

Les mollusques souterrains comme traceurs des hydrosystèmes : application aux hydrosystèmes karstiques des massifs nord-montpelliérains
Subterranean snails as hydrosystems markers: application to the karstic hydrosystèmes of Southern France

Vincent Prié

BIOTOPE / Muséum national d'Histoire naturelle

BP 58

22 Bd Maréchal Foch

34 140 Mèze

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 du 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 milléniales.

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.

Abstract

Subterranean hydrosystems' knowledge is particularly important for the assessment and management of the water resource. These hydrological networks are complex in karstic areas and their connexions are difficult to establish in a long term : casual heavy rainfall may result in flood able to connect systems presumably isolated in normal conditions.

Biodiversity can be a long term marker allowing to restrain our models in extreme conditions. Subterranean molluscs are directly linked to the water bodies they live in. By studying species' micro-distribution and species assemblages on a karstic region north of Montpellier (Gard and Hérault, France), we observe (1) an homogenous distribution of snails assemblages within a same aquifer and (2) that snails combinations are directly linked to hydrological data. Therefore, a taxonomic signature of aquifers can be established: snails biodiversity is a marker of hydrosystèmes. This taxonomic signature is shared by at least casually flood-connected hydrosystèmes, with a time scale of thousands of years.

In the light of particular cases, it is shown that snails assemblages allow to form the boundaries of aquifer systems and to reveal their tri-dimensional organization.

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 & Rekecwicz 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, 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 tous 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 génère 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 traceur à long terme des hydrosystèmes karstiques.

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 gastéropodes inféodés aux eaux souterraines. Les taxons ciblés sont tous exclusivement stygobies (c.a.d. inféodés aux eaux souterraines) et ne peuvent survivre ni hors de l'eau (aquatiques strictes), 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 reflèteraient 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, 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 socioéconomiques 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 « hotspots » de biodiversité souterraine au niveau mondial [Malard 1997; Culver & Sket 2000 ; Ferreira 2005 ; Lévêque *et al.* 2005]

Marqueurs

Les marqueurs présentés ici sont des gastéropodes des familles des Moitessieriidae, 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 (**Fig. 1**) :

Paladilhia pleurotoma Bourguignat, 1865

Paladilhia conica Paladilhe, 1867

Paladilhia gervaisiana Bourguignat, 1865

Henrigirardia wienini (Girardi 2004)

Moitessieria rolandiana Bourguignat, 1863

Moitessieria sp.

Bythiospeum bourguignati (Paladilhe, 1866)

Islamia spp.

Bythinella spp.

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 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, 1999 ; Boinet 2002].

Résultats

Marqueurs

Les marqueurs identifiés présentent des distributions généralement continues mais différentes, qui se chevauchent partiellement. On observe 13 associations faunistiques, 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 *sensus* 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 (**Tabl. 1**). Les échantillonnages itératifs ont permis de récolter la même faune dans tous les cas. Une seule exception, la grotte des Cent fons, 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 leurs 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 (**Tabl. 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 (**Tabl. 3**). Chaque 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 (**Fig. 2**). On suppose alors une continuité hydrologique entre ces zones et un isolement par rapport aux zones contiguës présentant un assemblage malacologique différent.

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 qu'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 en revanche de la zone hydrologique de la Buèges. Effectivement, le système auquel participe l'évent de Rodel aval draine les eaux de la Séranne vers la source de la Buèges, de l'autre côté du massif. Cette connexion a été montrée par coloration [Paloc 1967] et 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.

Une approche tridimensionnelle - cas du Causse de l'Hortus

Le Causse de l'Hortus est un plateau karstifié dont les aquifères souterrains alimentent 3 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 : 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 Liguise 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 (*Moitessieria sp.*).

La **Foux de Pompignan** présente une espèce supplémentaire, *Moitessieria 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.

Concernant le **réseau de la Liguise**, situé dans le Valanginien, l'examen d'un schéma en coupe (**Fig. 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 Liguise, 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 calcaires Berriasien inférieur et Jurassique supérieur (**Fig. 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 fons, exutoire principal du Causse de la Selle, les échantillonnages standardisés ont fourni une faune identique à chaque fois. Toutefois (**Tabl. 1**), lors d'une visite de la cavité, une coquille de *Paladilhia pleurotoma* a été trouvée à vue. 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 fons. 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 (**Fig. 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. Sa présence s'explique simplement puisque les pertes de la Buèges alimentent le 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.* 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 hydrosystèmes 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 morphotypes 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 Nathan 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 Nathan Boinet, Frank Vasseur, Marine Robillard, Vincent Ruffray, Audrey Thonnell, Michel Meilhac, Guilhem Maistre. Deux relecteurs anonymes ont apporté des critiques très constructives au manuscrit.

Références

- ADES 2006 –Portail National d'Accès aux Données sur les Eaux Souterraines, <http://www.ades.eaufrance.fr>, consulté en 2009.
- AMBERT, M. & P. AMBERT 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 pp.
- 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. Pérette et J.J. Delannoy édit. p. 55-74.
- CAUMONT, D. 1993 – *Monts et grottes de Saint-Guilhem*. Gap ed., La Ravoire, 207 pp.
- CULVER, D. C. & B. SKET 2000 - Hotspots of Subterranean Biodiversity in Caves and Wells. *Journal of Cave and Karst Studies*, 62 (1): 11-17.
- DIOP, S. & P. REKACEWICZ 2004 - *Atlas mondial de l'eau. Une pénurie annoncée*. Paris, 63 pp.
- DUBOIS, P. 196 – 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 pp.
- FALKNER, G., T. E. J. RIPKEN & M. FALKNER 2002 - *Mollusques continentaux de France. Liste de référence annotée et bibliographie*. IEGB-SPN/MNHN, Paris, 350 pp.
- 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 pp.
- GIBERT, J. & L. DEHARVENG 2002 - Subterranean ecosystems: a truncated functional biodiversity. *BioScience*, 52 (6): 473-481.
- JOURDE, H., A. ROESCH, V. GUINOT & V. BAILLY-COMTE 2006 - Dynamics and contribution of karst groundwater to surface flow during Mediterranean flood. *Environmental Geology Journal*, 51: 725-730.
- LEFÉBURE, T., C. J. DOUADY, M. GOUY, P. TRONTELJ, J. BRIOLAY & J. GIBERT 2006 - Phylogeography of a subterranean amphipod reveals cryptic diversity and dynamic evolution in extreme environments. *Molecular Ecology*, 15: 1797-1806.
- LEVEQUE, C., E. V. BALIAN & K. MARTENS 2005 - An assessment of animal species diversity in continental waters. *Hydrobiologia*, 542 (1): 39-67.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON 1967 - *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press Princeton N.J., Princeton, 224 pp.

- MALARD, F., J. GIBERT, R. LAURENT 1997 - L'aquifère de la source du Lez : un réservoir d'eau ... et de biodiversité. *Karstologia*, 30: 49-54.
- OLIVIER, M.-J., D. MARTIN, C. BOU & V. PRIE 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 pp.
- PALOC, H. 1967 - *Carte hydrologique de la France région karstique Nord-Montpelliéraine*. BRGM, Paris, 229 pp.
- PRIE, V. 2005 - Répartition de *Heraultiella exilis* (Paladilhe, 1867) (Gastropoda, Caenogastropoda, Rissooidea). *MalaCo*, 1: 8-9.
- 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.

Tableau 1 : Résultat des échantillonnages itératifs

| 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 fons | 2005 | X | | X | X | X | |
| Cent fons | 2005b | X | | X | X | X | X* |
| Cent fons | 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

Tableau 2 : Résultats des échantillonnages successifs sur une même zone hydrographique.

| 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 (piedmont) | 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.

Tableau 3 : Combinaisons de marqueurs et grands ensemble hydrologiques.

| | <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-Seranne | | 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 |

Figures

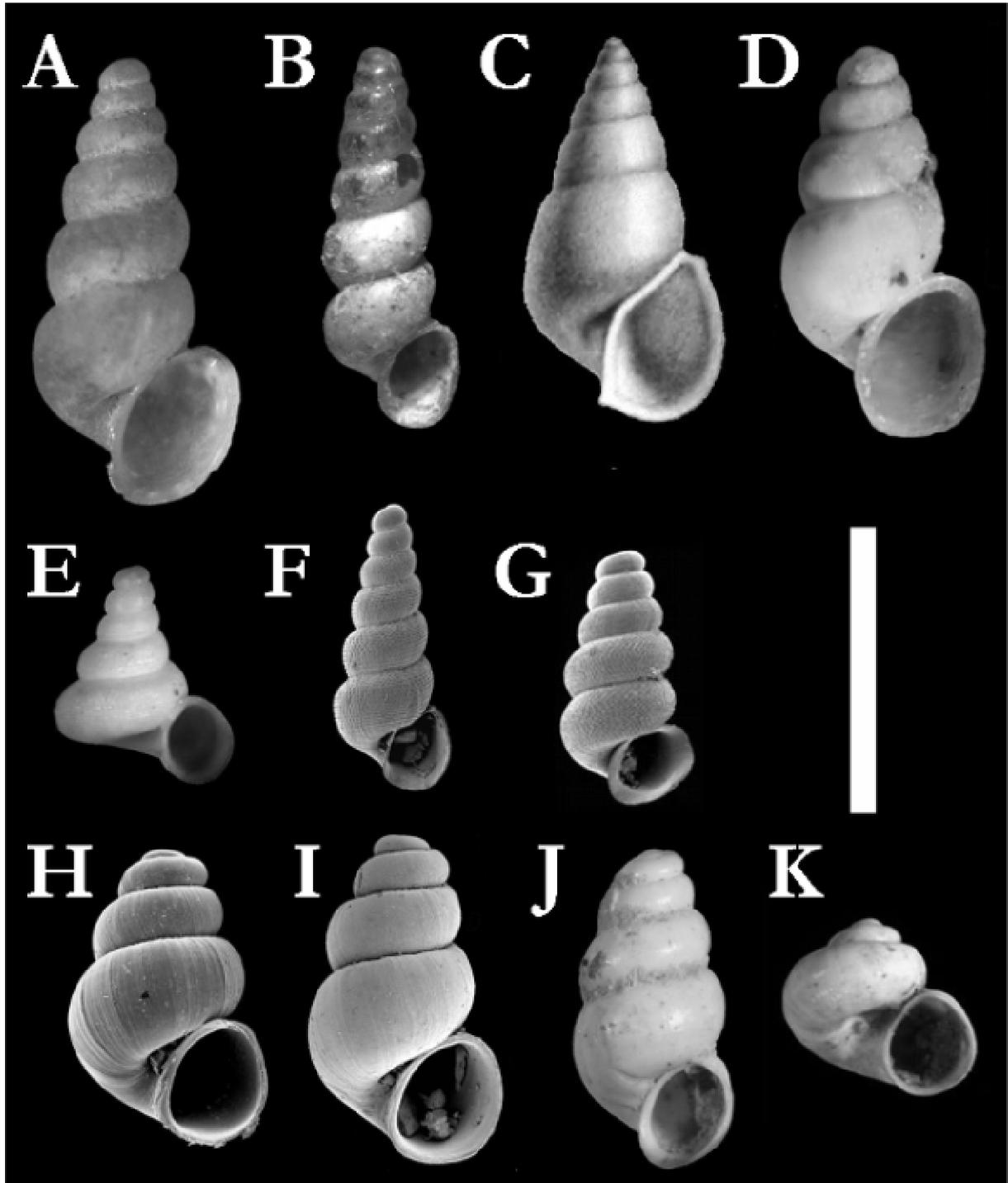


Figure 1: Les 9 marqueurs biologiques. A : *Paladilhia pleurotoma* ; B : *Paladilhia gervaisiana* ; C : *Paladilhia conica* ; D : *Bythiospeum bourguignati* ; E : *Henrigirardia wienini* ; F : *Moitessieria rolandiana* ; G : *Moitessieria sp.* ; H, I, J : *Bythinella spp.* (J : *Bythinella eutrepha*) ; K : *Islamia sp.* Echelle : 2 mm.

The 9 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.

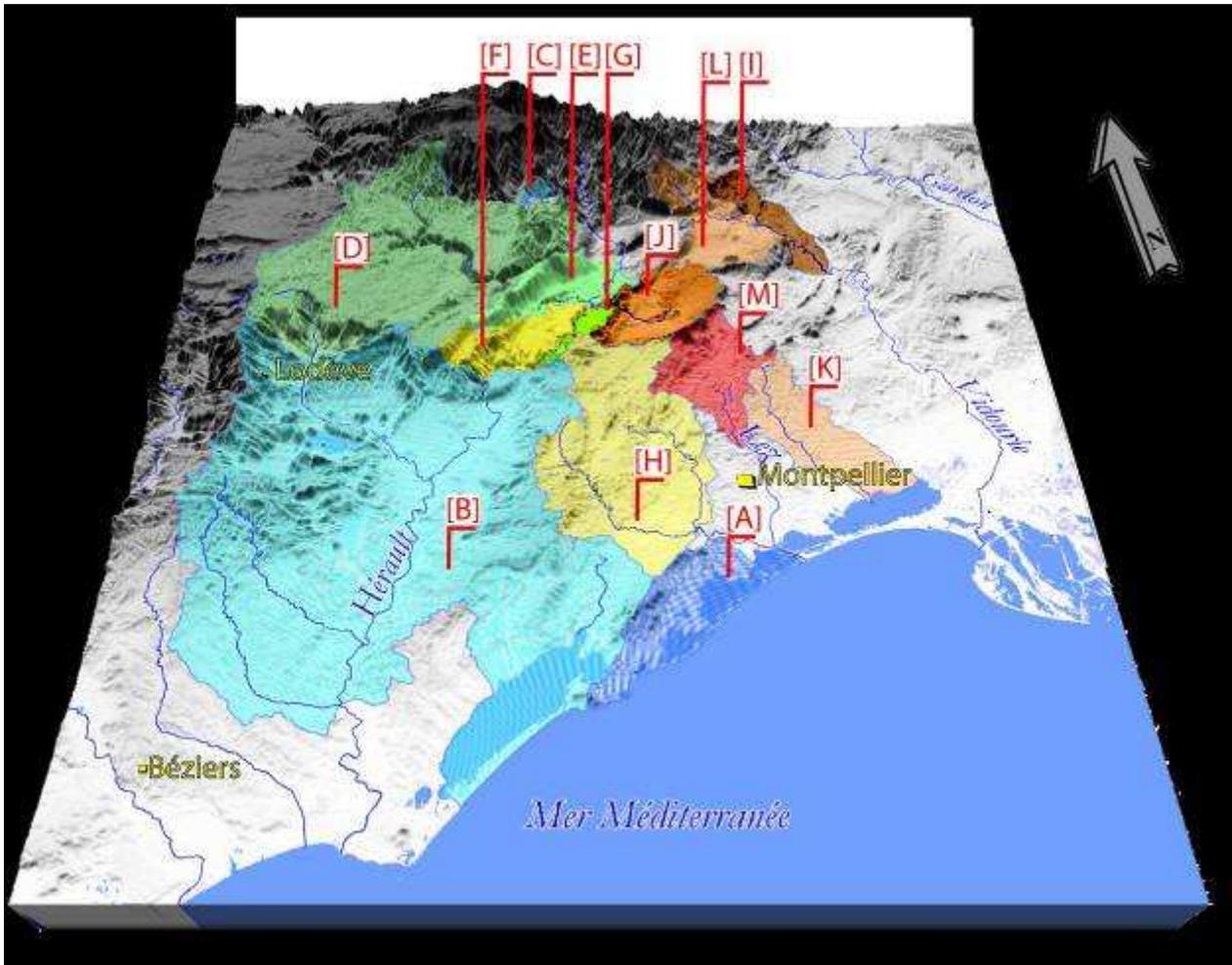


Figure 2 : Cartographie des grands ensembles hydrologiques à partir de la biodiversité. Les zones hydrographiques D et E (système Buèges-Séranne / Larzac) ; F (Causse de la Selle) et J (Cause de l’Hortus) sont soumises à discussion.

Map of the main hydrologic entities as deduced from biodiversity. Hydrologic zones D and E (Buèges-Séranne / Larzac systems) ; F (Causse de la Selle) and et J (Cause de l’Hortus) are discussed below.

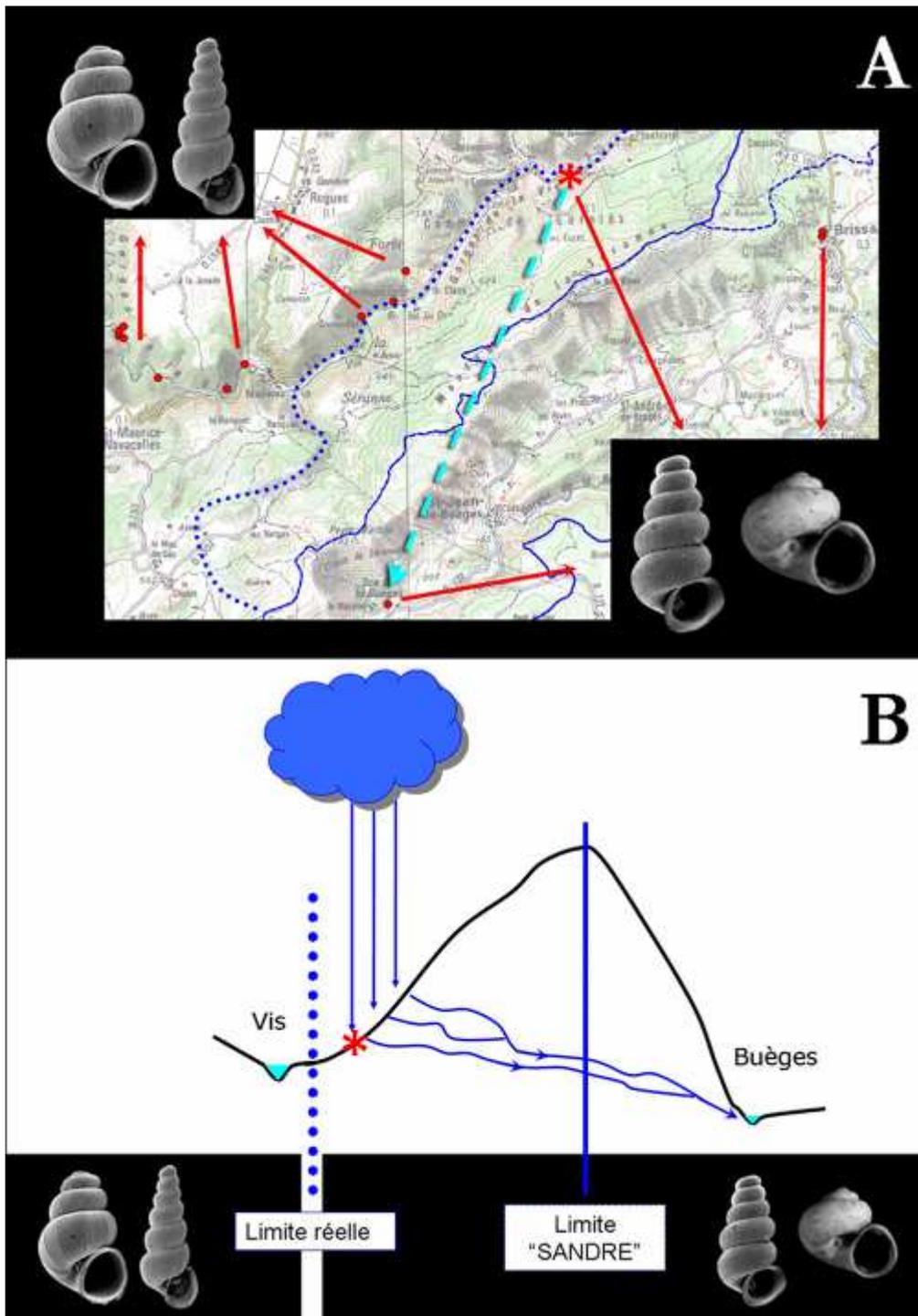


Figure 3 : Résultats des prélèvements effectués dans les vallées de la Buèges et de la Vis. Lignes bleues : limites du SANDRE, correspondant aux écoulements de surface attendus ; points bleus : limites réelles des zones hydrographiques souterraines telles que décrites par les assemblages malacologiques ; flèche bleue : coloration [Paloc 1967]. La faune présente à l'événement de Rodel aval (étoile rouge) est identique à celle du bassin de la Buèges alors que cette exsurgence 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 the Buèges and the Vis valleys. Plain blue lines : SANDRE database limits, which rely on expected surface flows ; dotted blue lines : true subterranean systems' limits as described from malacological assemblages ; blue arrow : coloration [Paloc 1967]. While the cave is situated just nearby the Vis river, the fauna sampled in Rodel aval (red star) matches these of the Buèges river system. The occurrence of this fauna, characteristic of the neighbouring valley, reflects true subterranean flows : water percolating into the Seranne mountain is entirely drawn towards the Buèges river, contrarily to surface water that is expected to follow the altitude gradient.

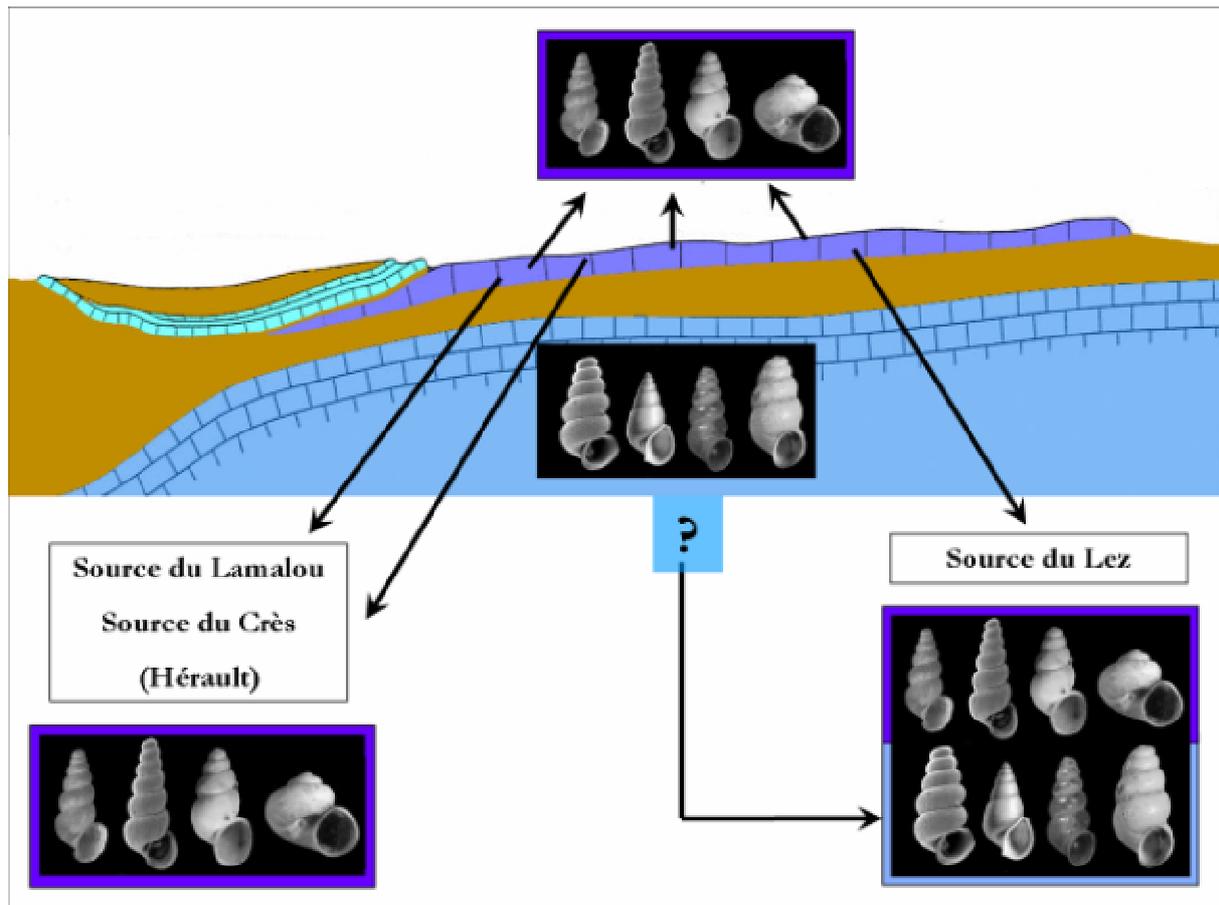


Figure 4 : L'organisation tridimensionnelle des aquifères superposés de l'Hortus [d'après Durand, 1992 *in* Boinet 2002] et la biodiversité malacologique associée. En brun : les couches imperméables (argiles ou marnes). La faune riche de la source du Lez doit résulter du drainage de deux aquifères superposés, l'aquifère du Valanginien supérieur et un aquifère profond Berriasien et Jurassique, chacun caractérisé par une faune différente.

The Hortus table's aquifers three-dimensional organisation [from Durand, 1992 *in* Boinet 2002] and associated biodiversity. In brown the impermeable layers (clay or marl). The rich fauna sampled in the Lez' spring should result of two superposed aquifers drainages, the upper Valanginian aquifer and a deeper Berriasian and Jurassic aquifer, each characterized by a different fauna.

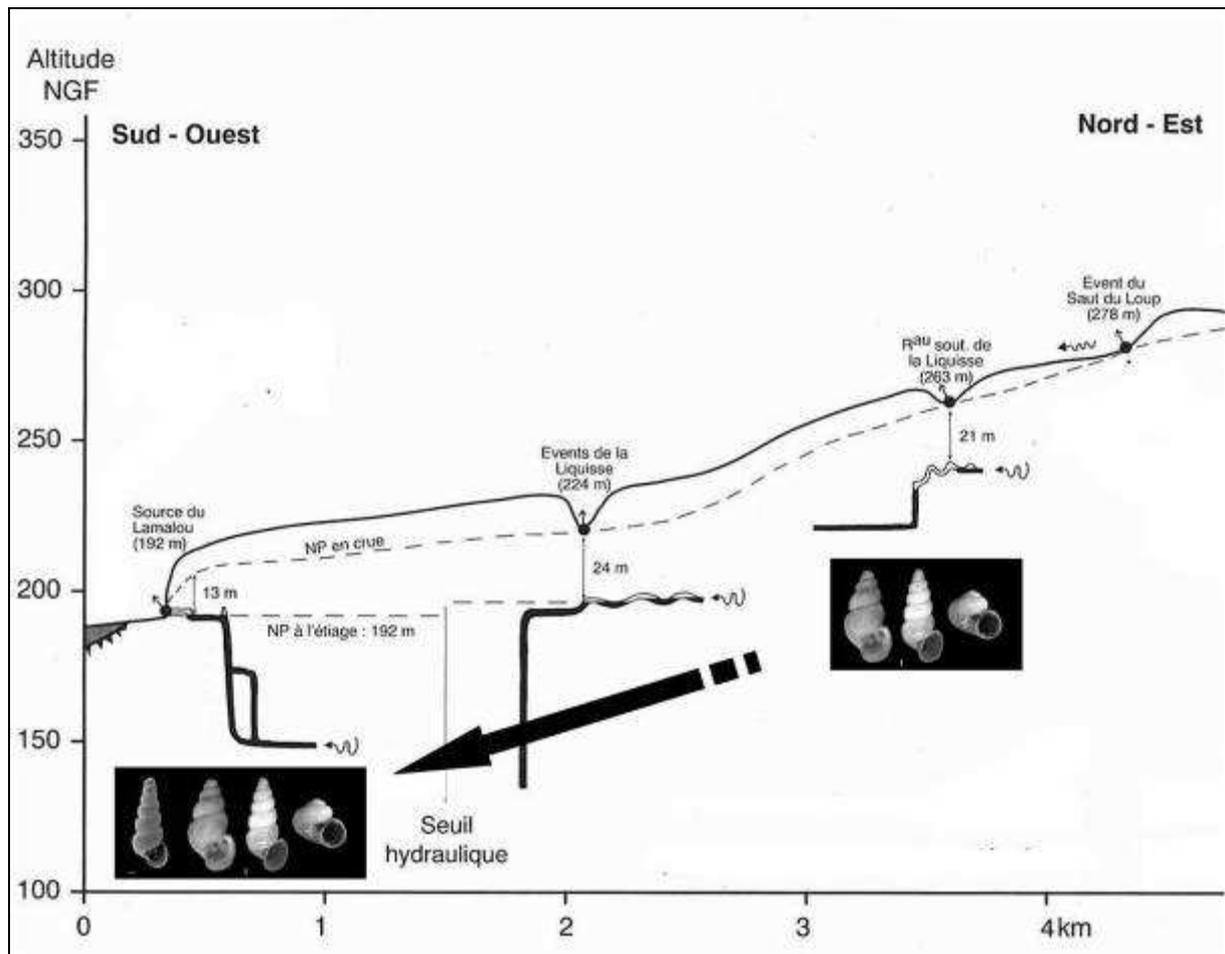


Figure 5 : Le réseau de la Liqueisse n'abrite que 3 des 4 espèces présentes dans les autres réseaux du Valanginien supérieur. Il se déverse de manière unidirectionnelle dans l'aquifère global. Ici encore, la biodiversité reflète bien la réalité des fonctionnements hydrologiques souterrains (schéma modifié d'après Boinet [2002]).

The Liqueisse 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 into the global aquifer. Here again, biodiversity truly reflects the subterranean waters organisation (figure modified from Boinet [2002]).

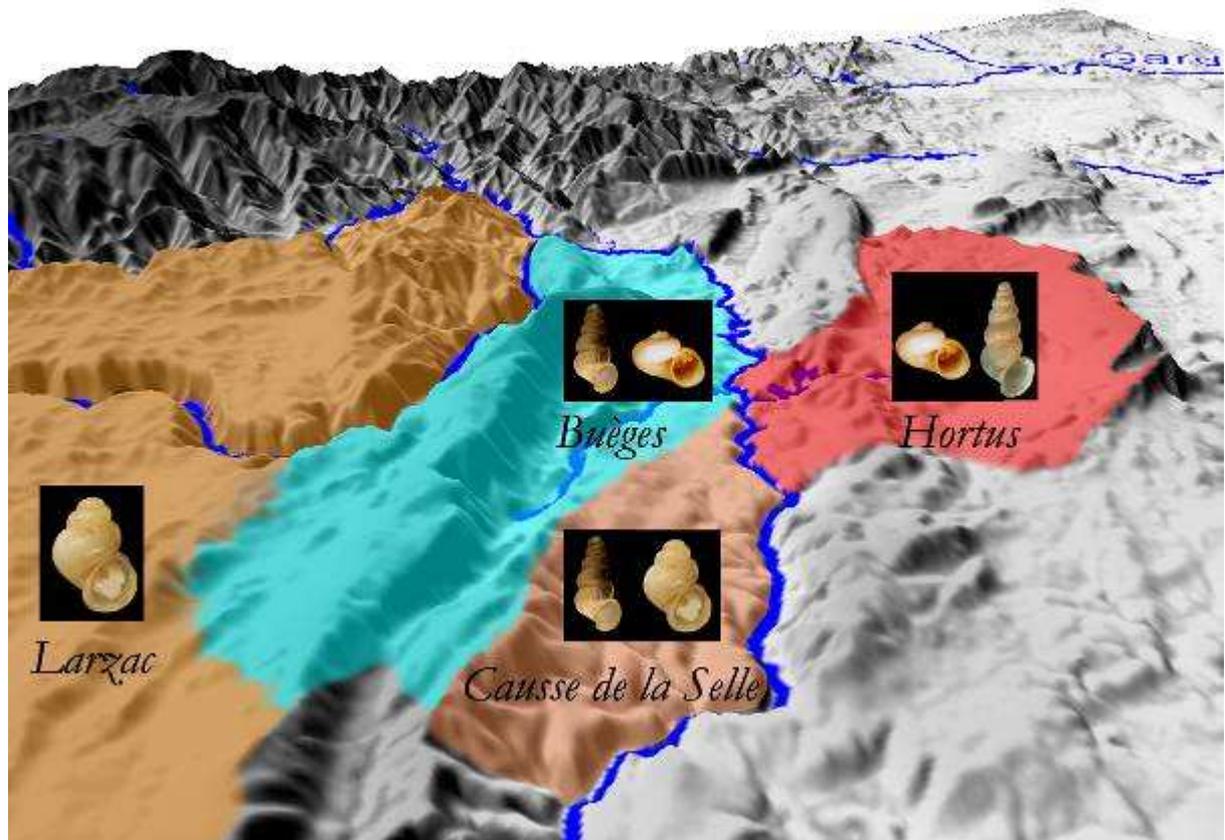


Figure 6 : Localisation des systèmes du Larzac, de la Buèges, du Causse de la Selle et de l'Hortus avec les quatre marqueurs qui distinguent leurs associations faunistiques : *Bythinella spp.*, *Moitesseria sp.*, *Islamia sp.* and *Paladilhia pleurotoma*.
 Situation of the Larzac, Buèges, Causse de la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