

Vincent PRIÉ

BIOTOPE / Muséum national
d'Histoire naturelle
BP 58, 22 bd Maréchal Foch,
34140 Mèze
vprie@biotope.fr

Les escargots souterrains, nouveaux marqueurs des hydrosystèmes karstiques : application aux hydrosystèmes karstiques des massifs nord-montpelliérains

RÉSUMÉ : La connaissance des réseaux hydrologiques souterrains est de première importance pour l'évaluation et la gestion de la ressource en eau. Ces réseaux sont complexes en milieu karstique et leurs connexions sont difficiles à établir sur le long terme : des événements climatiques exceptionnels peuvent occasionner des crues qui connectent des systèmes supposés indépendants en temps normal. La biodiversité peut constituer un marqueur de long terme permettant de contraindre les modèles aux extrêmes.

Les mollusques souterrains semblent directement liés aux masses d'eau dans lesquelles ils vivent. En étudiant la micro-répartition des espèces et les assemblages faunistiques sur le secteur karstifié du Nord-Montpelliérain (Gard et Hérault, France), on observe (1) une homogénéité des assemblages malacologiques dans le temps et dans l'espace au sein d'une même masse d'eau, (2) une distribution des assemblages malacologiques directement corrélée aux données hydrogéologiques. De là est établie une signature taxonomique des aquifères : la biodiversité en mollusques souterrains est un traceur des hydrosystèmes. Cette signature taxonomique est partagée par les systèmes interconnectés au moins

occasionnellement, à une échelle de temps des épisodes de crues centennales ou millénales.

A la lumière de cas particuliers, il est montré que les assemblages malacologiques permettent de délimiter finement les systèmes aquifères et de révéler leur structure tridimensionnelle.

MOTS-CLÉS : malacologie, escargots souterrains, mollusques, Moitessieriidae, Hydrobiidae, hydrologie, biodiversité souterraine.

ABSTRACT: SUBTERRANEAN SNAILS AS NEW MARKERS FOR KARSTIC HYDROSYSTEMS: AN APPLICATION TO THE CAUSSES AND MEDITERRANEAN GARRIGUES OF LANGUEDOC (SOUTHERN FRANCE). Knowledge of the subterranean hydrosystems is particularly important for the assessment and management of water resources. Subterranean water networks differ from river systems. The hydrological networks are complex in karstic areas, and their long-term connections are difficult to establish: during casual heavy rainfall, floods may connect systems that might be separated in normal conditions. Subterranean molluscs are directly linked to the water bodies they live in. Therefore, their biogeography can be estimated to be in an insular context. Casual floods allow

them to colonize neighbouring networks. When found in a cave, they are presumed to occur in the whole system as well as in casually connected adjacent ones.

By studying the micro-distribution of species and species assemblages on a karstic region north of Montpellier (France), I show that subterranean molluscs are good markers of subterranean hydrosystem networks.

I observe a permanence of biodiversity in space and time within an homogenous water body. Iterative sampling in hydrologic zones drawn in the SANDRE database almost always result in the same snail biodiversity. This result provides a theoretical base: there is a taxonomic signature for isolated systems. Malacological fauna seems to be somehow "diluted" in the subterranean waters. Therefore, snail shells can be used as direct tracers of subterranean water flows. In a few particular cases, sampling mismatches the organisation of hydrological zones. I show in all of these cases that biodiversity reflects the true organisation, either because of erroneous zone delimitation in the SANDRE database, or because of 3-dimensional aquifer organisation.

KEY WORDS: malacology, subterranean snails, Molluscs, Moitessieriidae, Hydrobiidae, hydrology, cave biodiversity.

Introduction

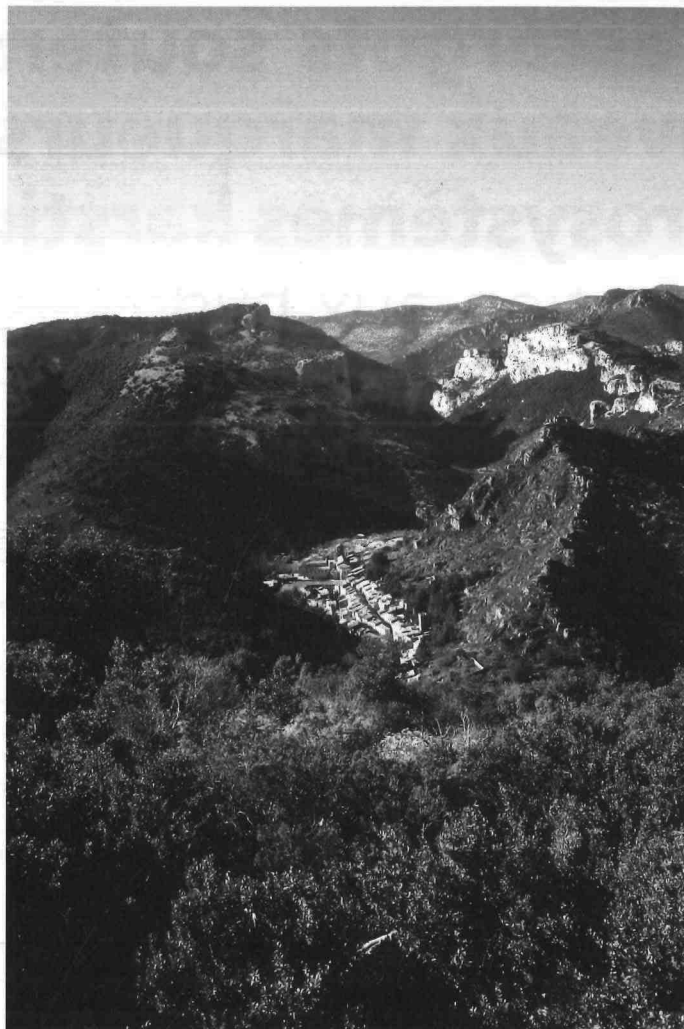
La connaissance des réseaux hydrologiques souterrains est d'une importance capitale pour l'évaluation et la gestion de la ressource en eau. On estime en effet que le milieu souterrain renferme 97 % des eaux douces continentales (hors glaciers) [Diop & Rekeawicz, 2004] ; plus encore dans les régions

calcaires traversées par des réseaux karstiques. Il est donc nécessaire d'évaluer la qualité, la quantité et de cartographier les flux de ces masses d'eau.

En raison de la difficulté d'accéder à ces aquifères et d'une hydrologie complexe, les réseaux souterrains sont aujourd'hui encore largement méconnus. Des bases de données reposant sur

l'hydrographie de surface [SANDRE, 2007] ou sur l'hydrogéologie [BD RHF V1®, SANDRE, 2004] fournissent une approche cartographique grossière des masses d'eau souterraines. Ces cartographies sont très imprécises, surtout dans un contexte karstique où l'essentiel des flux souterrains relève d'un historique complexe [Camus, 1997 ;

Photo 1 : Le cirque de l'Infernet et Saint-Guilhem-le-Désert, vus depuis le plateau de Puéchabon, par-delà les gorges de l'Hérault. A l'arrière-plan, le pic Saint-Baudille et la chaîne de la Séranne. Cliché C. Gauchon. Saint-Guilhem-le-Désert (Languedoc, Southern France) and the Cirque de l'Infernet, from the Plateau de Puéchabon, over the Gorge of Hérault. In the background, the mountain of Séranne.



Ambert & Ambert, 1995]. Des études ponctuelles, sur des systèmes particuliers permettent d'affiner ces informations [e.g. Paloc, 1967 ; Boinet, 2002 ; Jourde *et al.*, 2006] en utilisant la géologie (qui n'apporte pas d'information sur les flux), la spéléologie (limitée aux systèmes pénétrables par l'homme), les études piézométriques et les colorations (qui renseignent sur des trajets unidirectionnels au temps *t*). A plus large échelle de temps, des événements exceptionnels peuvent modifier les caractéristiques hydrologiques et mettre en contact des masses d'eau habituellement isolées. Intégrer un marqueur à long terme permet de contraindre les modèles aux extrêmes et d'appréhender les systèmes hydrologiques dans toute leur richesse.

L'étude de la biodiversité peut apporter une pierre à l'édifice en témoignant des connexions entre les masses d'eau sur une échelle de temps importante. Pour que ce traceur biologique soit efficace, il doit être diversifié, identifiable et spécifique.

Les biocénoses souterraines se composent essentiellement de crustacés et de mollusques [Gibert & Deharveng, 2002]. Les premiers sont très diversifiés : quelque 250 espèces seraient présentes dans les eaux souterraines françaises [Ferreira, 2005]. Ils sont en revanche difficilement identifiables au niveau spécifique, d'une part en raison du handicap taxonomique actuel, d'autre part en raison de la diversité cryptique mise en évidence par les études génétiques récentes [Ferreira, 2005 ; Zaksek *et al.*, 2009]. Enfin, ils ont une capacité de dispersion relativement importante par la rapidité de leurs déplacements et la colonisation du sous-écoulement des rivières ; ces eaux circulant sous le lit des rivières, entre les graviers, à l'abri de la lumière. Le sous-écoulement forme un corridor de déplacement qui permet une jonction entre les différents hydrosystèmes karstiques. En conséquence, malgré la diversité cryptique mise en évidence actuellement [Ferreira, 2005 ; Zaksek *et al.*, 2009], leurs aires de répartition

restent relativement importantes, de l'ordre de plusieurs centaines de kilomètres.

Les mollusques, moins diversifiés en milieu souterrain, représentent le second groupe en terme de biodiversité : 75 espèces seraient présentes en France [Ferreira, 2005]. Elles sont pour la plupart endémiques de régions karstiques, parfois même micro-endémiques de tout petits systèmes hydrogéologiques [ex. Girardi, 2001]. Avec une capacité de dispersion plus faible, beaucoup d'espèces ne colonisant pas le sous-écoulement, ils sont cloisonnés dans des aquifères souterrains individualisés par la zone vadose. Cette caractéristique biogéographique engendre un contexte d'insularité continentale : à l'intérieur même de grands ensembles karstiques, la biodiversité et les assemblages faunistiques varient d'un hydrosystème à l'autre. Ils semblent donc plus spécifiques que les crustacés. De plus, les mollusques sont plus facilement décelables en raison de la pérennité de leurs coquilles. Si les animaux vivants sont difficiles à récolter, leur présence peut être mise en évidence par les coquilles des animaux morts. Ils pourraient donc constituer de formidables traceurs des systèmes hydrogéologiques. Le présent travail, basé sur des marqueurs malacologiques identifiables sans ambiguïté, propose de tester leur spécificité et d'évaluer leur valeur en tant que traceurs à long terme des hydrosystèmes karstiques [Prié, 2007 ; Villeméjeanne, 2007].

I. Matériel et méthodes

Fondements théoriques

Les réseaux souterrains et leurs connexions occasionnelles étant difficiles à appréhender sur du long terme à partir des données disponibles, il est proposé ici d'utiliser comme marqueurs les stygobies, c'est-à-dire les gastéropodes inféodés aux eaux souterraines. Les taxons ciblés sont tous exclusivement stygobies et ne peuvent survivre ni hors de l'eau (aquatiques stricts), ni hors des réseaux souterrains (dépigmentés, donc vulnérables aux ultra-violets). Ils sont donc « prisonniers » de masses d'eau souterraines dans lesquelles ils vivent. Leur transport passif (coquilles) ou actif (animaux vivants) ne peut se faire qu'au sein d'entités hydrologiques interconnectées. Lors d'épisodes

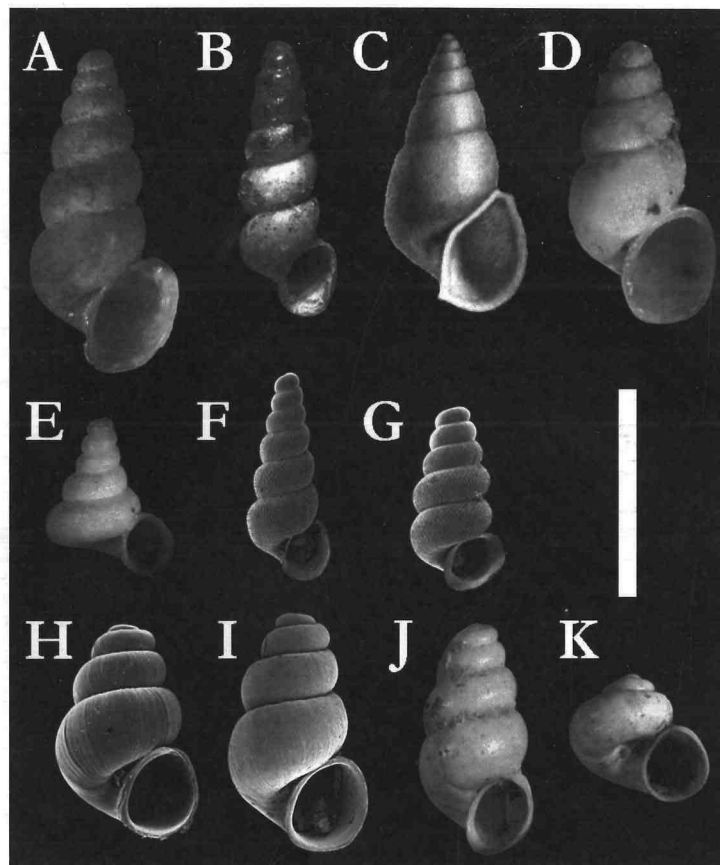
exceptionnels, des connexions occasionnelles peuvent permettre aux animaux de coloniser les masses d'eau adjacentes ou aux coquilles d'être transportées. Leur présence témoigne alors de ce flux d'eau. *A contrario*, les différences de biodiversité refléteraient un isolement pérenne des masses d'eau souterraines.

Zone d'étude

La zone d'étude s'étend sur les karsts des bassins d'alimentation des fleuves Hérault, Lez et Vidourle dans les départements du Gard et de l'Hérault (sud de la France). Il s'agit de plateaux et de massifs d'une altitude moyenne comprise entre 200 et 800 m (Causses du Larzac méridional, photo 1, montagne de la Séranne, Causse de la Selle et Causse de l'Hortus), constitués de calcaires karstifiés du Jurassique et du Crétacé. Les réseaux sont en général profondément enfoncés (~ 200-300 m), avec des aquifères perchés, livrant une structure hydrologique tridimensionnelle complexe. A l'aval jusqu'à la mer, la plaine de Montpellier est constituée de calcaires du Crétacé et de l'Eocène mêlés à des marnes et des brèches, de faible altitude et peu karstifiés. Outre la complexité hydrogéologique, le choix de cette zone d'étude est déterminé d'une part par des enjeux socio-économiques importants (la source du Lez supporte 80 % de l'adduction en eau potable de la ville de Montpellier et les Causses de la Selle et du Larzac méridional sont considérés comme les principaux réservoirs en eau potable de la sub-région) et, d'autre part, par la forte biodiversité présente: l'aquifère du Lez et celui du Causse de la Selle sont considérés comme des hauts lieux de biodiversité souterraine au niveau mondial [Malard *et al.*, 1997; Culver & Sket, 2000; Ferreira, 2005; Lévêque *et al.*, 2005].

Marqueurs

Les marqueurs présentés ici sont des gastéropodes des familles des Moitesseriidae, des Amnicoliidae et des Hydrobiidae. La systématique et la nomenclature des mollusques souterrains sont complexes et toujours sujettes à discussion [ex. Bertrand, 2004]. Le présent travail s'affranchit de ces problèmes taxonomiques en se basant sur des « morphotypes », c'est-à-dire sur des taxons (espèces, groupes d'espèces ou sous-espèces) différenciables sans ambiguïté à partir de la simple morphologie de la coquille. Des morphotypes peuvent donc regrouper plusieurs espèces biologiques, ou *a contrario* s'appliquer à des formes locales, des « écotypes » (populations d'une espèce présentant des caractéristiques liées aux conditions environnementales). De telle sorte, on



travaille sur des marqueurs identifiables sans se préoccuper de la systématique. On utilisera donc les termes de « morphotypes » pour désigner ces marqueurs taxonomiques.

Les spécimens-types des espèces connues sur la zone d'étude ont toutefois été examinés pour appliquer un nom à chacun des marqueurs: collection Bourguignat conservée au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, collection Paladilhe conservée à l'Université de Montpellier II et collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. La nomenclature suit Falkner *et al.* [2002] et la littérature subséquente.

Certains marqueurs ne sont pas attribuables à l'une ou l'autre des espèces décrites (*Moitessieria* sp.) ou présentent une taxonomie complexe dont l'étude dépasse le cadre de ce travail (*Islamia* spp.) ou encore semblent appartenir à plusieurs espèces morphologiquement distinctes (*Bythinella* spp., *Islamia* spp.) mais non identifiées au niveau spécifique.

Les neuf marqueurs suivants sont considérés (figure 1) :

- *Paladilhia pleurotoma* Bourguignat, 1865
- *Paladilhia gervaisiana* Bourguignat, 1865
- *Paladilhia conica* Paladilhe, 1867
- *Bythiospeum bourguignati* (Paladilhe, 1866)
- *Henrigirardia wienini* (Girardi 2004)
- *Moitessieria rolandiana* Bourguignat, 1863
- *Moitessieria* sp.
- *Bythinella* spp.
- *Islamia* spp.

Figure 1: Les 9 marqueurs biologiques.

- A: *Paladilhia pleurotoma*;
- B: *Paladilhia gervaisiana*;
- C: *Paladilhia conica*;
- D: *Bythiospeum bourguignati*;
- E: *Henrigirardia wienini*;
- F: *Moitessieria rolandiana*;
- G: *Moitessieria* sp.;
- H, I, J: *Bythinella* spp.
- (J: *Bythinella eutrepha*);
- K: *Islamia* sp. Echelle : 2 mm.

The nine biological markers.

- A: *Paladilhia pleurotoma*;
- B: *Paladilhia gervaisiana*;
- C: *Paladilhia conica*;
- D: *Bythiospeum bourguignati*;
- E: *Henrigirardia wienini*;
- F: *Moitessieria rolandiana*;
- G: *Moitessieria* sp.;
- H, I, J: *Bythinella* spp.
- (J: *Bythinella eutrepha*);
- K: *Islamia* sp. Scale: 2 mm.

Heraultiella exilis (Paladilhe 1867), considérée comme une espèce stygobie [Ferreira, 2005], n'a pas été intégrée dans les analyses. L'expérience montre en effet qu'il s'agit d'une espèce inféodée au sous-écoulement : elle est commune dans les prélèvements de sources mais n'a jamais été récoltée dans les cavités ou les grands réseaux karstiques [Prié, 2005]. Elle ne caractérise donc pas les eaux souterraines proprement dites.

Moitessieria rolandiana et *Islamia* spp., deux marqueurs à vaste répartition, vivent à la fois en milieu souterrain et dans le sous-écoulement. Le chevelu de cours d'eaux forme

Tableau 1 : Résultat des échantillonnages itératifs.
Result of iterative sampling.

Nom station	Date	<i>Bythinella</i> spp.	<i>Islamia</i> sp.	<i>Bythiospeum bourguignati</i>	<i>Moitessieria rolandiana</i>	<i>Moitessieria</i> sp.	<i>Paladilhia</i> cf. <i>pleurotoma</i>
Tuilède	2003	X			X		
Tuilède	2004	X			X		
Tuilède	2004b	X			X		
Tuilède	2004t	X			X		
Tuilède	2006	X			X		
Gourneyras	2004	X			X		
Gourneyras	2004b	X			X		
Gourneyras	2005	X			X		
Folatière	2003	X			X		
Folatière	2004	X			X		
Folatière	2004b	X			X		
Folatière	2004t	X			X		
Folatière	2005	X			X		
Folatière	2006	X			X		
Rodel aval	2003		X			X	
Rodel aval	2004		X			X	
Rodel aval	2005		X			X	
Brissac	2004		X			X	
Brissac	2005		X			X	
Brissac	2006		X			X	
Source du Crès	2004		X	X	X		X
Source du Crès	2005		X	X	X		X
Sources du Lamalou	2004		X	X	X		X
Sources du Lamalou	2005		X	X	X		X
Sources du Lamalou	2008		X	X	X		X
Aven du Rouet	2007		X	X	X		X
Aven du Rouet	2007b		X	X	X		X
Cabrier	2004	X		X	X	X	
Cabrier	2005	X		X	X	X	
Cent Fonts	2005	X		X	X	X	
Cent Fonts	2005b	X		X	X	X	X*
Cent Fonts	2006	X		X	X	X	
Foux de Pompignan	2004		X	X	X	X	X
Foux de Pompignan	2005		X	X	X	X	X

*Station discutée plus bas

des corridors de déplacement qui leur donne potentiellement accès à tous les systèmes d'un bassin versant de fleuve. Ils sont néanmoins pris en compte en tant que marqueurs *a minima*. Nous verrons que ces deux marqueurs, malgré leur forte capacité de dispersion, ne sont pas toujours présents dans les hydrosystèmes.

Echantillonnage

L'échantillonnage est contraint par l'accessibilité au milieu souterrain : les prélèvements ont été réalisés dans les cavités présentant un réseau actif et les exurgences pérennes ou temporaires. Les prélèvements sont constitués au minimum de cinq litres de sédiment tamisé (grains de moins de 5 mm). Les données sur chaque site échantillonné sont traitées sous la forme présence/absence du marqueur.

Cartographie et base de données

Un système d'information géographique couplé à une base de données a été élaboré permettant de lier aux stations échantillonnées les caractéristiques géologiques et hydrologiques de la zone d'étude. En raison de la difficulté de cartographier les réseaux souterrains (méconnaissance, organisation tridimensionnelle), il existe peu de travaux synthétiques permettant de tester les hypothèses de distribution de la biodiversité malacologique. Les seules approches globales sont fournies par les bases de données cartographiques BDRHF V1® [SANDRE & BRGM 2004] et SANDRE [2007]. La première, basée essentiellement sur la géologie, ne reflète pas la réalité hydrologique puisqu'elle ne délimite pas les systèmes (certaines entités traversant plusieurs bassins versants de fleuves par exemple). La seconde, basée sur l'hydrographie de surface, présente une résolution supérieure, même si le tracé des limites s'avère souvent faux en milieu karstique. Les « zones hydrographiques » de la base de données du SANDRE [2007] ont finalement fourni une première base de travail cartographique sur l'hydrogéologie de la zone d'étude. Des études ponctuelles ont été préférées quand elles étaient disponibles [Dubois, 1964 ; Paloc, 1967 ; Caumont, 1993 ; Camus, 1997 et 1999 ; Boinet, 2002].

II. Résultats

Marqueurs

Les marqueurs identifiés présentent des distributions généralement continues mais différentes, qui se chevauchent partiellement. On observe 13 associations faunistiques (tableau 3), ou combinaisons différentes de marqueurs malacologiques.

Echantillonnage

Soixante-cinq stations ont été échantillonnées entre 2003 et 2008 sur la zone d'étude. Cet échantillonnage, contraint par l'accessibilité au milieu souterrain, n'est pas homogène mais permet l'investigation de toutes les zones hydrographiques *sensu* SANDRE [2007] sur les zones karstifiées, présentant l'hydrologie la plus complexe.

Dans tous les cas, les morphotypes récoltés sont présents en plusieurs dizaines d'exemplaires. La quantité de sédiment récoltée permet donc d'inventorier la totalité de la faune présente sur un site.

Douze stations ont été échantillonnées de manière itérative, c'est-à-dire avec entre deux et six prélèvements effectués dans un intervalle de temps de deux à quatre ans (tableau 1). Les échantillonnages itératifs ont permis de récolter la même faune dans tous les cas. Une seule exception, la grotte des Cent Fonts, est discutée plus bas. Ces résultats confirment d'une part l'efficacité des méthodes de prélèvements pour récolter l'ensemble de la biodiversité présente sur un site et montrent d'autre part la constance des assemblages faunistiques dans le temps (prérequis intuitif qu'il était toute de même nécessaire de tester).

Délimitation des zones hydrologiques

Comme le précisent ses auteurs, la BDRH V1 ne délimite pas les différents systèmes hydrologiques. En effet, les assemblages faunistiques diffèrent significativement à l'intérieur d'une même zone hydrologique. La distribution de la biodiversité n'est pas corrélée à ce modèle cartographique ; celui-ci n'est donc pas utilisable pour étudier la répartition des espèces de mollusques souterrains.

Dans 95 % des cas, les données malacologiques sont cohérentes avec les polygones de la base de données du SANDRE : les échantillonnages réalisés à différents endroits d'une même zone hydrographique ont permis de récolter un assemblage faunistique identique (tableau 2). Il n'y a donc pas de structuration des marqueurs au sein d'une même masse d'eau, la biodiversité y est uniformément répartie. Tout se passe comme si les marqueurs étaient « dilués » dans l'eau, à la manière d'un colorant. Les exceptions (systèmes Buèges-Séranne/Larzac, Causse de l'Hortus et Causse de la Selle) sont détaillées dans la discussion.

Cartographie des masses d'eau

Les neuf marqueurs choisis se combinent en 13 assemblages faunistiques différents sur la zone d'étude (tableau 3). Chaque

Secteur hydrologique	Zone hydrographique (SANDRE 2007)	Nombre de stations sur cette zone	<i>Bythinella</i> spp.	<i>Islamia</i> sp.	<i>Bythiospeum bourguignati</i>	<i>Moitessieria rolandiana</i>	<i>Moitessieria</i> sp.	<i>Paladilhia pleurotoma</i>
Plaine Hérault	Y214	4				X		
Larzac (piémont)	Y220	3	X			X		
Larzac	Y203*	15	X	(X)*		X	(X)*	
(Larzac cf. Buèges)	Y203*	1		X			X	
Buèges	Y211	2		X			X	
Causse de la Selle	Y213*	3	X		X	X	X	(X)*
Hortus	Y212*	6		X	X	X		X
Pompignan	Y340	2		X	X	X	X	X
Sauve	Y341	2		X		X		X

* : stations discutées plus bas.

combinaison de marqueurs constitue la signature taxonomique d'un ensemble hydrologique homogène. On observe que les différentes zones hydrologiques caractérisées par une combinaison de marqueurs identique sont contiguës. Ce résultat corrobore l'hypothèse que la distribution de la biodiversité reflète les connexions entre zones hydrologiques adjacentes. De là, une première cartographie des masses d'eau peut être proposée en regroupant entre elles les zones hydrographiques qui présentent une faune identique (figure 2). On suppose alors une continuité hydrologique entre ces zones et un isolement

Tableau 2 : Résultats des échantillonnages successifs sur une même zone hydrographique.
Results of successive sampling in the same hydrographic zone.

Tableau 3 : Combinaisons de marqueurs en 13 assemblages faunistiques caractéristiques des grands ensembles hydrologiques. Les lettres A à M renvoient aux systèmes identifiés sur la figure 2.
13 combinations of fauna markers and large hydrologic basins (cf. figure 2).

	<i>Bythinella</i> spp.	<i>Islamia</i> sp.	<i>Bythiospeum bourguignati</i>	<i>Moitessieria rolandiana</i>	<i>Moitessieria</i> sp.	<i>Henrigrardia wienini</i>	<i>Paladilhia pleurotoma</i>	<i>Paladilhia conica</i>	<i>Paladilhia gervaisiana</i>	Richesse spécifique
[A] La Gardiole										0
[B] Aval de l'Hérault				X						1
[C] Karst d'Isis	X									1
[D] Causse du Larzac	X			X						2
[E] Système Buèges-Séranne		X			X					2
[F] Causse de la Selle	X		X	X						3
[G] Système des Fontenilles				X	X	X				3
[H] Mosson			X	X			X			3
[I] Haut-Vidourle		X	X	X			X			4
[J] Causse de l'Hortus (Valanginien)		X	X	X			X			4
[K] Bassin de la Cadoule		X	X		X		X			4
[L] Plaine de Pompignan		X	X	X	X		X			5
[M] Bassin du Lez	X	X	X	X	X		X	X	X	8

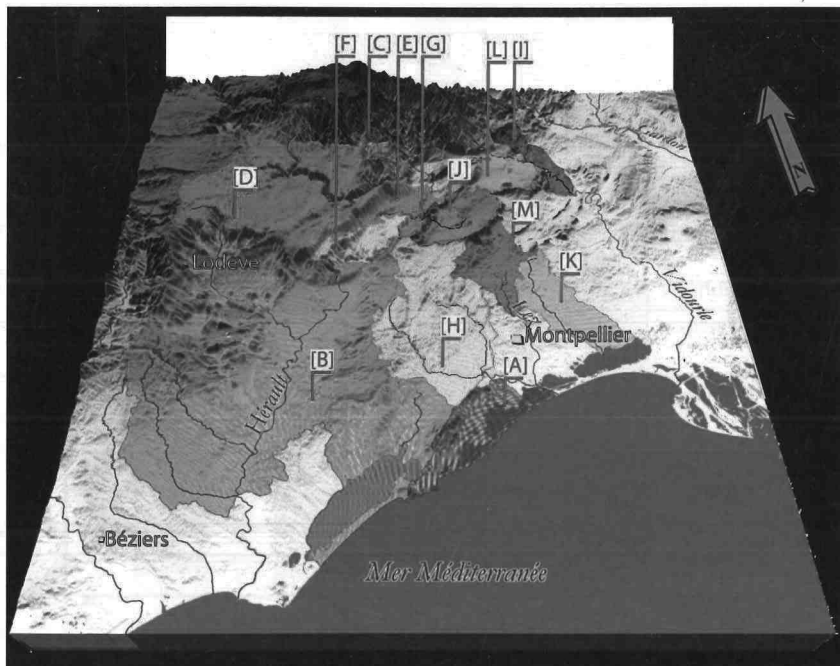


Figure 2 : Cartographie des grands ensembles hydrologiques à partir de la biodiversité. Les zones hydrographiques D et E (système Buèges-Séranne / Larzac) ; F (Causse de la Selle) et J (Causse de l'Hortus) sont soumises à discussion. *Map of the main hydrologic basins deduced from biodiversity. Hydrologic zones D and E (Buèges-Séranne / Larzac systems), F (Causse de la Selle), and J (Causse de l'Hortus) are discussed below.*

par rapport aux zones contiguës présentant un assemblage malacologique différent.

III. Discussion

Le schéma proposé ici repose sur l'hypothèse que la distribution de la biodiversité s'explique uniquement par le caractère insulaire des aquifères karstiques – c'est-à-dire sur un isolement géographique, physique entre les masses d'eau – et non sur d'autres facteurs tels que les facteurs environnementaux (physico-chimiques p. ex.). La faune

présente dans un aquifère résulterait d'une longue histoire de colonisation, comme on l'observe sur des îles. Cette hypothèse est corroborée par l'échantillonnage de différentes stations au sein d'une même unité hydrologique de la base de données du SANDRE. Les échantillonnages ponctuels reflètent la faune présente dans l'ensemble d'une masse d'eau donnée. Dans la majeure partie des cas, l'étude des assemblages malacologiques conduit à un regroupement de zones hydrographiques que l'on suppose interconnectées au moins occasionnellement.

Les systèmes Buèges-Séranne, Causse de la Selle et Causse de l'Hortus sont plus complexes et les mollusques fournissent des indications sur la délimitation des systèmes et leur structure tridimensionnelle. Ces indications sont en accord avec des études plus fines, montrant l'applicabilité de la méthode présentée ici. Toutefois, une observation « anecdotique » issue du Causse de la Selle ouvre la porte à de nouvelles questions.

Délimitation des systèmes – cas des zones hydrographiques Buèges-Séranne et Larzac

Les dix stations échantillonnées dans la zone hydrologique du plateau du Larzac, drainée notamment par la Vis, révèlent toutes une combinaison de deux espèces : *M. rolandiana* et *Bythinella* sp. De l'autre côté de la Séranne au sud-est de cette zone, la zone hydrologique de la Buèges est caractérisée par une faune différente : *Moitessieria* sp. et *Islamia* sp.

L'évent de Rodel aval est une exsurgence temporaire située à quelques centaines de mètres de la Vis et à quelques mètres seulement au-dessus de la rivière. Dans la base de données du SANDRE, il est naturellement intégré à la zone hydrographique du Larzac, la limite des zones de la Buèges et du Larzac suivant par défaut la crête de la Séranne. Or les prélèvements effectués à l'évent de Rodel aval révèlent un assemblage faunistique différent de celui du Larzac et caractéristique au contraire de la zone hydrologique de la Buèges (photo 2). Effectivement, le système auquel participe l'évent de Rodel aval draine les eaux de la Séranne vers la source de la Buèges (photo de couverture), de l'autre côté du massif (figure 3). Cette connexion a été montrée par coloration [Paloc, 1967] et elle est cohérente avec l'historique et l'organisation générale des réseaux de drainage de la Séranne [Camus, 1999]. Rodel aval doit donc figurer au sein de la zone hydrologique de la Buèges malgré sa proximité avec la Vis. Les malacofaunes reflètent bien ici la réalité des connexions hydrologiques.

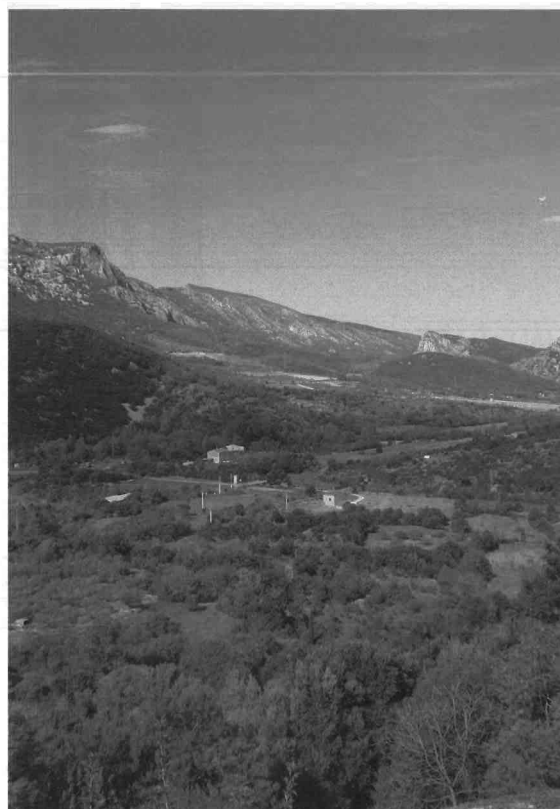


Photo 2 : La vallée de la Buèges : la source de la Buèges se trouve dans le petit bois derrière les maisons au centre de la photo. A l'arrière-plan, la chaîne de la Séranne. La Buèges s'écoule ensuite vers le nord-est, jusqu'à confluer avec l'Hérault. *Cliché N. Boinet. The Buèges valley : the karst spring of the Buèges is located behind the houses, in the center of the picture. The Buèges river flows to North-East, into the Hérault river.*

Une approche tridimensionnelle – cas du Causse de l'Hortus

Le Causse de l'Hortus est un plateau karstifié dont les aquifères souterrains alimentent trois fleuves : l'Hérault à l'ouest, le Lez au sud et le Vidourle à l'est. Son organisation tridimensionnelle révèle la superposition de trois aquifères isolés par des couches marneuses imperméables (figure 4) : un aquifère profond situé dans des calcaires jurassiques, alimentant notamment la source du Lez ; un aquifère valanginien constituant le plateau proprement dit et restituant la totalité des précipitations par les émergences situées à sa périphérie (le Lamalou, affluent de l'Hérault, la Foux de Pompignan dans le bassin versant du Vidourle et quelques autres émergences alimentant le Lez) ; un petit aquifère en grande partie captif au sud-ouest, formé de calcaires lacustres éocènes [Boinet, 2002]. Les zones hydrographiques telles que définies par le SANDRE, tracées en deux dimensions, ne peuvent donc refléter la complexité des écoulements souterrains.

Les prélèvements sur l'aquifère de calcaires valanginiens révèlent systématiquement un assemblage de quatre espèces (*P. pleurotoma*, *M. rolandiana*, *B. bourguignati* et *Islamia* sp.), à chaque fois très abondantes. On observe toutefois deux exceptions : le réseau de la Liquisse ne fournit que trois des quatre espèces (*M. rolandiana* est absente) et la Foux de Pompignan, en bordure est du Causse, est caractérisée par la présence d'une espèce supplémentaire (*Moitesseria* sp.).

La Foux de Pompignan (photo 3) présente une espèce supplémentaire, *Moitesseria* sp. Or Boinet [2002] distingue, au sein même de l'aquifère valanginien, six systèmes fonctionnant de manière indépendante, au moins à l'étiage. Si cinq de ces systèmes partagent un assemblage faunistique similaire, et sont donc potentiellement en connexion, le système de la Foux de Pompignan, qui alimente le Vidourle vers l'est, serait complètement isolé des autres systèmes du Causse de l'Hortus si l'on en croit la biodiversité qui le caractérise.

Photo 3 : La Foux de Pompignan (Gard) draine la partie nord-est du causse de l'Hortus. Cliché N. Boinet.
The Foux de Pompignan drains the north-east side of Hortus Plateau.

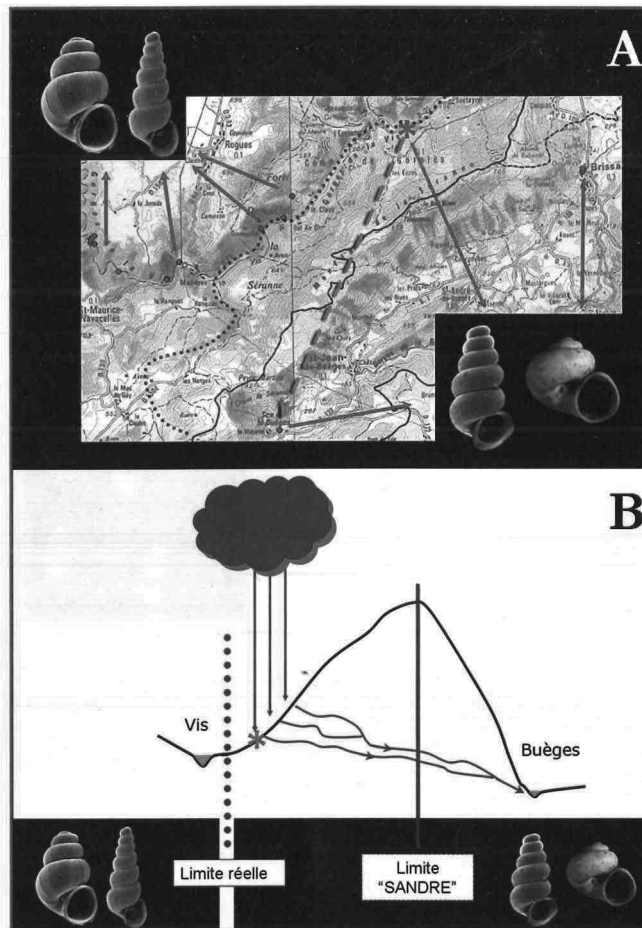


Figure 3 : Résultats des prélèvements effectués dans les vallées de la Buèges et de la Vis. Lignes bleues : limites du SANDRE, correspondant aux écoulements de surface attendus; points bleus : limites réelles des zones hydrographiques souterraines telles que décrites par les assemblages malacologiques; flèche bleue : coloration [Paloc 1967]. La faune présente à l'évent de Rodel aval (étoile rouge) est identique à celle du bassin de la Buèges alors que cette exurgence temporaire se situe au bord de la Vis. La présence d'une faune caractéristique

de la vallée adjacente reflète la réalité des écoulements souterrains : les eaux pénétrant le massif de la Séranne sont entièrement restituées à la Buèges, au contraire des écoulements de surface qui suivent le gradient altimétrique. *Sampling results from both sides of the limit between the Buèges and the Vis rivers systems. Plain blue lines: SANDRE database limits. Dotted blue lines: true limits of the systems as described from malacological fauna assemblages. The fauna sampled in Rodel aval spring (red star) matches these of the Buèges river system, although the cave is situated just nearby the Vis river. This faunal mismatch within the Larzac hydrologic zone can be explained by an erroneous drawing of the limits: water percolating in the Séranne mountain is entirely drained towards the Buèges river, in contrast to surface water that is expected to follow the altitude gradient.*

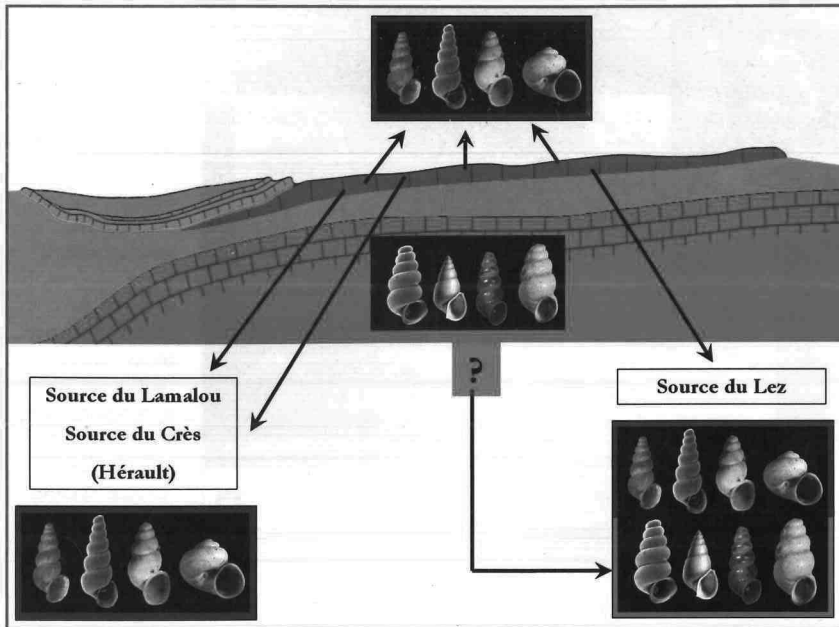


Figure 4 : L'organisation tridimensionnelle des aquifères superposés de l'Hortus [d'après Durand, 1992 in Boinet, 2002] et la biodiversité malacologique associée. En brun : les couches imperméables (argiles ou marnes). La faune riche de la source du Lez doit résulter du drainage de deux aquifères superposés, l'aquifère du Valanginien supérieur et un aquifère profond du Berriasien-Jurassique, chacun caractérisé par une faune différente. *The three-dimensional organisation of the superposed Hortus aquifers [from Durand, 1992 in Boinet 2002] and the associated malacological biodiversity. In brown the impermeable layers (clay or marl). The rich fauna sampled in the Lez spring must come from the drainage of two superposed aquifers, the upper Valanginian aquifer and a deeper Berriasian and Jurassic aquifer, each characterized by a different fauna.*

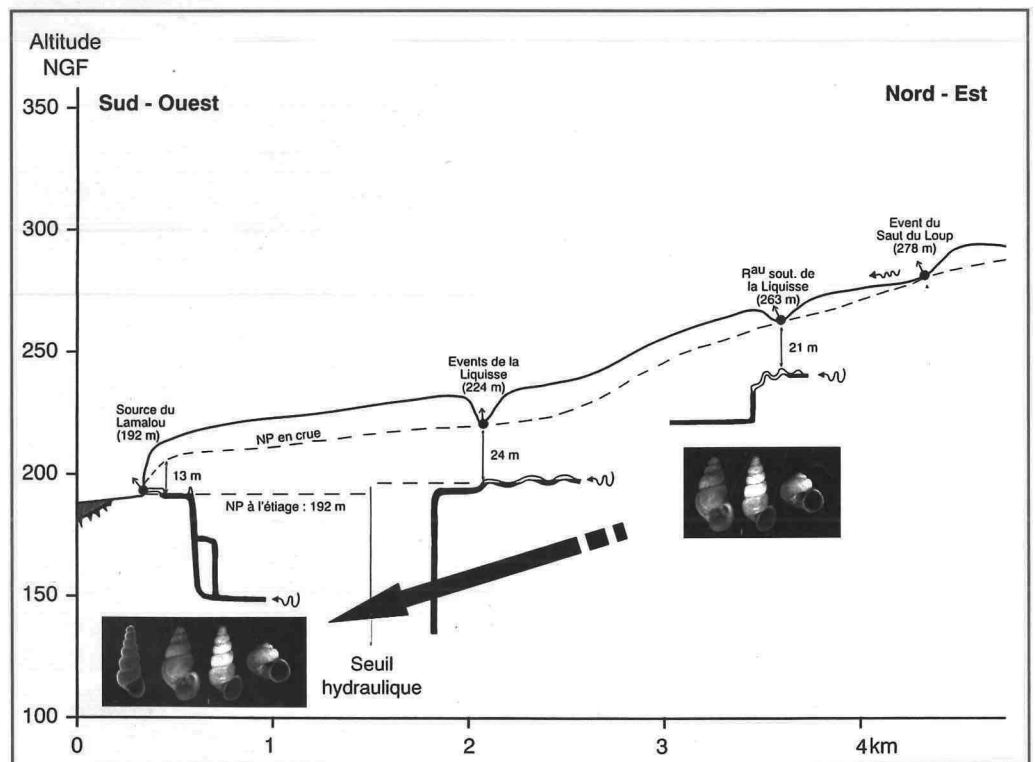
Photo 4 : L'évent de la Liquisse (Le Rouet, Hérault) est un regard sur le cours souterrain du Lamalou ; il draine la partie ouest du causse de l'Hortus. Cliché N. Boinet. *The évent de la Liquisse is an overflow spring of the underground system of Lamalou, which drains the west side of Hortus Plateau.*



Concernant le réseau de la Liquisse (photo 4), situé dans le Valanginien, l'examen d'un schéma en coupe (figure 5) montre qu'il s'agit d'un réseau perché au-dessus de l'aquifère alimentant les autres stations échantillonnées. Ce réseau collecte les eaux d'infiltration du Causse de l'Hortus et se déverse dans les aquifères de la source du Lamalou et du Crès. Cette communication est unidirectionnelle. Les trois espèces présentes dans ce réseau sont bien retrouvées dans les aquifères inférieurs, mais *M. rolandiana*, absent du réseau de la Liquisse, est une espèce ne vivant vraisemblablement que dans l'aquifère inférieur et pas dans les siphons supérieurs. On a donc ici une traçabilité précise des réseaux en trois dimensions grâce à la diversité malacologique.

La source du Lez est alimentée principalement par l'aquifère profond logé dans les

Figure 5 : Le réseau de la Liquisse n'abrite que 3 des 4 espèces présentes dans les autres réseaux du Valanginien supérieur. Il se déverse de manière unidirectionnelle dans l'aquifère global. Ici encore, la biodiversité reflète bien la réalité des fonctionnements hydrologiques souterrains [schéma modifié d'après Boinet 2002]. *The Liquisse cave hosts only 3 of the 4 species occurring in the other caves of the upper Valanginian karstic layer. Its water flows in an unidirectional way towards the main aquifer. Here again, the biodiversity truly reflects the organisation of subterranean waters (figure modified from Boinet [2002]).*



calcaires du Berriasien inférieur et du Jurassique supérieur (figure 4). Outre les quatre espèces présentes dans le Valanginien supérieur, on trouve au niveau de la source du Lez *Moitessieria* sp., *P. conica*, *P. gervaisiana* et *Bythinella eutrepha* (Paladilhe 1869), une *Bythinella* souterraine endémique du Lez. Ces espèces qui n'ont pas été récoltées dans la couche valanginienne pourraient donc vivre uniquement dans l'aquifère profond de l'Hortus. Cet aquifère profond n'a malheureusement pas pu être échantillonné à ce jour, à part au niveau du Lez où les deux faunes sont potentiellement mélangées.

Vers un modèle théorique plus complexe ? – cas du Causse de la Selle

Aux Cent Fonts, exutoire principal du Causse de la Selle, les échantillonnages standardisés ont fourni une faune identique à chaque fois. Toutefois, lors d'une visite de la cavité, une coquille de *Paladilhia pleurotoma* a été trouvée à vue (tableau 1). Bien qu'anecdotique, cette découverte est lourde de conséquences. Cette coquille représente l'unique occurrence de *P. pleurotoma* en rive droite de l'Hérault. Elle est en revanche abondante en rive gauche dans les réseaux de l'Hortus. Bien qu'elle ait été récoltée à vue, cette coquille aurait tout aussi bien pu se trouver parmi les prélèvements de sédiment et donc doit être considérée parmi les résultats. Elle laisse supposer qu'il y a perméabilité entre la zone hydrographique de l'Hortus en rive droite de l'Hérault et la zone hydrographique du Causse de la Selle en rive gauche. Pourquoi les assemblages malacologiques seraient-ils alors différents entre ces deux zones ?

Soit ce phénomène reflète un évènement accidentel, soit la frontière est effectivement perméable et d'autres facteurs limitent l'homogénéisation des deux faunes.

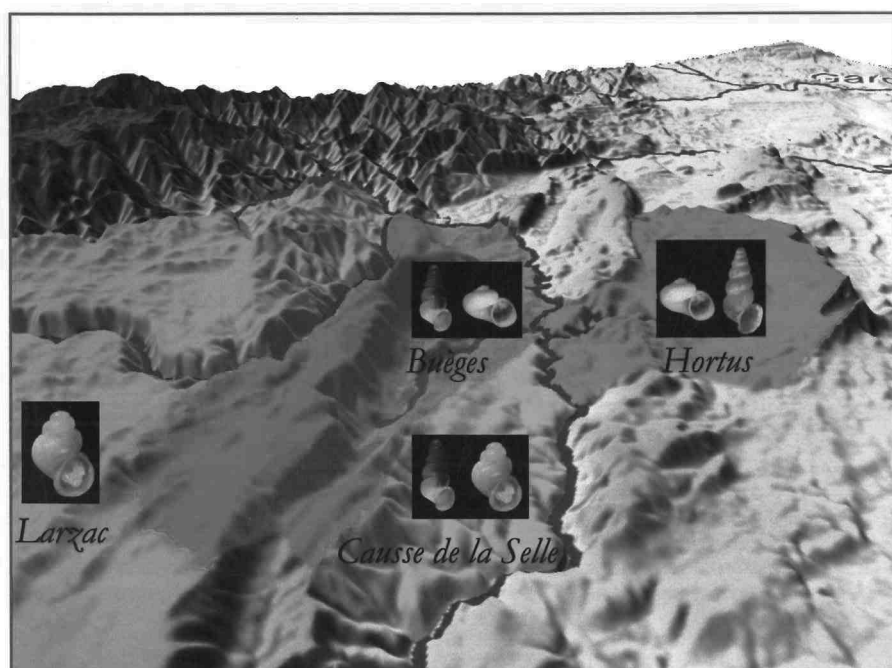
La première hypothèse est envisageable puisque cette découverte prend place dans un contexte particulier, lors des essais de pompage sur la source des Cent Fonts. A cette occasion, le niveau de la nappe a été tellement rabattu que les eaux de l'Hérault ont pénétré dans la cavité, ce phénomène a été montré par la récolte de crustacés épigés en milieu souterrain [Olivier *et al.* 2006]. Une coquille rejetée par les systèmes de la rive gauche a donc pu être entraînée accidentellement par les eaux du fleuve à l'intérieur de la cavité.

La seconde hypothèse suppose qu'il n'y ait pas de frontière physique entre les systèmes rive droite et rive gauche. Des facteurs environnementaux expliqueraient alors la ségrégation des deux faunes. Ces facteurs

peuvent être abiotiques, liés à la physico-chimie du milieu ou écologiques. La nature de la roche n'est pas identique des deux côtés, l'aquifère du Causse de la Selle étant logé dans des calcaires dolomitiques jurassiques (similaires à ceux de l'aquifère profond de l'Hortus) différents par leur nature des calcaires valanginiens des aquifères de la rive gauche. La nature de la roche pourrait influencer sur la physico-chimie des eaux, ce qui expliquerait la différence de faune. En effet, les eaux du Causse de l'Hortus sont nettement plus chargées en ammonium, fer et manganèse que celles du Causse de la Selle [d'un facteur 10, source : ADES 2006].

On peut enfin envisager une compétition inter-spécifique : les plus grosses espèces présentes dans les assemblages sont *Paladilhia pleurotoma* et *Bythinella* spp. Le cours aérien de l'Hérault délimite leurs aires de répartition : la première est présente à l'est uniquement, la seconde à l'ouest. Leurs aires de répartition sont donc exclusives (figure 6). Les deux espèces pourraient entrer en compétition et s'exclure mutuellement dans les systèmes souterrains. On constate par ailleurs que *Moitessieria* sp., présent dans les réseaux de la Buèges et de la Séranne, est retrouvé dans ceux du Causse de la Selle [Caumont 1993]. En revanche, *Islamia* sp., caractéristique des eaux du système de la Buèges et de l'Hortus, est absente du Causse de la Selle. Or ce taxon est largement répandu puisqu'il se disperse via le sous-écoulement. Mais il n'est jamais présent en syntopie avec *Bythinella* sp. On peut donc supposer une compétition inter-spécifique entre *Islamia* sp.

Figure 6 : Localisation des systèmes du Larzac, de la Buèges, du Causse de la Selle et de l'Hortus avec les quatre marqueurs qui distinguent leurs associations faunistiques : *Bythinella* spp., *Moitessieria* sp., *Islamia* sp. and *Paladilhia pleurotoma*.
Situation of the Larzac, Buèges, Causse de la Selle and Hortus systems with four of the markers that distinguish their fauna assemblages: *Bythinella* spp., *Moitessieria* sp., *Islamia* sp. and *Paladilhia pleurotoma*.



et *Paladilhia pleurotoma* d'une part et *Bythinella* sp. d'autre part. Ce schéma expliquerait la ségrégation des faunes entre les systèmes Buèges-Séranne, le Causse de la Selle et l'Hortus.

Conclusion

En étudiant la micro-répartition des mollusques souterrains du Nord-Montpelliérain, on observe (1) que la répartition des espèces est corrélée au modèle hydrologique du SANDRE dans le temps et dans l'espace et (2) que la distribution des assemblages faunistiques reflète l'isolement hydrologique et les connexions, fussent-elles exceptionnelles, entre différents systèmes. Il existe donc une signature taxonomique des aquifères karstiques et la distribution des assemblages malacologiques permet une traçabilité spatiale fine des hydro-systèmes karstiques avec un pas de temps de l'ordre de la centaine ou du millier d'années.

Basée dans un premier temps sur le modèle du SANDRE, cette corrélation n'est pas parfaite. On a pu montrer dans les cas de désaccord que les mollusques

souterrains étaient effectivement de bons marqueurs du schéma de circulation des eaux souterraines et permettaient de corriger les incertitudes et d'apporter des éléments de réponse sur les connexions entre systèmes hydrologiques complexes. La répartition des faunes semble étroitement liée au caractère insulaire des aquifères karstiques. La distribution actuelle de la biodiversité résulterait d'une histoire de colonisation de ces aquifères insulaires à l'instar des schémas admis pour expliquer la biodiversité insulaire [MacArthur & Wilson 1967]. Toutefois, certains cas de figure suscitent une attention supplémentaire (Causse de la Selle) : d'autres facteurs pourraient intervenir dans la distribution de la biodiversité malacologique souterraine.

Cette première approche de la traçabilité des hydrosystèmes doit être complétée (1) par une étude morphologique fine qui permettra d'augmenter le nombre des traceurs et d'améliorer ainsi la résolution et (2) par l'étude génétique des populations de mollusques souterrains. Les morpho-

types représentent-ils effectivement des phylotypes (unité génétique) ? Les différents assemblages observés résultent-ils d'un isolement génétique ? Existe-t-il des cas de convergence morphologique ou *a contrario* d'adaptation locales (écotypes) témoins de contraintes environnementales ? La qualité de traceur des mollusques souterrains, ici appréhendée à partir des assemblages faunistiques, peut encore être améliorée.

Remerciements

Ce travail a été réalisé sous la direction de Philippe Bouchet du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et de Dominique Higué de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). Je remercie Nathanaël Boinet et Hervé Jourde qui m'ont aidé à comprendre comment sont structurés les réseaux souterrains de la zone d'étude. Je remercie également toutes les personnes qui m'ont aidé pour les prélèvements, en particulier Nathanaël Boinet, Frank Vasseur, Marine Robillard, Vincent Rufay, Audrey Thonnell, Michel Meilhac, Guilhem Maistre. Deux relecteurs anonymes ont apporté des critiques très constructives au manuscrit.

Bibliographie

ADES 2006 - Portail National d'Accès aux Données sur les Eaux Souterraines, <http://www.ades.eaufrance.fr>, consulté en 2009.

AMBERT M. et AMBERT P., 1995 - Karstification des plateaux et encaissement des vallées au cours du Néogène et du Quaternaire dans les Grands Causses méridionaux (Larzac, Blandas). *Géologie de la France*, 4 : 37-50.

BERTRAND A., 2004 - Atlas préliminaire de répartition géographique des mollusques souterrains de France (Mollusca : Rissoidea : Caenogastropoda). *Documents malacologiques*, Hors série n° 2 : 82.

BOINET N., 2002 - *Inventaire spéléologique du causse de l'Hortus* - Livre I. Club Loisir Plein Air, Montpellier, 506 p.

CAMUS H., 1997 - Formation des réseaux karstiques et creusement des vallées : l'exemple du Larzac méridional, Hérault, France. *Karstologia*, 29 : 23-42.

CAMUS H., 1999 - L'organisation des réseaux de drainage à différents stades de l'évolution du paysage karstique de la bordure carbonatée sub-cévenole (de l'Aigoual à la basse vallée de l'Hérault). In : *Des paysages du karst au géosystème karstique. Dynamiques, structures et enregistrements karstiques*. Laboratoire de géographie de l'Université de Savoie, Le-Bourget-du-Lac, Y. Perrette et J.-J. Delannoy édit. p. 55-74.

CAUMONT D., 1993 - *Monts et grottes de Saint-Guilhem*. La Ravoire, éd. Gap, 207 p.

CULVER D. C. et SKET B., 2000 - Hotspots of Subterranean Biodiversity in Caves and Wells. *Journal of Cave and Karst Studies*, 62 (1) : 11-17.

DIOP S. et REKACEWICZ P., 2004 - *Atlas mondial de l'eau. Une pénurie annoncée*. Paris, 63 p.

DUBOIS P., 1964 - Les circulations souterraines dans les calcaires de la région de Montpellier. *Bulletin du BRGM*, 2 : 1-31

DURAND V., 1992 - Structure d'un massif karstique. Relations entre déformations et facteurs hydro-météorologiques. Causse de l'Hortus - site des sources du Lamalou (Hérault). Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier, Montpellier II : 207 p.

FALKNER G., RIPKEN T.E.J. et FALKNER M., 2002 - *Mollusques continentaux de France. Liste de référence annotée et bibliographie*. IEGB-SPN/MNHN, Paris, 350 p.

FERREIRA D., 2005 - Biodiversité aquatique souterraine de France : Base de données, patrons de distribution et implications en terme de conservation. Lyon, Université Claude Bernard - Lyon : 234 p.

GIBERT J. et DEHARVING L., 2002 - Subterranean ecosystems: a truncated functional biodiversity. *BioScience*, 52 (6) : 473-481.

GIRARDI H. 2001 - *Moitessieria wienini* sp. nov. des eaux de l'aquifère de la montagne de la Selette (France, Hérault) (Mollusca : Gastropoda : Moitessieriidae). *Documents Malacologiques* / 2 : 31-38.

JOURDE H., ROESCH A., GUINOT V. et BAILLY-COMTE V., 2006 - Dynamics and contribution of karst groundwater to surface flow during Mediterranean flood. *Environmental Geology Journal*, 51 : 725-730.

LEFÈBRE T., DOUADY C. J., GOUY M., TRONTEL P., BRIOLAY J. et GIBERT J., 2006 - Phylogeography of a subterranean amphipod reveals cryptic diversity and dynamic evolution in extreme environments. *Molecular Ecology*, 15 : 1797-1806.

LÈVÈQUE C., BALIAN E.V. et MARTENS K., 2005 - An assessment of animal species diversity in continental waters. *Hydrobiologia*, 542 (1) : 39-67.

MACARTHUR R.H. et WILSON E.O., 1967 - *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press Princeton N.J., 224 p.

MALARD F., GIBERT J. et LAURENT R., 1997 - L'aquifère de la source du Lez : un réservoir d'eau... et de biodiversité. *Karstologia*, 30 : 49-54.

OLIVIER M.-J., MARTIN D., BOU C. et PRIÉ V., 2006 - *Interprétation du suivi hydrobiologique de la faune stygobie, réalisé sur le système karstique des Cent Fonts lors du pompage d'essai*. Montpellier, Conseil Général de l'Hérault : 40 p.

PALOC H., 1967 - *Carte hydrologique de la France région karstique Nord-Montpelliéraine*. BRGM, Paris, 229 p.

PRIÉ V., 2005 - Répartition de *Heraultiella exilis* (Paladilhe, 1867) (Gastropoda, Caenogastropoda, Rissooidea). *MalaCo*, 1 : 8-9.

PRIÉ V., 2007 - Bilan des prélèvements malacologiques réalisés lors des plongées effectuées au Calavon (commune de Gorniès, Hérault), *SpéleoGard*, CDS Gard, 3^{ème} série, n° 1, p. 129-132.

SANDRE & BRGM 2004 - Base de Données du Référentiel Hydrologique Français version 2 (BD RHF V1®). *Service d'Administration Nationale des Données et Référentiels sur l'Eau*. Limoge ; <http://sandre.eaufrance.fr/>, consulté en 2009.

SANDRE 2007 - Base de données sur l'hydrographie. *Service d'Administration Nationale des Données et Référentiels sur l'Eau*. Limoge ; <http://sandre.eaufrance.fr/>, consulté en 2009.

VILLEMEJEANNE R., 2007 - La Follatière (Causse de Blandas, commune de Rogues), *SpéleoGard*, CDS Gard, 3^{ème} série, n° 1, p. 69-80.

ZAKSEK V. J., SKET B., GOTTSTEIN S., FRANJEVIC D. et TRONTEL P., 2009 - The limits of cryptic diversity in groundwater: phylogeography of the cave shrimp *Troglocaris anophthalmus* (Crustacea: Decapoda: Atyidae). *Molecular Ecology* 18 (5) : 931-946.