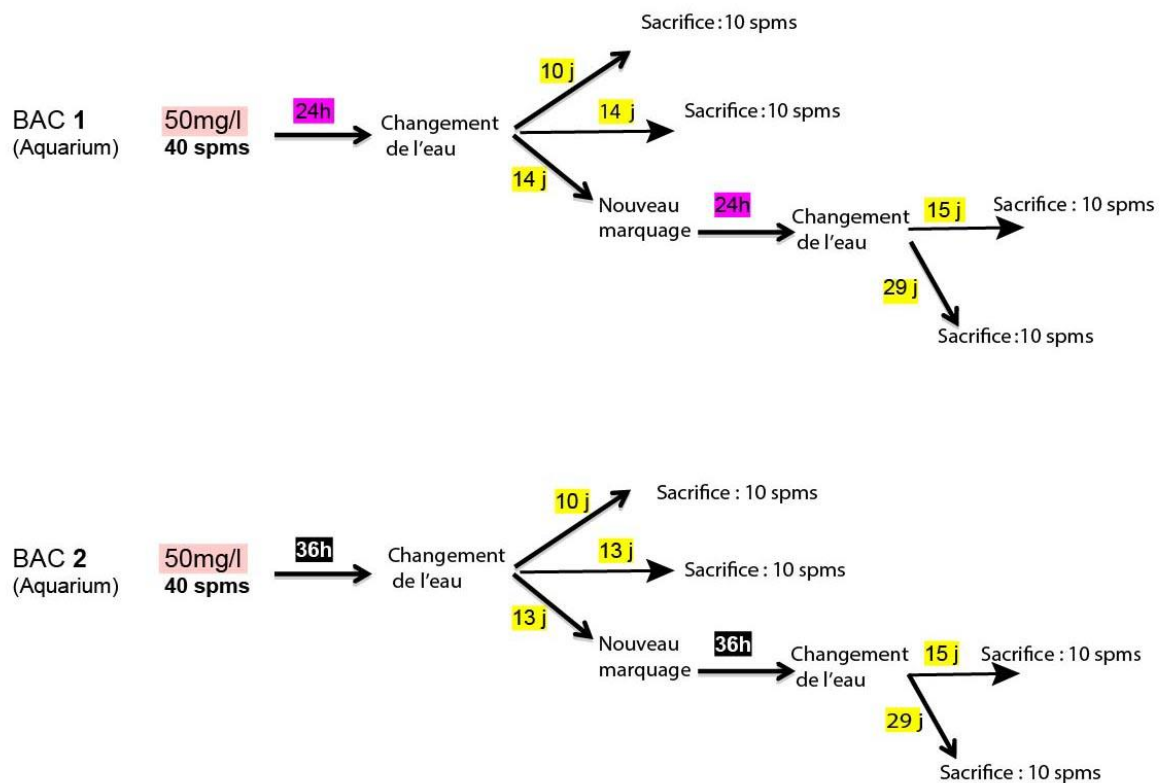


Figure 8 : Protocoles du marquage à l'alizarine

3.3- Préparation des opercules

Préalablement aux observations et aux microanalyses chimiques devant être réalisées sur les opercules, ceux-ci ont suivi une préparation spécifique. Qu'ils aient subi le marquage vital ou non, les opercules ont été soigneusement détachés de l'animal, nettoyés aux ultrasons et séchés. Certains ont été ensuite inclus dans une résine époxy de type Araldite (Araldite 2020, Escil, France) en vue d'être poncés. Le ponçage a été réalisé à l'aide d'une polisseuse (Struers, Champsigny-sur-Marne, France) sur des disques abrasifs de papier silice de grain 1200 puis 2400, plus fin. La préparation a été régulièrement observée au microscope pour vérifier l'état d'avancement du ponçage. La surface a été polie à l'aide de poudre d'alumine. Des opercules non inclus dans la résine ont été traités à l'eau oxygénée à 30% pendant 24h, pour les débarrasser de la matière organique. Des coupes sagittales, passant par le noyau et les apophyses, et des coupes frontales ont été réalisées.

3.4- Microanalyses chimiques par couplage ablation laser femtoseconde–ICP-MS

3.4.1- Généralités

Les éléments traces (Sr, Mg, Ba, Mn, etc.) pouvant précipiter dans la structure carbonatée à la place du calcium (Elsdon & Gillanders, 2005 ; Barats, 2006 ; Tabouret, 2009) sont utilisés comme traceurs biologiques des conditions ambiantes de l'eau (température, salinité, etc.). Tabouret *et al.* (2010) ont montré qu'il existe une relation directe entre les rapports Sr:Ca et Ba:Ca enregistrés dans les otolithes et ceux des milieux où les poissons ont été prélevés. Ces rapports sont les marqueurs d'habitats les plus couramment utilisés dans les analyses des migrations environnementales chez les poissons diadromes (Elsdon & Gillanders, 2002 ; 2003a ; 2003b ; Tabouret *et al.*, 2010, 2011 ; Lord *et al.*, 2011). Ces résultats n'ayant pas été encore montrés chez les gastéropodes, nous avons tenté d'appliquer à l'opercule les méthodes employés sur les otolithes de poissons afin de voir si celui-ci peut être un bon enregistreur de la vie de la Néríte.

Nous avons donc essayé de caractériser le milieu de vie (eau douce, eau de mer) des espèces étudiées durant leur cycle vital, en analysant les rapports Sr:Ca et Ba:Ca grâce à l'ablation laser femtoseconde haute fréquence de tir, couplée à la spectrométrie de masse à plasma induit (Fs-LA–ICP-MS).

3.4.2- Analyses microchimiques

L'échantillon est analysé par un laser femtoseconde infrarouge (IR 1 030 nm, Alfamet-Novalase, France) couplé à un spectromètre de masse (Elan DRC II, Perkin Elmer) au Laboratoire de Chimie Analytique Bio-Inorganique et Environnement (IPREM CNRS5254, UPPA, Pau). Le principe de l'ablation laser consiste en la focalisation d'une grande quantité d'énergie lumineuse à la surface de l'échantillon. L'aérosol produit par l'interaction entre le faisceau et la matrice va être transporté par un gaz neutre (ici l'Hélium) jusqu'à l'ICPMS (Figure 9). L'ablation laser permet d'effectuer un micro-échantillonnage (quelques micromètres de profondeur et en largeur) à la surface de l'échantillon de sorte qu'elle permet de conserver une très bonne résolution spatiale (Coutant & Chen, 1993 ; Arai & Hirata, 2006). Il permet également d'effectuer des ablations suivant des formes complexes (ex. : formes courbes) et ainsi de suivre précisément les axes de croissance supposés des

opercules dans le cas présent.

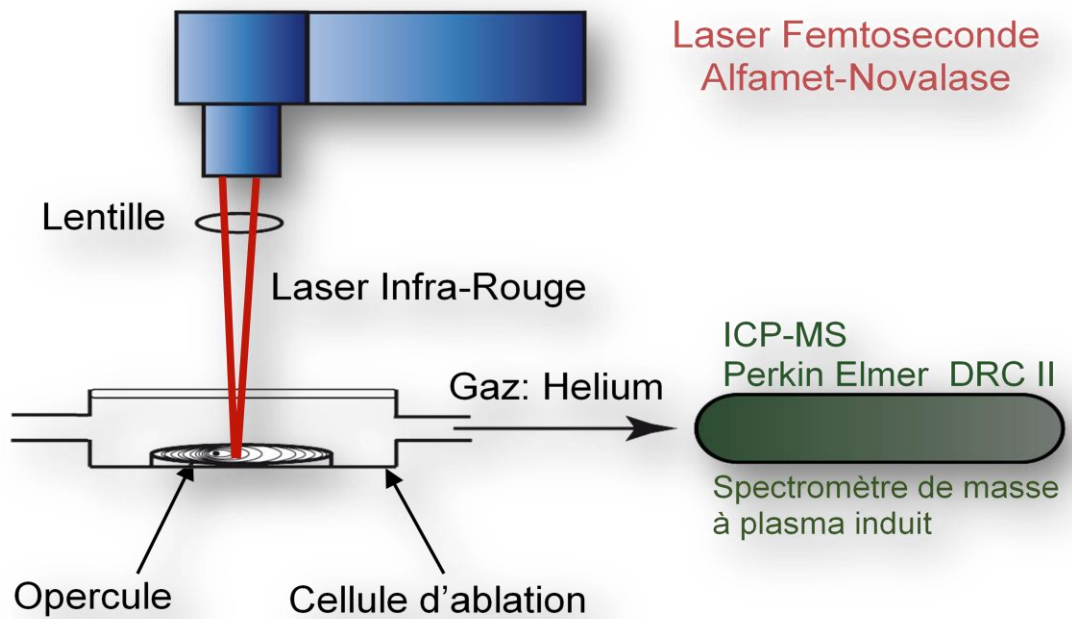


Figure 9 : Schéma du couplage Ablation laser-Spectrométrie de masse à plasma induit (LA - ICP MS)

Le faisceau laser fait un balayage de l'opercule suivant l'axe de croissance, en passant par le noyau, qui constitue l'opercule larvaire chez les Nérîtes à développement planctotrophe (Kano, 2006 ; Figures 5 et 10). Le diamètre du faisceau est de $30\ \mu\text{m}$. L'ablation se fait à la vitesse de $5\ \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans la zone larvaire et $25\ \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans l'opercule post-larvaire, avec une fréquence de 500 Hz.

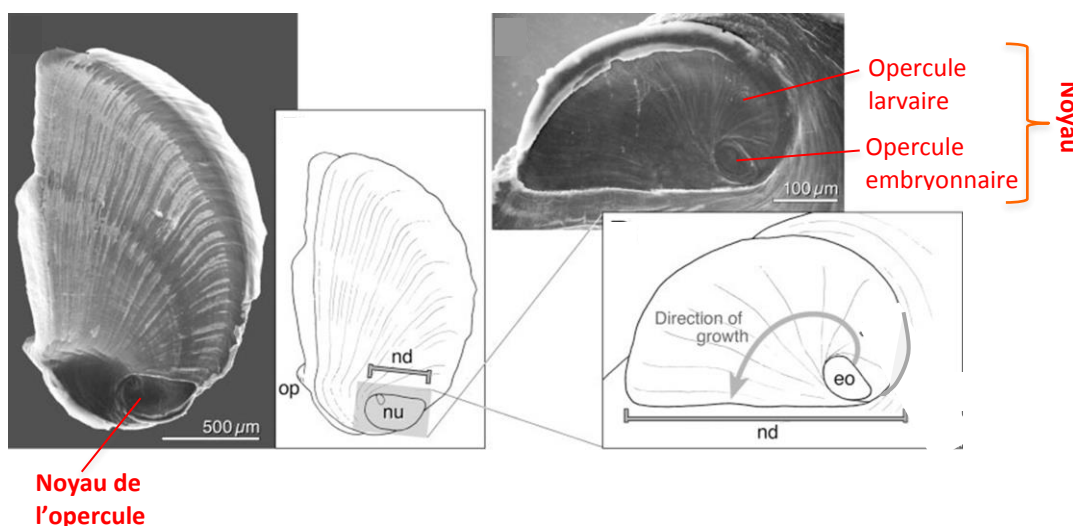


Figure 10 : Opércule d'une nérîte avec schémas d'interprétation. Le noyau en forme de "D" est caractéristique des espèces à larves planctotrophes. Modifié d'après Kano (2006).

3.5- Analyse des données

Outre les analyses microchimiques, quatre autres types d'analyses ont été réalisées sur les opercules préparés.

3.5.1- Observation par cathodoluminescence

La cathodoluminescence d'un minéral est la propriété de celui-ci à émettre des photons lorsqu'il est soumis à un bombardement d'électrons. L'échantillon est bombardé par un faisceau d'électrons généré par une cathode froide. La longueur d'onde et l'intensité de l'émission de cathodoluminescence caractérisent généralement les minéraux bombardés. La couleur de la luminescence émise par les ions Mn^{2+} est aussi caractéristique de la microstructure du minéral soumis au bombardement des électrons. Les opercules de *Neritina canalís* marqués au $MnCl_2$, préparés sous forme de lames minces, ont été observés sous cathodoluminescence en utilisant un microscope photonique couplé à une cathode froide (cathodyne-OPEA, 12-20 keV et 200 à 400 $\mu A\ mm^{-2}$, sous une pression de 0,06 Torr).

3.5.2- Observation par microscopie de fluorescence

Exposés à la lumière ultraviolette, les tissus marqués aux fluorochromes émettent une couleur fluorescente spécifique, dépendant de la longueur d'onde de la source lumineuse (Panfili *et al.*, 2002). La longueur d'onde d'excitation de l'alizarine est de 556 nm environ et les tissus marqués fluorescent à 580 nm. Cette fluorescence permet de distinguer les tissus calcifiés avant, pendant et après le marquage vital (Sire, 1984). Les acquisitions sont effectuées sur un microscope champ large inversé à épifluorescence Nikon TE300. Le microscope est équipé d'une source de lumière metal Halide (lampe à arc à vapeur de mercure) et de filtres Semrock pour l'excitation et l'émission. L'acquisition est réalisée avec une camera CCD cool snap HQ Photometrics et à l'aide du logiciel Metamorph.

3.5.3- Observation par spectroscopie infrarouge

L'analyse spectrométrique en infrarouge (IR) est effectuée sur des coupes planes d'opercules inclus en résine, positionnées pour présenter une surface plane perpendiculairement au faisceau sur la platine du microscope. L'analyse est effectuée

en déconvolution par transformée de Fourier infra-rouge (FTIR) après acquisition des spectres sur un spectrophotomètre brucker-vector 22 équipé d'un système de réflexion totale atténuée (ATR) à enclume en diamant. L'acquisition dans la fenêtre de résolution 4000-600 cm^{-1} est réalisée avec une accumulation de 32 scans. L'analyse spectrométrique est effectuée avec une approche globale et donne un spectre intégrant l'absorbance de l'ensemble des molécules constitutantes.

3.5.4- Observation par spectroscopie Raman

C'est une méthode non destructive permettant de caractériser la structure externe d'un matériau. Elle est complémentaire à la spectrophotométrie d'absorption en infrarouge (IR). Les spectres Raman sont obtenus avec un spectromètre Horiba Jobin Yvon LabRam HR 800. La diffusion Raman est collectée via un microscope Olympus équipé d'un objectif 50x, ce qui permet d'avoir un spot laser d'environ 3 μm . La longueur d'onde d'excitation est de 532 nm sélectionnée à partir d'un laser Ar+ (Innova 90C, Coherent Inc.). La puissance du laser est de 2 à 3 mW, mesurée par un potentiomètre situé à la sortie du microscope. Le temps d'exposition est court, 3x10 sec, ce qui n'endommage pas l'échantillon et évite d'éventuelles transformations du polymorphe du minéral étudié. Les spectres obtenus ont une résolution de 2 cm^{-1} , le temps d'enregistrement consistant en 3 accumulations de 10 secondes.

4.- Analyses morphométriques

Afin de déterminer les espèces, nous avons couplé les analyses génétiques avec des analyses morphométriques. Outre la forme et la couleur, nous avons pris en compte les dimensions de la coquille pour évaluer la variabilité morphologique. À cet effet, des mesures ont été prises sur des spécimens des taxons *Neritina stumpffi*, *N. knorri*, *N. delestenei*, *N. petiti*, *N. canalis* et *N. pulligera*, 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. Des spécimens, issus de la collection historique du MNHN, ont été intégrés dans cette analyse. Ils proviennent, pour l'océan Indien, de Madagascar et de Maurice ; et pour l'océan Pacifique, d'Indochine, de Perak en Malaisie, des Philippines, de Nouvelle-Calédonie, de Tahiti. Le tableau 4 donne les détails y relatifs. Deux dimensions, la hauteur (H) et la largeur (L) de chaque échantillon, ont été mesurées. Le rapport H/L a été calculé. L'ensemble a été soumis à une Analyse en Composantes Principales ou ACP, à l'aide du logiciel

Statistica 10 (StatSoft, 2011). Une autre analyse statistique en a été faite pour H et L, avec représentation graphique de la droite de régression linéaire et calcul du coefficient de détermination (R^2) pour voir si ces dimensions sont corrélées.

Tableau 4 : Spécimens des collections historiques du MNHN ayant servi dans l'analyse morphométrique

	Maurice	Madagascar	Indochine	Perak	Nouvelle-Calédonie	Philippines	Tahiti
Collection	Coll. Denis, 1945	Coll. Soula, 1968	Coll. Denis, 1945		Coll. Arnoul, 1927	Coll. Marche, 1882	Coll. Denis, 1945
Étiquette	<i>N. pulligera</i>	<i>N. pulligera</i>	<i>N. delestenei</i>	<i>N. knorri</i>	<i>N. pulligera</i>	<i>N. knorri</i>	<i>N. pulligera</i>
Nb. spécimens	5	4	1	1	2	4	5

Chapitre 2

CHAPITRE 2- NERITIDAE D'EAU DOUCE, QUEL CYCLE DE VIE ?



Amphidromy comes in two forms: freshwater amphidromy (the more common form), in which breeding occurs in fresh water; and marine amphidromy (relatively rare), in which breeding is at sea. There seems some reluctance to use the term amphidromy (it appears in few modern ichthyology texts, even where anadromy and catadromy are discussed); this may be in part because most recognized amphidromous species are little-known fishes from tropical islands, Japan, New Zealand, and Australia. Some ichthyologists and fisheries biologists even seem to doubt that it denotes a distinct life history. However, a careful analysis of fish life-history patterns reveals that amphidromy differs fundamentally from the other forms of diadromy. The distinctive feature is that, whereas in anadromy and catadromy the return migration is of mature fishes that typically have ceased feeding and are almost ready to spawn, in amphidromy the return migration is of juveniles that then feed and carry out most of their growth in the water type in which spawning/hatching take place

Robert Montgomery McDowall

Diadromy: origins and definition of terminology, 1992

1.- L'amphidromie, un cycle biologique complexe

L'amphidromie semble être le cycle de vie le mieux adapté aux habitats insulaires d'eau douce tropicaux, souvent instables, isolés, fragmentés et fortement soumis aux aléas climatiques (McDowall, 2007 ; Crandall *et al.*, 2010 ; Castelin *et al.*, 2013). La dispersion larvaire océanique permet, en effet, à la faune amphidrome, grâce à la présence de stocks larvaires en mer, d'échapper aux conséquences des variations climatiques extrêmes et de pouvoir coloniser de nouveaux environnements (Keith, 2003). Le fait que le genre de nérîtes, *Theodoxus*, seul groupe non terrestre à aire de distribution continentale (Europe, Asie centrale, Moyen-Orient et Afrique du Nord), ait sélectionné un mode de développement non planctotrophe, semble soutenir cette hypothèse (Bunje & Lindberg, 2007 ; Crandall *et al.*, 2010). En effet, les habitats dulçaquicoles continentaux sont géologiquement plus âgés et plus stables. Mais si la faune d'eau douce des îles tropicales est dominée par des espèces amphidromes (McDowall, 2010 ; Crandall *et al.*, 2010), l'amphidromie existe aussi en milieu continental chez des taxons comme les crustacés et les poissons, par exemple (Dennenmoser *et al.*, 2010 ; Cook *et al.*, 2012 ; Page *et al.*, 2013).

L'amphidromie est, avec la catadromie et l'anadromie, une des trois catégories constitutives de la diadromie (figure 1), autant de termes définis par George S. Myers (1949), pour les poissons migrants. Mais ils s'appliquent aux autres animaux aquatiques amphihalins, les crustacés et les mollusques, notamment.

Sont dits *diadromes*, les animaux aquatiques qui, dans le cycle de vie, migrent alternativement dans l'eau douce et dans l'eau de mer. Ceux qui passent l'essentiel de leur vie en mer, et migrent vers l'eau douce juste pour se reproduire, sont dits diadromes *anadromes*. C'est le cas des saumons, par exemple. À l'inverse, ceux qui passent la majeure partie de leur vie en eau douce et migrent en eau de mer pour se reproduire, sont qualifiés de diadromes *catadromes*, comme les anguilles, par exemple. L'*amphidromie* est un type particulier, et elle concerne les animaux diadromes dont la migration entre les milieux marin et dulçaquicole se fait pour des raisons autres que la reproduction. Le principal biome de croissance et de nutrition est ici le même que le biome de reproduction (Figure 1). McDowall (1992) distingue 2 types d'amphidromie : l'amphidromie dulçaquicole, la plus commune ; et l'amphidromie marine, relativement rare. Dans ce travail, nous ne traitons que de l'*amphidromie dulçaquicole*, qui concerne, pour notre sujet, des espèces de Neritidae vivant et se reproduisant en eau douce, mais dont le cycle biologique nécessite un passage en mer de la phase larvaire.

Selon McDowall (2007) l'amphidromie prévaut surtout dans des petites îles, isolées, mais parfois aussi, dans de plus grandes îles et des continents.

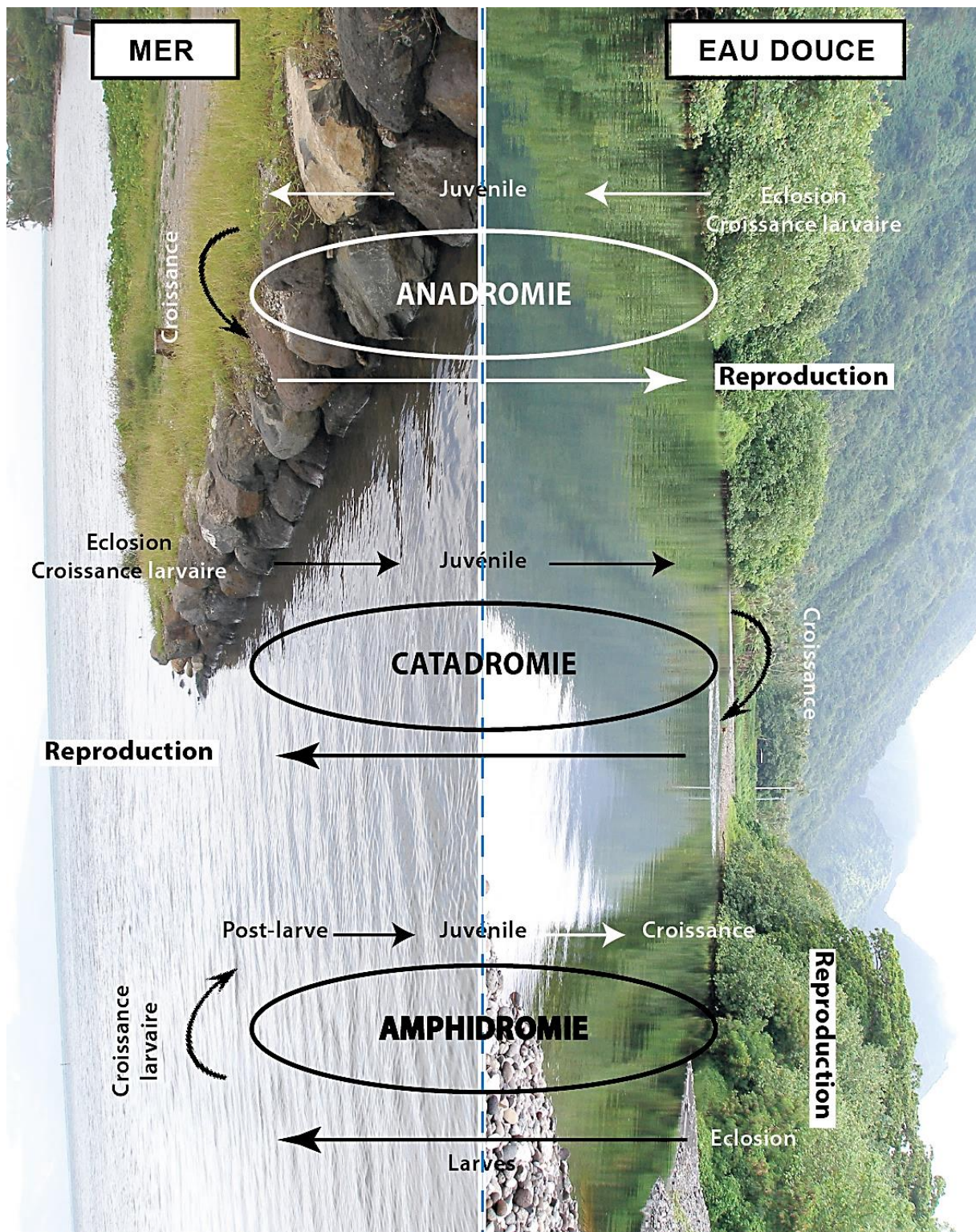


Figure 1 : Schéma de la diadromie avec ses 3 composantes

2.- L'amphidromie chez les nérîtes dulçaquicoles

2.1- Type larvaire et développement

Les larves véligères des mollusques sont généralement capables de disperser sur des distances géographiques considérables (Kano & Kase, 2008 ; Castelin, 2010) et présentent un potentiel de migration et de colonisation beaucoup plus important que les adultes benthiques qui sont généralement sédentaires voire même fixés (e.g. comme certains bivalves). La larve des organismes benthiques est donc le vecteur majeur de dispersion, de colonisation et d'échanges génétiques entre les populations (Kano & Kase, 2008 ; Castelin, 2010 ; Castelin *et al.*, 2013).

Il existe chez les gastéropodes deux principaux modes de développement larvaire, selon que les larves sont tributaires ou non des réserves vitellines des œufs pour se nourrir (Vance, 1973 ; Bouchet & Warén, 1979 ; Kano, 2006 ; Barroso & Matthews-Cascon, 2009 ; Castelin, 2010). La larve est dite planctotrophe lorsqu'elle est capable de se nourrir de plancton, de façon autonome, dans la colonne d'eau. Elle est qualifiée de lécithotrophe (non planctotrophe) lorsqu'elle ne peut vivre que sur les réserves stockées dans l'œuf. Pour le mode de développement lécithotrophe, deux cas peuvent se présenter. Soit la larve se développe complètement dans l'œuf jusqu'à la métamorphose ; c'est un jeune individu qui en sort à l'éclosion : il s'agit d'un développement direct ou encapsulé. Soit une larve véligère naît de l'éclosion, mais passe très peu de temps à l'état libre avant la métamorphose : c'est un développement lécithotrophe pélagique. Les capacités de dispersion des organismes dépendent donc de la durée de vie larvaire pélagique qui elle-même dépend des réserves maternelles disponibles pour les larves lécithotrophes, et des capacités à se nourrir dans le plancton pour les larves planctotrophes (Myers *et al.*, 2000 ; Kano, 2006 ; Castelin, 2010). Selon Vance (1973), la planctotrophie est dominante dans les eaux tropicales peu profondes. La lécithotrophie dominerait dans les latitudes polaires et en eau profonde.

Toutes les espèces de nérîtes ne sont pas amphidromes, mais celles qui le sont, sont planctotrophes. Les espèces du genre *Neritina* faisant l'objet de cette étude sont réputées amphidromes. Ainsi, leur croissance et leur reproduction auraient lieu en eau douce. Les adultes pondent en rivière des œufs contenus dans des capsules caractéristiques (Barroso & Matthews-Cascon, 2009 ; Kano & Fukumori, 2010 ;

Kano *et al.*, 2011). Après éclosion, les larves dévalent les rivières jusqu'à la mer (Figure 2). Les premiers stades de développement sont supposés se faire exclusivement en mer, mais l'on dispose de peu d'informations sur cette phase de vie planctonique. À la métamorphose, les post-larves reviennent en rivière après un séjour plus ou moins long des larves en mer (Kano *et al.*, 2011 ; Gorbach *et al.*, 2012).

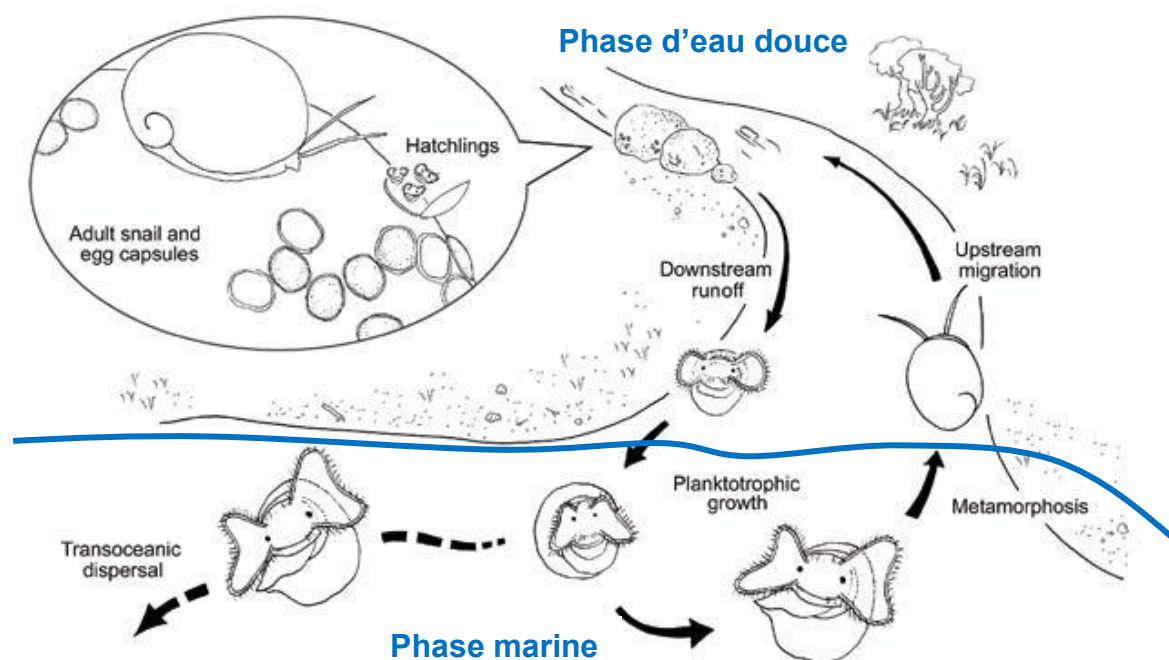


Figure 2 : Cycle amphidrome des Neritidae (Modifié d'après Kano *et al.*, 2011)

2.2- État des connaissances sur l'amphidromie des nérîtes

Pour mener à bien notre étude, faire un bilan complet de l'état actuel des connaissances sur les Nérîtes amphidromes (reproduction, migration vers l'amont des juvéniles, dispersion larvaire et recrutement) nous a paru essentiel. Cette synthèse a fait l'objet de l'article ci-après, paru dans la *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, Vol. 70 (4), 2015 : 387-397.

FRESHWATER NERITIDS (MOLLUSCA: GASTROPODA) OF TROPICAL ISLANDS: AMPHIDROMY AS A LIFE CYCLE, A REVIEW

(Publié dans *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, Vol. 70 (4), 2015 : 387-397)

ABDOU Ahmed^{1,2}, KEITH Philippe¹ & GALZIN René²

¹ Sorbonne Universités - Muséum national d'Histoire naturelle, UMR BOREA MNHN–CNRS 7208–IRD 207–UPMC–UCBN, 57 rue Cuvier CP26, 75005 Paris, France.

² Laboratoire d'excellence Corail, USR 3278 CNRS-EPHE-UPVD, Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE), BP 1013 Papetoai - 98729 Moorea, French Polynésie.

ABSTRACT.— Freshwaters of the tropical islands are inhabited by Molluscs of Neritidae family with a specific life cycle adapted to the insular environment. The adults grow, feed and reproduce in rivers. After hatching the larvae drift downstream towards the sea where they spend a variable amount of time. This life cycle is called amphidromous. Although this is the most diverse family of freshwater Molluscs, their biological cycle and the parameters and evolutionary processes that lead to such diversity are not well understood. This paper reports on the current knowledge on reproduction, recruitment, upstream migration and dispersal. Management and restoration strategies to preserve amphidromous Neritids, require the development of research to have a better understanding of their life cycle.

RÉSUMÉ.— Les eaux douces des îles tropicales abritent des mollusques de la famille Neritidae, ayant un cycle de vie spécifique adaptée à l'environnement insulaire. Les adultes se développent, se nourrissent et se reproduisent dans les rivières. Après l'éclosion, les larves dévalent vers la mer où elles passent un laps de temps variable selon les espèces. Ce cycle de vie est appelé amphidromie. Bien que cette famille soit la plus diversifiée des mollusques d'eau douce, leur cycle biologique, les paramètres et les processus évolutifs qui conduisent à une telle diversité sont peu connus. Cet article fait le point sur l'état actuel des connaissances sur la reproduction, le recrutement, la migration vers l'amont et la dispersion. Les stratégies de gestion et de restauration pour la préservation des nérîtes amphidromes, exigent de développer la recherche pour avoir une meilleure compréhension de leur cycle de vie.

2.2.1- Introduction

Within the open ocean, tropical insular freshwater environments usually represent highly isolated and fragmented habitats. The colonisation of tropical insular rivers, subject to extreme climatic and hydrologic seasonal variations (McDowall, 2007; Crandall *et al.*, 2010) requires specific adaptations of the life cycle of freshwater fauna occurring in these distinctive habitats. Diadromy is one of the evolutionary answers to the instability of freshwater habitats. Spending part of their life cycle at sea, diadromous species are indeed capable of escaping drought or cyclonic flood events while colonising new environments via oceanic dispersal (McDowall, 2007; Crandall *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2012). This oceanic dispersal of freshwater organisms represents an essential element in the persistence and structuring of populations at both the local (stream, river, archipelago) and regional scales (Keith, 2003; McDowall, 2008; Lord *et al.*, 2012).

Amphidromy is one of the modalities of diadromy. The adults grow, feed and reproduce in rivers. After hatching, larvae drift downstream towards the sea where marine salinities are necessary for larval development (Crandall, 1999; Crandall *et al.*, 2010; Lord *et al.* 2010). After this marine larval stage, the post-larvae come back to rivers; they recruit in estuaries and from there colonise the adult freshwater habitat (Kano & Kase, 2003; Maeda *et al.*, 2007; Iida *et al.*, 2008; Gorbach *et al.*, 2012). The practical details of the species biological cycle and the parameters leading to such evolution in amphidromous species are poorly known, but our knowledge increases each year.

Amphidromous species are known in many taxa throughout the Indo-Pacific area and the Caribbean insular systems, such as gastropods (Cook *et al.*, 2009; Crandall *et al.*, 2010), decapod crustaceans (Dennenmoser *et al.*, 2010 ; Castelin *et al.*, 2013) or fish mainly in the Eleotridae and Gobiidae families (Keith & Lord, 2011a, b). These species contribute most to the diversity of freshwater communities, and have the highest levels of endemism (Keith, 2003; McDowall, 2007; Keith & Lord, 2011a). At certain times of the year, the biomass of fish larvae migrating upstream is so great that they represent an important source of food for local human populations in certain archipelagos (*ie* the 'bichiques' (gobiids post-larvae) of La Reunion (Hoareau *et al.*, 2007b)). However, harvesting of this food resource is highly

unsustainable, on account of the complexity of the species' life cycle (Lord *et al.*, 2012; Castelin *et al.*, 2013). As for adult neritids, some of them are used as food by coastal populations of oceanic islands in the West Pacific (Carpenter & Niem, 1998).

Among Gastropods, most of the Neritidae species have been recognized as amphidromous (Myers *et al.*, 2000; Kano & Kase, 2003; Blanco & Scatena, 2006) and they represent one of the commonest members of freshwater fauna on tropical islands. Amphidromy exists, however, in other gastropod families such as, for example, Neritiliidae and Thiaridae (Kano & Kase, 2003; Strong *et al.*, 2008, 2011; Hidaka & Kano, 2014). Neritids seem to have their origin in the sea (Kano *et al.*, 2011; Quintero-Galvis & Castro, 2013), comprise roughly 100 living species in a few marine genera (e.g. *Nerita*) and abundantly inhabit intertidal rocky shores. However, they are more diverse in freshwater and brackish-water environments in terms of the numbers of species and genus. There are some 200 limnic species worldwide in eight or more genera (Kano *et al.*, 2011) and most of the freshwater lineages have retained a dispersive, planktotrophic marine larval stage.

The aim of this review is to give the main current knowledge in biology and ecology concerning amphidromous Neritidae, supplying the facts to be used in management and conservation policies.

2.2.2- Taxinomy and distribution

Neritidae is one of the most primitive family in the Gastropoda (Baker, 1923), belonging, with five other families (Hydrocenidae, Helicinidae, Neritiliidae, Phenacolepadidae and Neritopsidae) to the Neritimorpha superorder (Kano *et al.*, 2002). Neritids have adapted to different environments in tropical and subtropical regions. They inhabit intertidal and supratidal rocks and mangroves, brackish-water and freshwater, on temperate to tropical coasts. The survival of this archaic family is probably dependent on its ability to live where few other forms compete with them (Baker, 1923). Most of the valid described species of freshwater neritids inhabit the main zoogeographical regions of Oceania (Pacific Oceanic Islands), Palaearctic and Australasian (Strong *et al.*, 2008). The main genera of the family are distributed as follows. Marine genera (*Nerita*, *Smaragdia*, *Puperita*) are found mainly in tropical regions, particularly in the Indo-West Pacific and Caribbean; freshwater and estuarine genera (*Neritina*, *Clithon*, *Vittina*, *Neritodryas*, *Neripteron*, *Septaria*) occur in the

Indo-Pacific; the freshwater genus *Theodoxus* is European, Central Asian, Middle Eastern and North African (Baker, 1923; Haynes, 2001; Bunje & Lindberg, 2007; Frey & Vermeij, 2008; Limpalaer, 2009; Frey, 2010; Quintero-Galvis & Castro, 2013).

There are few studies given a classification of the Neritidae, such as that of Baker (1923), based on the radula, or the molecular phylogeny undertaken by Quintero-Galvis & Castro (2013), using the genes COI and 16S rRNA. However, this last study remains in need of complementary analyzes. Besides that, various genera are relatively well studied. This is the case, for example, of the genera *Theodoxus* (Bandel, 2001; Bunje & Lindberg, 2007), *Nerita* (Frey & Vermeij, 2008; Frey, 2010), and *Neritina* (Kano, 2009).

2.2.3- Reproduction

Female Neritids store sperm capsules (spermatophores) received from males for continuous spawning. Neritids lay flat, elliptical egg capsules on hard substrata including rocks and shells of other snails (Kano *et al.*, 2011). The capsules are 1–3 mm long depending on species and are covered with sand grains sorted from mother's faeces. Newly laid capsules are white and then become cream to brown in a few days. Each capsule contains up to 300 eggs that hatch several weeks after being laid (Kano *et al.*, 2011). Embryonic development was studied by Koike (1996), and growth rate by Shigemiya and Kato (2001). These last authors demonstrated that the number of growth lines was a good indicator of the age of a snail, and that the growth rate was higher and the life span was longer in females.

After hatching larvae are swept to the sea (Myers *et al.*, 2000). Similar to fish larvae (McRae, 2007), there appears to be a limited time window of opportunity for Neritids larvae to reach saltwater (Hau, 2007). Veligers held in fresh water died within six days (Ford, 1979).

Mating and spawning seems to occur year round (Hau, 2007; Kano *et al.*, 2011). In Hawaii, larvae of *Neritina granosa* (*Hihiiwai*) were effectively found all year round in drift collections in Palauhulu Stream in Ke'anae with a major period from June to August (Hau *et al.*, 1992; Hau, 2007). *Hihiiwai* larvae were present three to five months prior to juvenile recruitment upstream (Hau, 2007). They are often found in pool and run areas during low flow conditions, and the first major freshet after that period often

causes a sudden decrease in water temperature and an increase in dissolved oxygen. This scouring flow provides optimum conditions for *hihiwai* egg cases to be laid on hard substrate and the transport of hatched larvae to the ocean as quickly as possible (Hau, 2007). Records of gastropod density and egg laying in French Polynesia (Resh *et al.*, 1990, 1992) and Japan (Nishiwaki *et al.*, 1991b; Hirata *et al.*, 1992) suggest a seasonal occurrence of downstream migrations, but the controlling factors remain unknown.

2.2.4- Larval dispersal

Given the high levels of larval mortality and the effects of diffusion (Cowen *et al.*, 2000), it seems unlikely that significant numbers of larvae that drifted away from their natal archipelago would be able to find suitable freshwater habitat for settlement (Crandall *et al.*, 2012). Therefore, local selection for traits that favor selfrecruitment could be particularly strong for amphidromous species as shown for fishes (Sponaugle *et al.*, 2002; Strathmann *et al.*, 2002). Similar homing behaviors have been suggested for the larvae of amphidromous shrimp and snails (Benstead *et al.*, 2000; Haynes, 2000; Crandall *et al.*, 2012). Such larval retention could result in limited realized dispersal and pronounced genetic structure among archipelagos. However, weakly swimming veliger larvae of amphidromous lineages have a Pelagic Larval Duration (PLD) that is estimated to be from a few weeks to a few months, by size-frequency distributions analysis and by growth lines counting (Scheltema, 1971; Underwood, 1975; Kano, 2006; Crandall *et al.*, 2010). Freshwater species with an amphidromous life cycle and marine species with a pelagic larval stage exhibit higher dispersal abilities and potentially a lower degree of population structure than strictly freshwater species or marine species of low vagility (Allibone & Wallis, 1993; Doherty *et al.*, 1995; Cook *et al.*, 2009; Crandall *et al.*, 2010). Genetic studies confirm that larvae from amphidromous lineages are capable of pelagic dispersal across broad expanses of open ocean (Hodges & Allendorf, 1998; Myers *et al.*, 2000; Crandall *et al.*, 2010). In the South Pacific, neritid larvae are much more likely to encounter a reef or atoll than a high island with freshwater streams, and as such there are more stepping-stones to facilitate dispersal in marine species than amphidromous species (Crandall *et al.*, 2012). Consistent with this high dispersal potential, genetic structure within high-island archipelagos is low or non-existent in amphidromous Neritid and Neritiliid snails (Hodges & Allendorf, 1998; Myers *et al.*, 2000; Kano & Kase, 2004), suggesting that

populations of amphidromous species are genetically structured at scales similar to fully marine species. Species persistence in these island freshwater systems (*i.e.* amphidromous gastropods, fishes and crustaceans) partially depends on colonisation or recolonisation events. This is influenced by the proximity of environments, species dispersal capacities, island biogeography, and the presence of favourable oceanic currents (Murphy & Cowan, 2007; McDowall, 2007; Crandall *et al.* 2010; White *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2012; Castelin *et al.*, 2013). An important finding of these last population genetic studies has been the identification of a certain degree of spatial genetic structuring among biogeographic provinces, reflecting the effectiveness of biogeographical barriers for limiting larval dispersal.

As the planktotrophic larvae of amphidromous species must settle in a rare, unstable habitat, they could be selected for the ability to delay metamorphosis and extend their planktonic life indefinitely ('death before dishonor' hypothesis, Bishop *et al.*, 2006), (Crandall *et al.*, 2012).

2.2.5- Phylogeography and barriers to dispersal

Oceans are partitioned into biogeographical provinces, which are recognised by habitat discontinuities (Briggs, 1974; Gaither *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2012). Physical entities separate these biogeographical provinces, and these barriers have been intermittently shaping species distribution and intraspecific population structure over time. These barriers mainly act on species displaying dispersal potential through the marine environment as larvae, juveniles or adults (Gaither *et al.*, 2010, 2011). This is, for example, the case for many fishes (Gaither *et al.*, 2010; 2011; Winters *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2012) and invertebrates (Lavery *et al.*, 1995, 1996; Barber *et al.*, 2002; Lessios *et al.*, 2001, 2003) across the Indo-Malay archipelago, widely recognised as the Indo-Pacific Barrier (IPB; an intermittent barrier of throughflow current and chain of islands, depending on sea level fluctuations over geological time scale) that separates the Indian and the Pacific Oceans. Some marine organisms however lack any structure across the IPB (Bowen *et al.*, 2001; Lessios & Robertson, 2006; Horne *et al.* 2008) suggesting different evolutionary histories and dispersal capabilities between organisms.

Crandall *et al.* (2010) undertook a large-scale population genetic study on two species of amphidromous gastropods (*Neritina canalis* and *Neripteron dilatatus*)

distributed from the Philippines to Eastern Pacific locations. Sampling localities for this study are islands in the West Pacific archipelagos of Vanuatu, Fiji and Samoa, and the Society and Marquesan archipelagos in the Central Pacific. A 658-bp region of mitochondrial cytochrome oxidase I (COI) was amplified. Both species show no evidence of genetic structure within Vanuatu, Samoa and Fiji archipelagos, which promotes long-distance dispersal abilities. But, while *N. dilatatus* showed no evidence of regional structure between western Pacific locations and Polynesia, authors found a strong genetic structure in the amphidromous gastropod *N. canalis*. Similar results on other amphidromous species suggest that unstable freshwater habitats promote long-distance dispersal capabilities. Hodges & Allendorf (1988) studying the population genetics of the endemic Hawaiian freshwater amphidromous gastropod *Neritina granosa*, showed that gene flow was substantial and was generally sufficient to maintain similar allele frequencies among stream populations. However, significant heterogeneity among populations was observed and was due primarily to three geographically disparate streams.

2.2.6- Recruitment and upstream migration

After a few weeks spent at sea metamorphosed juveniles recruit at river mouths and then migrate (often over 10 km) upstream where they spend the rest of their life (see Kano *et al.*, 2011, fig. 307). Massive upstream snail migration has been hypothesised to be density and body size dependent and juvenile forms have been observed to move together in long lines and / or dense aggregations (Schneider & Frost, 1986; Schneider & Lyons, 1993; Brasher, 1997; Kobayashi & Iwasaki, 2002; Pyron & Covich, 2003; Blanco & Scatena, 2005; Hau, 2007; Kano, 2009; Gorbach *et al.*, 2012). Such migrations of freshwater neritids were reported for example in Hawaii (Ford, 1979; Ford & Kinzie, 1982 ;Hau, 2007), Costa Rica (Schneider & Frost, 1986; Schneider & Lyons, 1993), Japan (Nishiwaki *et al.*, 1991a; Hirata *et al.*, 1992 ; Kano, 2009), French Polynesia (Resh *et al.*, 1990, 1992; Liu & Resh, 1997), and Puerto Rico (Pyron & Covich, 2003; Gorbach *et al.*, 2012).

Among them, Schneider & Frost (1986) reported the first gregarious upstream migrations of freshwater snails *Neritina latissima*, in the Rio Claro, a small coastal river in Corcovado National Park, Costa Rica. Snails migrated in narrow lines up to 32 meters long, containing thousands of snails. The migration covered over 1 km of the

stream. In Hawaii, after the pelagic larval stage, *Neritina granosa* recruit at a stream mouth and begin an upstream migration until finding adult habitat (Ford, 1979; Way *et al.*, 1993; Hau, 2007 ; Gorbach *et al.*, 2012). During the upstream migration, juveniles (6 mm) of *Neritina granosa* grow to about 9 mm over several months; growth then continues at a rate of 1–3 mm year⁻¹, slowing until they reach a mean maximum adult length of 29 mm (Brasher, 1997). Ford (1979) suggested a 10-year lifespan, while studies undertaken by Brasher (1997) implied a 6- to 10-year lifespan, and Gorbach *et al.* (2012) confirm a potential lifespan >10 years, after they recovered tagged snails in Kinihapai Stream, Maui, in 2009 that were released in 1994. The upstream movement of this species has been reported by Hau (2007). It appears to be influenced by several factors. In general, there is limited upstream movement in diverted streams because of intermittent stream flows. Migration lines appear to be an efficient way to move en masse during times of increasing stream flow. The tendency of *hīhiwai* to aggregate and form lines and mucus trails was observed. They found several migrating *hīhiwai* carrying smaller ones. This “hitchhiking” behavior was also reported for *Cochliopina tryoniana* migrating with *Neritina latissima* in the Rio Claro in Costa Rica (Schneider & Lyons, 1993). Kano (2009) reported another example of ‘hitchhiking’ behaviour in the Neritid snail *Neritina asperulata* which appears to travel several kilometres as minute juveniles by firmly attaching to the shells of congeneric, subadult snails in streams of Melanesian Islands, presumably to increase the success rate of migration.

Published studies of Neritids species migrating ‘en masse’ or in long lines under natural situations suggested that *Neritina granosa* could migrate above stream diversions within 72 days–2.5 years (when in an aggregation) and 29 days–1.1 years (when following in long lines of individuals) (Gorbach *et al.* 2012). Mean upstream migration rate of *N. granosa* in Hawaii was 0.25, 0.66 and 1.16 m day⁻¹ under reduced flow, natural flow and natural flow with increased snail density, respectively (Gorbach *et al.* 2012).

Mark-and-recapture studies in northeastern Puerto Rico suggested that neritid gastropods are more active and travel longer distances during given periods of the year and that upstream migration may be seasonal (Pyron & Covich, 2003). However, other one-year mark-and-recapture study on a Neritid Gastropod in southern Japan showed no seasonal occurrence of upstream migrations, or seasonal changes in mean distance movement (Nishiwaki *et al.*, 1991a) ; the movement distance of *Clithon* seems

longer in spring to summer (June to September). Another study in the same area, showed that maximum travel distance varies over the year, being greater during the period of high water temperature between April and August (Hirata *et al.* 1992; Blanco & Scatena, 2005). Blanco & Scatena (2006, 2007) concluded that younger snails prefer fast, turbulent and erosive habitats and that densities were greater in deep habitats with heterogeneous substrata, thus indicating that migration might ultimately be influenced by stream discharge and channel hydraulics.

Blanco & Scatena (2005) observed in Puerto Rico massive upstream migrations of *N. virginea* (500–3000 ind/m²). While aggregations occurred at random time intervals, they were clumped during rainy periods. Migratory aggregations consisted mostly of small individuals (5–7 mm). *N. virginea* density and size dynamics differed between reaches as a function of habitat hydraulics. While juveniles used the stable riffle as a permanent habitat and preferred passageway, they also used an adjacent, unstable reach after storm events. Upstream migrations are relatively frequent (once every 15 days), promoted by floods, and are strongly influenced by reach-level habitat stability (Blanco & Scatena, 2005).

Gorbach *et al.* (2012) suggested that upstream migration of Neritids relates to the search for food and space (Paulini, 1963), predator avoidance (Schneider & Lyons, 1993; Blanco-Libreros & Arroyave-Rincon, 2009), a response to accidental downstream drift (Schneider & Frost, 1986), constraints imposed by body architecture and hydrodynamics (Haynes *et al.*, 1985; Way *et al.*, 1993; Huryn & Denny, 1997), the availability of breeding sites (Soderstrom, 1987) and variation among adults and juveniles in tolerance of physical factors such as salinity and temperature (Pyron & Covich, 2003). For some authors, the energy cost of migration is compensated by lower predation pressure in the upper reaches of streams and by the increased upstream availability of food for these animals, all of which graze on microalgae (Schneider & Lyons, 1993; McDowall, 2007). Schneider and Lyons (1993) proposed that upstream migrations of Neritids in a Costa Rican stream were related with increased fish predation in the estuary. Small-sized individuals were more abundant within migratory groups, and they were also more responsive to the presence of predators, as similarly observed in other freshwater Gastropods (Alexander & Covich, 1991). The distribution of predatory fish, and the quantity and quality of periphytonic food (Johnson & Brown, 1997; Biggs & Smith, 2002) can also be

correlated with the spatio-temporal variations in discharge and water velocity (Blanco & Scatena, 2005).

The microdistribution and abundance of freshwater gastropods were studied by Liu and Resh (1997) in lower reaches of three streams on Moorea, French Polynesia. Seven species were examined; five species are in the Neritidae, the latter two in the Thiariidae. Most Gastropod species had higher densities during Austral Fall with higher densities being found in riffle than in pool habitats. No relationship between substrate type and either species presence-abundance or shell size was observed. Their study indicated that velocity, depth, and substrate roughness were determinants of gastropod abundance for some species within these streams.

Finally, habitat partitioning sustains dozens of species in a single river system. Distance from the river mouth, water velocity, salinity and riverbed condition are the primary factors that determine species composition at a certain area of rivers and streams. At a smaller scale, a different set of species occupies a different type of microhabitats (e.g. stream mouth, estuary, cascades, rapids) in a short stretch of rivers (Kano *et al.*, 2011).

2.2.7- Conservation

Freshwater Neritids in tropical islands have developed a specific life cycle. This group of Gastropod is highly diverse, mainly in Indo-Pacific area. The mechanisms explaining the distribution of amphidromous species (e.g., neritids, fishes) and including larval production, retention, dispersal, and recruitment to freshwater are governed both by biological and physiological processes (Murphy & Cowan, 2007; Crandall *et al.*, 2010). Seasonal variables (e.g. rainfall, drought, floods, typhoons), channel substratum, distance from the ocean, flow hydraulics and water depth may affect migration at different spatial scales (Way *et al.*, 1993; Pyron & Covich, 2003; Blanco & Scatena, 2005) and have a major impact on the survival of populations: biological events such as reproduction, spawning, and the dispersal of larvae, are dependant on these events and are synchronised with them (Keith, 2003; Lord *et al.*, 2012). On the islands, the impact of humans on aquatic habitats is highly significant, particularly on estuarine habitats which are crucial to amphidromous species. Thus Bell (2009) and Cook *et al.* (2012) have shown that lower reaches of rivers may be more important areas than upper reaches of rivers for conservation of amphidromous

species. These have to undertake two migrations between freshwaters and the sea. The success of such a life cycle – *i.e.* on the one hand for larvae's downstream migration after hatching, and on the other hand for the post-larval and juvenile upstream colonisation after recruitment in freshwaters – depends on maintaining the mountain-ocean corridor open to allow movements between both habitats (Radtke *et al.*, 2001; Keith, 2003). The current state of knowledge on amphidromous Neritids' life cycle (biology, ecology), the length of the larval phase and the part it plays in the dispersal of larvae, will directly apply in matters of management and conservation. Anthropogenic alterations of the environment such as water withdrawals, channel modifications, deforestation and sewage inputs may have an impact on the performance of species, on their ability to find adequate food and to colonise the streams in altitude (Gorbach *et al.*, 2012). Nerites require hard substrata for their grazing and they cannot be found on mud bottom in estuaries. Man-made developments on these streams can alter larval dispersion and therefore the recruitment success (Brasher, 2003). Indeed, diversions and dams are responsible for modified flow regimes, fragmented populations, obstructed breeding migrations and the loss of navigational cues (Drinkwater & Frank, 1994; Crowe, 1996; Benstead *et al.*, 1999; Pringle *et al.*, 2000; Dudgeon, 2003).

In other words, the lack or a reduced number of new recruits of amphidromous Neritids might serve as an indicator of long-term health of estuaries (Burris *et al.*, 1990). With their large biomass, elimination of the Neritids may result in food-web alternation in a river system (Kano *et al.*, 2011).

The current state of knowledge on tropical freshwater Neritids' life cycle is of direct relevance for management and conservation (Radtke *et al.*, 2001; Keith, 2003). But, in addition to the scarcity of knowledge on their life history traits, species taxonomy has not been adequately resolved and boundaries between intra- and interspecific variation should be clarified for many taxa (Hidaka & Kano, 2014).

LITERATURE CITED

- Alexander J. E. & Covich A. P.** 1991.— Predation risk and avoidance behavior in two freshwater snails. *Biology Bulletin*, 180: 387-393.
- Allibone R. M. & Wallis G. P.** 1993.— Genetic variation and diadromy in some native New Zealand galaxiids (Teleostei: Galaxiidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 50: 19-33.
- Baker, H.B.** 1923.— Notes on the radula of the Neritidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 75: 117–178.
- Bandel K.** 2001.— The history of *Theodoxus* and *Neritina* connected with description and systematic evaluation of related Neritimorpha (Gastropoda). *Mitt. Geo1.-Palaont. Inst. Univ. Hamburg*, 85: 65–104.

- Barber P.H., Palumbi S.R., Erdmann M.V., Moosa M.K.** 2002.— Sharp genetic breaks among populations of *Haptosquilla pulchella* (Stomatopoda) indicate limits to larval transport: patterns, causes and consequences. *Mol. Ecol.*, 11: 659-674.
- Bell K.N.I.** 2009.— What comes down must go up: The migration cycle of Juvenile- Return anadromous taxa. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 69: 321–341.
- Benstead J.P., March J.G., Pringle C.M.** 2000.— Estuarine larval development and upstream post-larval migration of freshwater shrimps in two tropical rivers of Puerto Rico. *Biotropica*, 32: 545–548.
- Benstead J.P., March J.G., Pringle C.M. & Scatena, F.N.** 1999.— Effects of low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. *Ecol. Appl.*, 9: 656– 668.
- Biggs B.J.F. & Smith R. A.** 2002.— Taxonomic richness of stream benthic algae: effects of flood disturbance and nutrients. *Limnol. Oceanogr.*, 47:1175-1186.
- Bishop C.D., Huggett M.J., Heyland A., Hodin J., Brandhorst B.P.** 2006.—Interspecific variation in metamorphic competence in marine invertebrates: the significance for comparative investigations into the timing of metamorphosis. *Int. Comp. Biol.*, 46: 662–682.
- Blanco J.F. & Scatena F.N.** 2005.— Floods, habitat hydraulics and upstream migration of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) in Northeastern Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.*, 41: 55–74.
- Blanco J.F. & Scatena F.N.** 2006.— Hierarchical contribution of river-ocean connectivity, water chemistry, hydraulics, and substrate to the distribution of diadromous snails in Puerto Rico streams. *J. North. Am. Benthol. Soc.*, 25: 82–98.
- Blanco J.F. & Scatena F.N.** 2007.— The spatial arrangement of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) during upstream migration in a split-channel reach. *River Res. Appl.*, 23: 235–245.
- Blanco-Libreros J.F. & Arroyave-Rincó A.** 2009.— Daños por depredación y tamaño de concha del caracol diádromo *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) en el Río Mameyes, Puerto Rico. *Rev. Biol. Trop.*, 57: 1069-1080.
- Bowen B.W., Bass A.L., Rocha L.A., Grant W.S., Robertson D.R.** 2001.— Phylogeography of the Trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution*, 55: 1029-1039
- Brasher, A. M.** 1997.— Life History Characteristics of the Native Hawaiian Stream Snail *Neritina granosa* (hihiwai). Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawaii at Manoa, Hawaii. Technical Report 114.
- Brasher A.M.** 2003.— Impacts of human disturbances on biotic communities in Hawaiian streams. *BioScience*, 53: 1052– 1060.
- Briggs J.C.** 1974.— *Marine zoogeography*. McGraw Hill, New York.
- Brown W. M., George M. Jr. & Wilson A.C.** 1979.— Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76:1967-1971.
- Bunje P. M. E., Lindberg D. R.** 2007.— Lineage divergence of a freshwater snail clade associated with post-Tethys marine basin development. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 42(2): 373-387
- Burris J.A., Bamford M.S. & Stewart A.J.** 1990.— Behavioral responses of marked snails as indicators of water quality. *Environ. Toxicol. Chem.*, 9: 69–76.
- Carpenter K.E., Niem V.H.** (eds). 1998.— FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 1. Seaweeds, corals, bivalves and gastropods. Rome, FAO. pp. 1-686.
- 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). *Mar. Biol.*, 160: 1395–1406.
- Cook B.D., Bernays S., Pringle C.M. & Hughes J.M.** 2009.— Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence from island-scale population recovery process. *J. North. Am. Benthol. Soc.*, 28: 709–718.
- Cook B.D., Page T.J. & Hughes J.M.** 2012.— Phylogeography of related diadromous species in continental and island settings, and a comparison of their potential and realized dispersal patterns. *J. Biogeogr.*, 39: 421–430
- Cowen R.K., Lwiza K.M.M., Sponaugle S., Paris C.B., Olson D.B.** 2000.— Connectivity of marine populations: open or closed? *Science*, 287: 857–859.
- Crandall E.D.** 1999.— Early life history aspects of amphidromous neritid snails in Moorea, French Polynesia. *Berkeley Sci.*, 3: 98–103.
- 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.
- Crandall E.D., Trembl E.A., Barber P.H.**, 2012.— Coalescent and biophysical models of stepping-stone gene flow in neritid snails. *Mol. Ecol.*, 21 (22): 5579– 5598.

- Crowe T.** 1996.— Different effects of microhabitat fragmentation on patterns of dispersal of an intertidal gastropod in two habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 206: 83-107.
- Dennenmoser S., Thiel M., Schubart C.D.**, 2010.— High genetic variability with no apparent geographic structuring in the mtDNA of the amphidromous river shrimp *Cryphiops caementarius* (Decapoda: Palaemonidae) in Northern-Central Chile. *J. Crustacean Biol.*, 30: 762-766
- Doherty P.J., Planes S., Mather P.** 1995.— Gene flow and larval duration in seven species of fish from the Great Barrier Reef. *Ecology*, 76: 2373-2391
- Drinkwater K.F. & Frank K.T.** 1994.— Effects of river regulation and diversion on marine fish and invertebrates. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosys.*, 4: 135-151.
- Dudgeon D.** 2003.— The contribution of scientific information to the conservation and management of freshwater biodiversity in tropical Asia. *Hydrobiologia*, 500: 295-314.
- Ford J.I.** 1979.— Biology of a Hawaiian fluvial gastropod *Neritina granosa* Sowerby (Prosobranchia: Neritidae). MSc thesis, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Ford J.I. & Kinzie Iii R.A.** 1982.— Life crawls upstream. *Natur. Hist.*, 91:60-67.
- Frey M. A.** 2010.— A revised classification of the gastropod genus *Nerita*. *The Veliger*, 51(1): 1-7.
- 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. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 48(3): 1067-1086.
- 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 fluvus*). *J. Biogeogr.*, 37: 133-147
- Gaither M.R., Bowen B.W., Bordenave T-R, Rocha L.A., Newman S.J., Gomez J.A., Van Herwerden L., Craig M.T.** 2011.— Phylogeography of the reef fish *Cephalopholis argus* (Epinephelidae) indicates Pleistocene isolation across the indo-pacific barrier with contemporary overlap in the coral triangle. *BMC Evol. Biol.*, 11:189
- Gorbach K.R., Benbow M.E., Mcintosh M. D. & Burky A. J.** 2012.— Dispersal and upstream migration of an amphidromous neritid snail: implications for restoring migratory pathways in tropical streams. *Freshw. Biol.*, 57(8): 1643-1657.
- Hau S.** 2007.— *Hihīwai (Neritina granosa Sowerby)* recruitment in lao and Honomanu streams on the island of Maui, Hawaii. In: N.L. Evenhuis & J.M. Fitzsimons (Eds), *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stu., 3, 171-181.
- Hau S., Way C.M. & Burky A.J.** 1992.— *Life cycle of the endemic limpet Neritina granosa (Sowerby), in Palauhulu Stream, Maui.* 43rd Annual Meeting of American Institute of Biological Sciences. Ecological Society of America, 9-13 August, Honolulu, Hawaii (abstract).
- Haynes A.** 2000.— The distribution of freshwater gastropods on four Vanuatu islands: Espiritu Santo, Pentecost, Efate and Tanne (South Pacific). *Ann. Limnol.*, 36(2): 101-111.
- Haynes A.** 2001.— A revision of the genus *Septaria* Férussac, 1803 (Gastropoda : Neritimorpha). *Ann. Naturhit. Mus. Wien.*, 103 B: 177-229.
- Haynes A., Taylor B.J.R. & Varley M.E.** 1985.— The influence of the mobility of *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, A.E.) (Prosobranchia: Hydrobiidae) on its spread. *Arch. Hydrobiol.*, 103: 497-508.
- Hidaka H. & Kano Y.** 2014.— Morphological and Genetic Variation Between the Japanese Populations of the Amphidromous Snail *Stenomelania crenulata* (Cerithioidea: Thiaridae). *Zool. Sci.*, 31(9): 593-602.
- Hirata T., Nishiwaki S., Ueda H., Tsuchiya Y., & Sato T.** 1992.— Seasonal changes in moving activity of *Clithon retropictus* (Prosobranchia: Neritidae). *Venus*, 51: 57-66.
- Hoareau T. B., Lecomte-Finiger R., Grondin H. P., Conand C., Berrebi P.** 2007.— Oceanic larval life of La Réunion 'bichiques', amphidromous gobiid post-larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 333: 303-308.
- Hodges M.H. & Allendorf F.W.** 1998.— Population genetics and pattern of larval dispersal of the endemic Hawaiian freshwater amphidromous gastropod *Neritina granosa* (Prosobranchia: Neritidae). *Pacific Science*, 52: 237-249.
- Horne J.B., Van Herwerden L., Choat H.J., Robertson D.R.** 2008.— High population connectivity across the Indo-Pacific: congruent lack of phylogeographic structure in three reef fish congeners. *Mol. Phyl. Evol.*, 49: 629-638
- Huryn A.D. & Denny M.W.** 1997.— A biomechanical hypothesis explaining upstream movements by the freshwater snail *Elimia*. *Funct. Ecol.*, 11: 472-483.
- Iida M., Watanabe S., Shinoda A. & Tsukamoto K.** 2008.— Recruitment of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* to the estuary of the Ota River, Wakayama, Japan. *Environ. Biol. Fishes*, 83: 331-341.
- Johnson P.D. & Brown K.M.** 1997.— The role of current and light in explaining the habitat distribution of the lotic snail *Elimia semicarinata* (Say). *J. North Amer. Bentholog. Soc.*, 16: 545-561.

- Kano Y. 2006.— Usefulness of the opercular nucleus for inferring early development in neritimorph gastropods. *J. Morphol.*, 267: 1120-1136. (doi:10.1002/jmor.10458).
- Kano Y. 2009.— Hitchhiking behaviour in the obligatory upstream migration of amphidromous snails. *Biol. Lett.*, 5: 465-468.
- Kano Y. & Kase T. 2003.— Systematics of the *Neritilia rubida* complex (Gastropoda: Neritiliidae): three amphidromous species with overlapping distributions in the Indo-Pacific. *J. Mollusc. Stud.*, 69: 273-284.
- 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*. *Zool. Scr.*, 33: 423-437.
- Kano Y, Chiba S & Kase T. 2002.— Major adaptive radiation in neritopsine gastropods estimated from 28S rRNA sequences and fossil records. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269: 2457-2465. (doi:10.1098/rspb.2002.2178).
- Kano Y, Strong EE, Fontaine B, Gargominy O, Glaubrecht M, Bouchet P. 2011.— Focus on freshwater snails. Pp 257-264. in: P. Bouchet, H. Le Guyader & O. Pascal (eds) *The Natural History of Santo*. Patrimoines Naturels. vol. 70. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Keith P. 2003.— Biology and ecology of amphidromous Gobiidae in the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *J. Fish. Biol.*, 63 (4): 831-847.
- Keith P. & Lord C. 2011a.— Systematics of Sicydiinae. Pp. 243-277. in: R.A. Patzner, J.L. Van Tassell, M. Kovacic & B.G. Kapoor (ed.). *The Biology of Gobies*. Science Publishers Inc.
- Keith P. & Lord C. 2011b.— Tropical freshwater gobies: Amphidromy as a life cycle. Pp. 119-128. in: R.A. Patzner, J.L. Van Tassell, M. Kovacic & B.G. Kapoor (ed.). *The Biology of Gobies*. Science Publishers Inc.
- Kobayashi S. & Iwasaki K. 2002.— Distribution and spatiotemporal variation in the population structure of the fluvial neritid gastropod *Clithon retropictus*. *Benthos Res.*, 57: 91-101.
- Koike K. 1996.— Embryonic development and larval dispersal in the Neritidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Galaxea*, 13: 129-130.
- Lavery S., Moritz C., Fiedler D.R. 1995.— Changing patterns of population structure and gene flow at different spatial scales in *Birgus latro* (the coconut crab). *Heredity*, 74: 531-541
- Lavery S., Moritz C., Fiedler D.R. 1996.— Indo-pacific population structure and the evolutionary history of the coconut crab *Birgus latro*. *Mol. Ecol.*, 5: 557-570
- Lessios H.A. & Robertson D.R. 2006.— Crossing the impassable: genetic connections in 20 reef fishes across the eastern Pacific Barrier. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.*, 273: 2201-2208
- Lessios H.A., Kessing B.D., Pearse J.S. 2001.— Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, 55: 955-975.
- Lessios H.A., Kane J., Robertson D.R. 2003.— Phylogeography of the pantropical sea urchin *Triploneustes*: contrasting patterns of population structure between oceans. *Evolution*, 57: 2026-2036
- Limpalaer L. 2009.— Coup de projecteur sur les Neritidae. Introduction : situation chez les gastropodes, histoire, autres familles. Caractères morphologiques, taxonomie. *Xenophora*, 128 : 29-33.
- Liu H.T.T. & Resh V.H. 1997.— Abundance and microdistribution of freshwater gastropods in three streams of Moorea, French Polynesia. *Ann. Limnol.*, 33:235-244.
- Lord C., Brun C., Hauteceœur 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. *Ecol. Freshw. 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: Gobioidi: Sicydiinae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 455: 269-285.
- Maeda K., Yamasaki N., Tachihara K. 2007.— Size and age at recruitment and spawning season of sleeper, genus *Eleotris* (Teleostei: Eleotridae) on Okinawa Island, southern Japan. *Raff. Bull. Zool. Suppl.*, 14: 199-207.
- McDowall R. M. 2008.— Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia*, 602: 5-14
- McDowall R. M. 2007.— On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish Fish.*, 8: 1-13.
- McRae M.G. 2007.— The Potential for Source-Sink Population Dynamics in Hawaii's Amphidromous Fishes. In: N.L. Evenhuis & J.M. Fitzsimons (Eds), *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stu., 3: 87-98.
- Murphy C.A. & Cowan J.H. 2007.— Production, Marine Larval Retention or Dispersal, and Recruitment of Amphidromous Hawaiian Gobioids: Issues and Implications. *Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stu.*, 3: 63-74

- 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. *Freshw. Biol.*, 44: 535–545.
- Nishiwaki S., Hirata T., Ueda H., Tsuchiya Y. & Sato T.** 1991a.— Studies on the migratory direction of *Clithon retropictus* (Prosobranchia: Neritidae) by marking-and-recapture method. *Venus*, 50: 202–210
- Nishiwaki S., Hirata T., Ueda H., Tsuchiya Y., & Sato T.** 1991b.— Egg-laying season and monthly change in egg capsule production in the Naka River of Izu Peninsula. *Venus*, 50: 197–201.
- Paulini E.** 1963.— Field observations on the upstream migration of *Australorbis glabratus*. *Bull. W.H.O.*, 29: 838–841.
- Pringle C.M., Freeman M.C. & Freeman B.J.** 2000.— Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the New World: tropical-temperate comparisons. *BioScience*, 50: 807–823.
- Pyron M. & Covich A. P.** 2003.— Migration patterns, densities and growth of *Neritina punctulata* snails in Río Espíritu Santo and Río Mameyes, Northeastern Puerto Rico. *Carib. J. Sci.*, 39: 338–347.
- Quintero-Galvis J & Castro LR.** 2013.— Molecular phylogeny of the Neritidae (Gastropoda: Neritimorpha) based on the mitochondrial genes cytochrome oxidase I (COI) and 16S rRNA. *Acta biol. Colomb.*, 18(2): 307–318
- Radtke R. L., Kinzie R.A. & Shafer D. J.** 2001.— Temporal and spatial variation in length and size at settlement of the Hawaiian amphidromous goby *Lentipes concolor*. *J. Fish. Biol.*, 59: 928–938.
- Resh V.H., Barnes J.R. & Craig D.A.** 1990.— Distribution and ecology of benthic invertebrates in the Opunohu river catchment, Moorea, French Polynesia. *Ann. Limnol.*, 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. *Stud. Neotrop. Fauna Environm.*, 27:145–153.
- Scheltema R.S.** 1971.— Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.*, 140: 284–322.
- Schneider D.W. & Frost T.M.** 1986.— Massive upstream migrations by a tropical freshwater neritid snail. *Hydrobiologia*, 137: 153–157.
- Schneider D.W. & Lyons J.** 1993.— Dynamics of upstream migration in two species of tropical freshwater snails. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 12: 3–16.
- Shigemiya Y. & Kato M.** 2001.— Age distribution, growth and lifetime copulation frequency of a freshwater snail *Clithon retropictus* (Neritidae). *Pop. Ecol.*, 43: 133–140.
- Soderstrom O.** 1987.— Upstream movements of invertebrates in running waters – a review. *Arch. Hydrobiol.*, 111: 197–208.
- Sponaugle S., Cowen R.K., Shanks, A., Morgan S.G., Leis J.M., Pineda J.S. et al.** 2002.— Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bull Mar. Sci.*, 70: 341–375.
- Strathmann R., Hughes T.R., Kuris A.M., Lindeman K.C., Morgan S.G., Pandolfi J.M. et al.** 2002.— Evolution of local recruitment and its consequences for marine populations. *Bull. Mar. Sci.*, 70: 377–396.
- Strong E., Gargominy O., Ponder W. & Bouchet P.** 2008.— Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595 (1): 149–166.
- Strong E., Fontaine B., Gargominy O., Glaubrecht M., Bouchet P.** 2011.— Thiaridae and other freshwater snails. Pp 260–264. in: Bouchet P, Le Guyader H, Pascal O (eds) *The Natural History of Santo*. Patrimoines Naturels. vol. 70.
- Underwood A.J.** 1975.— Comparative studies on the biology of *Nerita atramentosa* Reeve, *Bembicium nanum* (Lamarck) and *Cellana tramoserica* (Sowerby) (Gastropods: Prosobranchia) in S.E. Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 18: 153–172.
- Way, C.M. Burky A.J. & Lee M.T.** 1993.— The relationship between shell morphology and microhabitat flow in the endemic Hawaiian stream limpet (Hihiwai), *Neritina granosa* (Prosobranchia: Neritidae). *Pac. Sci.*, 47, 263–275.
- White C., Selkoe K. A., Watson J., Siegel D. A., Zacherl D. C. & Toonen R. J.** 2010.— Ocean currents help explain population genetic structure. *Proc. R. Soc. B.*, 277: 1685–1694
- Winters K.L., Van Herwerden L., Choat H.J., Robertson D.R.** 2010.— Phylogeography of the Indo-Pacific parrotfish *Scarus psittacus*: isolation generates distinctive peripheral populations in two oceans. *Mar. Biol.*, 157:1679–1691

Chapitre 3

CHAPITRE 3- PHYLOGÉNIE DU COMPLEXE '*NERITINA PULLIGERA*'



Nomina si nescis, perit cognitio rerum. Et nomina si perdas, certe distinctio rerum perditur

(Si tu ignores le nom des choses, tu en perds aussi la connaissance. Et si tu oublies les noms, tu perds la distinction des choses)

Edward Coke (1628)

(Citation reprise et popularisée par Linné dans *Critica botanica*, 1736)

1.- La phylogénie des Neritidae

Après avoir fait la synthèse de l'état des connaissances sur les Nérîtes diadromes, il convenait de faire une mise au point de la taxinomie du groupe étudié, afin de savoir quelles espèces il regroupe et de pouvoir étudier la phylogéographie et les traits de vie des espèces sélectionnées.

Dans son immense travail ayant fait, notamment, une synthèse des travaux de ces prédécesseurs, et qui a donné lieu à une monographie en deux volumes consacrée aux Nérîtes du monde (*Neritidae of the world*), Eichhorst (2016) propose une division de cette famille en deux sous-familles, 16 genres et plus de 275 espèces (tableau 1). Les espèces de cette famille se retrouvent dans toutes les régions tropicales et subtropicales du monde, excepté le genre *Theodoxus*, et quelques autres espèces qui se sont adaptés aux régions tempérées. La taille des Nérîtes est très variable, allant de 1,5 mm pour *Smaragdia bryanae* (Pilsbry, 1917), la plus petite, à 60,4 mm pour *Nerita textilis* Gmelin, 1791, la plus grande (Eichhorst, 2016).

La phylogénie complète du genre *Neritina*, comme celle de toute la famille des Neritidae, reste à faire. Nous essayons d'y contribuer par l'étude du complexe '*N. pulligera*', qui regrouperait un très grand nombre d'espèces et toutes amphidromes. Pour cette mise au point taxinomique, nous avons eu recours aux analyses classiques en morphométrie, auxquelles nous avons ajouté une analyse génétique de type barcode.

Tableau 1 : Classification de la famille des Neritidae, distribution géographique et habitat

Famille : Neritidae Rafinesque, 1815				
Sous-familles	Genres	Nb. espèces	Zones géographiques	Habitat
Neritinae Rafinesque, 1815	<i>Nerita</i> Linnaeus, 1758	>75	Mondiale	Marin peu profond
	<i>Mienerita</i> Dekker, 2000	1	Sud de la Péninsule arabique, Afrique de l'est	Marin peu profond
Theodoxinae Montfort, 1810	<i>Clithon</i> Montfort, 1810	>50	Indo-Pacifique	Eau douce
	<i>Clypeolum</i> Recluz, 1842	2	Amériques central et du sud, Afrique de l'ouest	Eau douce
	<i>Fluvinerita</i> Pilsbry, 1932	1	Jamaïque	Eau douce
	<i>Nereina</i> Cristofori & Jan, 1832	4	Caraïbes, Sud-ouest Afrique, Sud-ouest Pacifique	Eau douce
	<i>Neripteron</i> Lesson, 1831	>25	Indo-Pacifique	Eau saumâtre, eau douce
	<i>Neritina</i> Lamarck, 1816	>15	Indo-Pacifique	Eau saumâtre, eau douce
	<i>Neritodryas</i> von Martens, 1869	>6	Indo-Pacifique	Eau douce, arboricole
	<i>Neritona</i> von Martens, 1869	5	Pacifique sud	Eau douce
	<i>Puperita</i> Gray, 1857	>1	Caraïbes	Eau saumâtre, eau douce
	<i>Septaria</i> Férussac, 1807	14	Indo-Pacifique	Eau douce
	<i>Smaragdia</i> Issel, 1869	9	Mondiale	Marin peu profond
	<i>Theodoxus</i> Montfort, 1810	>37	Circumméditerranéen	Eau douce
	<i>Vitta</i> Mörch, 1852	13	Amériques, Sud-ouest Afrique	Eau saumâtre, eau douce
	<i>Vittina</i> H.B. Baker, 1923	>21	Indo-Pacifique	Eau saumâtre, eau douce

2.- Le complexe '*Neritina pulligera*'

Révision du complexe '*Neritina pulligera*' (Gastropoda, Cycloneritimorpha : Neritidae) par approche taxinomique et barcoding

(Soumis)

ABDOU Ahmed^{1,2}, GALZIN René², LORD Clara¹, DENYS Gaël P.J.¹ & KEITH Philippe¹

¹ Sorbonne Universités - Muséum national d'Histoire naturelle, UMR BOREA MNHN – CNRS 7208 – IRD 207 – UPMC – UCBN, 57 rue Cuvier CP26, 75005 Paris, France. E-mails: abdou@mnhn.fr ; keith@mnhn.fr

² Laboratoire d'excellence Corail, USR 3278 CNRS-EPHE-UPVD, Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE), BP 1013 Papetoai - 98729 Moorea, French Polynésie. E-mail: galzin@univ-perp.fr.

Mots-clés : *Neritina*, première sous-unité de la cytochrome oxydase, morphométrie, taxinomie, phylogénie, Indo-Pacifique

Résumé

Des analyses morphométriques et des analyses moléculaires basées sur le gène COI ont été réalisées sur des taxons nominaux du genre *Neritina* supposés représenter la même espèce, *Neritina pulligera* (Linné, 1767). Les résultats obtenus permettent de lever le doute sur les synonymies supposées. Il apparaît, notamment, que *N. stumpffi* Boettger, 1890 et *N. knorri* (Récluz, 1841), auparavant considérées comme des sous-espèces, sont des espèces valides différentes, et différentes de *N. pulligera*. Il en est de même pour *N. petittii* (Récluz, 1841), *N. canalis* Sowerby, 1825, *N. iris* Mousson, 1849, *N. asperulata* (Récluz, 1843) et *N. powisiana* (Récluz, 1843), qui sont confirmées comme étant des espèces valides distinctes de *N. pulligera*. La distribution Indo-Pacifique de *N. stumpffi* est avérée, celle de *N. knorri* reste à confirmer, de même que sa relation phylogénétique avec *N. delestenei* Récluz, 1853.

2.1- Introduction

Les Neritidae constituent une des familles les plus primitives de gastéropodes (Bouchet & Rocroi, 2005). Elle possède une grande adaptabilité et une capacité à vivre

dans des habitats défavorables et fluctuants où il y a peu de compétition avec d'autres organismes (Baker, 1923). Elle est composée de plusieurs genres, dont les espèces occupent des habitats très variés, essentiellement dans les zones tropicales et subtropicales, allant du marin au quasi-terrestre, en passant par l'eau saumâtre et l'eau douce water (Kano *et al.*, 2002 ; Limpalaer, 2009 ; Abdou *et al.* 2015 ; Eichhorst 2016).

La phylogénie de cette famille a été étudiée par Quintero-Galvis & Castro (2013) en se basant sur les gènes COI et 16S rRNA. Leur étude a confirmé la monophylie du genre *Nerita*, dont la phylogénie, étudiée par Frey & Vermeij (2008) et Frey (2010), est la plus aboutie. Quintero-Galvis & Castro recommandent cependant des analyses complémentaires. Le genre *Theodoxus* a été relativement bien étudié par Bunje & Lindberg (2007), qui en suggèrent, néanmoins, une révision systématique. En effet, leur étude, réalisée à travers des analyses par maximum de vraisemblance, maximum de parcimonie et inférence bayésienne, a fait apparaître des topologies non concordantes et difficiles à concilier sur les relations entre différents clades. Enfin, dans son étude sur le comportement migratoire vers l'amont des nérites amphidromes, Kano (2009) a réalisé une analyse phylogénétique partielle du genre *Neritina*, basée sur le gène COI. Une phylogénie plus complète de ce genre reste donc à réaliser.

Chez les Neritidae, plusieurs espèces nominales ont été décrites au 19^e siècle sur la base de caractères morphologiques de la coquille et de l'opercule, concernant principalement la forme, la taille, la couleur, la consistance et la sculpture. Par la suite, certains auteurs ont estimé que les différences morphologiques observées chez certaines espèces, relevaient plutôt de la plasticité phénotypique des coquilles, bien connue chez les mollusques (Puillandre, 2010), et les ont placées en synonymie, parfois comme variété ou sous-espèce. C'est ainsi que, dans le genre *Neritina*, selon le « Catalogue of Life » (Seddon & Rowson, 2015), des dizaines d'espèces ont été recensées comme étant synonymes de *Neritina pulligera* (Linnaeus, 1767), une espèce décrite d'Inde (« *Habitat in Indiae fluviis* ») et qui serait largement distribuée dans l'Indo-Pacifique. C'est dans ce contexte que *Neritina stumpffi* Boettger, 1890 et *Neritina knorri* (Récluz, 1841), des espèces bien connues dans l'océan Indien, ont été considérées par certains auteurs comme les représentants de *N. pulligera* dans cette zone (Starmühlner, 1983 ; Gerlach *et al.*, 2011 ; Seddon & Rowson, 2015). En effet, d'après Starmühlner (1983, 1984), Haynes (1988, 1990, 2001, 2005), Bandel (2001) et Gerlach *et al.* (2011), *N. pulligera* couvrirait pratiquement tout le bassin

Indo-Pacifique (sauf la Polynésie Française) jusqu'en Afrique de l'est (Australie, Fiji, Nicobar, Andaman, Guam, Malaisie, Indonésie, Micronésie, Papouasie Nouvelle-Guinée, Philippines, Nouvelle-Calédonie, Solomon, Vanuatu, Thaïlande, Comores, Seychelles, Madagascar, Mascareignes, Mozambique, Kenya, Tanzanie et Afrique du Sud).

Cette espèce présenterait une grande variabilité morphologique et aurait plusieurs sous-espèces. Ainsi, Tryon (1888) considère que *N. petiti* (Récluz, 1841), *N. canalis* Sowerby, 1825 et *N. knorri* (Récluz, 1841), sont des variétés de *N. pulligera*, alors que Fischer-Piette & Vukadinovic (1974) considèrent *N. knorri* comme en étant un synonyme junior. Quant à Starmühlner (1983) et Gerlach *et al.* (2011), ils indiquent que *N. stumpffi* et *N. knorri* en sont des sous-espèces, malgré le fait que le premier les ait signalés vivant en sympatrie aux Seychelles et aux Comores. De l'avis de Backeljau *et al.* (1986) la réalité de ces sous-espèces serait douteuse. Valade *et al.* (2007) s'associent à cet avis dans la mesure où ils ont pu aisément les séparer sur le terrain (pas de formes intermédiaires) et le premier auteur de cet article les a trouvées souvent en sympatrie dans plusieurs localités différentes aux Comores (Valade *et al.*, 2007). Boettger (1890) avait déjà signalé cette sympatrie lors de sa description originale de *N. stumpffi*. La présence de *N. knorri* dans les Mascareignes est mise en doute par Griffiths & Florens (2006), mais le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) dispose d'échantillons de l'île Maurice de *N. knorri* dans sa collection historique (Col. Denis 1945, identifiés comme *N. pulligera*). De plus, un échantillon de cette île a été identifié par Kano (2009) comme étant *N. delestenei* Récluz, 1853, sur la base d'une séquence moléculaire. Il existerait ainsi une quarantaine de taxons mis en synonymie de *N. pulligera*, d'après Seddon & Rowson (2015).

Nous étudions ici le complexe *Neritina pulligera* à partir des échantillons auxquels nous avons eu accès et concernant les principaux taxons de ce complexe, à savoir *N. pulligera*, *N. stumpffi*, *N. knorri*, *N. petiti*, *N. canalis*, *N. iris*, *N. delestenei*, *N. asperulata* et *N. powisiana*. L'objectif est de lever le doute sur la validité de tout ou partie de ces taxons et ce à l'aide des outils morphométriques et génétiques (gène COI). Dans ce contexte, cet article se propose aussi de clarifier le statut des taxons nominaux *N. stumpffi* et *N. knorri*, ainsi que leur distribution spatiale au sein de la province biogéographique Indo-Pacifique.

2.2- Matériel et méthodes

2.2.1- Echantillonnage

Une bonne partie du matériel concernant l'océan Indien a été récolté 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 30/10 au 4/11/2005 à Mwali (Mohéli) et Ndzuwani (Anjouan) lors d'une mission d'inventaire financée par *Conservation International* (Keith *et al.*, 2006). Une autre mission, conduite par l'ARDA (*Association Réunionnaise de Développement de l'Aquaculture*) a eu lieu à Maore (Mayotte) du 13 au 21/05/2006 (Valade *et al.*, 2007). Des récoltes complémentaires ont été réalisées à Mohéli les 30 et 31/12/2013. Une mission spécifique organisée conjointement par l'UMR 7208 BOREA et l'USR 3278 CRILOBE nous a permis d'échantillonner à Moorea 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. C'est ainsi que nous avons enrichi notre matériel par des échantillons des Seychelles, de Nouvelle-Calédonie, de Samoa et Fidji, de Mayotte, de Bali, de Futuna et du Japon (Okinawa) (Tableau 2).

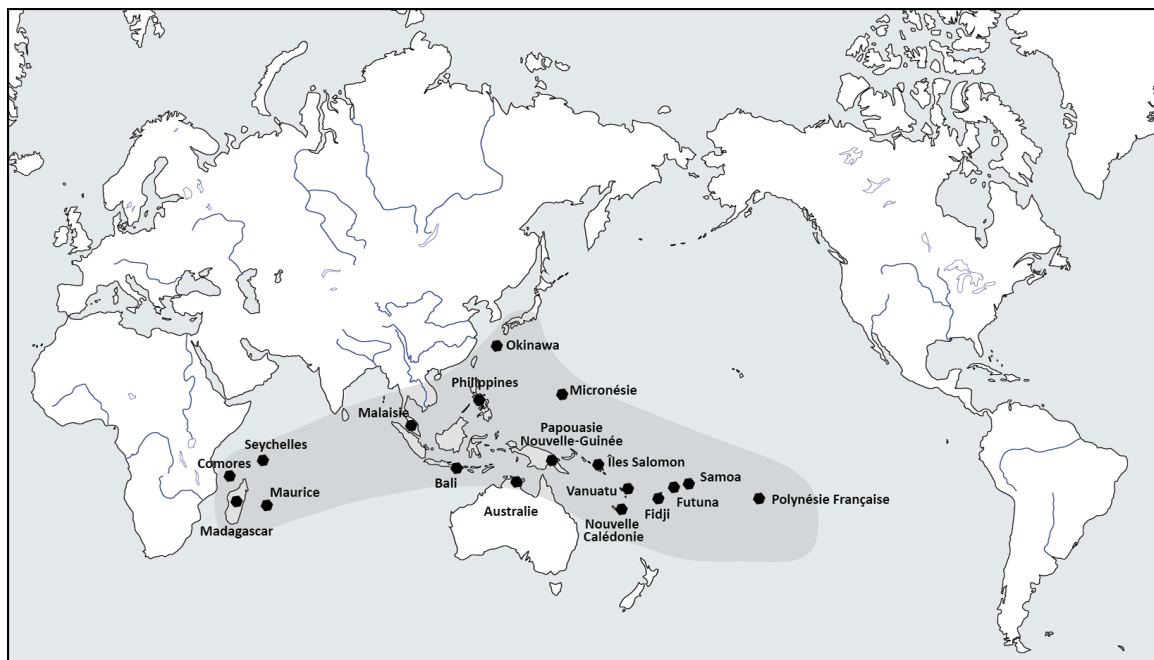


Figure 1 : Localités de provenance des échantillons étudiés

Sur le terrain, les Nérites 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, des descriptions d'origine (Récluz, 1841 ; Récluz, 1853 ; Boettger, 1890) et des collections détenues par le MNHN, dont : *N. knorri* (paralectotype MNHN-IM-2012-18281 ; voir figure 6A) et *N. delestenei* (paratypes MNHN-IM-2012-18260 ; voir figure 6C).

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. Du matériel sec des collections historiques du MNHN et du matériel en alcool non séquencé ont été également examiné pour l'analyse morphométrique (Tableau 2).

Par ailleurs, nous avons complété notre échantillonnage en ajoutant des séquences de gènes, pris dans GenBank, de spécimens issus du Pacifique (voir détails tableau 2) et ayant servi à l'analyse phylogénétique de Kano (2009). L'ensemble des localités pour lesquelles nous avons disposé d'échantillons est représenté figure 1.

Tableau 2 : Liste des espèces ayant fait l'objet d'analyse moléculaire. Le numéro d'identification est indiqué pour les séquences prises dans GenBank. Les individus correspondant aux séquences issues de GenBank, ainsi que ceux dont le nombre est suivi par un (*) n'ont pas fait l'objet d'analyses morphométriques.

Espèces	Nb. individus	Localité	Année	ID GenBank
<i>Neritina stumpffi</i>	3	Ndzuwani, Comores	2005	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	2	Mwali, Comores	2005	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	2	Mwali, Comores	2008	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	14(1*)	Mwali, Comores	2013	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	1	Maore, Comores	2006	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	3	Maore, Comores	2014	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	3	Seychelles	2012	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	2	Nouvelle-Calédonie	2013	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	1	Futuna	2014	En cours
<i>Neritina</i> sp. Kuro	2	Okinawa, Japon		AB477505 AB477506
<i>Neritina</i> sp. Kuro	1	Guam, Micronésie		AB477507
<i>Neritina asperulata</i>	3	Okinawa, Japon		AB477472 à AB477474
<i>Neritina asperulata</i>	1	Cebu, Philippines		AB477475

<i>Neritina asperulata</i>	2	Guam, Micronésie		AB477476 AB477477
<i>Neritina asperulata</i>	4	Santo, Vanuatu	2006	AB477478 AB477481 à AB477483
<i>Neritina asperulata</i>	2	Guadalcanal, Salomon		AB477479 AB477480
<i>Neritina powisiana</i>	1	Santo, Vanuatu	2006	AB477500
<i>Neritina</i> sp. Suji	2	Okinawa, Japon		AB477509 AB477510
<i>Neritina</i> sp. Suji	2	Pohnpei, Micronésie		AB477512 AB477513
<i>Neritina</i> sp. Suji	1	Guam, Micronésie		AB477511
<i>Neritina petiti</i>	3	Nouvelle-Calédonie	2013	En cours
<i>Neritina petiti</i>	3	Okinawa, Japon	2014	En cours
<i>Neritina petiti</i>	3	Okinawa, Japon		AB477495 AB477496 AB477497
<i>Neritina petiti</i>	2	Guadalcanal, Salomon		AB477498 AB477499
<i>Neritina petiti</i>	3	Fidji	2013	En cours
<i>Neritina iris</i>	2	Palawan, Philippines		AB477492 AB477493
<i>Neritina iris</i>	2	Japon		AB477490 AB477491
<i>Neritina iris</i>	1	Pohnpei, Micronésie		AB477494
<i>Neritina iris</i>	1*	Bali, Indonésie	2014	En cours
<i>Neritina delestenei</i>	2	Japon		AB477486 AB477487
<i>Neritina delestenei</i>	1	Guam, Micronésie		AB477488
<i>Neritina delestenei</i>	1	Maurice		AB477489
<i>Neritina delestenei</i>	3	Okinawa, Japon	2014	En cours
<i>Neritina knorri</i>	1	Maore, Comores	2006	En cours
<i>Neritina knorri</i>	1	Mwali, Comores	2008	En cours
<i>Neritina knorri</i>	8	Mwali, Comores	2013	En cours
<i>Neritina pulligera</i>	2	Japon		AB477501 AB477502
<i>Neritina pulligera</i>	1	Guam, Micronésie		AB477503
<i>Neritina pulligera</i>	1	Samoa		AB477504
<i>Neritina pulligera</i>	1	Bali, Indonésie	2014	En cours

<i>Neritina pulligera</i>	1	Okinawa, Japon	2014	En cours
<i>Neritina canalis</i>	1	Vanuatu	2006	AB477484
<i>Neritina canalis</i>	1	Samoa		AB477485
<i>Neritina canalis</i>	5	Futuna	2014	En cours
<i>Neritina canalis</i>	1	Tahiti, Polynésie	2014	En cours
<i>Neritina canalis</i>	16(1*)	Moorea, Polynésie	2014	En cours
Exogroupes				
<i>Septaria porcellana</i>	1	Okinawa, Japon		AB477515
<i>Septaria porcellana</i>	6	Okinawa, Japon	2014	En cours
<i>Septaria porcellana</i>	5	Polynésie française	2014	En cours
<i>Neritilia rubida</i>	1	Japon		AB102712
<i>Neritilia rubida</i>	1	Mwali, Comores	2013	En cours
<i>Neritilia rubida</i>	1	La réunion	2013	En cours
<i>Neritilia rubida</i>	1	Maurice	2013	En cours
Total (génétique)	135 dont			
Total (morphométrie)	75			

Tableau 3 : Spécimens secs et en alcool ayant servi uniquement dans l'analyse morphométrique

Pays	Collection/année	Identification	Nb. spécimens
Comores	Mayotte 2006	<i>N. stumpffi</i>	3
	2006	<i>N. knorri</i>	6
	Anjouan 2005	<i>N. stumpffi</i>	3
Maurice	Coll. Denis, 1945	<i>N. knorri</i>	5
Madagascar	Coll. Soula, 1968	<i>N. knorri</i>	4
Indochine	Coll. Denis, 1945	<i>N. delestenei</i>	1
Perak		<i>N. knorri</i>	1
Japon (Okinawa)	2014	<i>N. delestenei</i>	2
Nouvelle-Calédonie	Coll. Arnoul, 1927	<i>N. knorri</i>	2
	Coll. Caillot	<i>N. petitii</i>	8
	2013	<i>N. stumpffi</i>	1
Philippines	Coll. Marche, 1882	<i>N. knorri</i>	4
	Mindanao Coll. Cuming 1843	<i>N. petitii</i>	3
	Les Négritos Coll. Portes 1860	<i>N. pulligera</i>	4
Tahiti	Coll. Denis, 1945	<i>N. knorri</i>	5
Nouvelle Guinée	Lesson & Carnot	<i>N. pulligera</i>	2
	Denis 1945	<i>N. pulligera</i>	1
Australie	Péron & Lesueur 1803	<i>N. pulligera</i>	5
Total			60

2.2.2-Analyses morphométriques

Au total 75 spécimens séquencés et 60 non séquencés ont fait l'objet de l'analyse morphométrique. Sur ces 135 spécimens analysés, 37 appartiendraient à *N. stumpffi*, 37 à *N. knorri*, 6 à *N. delestenei*, 14 à *N. pulligera*, 20 à *N. petitii* et 21 à *N. canalis* (voir tableaux 2 et 3). Des spécimens issus de la collection historique du MNHN, ont été intégrés dans cette analyse. Ils proviennent aussi bien de l'océan Indien, que de l'océan Pacifique (tableau 3).

Outre les dimensions de la coquille, nous avons pris en compte d'autres critères tels que la couleur et la sculpture notamment, pour évaluer la variabilité morphologique. À cet effet, des mesures ont été prises, comme indiqué sur la figure 2, sur des spécimens des taxons du complexe '*N. pulligera*', dont nous disposons de suffisamment de matériel frais ou de collections historiques, 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 0,02mm. Deux dimensions, la hauteur (H) et la largeur (L), ont été mesurées. Le rapport H/L a été calculé. L'ensemble a été soumis à une Analyse factorielle en Composantes Principales ou ACP, à l'aide du logiciel *Statistica 10* (StatSoft, 2011). Une autre analyse statistique d'ajustement affine, par régression linéaire simple, a également été faite pour H et L, avec calcul du coefficient de détermination (R^2) pour voir si ces dimensions sont corrélées.

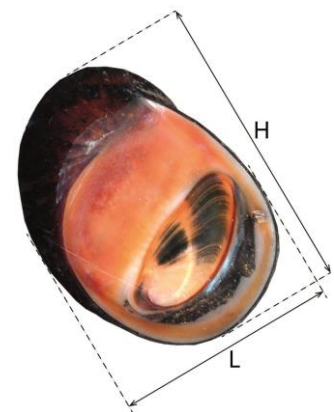


Figure 2 : protocole de mesure de la coquille. *N. stumpffi*.

2.2.3- Analyses génétiques

Notre étude a porté sur 135 spécimens analysés à l'aide du gène mitochondrial codant pour la première sous-unité de la cytochrome oxydase (COI). 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'-GGTCAACAAATCA TAAAGATATTGG-3') et HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3').

L'amplification a été réalisée dans un volume final d'environ 21 µl contenant, approximativement, 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 (DésoxyNucléotide TriPhosphate) à 6,6mM, 0,32 µl de chaque amorce, 0,12 µl de Taq polymérase de chez Qiagen, 1 à 1,5 µl d'ADN. La PCR a été réalisée à l'aide d'un thermocycleur *Bio-Rad C1000 Touch*TM, selon le programme ci-après. 3 min de dénaturation initiale à 95°C, suivie de 40 cycles de dénaturation à 95°C pour 30 s, hybridation 40-42°C pour 30 s, élongation à 72°C pour 45 s, suivis d'une élongation finale de 5 min 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). Nous avons enrichi notre échantillonnage par les séquences AB477472 à AB477514, disponibles dans DDBJ/EMBL/Genbank, qui ont servi dans une analyse phylogénétique de certaines espèces du genre *Neritina* (Kano, 2009), et avons utilisé *Septaria porcellana* et *Neritilia rubida* comme exogroupes (voir tableau 2). Le meilleur modèle de substitution nucléotidique, avec partition par position de codon, a été sélectionné par *JModelTest* 2.1.1 (Darriba *et al.*, 2012). Il s'agit du modèle HKY+G+I. Nos données moléculaires ont été analysés par la méthode d'inférence bayésienne (IB), avec le logiciel *MrBayes* 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012). L'IB a consisté en deux analyses indépendantes de quatre chaînes de Markov avec méthode de Monte Carlo, de 10 millions de générations, échantillonnées à raison de un arbre toutes les 200 générations. L'arbre consensus obtenu a été calculé après avoir éliminé dix pour cent des arbres générés en tant que « *burn in* », en étant assuré que la phase stationnaire a été atteinte.

L'outil « Automatic Barcode Gap Discovery » (ABGD)

ABGD, développée par Puillandre *et al.* (2012a), est une méthode qui se fonde exclusivement sur la distance génétique entre les séquences d'ADN (Puillandre *et al.*, 2012b), et permettant d'émettre, à partir de plusieurs séquences génétiques, des hypothèses primaires de délimitations d'espèces, grâce au « barcode gap ». Les détails de la méthode sont donnés par Puillandre *et al.* (2012a). Nous nous sommes servis de la version en ligne (<http://www.abi.snv.jussieu.fr/public/abgd/>) pour analyser nos données concernant le gène COI, en utilisant les paramètres par défaut de ABGD.

2.3- Résultats

2.3.1- Analyse morphométrique

La régression linéaire, concernant la hauteur et la largeur de la coquille, montre une forte corrélation entre ces deux dimensions, pour les six taxons du genre *Neritina* analysés (figure 3), avec un coefficient de détermination (R^2) égal à 0,98. Ce coefficient est également élevé pour chaque taxon pris séparément, en étant égal à 0,98 (*N. stumppfi*), 0,99 (*N. knorri*), 0,97 (*N. canalis*), 0,97 (*N. petiti*), 0,97 (*N. pulligera*) et 0,86 (*N. delestenei*).

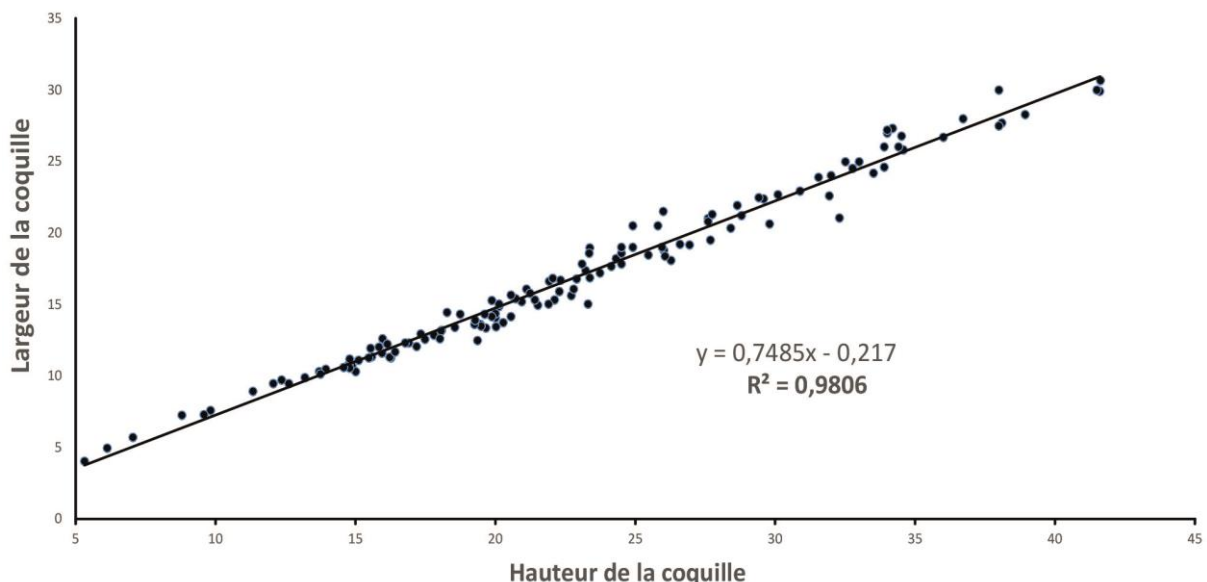


Figure 3 : Corrélation entre la largeur et la hauteur de la coquille, selon une régression linéaire appliquée à 37 individus de *Neritina stumppfi*, 37 de *N. knorri*, 6 de *N. delestenei*, 14 de *N. pulligera*, 20 de *N. petiti* et 21 de *N. canalis*.

L'analyse multifactorielle en composantes principales (ACP) est représentée graphiquement par la figure 4. Comme le montre le tableau 4, les deux premières composantes principales (CP) expliquent 99,97% (66,47% pour la CP1 et 33,49% pour la CP2) de la variance totale avec un cumul des valeurs propres de plus de 2,99 sur 3.

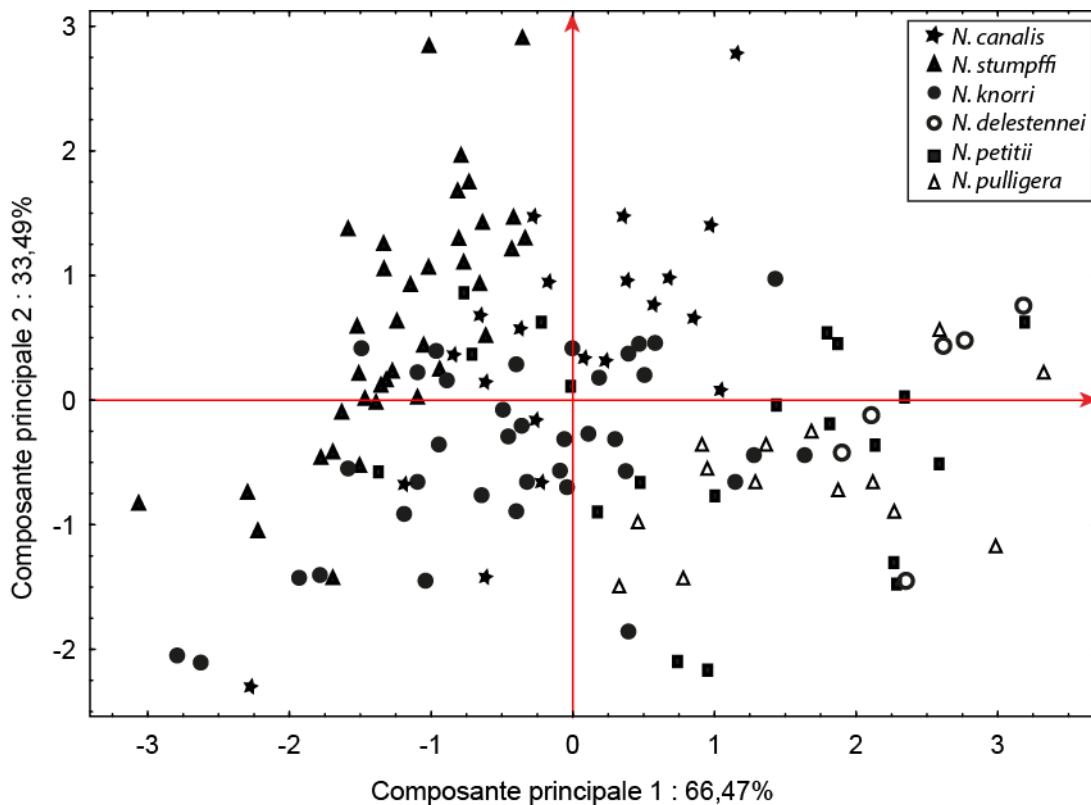


Figure 4 : Nuage de points des deux premières composantes de l'analyse en composantes principales (ACP) de 135 individus de *Neritina stumpffi*, *N. knorri*, *N. canalis*, *N. petiti*, *N. pulligera* et *N. delestenei*.

La CP1 est définie principalement par la hauteur et la largeur, dont les coordonnées factorielles sont respectivement de 0,99 et de 1. Sur cette composante les individus appartenant à *N. stumpffi* sont morphométriquement séparés de ceux appartenant à *N. knorri* et à *N. canalis*, avec un léger chevauchement. Les trois taxons *N. pulligera*, *N. petiti* et *N. delestenei*, situés le plus à droite de la CP1, ont proportionnellement la plus grande taille et sont de dimensions comparables, mais d'autres critères relatifs à la couleur et à la structure, notamment, permettent de les distinguer (Fig. 6). En effet, *N. petiti* se distingue principalement des deux autres par l'absence de canal entre la terminaison supérieure du labre et la paroi, mais aussi par son ouverture orange à jaunâtre, dilatée vers la marge columellaire. *N. delestenei* se distingue de *N. pulligera* par sa couleur marron uniforme, son ouverture délimitée par

une paroi calleuse postérieurement, plane et inclinée en avant, et un labre bordé intérieurement d'une zone blanche, sous laquelle la couleur est orange sombre ou vert-olivâtre. La coquille de *N. pulligera* est brune foncée, presque noire parfois ou olivâtre ; sa cloison pariétale est plate, noire grisâtre, pouvant varier vers le jaunâtre ; une large bande orange, parallèle au labre, donne sa couleur à l'ouverture. *N. stumpffi*, situé le plus à gauche, est la plus petite. *N. knorri* présente la plus grande variabilité de taille, mais se distingue nettement des autres par sa taille relativement plus modeste que les trois premières, son periostracum uniformément noir, sa cloison pariétale bleue violacée et légèrement convexe postérieurement, son labre rouge-safran en dedans. La CP2 est fortement associée au rapport H/L (0,99) et montre que, globalement, *N. stumpffi* et *N. canalis* ont une forme oblongue, relativement plus allongées que les autres. Par la forme et la couleur on pourrait les confondre, mais *N. stumpffi* possède un opercule qui lui est caractéristique par sa couleur noire (Boettger, 1890 ; Starmühlner, 1983), et *N. canalis* est pourvu d'un « canal » entre le bord pariétal et la terminaison supérieure du labre, que ne possède pas la première. Ce canal peut être moins apparent pour certains échantillons.

Nos analyses morphométriques permettent donc de distinguer les taxons étudiées.

Tableau 4 : Coordonnées factorielles, valeurs propres et pourcentages de la variance totale expliquée par les trois axes factoriels de l'analyse en composantes principales sur *N. stumpffi*, *N. knorri*, *N. delestenei*, *N. pulligera*, *N. petiti* et *N. canalis*.

Variables	Composante principale 1	Composante principale 2	Composante principale 3
Hauteur (H)	0,9936	0,1106	0,0221
Largeur (L)	0,9995	-0,0217	-0,0222
Rapport H/L	-0,0886	0,9961	-0,0029
Valeurs propres	1,9942	1,0048	0,0010
Valeurs propres cumulées	1,9942	2,9990	3,0000
Variance totale (%)	66,4721	33,4949	0,0330
Variance totale cumulée (%)	66,4721	99,9670	100,0000

2.3.2- Analyses moléculaires

Les analyses ont porté sur 135 séquences partielles de 609 pb du gène COI. La méthode ABGD a distingué 11 groupes (G1 à G11), et ce quelle que soit la valeur de la *prior* utilisée ; alors que l'inférence bayésienne (IB) a réalisé une partition de huit clades (A à H), représentés par la figure 5. Trois clades, A (*N. stumpffi*), B (*N. asperulata*), et F (*N. knorri*/*N. delestenei*) correspondent chacun à deux groupes définis par l'outil ABGD. Pour le clade A, ABGD distingue deux groupes de '*N. stumpffi*' (G7 et G8), génétiquement distants de 2,61%, sans que l'on observe de pattern géographique. Pour le clade B, ABGD distingue deux groupes de '*N. asperulata*' (G3 et G4), qui divergent de 9,04%, l'un constitué de spécimens du Pacifique ouest (Micronésie, Japon, Philippines), l'autre constitué de spécimens du Pacifique central (Vanuatu, Salomon). Pour le clade F, ABGD distingue deux groupes (G10 et G11), l'un constitué de *N. delestenei* (Guam, Japon), et l'autre de *N. knorri* (Comores, Maurice), avec un taux de divergence de 3,14%. Le tableau 5 présente les distances génétiques entre les différents groupes de l'analyse.

Tableau 5 : Distance génétique moyenne, sur le gène COI, entre les groupes délimités par l'outil ABGD. G1 : *N. petiti*, G2 : *N. pulligera*, G3 : *N. asperulata* 1, G4 : *N. asperulata* 2, G5 : *N. iris*, G6 : *N. sp. Suji*, G7 : *N. stumpffi* 1, G8 : *N. stumpffi* 2, G9 : *N. canalis*, G10 : *N. knorri*, G11 : *N. delestenei*. En gras les distances génétiques des 3 clades-doubles A, B et F ; en grisé, les distances entre *N. pulligera* et les autres taxons.

	G7	G8	G3	G4	G6	G1	G5	G11	G10	G2	G9
G7	0,78%										
G8	2,61%	0,35%									
G3	11,86%	11,87%	0,75%								
G4	13,33%	13,19%	9,04%	0,75%							
G6	12,07%	13,38%	12,04%	12,03%	0,33%						
G1	11,77%	12,82%	11,89%	11,90%	3,11%	0,44%					
G5	10,90%	11,24%	9,67%	9,67%	6,96%	6,77%	0,87%				
G11	10,54%	11,66%	10,92%	10,92%	7,94%	7,47%	5,09%	0,31%			
G10	11,03%	11,94%	10,34%	10,14%	7,33%	7,04%	4,95%	3,14%	1,11%		
G2	11,68%	11,41%	10,75%	10,82%	7,56%	7,82%	5,46%	5,68%	5,99%	0,53%	
G9	11,16%	11,21%	11,37%	10,64%	7,67%	8,02%	4,67%	5,08%	5,09%	4,10%	0,79%

Les cinq autres clades, C (*Neritina* sp. Suji), D (*N. petiti*), E (*N. iris*), G (*N. pulligera*), H (*N. canalis*), correspondent parfaitement aux groupes de la méthode ABGD. Tous les clades définis par IB sont soutenus par une probabilité postérieure (PP) au moins égale à 97% ; quatre sur huit l'étant à 100%. Ainsi, nos

échantillons seraient composés, *a priori*, d'au moins 10 taxons différents, appartenant au complexe *N. pulligera* (*N. pulligera*, *N. stumpffi*, *N. knorri*, *N. petitii*, *N. canalis*, *N. iris*, *N. delestenei*, *N. asperulata*, *N. powisiana*, *N. sp. Suji*).

2.4- Discussion

Les résultats de l'analyse morphométrique, confirmés par l'analyse moléculaire du gène COI, aussi bien par l'IB que par la méthode ABGD (Figure 5), nous permettent de lever le doute sur le statut taxinomique de certaines espèces et de clarifier la situation du complexe *N. pulligera*. Ainsi, *N. stumpffi* (clade A) et *N. knorri* (clade F) s'avèrent être des espèces valides, contrairement à ce que pensaient Stahrmülner (1983) et Gerlach *et al.* (2011).

Le clade A de *N. stumpffi* (Figure 6E et F) regroupe des individus provenant aussi bien du Pacifique que de l'océan Indien, mélangés entre eux. Des individus issus de mêmes localités se retrouvent dans les deux sous-clades correspondant à G7 et G8 (figure 5), qui se distinguent par 2,61% de divergence. Par ailleurs, l'ACP (figure 4) permet de discriminer morphométriquement *N. stumpffi* des autres espèces étudiées sans distinguer les sous clades G7 et G8, dont les individus du Pacifique et de l'océan Indien ne présentent aucune différence morphologique. Ils sont tous situés du côté négatif de la CP1, associée à H et L (voir tableau 4), et essentiellement du côté positif de la CP2, soutenue par le rapport H/L. Nous notons également que *Neritina* sp. Kuro, correspondant à *Neritina* sp. 1 dans l'article de Kano (2009), se retrouve dans le clade A et est donc génétiquement identique à *N. stumpffi*. Le clade A représenterait donc l'espèce *N. stumpffi*, avec deux lignées différentes matérialisées par les clades G7 et G8. Cette espèce est caractérisée par un opercule noir, une forme oblongue et une cloison columellaire granuleuse, rouge à blanchâtre.

Le clade F *Neritina knorri*/*N. delestenei* s'avère être le plus difficile à interpréter dans cette analyse. Cette difficulté relève à la fois de la génétique et de la morphologie. En effet, les deux groupes-frères, G10 et G11, composant ce clade, ne divergent génétiquement que de 3,14% et, bien que dans nos échantillons tous les spécimens de *N. knorri* (Figure 6A et B) sont dans l'océan Indien, un spécimen provenant de l'île Maurice et appartenant manifestement au taxon *N. knorri*, a été identifié comme appartenant à *N. delestenei* (Figure 6C et D) par Kano (2009). Ce taux est certes inférieur à celui qui sépare *N. canalis* et *N. pulligera* (4,10%), mais il est équivalent à

celui qui distingue le clade D du clade C, c'est-à-dire *N. petitii* de *Neritina* sp. Suji (*N. sp.* 3 de l'article de Kano), soit 3,11%. Par ailleurs, l'ACP nous montre une variabilité importante de la taille de la coquille de *N. knorri* ; variabilité conforme à la plasticité phénotypique des coquilles, bien connue chez les mollusques (Puillandre, 2010), mais *N. delestenei* est relativement plus grande et plus allongé (figure 4). Notons, cependant, qu'il y a relativement plus de juvéniles dans l'échantillonnage de *N. knorri* que dans les autres espèces.

Des études sur d'autres gènes sont nécessaires pour analyser la variabilité réelle de ces taxons et la synonymie de *N. delestenei* sur *N. knorri*. Cependant, nous estimons que cette synonymie et la présence de *N. knorri* dans l'océan Pacifique sont probables, pour deux raisons au moins. La première est que Récluz, qui a décrit cette espèce en 1841, avec comme localité type Madagascar, l'a signalée à Mindanao aux Philippines en 1850, avant de décrire *N. delestenei* en 1853, sans précision de localité. La deuxième raison tient au fait que les échantillons de la collection historique du MNHN que nous avons consultés, provenant de Tahiti, Nouvelle-Calédonie et Pérag (Malaisie), sont morphologiquement plus proches de *N. knorri* que de *N. pulligera*, espèce qui ne semble d'ailleurs pas exister en Polynésie française (Pointier & Marquet, 1990). Reste à pouvoir trouver, dans cette zone, des échantillons génétiquement exploitables, pour une analyse moléculaire de confirmation. *N. knorri* se distingue de *N. pulligera* par son périostacum uniformément noir, sa cloison pariétale bleue violacée et légèrement convexe postérieurement, son labre rouge-safran en dedans et jamais terminé en auricule spirale, comme l'est souvent *N. pulligera*.

Concernant les clades C et D, génétiquement divergents de 3,11%, nous notons qu'ils sont relativement très proches, mais nous ne pouvons faire aucun commentaire sur leurs caractères morphologiques toutes les séquences du clade C étant trouvées dans GenBank.

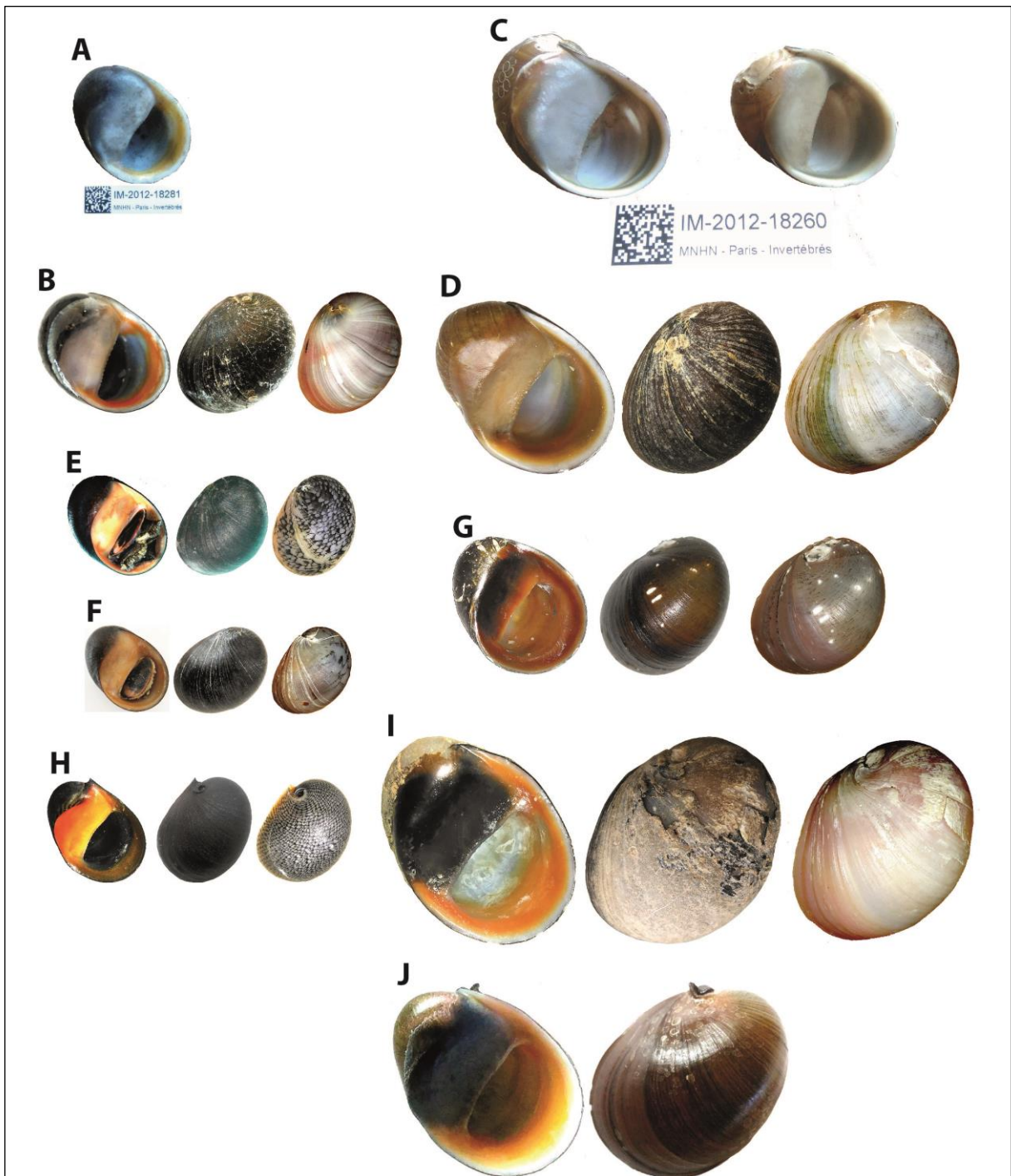


Figure 6 : Quelques Nérinites d'eau douce faisant l'objet de cette étude. La deuxième vue dorsale, à droite, représente la coquille dépourvue de son périostacum suite à un traitement à l'eau de javel ; cette vue montre les motifs et couleur réels de la coquille, produits au niveau de la couche calcitique externe. **A** : Paralectotype de *Neritina knorri*, MNHN-IM-2012-18281 (Madagascar, 25,3 mm). **B** : *N. knorri* (Comores, 24,31 mm). **C** : Paratypes de *N. delestenei*, MNHN-IM-2012-18260 (35 mm et 31 mm). **D** : *N. delestenei* (Japon, 34,57 mm). **E** : *N. stumpffi* (Comores, 20 mm). **F** : *N. stumpffi* (Nouvelle-Calédonie, 17,18 mm). **G** : *N. petitii* (Japon, 27,75 mm). **H** : *N. canalis* (Polynésie française, 21,10 mm). **I** : *N. pulligera* (coquille couverte par une incrustation probablement calcique. Japon, 41,61 mm). **J** : *N. pulligera* (Vanuatu, 39 mm).

N. pulligera sensu stricto (clade G ; voir figure 6I et J) et *N. canalis* (clade H ; voir figure 6H), se distinguent clairement, tant par nos analyses morphologiques (Fig. 4) que par nos analyses génétiques (PP respectivement de 100% et 97%) et sont des espèces valides. On ne peut pas les confondre morphologiquement, de par leur taille et leurs couleurs. *N. canalis* est marron foncé à noir, de taille plus modeste avec une cloison pariétale rouge. Celle de *N. pulligera* est noire grisâtre, pouvant varier vers le jaunâtre, et le péristome est coloré par une large bande orange, parallèle au labre. La synonymie supposée entre *N. pulligera* et *N. petiti* (G1 ; voir figure 6G), *N. iris* (G5) et *N. knorri* (G10), (Tryon, 1888 ; Fischer-Piette & Vukadinovic 1974) dont les clades sont soutenus dans notre analyse par une PP d'au moins 99% et des distances génétiques importantes (tableau 5), n'est pas validée. Ces espèces sont bien discriminées, ce qui est en accord avec Kano (2009) et nos analyses morphologiques (fig. 4) pour *N. knorri* et *N. petiti*.

Au sein du clade H (*N. canalis*), les individus de Futuna, Vanuatu et Samoa sont séparés de ceux de Moorea et Tahiti. Il s'agit de populations, génétiquement structurées, qui ont été déjà documentées par Crandall *et al.* (2010).

Enfin, le clade B *Neritina asperulata* est composé de deux sous-clades frères B1 et B2, correspondant aux groupes G3 et G4 de la méthode ABGD et séparés par plus de 9% de divergence génétiques. Les individus correspondant aux séquences analysées par Kano (2009) ne nous sont pas connus, mais selon Kano (2009) ils sont morphologiquement identiques. On note cependant que leur distribution géographique les distingue, B1 émanant de l'Asie du Sud-est et de la Micronésie, B2 de la Mélanésie. Cette répartition géographique associée à un taux de divergence aussi important (9,04%), révèle l'existence, dans ce clade, d'une espèce cryptique, qui pourrait être celle de B2, la localité type de *N. asperulata* étant l'île Luzon aux Philippines, localité présente en B1.

2.5- Conclusion

Nous sommes conscients de la faiblesse de notre échantillonnage pour certaines espèces, mais celui-ci nous semble néanmoins suffisant vu les résultats très contrastés obtenus : cette étude a permis de lever le doute sur le statut taxinomique de l'essentiel des espèces du complexe *Neritina pulligera*. En effet, nous pouvons maintenant affirmer que les taxons nominaux *N. stumpffi* et *N. knorri* représentent des

espèces valides différentes, qui se distinguent bien de *N. pulligera*, et que la première, connue jusqu'ici dans l'océan Indien occidentale seulement, est aussi présente dans l'océan Pacifique, notamment en Nouvelle-Calédonie, à Guam, à Futuna et au Japon. Cette différence était déjà perçue par le premier auteur (obs. pers.) et exprimée par Backeljau *et al.* (1986) et Valade *et al.* (2007). De ce fait, la présence de *N. pulligera* dans l'océan Indien occidental et en Afrique de l'est (Brown, 1994), ne semble pas avérée. Nous pouvons également confirmer, avec Kano (2009), que *N. petiti*, *N. canalis*, *N. iris*, *N. asperulata*, *N. powisiana*, sont des espèces valides différentes de *N. pulligera*. En revanche, *N. knorri* et *N. delestenei*, différenciables morphologiquement et génétiquement proches, devront faire l'objet d'études complémentaires. Quant au taxon nominal *N. asperulata*, il est indiscutablement différent de *N. pulligera*, mais semble désigner deux espèces, dont une cryptique, pour lesquelles il faudra étudier les caractères morphologiques permettant de les distinguer.

La phylogénie complète du genre *Neritina* reste donc à faire, ce qui engendrera probablement de nouvelles révisions taxinomiques. Pour ce faire, l'analyse d'un gène nucléaire, en complément du COI, s'avère nécessaire. Ce gène pourrait être celui de l'ATPS- α qui, en matière de discrimination des espèces dans la famille des Neritidae, serait plus efficace que le COI (Chee, 2015).

Remerciements

Pour les missions réalisées aux Comores, nous tenons à remercier Yahaya Ibrahim (CNDRS) et Conservation International (CI). Nous remercions en particulier à Mohéli, Kamardine Boinali, conservateur du Parc marin et Makuwe Hirashi (Nyumashuwa) ; à Anjouan, Soiffaouiddine Sidi, administrateur du Centre universitaire de Patsy, Abdallah Ahmed Soilihi (Alban) et l'ONG "Action Comores". Le premier auteur remercie particulièrement M^{lle} Ambre Malet, technicienne du Parc marin, qui a notablement facilité son travail de terrain à Mohéli en 2013, et Laurent Charles qui lui a fourni des échantillons de Mayotte. Pour les Seychelles, nous tenons à remercier E. Henriette, B. Santerre et leur équipe. Pour Futuna, nous tenons à remercier D. Labrousse ; en Nouvelle-Calédonie, J.-J. Cassan, J. Manaute, C. Méresse et L. Taillebois ; pour le Japon, Ken Maeda et Midori ; pour Fidji, G. Marquet ; pour l'île de la Réunion, P. Valade et Maurice, O. Griffiths.

Nous remercions également l'UMR 7208 BOREA et l'USR 3278 CRIOBE qui ont financé la mission de terrain à Moorea en 2014.

Références bibliographiques

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.

- Backeljau T., Janssens L. & Jocqué R.** 1986 (1985). — Report on the freshwater molluscs of the Comoro Islands collected by the zoological mission 1983 of the "Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Tervuren". *Revue Zool. Afr.*, 99: 321-330.
- Baker H.B.** 1923. — Notes on the radulae of the Neritidae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 75: 117–178.
- Bandel K.** 2001. — The history of *Theodoxus* and *Neritina* connected with description and systematic evaluation of related Neritimorpha (Gastropoda). *Mitteilungen des Geologische-Palaentologische Institute Universität Hamburg* 85: 65–164.
- Boettger** 1890. — Zur Kenntnis der Land- und Süßwassermollusken von Nossi-Bé. II. *Nachrichtenblatt der Malakozoologischen Gesellschaft*, 22: 81-137.
- Brown D. S.** — 1994. *Freshwater snails of Africa and their medical importance*. Taylor and Francis. London, UK.
- 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.
- Chee S.Y.** 2015. — Limitations of cytochrome oxidase I for the barcoding of Neritidae (Mollusca: Gastropoda) as revealed by Bayesian analysis. *Genetics and Molecular Research*, 14 (4): 5677–5684. <http://dx.doi.org/10.4238/2015.May.25.20>.
- 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.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D.** 2012. — jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9: 772.
- Eichhorst T. E.** 2016. — *Neritidae of the World, Vol. 1*. Harxheim, ConchBooks, 694 pp.
- Fischer-Piette E. & Vukadinovic D.** 1974. — Les mollusques terrestres des Îles Comores. *Mém.Mus.Natn.Hist.Nat.* 84: 1-75.
- 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. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* 3: 294–299.
- Frey M. A.** 2010 — A revised classification of the gastropod genus *Nerita*. *Veliger* 51: 1–7
- 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.
- Gerlach J., Köhler F. & Madhyastha A.** 2011. — *Neritina pulligera*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 03 October 2012.
- 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.
- Haynes A.** 1988. — Notes on the Stream Neritids (Gastropoda; Prosobranchia) of Oceania. *Micronesia* 21: 93-102.
- Haynes A.** 1990. — The numbers of freshwater gastropods on Pacific islands and the theory of island biogeography. *Malacologia* 31(2): 237-248.
- Haynes A.** 2001. — *Freshwater snails of the tropical Pacific islands*. Institute of Applied Sciences, Suva.
- Haynes A.** 2005. — An evaluation of members of the genera *Clithon* Montfort, 1810 and *Neritina* Lamarck 1816 (Gastropoda: Neritidae).- *Molluscan Research* 25(2): 75-84
- Linnaeus C.** 1767. — Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Laurentii Salvii, Holmiae. 12th ed. v. 1 (pt 2): 533-1327, available online at <http://www.biodiversitylibrary.org/item/83650#5>
- Pointier J. P. & Marquet G.** 1990. — Taxonomy and distribution of freshwater mollusks of French Polynesia. *Venus*, 49(3): 215-231.
- Puillandre N., Sysoev A., Olivera B.M., Couloux A., Bouchet P.** 2010 .— Loss of planktotrophy and speciation: geographical fragmentation in the deep-water gastropod genus *Bathytoma* (Gastropoda, Conoidea) in the western Pacific. *Systematics and Biodiversity*, 8: 371–394. DOI: 10.1080/14772001003748709
- Puillandre N., Lambert A., Brouillet S. & Achaz G.** 2012a. — ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*, 21: 1864–1877. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x.

- Puillandre N., Modica M.V., Zhang Y. et al.** 2012b. — Large-scale species delimitation method for hyperdiverse groups. *Molecular Ecology*, 21: 2671–2691. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05559.x
- Quintero-Galvis J. & Castro L.R.** 2013. — Molecular Phylogeny of the Neritidae (Gastropoda: Neritimorpha) based on the mitochondrial genes Cytochrome Oxidase I (COI) and 16S rRNA. *Acta biológica Colombiana*, 18(2): 307–318,
- Récluz C.** 1841. — Description de quelques nouvelles espèces de Nérîtes vivantes, par M. C. Récluz (2^e partie). *Revue Zoologique par La Société Cuvierienne*.
- Récluz C.** 1850. — Notice sur le genre *Nerita* et sur le S.-G. *Neritina*, avec le Catalogue synonymique des Nérîtines. *Journal de Conchyliologie*, 1: 131–169.
- Récluz C.** 1853. — Description de coquilles appartenant au genre *Neritina*, par M. C. Récluz. *Journal de Conchyliologie*: 257–261, sér. 4
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P.** 2012. — MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61: 1–4.
- Seddon M. & Rowson B.** 2015. — MolluscaFW: World Checklist of Freshwater Mollusca (version 2011). In: Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 20th November 2015 (Roskov Y., Abucay L., Orrell T., Nicolson D., Kunze T., Flann C., Bailly N., Kirk P., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., De Wever A., eds). Digital resource at www.catalogueoflife.org/col. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-8858.
- Starmühlner F.** 1983. — (Seychelles, Comores, Mascarene-Archipelagos). *Annln Naturhist. Mus. Wien*, 84B:127–249.
- Starmühlner F.** 1984. — Results of the Austrian-Indian Hydrobiological Mission 1976 to the Andaman-Islands: Part IV: The Freshwater Gastropods of the Andaman-Islands. *Annln Naturhist. Mus. Wien*, 86B:145–204.
- StatSoft**, 2011. — STATISTICA (data analysis software), version 10. www.statsoft.fr.
- 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.
- Tryon G. W.** (continued by H. A. Pilsbry), 1888 — Manual of Conchology, 10 (Neritidae, Adeorbidae, Cyclostrematidae, Liotidae). Philadelphia. 323 pp.
- 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 pp.

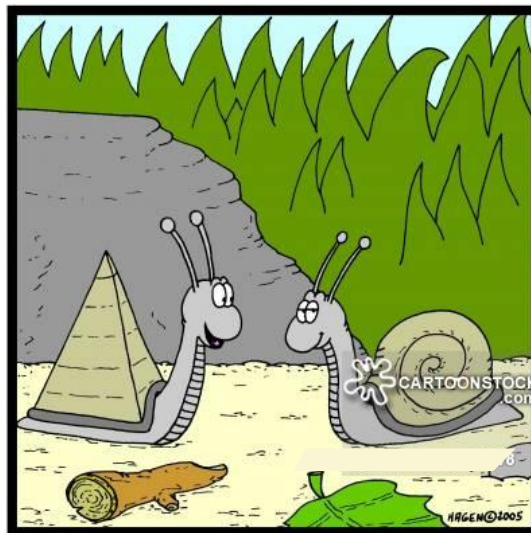
2.6- Note complémentaire

Dans le cadre de cette étude, nous avons également fait une analyse par inférence bayésienne du 28S. Mais l'arbre obtenu (Figure 7) étant non résolu, nous n'en avons pas tenu compte dans l'article. Il apporte cependant quelques informations intéressantes.

Neritina stumpffi (Figure 7C), avec ses échantillons du Pacifique et de l'océan Indien, se détache clairement du reste, ce qui est en adéquation avec les résultats obtenus à partir du COI. Pour *N. canalís* (Figure 7B), une population polynésienne semble se distinguer de celle de Futuna. Cela est également conforme à nos résultats sur le COI et à l'étude réalisée par Crandall *et al.* (2010).

Chapitre 4

CHAPITRE 4- PHYLOGÉOGRAPHIE DE DEUX ESPÈCES DE NÉRITINES INDO-PACIFIQUES



Yes, I'm from Egypt... How did you guess?

Every species of animal has a certain area of distribution to which, as a rule, it is permanently confined, although, no doubt, the limits of its range fluctuate somewhat from year to year, and in some exceptional cases may be considerably altered in a few years or centuries. Each species is moreover usually limited to one continuous area, over the whole of which it is more or less frequently to be met with, but there are many apparent and some real exceptions to this rule. Some animals are so adapted to certain kinds of country—as to forests or marshes, mountains or deserts—that they cannot, permanently, live elsewhere. These may be found scattered over a wide area in suitable spots only, but can hardly on that account be said to have several distinct areas of distribution. (...) There are of course numerous instances in which species occur in two or more islands, or in an island and continent, and are thus rendered discontinuous by the sea.

Alfred Russel Wallace
Island life, 1880

1.- Introduction

Parmi les espèces supposées appartenir au complexe "*Neritina pulligera*", deux sont concernées par notre étude : *N. stumpffi* et *N. canalis*. Nous avons montré, dans le chapitre précédent, qu'il s'agit d'espèces valides, différentes de *N. pulligera* (ss). *N. stumpffi* a une distribution Indo-Pacifique alors que *N. canalis* se limite à l'océan Pacifique.

L'étude de la répartition phylogéographique de *N. stumpffi* et de *N. canalis* nous permettra de mieux comprendre les mécanismes qui gouvernent la dispersion larvaire et les échanges génétiques entre populations, mais aussi de mettre en évidence l'existence éventuelle de barrières au flux de gènes. La distribution géographique des populations dépend, bien évidemment des capacités de dispersion des larves, mais pas seulement. En effet, une étude récente (Alda *et al.*, 2016) suggère que la colonisation des écosystèmes dulçaquicoles insulaires et l'expansion démographique de la faune seraient essentiellement influencées par des contraintes écologiques et stochastiques locales susceptibles de changer au cours de l'ontogenèse de l'île.

2.- Importance de la biorégion Sud-ouest du Pacifique

La phylogéographie de nombreux groupes biologiques, au niveau mondial, a été fortement influencée par les glaciations du pliocène et du pléistocène (Crandall *et al.*, 2008). Dans les régions tropicales, l'Archipel Indo-Australien (AIA) dans le Pacifique du Sud-ouest, avec ses grands plateaux continentaux peu profonds, a été particulièrement impacté par les fluctuations du niveau de la mer, qui ont parfois provoqué la fermeture de plusieurs détroits, dont ceux de la Sonde, de Torres et de Malacca, notamment (voir Figure 2 du chapitre Introduction et Figure 1 de ce chapitre). Ces fluctuations ont conduit à des pertes d'habitats et des extinctions cycliques locales de populations, puis des recolonisations et, la configuration des archipels et l'immensité de la région aidant, les spéciations ont été favorisées (Frey & Vermeij, 2008 ; Crandall *et al.*, 2008 ; Carpenter *et al.*, 2011 ; de Bruyn *et al.* 2012 ; Taillebois, 2013).

L'AIA a bénéficié de la fermeture de l'océan Téthys en s'enrichissant en biodiversité (Bunje et Lindberg, 2007 ; Leprieur *et al.*, 2016). Cela lui a permis, par la suite, de jouer un rôle central dans l'expansion ayant conduit à la biodiversité actuelle dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique (Cowman & Bellwood 2013).

3.- Phylogéographie de deux espèces du genre *Neritina*

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

(en préparation pour soumission)

3.1- Introduction

La phylogéographie permet 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. Elles peuvent être de plusieurs natures à la fois, comme c'est le cas, par exemple, pour *Nerita atramentosa*, une des rares espèces de Neritidae, autres que celles du genre *Theodoxus*, 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, en revanche, de nature écologique car liée à la température (Waters *et al.*, 2005). L'aptitude à pouvoir disperser loin réduit le rôle de ces barrières, et donc la structuration génétique des populations ; et cela peut se faire passivement ou activement, par des moyens divers et variés, impliquant l'homme ou non. Le vent, la mer et les animaux sont des agents essentiels de cette dispersion. Certains moyens sont plus originaux que d'autres. C'est le cas, par exemple, signalé par Wada *et al.* (2012), où la prédation s'est avérée être un moyen de dispersion pour des gastéropodes capables de survivre dans le système digestif des oiseaux prédateurs, jusqu'à leur évacuation avec les fèces. Être mangé par un prédateur mobile pourrait éventuellement être avantageux pour les animaux à faible mobilité, à condition qu'ils puissent développer une résistance à la digestion.

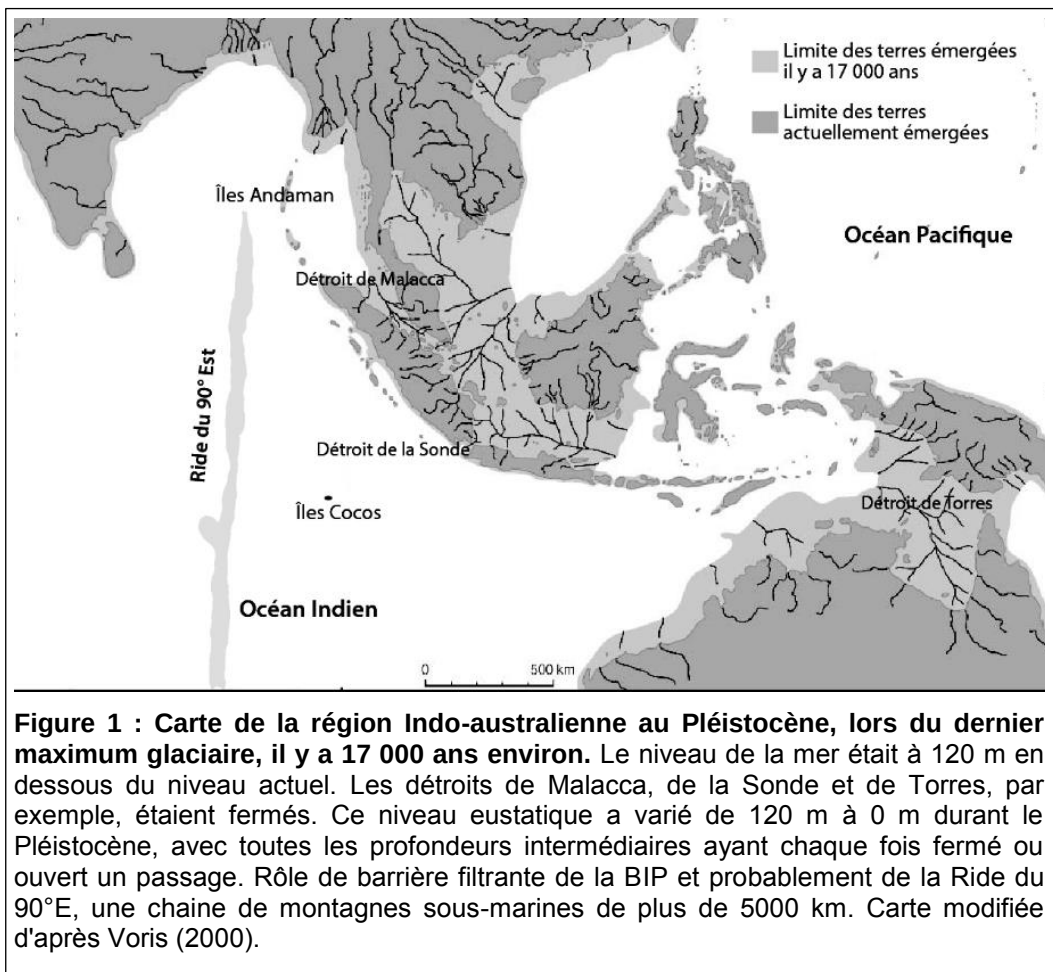
De toute évidence, l'isolement géographique des îles océaniques joue en faveur de la structuration génétique des populations de certains groupes biologiques. Charles Darwin en a été fasciné en 1835, quand il a constaté les variations induites par

l'isolement géographique, chez les oiseaux des Galápagos. Au niveau de la faune terrestre, le cas d'un groupe à mobilité réduite comme les mollusques est encore plus démonstratif. Dans l'océan Indien comme dans l'océan Pacifique, plusieurs îles et archipels hébergent beaucoup d'espèces, voire de genres endémiques. Aux Comores, par exemple, le genre *Pseudelma* composé de sept espèces de Streptaxidae y est endémique (Abdou *et al.*, 2008), de même que 11 espèces de Charopidae (Muratov *et al.*, 2005). Dans le Pacifique, Abdou & Bouchet (2000) rapportent que la plus riche radiation d'Endodontidae de toute la Polynésie était constituée de quatre genres, dont trois endémiques et de 30 espèces endémiques, toutes éteintes, dans l'archipel des Gambier. D'autres espèces endémiques d'Assimineidae et d'Euconulidae sont malheureusement signalées éteintes dans cet archipel (Bouchet & Abdou, 2001, 2003). Gargominy (2008) a décrit un nouveau genre de Vertiginidae, endémique de Tahiti, comprenant quatre espèces.

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 être favorisé dans les écosystèmes dulçaquicoles pour minimiser les pertes en aval (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). En raison de l'isolement, et dans le cas des îles volcaniques, 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, très instables, les espèces diadromes amphidromes, particulièrement, dont la phase larvaire se déroule en mer durant quelques mois, n'ont d'autre choix que de produire des larves planctotrophes, capables de retarder leur métamorphose en mer (Crandall *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2010, 2012 ; Abdou *et al.*, 2015) jusqu'à trouver les habitats plus ou moins lointains dans des rivières propices à leur hébergement. En effet, le cycle vital 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 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).

Plusieurs études génétiques à grandes échelles géographiques 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. Un cas de dispersion marine, autre que par voie larvaire pélagique, a été signalé par Kano *et al.* (2013). Ces auteurs ont en effet observé, en Papouasie Nouvelle-Guinée, trois espèces estuariennes de Nérîtes, qui ont survécu en mer sur du bois flotté et ont été transportées sur de longues distances. Ils en ont conclu que du bois flotté pourrait être un vecteur de dispersion océanique pour des espèces intertidales et de mangrove ayant développé une tolérance à la salinité.

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 (BIP) connue (Gaither *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2012 ; Castelin *et al.*, 2013) est l'archipel indo-australien (AIA), qui a fortement impacté la distribution des populations marines lors des glaciations du Pléistocène. En raison des fluctuations du niveau de la mer 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 (Figure 1). Une autre barrière physique a probablement joué dans l'océan Indien, la Ride du 90° Est. Cette chaîne de montagnes sous-marines, qui s'étire sur plus de 5000 km entre les îles Andaman au Nord et la dorsale sud-est indienne au Sud, pourrait avoir limité le passage du poisson récifal *Lutjanus kasmira*, par exemple (Gaither *et al.*, 2010), ainsi que de nombreuses espèces de poissons diadromes (Keith, comm. pers.). *L. kasmira* montre, en effet, une faible mais significative structure génétique entre le Pacifique et l'océan Indien, mais reste cependant panmictique à travers les 12000 km allant de Kiribati dans le Pacifique aux Îles Cocos, situées entre l'Indonésie et la Ride 90° E, dans l'océan Indien (Gaither *et al.*, 2010).



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.

Neritina stumpffi (Figure 2C-F) était une espèce de gastéropode Neritidae amphidrome connue seulement de l'océan Indien occidental (Madagascar, Comores, Seychelles) jusqu'à ce que Abdou *et al.* (soumis, voir chapitre 3) découvrent sa présence dans le Pacifique (Japon, Guam, Nouvelle-Calédonie, Futuna). *N. canalis* (Figure 2A, B) 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 externes de leurs coquilles. Celles-ci sont calciques et recouvertes d'une couche organique de conchyoline, le périostracum, relativement plus épaisse chez les espèces dulçaquicoles par rapport aux espèces marines

(Eichhorst, 2016). C'est le périostracum qui confère sa couleur apparente à la coquille, sa couleur et ses motifs réels étant produits par sa couche calcitique externe, qu'on peut révéler par un traitement à l'eau de javel (Eichhorst, 2016). Les deux espèces ont une coquille oblongue, de couleur marron à noir (Fig. 2). *N. stumpffi* se distingue de *N. canalis* par un opercule noir, une cloison pariétale granuleuse, rouge à blanchâtre. La seconde possède, quant à elle, une cloison pariétale jaune orange à rouge postérieurement et un « canal » entre le bord pariétal et la terminaison supérieure du labre.

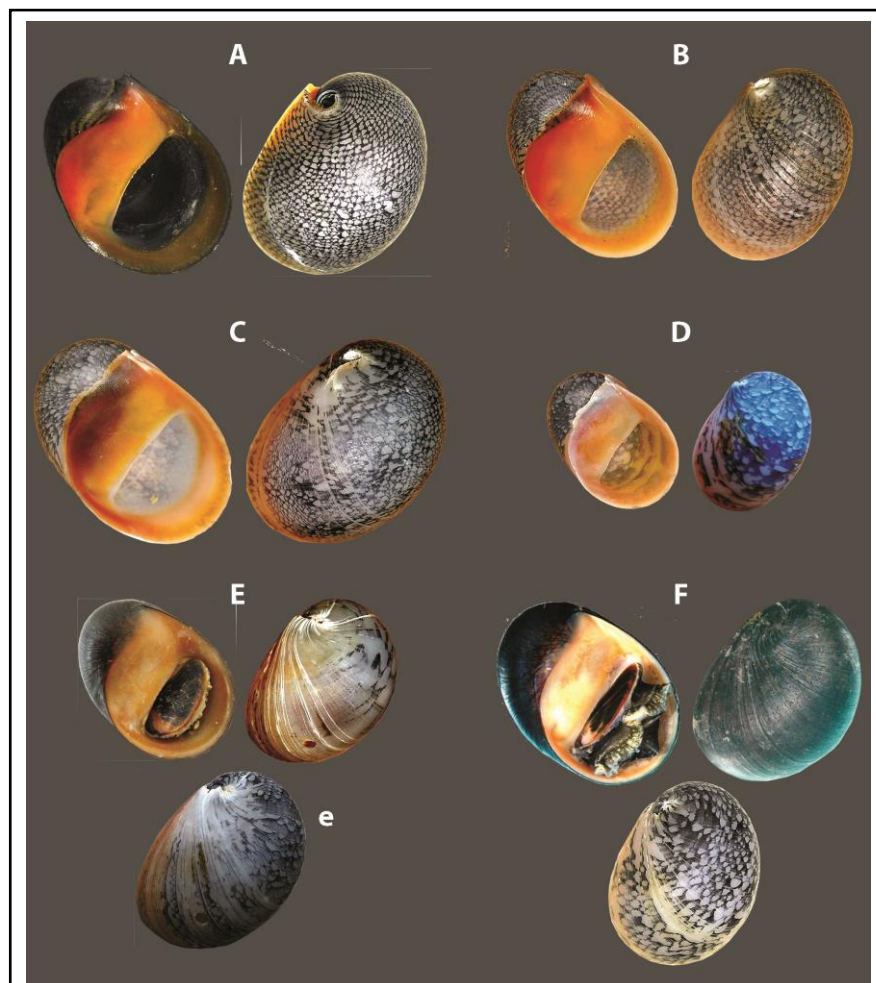


Figure 2 : *Neritina canalis* (A et B) et *N. stumpffi* (C à F). Les échantillons sont présentés avec le périostracum (vue de ventrale de A, E et vues ventrale et dorsale de F, haut) ou sans le périostracum (toutes les autres vues) après un traitement à l'eau de javel, montrant ainsi les motifs réels de la coquille, produits au niveau de la couche calcitique externe. **A :** *N. canalis* (Mo'orea, 21,10 mm). **B :** *N. canalis* (Futuna, 19,86 mm). **C :** *N. stumpffi* (Futuna, 22,11 mm). **D :** *N. stumpffi* (Seychelles, 14,78 mm). **E :** *N. stumpffi* (Nouvelle-Calédonie, 17,18 mm). **e :** *N. stumpffi* (même station que E, 19,66 mm). **F :** *N. stumpffi* (Comores, 20 mm).

Conformément à l'étude de Kano (2006), la forme en "D" des opercules larvaires de *N. stumpffi* et de *N. canalis* nous indique que ces espèces produisent des larves pélagiques planctotrophiques. Bien que donc assez largement réparties, ces deux espèces ont été peu étudiées.

L'objectif de notre travail est d'étudier la structuration génétique des populations de ces deux espèces. Cette analyse dans leurs aires de distribution respectives nous indiquera s'il existe ou non une rétention larvaire à un niveau local ou régional, ou s'il y a un flux de gènes sporadique ou continu à différentes échelles spatiales, entre les différentes localités. Ce travail sera particulièrement utile en vue de la gestion et la conservation des espèces.

3.2- Matériel et méthodes

3.2.1- Échantillonnage et séquençage

La partie du gène mitochondrial codant pour la première sous-unité de la cytochrome oxydase (COI) a été séquencée pour 58 spécimens, 34 de *N. stumpffi* et 24 de *N. canalis* (Tableau 1). Pour *N. stumpffi* (Figure 2 C à F), 28 échantillons sont issus de l'océan Indien (25 des Comores et 3 des Seychelles) et 6 de l'océan Pacifique (2 de Nouvelle-Calédonie, 2 du Japon, 1 de Futuna et 1 de Guam). Pour *N. canalis* (Figure 2 A et B), 16 échantillons sont de Moorea, 1 de Tahiti, 5 de Futuna, 1 du Vanuatu et 1 de Samoa. De plus, cinq séquences ont été récupérées dans GenBank, trois de *N. stumpffi* et deux de *N. canalis* (Kano, 2009). L'échantillonnage et le séquençage ont été réalisés suivant le protocole décrit par Abdou *et al.* (soumis, voir chapitre 3).

3.2.2- Analyse des données

Pour chacune des deux espèces nous avons défini deux groupes de localités : océan Indien (Comores, Seychelles) et océan Pacifique (Japon, Guam, Nouvelle-Calédonie, Futuna) pour *N. stumpffi* ; Pacifique ouest (PO) (Guam, Vanuatu, Samoa, Futuna) et Pacifique central (PC) (Polynésie française) pour *N. canalis*. Les indices de diversité (tableaux 2 et 3) 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 nombre moyen de différences

nucléotidiques par site entre paires de séquences, 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.

Tableau 1 : Liste et localisation des échantillons ayant fait l'objet de l'analyse moléculaire. Le numéro d'identification est indiqué pour les séquences prises dans GenBank.

Espèces	Nb. individus	Localité	Année	ID GenBank
<i>Neritina stumpffi</i>	3	Ndzuwani, Comores	2005	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	2	Mwali, Comores	2005	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	2	Mwali, Comores	2008	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	14	Mwali, Comores	2013	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	1	Maore, Comores	2006	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	3	Maore, Comores	2014	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	3	Seychelles	2012	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	2	Nouvelle-Calédonie	2013	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	1	Futuna	2014	En cours
<i>Neritina stumpffi</i>	2	Okinawa, Japon		AB477505
				AB477506
<i>Neritina stumpffi</i>	1	Guam, Micronésie		AB477507
<i>Neritina canalis</i>	1	Vanuatu	2006	AB477484
<i>Neritina canalis</i>	1	Samoa		AB477485
<i>Neritina canalis</i>	5	Futuna	2014	En cours
<i>Neritina canalis</i>	1	Tahiti, Polynésie	2014	En cours
<i>Neritina canalis</i>	16	Moorea, Polynésie	2014	En cours
Total	58			

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

3.3- Résultats

Sur les 34 séquences de 609 pb du COI obtenues pour *N. stumpffi*, il y a eu 25 haplotypes et 56 (9 %) loci polymorphes (nsp). La diversité haplotypique (h) est très élevée avec la valeur maximale (1,000) dans l'océan Pacifique ; la diversité nucléotidique est également élevée en étant supérieure à 5 dans les deux régions (voir tableau 2). Le nombre d'échantillons étant très faible pour la plupart des localités, le F_{ST} n'a été calculé qu'entre les groupes de localités.

Tableau 2 : Indices de diversité de *Neritina stumpffi* : diversité haplotypique (h), diversité nucléotidique (π). ns est le nombre de séquences, nh le nombre d'haplotypes et nsp le nombre de sites polymorphes.

	ns	nh	nsp	h	π
Océan Indien	28	19	41	0,937	9,315
Océan Pacifique	6	6	15	1,000	5,200

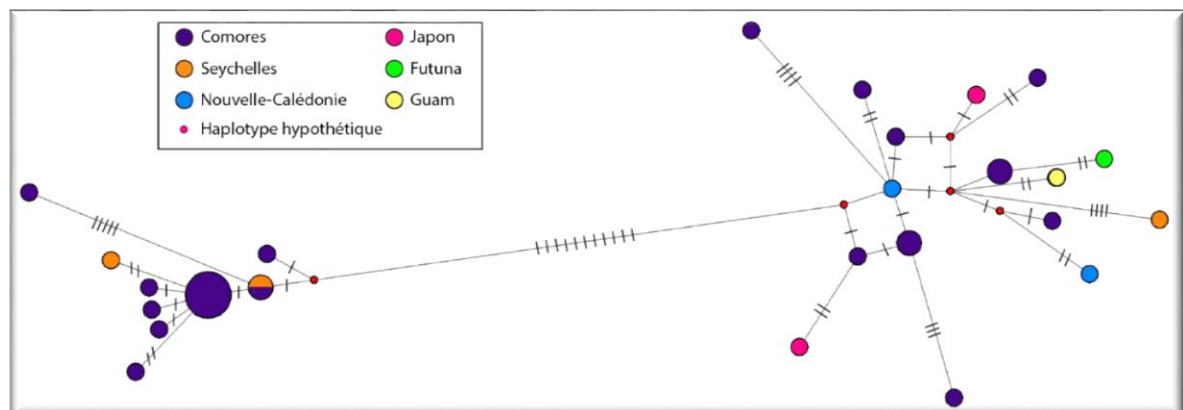


Figure 3 : Réseau d'haplotypes de *Neritina stumpffi* selon la méthode du median-joining. Les cercles sont proportionnels à la fréquence des occurrences, le nombre de mutations est indiqué sur les branches par des tirets

Le réseau d'haplotypes (Figure 3) montre deux entités génétiques très fortement structurées ($F_{ST} = 0,28827$; $p = 0,01369$), mais non superposables à la répartition géographique. D'un côté nous avons tous les haplotypes des échantillons issus du Pacifique (Japon, Guam, Nouvelle-Calédonie, Futuna) mélangés à 12 autres

de l'océan Indien (11 des Comores et 1 des Seychelles), le tout autour d'un haplotype de Nouvelle-Calédonie. De l'autre côté, il n'y a que des échantillons de l'océan Indien. Un des 25 haplotypes est partagé par sept échantillons des Comores (6 de Mwali, 1 de Ndzuwani) et un autre est à la fois aux Comores et aux Seychelles. Par ailleurs, six haplotypes représentant des échantillons des Comores, Seychelles, Nouvelle-Calédonie, Guam et Futuna, émaneraient d'un même ancêtre hypothétique commun.

Tableau 3 : Indices de diversité de *Neritina canalís* : diversité haplotypique (**h**), diversité nucléotidique (**π**). **ns** est le nombre de séquences, **nh** le nombre d'haplotypes et **nsp** le nombre de sites polymorphes.

	ns	nh	nsp	h	π
Pacifique ouest	7	7	19	1,000	6,000
Pacifique central	17	15	19	0,985	3,515

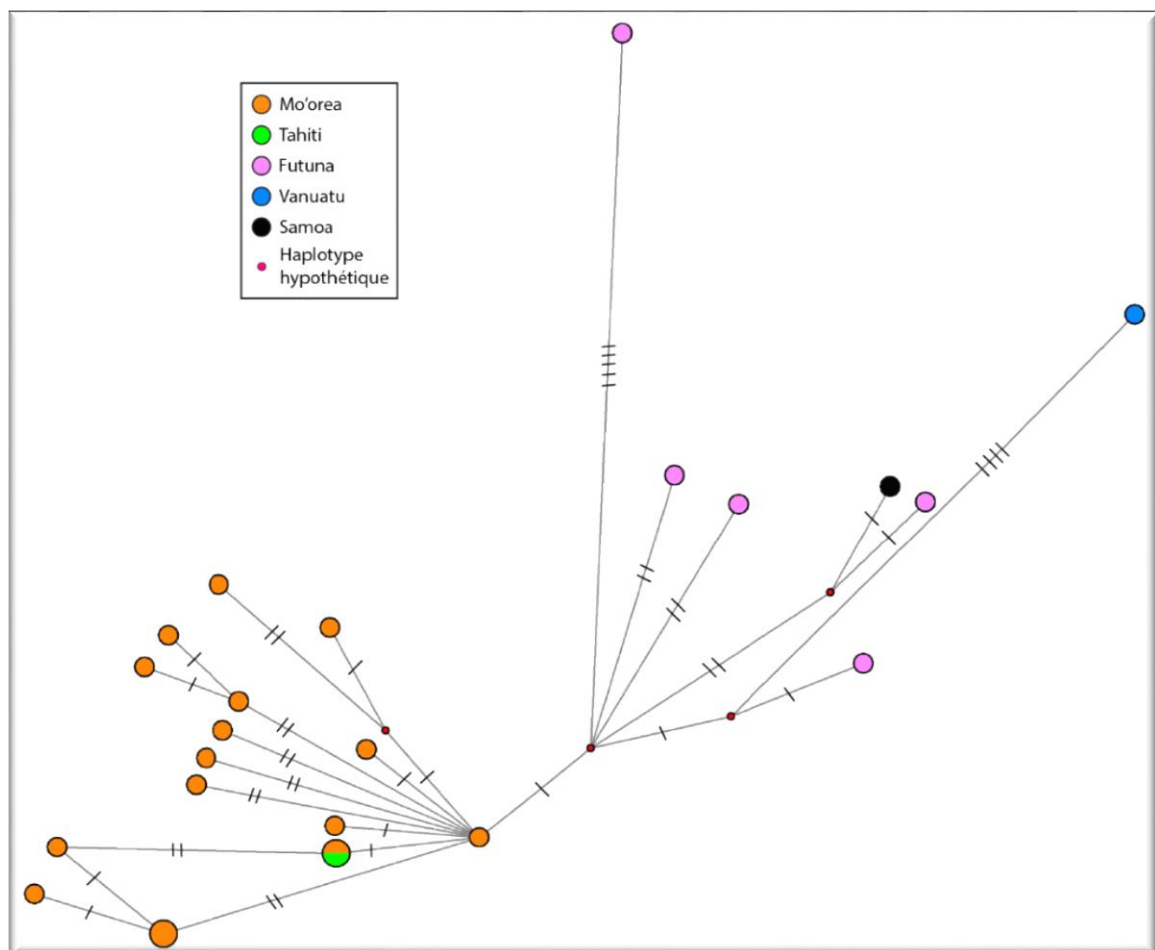


Figure 4 : Réseau d'haplotypes de *Neritina canalís* selon la méthode du median-joining. Les cercles sont proportionnels à la fréquence des occurrences, le nombre de mutations est indiqué sur les branches par des tirets

S'agissant de *N. canalis* (Figure 2 A et B), les 609 pb du gène COI séquencées pour 24 individus, ont donné 22 haplotypes, 38 (6 %) loci polymorphes, une diversité haplotypique très élevée ($h = 1,00$ dans le PO ; $h = 0,99$ dans le PC) et une diversité nucléotidique relativement élevée (voir tableau 3). Le F_{ST} estimé (0,24838) indique une forte structuration génétique entre le PO et le PC ($P = 0,00000$). Ce résultat est soutenu par le réseau d'haplotypes (Figure 4) qui montre deux principales entités génétiques, géographiquement distribuées entre le PO (représenté par Samoa, Vanuatu et Futuna) et le PC (représenté par Moorea et Tahiti). Les 17 échantillons du PC sont représentés par 14 haplotypes enracinés sur un même quinzième, et les sept du PO sont représentés par sept haplotypes différents, prenant racine sur un ancêtre commun hypothétique.

3.4- Discussion

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). Ces facteurs étant variables, ils 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). Alda *et al.* (2016) suggèrent d'ailleurs 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.

Les espèces amphidromes 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) et cela peut s'expliquer, notamment, par leur capacité à retarder leur métamorphose jusqu'à la rencontre d'un habitat favorable (Crandall *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2010 ; Abdou *et al.*, 2015). En effet, le cycle

amphidrome 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). Malgré les risques encourus et les difficultés subies (diète, prédation, perte d'énergie, osmorégulation, etc.) par ces espèces durant les deux migrations obligatoires, l'amphidromie leur procure plus d'avantages que d'inconvénients en leur permettant de se prémunir des perturbations et de préserver leur survie (McDowall, 2007, 2010 ; Crandall *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2012 ; Abdou *et al.*, 2015). La capacité à retarder la métamorphose chez certaines espèces entraîne une durée de vie larvaire (DVL) relativement importante, mais celle-ci ne s'est pas toujours avérée être un bon prédicteur de l'ampleur de la dispersion. En effet plusieurs études sur différents groupes biologiques dont le cycle vital intègre une dispersion larvaire marine, ont montré l'absence de lien direct entre la DVL, d'une part, la dispersion des larves et la connectivité génétique, d'autre part. En revanche, quasiment toutes ces études évoquent le comportement larvaire comme jouant un rôle déterminant (Shanks *et al.*, 2003 ; Levin, 2006 ; Bowen *et al.*, 2006 ; Jeffrey *et al.*, 2007 ; Weersing & Toonen, 2009 ; Shanks, 2009 ; Lord *et al.*, 2012), en particulier la migration verticale des espèces dans la lame d'eau, la réponse aux signaux sensoriels, la flexibilité vis-à-vis des conditions hydrologiques.

L'évolution du niveau eustatique de la mer au fil des temps géologiques est un autre élément essentiel à la compréhension de la distribution des organismes aquatiques et terrestres et à la connectivité de leurs populations, en particulier au sein de l'archipel Indo-Australien (AIA), qui 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 ; figure 1). D'après Rijdsdijk *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. Durant les glaciations du Pléistocène, la barrière indo-pacifique (BIP) a joué un rôle de filtre aussi bien en son sein qu'entre le Pacifique et l'Indien. Les exemples sont nombreux d'études ayant 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 l'océan Téthys à l'oligocène/miocène, qui a provoqué une redistribution de taxons, y compris de la faune d'eau douce (Bunje et 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).

Dans le cas de *N. stumpffi* nous avons mis en évidence une très forte structure génétique ($F_{ST} = 0,28827$) qui ne se superpose pas aux espaces géographiques concernés et il existerait ainsi une barrière limitant la dispersion entre l'océan Pacifique et l'océan 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, mais les données en notre possession ne nous permettent, pour l'instant, ni de les dater, ni de savoir s'ils ont été sporadiques ou continus, même si Carpenter *et al.* (2011) précisent que la plupart des diversifications Indo-Pacifiques ont eu lieu après la collision, au cours du Miocène, de la plaque australienne avec les arcs insulaires dans le Pacifique, suite aux événements tectoniques ayant conduit à la fermeture de l'océan Téthys. Cowman & Bellwood (2013) précisent que la biodiversité actuelle de l'océan Indien est essentiellement issue de l'AIA, qui alimente cette région depuis le miocène, la cladogenèse locale ne contribuant que modérément à cette richesse. L'hypothèse de cette migration dans le sens Pacifique vers l'Indien est aussi soutenue par les indices de diversité génétique. En effet, la diversité haplotypique maximale ($h = 1,00$) dans l'océan Pacifique est en faveur d'une origine Pacifique de cette espèce. Par ailleurs, selon l'arbre phylogénétique du genre *Neritina* issue d'une analyse par inférence bayésienne réalisée par Abdou *et al.* (soumis, voir chapitre 3), le plus récent ancêtre commun de *N. stumpffi* serait situé dans le Pacifique.

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) peut probablement être expliquée par la circulation des courants océaniques (Figure 5) et/ou un comportement particulier de l'espèce, 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.

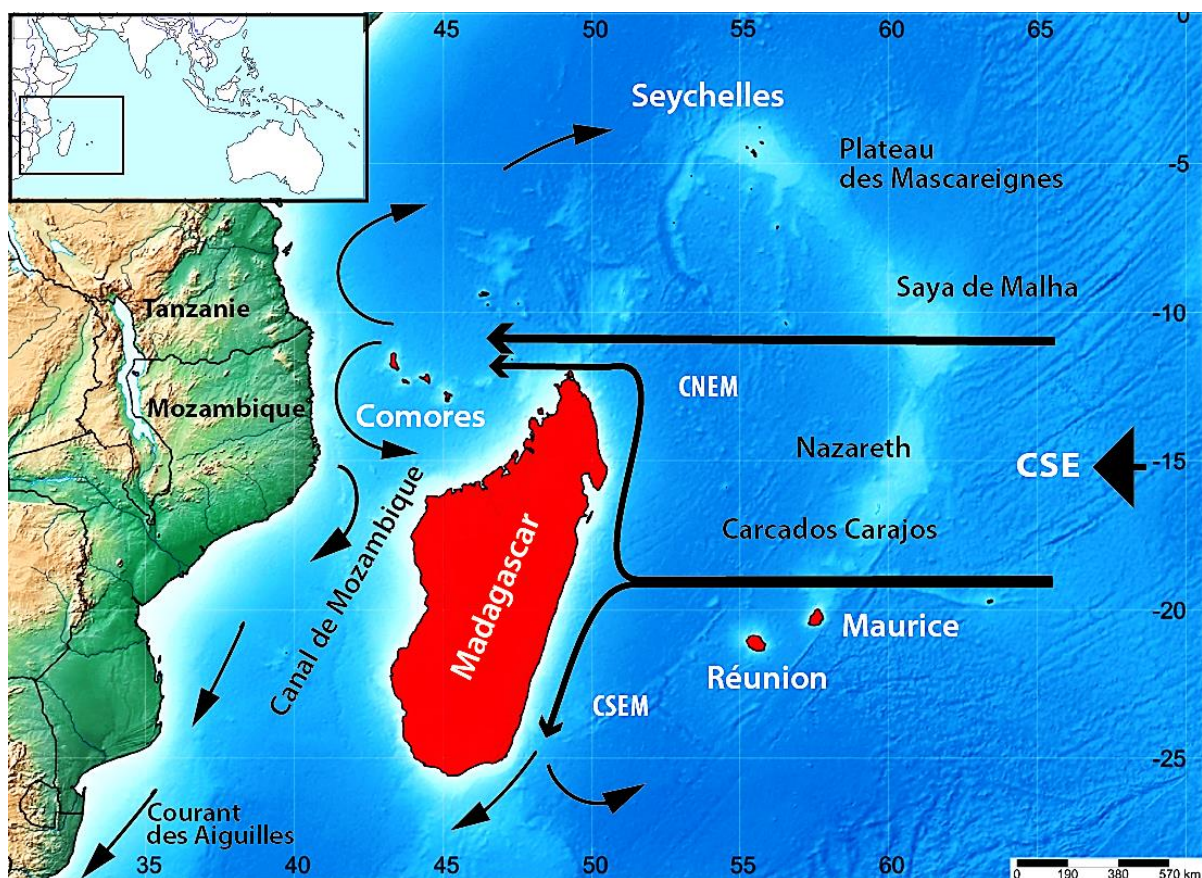


Figure 5 : Circulation des courants océaniques dans le Sud-ouest de l'océan Indien. Schéma basé sur les études de Guyomard *et al.* (2006) et Pous *et al.*, (2010)

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 (Figure 5) a été expliquée par Guyomard *et al.* (2006) et modélisée en 3D par Pous *et al.* (2010). Ces derniers ont reproduit les voies possibles de migration des larves, en tenant compte notamment

des courants, de la température, de la salinité. Il apparaît que ce courant se divise en deux au niveau de Madagascar, après avoir traversé le plateau des Mascareignes, entre Carcados Carajos et l'Île Maurice. Il donne naissance au courant sud-est malgache (CSEM) vers le sud, rejoignant le système du courant des Aiguilles, et au courant nord-est malgache (CNEM) (Figure 5). Les simulations 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). Le CNEM continue ensuite vers la côte est-africaine, au nord du Mozambique, où il alimente le courant côtier est-africain (Guyomard *et al.*, 2006). 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*, 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 trouvé aussi pour le téléostéen amphidrome *Sicyopterus lagocephalus*, une forte structuration géographique entre la Polynésie française et le Pacifique Ouest (PO), de même qu'entre le PO et l'océan Indien. Il s'agirait probablement d'un phénomène d'isolement par la distance. Par ailleurs cette espèce, absente à Madagascar et aux Seychelles, serait panmictique dans les archipels des Comores et des Mascareignes (Keith *et al.*, 2005 ; Hoareau *et al.*, 2007 ; Lord *et al.*, 2012), avec toutefois une légère mais significative structure génétique au sein des Comores, pouvant s'expliquer soit par un goulot d'étranglement récent, soit par la position de ce territoire en périphérie de l'aire de distribution de l'espèce (Hoareau *et al.*, 2007). Une situation semblable a été observée par Feutry *et al.* (2013) chez *Kuhlia rupestris*, un téléostéen catadrome Indo-Pacifique. Une population panmictique du SOOI vit en sympatrie avec une autre population exclusivement des Comores.

Selon les résultats de ces études et le schéma observé pour *N. stumpffi* on peut donc 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 de vie particuliers des espèces interviennent, comme par exemple la profondeur à laquelle elles circulent. Le cas des gastéropodes amphidromes *Neritina canalís* et *Neripteron dilatatum* (Crandall *et al.*, 2010), des gastéropodes marins *Nerita plicata* et *N. albicilla* (Crandall *et al.*, 2008) ou celui des poissons téléostéens récifaux *Lutjanus kasmira* et *L. fulvus* (Gaither *et al.*, 2010), illustrent bien ce phénomène.

La forte structuration génétique de *N. canalís* ($F_{ST} = 0,24838$) que nous avons observée entre le PO et le Pacifique central (PC), est conforme aux résultats obtenus dans l'étude réalisée par Crandall *et al.* (2010) sur cette même espèce, et nous n'avons pas trouvé d'haplotype du PO dans le PC et réciproquement. Ceci indique qu'il existe une barrière à la dispersion marquée entre ces deux zones. L'existence de cette barrière entre le PC, la Polynésie en particulier, et le PO, 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 de la zone. Crandall *et al.* (2010) ont, en outre, montré l'absence de structure géographique au sein et entre trois archipels du PO (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 Néríte, *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 précédente 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 (DVL) 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* » (ENSO).

De la reconstruction phylogénétique par inférence bayésienne réalisée dans le chapitre 3, il apparaît que le plus récent ancêtre commun de *N. canalis* se trouverait dans le PO. L'espèce se serait donc répandue secondairement vers le PC.

Il apparaît clairement que l'étude de la dispersion et de la connectivité sont essentielles 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 de ces espèces 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).

3.5- Conclusion

Notre étude confirme l'existence de deux barrières biogéographiques filtrantes régulant la circulation des larves de Nérîtes au sein de l'Indo-Pacifique au cours du temps. La première entre le PO et le PC, ce que d'autres études avaient déjà signalé chez des gastéropodes (Crandall *et al.*, 2010, 2012), des crustacés (Castelin *et al.*, 2013), des poissons amphidromes (Lord *et al.*, 2012) ou même des poissons récifaux (Gaither *et al.*, 2010). La deuxième entre l'océan Indien et le Pacifique, également signalé pour d'autres groupes.

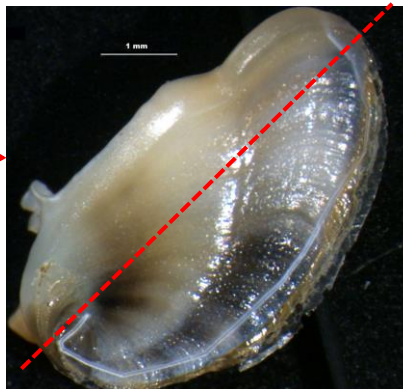
Notre étude confirme également le fait que la BIP a été plus ou moins perméable selon les espèces (Carpenter *et al.*, 2011). Ce qui est le cas des deux espèces étudiées ici, dont l'une, *N. stumpffi*, a une répartition Indo-Pacifique, alors que l'autre, *N. canalis*, est limitée à l'océan Pacifique. Les épisodes glaciaires du Pléistocène semblent avoir joué un rôle déterminant dans la phylogéographie de la région Indo-Pacifique, en raison des variations eustatiques induites (Crandall *et al.*, 2008 ; Gaither *et al.*, 2010 ; de Bruyn *et al.* 2012). La phylogéographie de *N. stumpffi* 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.

Références bibliographiques

Voir les références en fin de mémoire.

Chapitre 5

CHAPITRE 5- L'OPERCULE, VERS UN OUTIL MULTIUSAGE



The nerite operculum is an engineering marvel with a complex structure unlike other gastropod opercula. (...) The operculum is extremely useful in identification of neritid shells. It will always indicate genus, usually subgenus if there is one, and sometimes even the species.

Thomas E. Eichhorst
Neritidae of the world, 2016

1.- Introduction

L'utilisation de proxys pour reconstruire les migrations des espèces diadromes a émergé depuis un certain temps (Lecomte-Finiger, 1992 ; Secor *et al.*, 1995 ; Tsukamoto & Arai, 2001). La présence de stries d'accroissement, saisonnières ou journalières, dans certaines structures carbonatées (otolithes, coquilles, opercules) issues d'organismes aquatiques (poissons, mollusques) permet d'obtenir des informations sur le comportement larvaire et adulte, l'âge individuel ou encore le taux de croissance de ces organismes. Des marquages vitaux ont été réalisés à cet effet sur des opercules de gastéropodes marins (Sire & Bonnet, 1984 ; Villiers & Sire, 1985). Chez les Neritidae réputées diadromes, la composition de l'opercule a été peu étudiée et aucune étude microchimique pour rechercher des marqueurs environnementaux n'a été réalisée. C'est pourquoi nous avons entamé une étude préliminaire dans ce sens.

2.- Importance de l'opercule

De par ses éléments constitutifs, sa composition (minérale et organique) et sa disposition, l'opercule est une pièce essentielle dans la taxinomie des gastéropodes néritimorphes. La composition minérale peut être, selon les familles, entièrement calcitique, calcitique et aragonitique ou, le plus souvent, totalement aragonitique et formée de plusieurs couches (Suzuki *et al.*, 1991 ; Sasaki, 2001 ; Eichhorst, 2016). D'après ces auteurs, les couches minérales seraient à 100% aragonitiques et au nombre de deux chez les espèces de nérites d'eau douce et saumâtre, trois chez les espèces marines. La présence ou non d'apophyse(s) ainsi que la morphologie des empreintes musculaires sont aussi diagnostiques.

Au sein de la famille des Neritidae, la complexité de la structure de l'opercule peut être utilisée pour l'identification de genres, voire même d'espèces (Eichhorst, 2016), sachant que la structure et la couleur de cette pièce sont généralement stables au sein d'une même espèce. La disposition et la couverture de la couche cornée, par rapport aux couches minérales, varient en fonction de l'environnement. La couche cornée s'intercale entre la couche minérale externe et les deux autres couches internes chez les espèces marines ; elle couvre partiellement la face externe de l'opercule calcaire en le dépassant le long du bord externe, chez les espèces d'eau saumâtre ; chez les espèces dulçaquicoles enfin, deux enveloppes cornées couvrent les deux faces de l'opercule et se rejoignent le long du bord labial pour former une extension membraneuse, jouant un rôle dans l'hermétisation de la fermeture de la coquille.

Selon Eichhorst (2016), la croissance de l'opercule, y compris des apophyses, se ferait par ajout de couches spirales le long du bord interne imbriqué dans la gouttière operculaire au niveau du pied du gastéropode (Figure 1).

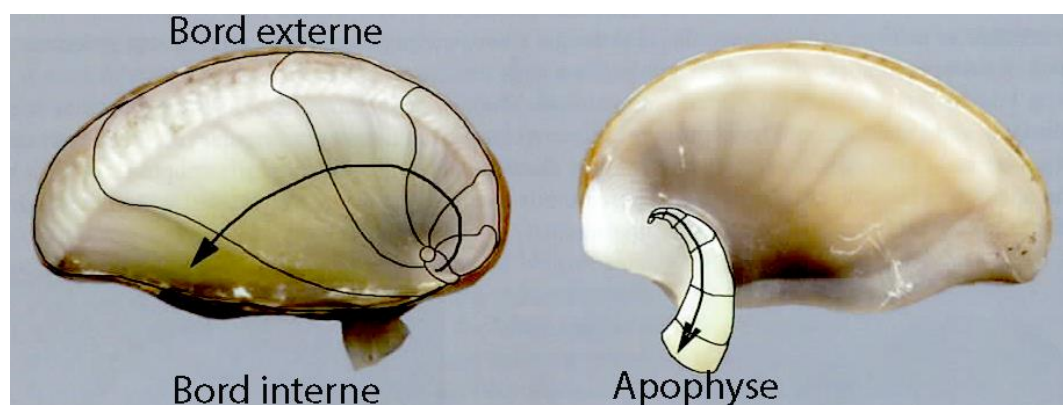


Figure 1 : Croissance de l'opercule. Modifié d'après Eichhorst (2016).

L'objectif de notre étude a été d'analyser, à l'aide de différentes techniques complémentaires, la composition de l'opercule et la disposition de ses éléments constitutifs. Nous avons aussi testé, dans le cadre de cette étude préliminaire, le caractère diadrome de certaines espèces. En particulier, nous avons analysé le rapport Strontium-Calcium (Sr/Ca) et Strontium-Barium (Sr/Ba) sur l'opercule adulte et l'opercule larvaire par couplage ablation-laser/spectromètre de masse (LA-ICP-MS).

Composition et croissance spatio-temporelle de l'opercule des nérîtes dulçaquicoles

(Article en préparation)

2.1- Introduction

Dans les rivières des systèmes insulaires tropicaux, le cycle biologique observé chez les espèces est en majorité l'amphidromie (McDowall, 2007, 2010 ; Crandall *et al.*, 2010 ; Abdou *et al.*, 2015). Au cours de ce cycle diadrome, les individus se reproduisent en eau douce. À l'éclosion les larves dévalent les rivières pour rejoindre la mer où elles séjournent pendant un temps variable en fonction des espèces avant de se regrouper à l'embouchure des rivières, se métamorphoser et coloniser les habitats dulçaquicoles (Keith, 2003 ; Kano & Kase, 2003 ; Maeda *et al.*, 2007 ; Iida *et al.*, 2008 ; Kano *et al.*, 2011 ; Gorbach *et al.*, 2012 ; Abdou *et al.*, 2015). La phase larvaire marine est la clef de la dispersion de ces espèces insulaires. Ce cycle biologique a été validé chez de nombreuses espèces de poissons (Elsdon & Gillanders, 2005 ; Tabouret *et al.*, 2010, 2011 ; Lord *et al.*, 2011 ; Feutry *et al.*, 2011, 2012) grâce à l'analyse de la composition élémentaire des otolithes. Ces structures situées dans l'oreille interne des poissons, sont constituées d'une succession de dépôts de carbonate de calcium qui se forment au cours de la croissance de l'individu. Au moment de leur précipitation, ces dépôts intègrent un certain nombre d'éléments chimiques caractéristiques de l'environnement de vie et/ou du régime alimentaire de l'individu (Campana, 1999). Parmi ces éléments chimiques, le strontium (Sr) et le baryum (Ba) sont particulièrement utilisés pour distinguer les environnements d'eau douce des environnements saumâtres ou salés, et ainsi retracer les traits d'histoire de vie des espèces diadromes (Elsdon & Gillanders, 2002 ; 2003a ; 2003b ; Arai & Hirata, 2006 ; Tabouret *et al.*, 2010 ; 2011 ; Lord *et al.*, 2011 ; Feutry *et al.*, 2011, 2012). De fortes concentrations en strontium indiquent en général un environnement salé tandis que de très faibles concentrations indiquent des eaux douces (Brown & Severin, 2009).

Dans certains milieux le comportement inverse est observé pour le baryum (Tabouret *et al.*, 2010 ; Lord *et al.*, 2011 ; Feutry *et al.*, 2011, 2012).

Certains mollusques présentent des pièces analogues aux otolithes des poissons, les statolithes, contenus dans les statocystes, organes de l'équilibre situés à proximité des ganglions pédieux. Des dépôts cycliques, composés d'aragonite, ont été observés dans ces pièces et ont été utilisés pour l'estimation de l'âge de gastéropodes marins (Grana-Raffucci & Appeldoorn, 1997 ; Barroso *et al.*, 2005 ; Richardson *et al.*, 2005a, 2005b ; Chatzinikolaou & Richardson, 2007) et de céphalopodes (Jackson & Moltschaniwskyj, 1999, 2001 ; Bettencourt & Guerra, 2001), ou encore pour étudier les changements ontogéniques (Richardson, 2001). Selon Zacherl *et al.* (2003a, 2003b) et Zacherl (2005), la composition élémentaire des statolithes, en particulier le rapport Sr/Ca et Ba/Ca, pourrait permettre de retracer les origines natales de gastéropodes marins tels que *Concholepas concholepas* (Bruguère, 1789) ou *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852) et d'étudier les processus de dispersion larvaire. Cependant, ces statolithes ne sont pas présents chez tous les gastéropodes.

Les gastéropodes néritiformes possèdent deux autres pièces, peu ou pas exploitées, présentant un potentiel pour étudier les traits d'histoire de vie : la protoconque et l'opercule. La coquille étant exposée à l'érosion biotique et abiotique, certaines zones d'intérêt, dont l'apex, sont érodées au cours de la vie de l'individu et rendues ainsi inexploitable (Kano, 2006). L'opercule est une structure carbonatée et/ou cornée selon les espèces (Checa & Jiménez-Jiménez, 1998). La plupart des membres des Neritimorpha aquatiques développent un opercule présent tout au long de l'ontogénèse (embryon, larve, imago) et qui grandit avec l'animal sous la forme d'une succession de dépôts calcifiés autour d'un nucléus (Kano, 2006 ; Abdou *et al.*, 2013). Ce nucléus (Figure 2), clairement visible, représente l'opercule larvaire et permet d'inférer le mode de développement de l'animal (Kano, 2006). Selon cet auteur, le noyau de l'opercule est relativement bien préservé de l'érosion chez les Neritimorpha, et sa morphologie reflète les premiers stades de l'ontogénèse. Chez les espèces à développement planctotrophique, ce nucléus en forme de "D", formé avant la métamorphose, est composé d'un opercule embryonnaire, formé avant l'éclosion, et de plusieurs couches spirales élaborées pendant la phase larvaire.

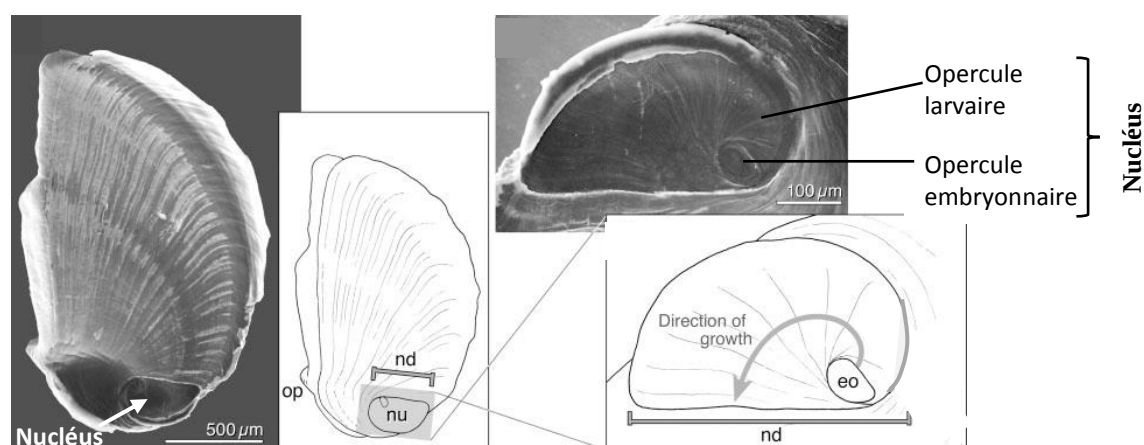


Figure 2 : Opercule d'une néríte avec schémas d'interprétation. Le noyau en forme de "D" est caractéristique des espèces à larves planctotrophes. eo : opercule embryonnaire, nd : diamètre du nucléus, nu : nucléus, op : opercule. Modifié d'après Kano (2006).

Des marques de croissance régulières sont visibles à la surface de l'opercule et ont permis de faire une estimation de l'âge chez certaines espèces (Sire & Bonnet, 1984 ; Santarelli & Gros, 1985 ; Villiers & Sire, 1985 ; Richardson *et al.*, 2005a) appartenant essentiellement aux familles Haliotidae, Buccinidae, Naticidae, Turbinidae. L'opercule représente donc une archive potentielle pouvant permettre d'accéder à des informations essentielles pour la compréhension du cycle de vie chez les nérîtes. Pour autant, les données issues d'opercules de nérîtes sont rares voire inexistantes.

L'objectif de notre étude était d'étudier la structure minéralogique de l'opercule des nérîtes, d'utiliser un marquage vital et d'analyser sa composition élémentaire par ablation laser et spectrométrie de masse à plasma induit (LA-ICPMS) afin (1) de comprendre de quoi il est fait, (2) de comprendre comment se déroule sa croissance tridimensionnelle et (3) de voir s'il peut apporter des éléments supplémentaires à la connaissance de l'amphidromie, par la recherche de marqueurs de l'environnement marin traversé et valider ainsi son utilisation comme archive environnementale.

2.2- Matériels et méthodes

Les échantillons appartiennent à différentes espèces de nérîtes et proviennent de différentes localités en fonction des techniques employées (Tableau 1). Plusieurs protocoles de marquage vital ont été testés pour la première fois sur des nérîtes aux fins d'estimer une échelle temporelle de croissance, et une analyse microchimique

(ICPMS) a été réalisée sur des échantillons de certaines espèces des genres *Clithon* et *Neritina*.

Tableau 1 : Techniques et échantillons traités

Techniques	Espèces	Nb. échantillons	Provenance
MEB	<i>Neritina knorri</i>	1	Comores (Mayotte)
Spectrométrie IR	<i>Neritina canalis</i>	4	Polynésie française (Moorea)
Spectrométrie Raman	<i>Neritina canalis</i>	1	Polynésie française (Moorea)
Marquage vital Alizarine	<i>Neritina canalis</i>	80	Polynésie française (Moorea)
Marquage vital MnCl ₂	<i>Neritina canalis</i>	100	Polynésie française (Moorea)
Microchimie (Laser femtoseconde)	<i>Neritina stumpffi</i>	1	Comores (Mohéli)
	<i>Neritina stumpffi</i>	1	Comores (Anjouan)
	<i>Neritina stumpffi</i>	1	Comores (Mayotte)
	<i>Neritina knorri</i>	2	Comores (Mayotte)
	<i>Clithon spiniperda</i>	2	Comores (Anjouan)
	<i>Clithon comorensis</i>	2	Comores (Mohéli)
	<i>Neritina petitii</i>	1	Nouvelle-Calédonie
	<i>Neritina petitii</i>	1	Fidji
	<i>Neritina canalis</i>	1	Polynésie française (Tahiti)

2.2.1- Étude de la structure minéralogique de l'opercule

2.2.1.1- Microscopie électronique

Afin de mettre en évidence la structure de l'opercule une coupe sagittale d'opercule a été observée à l'aide d'un microscope électronique à balayage (MEB) Jeol JSM-840A fonctionnant à 15 kV, après avoir été recouverte d'une pellicule d'or, au Service Commun de Microscopie Électronique, MNHN, Paris, France.

2.2.1.2- Microscopie de fluorescence

Les coupes des opercules marqués à l'alizarine ont été observés en microscopie à fluorescence en lumière ultraviolette, afin de capter la fluorescence spécifique émise par l'alizarine (Panfili *et al.*, 2002), permettant de localiser les tissus calcifiés avant, pendant et après le marquage vital (Sire, 1984 ; Sire & Bonnet, 1984). Les acquisitions ont été effectuées sur un microscope à champ large inversé à épifluorescence (Nikon TE300) équipé d'une source de lumière aux halogénures métalliques (lampe à arc à vapeur de mercure) et de filtres Semrock pour l'excitation et l'émission. L'acquisition a été réalisée avec une camera CCD cool snap HQ Photometrics et à l'aide du logiciel Metamorph.

2.2.1.3- Cathodoluminescence

Les opercules marqués au MnCl_2 , préparés sous forme de lames minces, ont été observés sous cathodoluminescence (CL) en utilisant un microscope optique Nikon (obj x3,5, x5 et x20) couplé à une cathode froide (cathodyne-OPEA, 12-20 keV et 200 à 400 $\mu\text{A mm}^{-2}$, sous une pression de 0,06 Torr). L'acquisition d'images s'est faite par procédé numérique (boîtier reflex Nikon D70). En raison de problèmes techniques, nous n'avons pas pu procéder à toutes les manipulations nécessaires pour la localisation des couches calcifiées formées entre les marquages. Nos observations se sont donc limitées à une vue générale de la couleur luminescente émise par l'échantillon marqué.

2.2.1.4- Spectroscopie infrarouge

La composition minéralogique des opercules a été étudiée par spectroscopie à infrarouge (IR) et spectroscopie Raman. L'analyse spectrométrique en infrarouge (IR) a été effectuée en déconvolution par transformée de Fourier (FTIR), après acquisition des spectres sur un spectrophotomètre brucker-vector 22 équipé d'un système de réflexion totale atténuée (ATR) à enclume en diamant, sur des coupes planes d'opercules, positionnées perpendiculairement au faisceau sur la platine du microscope. L'acquisition a été faite dans la fenêtre de résolution 4000-600 cm^{-1} , avec une accumulation de 32 scans.

2.2.1.5- Spectroscopie Raman

Les spectres Raman ont été obtenus avec un spectromètre Horiba Jobin Yvon LabRam HR 800. La diffusion Raman a été collectée via un microscope Olympus équipé d'un objectif 50x, avec un spot laser d'environ 3 μm . La longueur d'onde d'excitation de 532 nm a été sélectionnée à partir d'un laser Ar⁺ (Innova 90C, Coherent Inc.). La puissance du laser était de 2 à 3 mW, mesurée par un potentiomètre situé à la sortie du microscope. Le temps d'exposition était court, 3x10 sec, afin de préserver au mieux l'échantillon d'éventuelles transformations du polymorphe du minéral étudié. Les spectres obtenus ont une résolution de 2 cm^{-1} , le temps d'enregistrement consistant en trois accumulations de 10 secondes.

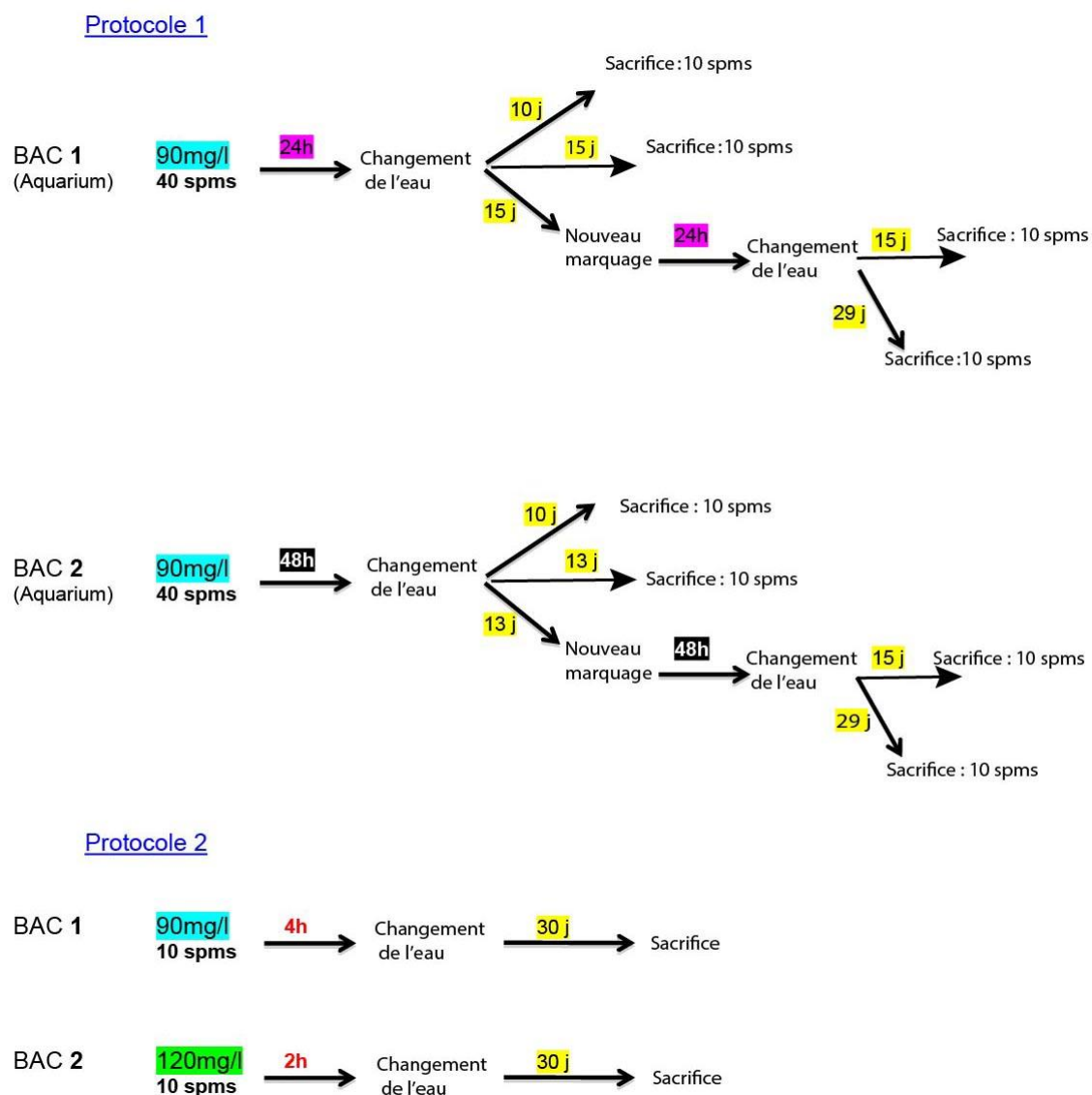
2.2.2- Marquage vital

Le marquage vital a été réalisé du 10/02 au 28/03/2014 au Centre de Recherche Insulaire et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE), à Moorea en Polynésie française, sur 180 individus vivants (juvéniles, subadultes et adultes) de *Neritina canalís*, prélevés dans les rivières Opunohu (17.52338°S, 149.85037°W) et Papeare (17.52008°S, 149.78279°W). Nous avons utilisé deux fluorochromes, marqueurs chimiques non toxiques qui se fixent *in vivo* sur les tissus en cours de minéralisation : le chlorure de manganèse (MnCl_2) et l'alizarine ($\text{C}_{14}\text{H}_8\text{O}_4$ sous forme quinonique). Le MnCl_2 a déjà été utilisé efficacement pour des bivalves (Lartaud *et al.*, 2010 ; Mahé *et al.*, 2010) et des gastéropodes marins (Hawkes *et al.*, 1996 ; Auzoux-Bordenave *et al.*, 2015) ; l'alizarine est considérée comme un bon fluorochrome vital pour les gastéropodes (Sire, 1984 ; Sire & Bonnet, 1984). L'incorporation dans l'opercule se fait différemment selon le marqueur. Pour le manganèse les ions Mn^{2+} se substituent aux Ca^{2+} dans le réseau cristallin du carbonate (CaCO_3) alors que l'alizarine est incorporée dans les structures de carbonate de calcium en croissance en se fixant au calcium par un processus de chélation. Cette réaction permet la formation de rouge alizarine S-Calcium, composé biréfringent dont les dépôts apparaissent en rouge en microscopie optique et fluorescent en lumière UV (250-300 nm). Le marquage a été fait par balnéation, à l'extérieur et à température ambiante, méthode facile à réaliser et moins traumatisante que l'injection pour les animaux (Sire & Bonnet, 1984 ; Villiers & Sire, 1985). Le dispositif expérimental consistait en des bacs faisant office

d'aquariums dans lesquels ont été installés des bulleurs permettant de mieux oxygéner l'eau (Figure 6, chapitre 1). Les cailloux et l'eau utilisés provenaient de la rivière Opunohu. 100 échantillons ont été marqués au MnCl_2 (Sigma-Aldrich, lot #SLBD1661V) et 80 à l'alizarine (Alizarin Red S, lot #030M1776V, de Sigma-Aldrich).

Le marquage au MnCl_2 a été réalisé suivant deux protocoles (Figure 3). Pour le premier protocole, 40 spécimens ont été incubés dans chacun des deux bacs contenant une solution de chlorure de manganèse tétrahydraté ($\text{MnCl}_2, 4\text{H}_2\text{O}$) à 90 mg/l, respectivement pendant 24h et 48h. À l'issue de ce délai l'eau a été totalement changée. Dix spécimens de chaque bac ont été sacrifiés 10 jours après le marquage. Un nouveau marquage de 24h et 48h a été réalisé, respectivement 15 jours et 13 jours après le premier et dans les mêmes conditions. Juste avant ce deuxième marquage, 10 individus de chaque bac ont été sacrifiés. Les derniers spécimens ont été sacrifiés 15 jours et 29 jours après ce deuxième marquage, à raison de 10 à chaque fois. Les individus sacrifiés ont été conservés dans de l'éthanol pur. Le deuxième protocole concerne deux autres bacs dans lesquels l'incubation a duré 4h et 2h dans une préparation à 90 mg/l et 120 mg/l respectivement. Le sacrifice des 10 spécimens par bac a eu lieu 30 jours après le marquage.

Le marquage à l'alizarine a été réalisé dans les mêmes conditions que celui du protocole 1 du MnCl_2 , pour une solution à 50 mg/l dans les deux bacs, et une durée d'incubation de 24h et 36h (Figure 4). Les deuxièmes marquages de 24h et 36h ont été respectivement réalisés 14 jours et 13 jours après les premiers. Les individus sacrifiés ont été également conservés dans l'éthanol pur.

Figure 3 : Protocoles de marquage vital au MnCl_2

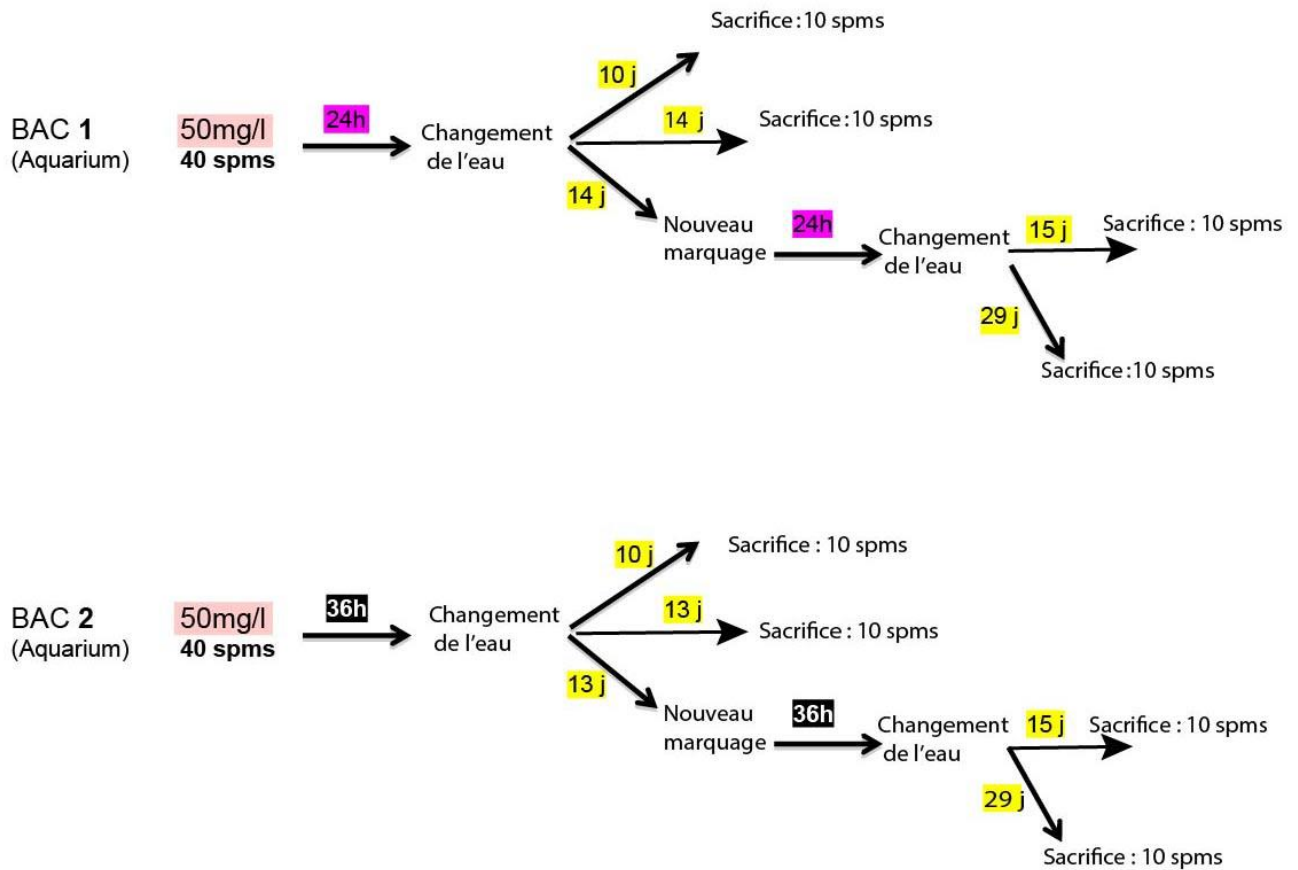


Figure 4 : Protocoles de marquage vital à l'alizarine

2.2.3- Préparation des échantillons

Les opercules ont été soigneusement détachés de l'animal, nettoyés à l'eau ultrapure et par ultrasons puis séchés. Ils ont été ensuite inclus dans une résine époxy de type Araldite (Araldite 2020, Escil, France) et poncés. Le ponçage a été réalisé à l'aide d'une polisseuse (Struers) sur des disques abrasifs de papier silice de grain 1200 puis 2400 (Escil, France). La surface a été polie à l'aide de poudre d'alumine (Escil, France) puis rincée rigoureusement à l'eau ultrapure avant que l'échantillon ne soit séché et stocké. Des coupes passant par le noyau et les apophyses ont été réalisées. L'état de la surface des coupes a été vérifié tout au long de la préparation à l'aide d'un microscope.

2.2.4- Microchimie

Afin d'étudier l'évolution de la composition élémentaire de l'opercule tout au long de la vie d'un individu, les échantillons ont été analysés par la technique d'ablation laser utilisant un laser femtoseconde infrarouge (IR 1 030 nm, Alfamet-Novalase, France) couplé à un spectromètre de masse à plasma induit (ICP-MS ; Elan DRC II, Perkin Elmer), au Laboratoire de Chimie Analytique Bio-Inorganique et Environnement (IPREM CNRS5254, UPPA, Pau). Une grande quantité d'énergie lumineuse focalisée sur l'échantillon arrache de la matière et la volatilise sous forme d'un aérosol qui est transporté jusqu'à l'ICP-MS par un gaz neutre, ici l'Hélium. Les conditions d'analyse choisies sont similaires à celles qui ont été décrites par Tabouret *et al.* (2010, 2011), elles ont permis d'assurer un échantillonnage avec une haute résolution spatiale, une profondeur d'ablation limitée (10 µm), et une bonne sensibilité. Le faisceau laser balaie l'opercule suivant l'axe de croissance, en passant par le noyau qui constitue l'opercule larvaire chez les nérithes à développement planctotrophe (Kano, 2006). Le diamètre du faisceau était de 30 µm. L'ablation s'est faite à la vitesse de 5 µm.s⁻¹ dans la zone larvaire et 25 µm.s⁻¹ dans l'opercule post-larvaire, avec une fréquence de 500 Hz. Le tracé de chaque sillon est visualisé sur chaque échantillon. La dérive analytique au cours des analyses a été suivie grâce à la nébulisation d'une solution de Rhodium 1 ppb. Les isotopes analysés sont : ⁶Li, ²⁴Mg, ⁴³Ca, ⁵⁵Mn, ⁸⁶Sr, ¹³⁸Ba. La quantification et la robustesse de l'analyse ont été assurées par l'analyse des verres certifiés NIST 614, 612 et 610 (NIST, USA). La robustesse de l'analyse a été vérifiée à l'aide du matériau de référence certifié NIES22 (otolithe ; NIES, Japon).

2.3- Résultats

2.3.1- Composition et structure minéralogiques

Les analyses par spectroscopies Raman et infrarouge ont confirmé que l'opercule des nérites est composé de carbonate de calcium (CaCO_3) sous la forme d'aragonite. Cette confirmation est confortée par la cathodoluminescence, la luminescence verte émise par Mn^{2+} dans les opercules marqués observés (Figure 5) étant caractéristique de la présence d'une structure aragonitique (Hawkes *et al.*, 1996 ; Mahé *et al.*, 2010).

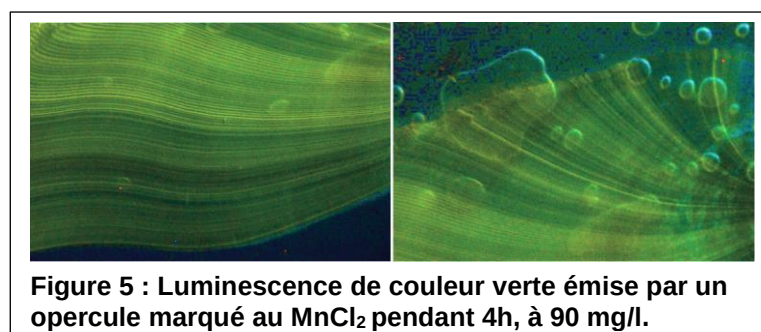


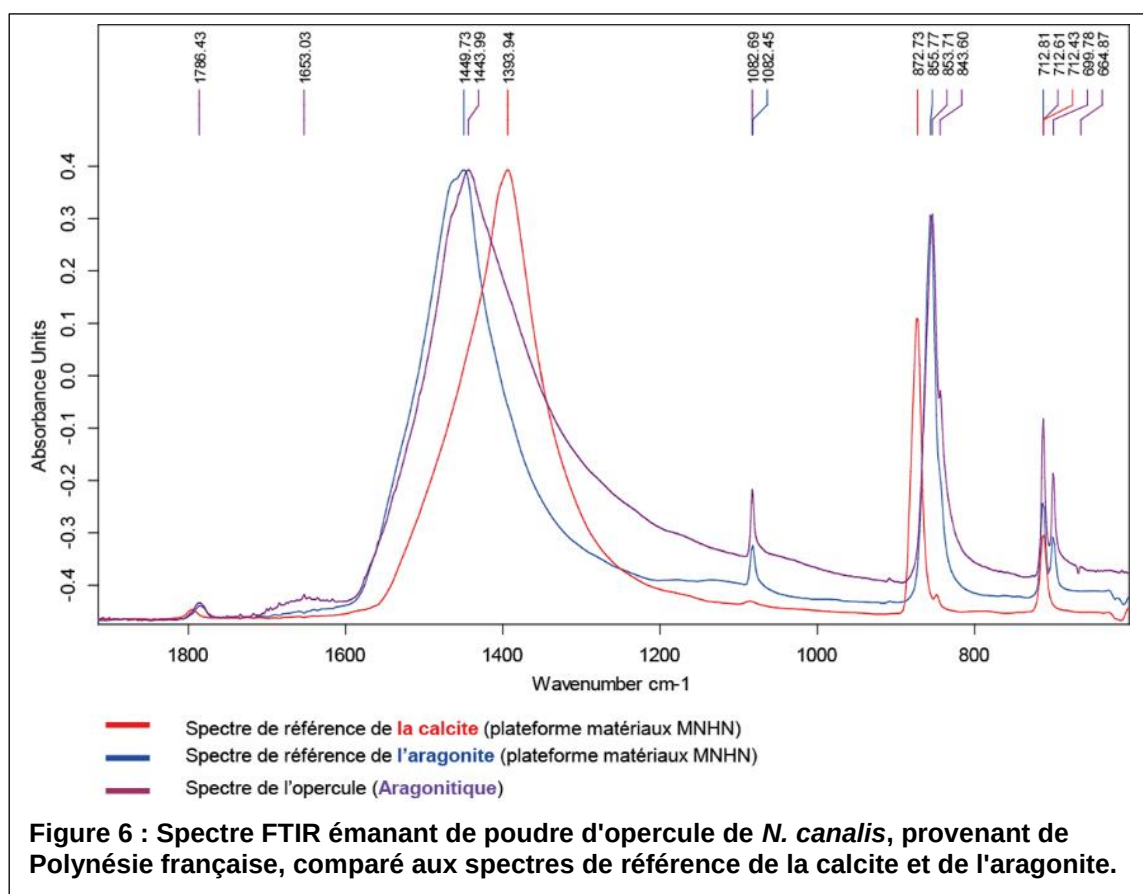
Figure 5 : Luminescence de couleur verte émise par un opercule marqué au MnCl_2 pendant 4h, à 90 mg/l.

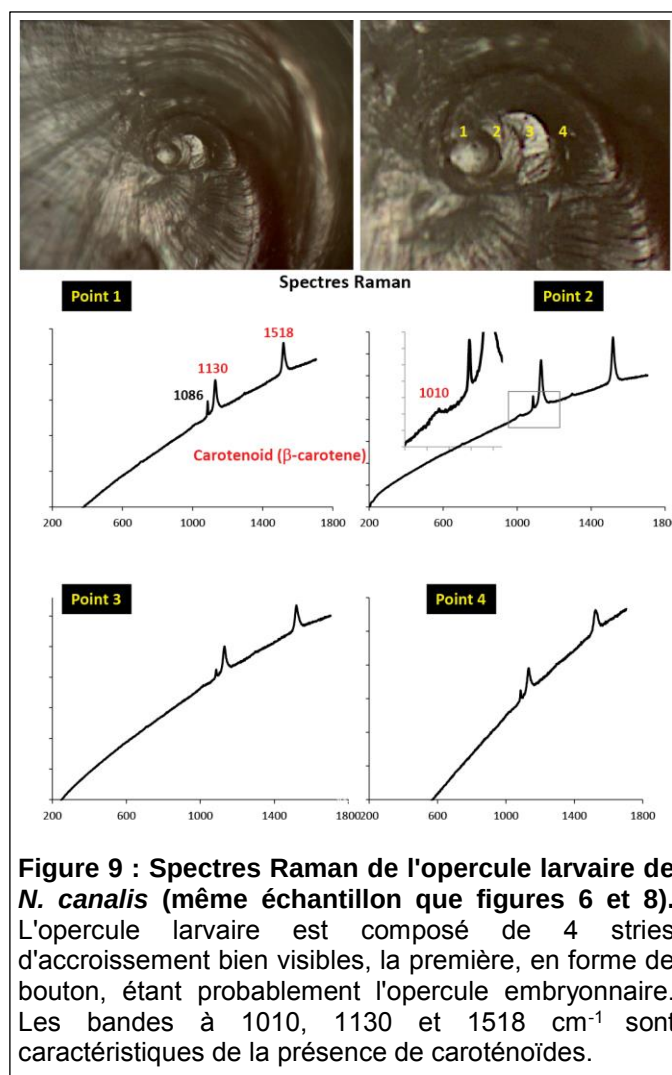
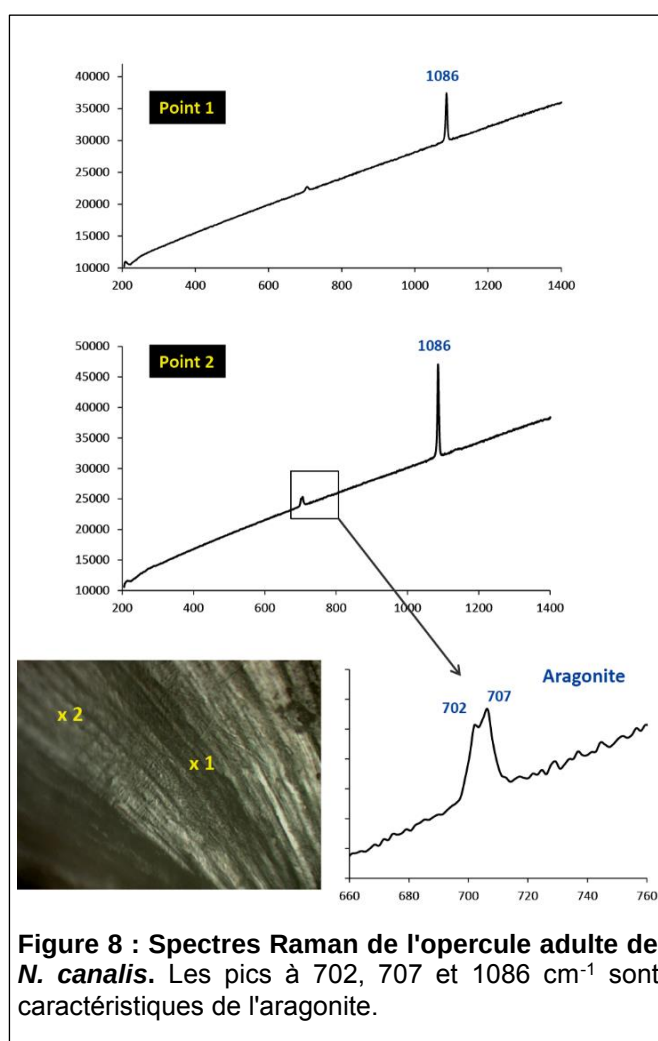
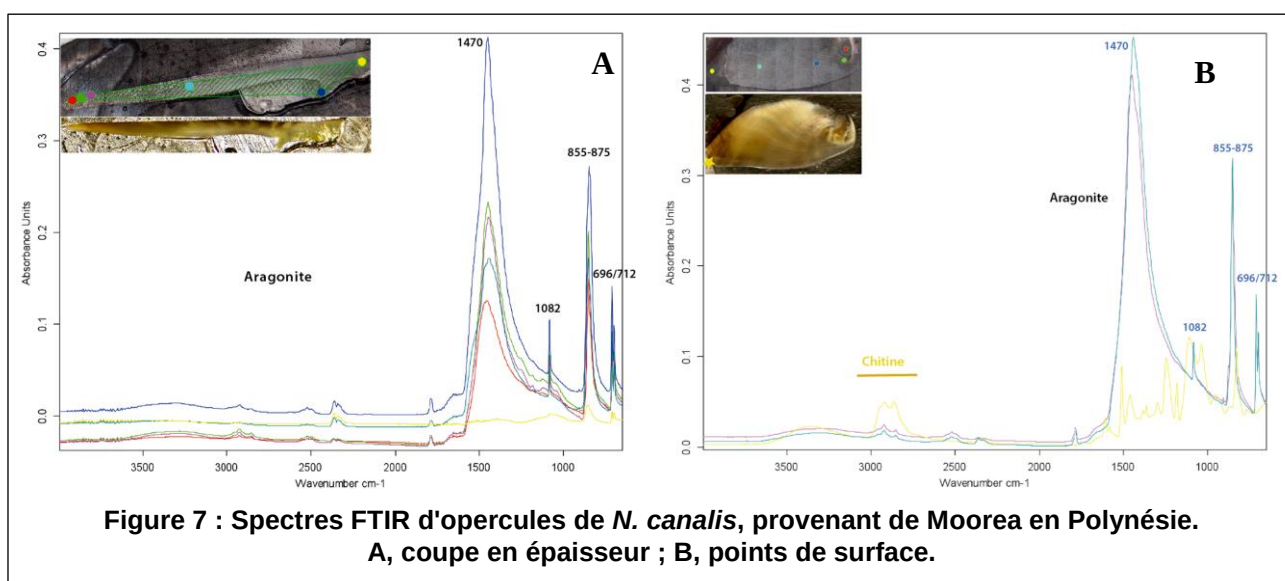
La spectroscopie IR réalisée sur un fragment d'opercule réduit en poudre (Figure 6) révèle cinq pics majeurs à 699.78, 712.61, 853.71, 1082.69 et 1443.99 cm^{-1} qui caractérisent l'aragonite (Andersen & Brecevic, 1991) et deux pics mineurs à 1653.03 et 1786.43 cm^{-1} correspondant à la présence de composants organiques dont la chitine. Cette présence n'est pas étonnante dans la mesure où préalablement à toute précipitation de carbonate de calcium il y a toujours synthèse d'une matrice organique se retrouvant dans le biominéral. D'autre part la chitine a déjà été identifiée dans l'opercule de *Nerita crepidularia* (Palpandi *et al.*, 2009).

Les spectres émanant de la surface et de la tranche de l'opercule (Figure 7) montrent, de manière similaire, des pics majeurs aux alentours de 696/712, 855-875, 1082 et 1470 cm^{-1} (aragonite) et quelques pics secondaires au-delà des 1500 cm^{-1} (matière organique).

La spectroscopie Raman réalisée sur deux endroits différents de l'opercule post-larvaire révèle que celui-ci est bien constitué de carbonate de calcium cristallisé sous forme d'aragonite (Gillet *et al.*, 1993) (Figure 8). Les spectres Raman issus de différentes stries de l'opercule larvaire (le noyau) présentent tous le même profil, avec

des bandes à 702, 707 et 1086 cm^{-1} révélant la présence d'aragonite (Figures 9). Il est aussi à noter la présence de bandes situées à 1010, 1030 et 1518 cm^{-1} caractéristiques de la présence de caroténoïdes (Withnall *et al.*, 2003 ; De Gelder *et al.*, 2007). Enfin, la structure prismatique irrégulière annoncée par Suzuki *et al.* (1991) et Sasaki (2001), pour les deux couches calcifiées de l'opercule des nérîtes d'eau douce et saumâtre, est corroborée par nos observations au MEB (figure 10A-B). Une structure atypique (Figure 10C) est visible à certains endroits de la couche externe de l'opercule.





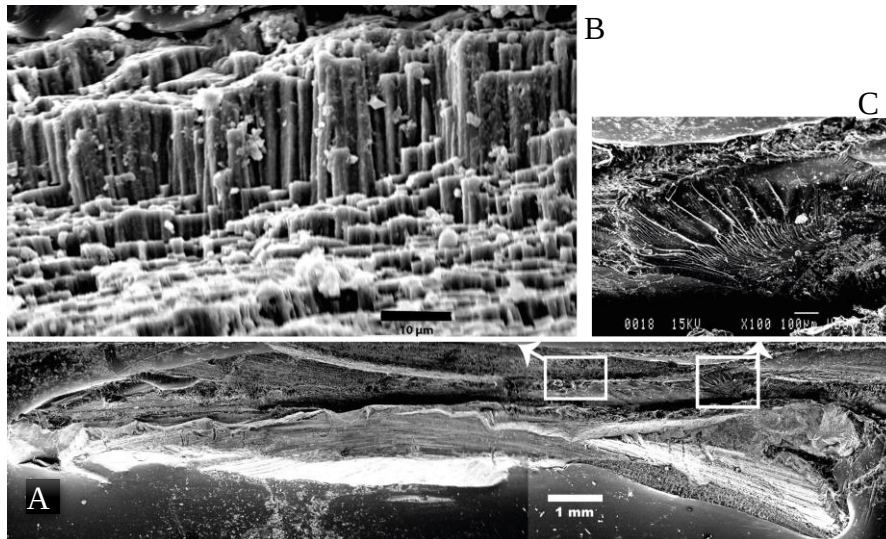


Figure 10 : Vues au MEB d'une coupe d'opercule de *Neritina knorri*.
A, vue générale ; **B**, couche externe aragonitique prismatique ; **C**, structure atypique apparaissant par endroits dans la couche externe.

2.3.2- Fluorochrome et marques de croissance

L'observation en lumières polarisée et ultraviolette (UV) des opercules marqués à l'alizarine montre une fluorescence bien visible sur certains opercules (Figure 11), peu ou pas visible sur d'autres. Dans tous les cas, on note une intense fluorescence au niveau des zones apophysaires (Figures 11B, 12, 13A).

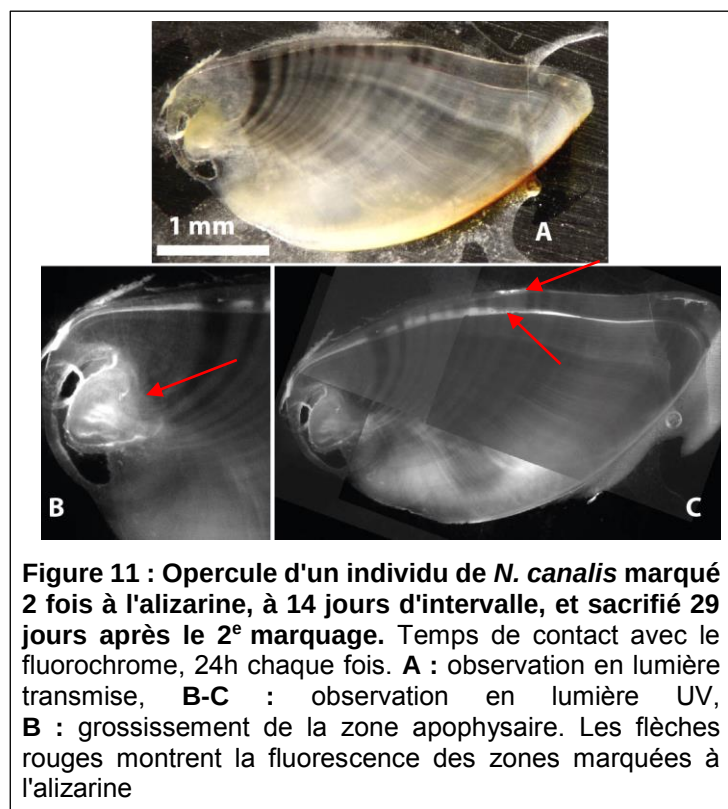


Figure 11 : Opercule d'un individu de *N. canalys* marqué 2 fois à l'alizarine, à 14 jours d'intervalle, et sacrifié 29 jours après le 2^e marquage. Temps de contact avec le fluorochrome, 24h chaque fois. **A** : observation en lumière transmise, **B-C** : observation en lumière UV, **B** : grossissement de la zone apophysaire. Les flèches rouges montrent la fluorescence des zones marquées à l'alizarine

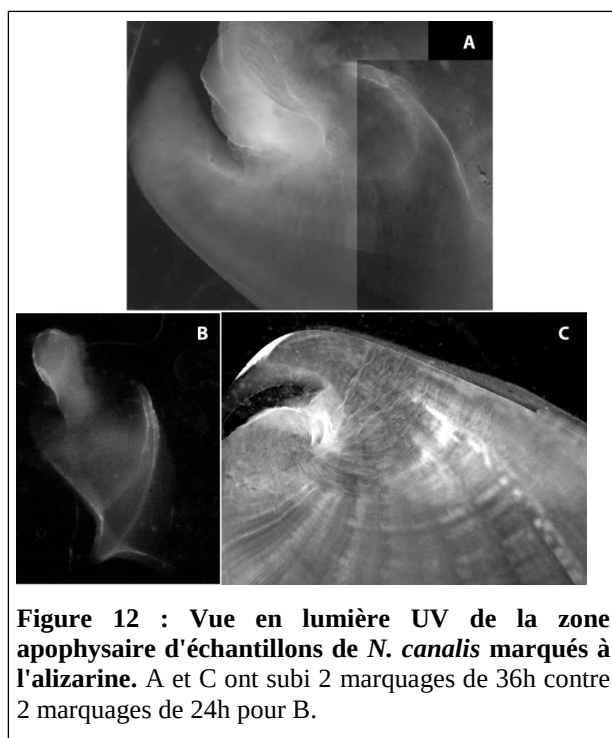


Figure 12 : Vue en lumière UV de la zone apophysaire d'échantillons de *N. canalis* marqués à l'alizarine. A et C ont subi 2 marquages de 36h contre 2 marquages de 24h pour B.

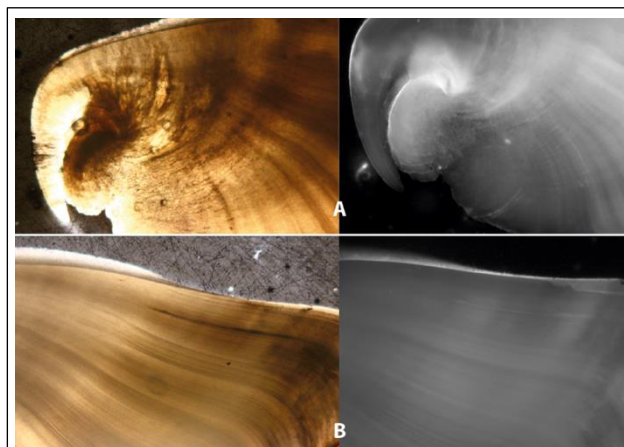


Figure 13 : Échantillon ayant reçu 2 marquages à l'alizarine de 36h et sacrifié 29 jours après le 2^e marquage. Fluorescence visible seulement sur la zone apophysaire (A) et la partie distale du bord interne de l'opercule (B).

2.3.3- Microchimie

Parmi tous les éléments analysés nous avons focalisé sur le ratio Sr:Ca car il permet en général de bien visualiser les passages eau douce / eau de mer et il existe une bonne relation entre la composition dans l'eau de ce rapport et la composition dans les pièces carbonatées le long de ce gradient (Brown & Severin, 2009). Nous avons analysé également le Ba:Ca car certains auteurs ont montré qu'on pouvait avoir une bonne relation entre la composition de ce rapport dans l'eau et dans les otolithes de certains poissons et dans certaines conditions. En revanche, cette relation n'est pas démontrée pour les autres éléments (Li, Mg, Zn, etc.) même si certains auteurs ont suggéré leur utilisation comme marqueurs environnementaux.

Les rapports Sr:Ca et Ba:Ca sont représentés par la Figure 14. Pour toutes les espèces étudiées, les rapports Sr:Ca sont forts dans la zone larvaire (Tableau 2). Cette phase de forts rapports Sr:Ca est suivie, chez les espèces étudiées, d'une chute drastique des rapports à la fin de la phase considérée comme la phase larvaire (fig. 14 A, B, D, E) ou peu de temps après cette phase (fig. 14C).

Deux schémas peuvent ensuite être déclinés pour la phase post-larvaire. Le premier schéma concerne les deux espèces de *Clithon* et *Neritina canal*

(Fig. 14 A, B, E). Pour ces espèces, les rapports en Sr:Ca pendant la phase post-larvaire restent à des valeurs plus faibles que pendant la phase larvaire et relativement stables sur une longue période. En fin de transect ces valeurs remontent jusqu'à atteindre parfois les valeurs observées pendant la phase larvaire. Cette augmentation sensible des rapports en Sr:Ca est accompagnée d'une augmentation des rapports en Ba:Ca. Le deuxième schéma regroupe *Neritina knorri* et *Neritina petitii* et est caractérisé par de forts ratios en Sr:Ca tout au long de la vie des individus étudiés. Chez *Neritina knorri*, ces forts ratios sont accompagnés de rapports Ba:Ca élevés et sujets à de fortes variations (Fig. C). Les ratios les plus élevés dans les deux phases sont observés chez *N. petitii* (Tableau 2).

Tableau 2 : Fluctuations du rapport Sr:Ca dans les zones larvaire et post-larvaire des opercules. Il n'est pas tenu compte des artéfacts du profil D.

Espèces	Profils	Zone larvaire Sr:Ca ($\times 10^{-3}$)	Zone post-larvaire	
			Intervalle moy. Sr:Ca ($\times 10^{-3}$)	Mini Sr:Ca ($\times 10^{-3}$)
<i>Clithon spiniperda</i>	A	5,26-9,57	3,5-5	2,5
<i>Clithon comorensis</i>	B	6,29-11,80	5-6	1,62
<i>Neritina knorri</i>	C	6,48-11,34	5-9	2,78
<i>Neritina petitii</i>	D	9,19-18,79	8-10	7,0
<i>Neritina canalis</i>	E	5,60-11,69	4-5	3,07



2.4- Discussion

2.4.1- Microstructure et structure minéralogique

Il apparaît, des analyses effectuées sur les opercules de nérîtes dulçaquicoles des genres *Clithon* et *Neritina*, que la nature aragonitique à structure prismatique irrégulière de leurs couches calciques est confirmée dans tous les échantillons, aussi bien par les analyses en spectroscopie IR (Figures 6-7) et Raman (Figures 8-9) et en cathodoluminescence (Figure 5) que par les observations au MEB (Figure 10). La validation de la composante aragonitique de l'opercule larvaire (Figure 9), comme le reste de l'opercule, contredit quelque peu la version de Kano (2006), reprise par Eichhorst (2016), selon laquelle le noyau serait entièrement constitué de "conchyoline". Le marquage vital à l'alizarine a permis de constater une activité minéralisante plus intense au niveau des apophyses qu'au niveau du bord interne de l'opercule. En effet, c'est par ce bord interne, logé dans la gouttière operculaire de l'animal, que se fait la croissance de l'opercule (Vovelle *et al.*, 1977 ; Checa & Jiménez-Jiménez, 1998 ; Eichhorst, 2016). Parmi les neuf opercules marqués analysés, certains montrent des marques bien visibles dans la zone apophysaire, alors qu'il en a peu ou pas du tout au niveau du bord interne.

Deux échantillons seulement ont révélé le double marquage (Figures 11 et 12B) et pourraient éventuellement contribuer à l'estimation d'une échelle temporelle de croissance. La variabilité des marquages obtenus effectués dans les mêmes conditions expérimentales peut s'expliquer par un phénomène de variations physiologiques individuelles (comme l'âge notamment) dont certaines peuvent elles-mêmes dépendre de plusieurs paramètres environnementaux. Par exemple, les échantillons présentant le double marquage étaient les plus juvéniles étudiés, donc ayant potentiellement une activité physiologique très active. Il serait souhaitable d'obtenir plusieurs autres individus doublement marqués dans les mêmes conditions pour garantir une estimation de l'échelle de croissance statistiquement fiable.

L'opercule larvaire présente quatre stries très nettes (Figure 9). L'observation complémentaire de l'opercule de *Neritina stumpffi* montre une alternance de stries relativement épaisses et de stries plus fines et nombreuses (Figure 15). La régularité de ces dépôts reste à déterminer pour les espèces concernées par cette étude. Elle rappelle néanmoins la microstructure d'autres pièces calcifiées telles que les otolithes

de poissons présentant des marques saisonnières alternées par des marques journalières et conforte le potentiel de cette structure pour une estimation de l'âge et de la croissance des nérîtes.

L'opercule larvaire montre la signature spécifique de β -carotène. Le β -carotène fait partie des pigments organiques pouvant être incorporés dans les structures squelettiques des mollusques (Barnard & de Waal, 2006 ; de Oliveira *et al.*, 2013) et sa présence dans l'opercule larvaire mise en évidence par l'analyse Raman

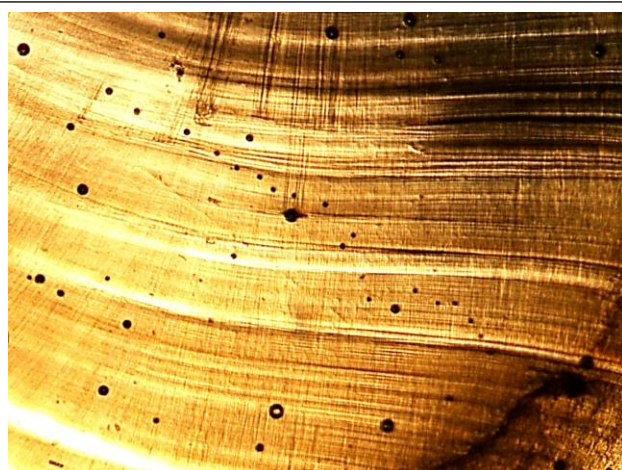


Figure 15 : Portion de l'opercule post-larvaire de *N. stumpffi* montrant des stries d'accroissement de différentes épaisseurs

(Figure 9) indique que celui-ci entre dans la composition de la fraction organique. Reste à connaître le rôle joué par ces caroténoïdes dans l'opercule larvaire, sachant qu'ils n'ont pas été détectés dans l'opercule post-larvaire. Pilbrow *et al.* (2012) recensent un grand nombre de caroténoïdes d'origine biologique qui, en formant des complexes avec d'autres molécules, souvent des protéines, assurent des fonctions biologiques très variées, y compris un rôle de protection (antioxydant, photoprotection, patron de camouflage).

2.4.2- L'opercule, une archive environnementale

Cette étude est la première ayant exploré la composition multiélémentaire des opercules de cinq espèces de nérîtes tropicales avec une haute résolution spatiale. En l'absence de validation de la croissance de l'opercule des différentes espèces, seule les périodes larvaire et post-larvaire ont pu être recalées sur les profils élémentaires.

Des changements significatifs des rapports Sr:Ca et Ba:Ca ont été observés chez les cinq espèces étudiées. La nature aragonitique de l'opercule laisse penser que le rapport Sr:Ca est un bon marqueur de la composition en Sr du milieu de vie de l'individu. Cette dernière étant souvent le reflet de la salinité du milieu, le rapport Sr:Ca de l'opercule pourrait ainsi refléter la salinité du milieu et permettre de retracer les traits

d'histoire de vie des gastéropodes au même titre que l'otolithe chez les poissons diadromes (Elsdon *et al.*, 2008).

Les rapports Sr:Ca observés pendant la période larvaire chez ces cinq espèces sont proches voire supérieures aux rapports observés dans des structures aragonitiques d'organismes vivant en milieu marin ($\text{Sr:Ca} = 5.5 \pm 0.3 \times 10^{-3}$ - Campana, 1999). Ces valeurs sont cohérentes également avec des valeurs retrouvées dans la phase larvaire marine chez des espèces de poissons tropicaux amphidromes (Lord *et al.*, 2011 ; Tabouret *et al.*, 2011 ; Feutry *et al.*, 2012). Ces résultats suggèrent donc une phase larvaire marine pour les cinq espèces de nérîtes étudiées.

La présence d'une chute drastique de ces rapports à la fin de la phase larvaire tend à conforter un changement de milieu ou un changement ontogénique. Le maintien de rapports Sr:Ca plus bas pendant la phase post-larvaire chez *Clithon spiniperda*, *Clithon comorensis* et *Neritina canalís* semble conforter un changement de milieu. Pour autant les valeurs observées restent dans une gamme proche de valeurs observées en milieu estuarien.

Nos résultats permettent de supposer que les espèces analysées ont eu une phase larvaire marine ou estuarienne et que, par conséquent, l'amphidromie constitue leur cycle biologique.

2.5- Conclusion

Cette étude nous a permis de confirmer la structure minéralogique aragonitique de l'opercule des nérîtes dulçaquicoles et de révéler pour la première fois la présence de caroténoïdes dans le noyau operculaire (opercule larvaire). Nous avons également montré que la croissance de l'opercule est un phénomène dynamique par dépôts périodiques de carbonate de calcium sous forme d'aragonite au niveau du bord interne emboîté dans la gouttière operculaire. Nous avons montré aussi une forte activité minéralisante dans la zone apophysaire. Grâce à l'analyse microchimique nous avons montré que l'opercule pourrait, à l'instar de l'otolithe chez les poissons, jouer le rôle d'archive des milieux traversés et des changements environnementaux subits. À défaut de pouvoir confirmer (par cette méthode) la diadromie chez les espèces étudiées de manière incontestable, à ce stade de notre étude, nous estimons pouvoir raisonnablement la suggérer avec de très fortes présomptions.

L'échantillonnage traité, aussi bien pour le marquage vital que pour la microchimie, ne permettant cependant pas encore une analyse statistiquement robuste, il y a lieu de poursuivre ces analyses et d'utiliser l'ensemble des individus marqués. En particulier, l'analyse en cathodoluminescence et en UV pour les opercules marqués au MnCl_2 et à l'alizarine, aux fins de définir une échelle temporelle de la dynamique de croissance devra être complétée. Il faudra également vérifier la signature spécifique de caroténoïdes au niveau du nucléus et compléter la description des modalités d'organisation et d'archivage des modifications de l'environnement dans l'opercule au cours du cycle biologique. Enfin, concernant la microchimie il reste beaucoup à faire dans la mesure où, contrairement aux otolithes, la validation de la relation entre la concentration des éléments dans l'eau et la concentration dans la matrice operculaire n'a pas encore été réalisée. De plus, nous ne disposons pour l'instant d'aucune donnée du ratio Sr:Ca dans les milieux où ont été prélevées les nérîtes.

Bibliographie

Voir les références bibliographiques en fin de mémoire.



CHAPITRE 6- SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES



La gestion future des petites îles devra permettre de corriger les effets pervers du développement, par la définition d'actions modèles, applicables s'il le faut dans d'autres parties du monde, et basées sur la qualité de la vie et sur la durabilité, beaucoup plus que sur une croissance en soi.

Burac (2006)

Si les îles ont toujours suscité l'émerveillement, force est de constater qu'elles sont fragiles et très vulnérables face aux impacts anthropiques négatifs croissants. A travers l'histoire jusqu'à l'époque moderne, l'homme a contribué à la fragilisation des milieux insulaires vierges, notamment par la surexploitation, la prédation, la destruction ou la fragmentation des habitats (Yu & Lei, 2001). Les petites îles surtout, qu'elles soient tropicales ou localisées sous de plus hautes latitudes, sont particulièrement vulnérables aux conséquences de l'activité humaine (Bouchard *et al.*, 2010). Il est donc indispensable de doter les gestionnaires des espèces et des espaces dans les écosystèmes insulaires des outils et connaissances appropriés.

Les mollusques jouent un rôle important à la fois écologique et économique. Ils constituent un maillon essentiel de la chaîne trophique aussi bien en milieu terrestre qu'en milieu aquatique, une source de protéines pour l'homme, et peuvent notamment être utilisés comme indicateurs. Ils sont peu mobiles mais ont pu coloniser tous les milieux. Notre groupe d'étude, les nérîtes, appartient à une famille primitive qui a su développer des capacités d'adaptations remarquables, qui leur valent leur survie (Baker, 1923) et leur évolution (Abdou *et al.*, 2015). Ils subissent une prédation par l'homme comme nourriture dans plusieurs pays du Pacifique et d'Asie, et leurs coquilles servent de bijoux et d'objets décoratifs dans nombre de pays du monde (Eichhorst 2016). Ils restent pourtant les parents pauvres des études réalisées par les chercheurs, comparativement aux poissons et crustacés, par exemple.

Nous avons fixé comme objectif à notre travail d'apporter des éléments contributifs à la gestion du compartiment eau douce des systèmes insulaires Indo-Pacifiques, par l'acquisition de connaissances fondamentales relatives à la taxinomie et aux traits de vie de certains gastéropodes, en complément des études

déjà réalisées sur d'autres groupes biologiques diadromes. Nous avons pour cela procédé à des analyses de nature diverse, génétiques, morphologiques, microchimiques, etc., sur l'animal, sa coquille ou son opercule.

Le bilan de l'état actuel des connaissances sur l'amphidromie des nérîtes a montré la complexité de ce cycle dont, finalement, les paramètres et les processus évolutifs sont peu connus. Les stratégies de gestion et de conservation des nérîtes amphidromes exigent de développer la recherche sur les traits de vie pour avoir une meilleure compréhension de ce cycle global. Mais le préalable est de savoir de quelles espèces on parle avec certitude. Nous avons donc résolu les problèmes taxinomiques sur notre modèle d'étude, le complexe '*Neritina pulligera*', un taxon nominal englobant plusieurs autres qui lui ont été associés de manière plus ou moins arbitraire ou suivant des critères essentiellement morphologiques. Nos résultats, issus d'analyses moléculaires et morphologiques, ont permis (1) de valider la réalité taxinomique de certains taxons précédemment mis en synonymie de *N. pulligera*, (2) de montrer que l'existence supposée de cette dernière dans l'océan Indien occidental n'est pour le moment pas avérée et (3) de révéler, pour la première fois, la présence d'une de ces espèces, *N. stumpffi*, dans le Pacifique. La phylogénie moléculaire réalisée nous a aussi permis, outre la découverte d'espèces cryptiques, de lever le doute sur beaucoup d'espèces du complexe '*Neritina pulligera*', d'appréhender l'évolution du groupe et de concentrer notre étude sur les spécimens dûment identifiés.

L'étude de la phylogéographie de *N. stumpffi* et *N. canalis*, réalisée avec le gène COI, confirme l'existence de deux barrières biogéographiques filtrantes régulant la circulation des larves de Nerites étudiés 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), des poissons amphidromes (Lord *et al.*, 2012) ou même des poissons récifaux (Gaither *et al.*, 2010). La deuxième entre l'océan Indien et le Pacifique également signalée sur d'autres groupes, et nommée barrière Indo-Pacifique (BIP). Notre étude confirme également le fait que la BIP a été plus ou moins perméable selon les espèces. Ce qui est le cas des deux espèces étudiées ici, dont l'une, *N. stumpffi*, a une répartition Indo-Pacifique, alors que l'autre, *N. canalis*, est limitée à l'océan Pacifique. Les épisodes glaciaires du Pléistocène semblent avoir joué un rôle déterminant dans la phylogéographie de la région Indo-Pacifique et la

distribution observée des deux espèces, en raison des variations eustatiques induites (Crandall *et al.*, 2008 ; Gaither *et al.*, 2010 ; de Bruyn *et al.* 2012). La phylogéographie de *N. stumpffi* nécessiterait d'être affinée, 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 nécessaire d'adjoindre au COI un gène nucléaire, autre que le 28S qui s'est avéré moins discriminant. Dans le cas de la famille des Neritidae, une étude comparative réalisée par Chee (2015) a montré que le gène nucléaire de l'ATPS- α est plus performant pour le barcoding que le COI. Son utilisation pourrait donc s'avérer intéressante. Il serait aussi intéressant de pouvoir dater les événements biogéographiques et d'évaluer l'importance des flux géniques.

La distribution géographique des populations, ne peut s'expliquer seulement par la distance euclidienne et la durée de vie larvaire (DVL), qui n'est pas nécessairement un bon prédicteur des capacités de dispersion de l'espèce (Bowen *et al.*, 2006 ; Weersing & Toonen, 2009 ; Lord *et al.*, 2012). Elle est probablement façonnée par l'interaction de facteurs historiques (paléogéographie) et écologiques (habitats, climat) (Waters *et al.*, 2005). Pour mieux comprendre le processus d'isolement actuel des populations à dispersion marine, il est recommandé de ne pas tenir compte seulement de la distance euclidienne, mais aussi et surtout des observations directes de la circulation océanique (White *et al.*, 2010) et des variations climatiques au cours des temps géologiques (Postaire *et al.*, 2014). Cela étant, il est indéniable qu'une longue phase larvaire marine pour les espèces diadromes favorise la colonisation de milieux insulaires d'eau douce lointains, et permet d'avoir une réserve de larves en mer pouvant recoloniser les îles suite à des perturbations majeures ayant décimé les populations (Keith, 2003). Une courte DVL n'est pas toujours un facteur limitant de la dispersion (Weersing & Toonen, 2009), mais en cas de perturbation prolongée de l'habitat ou de tout autre facteur défavorable au recrutement, une longue DVL permet de résister et donc de prévenir les pertes irréversibles.

L'archipel indo-australien (AIA) semble être à l'origine de l'essentiel de la biodiversité de la province Indo-Pacifique (Roberts *et al.*, 2002 ; Carpenter *et al.*, 2011 ; Cowman & Bellwood 2013 ; Leprieur *et al.*, 2016) et notre étude a montré que la circulation des larves des nérîtes diadromes y a été régulée par, au moins, deux

barrières biogéographiques au cours des temps géologiques. Il apparaît donc clairement que l'étude de la dispersion et de la connectivité sont essentielles 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 espèces de nérîtes étudiées 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). La survie des nérîtes amphidromes est en effet, comme toute celle des espèces diadromes, conditionnée par leur capacité à pouvoir réaliser la double migration obligatoire dans leur cycle vital : la dévalaison des larves vers la mer et la montaison des post-larves après le recrutement. Le maintien de l'intégrité du cours inférieur et de l'estuaire, en particulier, semble plus important pour la conservation de ces espèces que le cours supérieur des rivières (Bell, 2009 ; Cook *et al.*, 2012). Il faut aussi tenir compte que les nérîtes évoluent sur des substrats rocheux et non dans la vase, lors des aménagements de rivières.

Enfin, l'étude de l'opercule en tant qu'outil multiusage nous a permis de confirmer sa composition minéralogique, de révéler, pour la première fois, la présence de caroténoïdes dans son nucléus, de valider pratiquement la diadromie par la microchimie des éléments isotopiques et de valider son rôle d'archive environnementale. L'étude de l'opercule pourrait donc permettre d'approfondir les connaissances sur les traits de vie des nérîtes amphidromes. L'analyse en cathodoluminescence et en UV des échantillons marqués au $MnCl_2$ et à l'alizarine doit donc se poursuivre afin d'arriver à établir une échelle temporelle de croissance sur celui-ci. Les résultats préliminaires de la microchimie étant encourageant mais statistiquement encore peu représentatifs, il y a lieu de poursuivre ces analyses afin d'affiner les résultats.

Les nérîtes amphidromes des îles tropicales ont développé un cycle spécifique et complexe. Les mécanismes expliquant leur distribution et leur dispersion sont gouvernés par des processus biogéographiques, biologiques, physiologiques et

physiques. Les altérations anthropiques des bassins versants dans le cadre des changements globaux ont de graves conséquences sur leur maintien dans certaines régions. Il est donc urgent de poursuivre les recherches sur ces organismes afin de permettre aux gestionnaires de mettre en place des outils de suivi des espèces.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- 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.** (soumis).— Révision du complexe '*Neritina pulligera*' (Linné, 1767) (Gastropoda : Neritidae) par approche taxinomique et barcoding.
- Abdou A., Tabouret H., Keith P. & Galzin R.** 2013.— Les opercules : quel potentiel comme archives des traits d'histoire de vie des gastéropodes diadromes ? *Colloque National de Sclérochronologie « Structures dures et/ou calcifiées chez les organismes aquatiques : Leur utilisation en écologie halieutique »*, 2 au 4 Juillet 2013. Rennes - Agrocampus Ouest
- Agnarsson I. & Kuntner M.** 2012.— The generation of a biodiversity hotspot: biogeography and phylogeography of the western Indian Ocean islands. In: *Current Topics in Phylogenetics and Phylogeography of Terrestrial and Aquatic Systems*. pp 33–82. Prof. Kesara Anamthawat-Jónsson (Ed.), InTech.
- 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*. DOI: 10.1111/jeb.12929.
- Alexander J. E. & Covich A. P.** 1991.— Predation risk and avoidance behavior in two freshwater snails. *Biology Bulletin*, 180: 387-393.
- Allibone R. M. & Wallis G. P.** 1993.— Genetic variation and diadromy in some native New Zealand galaxiids (Teleostei: Galaxiidae). , 50: 19-33.
- Andersen F. A. & Brecevic L.** 1991.— Infrared spectra of amorphous and crystalline calcium carbonate. *Acta Chemica Scandinavica*, 45(10): 1018-1024.
- Arai T. & Hirata T.** 2006.— Differences in the trace element deposition in otoliths between marine- and freshwater-resident Japanese eels, *Anguilla japonica*, as determined by laser ablation ICPMS. *Environmental Biology of Fishes*, 75(2) : 173–182.
- Auzoux-Bordenave S., Brahmi C., Badou A., de Rafélis M. & Huchette S.** 2015.— Shell growth, microstructure and composition over the development cycle of the European abalone *Haliotis tuberculata*. *Marine Biology*, 162: 687–697.
- Avise J. C.** 1998, The history and purview of phylogeography: A personal reflection. *Molecular Ecology*, 7:371–379.

Avise J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb & N. C. Saunders 1987.— Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489-522.

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.

B

Backeljau T., Janssens L. & Jocqué R. 1986 (1985).— Report on the freshwater molluscs of the Comoro Islands collected by the zoological mission 1983 of the "Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Tervuren". *Revue Zool. Afr.*, 99: 321-330.

Baker, H.B. 1923.— Notes on the radulae of the Neritidae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 75: 117–178.

Bandel K. 2001.— The history of *Theodoxus* and *Neritina* connected with description and systematic evaluation of related Neritimorpha (Gastropoda). *Mitteilungen des Geologische-Palaentologische Institute Universität Hamburg* 85: 65–164.

Bandelt H-J, Forster P. & Röhl A. 1999.— Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 37-48

Barats A. 2006.— *Micro analyse quantitative des éléments traces dans la calcite de la coquille Saint Jacques (Pecten maximus) par Ablation Laser ICP-MS: une archive journalière de la biogéochimie des environnements côtiers tempérés.* Thèse de doctorat de l'Université de Pau et des Pays de l'Adour. 257p + annexes.

Barber P.H., Palumbi S.R., Erdmann M.V., Moosa M.K. 2002.— Sharp genetic breaks among populations of *Haptosquilla pulchella* (Stomatopoda) indicate limits to larval transport: patterns, causes and consequences. *Molecular Ecology*, 11: 659-674.

Barnard W. & De Waal D. 2006.— Raman investigation of pigmentary molecules in the molluscan biogenic matrix. *Journal of Raman Spectroscopy*, 37(1-3): 342-352.

Barroso C. X. & Matthews-Cascon H. 2009.— Spawning and intra-capsular development of *Neritina zebra* (Bruguière, 1792) (Mollusca: Gastropoda: Neritidae) under laboratory conditions. *Invertebrate Reproduction & Development*, 53 (3): 137-143. <http://dx.doi.org/10.1080/07924259.2009.9652299>.

Barroso C. M., Nunes M., Richardson C. A. & Moreira M. H. 2005.—The gastropod statolith: a tool for determining the age of *Nassarius reticulatus*. *Marine Biology*, 146: 1139–1144.

Bell K.N.I. 2009.— What comes down must go up: The migration cycle of Juvenile-Return anadromous taxa. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 69: 321–341.

Benstead J.P., March J.G., Pringle C.M. & Scatena, F.N. 1999.— Effects of low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. *Ecol. Appl.*, 9: 656– 668.

- Benstead J.P., March J.G., Pringle C.M.** 2000.— Estuarine larval development and upstream post-larval migration of freshwater shrimps in two tropical rivers of Puerto Rico. *Biotropica*, 32: 545–548.
- Bettencourt V. & Guerra A.** 2001.— Age studies based on daily growth increments in statoliths and growth lamellae in cuttlebone of cultured *Sepia officinalis*. *Marine Biology*, 139: 327–334.
- Biggs B.J.F. & Smith R. A.** 2002.— Taxonomic richness of stream benthic algae: effects of flood disturbance and nutrients. *Limnology and Oceanography*, 47:1175–1186.
- Bishop C.D., Huggett M.J., Heyland A., Hodin J., Brandhorst B.P.** 2006.— Interspecific variation in metamorphic competence in marine invertebrates: the significance for comparative investigations into the timing of metamorphosis. *Integrative and Comparative Biology*, 46: 662–682.
- Blanco J.F. & Scatena F.N.** 2005.— Floods, habitat hydraulics and upstream migration of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) in Northeastern Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, 41: 55–74.
- Blanco J.F. & Scatena F.N.** 2006.— Hierarchical contribution of river-ocean connectivity, water chemistry, hydraulics, and substrate to the distribution of diadromous snails in Puerto Rico streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 25 (1): 82–98.
- Blanco J.F. & Scatena F.N.** 2007.— The spatial arrangement of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) during upstream migration in a split-channel reach. *River Res. Appl.*, 23: 235–245.
- Blanco-Libreros J.F. & Arroyave-Rincó A.** 2009.— Daños por depredación y tamaño de concha del caracol diádromo *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) en el Río Mameyes, Puerto Rico. *Rev. Biol. Trop.*, 57: 1069–1080.
- Boettger** 1890.— Zur Kenntnis der Land- und Süßwassermollusken von Nossi-Bé. II. *Nachrichtsblatt der Malakozoologischen Gesellschaft*, 22 : 81–137.
- Bonnemaison Joël.** 1990.— Vivre dans l'île [Une approche de l'îlénité océanienne]. In: *Espace géographique*, 19-20 (2) : 119–125. doi : 10.3406/spgeo.1990.2961.
- Bouchard Ch., Marrou L., Plante S., Payet P. & Duchemin E.** 2010.— Les petits États et territoires insulaires face aux changements climatiques : vulnérabilité, adaptation et développement, *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement* [En ligne], Volume 10 Numéro 3 | décembre 2010, mis en ligne le 19 janvier 2011, consulté le 17 juillet 2014. URL : <http://vertigo.revues.org/10634> ; DOI : 10.4000/vertigo.10634
- Bouchet P. & Warén A.** 1979.— Planktotrophic larval development in deep-water gastropods. *Sarsia* 64: 37–40.
- Bouchet P. & Abdou A.** 2001. — Recent extinct land snails (Euconulidae) from the Gambier Islands with remarkable apertural barriers. *Pacific Science*, 55 (2) : 121–127.
- Bouchet P. & Abdou A.** 2003. — Endemic land snails from the Pacific islands and the Museum record: documenting and dating the extinction of the terrestrial Assimineidae of the Gambier Islands. *Journal of Molluscan Studies*, 69 : 165–170.

- Bouchet P. & J.-P. Rocroi** 2005.— Classification and nomenclator of Gastropods families. *Malacologia* 47(1-2): 1-397.
- Bowen B.W., Bass A.L., Rocha L.A., Grant W.S., Robertson D.R.** 2001.— Phylogeography of the Trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution*, 55: 1029-1039
- Bowen B. W., Bass A. L., Muss A., Carlin J. & Robertson D. R.** 2006.— Phylogeography of two Atlantic squirrelfishes (Family Holocentridae): exploring links between pelagic larval duration and population connectivity. *Marine Biology*, 149(4): 899–913.
- Boyero L.** 2011.— Gradient Latitudinal de Biodiversité. *Écologie.net*, 32.
- Brasher A. M.** 1997.— Life history characteristics of the native Hawaiian stream snail *Neritina granosa* (hihiwai). Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawaii at Manoa, Hawaii. Technical Report 114.
- Brasher A. M.** 2003.— Impacts of human disturbances on biotic communities in Hawaiian streams. *BioScience*, 53: 1052– 1060.
- Brigand L.** 2002.— *Les îles du Ponant*. Plomelin : Éditions Palantines, 480 p.
- Briggs J.C.** 1974.— *Marine zoogeography*. McGraw Hill, New York.
- Brown D. S.**— 1994. *Freshwater snails of Africa and their medical importance*. Taylor and Francis. London, UK. 608 pp.
- Brown RJ & Severin KP.** 2009.— Otolith chemistry analyses indicate that water Sr: Ca is the primary factor influencing otolith Sr: Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66: 1790-1808
- Bunje P. M. E.** 2005.— Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae). *Molecular Ecology*, 14(14), 4323-4340.
- 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.
- Burac M.** 2006.— « Quel développement dans les petites îles tropicales ? », in : R. Confiant and al. (éds.), *À l'arpenteur inspiré*, Matoury, Ibis rouge, p. 371-398.
- Burris J.A., Bamford M.S. & Stewart A.J.** 1990.— Behavioral responses of marked snails as indicators of water quality. *Environ. Toxicol. Chem.*, 9: 69–76.

C

- Campana S.E.** 1999.— Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 188: 263–297.
- Carpenter K.E., Niem V.H.** (eds). 1998.— FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 1. Seaweeds, corals, bivalves and gastropods. Rome, FAO. pp. 1-686.
- Carpenter K. E., Barber P. H., Crandall E. D., et al.**, 2011.— Comparative Phylogeography of the Coral Triangle and Implications for Marine Management. *Journal of Marine Biology*, vol. 2011. doi: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., Lorion J., Brisset J., Cruaud C., Maestrati P., Utge J. & Samadi S.** 2012.— Speciation patterns in gastropods with long-lived larvae from deep-sea seamounts. *Molecular Ecology*, 21 (19): 4828–4853.
- 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). *Mar. Biol.*, 160: 1395–1406.
- Ceballos G., Ehrlich P. R., Barnosky A. D., García A., Pringle R. M. & Palmer T. M.** 2015.— Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5). DOI: 10.1126/sciadv.1400253
- Chatzinikolaou E. & Richardson C. A.** 2007.— Evaluating growth and age of netted whelk *Nassarius reticulatus* (Gastropoda: Nassariidae) using statolith growth rings. *Marine Ecology Progress Series*, 342: 163–176.
- Checa Antonio G. & Jiménez-Jiménez Antonio P.** 1998.— Constructional Morphology, Origin, and Evolution of the Gastropod Operculum. *Paleobiology*, 24 (1): 109-132.
- Chee S.Y.** 2015.— Limitations of cytochrome oxidase I for the barcoding of Neritidae (Mollusca: Gastropoda) as revealed by Bayesian analysis. *Genetics and Molecular Research*, 14 (4): 5677–5684. <http://dx.doi.org/10.4238/2015.May.25.20>.
- Chen X., Jiao J. & Tong X.** 2011.— A generalized model of island biogeography. *Science China Life Sciences*, 54(11) : 1055-1061.
- Chevrier H.** 2007.— Vivre dans des îles... un milieu complexe, unique et changeant. *Les Îles*, 2 (4).
- Colgan D., Ponder W. F. & Eggler P. E.** 2000.— Gastropod evolutionary rates and phylogenetic relationships assessed using partial 28S rDNA and histone H3 sequences. *Zoologica Scripta*, 29(1): 29-63.
- Colgan D. J., Ponder W. F., Beacham E. & Macaranas J. M.** 2003.— Gastropod phylogeny based on six segments from four genes representing coding or non-coding and mitochondrial or nuclear DNA. *Molluscan Research*, 23(2): 123-148.
- Cook B.D., Page T.J. & Hughes J.M.** 2012.— Phylogeography of related diadromous species in continental and island settings, and a comparison of their potential and realized dispersal patterns. *Journal of Biogeography*, 39: 421–430
- Cook B.D., Bernays S., Pringle C.M. & Hughes J.M.** 2009.— Marine dispersal determines the genetic population structure of stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes. *Journal of the North American Benthological Society*, 28 : 709–718.
- Coutant C.C. & Chen C.H.** 1993.— Strontium microstructures in scales of freshwater and estuarine striped bass (*Morone saxatilis*) detected by laser ablation mass spectrometry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1318–1323.
- Covich A. P.** 2006.— Dispersal-limited biodiversity of tropical insular streams. *Polish Journal of Ecology*, 54(4) : 523-547.

- Cowen R.K., Lwiza K.M.M., Sponaugle S., Paris C.B., Olson D.B.** 2000.— Connectivity of marine populations: open or closed? *Science*, 287: 857–859.
- 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.
- Crandall E.D.** 1999.— Early life history aspects of amphidromous neritid snails in Moorea, French Polynesia. *Berkeley Sci.*, 3: 98–103.
- 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.
- Crandall E.D., Trembl E.A., Barber P.H.**, 2012.— Coalescent and biophysical models of stepping-stone gene flow in neritid snails. *Mol. Ecol.*, 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.
- Crowe T.** 1996.— Different effects of microhabitat fragmentation on patterns of dispersal of an intertidal gastropod in two habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 206: 83-107.

D

- Darlu P., Tassy P.** 1993.— *Reconstruction phylogénétique : concepts et méthodes*. Collection Biologie Théorique, Masson, Paris.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D.** 2012.— jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9: 772.
- 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: David Gower et al. (eds.) *Biotic Evolution and Environmental Change in Southeast Asia*. pp. 316-347. [Online]. Systematics Association Special Volume Series. Cambridge: Cambridge University Press. Available from: Cambridge Books Online <<http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511735882.015>> [Accessed 29 July 2015].
- De Gelder J., De Gussem K., Vandenabeele P. & Moens L.** 2007).— Reference database of Raman spectra of biological molecules. *Journal of Raman Spectroscopy*, 38(9): 1133-1147.
- Delsuc F. & Douzery E. J. P.** 2004a.— Les méthodes probabilistes en phylogénie moléculaire : (1) Les modèles d'évolution des séquences et le maximum de vraisemblance. *Biosystema*, 22 : 59-74.
- Delsuc F. & Douzery E. J. P.** 2004b.— Les méthodes probabilistes en phylogénie moléculaire : (2) L'approche bayésienne. *Biosystema*, 22 : 75-86.
- Delsuc F., Stanhope M. J. & Douzery E. J. P.** 2003.— Molecular systematics of armadillos (Xenarthra ; Dasypodidae) : contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28 : 261-275.

- de Oliveira L. N., de Oliveira V. E., D'ávila S., Edwards H. G. & de Oliveira L. F. C.** 2013.— Raman spectroscopy as a tool for polyunsaturated compound characterization in gastropod and limnic terrestrial shell specimens. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 114: 541-546.
- de Rafélis M., Lartaud F. & Mouchi V.**, 2013.— Sclérochronogéochimie haute résolution chez les coquilles d'ostréidés : du signal saisonnier au signal tidal semi-diurne. *Colloque National de Sclérochronologie « Structures dures et/ou calcifiées chez les organismes aquatiques : Leur utilisation en écologie halieutique »*, 2 au 4 Juillet 2013. Rennes - Agrocampus Ouest.
- Dennenmoser S., Thiel M., Schubart C.D.**, 2010.— High genetic variability with no apparent geographic structuring in the mtDNA of the amphidromous river shrimp *Cryphiops caementarius* (Decapoda: Palaemonidae) in Northern-Central Chile. *J. Crustacean Biol.*, 30: 762-766
- Doherty P.J., Planes S., Mather P.** 1995.— Gene flow and larval duration in seven species of fish from the Great Barrier Reef. *Ecology*, 76: 2373-2391.
- Douady C.J., Delsuc F., Boucher Y., Doolittle W.F., Douzery E.J.P.**, 2003.— Comparison of Bayesian and maximum likelihood bootstrap measures of phylogenetic reliability. *Molecular Biology and Evolution*, 20(2) : 248-254.
- Doumenge F.** 1984.— «Unité et diversité des caractères naturels des îles tropicales», in (dir.), *Nature et hommes dans les îles tropicales: réflexions et exemples*. Bordeaux, CEGET : CRET, p. 9-24.
- Douzery E. J. P., Blanquart S., Criscuolo A., Delsuc F., Douady C., Lartillot N., Philippe H. & Ranwez V.**, 2010.— "Phylogénie moléculaire". Pp. 183-243, in : *"Biologie Evolutive"* : collection LMD [F. Thomas, T. Lefèvre & M. Raymond eds]. De Boeck, Bruxelles
- Drinkwater K.F. & Frank K.T.** 1994.— Effects of river regulation and diversion on marine fish and invertebrates. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosys.*, 4: 135–151.
- Duda Jr T. F. & Lee T.** 2009.— Isolation and population divergence of a widespread Indo-West Pacific marine gastropod at Easter Island. *Marine biology*, 156(6) : 1193-1202.
- Dudgeon D.** 2003.— The contribution of scientific information to the conservation and management of freshwater biodiversity in tropical Asia. *Hydrobiologia*, 500: 295–314.

E

- Eichhorst T. E.** 2016.— *Neritidae of the World, Vol. 1*. Harxheim, ConchBooks, 694 pp.
- Elsdon T.S. & Gillanders B.M.** 2002.— Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(11): 1796–1808.
- Elsdon T.S. & Gillanders B.M.** 2003a.— Reconstructing migratory ; patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13: 219–235

- Elsdon T.S. & Gillanders B.M.** 2003b.— Relationship between water and otolith elemental concentrations in juvenile black bream *Acanthopagrus butcheri*. *Mar Ecol Prog Ser*, 260:263–272
- Elsdon T.S. & Gillanders B.M.** 2005.— Strontium incorporation into calcified structures: separating the effects of ambient water concentration and exposure time. *Marine Ecology Progress Series*, 285: 233–243
- Excoffier L., Smouse P. E., Quattro 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.

F

- Feutry P., Keith P., Pécheyran C., Claverie F. & Robine T.** 2011.— Evidence of diadromy in the French Polynesian *Kuhlia malo* (Teleostei: Percoidae) inferred from otolith microchemistry analysis. *Ecology of freshwater fish*, 20(4): 636–645.
- Feutry P., Valade P., Ovenden J.R., Lopez P.J. & Keith P.** 2012a.— Pelagic larval duration of two diadromous Kuhlidae species (Teleostei: Percoidae) from Indo-Pacific insular systems. *Marine and Freshwater Research*, 63 : 397–402.
- Feutry P., Tabouret H., Maeda K., Pécheyran C., Keith P.** 2012b.— Diadromous life cycle and behavioural plasticity in freshwater and estuarine Kuhlidae species (Teleostei) revealed by otolith microchemistry, *Aquatic biology*, 15 :195–204.
- 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.
- Fischer-Piette E. & Vukadinovic,** 1974.— Les mollusques terrestres des îles Comores. *Mém.Mus.Natn.Hist.Nat.* **84** : 1–75.
- Fleming T. H.** 2010.— The Theory of Island Biogeography at Age 40. *Evolution*, 64: 3649–3651. doi:10.1111/j.1558-5646.2010.01104.x.
- 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.
- Ford J.I.** 1979.— Biology of a Hawaiian fluvial gastropod *Neritina granosa* Sowerby (Prosobranchia: Neritidae). MSc thesis, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Ford J.I. & Kinzie Iii R.A.** 1982.— Life crawls upstream. *Natur. Hist.*, 91:60–67.
- Frey M. A.** 2010.— A revised classification of the gastropod genus *Nerita*. *Veliger* 51: 1–7
- Frey M. A.** 2010.— The relative importance of geography and ecology in species diversification: evidence from a tropical marine intertidal snail (*Nerita*). *Journal of Biogeography*, 37: 1515–1528. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02283.x

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.

G

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 fluvus*). *J. Biogeogr.*, 37: 133-147

Gaither M.R., Bowen B.W., Bordenave T-R, Rocha L.A., Newman S.J., Gomez J.A., Van Herwerden L., Craig M.T. 2011.— Phylogeography of the reef fish *Cephalopholis argus* (Epinephelidae) indicates Pleistocene isolation across the indo-pacific barrier with contemporary overlap in the coral triangle. *BMC Evol. Biol.*, 11: 189

Gargominy O. 2008.— Beyond the alien invasion: a recently discovered radiation of Nesopupinae (Gastropoda: Pulmonata: Vertiginidae) from the summits of Tahiti (Society Islands, French Polynesia). *Journal of Conchology*, 39(5): 517-536

Gerlach J., Köhler F. & Madhyastha A. 2011.— *Neritina pulligera*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 03 October 2012.

Germanaz Ch. 2005.— De l'escale au réseau : suites typologiques et fonctions d'île. In: Nathalie Bernardie et François Taglioni (dir.), *Les dynamiques contemporaines des petits espaces insulaires : de l'île-relais aux réseaux insulaires*. Karthala - Hommes et sociétés. Paris, 2005, 443 p.

Gillet P., Biellmann C., Reynard B. & McMillan P. 1993.— Raman spectroscopic studies of carbonates part I: High-pressure and high-temperature behaviour of calcite, magnesite, dolomite and aragonite. *Physics and Chemistry of Minerals*, 20: 1-18.

Gombaud S. 2007.— *Iles, insularité et îléité : le relativisme dans l'étude des espaces archipélagiques*. Thèse de doctorat de l'Université de la Réunion, 1101 p.

Gorbach K.R., Benbow M.E., McIntosh M. D. & Burky A. J. 2012.— Dispersal and upstream migration of an amphidromous neritid snail: implications for restoring migratory pathways in tropical streams. *Freshwater Biology*, 57(8): 1643–1657

Grana-Raffucci F. A. & Appeldoorn R. S. 1997.— Age determination of larval strombid gastropods by means of growth increment counts in statoliths. *Fishery Bulletin*, 95(4): 857-862.

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.

Gros-Désormeaux J.-R. 2012.— « La biodiversité dans des territoires insulaires, approche théorique et perspectives de développement », *Développement durable et territoires* [En ligne], Vol. 3, n° 1 | Mai 2012, mis en ligne le 07 janvier 2013, consulté le 05 août 2013. URL : <http://developpementdurable.revues.org/9241> ; DOI : 10.4000/developpementdurable.9241

- Gunnell G. F.** 2013.— Biogeography and the legacy of Alfred Russel Wallace, *Geologica Belgica* [En ligne], volume 16, number 4 - Dispersal of continental vertebrates during the Paleogene, 211-216. URL : <http://popups.ulg.ac.be/1374-8505/index.php?id=4234>.
- Guyomard D., Petit M., Desruisseaux M., Stretta J.-M. & Gardel L.** 2006.— Hydroclimat du sud-ouest de l'océan Indien et océanographie spatiale. pp. 39-65. In : Petit Michel (ed.), Huynh Frédéric (ed.). *Halieutique et environnement océanique : le cas de la pêche palangrière à l'espadon depuis l'île de la Réunion*. Paris : IRD.

H

- Hansen T. A.** 1980.— Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropods. *Paleobiology*, 6(2): 193-207.
- Hassouna N., Michot B. & Bachellerie J.-P.** 1984.— The complete nucleotide sequence of mouse 28S rRNA gene: implications for the process of size increase of the large subunit rRNA in higher eukaryotes. *Nucleic Acids Res* 12: 3563–3583
- Hau S.** 2007.— *Hiihiwai (Neritina granosa Sowerby)* recruitment in lao and Honomanu streams on the island of Maui, Hawaii. In: N.L. Evenhuis & J.M. Fitzsimons (Eds), *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stu., 3, 171–181.
- Hau S., Way C.M. & Burky A.J.** 1992.— *Life cycle of the endemic limpet Neritina granosa (Sowerby), in Palauhulu Stream, Maui*. 43rd Annual Meeting of American Institute of Biological Sciences. Ecological Society of America, 9–13 August, Honolulu, Hawaii (abstract).
- Hawkes G. P., Day R. W., Wallace M. W. & Harriden T. D.**, 1997.— Optimum conditions using manganese as a shell marker for abalone age validation studies. *Molluscan Research*, 18: 169-181
- Hawkes G. P., Day R. W., Wallace M. W., Nugent K. W., Bettiol A. A., Jamieson D. N., Williams M. C.** 1996.— Analyzing the growth and form of mollusc shell layers, in situ, by cathodoluminescence microscopy and Raman spectroscopy. *Journal of shellfish research*, 15: 659–666
- Haynes A.** 1988.— Notes on the Stream Neritids (Gastropoda; Prosobranchia) of Oceania. *Micronesia* 21: 93-102.
- Haynes A.** 1990.— The numbers of freshwater gastropods on Pacific islands and the theory of island biogeography. *Malacologia* 31(2): 237-248.
- Haynes A.** 2000.— The distribution of freshwater gastropods on four Vanuatu islands: Espiritu Santo, Pentecost, Efate and Tanne (South Pacific). *Ann. Limnol.*, 36(2): 101–111.
- Haynes A.** 2001.— *Freshwater snails of the tropical pacific islands*. Institute of Applied Sciences, Suva.
- Haynes A.** 2005.— An evaluation of members of the genera *Clithon* Montfort, 1810 and *Neritina* Lamarck 1816 (Gastropoda: Neritidae).- *Molluscan Research* 25(2) : 75-84
- Haynes A., Taylor B.J.R. & Varley M.E.** 1985.— The influence of the mobility of

- Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, A.E.) (Prosobranchia: Hydrobiidae) on its spread. *Arch. Hydrobiol.*, 103: 497–508.
- Heaney L. R., Danilo S. Balet D. S. & Rickart E. A.** 2013.— Models of oceanic island biogeography: changing perspectives on biodiversity dynamics in archipelagoes. *Frontiers of Biogeography*, 5(4): 249–257.
- Hebert P. D., Ratnasingham S., de Waard J. R.** 2003.— Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270** : S96–S99.
- Hennig W.**, 1966.— *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press (Urbana, USA).
- Hickerson M. J., Carstens B. C., Cavendar-Bares J., Crandall K. A., Graham C. H., Johnson J. B., Rissler L., Victoriano P. F., Yoder A. D.** 2010.— Phylogeography's past, present and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 291–301
- Hidaka H. & Kano Y.** 2014.— Morphological and Genetic Variation Between the Japanese Populations of the Amphidromous Snail *Stenomelania crenulata* (Cerithioidea: Thiaridae). *Zool. Sci.*, 31(9): 593–602.
- Hirata T., Nishiwaki S., Ueda H., Tsuchiya Y., & Sato T.** 1992.— Seasonal changes in moving activity of *Clithon retropictus* (Prosobranchia: Neritidae). *Venus*, 51: 57–66.
- Hoareau T. B., Bosc P., Valade P., Berrebi P.** 2007a.— Gene flow and genetic structure of *Sicyopterus lagocephalus* in the south-western Indian Ocean, assessed by intron-length polymorphism. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 349 : 223–234
- Hoareau T. B., Lecomte-Finiger R., Grondin H. P., Conand C., Berrebi P.** 2007b.— Oceanic larval life of La Réunion 'bichiques', amphidromous gobiid post-larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 333: 303–308.
- Hodges M.H. & Allendorf F.W.** 1998.— Population genetics and pattern of larval dispersal of the endemic Hawaiian freshwater amphidromous gastropod *Neritina granosa* (Prosobranchia: Neritidae). *Pacific Science*, 52: 237–249.
- Holthuis B. V.** 1995.— *Evolution between marine and freshwater habitats: a case study of Gastropod suborder Neritopsina*. PhD thesis, University of Washington DC, USA.
- Horne J.B., Van Herwerden L., Choat H.J., Robertson D.R.** 2008.— High population connectivity across the Indo-Pacific: congruent lack of phylogeographic structure in three reef fish congeners. *Mol. Phyl. Evol.*, 49: 629–638
- Huryn A.D. & Denny M.W.** 1997.— A biomechanical hypothesis explaining upstream movements by the freshwater snail *Elimia*. *Funct. Ecol.*, 11: 472–483.
- I
- Iida M., Watanabe S., Shinoda A. & Tsukamoto K.** 2008.— Recruitment of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* to the estuary of the Ota River, Wakayama, Japan. *Environmental Biology of Fishes*. 83: 331–341.

J

- Jackson G. D. & Moltschaniwskyj N. A.** 1999.— Analysis of precision in statolith derived age estimates of the tropical squid *Photololigo* (Cephalopoda: Loliginidae). *ICES Journal of Marine Science*, 56: 221–227.
- Jackson G. D. & Moltschaniwskyj N. A.** 2001.— The influence of ration level on growth and statolith increment width of the tropical squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae): an experimental approach. *Marine Biology*, 138: 819–825. DOI: [10.1007/s002270000496](https://doi.org/10.1007/s002270000496)
- Jeffrey B., Hale P., Degnan B. M. & Degnan S. M.** 2007.— Pleistocene isolation and recent gene flow in *Haliotis asinina*, an Indo-Pacific vetigastropod with limited dispersal capacity. *Molecular Ecology*, 16 (2): 289–304. doi: [10.1111/j.1365-294X.2006.03141.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03141.x)
- Johnson P.D. & Brown K.M.** 1997.— The role of current and light in explaining the habitat distribution of the lotic snail *Elimia semicarinata* (Say). *J. North Amer. Bentholog. Soc.*, 16: 545–561.
- Jørgensen A., Kristensen T. K. & Madsen H.** 2008.— A molecular phylogeny of apple snails (Gastropoda, Caenogastropoda, Ampullariidae) with an emphasis on African species. *Zoologica Scripta*, 37(3): 245–252.
- Jovelín R. & Justine J.-L.** 2001.— Phylogenetic relationships within the Polyopisthocotylean monogeneans (Plathyhelminthes) inferred from partial 28S rDNA sequences. *International Journal for Parasitology* 31: 393–401.

K

- Kaim A. & Sztajner P.** 2005.— The opercula of neritopsid gastropods and their phylogenetic importance. *Journal of Molluscan Studies*, 71:211–219.
- Kano Y.** 2006.— Usefulness of the opercular nucleus for inferring early development in neritimorph gastropods. *Journal of Morphology*, 267: 1120–1136.
- Kano Y.** 2009.— Hitchhiking behaviour in the obligatory upstream migration of amphidromous snails. *Biol Lett* 5:465–468
- 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.
- 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*. *Zool. Scr.*, 33: 423–437.
- Kano Y. & Kase T.** 2008.— Diversity and distributions of the submarine-cave Neritiliidae in the Indo-Pacific (Gastropoda: Neritimorpha). *Org Divers Evol*, 8: 22–43
- Kano Y, Chiba S, Kase T.** 2002.— Major adaptive radiation in neritopsine gastropods estimated from 28S rRNA sequences and fossil records. *Proc R Soc B* 269:2457–2465.

- Kano Y, Fukumori H, Brenzinger B, Warén A.** 2013.— Driftwood as a vector for the oceanic dispersal of estuarine gastropods (Neritidae) and an evolutionary pathway to the sunken-wood community. *Journal of Molluscan Studies*, **79**: 378–382.
- Kano Y, Strong EE, Fontaine B, Gargominy O, Glaubrecht M, Bouchet P.** 2011.— Focus on freshwater snails. In: Bouchet P, Le Guyader H, Pascal O (eds) *The Natural History of Santo*. Patrimoines naturels 70. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp 257–264.
- 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.
- Keith P. & Lord C.** 2011a.— Systematics of Sicydiinae. Pp. 243–277. in: R.A. Patzner, J.L. Van Tassell, M. Kovacic & B.G. Kapoor (ed.). *The Biology of Gobies*. Science Publishers Inc.
- Keith P. & Lord C.** 2011b.— Tropical freshwater gobies: Amphidromy as a life cycle. Pp. 119–128. in: R.A. Patzner, J.L. Van Tassell, M. Kovacic & B.G. Kapoor (ed.). *The Biology of Gobies*. Science Publishers Inc.
- 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 pp
- Keith P., Galewski T., Gattaneo-Berrebi G., Hoareau T. & Berrebi P.** 2005.— Ubiquity of *Sicyopterus lagocephalus* (Teleostei: Gobiodei) and phylogeography of the genus *Sicyopterus* in the Indo-Pacific area inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **37**: 721–732.
- Keyse J., Crandall E. D., Toonen R. J., Meyer C. P., Trembl E. A. & Riginos C.**— 2014. The scope of published population genetic data for Indo-Pacific marine fauna and future research opportunities in the region. *Bulletin of Marine Science*, **90**(1) : 47–78.
- Kobayashi S. & Iwasaki K.** 2002.— Distribution and spatiotemporal variation in the population structure of the fluvial neritid gastropod *Clithon retropictus*. *Benthos Res.*, **57**: 91–101.
- Koike K.** 1996.— Embryonic development and larval dispersal in the Neritidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Galaxea*, **13**: 129–130.

L

- Ladd H. S.** 1960.— Origin of the Pacific island molluscan fauna. *American Journal of Science*, **258**: 137–150.
- Lartaud F., de Rafelis M., Ropert M., Emmanuel L., Geairon P., Renard M.** 2010.— Mn labelling of living oyster: Artificial and natural cathodoluminescence analyses as a tool for age and growth rate determination of *C. gigas*. *Aquaculture*, **300**: 206–217.
- Lasserre G.** 2011.— Îles. in : *Iles et insularité*. Dossier documentaire. Connaissances générales. Compilé par J.M. Dauriac – professeur de géographie CPGE – Lycée Michel Montaigne – Bordeaux. Publié le lundi 30 mai 2011. URL : <http://www.geographica.danslamarge.com/Le-dossier-de-base-sur-iles-et.html> (consulté le 14/08/2013)

- Lavery S., Moritz C., Fiedler D.R.** 1995.— Changing patterns of population structure and gene flow at different spatial scales in *Birgus latro* (the coconut crab). *Heredity*, 74: 531-541
- Lavery S., Moritz C., Fiedler D.R.** 1996.— Indo-pacific population structure and the evolutionary history of the coconut crab *Birgus latro*. *Mol. Ecol.*, 5: 557-570
- Leakey R. E. & Lewin R.** 1996.— *The sixth extinction. Biodiversity and its survival*. Weidenfeld and Nicolson, London. 271 p.
- Lecomte-Finiger R.** 1992.— Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Marine Biology*, 114: 205-210.
- Leprieur F. et al.** 2016. — Plate tectonics drive tropical reef biodiversity dynamics. *Nature Communications*, 7:11461. doi: [10.1038/ncomms11461](https://doi.org/10.1038/ncomms11461)
- Lessios H.A. & Robertson D.R.** 2006.— Crossing the impassable: genetic connections in 20 reef fishes across the eastern Pacific Barrier. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.*, 273: 2201-2208
- Lessios H.A., Kessing B.D., Pearse J.S.** 2001.— Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, 55: 955-975.
- Lessios H.A., Kane J., Robertson D.R.** 2003.— Phylogeography of the pantropical sea urchin *Triploneustes*: contrasting patterns of population structure between oceans. *Evolution*, 57: 2026-2036.
- Levin L. A.** 2006.— Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and comparative biology*, 46(3): 282-297.
- Librado P. & Rozas J.** 2009.— DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25: 1451-1452
- Limpalaer L.** 2009.— Coup de projecteur sur les Neritidae. Introduction : situation chez les gastropodes, histoire, autres familles. Caractères morphologiques, taxonomie. *Xenophora*, 128 : 29-33.
- Linnaeus, C.** 1767.— *Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Holmiae. 12th ed. v. 1 (pt 2): 533-1327, *available online at* <http://www.biodiversitylibrary.org/item/83650#5>
- Liu H.T.T. & Resh V.H.** 1997.— Abundance and microdistribution of freshwater gastropods in three streams of Moorea, French Polynesia. *Ann. Limnol.*, 33:235-244.
- Lohman D.J., de Bruyn M., Page T., von Rintelen K., Hall R., Ng P.K.L., Shih H.-T., Carvalho G.R. & von Rintelen T.** 2011.— Biogeography of the Indo-Australian Archipelago. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1): 205-226.
- Lord C.** 2009.— Amphidromie, endémisme et dispersion : traits d'histoire de vie et histoire évolutive du genre *Sicyopterus* (Teleostei : Gobioidae : Sicydiinae) Thèse de doctorat. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Lord C., Brun C., Hauteœur 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. *Ecol. Freshw. Fish.*, 19: 26-38.

Lord C., Tabouret H., Claverie F., Pécheyran C. & Keith P. 2011.— Femtosecond laser ablation ICP-MS measurement of otolith Sr:Ca and Ba:Ca composition reveal differential use of freshwater habitats for three amphidromous *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae) species *Journal of fish biology*, 79(5):1304-1321.

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.

M

MacArthur R. H. & Wilson E. O. 1963.— An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17 (4) : 373-387.

MacArthur R. H. & Wilson E. O. 1967.— *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

Maeda K., Yamasaki N., Tachihara K. 2007.— Size and age at recruitment and spawning season of sleeper, genus *Eleotris* (Teleostei: Eleotridae) on Okinawa Island, southern Japan. *Raffles Bulletin of Zoology Supplement*, 14: 199-207.

Mahé K., Bellamy E., Lartaud F. & de Rafélis M., 2010.— Calcein and manganese experiments for marking the shell of the common cockle (*Cerastoderma edule*): tidal rhythm validation of increments formation. *Aquatic Living Resources*, 23 : 239–245.

Martin P. 2013.— La taxonomie intégrative en tant que discipline fondamentale dans les milieux polaires. *Science connection*, 41 : 54-56.

McDowall R. M. 1992.— Diadromy: origins and definition of terminology. *Copeia*, 1: 248-251.

McDowall R. M. 1997.— Is there such a thing as amphidromy? *Micronesica*, 30: 3-14.

McDowall R. M. 2007.— On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and Fisheries*, 8: 1–13.

McDowall R.M. 2008.— Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia*, 602: 5–14.

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.

McRae M.G. 2007.— The Potential for Source-Sink Population Dynamics in Hawaii's Amphidromous Fishes. In: N.L. Evenhuis & J.M. Fitzsimons (Eds), *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stu., 3: 87–98.

Meunier F., 1974.— La technique de marquage vital des tissus squelettiques des poissons. *Bull. Fr. Piscic.*, 255 : 51-57.

- Muratov I., Abdou A. & Bouchet P.** 2005. — Charopid land snails (Gastropoda Pulmonata Charopidae) from Mayotte, Comores: alive and well. *Tropical Zoology*, 18 : 171-208.
- Murphy C.A. & Cowan J.H.** 2007.— Production, Marine Larval Retention or Dispersal, and Recruitment of Amphidromous Hawaiian Gobioids: Issues and Implications. *Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies* 3: 63-74.
- Myers G. S.** 1949.— Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia*, 2 : 89-97.
- 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. *Freshw. Biol.*, 44: 535–545.

N

- Nishiwaki S., Hirata T., Ueda H., Tsuchiya Y. & Sato T.** 1991a.— Studies on the migratory direction of *Clithon retropictus* (Prosobranchia: Neritidae) by marking-and-recapture method. *Venus*, 50: 202-210
- Nishiwaki S., Hirata T., Ueda H., Tsuchiya Y., & Sato T.** 1991b.— Egg-laying season and monthly change in egg capsule production in the Naka River of Izu Peninsula. *Venus*, 50: 197-201.

P

- 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 juil. 2012 | DOI: 10.1111/j.1744-7429.2012.00900.x)
- Palpandi C., Shanmugam V. & Shanmugam A.** 2009.— Extraction of chitin and chitosan from shell and operculum of mangrove gastropod *Nerita* (Dostia) *crepidularia* Lamarck. *International Journal of Medicine and Medical Sciences*, 1(5): 198-205.
- Panfili J., Pontual (de) H., Troadec H., Wright P.J. (eds), 2002.**— *Manuel de sclérochronologie des Poissons*. Coédition Ifremer-IRD, Rennes, 464p.
- Parent E.** 2012.— Introduction à la statistique bayésienne. Séminaire JEM SFES : Introduction aux outils statistiques bayésiens - Paris, 26 et 27 Janvier 2012.
- Paulini E.** 1963.— Field observations on the upstream migration of *Australorbis glabratus*. *Bull. W.H.O.*, 29: 838–841.
- Pianka E. R.** 1966.— Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist*, 100 (910) : 33-46.
- Pilbrow J., Garama D. & Carne A.** 2012.— Carotenoid-binding proteins; accessories to carotenoid function. *Acta Biochimica Polonica*, 59(1): 163.
- Planes S. & Galzin R.** 1997.— New perspectives in biogeography of coral reef fish in the Pacific using phylogeography and population genetics approaches. *Vie Millieu*, 47(4): 375-380.

- Pointier J. P. & Marquet G.** 1990.— Taxonomy and distribution of freshwater mollusks of French Polynesia. *Venus*, 49(3): 215-231.
- Postaire B, Bruggemann JH, 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. doi: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.
- Pringle C.M., Freeman M.C. & Freeman B.J.** 2000.— Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the New World: tropical-temperate comparisons. *BioScience*, 50: 807–823.
- Puillandre N, Sysoev A, Olivera BM, Couloux A, Bouchet P** 2010.— Loss of planktotrophy and speciation: geographical fragmentation in the deep-water gastropod genus *Bathytoma* (Gastropoda, Conoidea) in the western Pacific. *Systematics and Biodiversity*, 8 : 371–394. DOI: 10.1080/14772001003748709
- Puillandre N., Lambert A., Brouillet S. & Achaz G.** 2012a.— ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*, 21 : 1864–1877. doi: 10.1111/j.1365-294X. 2011.05239.x.
- Puillandre N., Modica M.V., Zhang Y. et al.** 2012b.— Large-scale species delimitation method for hyperdiverse groups. *Molecular Ecology*, 21 : 2671–2691. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05559.x
- Puillandre N, Stöcklin R, Favreau P, Bianchi E, Perret F, Rivasseau A, Limpalaër L., Monnier E., Bouchet P.** 2014.— When everything converges: integrative taxonomy with shell, DNA and venom data reveals *Conus conco*, a new species of cone snails (Gastropoda: Conoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80: 186–192. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.024>.
- Pyron M. & Covich A. P.** 2003.— Migration patterns, densities and growth of *Neritina punctulata* snails in Río Espíritu Santo and Río Mameyes, Northeastern Puerto Rico. *Carib. J. Sci.*, 39: 338-347.

Q

- Quintero-Galvis J & Castro LR.** 2013.— Molecular Phylogeny of the Neritidae (Gastropoda: Neritimorpha) based on the mitochondrial genes Cytochrome Oxidase I (COI) and 16S rRNA. *Acta biológica Colombiana*, 18(2): 307-318.

R

- Radtke R. L., Kinzie R.A. & Shafer D. J.** 2001.— Temporal and spatial variation in length of larval life in size at settlement of the Hawaiian amphidromous goby *Lentipes concolor*. *Journal of Fish Biology*. 59 : 928-938.
- Raven P. H.** 2004.— Taxonomy: where are we now? *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B 359: 729–730.
- Récluz C.** 1841.— Description de quelques nouvelles espèces de Nérîtes vivantes, par M. C. Recluz (2^e partie). *Revue Zoologique par La Société Cuvierienne*

- Récluz C.** 1850.— Notice sur le genre *Nerita* et sur le S.-G. *Neritina*, avec le Catalogue synonymique des Nérinites. *Journal de Conchyliologie*, 1 : 131-169.
- Récluz C.** 1853.— Description de coquilles appartenant au genre *Neritina*, par M. C. Recluz. *Journal de Conchyliologie*, 4 : 257-261.
- Régnier C., Achaz G., Lambert A., Cowie R. H., Bouchet P. & Fontaine P.** 2015.— Mass extinction in poorly known taxa. *PNAS*, 112. doi:10.1073/pnas.1502350112.
- Resh V.H., Barnes J.R. & Craig D.A.** 1990.— Distribution and ecology of benthic invertebrates in the Opunohu river catchment, Moorea, French Polynesia. *Ann. Limnol.*, 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. *Stud. Neotrop. Fauna Environm.*, 27:145-153.
- Richardson C.A.** 2001.— Molluscs as archives of environmental change. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, 39: 103–164.
- Richardson C.A., Saurel C., Barroso C.M. & Thain J.** 2005a.— Evaluation of the age of the red whelk *Neptunea antiqua* using statoliths, opercula and element ratios in the shell. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 325: 55-64.
- Richardson C. A., Kingsley-Smith P. R. & Chatzinikolaou R. S. E.** 2005b.— Age and growth of the naticid gastropod *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) based on length frequency analysis and statolith growth rings. *Marine Biology*, 148: 319-326.
- 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. Pp.127-148. In: Jose María Fernández-Palacios, Lea de Nascimento, José Carlos Hernández, Sabrina Clemente, Albano González & Juan P. Díaz-González (eds.). *Climate Change perspectives from the Atlantic: past, present and future*. Servicio de Publicaciones, Universidad de La Laguna.
- Rijsdijk K.F., Hengl T., Warren B., Thébaud C., Fernández-Palacios J.M., Triantis K.A. & F.B. Florens.** 2011.— *Biodiversity of the Oceanic Islands in relation to quaternary (2.6 Ma) sea level fluctuations and island geometry*. Poster IBS 2011 Sea Levels and Islands.
- Roberts C.M., McClean C.J., Veron J.E.N., Hawkins J.P., Allen G.R., McAllister D.E. et al.** 2002.— Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, 295 : 1280–1284.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P.** 2012.— MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61 : 1–4.

- Santarelli L. & Gros P.**, 1985.— Determination de l'âge et de la croissance de *Buccinum undatum* L. (Gastropoda: Prosobranchia) à l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire. *Oceanologica Acta*, 8 : 221-229.
- Sasaki T.** 2001.— Macro- and microstructure of shell and operculum in two Recent gastropod species, *Nerita* (*Theliostyla*) *albicilla* and *Cinnalepeta pulchella* (Neritopsina: Neritoidea). *Paleontological Research*, 5: 21-31
- Sato-Okoshi W. & Okoshi K.** 2008.— Characteristics of shell microstructure and growth analysis of the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* from Lützow-Holm Bay, Antarctica. *Polar Biol*, 31:131-138.
- Scheltema R.S.** 1971.— Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.*, 140: 284–322.
- Schneider D.W. & Frost T.M.** 1986.— Massive upstream migrations by a tropical freshwater neritid snail. *Hydrobiologia*, 137: 153–157.
- Schneider D.W. & Lyons J.** 1993.— Dynamics of upstream migration in two species of tropical freshwater snails. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 12: 3–16.
- Secor D.H., Henderson-Arzapalo A. & Piccoli P.M.** 1995.— Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 192: 15-33.
- Seddon M. & Rowson B.** 2015.— MolluscaFW: World Checklist of Freshwater Mollusca (version 2011). In: Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 20th November 2015 (Roskov Y., Abucay L., Orrell T., Nicolson D., Kunze T., Flann C., Bailly N., Kirk P., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., De Wever A., eds). Digital resource at www.catalogueoflife.org/col. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-8858.
- Shanks A. L.** 2009.— Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. *Biol Bull* 216: 373–385.
- Shanks AL, Grantham BA & Carr MH.** 2003.— Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*, 13(sp1): 159–169
- Shen K. N., Lee Y. C., Tzeng W. N.** 1998.— Use of otolithe microchemistry to investigate the life history pattern of gobies in a Taiwanese stream. *Zoological studies* . 37(4): 322-329.
- Shepherd S.A., Avalos-Borja M. & Quintanilla M. O.** 1995.— Toward a Chronology of *Haliotis fulgens*, with a Review of Abalone Shell Microstructure. *Mar. Freshwater Res.*, 46: 607-15.
- Shepherd S.A., Woodby D., Rumble J.M. & Avalos-Borja M.** 2000.— Microstructure, chronology and growth of the pinto abalone, *Haliotis kamtschatkana*, in Alaska. *Journal of Shellfish Research*, 19: 219–228.
- Shigemiya Y. & Kato M.** 2001.— Age distribution, growth and lifetime copulation frequency of a freshwater snail *Clithon retropictus* (Neritidae). *Pop. Ecol.*, 43: 133-140.
- Shylla J. A., Ghatani S. & Tandon V.** 2013. — Utility of divergent domains of 28S ribosomal RNA in species discrimination of paramphistomes (Trematoda: Digenea: Paramphistomoidea). *Parasitology research*, 112(12) : 4239-4253. DOI 10.1007/s00436-013-3616-8

- Sire J. Y.**, 1984.— La technique du marquage vital dans l'étude de la croissance de la coquille et de l'opercule calcifié de *Turbo setosus* Gmelin (Gastéropode, Prosobranchie). *Bulletin de la Société zoologique de France*, 109 (1) : 99-112.
- Sire J. Y. & Bonnet P.**, 1984.— Croissance et structure de l'opercule calcifié du gastéropode polynésien *Turbo setosus* (Prosobranchia: Turbinidae): détermination de l'âge individuel, *Marine Biology*, 79 (1) : 75- 87.
- Soderstrom O.** 1987.— Upstream movements of invertebrates in running waters – a review. *Arch. Hydrobiol.*, 111: 197–208.
- Sponaugle S., Cowen R.K., Shanks, A., Morgan S.G., Leis J.M., Pineda J.S. et al.** 2002.— Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bull Mar. Sci.*, 70: 341–375.
- Shuto T.** 1974.— Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia* 7 (3): 239–256
- 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). *Annln Naturhist. Mus. Wien*, 84B :127-249.
- Starmühlner F.** 1984.— Results of the Austrian-Indian Hydrobiological Mission 1976 to the Andaman-Islands: Part IV: The Freshwater Gastropods of the Andaman-Islands. *Annln Naturhist. Mus. Wien*, 86B :145-204.
- StatSoft**, 2011.— STATISTICA (logiciel d'analyse des données), version 10. www.statsoft.fr.
- Steinbauer M., Dolos K., Field R., Reineking B., Beierkuhnlein C.** 2013.— Re-evaluating the general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Frontiers of Biogeography*, 5(3) : 185-194
- Strathmann R., Hughes T.R., Kuris A.M., Lindeman K.C., Morgan S.G., Pandolfi J.M. et al.** 2002.— Evolution of local recruitment and its consequences for marine populations. *Bull. Mar. Sci.*, 70: 377–396.
- Strong E., Gargominy O., Ponder W. & Bouchet P.** 2008.— Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595 (1):149–166.
- Strong E., Fontaine B., Gargominy O., Glaubrecht M., Bouchet P.** 2011.— Thiaridae and other freshwater snails. Pp 260–264. in: Bouchet P, Le Guyader H, Pascal O (eds) *The Natural History of Santo*. Patrimoines Naturels. vol. 70.
- Suzuki S, Togo Y. & Uozumi S.** 1991.— Exoskeletal adaptations for life environment in neritacean gastropods. In: Suga et al. (eds.), *Mechanisms and phylogeny of mineralization in biological systems*. Tokyo: Springer. p 397–401.

T

- Tabouret H.**, 2009.— *Recherche des marqueurs d'exposition aux contaminants et de fréquentation des habitats chez l'anguille Anguilla Anguilla de l'estuaire de l'Adour : de la réponse moléculaire à la microchimie de l'otolithe*. Thèse de doctorat. Université de Pau et des Pays de l'Adour, 334 p.
- Tabouret H., Lord C., Bareille G., Pécheyran C., Monti D. & Keith P.** 2011.—

- Investigations of Sr:Ca and Ba:Ca in *Sicydium punctatum* (telesostei: Gobioidae) otolith: indices of environmental condition changes. *Aquatic living resources*, 24 : 369–378.
- Tabouret H., Bareille G., Claverie F., Pécheyran C., Prouzet P. & Donard O. F. X.** 2010.— Simultaneous use of strontium: calcium and barium: calcium ratios in otoliths as markers of habitat: Application to the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Adour basin, South West France. *Marine Environmental Research*, 70(1) : 35–45.
- Taglioni F.** 2006.— « Les petits espaces insulaires face à la variabilité de leur insularité et de leur statut politique », *Annales de géographie*, 2006/6 n° 652, p. 664–687. DOI : 10.3917/ag.652.0664
- Taillebois L.**, 2012.— Endémisme et dispersion chez les Gobiidae Sicydiinae : traits d'histoire de vie et histoire évolutive. Thèse de doctorat MNHN, Paris, France. 192 p. + annexes.
- Taillebois L., Castelin M., Ovenden JR, 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. doi:10.1371/journal.pone.0075465.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipinski A., Kumar S.** 2013—MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30 (12) : 2725–2729.
- Thuesen P., Ebner B., Larson H., Keith P., Silcock R., Prince J. & Russell D. J.** 2011.— Amphidromy links a newly documented fish community of continental Australian streams, to oceanic islands of the West Pacific. *Plos one*, 6(10): e26685.
- Torres G.J., Lombarte A. & Morales-Nin B.** 2000.— Sagittal otolith size and shape variability to identify geographical intraspecific differences in three species of the genus *Merluccius*. *Journal of the Marine Biological Association of the United-Kingdom, Plymouth*. 80: 333–342.
- Tracey S. R., Lyle J.M. & Duhamel G.** 2006.— Application of elliptical Fourier analysis of otolith form as a tool for stock identification. *Fisheries Research*. 77 : 138–147.
- Trakhtenbrot A., Nathan R., Perry G. & Richardson D. M.** 2005. — The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11: 173–181.
- Treml E. A., Roberts J., Halpin P. N., Possingham H. P., Riginos C.** 2015— The emergent geography of biophysical dispersal barriers across the Indo-West Pacific. *Diversity and Distributions*. 21(4): 465–476.
- Triantis K.** 2011.— Island biogeography – A contribute session at the 5th International Biogeography Society Conference – Heraklion, Greece, 7–11 January 2011. *Frontiers of Biogeography*, 3: 21–22.
- Tryon G. W.** (continued by H. A. Pilsbry), 1888— Manual of Conchology, 10 (Neritidae, Adeorbidae, Cyclostrematidae, Liotiidae). Philadelphia. 323 pp.
- Tsukamoto K. & Arai T.** 2001.— Facultative catadromy of the eel *Anguillicola japonica* between freshwater and seawater habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 220: 265–276.

U

- Underwood A.J.** 1975.— Comparative studies on the biology of *Nerita atramentosa* Reeve, *Bembicium nanum* (Lamarck) and *Cellana tramoserica* (Sowerby) (Gastropods: Prosobranchia) in S.E. Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 18: 153-172.

V

- 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, août 2007. 144 pp.
- Vance, R. R.** 1973.— On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *Am. Nat.* 107: 339-352.
- Vasconcelos P., Gharsallah I. H., Moura P., Zamouri-Langar N., Gaamour A., Missaoui H., Jarboui O. & Gaspar M. B.** 2012.— Appraisal of the usefulness of operculum growth marks for ageing *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae): Comparison between surface striae and adventitious layers. *Marine Biology Research*, 8(2): 141-153.
- Villiers L. & Sire J.-Y.** 1985.— Growth and determination of individual age of *Turbo setosus* (Prosobranchia, Turbinidae), Hao atoll (Tuamotu. French Polynesia). *Proceedings of the Fifth international Coral Reef Congress, Tahiti 5*, 165-70
- 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.
- Vovelle J., Grasset M. & Meunier F.**, 1977.— Elaboration de l'opercule calcifié chez *Nerita plicata* Linnaeus et *Pomatias elegans* (Müller) (Gastéropodes Prosobranches). *Malacologia* 16(1) : 279-283.

W

- Wada S., Kawakami K. & Chiba S.** 2012.— Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography*, 39(1): 69-73. (Première mise en ligne : 21 juin 2011 - DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02559.x)
- Wagge L. E.** 1951.— The activity of amoebocytes and of alkaline phosphatases during the regeneration of the shell in the snail, *Helix aspersa*. *Journal of Cell Science*, 3(19): 307-321.
- Wallace A. R.** 1902.— *Island Life: Or, the Phenomena and Causes of Insular Faunas and Floras, Including a Revision and Attempted Solution of the Problem of Geological Climates*. 3rd and rev. ed. Macmillan, London. 608 pp. DOI <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.98128>
- Watanabe S., Iida M., Kimura Y., Feunteun E. & Tsukamoto K.** 2006.— Genetic diversity of *Sicyopterus japonicus* as revealed by mitochondria DNA sequencing. *Coastal Marine Science*. 30(2) : 473-479.

- 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.
- Way, C.M. Burky A.J. & Lee M.T.** 1993.— The relationship between shell morphology and microhabitat flow in the endemic Hawaiian stream limpet (Hihiwai), *Neritina granosa* (Prosobranchia: Neritidae). *Pac. Sci.*, 47, 263–275.
- Weersing K. & Toonen R. J.** 2009.— Population genetics, larval dispersal, and connectivity in marine systems. *Mar Ecol Prog Ser*, 393: 1-12. doi: 10.3354/meps08287.
- Weir B. S. & Cockerham C. C.** 1984.— Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. 38 : 1358-1370.
- West K. & Cohen A.** 1996.— Shell Microstructure of Gastropods from Lake Tanganyika, Africa: Adaptation, Convergent Evolution, and Escalation. *Evolution*, 50(2): 672-681.
- White C., Selkoe K. A., Watson J., Siegel D. A., Zacherl D. C. & Toonen R. J.** 2010.— Ocean currents help explain population genetic structure. *Proc. R. Soc. B* 277:1685–1694.
- Whittaker R.J., Triantis K.A. & Ladle R.J.** 2008.— A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, 35:977–994.
- 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. DOI: 10.1111/geb.12456
- Winters K.L., Van Herwerden L., Choat H.J., Robertson D.R.** 2010.— Phylogeography of the Indo-Pacific parrotfish *Scarus psittacus*: isolation generates distinctive peripheral populations in two oceans. *Mar. Biol.*, 157:1679-1691.
- Withnall R., Chowdhry B. Z., Silver J., Edwards H. G. & de Oliveira L. F.** 2003.— Raman spectra of carotenoids in natural products. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 59(10): 2207-2212.
- Wright S.** 1951.— The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15: 323-354
- Wright S.** 1978.— *Evolution and the genetics of populations. Variability within and among natural populations*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press.

Y

- Yu A. D. & Lei S. A.** 2001.— Equilibrium theory of island biogeography: A review. In: McArthur, E. Durant; Fairbanks, Daniel J., comps. Shrubland ecosystem genetics and biodiversity: proceedings; 2000 June 13-15; Provo, UT. Proc. RMRS-P-21. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 163-171.

Z

- Zacherl D. C.** 2005.— Spatial and temporal variation in statolith and protoconch trace elements as natural tags to track larval dispersal. *Marine Ecology Progress Series*, 290 : 145-163.
- Zacherl D. C., Paradis G. & Lea D. W.** 2003a.— Barium and strontium uptake into larval protoconchs and statoliths of the marine neogastropod *Kelletia kelletii*. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 67(21) : 4091-4099.
- Zacherl D. C., Manríquez P. H., Paradis G., Day R. W., Castilla J. C., Warner R. R., Lea D. W. & Gaines S. D.** 2003b.— Trace elemental fingerprinting of gastropod statoliths to study larval dispersal trajectories. *Marine Ecology Progress Series*, 248 : 297–303.

ANNEXES

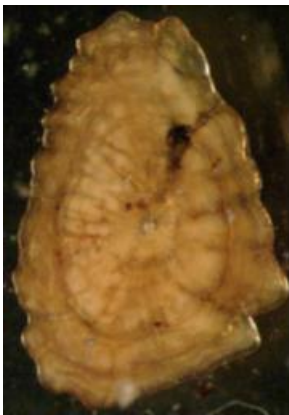
Tableau des mesures réalisées pour l'analyse morphométrique

	Espèces	Provenance	Hauteur (H) en mm	Largeur (L) en mm	H/L
1	<i>Neritina knorri</i>	Comores	24,31	18,22	1,33
2		Comores	26,02	18,8	1,38
3		Comores	23,23	17,37	1,34
4		Comores	21,92	16,63	1,32
5		Comores	22,32	16,71	1,34
6		Comores	22,04	16,83	1,31
8		Comores	19,87	15,3	1,30
9		Comores	18,73	14,32	1,31
10		Comores	15,97	12,63	1,26
11		Comores	15,53	11,94	1,30
12		Comores	20,13	14,88	1,35
13		Comores	12,05	9,49	1,27
14		Comores	11,33	8,92	1,27
15		Comores	7,04	5,74	1,23
16		Comores	6,13	4,98	1,23
17		Maurice	25,96	18,99	1,37
18		Maurice	23,37	16,89	1,38
19		Maurice	20,93	15,2	1,38
20		Maurice	20,73	15,42	1,34
21		Maurice	14,88	10,71	1,39
22		Madagascar	31,55	23,9	1,32
23		Madagascar	29,59	22,39	1,32
24		Madagascar	28,65	21,92	1,31
25		Madagascar	24,51	18,61	1,32
26		Perak	20,13	15,05	1,34
27		Tahiti	16,9	12,3	1,37
28		Tahiti	18,08	13,2	1,37
29		Tahiti	17,8	12,85	1,39
30		Tahiti	17,32	12,97	1,34
31		Tahiti	13,71	10,33	1,33
32		Philipinnes	26,59	19,22	1,38
33		Philipinnes	23,37	18,96	1,23
34		Philipinnes	25,47	18,46	1,38
35		Philipinnes	24,14	17,65	1,37
36		Nlle-Calédonie	20,55	15,65	1,31
37		Nlle-Calédonie	16,14	12,25	1,32
38	<i>Neritina delestenei</i>	Japon	34,57	25,83	1,34
39		Japon	41,59	29,9	1,39
40		Japon	38,09	27,72	1,37
41		Japon	38,92	28,3	1,38
42		Japon	34,2	27,33	1,25
43		Indochine	33	25	1,32

	Espèces	Provenance	Hauteur (H) en mm	Largeur (L) en mm	H/L
44	<i>Neritina stumpffi</i>	Nlle-Calédonie	17,18	12,09	1,42
45		Nlle-Calédonie	19,66	13,38	1,47
46		Nlle-Calédonie	15,59	11,37	1,37
47		Futuna	22,11	15,33	1,44
48		Seychelles	13,93	10,49	1,33
49		Seychelles	16,27	11,27	1,44
50		Seychelles	14,78	10,85	1,36
51		Comores	20	14,09	1,42
52		Comores	20,01	13,45	1,49
53		Comores	19,35	12,5	1,55
54		Comores	20,27	13,75	1,47
55		Comores	23,3	15,04	1,55
56		Comores	18,05	13,16	1,37
57		Comores	16,21	11,33	1,43
58		Comores	15,01	10,33	1,45
59		Comores	21,89	15,04	1,46
60		Comores	20,56	14,17	1,45
61		Comores	20	14,36	1,39
62		Comores	12,36	9,74	1,27
63		Comores	5,32	4,05	1,31
64		Comores	15,47	11,3	1,37
65		Comores	18,02	12,6	1,43
66		Comores	15,94	11,6	1,37
67		Comores	14,8	10,57	1,40
68		Comores	15,12	11,12	1,36
69		Comores	19,47	13,6	1,43
70		Comores	16,77	12,32	1,36
71		Comores	19,48	13,5	1,44
72		Comores	13,19	9,89	1,33
73		Comores	9,82	7,58	1,30
74		Comores	9,59	7,29	1,32
75		Comores	12,61	9,46	1,33
76		Comores	14,57	10,59	1,38
77		Comores	13,74	10,14	1,36
78		Comores	16,41	11,69	1,40
79		Comores	17,47	12,59	1,39
80		Comores	21,51	14,96	1,44
81	<i>Neritina pulligera</i>	Australie	38	27,5	1,38
82		Australie	34,5	26,8	1,29
83		Australie	32,5	25	1,30
84		Australie	30,1	22,7	1,33
85		Australie	29,4	22,5	1,31
86		Philippines	27,6	21	1,31
87		Philippines	27,6	20,8	1,33
88		Philippines	25,8	20,5	1,26
89		Philippines	24,5	19	1,29
90		Nlle Guinée	33,9	26	1,30
91		Nlle Guinée	32	24	1,33
92		Nlle Guinée	38	30	1,27
93		Indonésie	23,34	18,6	1,25
94		Japon	41,61	30,67	1,36

	Espèces	Provenance	Hauteur (H) en mm	Largeur (L) en mm	H/L
95	<i>Neritina petiti</i>	Nlle Calédonie	41,5	30	1,38
96		Nlle Calédonie	36,7	28	1,31
97		Nlle Calédonie	36	26,7	1,35
98		Nlle Calédonie	34	27	1,26
99		Nlle Calédonie	34,4	26	1,32
100		Nlle Calédonie	33,9	24,6	1,38
101		Nlle Calédonie	34	27,2	1,25
102		Nlle Calédonie	33,5	24,2	1,38
103		Nlle Calédonie	22,9	16,8	1,36
104		Nlle Calédonie	14,8	11,18	1,32
105		Nlle Calédonie	19,25	13,59	1,42
106		Philippines	26	21,5	1,21
107		Philippines	24,9	19	1,31
108		Philippines	24,9	20,5	1,21
109		Japon	30,88	22,93	1,35
110	<i>Neritina canalis</i>	Japon	32,76	24,52	1,34
111		Japon	27,75	21,3	1,30
112		Fidji	23,1	17,81	1,30
113		Fidji	19,26	13,92	1,38
114		Fidji	22,28	15,93	1,40
115		Futuna	23,73	17,22	1,38
116		Futuna	19,86	14,15	1,40
117		Futuna	21,4	15,34	1,40
118		Futuna	19,62	14,34	1,37
119		Futuna	22,7	15,62	1,45
120		Tahiti	32,29	21,05	1,53
121		Mo'orea	28,8	21,23	1,36
122		Mo'orea	8,8	7,25	1,21
123		Mo'orea	22,8	16,07	1,42
124		Mo'orea	21,1	16,07	1,31
125		Mo'orea	21,23	15,77	1,35
126		Mo'orea	15,83	12,03	1,32
127		Mo'orea	26,28	18,11	1,45
128		Mo'orea	18,54	13,4	1,38
129		Mo'orea	27,69	19,53	1,42
130		Mo'orea	29,8	20,64	1,44
131		Mo'orea	28,4	20,35	1,40
132		Mo'orea	24,5	17,81	1,38
133		Mo'orea	18,28	14,45	1,27
134		Mo'orea	26,94	19,19	1,40
135		Mo'orea	26,05	18,37	1,42

Colloque National de Sclérochronologie
« Structures dures et/ou calcifiées chez les
organismes aquatiques :
Leur utilisation en écologie halieutique »



2 au 4 Juillet 2013
Rennes - Agrocampus Ouest
Amphithéâtre Matagrín

65 rue de St Brieuc 35042 Rennes cedex

Les opercules : quel potentiel comme archives des traits d'histoire de vie des gastéropodes diadromes ?

Abdou Ahmed^{1,2}, Tabouret Hélène¹, Keith Philippe¹ et Galzin René²

1 : Biologie des Organismes Ecosystèmes, UMR BOREA Aquatiques Département des milieux et peuplements aquatiques, Muséum national d'Histoire naturelle, 7208 CP 26, 43 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

2 : USR 3278 CNRS – EPHE Centre de Recherche Insulaire et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE) BP 1013 - 98 729, Papeetoi, Moorea, Polynésie française

Type de communication : Présentation orale

Session : Thème 5 « Caractérisation du cycle biologique et des conditions de milieu des individus »

Dans les systèmes insulaires tropicaux, les milieux aquatiques sont colonisés par des organismes aquatiques (poissons, crustacés et mollusques) présentant en majorité un cycle de vie amphidrome. Ces organismes passent l'essentiel de leur vie (croissance, reproduction) en eau douce. Après éclosion, les larves migrent vers la mer où elles séjournent pendant une durée variable en fonction des espèces, avant de se regrouper dans les embouchures des rivières, se métamorphoser et coloniser les habitats dulçaquicoles. Certaines structures calcifiées présentes chez ces organismes, comme les otolithes des téléostéens, emmagasinent des informations relatives à leur mode de vie et à leur environnement et peuvent permettre de reconstruire l'histoire d'un individu. Chez certains gastéropodes, l'opercule est une structure calcifiée qui permet de fermer l'ouverture de la coquille quand l'animal s'y retire. Elle est présente à tous les stades de développement (embryon, larve, imago) et grandit avec l'animal sous la forme d'une succession de dépôts calcifiés. Il est donc potentiellement possible de reconstruire l'histoire de vie des individus à partir de l'étude de cette structure. Notre étude vise à la caractérisation du cycle de vie des gastéropodes dulçaquicoles des îles Indo-Pacifique appartenant à la famille des *Neritidae* grâce à l'analyse de la microstructure et de la composition élémentaire de l'opercule. En effet, la composition en strontium:calcium (Sr:Ca) de l'opercule de trois espèces de *Neritidae* a été analysée pour la première fois par le couplage ablation laser femtoseconde – spectrométrie de masse à plasma induit (LA-ICPMS) afin de mettre en évidence l'amphidromie chez ces espèces et valider l'utilisation des opercules comme archives des traits d'histoire de vie de ces organismes.

Mots-clés : amphidromie, *Neritidae*, opercule, strontium:calcium, gastéropodes dulçaquicoles

FRESHWATER NERITIDS (MOLLUSCA: GASTROPODA) OF TROPICAL ISLANDS: AMPHIDROMY AS A LIFE CYCLE, A REVIEW

Ahmed ABDOU^{1,2}, Philippe KEITH¹ & René GALZIN²

¹ Sorbonne Universités - Muséum national d'Histoire naturelle, UMR BOREA MNHN – CNRS 7208 – IRD 207 – UPMC – UCBN, 57 rue Cuvier CP26, 75005 Paris, France. E-mails: abdou@mnhn.fr ; keith@mnhn.fr

² Laboratoire d'excellence Corail, USR 3278 CNRS-EPHE-UPVD, Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE), BP 1013 Papetoai - 98729 Moorea, French Polynésie. E-mail: galzin@univ-perp.fr

RÉSUMÉ.— *L'amphidromie en tant que cycle de vie des Nérítidés (Mollusca : Gastropoda) des eaux douces dans les îles tropicales, une revue.*— Les eaux douces des îles tropicales abritent des mollusques de la famille des *Neritidae*, ayant un cycle de vie spécifique adapté à l'environnement insulaire. Les adultes se développent, se nourrissent et se reproduisent dans les rivières. Après l'éclosion, les larves dévalent vers la mer où elles passent un laps de temps variable selon les espèces. Ce cycle de vie est appelé amphidromie. Bien que cette famille soit la plus diversifiée des mollusques d'eau douce, le cycle biologique, les paramètres et les processus évolutifs qui conduisent à une telle diversité sont peu connus. Cet article fait le point sur l'état actuel des connaissances sur la reproduction, le recrutement, la migration vers l'amont et la dispersion. Les stratégies de gestion et de restauration pour la préservation des nérítés amphidromes exigent de développer la recherche pour avoir une meilleure compréhension de leur cycle de vie.

SUMMARY.— Tropical island freshwaters are inhabited by Molluscs of the *Neritidae* family with a specific life cycle adapted to the insular environment. The adults grow, feed and reproduce in rivers. After hatching the larvae drift downstream towards the sea where they spend a variable amount of time. This life cycle is called amphidromous. Although this is the most diverse family of freshwater Molluscs, the biological cycle and the parameters and evolutionary processes that lead to such diversity are not well understood. This paper reports on the current knowledge on reproduction, recruitment, upstream migration and dispersal. Management and restoration strategies to preserve amphidromous *Neritids* require the development of research to get a better understanding of their life cycle.

Within the open ocean, tropical insular freshwater environments usually represent highly isolated and fragmented habitats. The colonization of tropical insular rivers, subject to extreme climatic and hydrologic seasonal variations (McDowall, 2007; Crandall *et al.*, 2010) requires specific adaptations of the life cycle of freshwater fauna occurring in these distinctive habitats. Diadromy is one of the evolutionary answers to the instability of freshwater habitats. Spending part of their life cycle at sea, diadromous species are indeed capable of escaping drought or cyclonic flood events while colonizing new environments via oceanic dispersal (McDowall, 2007; Crandall *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2012). This oceanic dispersal of freshwater organisms represents an essential element in the persistence and structuring of populations at both the local (stream, river, archipelago) and regional scales (Keith, 2003; McDowall, 2008; Lord *et al.*, 2012)

Amphidromy is one of the modalities of diadromy. The adults grow, feed and reproduce in rivers. After hatching, larvae drift downstream towards the sea where marine salinities are necessary for larval development (Crandall, 1999; Crandall *et al.*, 2010; Lord *et al.* 2010). After this marine larval stage, the post-larvae come back to rivers; they recruit in estuaries and from there colonize the adult freshwater habitat (Kano & Kase, 2003; Maeda *et al.*, 2007; Iida *et al.*, 2008; Gorbach *et al.*, 2012). The practical details of the species biological cycle and the parameters leading to such evolution in amphidromous species are poorly known, but our knowledge increases each year.

Amphidromous species are known in many taxa throughout the Indo-Pacific area and the Caribbean insular systems, such as gastropods (Cook *et al.*, 2009; Crandall *et al.*, 2010), decapod crustaceans (Dennenmoser *et al.*, 2010; Castelin *et al.*, 2013) or fish mainly in the Eleotridae and Gobiidae families (Keith & Lord, 2011a, b). These species contribute most to the diversity of freshwater communities, and have the highest levels of endemism (Keith, 2003; McDowall, 2007; Keith & Lord, 2011a). At certain times of the year, the biomass of fish larvae migrating upstream is so great that they represent an important source of food for local human populations in certain archipelagos (*i.e.* the ‘bichiques’ (gobiids post-larvae) of La Réunion (Hoareau *et al.*, 2007)). However, harvesting of this food resource is highly unsustainable, on account of the complexity of the species’ life cycle (Lord *et al.*, 2012; Castelin *et al.*, 2013). As for adult neritids, some of them are used as food by coastal populations of oceanic islands in the West Pacific (Carpenter & Niem, 1998).

Among Gastropods, most of the Neritidae species have been recognized as amphidromous (Myers *et al.*, 2000; Kano & Kase, 2003; Blanco & Scatena, 2006) and they represent one of the commonest members of freshwater fauna on tropical islands. Amphidromy exists, however, in other gastropod families such as, for example, Neritiliidae and Thiaridae (Kano & Kase, 2003; Strong *et al.*, 2008, 2011; Hidaka & Kano, 2014). Neritids seem to have their origin in the sea (Kano *et al.*, 2011; Quintero-Galvis & Castro, 2013), comprise roughly 100 living species in a few marine genera (*e.g.* *Nerita*) and abundantly inhabit intertidal rocky shores. However, they are more diverse in freshwater and brackish-water environments in terms of the numbers of species and genera. There are some 200 limnic species worldwide in eight or more genera (Kano *et al.*, 2011) and most of the freshwater lineages have retained a dispersive, planktotrophic marine larval stage.

The aim of this review is to give the main current knowledge in biology and ecology concerning amphidromous Neritidae, supplying the facts to be used in management and conservation policies.

TAXONOMY AND DISTRIBUTION

Neritidae is one of the most primitive families in the Gastropoda (Baker, 1923), belonging, with five other families (Hydrocenidae, Helicinidae, Neritiliidae, Phenacolepadidae and Neritopsidae) to the Neritimorpha superorder (Kano *et al.*, 2002). Neritids have adapted to different environments in tropical and subtropical regions. They inhabit intertidal and supratidal rocks and mangroves, brackish-water and freshwater, on temperate to tropical coasts. The survival of this archaic family is probably dependent on its ability to live where few other forms compete with them (Baker, 1923). Most of the valid described species of freshwater neritids inhabit the main zoogeographical regions of Oceania (Pacific Oceanic Islands), Palaearctic and Australasian (Strong *et al.*, 2008). The main genera of the family are distributed as follows. Marine genera (*Nerita*, *Smaragdia*, *Puperita*) are found mainly in tropical regions, particularly in the Indo-West Pacific and Caribbean; freshwater and estuarine genera (*Neritina*, *Clithon*, *Vittina*, *Neritodryas*, *Neripteron*, *Septaria*) occur in the Indo-Pacific; the freshwater genus *Theodoxus* is European, Central Asian, Middle Eastern and North African (Baker, 1923; Haynes, 2001; Bunje & Lindberg, 2007; Frey & Vermeij, 2008; Limpalaer, 2009; Frey, 2010; Quintero-Galvis & Castro, 2013).

There are few studies giving a classification of the Neritidae, such as that of Baker (1923), based on the radula, or the molecular phylogeny undertaken by Quintero-Galvis & Castro (2013), using the genes COI and 16S rRNA. However, this last study remains in need of complementary analyses. Besides that, various genera are relatively well studied. This is the case, for example, of the genera *Theodoxus* (Bandel, 2001; Bunje & Lindberg, 2007), *Nerita* (Frey & Vermeij, 2008; Frey, 2010), and *Neritina* (Kano, 2009).

REPRODUCTION

Female Neritids store sperm capsules (spermatophores) received from males for continuous spawning. Neritids lay flat, elliptical egg capsules on hard substrata including rocks and shells of other snails (Kano *et al.*, 2011). The capsules are 1-3 mm long depending on species and are covered with sand grains sorted from mother's faeces. Newly laid capsules are white and then become cream to brown in a few days. Each capsule contains up to 300 eggs that hatch several weeks after being laid (Kano *et al.*, 2011). Embryonic development was studied by Koike (1996), and growth rate by Shigemiyama & Kato (2001). These last authors demonstrated that the number of growth lines was a good indicator of the age of a snail, and that the growth rate was higher and the life span was longer in females.

After hatching larvae are swept to the sea (Myers *et al.*, 2000). Similar to fish larvae (McRae, 2007), there appears to be a limited time window of opportunity for Neritids larvae to reach saltwater (Hau, 2007). Veligers held in fresh water died within six days (Ford, 1979).

Mating and spawning seems to occur year round (Hau, 2007; Kano *et al.*, 2011). In Hawaii, larvae of *Neritina granosa* (*Hihiiwai*) were effectively found all year round in drift collections in Palauhulu Stream in Ke'anae with a major period from June to August (Hau *et al.*, 1992; Hau, 2007). *Hihiiwai* larvae were present three to five months prior to juvenile recruitment upstream (Hau, 2007). They are often found in pool and run areas during low flow conditions, and the first major freshet after that period often causes a sudden decrease in water temperature and an increase in dissolved oxygen. This scouring flow provides optimum conditions for *hiiwai* egg cases to be laid on hard substrate and the transport of hatched larvae to the ocean as quickly as possible (Hau, 2007). Records of gastropod density and egg laying in French Polynesia (Resh *et al.*, 1990, 1992) and Japan (Nishiaki *et al.*, 1991b; Hirata *et al.*, 1992) suggest a seasonal occurrence of downstream migrations, but the controlling factors remain unknown.

LARVAL DISPERSAL

Given the high levels of larval mortality and the effects of diffusion (Cowen *et al.*, 2000), it seems unlikely that significant numbers of larvae that drifted away from their natal archipelago would be able to find suitable freshwater habitat for settlement (Crandall *et al.*, 2012). Therefore, local selection for traits that favour self-recruitment could be particularly strong for amphidromous species as shown for fishes (Sponaugle *et al.*, 2002; Strathmann *et al.*, 2002). Similar homing behaviours have been suggested for the larvae of amphidromous shrimps and snails (Benstead *et al.*, 2000; Haynes, 2000; Crandall *et al.*, 2012). Such larval retention could result in limited realized dispersal and pronounced genetic structure among archipelagos. However, weakly swimming veliger larvae of amphidromous lineages have a Pelagic Larval Duration (PLD) that is estimated to be from a few weeks to a few months, by size-frequency distributions analysis and by growth lines counting (Scheltema, 1971; Underwood, 1975; Kano, 2006; Crandall *et al.*, 2010). Freshwater species with an amphidromous life cycle and marine species with a pelagic larval stage exhibit higher dispersal abilities and potentially a lower degree of population structure than strictly freshwater species or marine species of low vagility (Allibone & Wallis, 1993; Doherty *et al.*, 1995; Cook *et al.*, 2009; Crandall *et al.*, 2010). Genetic studies confirm that larvae from amphidromous lineages are capable of pelagic dispersal across broad expanses of open ocean (Hodges & Allendorf, 1998; Myers *et al.*, 2000; Crandall *et al.*, 2010). In the South Pacific, neritid larvae are much more likely to encounter a reef or atoll than a high island with freshwater streams, and as such there are more stepping-stones to facilitate dispersal in marine species than amphidromous species (Crandall *et al.*, 2012). Consistent with this high dispersal potential, genetic structure within high-island archipelagos is low or non-existent in amphidromous Neritid and Neritiliid snails (Hodges & Allendorf, 1998; Myers *et al.*, 2000; Kano & Kase, 2004), suggesting

that populations of amphidromous species are genetically structured at scales similar to fully marine species. Species persistence in these island freshwater systems (*i.e.* amphidromous gastropods, fishes and crustaceans) partially depends on colonisation or recolonisation events. This is influenced by the proximity of environments, species dispersal capacities, island biogeography, and the presence of favourable oceanic currents (Murphy & Cowan, 2007; McDowall, 2007; Crandall *et al.* 2010; White *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2012; Castelin *et al.*, 2013). An important finding of these last population genetic studies has been the identification of a certain degree of spatial genetic structuring among biogeographic provinces, reflecting the effectiveness of biogeographical barriers for limiting larval dispersal.

As the planktotrophic larvae of amphidromous species must settle in a rare, unstable habitat, they could be selected for the ability to delay metamorphosis and extend their planktonic life indefinitely ('death before dishonor' hypothesis, Bishop *et al.*, 2006), (Crandall *et al.*, 2012).

PHYLOGEOGRAPHY AND BARRIERS TO DISPERSAL

Oceans are partitioned into biogeographical provinces, which are recognized by habitat discontinuities (Briggs, 1974; Gaither *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2012). Physical entities separate these biogeographical provinces, and these barriers have been intermittently shaping species distribution and intraspecific population structure over time. These barriers mainly act on species displaying dispersal potential through the marine environment as larvae, juveniles or adults (Gaither *et al.*, 2010, 2011). This is, for example, the case for many fishes (Gaither *et al.*, 2010; 2011; Winters *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2012) and invertebrates (Lavery *et al.*, 1995, 1996; Barber *et al.*, 2002; Lessios *et al.*, 2001, 2003) across the Indo-Malay archipelago, widely recognized as the Indo-Pacific Barrier (IPB; an intermittent barrier of throughflow current and chain of islands, depending on sea level fluctuations over geological time scale) that separates the Indian and the Pacific Oceans. Some marine organisms however lack any structure across the IPB (Bowen *et al.*, 2001; Lessios & Robertson, 2006; Horne *et al.* 2008) suggesting different evolutionary histories and dispersal capabilities between organisms.

Crandall *et al.* (2010) undertook a large-scale population genetic study on two species of amphidromous gastropods (*Neritina canalis* and *Neripteron dilatatus*) distributed from the Philippines to Eastern Pacific locations. Sampling localities for this study are islands in the West Pacific archipelagos of Vanuatu, Fiji and Samoa, and the Society and Marquesan archipelagos in the Central Pacific. A 658-bp region of mitochondrial cytochrome oxidase I (COI) was amplified. Both species show no evidence of genetic structure within Vanuatu, Samoa and Fiji archipelagos, which promotes long-distance dispersal abilities. But, while *N. dilatatus* showed no evidence of regional structure between western Pacific locations and Polynesia, authors found a strong genetic structure in the amphidromous gastropod *N. canalis*. Similar results on other amphidromous species suggest that unstable freshwater habitats promote long-distance dispersal capabilities. Hodges & Allendorf (1988) studying the population genetics of the endemic Hawaiian freshwater amphidromous gastropod *Neritina granosa*, showed that gene flow was substantial and was generally sufficient to maintain similar allele frequencies among stream populations. However, significant heterogeneity among populations was observed and was due primarily to three geographically disparate streams.

RECRUITMENT AND UPSTREAM MIGRATION

After a few weeks spent at sea metamorphosed juveniles recruit at river mouths and then migrate (often over 10 km) upstream where they spend the rest of their life (see Kano *et al.*, 2011, fig. 307). Massive upstream snail migration has been hypothesized to be density and body size

dependent and juvenile forms have been observed to move together in long lines and / or dense aggregations (Schneider & Frost, 1986; Schneider & Lyons, 1993; Brasher, 1997; Kobayashi & Iwasaki, 2002; Pyron & Covich, 2003; Blanco & Scatena, 2005; Hau, 2007; Kano, 2009; Gorbach *et al.*, 2012). Such migrations of freshwater neritids were reported for example in Hawaii (Ford, 1979; Ford & Kinzie, 1982; Hau, 2007), Costa Rica (Schneider & Frost, 1986; Schneider & Lyons, 1993), Japan (Nishiwaki *et al.*, 1991a; Hirata *et al.*, 1992; Kano, 2009), French Polynesia (Resh *et al.*, 1990, 1992; Liu & Resh, 1997), and Puerto Rico (Pyron & Covich, 2003; Gorbach *et al.*, 2012).

Among them, Schneider & Frost (1986) reported the first gregarious upstream migrations of freshwater snails *Neritina latissima*, in the Rio Claro, a small coastal river in Corcovado National Park, Costa Rica. Snails migrated in narrow lines up to 32 meters long, containing thousands of snails. The migration covered over 1 km of the stream. In Hawaii, after the pelagic larval stage, *Neritina granosa* recruits at a stream mouth and begins an upstream migration until finding adult habitat (Ford, 1979; Way *et al.*, 1993; Hau, 2007; Gorbach *et al.*, 2012). During the upstream migration, juveniles (6 mm) of *Neritina granosa* grow to about 9 mm over several months; growth then continues at a rate of 1-3 mm year⁻¹, slowing until they reach a mean maximum adult length of 29 mm (Brasher, 1997). Ford (1979) suggested a 10-year lifespan, while studies undertaken by Brasher (1997) implied a 6- to 10-year lifespan, and Gorbach *et al.* (2012) confirm a potential lifespan > 10 years, after they recovered tagged snails in Kīnīhapai Stream, Maui, in 2009 that were released in 1994. The upstream movement of this species has been reported by Hau (2007). It appears to be influenced by several factors. In general, there is limited upstream movement in diverted streams because of intermittent stream flows. Migration lines appear to be an efficient way to move *en masse* during times of increasing stream flow. The tendency of *hihiwai* to aggregate and form lines and mucus trails was observed. Several migrating *hihiwai* were found carrying smaller ones. This “hitch-hiking” behaviour was also reported for *Cochliopina tryoniana* migrating with *Neritina latissima* in the Rio Claro in Costa Rica (Schneider & Lyons, 1993). Kano (2009) reported another example of ‘hitch-hiking’ behaviour in the Neritid snail *Neritina asperulata* which appears to travel several kilometres as minute juveniles by firmly attaching to the shells of congeneric, subadult snails in streams of Melanesian Islands, presumably to increase the success rate of migration.

Published studies of Neritids species migrating *en masse* or in long lines under natural situations suggested that *Neritina granosa* could migrate above stream diversions within 72 days-2.5 years (when in an aggregation) and 29 days-1.1 years (when following in long lines of individuals) (Gorbach *et al.*, 2012). Mean upstream migration rate of *N. granosa* in Hawaii was 0.25, 0.66 and 1.16 m day⁻¹ under reduced flow, natural flow and natural flow with increased snail density, respectively (Gorbach *et al.*, 2012).

Mark-and-recapture studies in northeastern Puerto Rico suggested that neritid gastropods are more active and travel longer distances during given periods of the year and that upstream migration may be seasonal (Pyron & Covich, 2003). However, other one-year mark-and-recapture study on a Neritid Gastropod in southern Japan showed no seasonal occurrence of upstream migrations, nor seasonal changes in mean distance movement (Nishiwaki *et al.*, 1991a); the movement distance of *Clithon* seems longer in spring to summer (June to September). Another study in the same area showed that maximum travel distance varies over the year, being greater during the period of high water temperature between April and August (Hirata *et al.* 1992; Blanco & Scatena, 2005). Blanco & Scatena (2006, 2007) concluded that younger snails prefer fast, turbulent and erosive habitats and that densities were greater in deep habitats with heterogeneous substrata, thus indicating that migration might ultimately be influenced by stream discharge and channel hydraulics.

Blanco & Scatena (2005) observed in Puerto Rico massive upstream migrations of *N. virginea* (500-3000 ind/m²). While aggregations occurred at random time intervals, they were

clumped during rainy periods. Migratory aggregations consisted mostly of small individuals (5-7 mm). *N. virginea* density and size dynamics differed between reaches as a function of habitat hydraulics. While juveniles used the stable riffle as a permanent habitat and preferred passageway, they also used an adjacent, unstable reach after storm events. Upstream migrations are relatively frequent (once every 15 days), promoted by floods, and are strongly influenced by reach-level habitat stability (Blanco & Scatena, 2005).

Gorbach *et al.* (2012) suggested that upstream migration of Neritids relates to the search for food and space (Paulini, 1963), predator avoidance (Schneider & Lyons, 1993; Blanco-Libreros & Arroyave-Rincon, 2009), a response to accidental downstream drift (Schneider & Frost, 1986), constraints imposed by body architecture and hydrodynamics (Haynes *et al.*, 1985; Way *et al.*, 1993; Huryin & Denny, 1997), the availability of breeding sites (Soderstrom, 1987) and variation among adults and juveniles in tolerance of physical factors such as salinity and temperature (Pyron & Covich, 2003). For some authors, the energy cost of migration is compensated by lower predation pressure in the upper reaches of streams and by the increased upstream availability of food for these animals, all of which graze on microalgae (Schneider & Lyons, 1993; McDowall, 2007). Schneider and Lyons (1993) proposed that upstream migrations of Neritids in a Costa Rican stream were related with increased fish predation in the estuary. Small-sized individuals were more abundant within migratory groups, and they were also more responsive to the presence of predators, as similarly observed in other freshwater Gastropods (Alexander & Covich, 1991). The distribution of predatory fish, and the quantity and quality of periphytonic food (Johnson & Brown, 1997; Biggs & Smith, 2002) can also be correlated with the spatio-temporal variations in discharge and water velocity (Blanco & Scatena, 2005).

The microdistribution and abundance of freshwater gastropods were studied by Liu and Resh (1997) in lower reaches of three streams on Moorea, French Polynesia. Seven species were examined; five species are in the Neritidae, the latter two in the Thiariidae. Most Gastropod species had higher densities during Austral Fall with higher densities being found in riffle than in pool habitats. No relationship between substrate type and either species presence-abundance or shell size was observed. Their study indicated that velocity, depth, and substrate roughness were determinants of gastropod abundance for some species within these streams.

Finally, habitat partitioning sustains dozens of species in a single river system. Distance from the river mouth, water velocity, salinity and riverbed condition are the primary factors that determine species composition at a certain area of rivers and streams. At a smaller scale, a different set of species occupies a different type of microhabitats (e.g. stream mouth, estuary, cascades, rapids) in a short stretch of rivers (Kano *et al.*, 2011).

CONSERVATION

Freshwater Neritids in tropical islands have developed a specific life cycle. This group of Gastropod is highly diverse, mainly in the Indo-Pacific area. The mechanisms explaining the distribution of amphidromous species (e.g., neritids, fishes) and including larval production, retention, dispersal, and recruitment to freshwater are governed by both biological and physiological processes (Murphy & Cowan, 2007; Crandall *et al.*, 2010). Seasonal variables (e.g. rainfall, drought, floods, typhoons), channel substratum, distance from the ocean, flow hydraulics and water depth may affect migration at different spatial scales (Way *et al.*, 1993; Pyron & Covich, 2003; Blanco & Scatena, 2005) and have a major impact on the survival of populations: biological events such as reproduction, spawning, and the dispersal of larvae, are dependent on these events and are synchronized with them (Keith, 2003; Lord *et al.*, 2012). On the islands, the impact of humans on aquatic habitats is highly significant, particularly on estuarine habitats which are crucial to amphidromous species. Thus Bell (2009) and Cook *et al.* (2012) have shown that lower reaches of rivers may be more important areas than upper reaches of rivers for conservation

of amphidromous species. These have to undertake two migrations between freshwaters and the sea. The success of such a life cycle – i.e. on the one hand for larvae's downstream migration after hatching, and on the other hand for the post-larval and juvenile upstream colonization after recruitment in freshwaters – depends on maintaining the mountain-ocean corridor open to allow movements between both habitats (Radtke *et al.*, 2001; Keith, 2003). The current state of knowledge on amphidromous Neritids' life cycle (biology, ecology), the length of the larval phase and the part it plays in the dispersal of larvae, will directly apply in matters of management and conservation. Anthropogenic alterations of the environment such as water withdrawals, channel modifications, deforestation and sewage inputs may have an impact on the performance of species, on their ability to find adequate food and to colonize the streams in altitude (Gorbach *et al.*, 2012). Nerites require hard substrata for their grazing and they cannot be found on mud bottom in estuaries. Man-made developments on these streams can alter larval dispersion and therefore the recruitment success (Brasher, 2003). Indeed, diversions and dams are responsible for modified flow regimes, fragmented populations, obstructed breeding migrations and the loss of navigational cues (Drinkwater & Frank, 1994; Crowe, 1996; Benstead *et al.*, 1999; Pringle *et al.*, 2000; Dudgeon, 2003).

In other words, the lack or a reduced number of new recruits of amphidromous Neritids might serve as an indicator of long-term health of estuaries (Burris *et al.*, 1990). With their large biomass, elimination of the Neritids may result in food-web alternation in a river system (Kano *et al.*, 2011).

The current state of knowledge on tropical freshwater Neritids' life cycle is of direct relevance for management and conservation (Radtke *et al.*, 2001; Keith, 2003). But, in addition to the scarcity of knowledge on their life history traits, species taxonomy has not been adequately resolved and boundaries between intra- and interspecific variation should be clarified for many taxa (Hidaka & Kano, 2014).

REFERENCES

- ALEXANDER, J.E. & COVICH, A.P. (1991).— Predation risk and avoidance behavior in two freshwater snails. *Biol. Bull.*, 180: 387-393.
- ALLIBONE, R.M. & WALLIS, G.P. (1993).— Genetic variation and diadromy in some native New Zealand galaxiids (Teleostei: Galaxiidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 50: 19-33.
- BAKER, H.B. (1923).— Notes on the radula of the Neritidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 75: 117-178.
- BANDEL, K. (2001).— The history of *Theodoxus* and *Neritina* connected with description and systematic evaluation of related Neritimorpha (Gastropoda). *Mitt. Geol.-Palaont. Inst. Univ. Hamburg*, 85: 65-104.
- BARBER, P.H., PALUMBI S.R., ERDMANN, M.V. & MOOSA, M.K. (2002).— Sharp genetic breaks among populations of *Haploquilla pulchella* (Stomatopoda) indicate limits to larval transport: patterns, causes and consequences. *Mol. Ecol.*, 11: 659-674.
- BELL, K.N.I. (2009).— What comes down must go up: The migration cycle of Juvenile- Return anadromous taxa. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 69: 321-341.
- BENSTEAD, J.P., MARCH, J.G. & PRINGLE, C.M. (2000).— Estuarine larval development and upstream post-larval migration of freshwater shrimps in two tropical rivers of Puerto Rico. *Biotropica*, 32: 545-548.
- BENSTEAD, J.P., MARCH, J.G., PRINGLE, C.M. & SCATENA, F.N. (1999).— Effects of low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. *Ecol. Appl.*, 9: 656-668.
- BIGGS, B.J.F. & SMITH, R.A. (2002).— Taxonomic richness of stream benthic algae: effects of flood disturbance and nutrients. *Limnol. Oceanogr.*, 47: 1175-1186.
- BISHOP, C.D., HUGGETT, M.J., HEYLAND, A., HODIN, J., BRANDHORST, B.P. (2006).— Interspecific variation in metamorphic competence in marine invertebrates: the significance for comparative investigations into the timing of metamorphosis. *Int. Comp. Biol.*, 46: 662-682.
- BLANCO, J.F. & SCATENA, F.N. (2005).— Floods, habitat hydraulics and upstream migration of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) in Northeastern Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.*, 41: 55-74.

- BLANCO, J.F. & SCATENA, F.N. (2006).— Hierarchical contribution of river-ocean connectivity, water chemistry, hydraulics, and substrate to the distribution of diadromous snails in Puerto Rico streams. *J. North. Am. Benthol. Soc.*, 25: 82-98.
- BLANCO, J.F. & SCATENA, F.N. (2007).— The spatial arrangement of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) during upstream migration in a split-channel reach. *River Res. Appl.*, 23: 235-245.
- BLANCO-LIBREROS, J.F. & ARROYAVE-RINCÓ, A. (2009).— Daños por depredación y tamaño de concha del caracol diádromo *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) en el Río Mameyes, Puerto Rico. *Rev. Biol. Trop.*, 57: 1069-1080.
- BOWEN, B.W., BASS, A.L., ROCHA, L.A., GRANT, W.S. & ROBERTSON, D.R. (2001).— Phylogeography of the Trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution*, 55: 1029-1039.
- BRASHER, A.M. (1997).— *Life history characteristics of the native Hawaiian Stream Snail Neritina granosa (hihiwai)*. Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawaii at Manoa, Hawaii. Technical Report 114.
- BRASHER, A.M. (2003).— Impacts of human disturbances on biotic communities in Hawaiian streams. *BioScience*, 53: 1052-1060.
- BRIGGS, J.C. (1974).— *Marine zoogeography*. McGraw Hill, New York.
- BROWN, W.M., GEORGE, M. JR. & WILSON, A.C. (1979).— Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76:1967-1971.
- BUNJE, P.M.E. & LINDBERG, D.R. (2007).— Lineage divergence of a freshwater snail clade associated with post-Tethys marine basin development. *Mol. Phyl. Evol.*, 42: 373-387.
- BURRIS, J.A., BAMFORD, M.S. & STEWART, A.J. (1990).— Behavioral responses of marked snails as indicators of water quality. *Environ. Toxicol. Chem.*, 9: 69-76.
- CARPENTER, K.E. & NIEM, V.H. (eds). (1998).— *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 1. Seaweeds, corals, bivalves and gastropods*. Rome, FAO.
- 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). *Mar. Biol.*, 160: 1395-1406.
- COOK, B.D., BERNAYS, S., PRINGLE, C.M. & HUGHES, J.M. (2009).— Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence from island-scale population recovery process. *J. North. Am. Benthol. Soc.*, 28: 709-718.
- COOK, B.D., PAGE, T.J. & HUGHES, J.M. (2012).— Phylogeography of related diadromous species in continental and island settings, and a comparison of their potential and realized dispersal patterns. *J. Biogeogr.*, 39: 421-430.
- COWEN, R.K., LWIZA, K.M.M., SPONAUGLE, S., PARIS, C.B. & OLSON, D.B. (2000).— Connectivity of marine populations: open or closed? *Science*, 287: 857-859.
- CRANDALL, E.D. (1999).— Early life history aspects of amphidromous neritid snails in Moorea, French Polynesia. *Berkeley Sci.*, 3: 98-103.
- 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.
- CRANDALL, E.D., TREML, E.A. & BARBER, P.H. (2012).— Coalescent and biophysical models of stepping-stone gene flow in neritid snails. *Mol. Ecol.*, 21 (22): 5579-5598.
- CROWE, T. (1996).— Different effects of microhabitat fragmentation on patterns of dispersal of an intertidal gastropod in two habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 206: 83-107.
- DENNENMOSER, S., THIEL, M. & SCHUBART, C.D. (2010).— High genetic variability with no apparent geographic structuring in the mtDNA of the amphidromous river shrimp *Cryphiops caementarius* (Decapoda: Palaemonidae) in Northern-Central Chile. *J. Crustacean Biol.*, 30: 762-766.
- DOHERTY, P.J., PLANES, S. & MATHER, P. (1995).— Gene flow and larval duration in seven species of fish from the Great Barrier Reef. *Ecology*, 76: 2373-2391.
- DRINKWATER, K.F. & FRANK, K.T. (1994).— Effects of river regulation and diversion on marine fish and invertebrates. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosys.*, 4: 135-151.
- DUDGEON, D. (2003).— The contribution of scientific information to the conservation and management of freshwater biodiversity in tropical Asia. *Hydrobiologia*, 500: 295-314.
- FORD, J.I. (1979).— *Biology of a Hawaiian fluvial gastropod Neritina granosa Sowerby (Prosobranchia: Neritidae)*. MSc thesis, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- FORD, J.I. & KINZIE III, R.A. (1982).— Life crawls upstream. *Natur. Hist.*, 91: 60-67.
- FREY, M. (2010).— A revised classification of the gastropod genus *Nerita*. *The Veliger*, 51: 1-7.
- FREY, M. & 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. *Mol. Phyl. Evol.*, 48: 1067-1086.

- GAITHER, M.R., BOWEN, B.W., BORDENAVE, T.R., ROCHA, L.A., NEWMAN, S.J., GOMEZ, J.A., VAN HERWERDEN, L. & CRAIG, M.T. (2011).— Phylogeography of the reef fish *Cephalopholis argus* (Epinephelidae) indicates Pleistocene isolation across the indo-pacific barrier with contemporary overlap in the coral triangle. *BMC Evol. Biol.*, 11: 189.
- 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*). *J. Biogeogr.*, 37: 133-147.
- GORBACH, K.R., BENBOW, M.E., MCINTOSH, M.D. & BURKY, A.J. (2012).— Dispersal and upstream migration of an amphidromous neritid snail: implications for restoring migratory pathways in tropical streams. *Freshw. Biol.*, 57: 1643-1657.
- HAU, S. (2007).— *Hihīwai (Neritina granosa Sowerby) recruitment in Iao and Honomanu streams on the island of Maui, Hawaii*. In: N.L. Evenhuis & J.M. Fitzsimons (eds), *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stu., 3, 171-181.
- HAU, S., WAY, C.M. & BURKY, A.J. (1992).— *Life cycle of the endemic limpet Neritina granosa (Sowerby), in Palauhulu Stream, Maui*. 43rd Annual Meeting of American Institute of Biological Sciences. Ecological Society of America, 9-13 August, Honolulu, Hawaii (abstract).
- HAYNES, A. (2000).— The distribution of freshwater gastropods on four Vanuatu islands: Espiritu Santo, Pentecost, Efate and Tanne (South Pacific). *Ann. Limnol.*, 36: 101-111.
- HAYNES, A. (2001).— A revision of the genus *Septaria* Férussac, 1803 (Gastropoda : Neritimorpha). *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 103 B: 177-229.
- HAYNES, A., TAYLOR, B.J.R. & VARLEY, M.E. (1985).— The influence of the mobility of *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, A.E.) (Prosobranchia: Hydrobiidae) on its spread. *Arch. Hydrobiol.*, 103: 497-508.
- HIDAKA, H. & KANO, Y. (2014).— Morphological and genetic variation between the Japanese populations of the amphidromous snail *Stenomelania crenulata* (Cerithioidea: Thiariidae). *Zool. Sci.*, 31: 593-602.
- HIRATA, T., NISHIWAKI, S., UEDA, H., TSUCHIYA, Y. & SATO, T. (1992).— Seasonal changes in moving activity of *Clithon retropictus* (Prosobranchia: Neritidae). *Venus*, 51: 57-66.
- HOAREAU, T.B., LECOMTE-FINIGER, R., GRONDIN, H.P., CONAND, C. & BERREBI, P. (2007).— Oceanic larval life of La Réunion 'bichiques', amphidromous gobiid post-larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 333: 303-308.
- HODGES, M.H. & ALLENDORF, F.W. (1998).— Population genetics and pattern of larval dispersal of the endemic Hawaiian freshwater amphidromous gastropod *Neritina granosa* (Prosobranchia: Neritidae). *Pacific Sci.*, 52: 237-249.
- HORNE, J.B., VAN HERWERDEN, L., CHOAT, H.J. & ROBERTSON, D.R. (2008).— High population connectivity across the Indo-Pacific: congruent lack of phylogeographic structure in three reef fish congeners. *Mol. Phyl. Evol.*, 49: 629-638.
- HURYN, A.D., & DENNY, M.W. (1997).— A biomechanical hypothesis explaining upstream movements by the freshwater snail *Elimia*. *Funct. Ecol.*, 11: 472-483.
- IIDA, M., WATANABE, S., SHINODA, A. & TSUKAMOTO, K. (2008).— Recruitment of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* to the estuary of the Ota River, Wakayama, Japan. *Environ. Biol. Fishes*, 83: 331-341.
- JOHNSON, P.D., & BROWN, K.M. (1997).— The role of current and light in explaining the habitat distribution of the lotic snail *Elimia semicarinata* (Say). *J. North Amer. Benthol. Soc.*, 16: 545-561.
- KANO, Y. (2006).— Usefulness of the opercular nucleus for inferring early development in neritimorph gastropods. *J. Morphol.*, 267: 1120-1136. (doi:10.1002/jmor.10458).
- KANO, Y. (2009).— Hitchhiking behaviour in the obligatory upstream migration of amphidromous snails. *Biol. Lett.*, 5: 465-468.
- KANO, Y., CHIBA, S. & KASE, T. (2002).— Major adaptive radiation in neritopsine gastropods estimated from 28S rRNA sequences and fossil records. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269: 2457-2465. (doi:10.1098/rspb.2002.2178).
- KANO, Y. & KASE, T. (2003).— Systematics of the *Neritilia rubida* complex (Gastropoda: Neritiliidae): three amphidromous species with overlapping distributions in the Indo-Pacific. *J. Mollusc. Stud.*, 69: 273-284.
- 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*. *Zool. Scr.*, 33: 423-437.
- KANO, Y., STRONG, E.E., FONTAINE, B., GARGOMINY, O., GLAUBRECHT, M. & BOUCHET, P. (2011).— Focus on freshwater snails. Pp 257-264. in: P. Bouchet, H. Le Guyader & O. Pascal (eds) *The Natural History of Santo*. Patrimoines Naturels. vol. 70. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- KEITH, P. (2003).— Biology and ecology of amphidromous Gobiidae in the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *J. Fish. Biol.*, 63: 831-847.
- KEITH, P. & LORD, C. (2011a).— Systematics of Sicydiinae. Pp 243-277. in: R.A. Patzner, J.L. Van Tassell, M. Kovacic & B.G. Kapoor (eds). *The biology of gobies*. Science Publishers Inc.
- KEITH, P. & LORD, C. (2011b).— Tropical freshwater gobies: Amphidromy as a life cycle. Pp 119-128. in: R.A. Patzner, J.L. Van Tassell, M. Kovacic & B.G. Kapoor (ed.). *The Biology of Gobies*. Science Publishers Inc.

- KOBAYASHI, S. & IWASAKI, K. (2002).— Distribution and spatiotemporal variation in the population structure of the fluvial neritid gastropod *Clithon retropictus*. *Benthos Res.*, 57: 91-101.
- KOIKE, K. (1996).— Embryonic development and larval dispersal in the Neritidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Galaxea*, 13: 129-130.
- LAVERY, S., MORITZ, C. & FIEDLER, D.R. (1995).— Changing patterns of population structure and gene flow at different spatial scales in *Birgus latro* (the coconut crab). *Heredity*, 74: 531-541.
- LAVERY, S., MORITZ, C. & FIEDLER, D.R. (1996).— Indo-pacific population structure and the evolutionary history of the coconut crab *Birgus latro*. *Mol. Ecol.*, 5: 557-570.
- LESSIOS, H.A., KANE, J. & ROBERTSON, D.R. (2003).— Phylogeography of the pantropical sea urchin *Tripneustes*: contrasting patterns of population structure between oceans. *Evolution*, 57: 2026-2036.
- LESSIOS, H.A., KESSING, B.D. & PEARSE, J.S. (2001).— Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, 55: 955-975.
- LESSIOS, H.A. & ROBERTSON, D.R. (2006).— Crossing the impassable: genetic connections in 20 reef fishes across the eastern Pacific Barrier. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol.*, 273: 2201-2208.
- LIMPALAER, L. (2009).— Coup de projecteur sur les *Neritidae*. Introduction : situation chez les gastropodes, histoire, autres familles. Caractères morphologiques, taxonomie. *Xenophora*, 128: 29-33.
- LIU, H.T.T. & RESH, V.H. (1997).— Abundance and microdistribution of freshwater gastropods in three streams of Moorea, French Polynesia. *Ann. Limnol.*, 33: 235-244.
- LORD, C., BRUN, C., HAUTECŒUR, 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. *Ecol. Freshw. 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: Gobiidae: Sicydiinae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 455: 269-285.
- MAEDA, K., YAMASAKI, N. & TACHIARA, K. (2007).— Size and age at recruitment and spawning season of sleeper, genus *Eleotris* (Teleostei: Eleotridae) on Okinawa Island, southern Japan. *Raff. Bull. Zool. Suppl.*, 14: 199-207.
- MCDOWALL, R.M. (2007).— On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish Fish.*, 8: 1-13.
- MCDOWALL, R.M. (2008).— Diadromy, history and ecology: a question of scale. *Hydrobiologia*, 602: 5-14.
- MCRAE, M.G. (2007).— The potential for source-sink population dynamics in Hawaii's amphidromous fishes. In: N.L. Evenhuis & J.M. Fitzsimons (eds), *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries*. Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stud., 3: 87-98.
- MURPHY, C.A. & COWAN, J.H. (2007).— Production, marine larval retention or dispersal, and recruitment of amphidromous Hawaiian Gobioids: Issues and implications. *Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stud.*, 3: 63-74.
- 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. *Freshw. Biol.*, 44: 535-545.
- NISHIWAKI, S., HIRATA, T., UEDA, H., TSUCHIYA, Y. & SATO, T. (1991a).— Studies on the migratory direction of *Clithon retropictus* (Prosobranchia: Neritidae) by marking-and-recapture method. *Venus*, 50: 202-210.
- NISHIWAKI, S., HIRATA, T., UEDA, H., TSUCHIYA, Y. & SATO, T. (1991b).— Egg-laying season and monthly change in egg capsule production in the Naka River of Izu Peninsula. *Venus*, 50: 197-201.
- PAULINI, E. (1963).— Field observations on the upstream migration of *Australorbis glabratus*. *Bull. W.H.O.*, 29: 838-841.
- PRINGLE, C.M., FREEMAN, M.C. & FREEMAN, B.J. (2000).— Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the New World: tropical-temperate comparisons. *BioScience*, 50: 807-823.
- PYRON, M., & COVICH, A.P. (2003).— Migration patterns, densities and growth of *Neritina punctulata* snails in Río Espíritu Santo and Río Mameyes, Northeastern Puerto Rico. *Carib. J. Sci.*, 39: 338-347.
- QUINTERO-GALVIS, J. & CASTRO, L.R. (2013).— Molecular phylogeny of the Neritidae (Gastropoda: Neritimorpha) based on the mitochondrial genes cytochrome oxidase I (COI) and 16S rRNA. *Acta biol. Colomb.*, 18: 307-318.
- RADTKE, R.L., KINZIE, R.A. III & SHAFER, D.J. (2001).— Temporal and spatial variation in length and size at settlement of the Hawaiian amphidromous goby *Lentipes concolor*. *J. Fish. Biol.*, 59: 928-938.
- RESH, V.H., BARNES, J.R., BENIS-STEGER, B. & CRAIG, D.A. (1992).— Life-history features of some invertebrates in a French Polynesian stream. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 27: 145-153.
- RESH, V.H., BARNES, J.R. & CRAIG, D.A. (1990).— Distribution and ecology of benthic invertebrates in the Opunohu river catchment, Moorea, French Polynesia. *Ann. Limnol.*, 26: 195-214.
- SCHELTEMA, R.S. (1971).— Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.*, 140: 284-322.
- SCHNEIDER, D.W. & FROST, T.M. (1986).— Massive upstream migrations by a tropical freshwater neritid snail. *Hydrobiologia*, 137: 153-157.

- SCHNEIDER, D.W. & LYONS, J. (1993).— Dynamics of upstream migration in two species of tropical freshwater snails. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 12: 3-16.
- SCHNEIDER, D.W. & FROST, T.M. (1986).— Massive upstream migrations by a tropical freshwater neritid snail. *Hydrobiologia*, 137: 153-157.
- SODERSTROM, O. (1987).— Upstream movements of invertebrates in running waters – a review. *Arch. Hydrobiol.*, 111: 197-208.
- SPONAUGLE, S., COWEN, R.K., SHANKS, A., MORGAN, S.G., LEIS, J.M., PINEDA, J.S. *ET AL.* (2002).— Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bull. Mar. Sci.*, 70: 341-375.
- STRATHMANN, R., HUGHES, T.R., KURIS, A.M., LINDEMAN, K.C., MORGAN, S.G., PANDOLFI, J.M. *ET AL.* (2002).— Evolution of local recruitment and its consequences for marine populations. *Bull. Mar. Sci.*, 70: 377-396.
- STRONG, E., FONTAINE, B., GARGOMINY, O., GLAUBRECHT, M. & BOUCHET, P. (2011).— Thiaridae and other freshwater snails. Pp 260-264. in: P. Bouchet, H. Le Guyader & O. Pascal (eds) *The Natural History of Santo*. Patrimoines Naturels. Vol. 70.
- STRONG, E., GARGOMINY, O., PONDER, W. & BOUCHET, P. (2008).— Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 149-166.
- UNDERWOOD, A.J. (1975).— Comparative studies on the biology of *Nerita atramentosa* Reeve, *Bembicium nanum* (Lamarck) and *Cellana tramoserica* (Sowerby) (Gastropods: Prosobranchia) in S.E. Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 18: 153-172.
- WAY, C.M., BURKY, A.J. & LEE, M.T. (1993).— The relationship between shell morphology and microhabitat flow in the endemic Hawaiian stream limpet (Hihiwai), *Neritina granosa* (Prosobranchia: Neritidae). *Pac. Sci.*, 47: 263-275.
- WHITE, C., SELKOE, K.A., WATSON, J., SIEGEL, D.A., ZACHERL, D.C. & TOONEN R.J. (2010).— Ocean currents help explain population genetic structure. *Proc. R. Soc. B.*, 277: 1685-1694.
- WINTERS, K.L., VAN HERWERDEN, L., CHOAT, H.J. & ROBERTSON, D.R. (2010).— Phylogeography of the Indo-Pacific parrotfish *Scarus psittacus*: isolation generates distinctive peripheral populations in two oceans. *Mar. Biol.*, 157:1679-1691.

Résumé : Les rivières des systèmes insulaires de la région Indo-Pacifique abritent de nombreuses espèces d'organismes migrateurs qui sont les seules espèces capables de coloniser naturellement les cours d'eau. Les stratégies de dispersion de ces organismes diadromes représentent un moteur essentiel de la structuration et de la persistance des communautés allant de l'échelle locale du cours d'eau, d'une île ou d'un archipel, à l'échelle régionale. En raison de l'isolement, les populations locales n'assurent leur pérennité qu'en maintenant une dispersion marine forte, permettant la colonisation de milieux nouveaux et un recrutement indépendant des conditions locales de reproduction.

Chez les mollusques Gastéropodes, la famille des Neritidae est constituée d'espèces diadromes amphidromes à répartition restreinte et d'espèces à plus large répartition. Nous avons essayé, par l'étude des traits de vie de ces espèces, de contribuer, notamment, à la compréhension des facteurs qui régulent la dispersion et le recrutement, afin d'aider à la gestion durable de ces taxons et de leurs habitats, et ce dans un contexte de changement global et d'anthropisation croissante. Après avoir effectué la synthèse des connaissances actuelles sur les nérîtes amphidromes, nous avons réalisé une révision taxinomique du complexe '*Neritina pulligera*' et étudié la phylogéographie de deux espèces, *N. stumpffii* et *N. canalis*, à l'aide du barcoding moléculaire et d'études morphologiques. Nous avons ainsi mis en évidence la présence d'espèces cryptiques au sein du complexe étudié, et le rôle de deux barrières biogéographiques régulant la circulation des larves, la première entre le Pacifique ouest et le Pacifique central, la seconde entre l'océan Pacifique et l'océan Indien. Enfin, notre travail a également ouvert, à travers le marquage vital et la microchimie, des perspectives intéressantes dans l'étude de l'opercule qui pourrait être utilisé comme outil multiusage et archive environnementale permettant de décrypter les traits de vie des nérîtes.

Mots-clés : Amphidromie, eau douce, Indo-Pacifique, insulaire, Neritidae, *Neritina*, phylogénie, phylogéographie, sclérochronologie, taxinomie, traits de vie.

Title : Amphidromy and phylogeography of freshwater Neritidae (Mollusca: Gastropoda) of the Indo-Pacific

Abstract : Rivers in Indo-Pacific islands are colonised by diadromous species, and as migrating species, they are the only ones capable of naturally colonising insular freshwaters. Dispersal strategies of these diadromous species are essential for the colonisation and the persistence of freshwater communities at a local scale, but also at the island and regional scales. Because of their isolation, local populations can only be perennially maintained by an important marine dispersal, allowing the colonisation of new environments with a recruitment independent from the local reproduction conditions.

Within the gastropod molluscs, the Neritidae family is composed of diadromous amphidromous species; there are widespread species and others have a more restricted distribution area. By analysing life history traits of these species, we contributed to the understanding of the factors regulating dispersal and recruitment. In the context of global change and rising human impacts on the environment, our results will bring knowledge for the sustainable management of these taxa. After having synthesised the present knowledge on amphidromous neritids, we undertook the taxonomic revision of the '*Neritina pulligera*' complex. We also studied the phylogeography of two species, *N. stumpffii* and *N. canalis* by a molecular barcoding approach. Our results show the presence of cryptic species within the complex studied. We also show that there are two biogeographic barriers, one between the West Pacific and the Central Pacific, and the other between the Indian and the Pacific oceans, playing an important role in the regulation of oceanic larval circulation. Finally, our work on the vital marking and the microchemical analysis of the operculum, has given rise to new interesting research perspective. Indeed, the operculum could be used as an environmental archive allowing deciphering some life history traits of this group.

Keywords: Amphidromy, freshwater, Indo-Pacific, tropical island, Neritidae, *Neritina*, phylogeny, phylogeography, sclerochronology, taxonomy, life history traits.