

Université catholique de Louvain

Faculté d'ingénierie agronomique,  
biologique et environnementale

**Convergences et  
divergences  
microadaptatives chez les  
acariens endogés et  
cavernicoles**

**Xavier DUCARME**

Thèse présentée en vue de  
l'obtention du grade de docteur  
en sciences agronomiques et  
ingénierie biologique

Promoteur : Professeur Philippe LEBRUN  
Co-Promoteur : Professeur Bruno DELVAUX

**Octobre 2003**



## Remerciements

Si la thèse de doctorat est définie comme un travail personnel, elle ne pourrait cependant voir le jour sans l'aide et le soutien de nombreuses personnes.

Je tiens tout d'abord à remercier le Professeur Philippe LEBRUN, promoteur de ce travail. En plus de m'avoir permis de réaliser cette thèse dans le prolongement de mon mémoire de fin d'étude, il a toujours été d'une grande disponibilité pour me prodiguer avis, conseils et encouragements.

Le Professeur Bruno DELVAUX est le co-promoteur de ce projet. Il m'a aidé à retrouver l'œil du pédologue qui s'égara quelques fois dans les méandres de l'écologie.

Les Docteurs Henri M. ANDRÉ et Georges WAUTHY, acarologues de leur état, ont été à mes côtés pendant ces 5 années pour me communiquer leur enthousiasme, m'aider à analyser le moindre poil d'acarien et participer à la rédaction d'articles scientifiques. Je leur dois bien des remerciements pour les heures innombrables passées en ma compagnie.

D'autres personnes ont participé au perfectionnement de cette thèse. Il s'agit tout d'abord des autres membres du jury, les Professeurs Raymond TERCAFS et Joseph TRAVÉ, ainsi que du Professeur Joseph DUFEY, son Président. Les Professeurs Patrick BOGAERT, Marc DUFRÊNE et Éric LE BOULENGÉ ainsi que M. Georges MICHEL ont commenté une version précédente de certains chapitres de ce manuscrit.

La systématique des acariens est un domaine complexe. L'assistance d'experts est dès lors indispensable. Je remercie donc le Dr I. JUVARABALS pour cette semaine passée à Genève à identifier des Gamasides en sa

## Remerciements

compagnie, les Prof. H. KLOMPEN et R.A. NORTON pour les deux semaines de cours à l'Ohio State University, et les Drs A. BAKER, A.M. CAMERIK et E. EBERMANN pour l'identification de certaines espèces d'Eupodidae, Pygmephoridae et Scutacaridae respectivement.

Le choix des sites de prélèvements dans les grottes wallonnes a nécessité la visite préalable de nombre d'entre elles. Pour me guider dans celles-ci, j'ai pu compter sur le Prof. R. TERCAFS, sur M. G. MICHEL et G. THYS de la Commission wallonne pour l'Étude et la Protection des Sites souterrains, et sur M. G. DEFLANDRE, G. EVRARD et J.-L. NANDANCÉ.

La littérature biospéologique n'est pas toujours facilement accessible. Merci au laboratoire souterrain du CNRS (Moulis) de m'avoir permis de consulter leur bibliothèque durant une semaine.

Merci à J. CILLIS, F. DUCARME, P. ÉVRARD, J.-P. MOTTE, Ch. NOËL et M. PIRNAY pour leur assistance technique.

Merci à tous les membres de l'unité d'Écologie et de Biogéographie pour les bonnes années de travail passées en leur compagnie.

Merci à ma famille et mes amis pour avoir supporté tous mes délires entomophiles et acarophiles.

Merci à la Ville de Rochefort et au Domaine des Grottes de Han pour m'avoir permis de prélever un grand nombre d'échantillons.

Merci au Fonds national de la Recherche scientifique, l'Université catholique de Louvain et la Région Wallonne pour leur support financier.

## Table des matières

|                                                                                                                               |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Résumé                                                                                                                        | 7   |
| Introduction                                                                                                                  | 9   |
| Les acariens                                                                                                                  | 9   |
| L'hypothèse de Ghilarov                                                                                                       | 10  |
| Les différents milieux souterrains                                                                                            | 13  |
| La colonisation des cavernes                                                                                                  | 14  |
| Typologie des organismes souterrains                                                                                          | 15  |
| Adaptations                                                                                                                   | 17  |
| Objectifs de ce travail                                                                                                       | 19  |
| Chapitre 1 : Mites from Belgian caves: an extensive study                                                                     | 23  |
| Chapitre 2 : Spatial microdistribution of mites and organic matter in<br>soils and caves                                      | 43  |
| Chapitre 3 : Comparison of endogenous and cave communities:<br>microarthropod density and mite species richness               | 73  |
| Chapitre 4 : Endogenous and cave mite populations with an experimental<br>comparison of two oppiid species (Acari: Oribatida) | 101 |
| Conclusions générales                                                                                                         | 135 |
| Perspectives                                                                                                                  | 141 |
| Bibliographie                                                                                                                 | 145 |
| Liste des publications, stages et distinctions                                                                                | 163 |
| Annexe                                                                                                                        | 167 |



## Résumé

Le milieu souterrain est une étape importante dans l'histoire évolutive des arthropodes. Selon l'hypothèse de Ghilarov, les sols, de par leur nature poreuse, ont permis le passage du milieu aquatique au milieu aérien. Les cavernes auraient été colonisées plus tard, par des espèces provenant de la surface.

Sol profond, ou milieu endogé, et cavernes partagent nombre de caractéristiques: obscurité, atmosphère généralement saturée en eau, amplitude thermique réduite. Elles diffèrent cependant par l'espace disponible pour se mouvoir et par la présence dans certaines cavernes d'inondations pendant l'hiver.

Au vu de ces caractéristiques abiotiques, l'objectif de ce travail a été l'identification d'analogies et de différences morphologiques, physiologiques, écologiques et trophiques entre les acariens vivant dans le sol profond et ceux vivant dans les cavernes, et la mise en relation de ces caractéristiques avec les facteurs du milieu.

Une étude extensive des acariens de 25 grottes wallonnes a permis de conclure que leur abondance était fortement diminuée dans les sites inondables. Au moins six nouvelles espèces ont été découvertes. Il existe peu de similarité des peuplements entre cavernes géographiquement proches, ce qui est expliqué par la structure fragmentée de celles-ci.

Une étude plus intensive de deux cavernes, des deux sols forestiers situés au-dessus de celles-ci et d'un troisième site endogé sur schiste a été réalisée.

La répartition spatiale du carbone ne diffère pas systématiquement entre les deux habitats considérés. La matière organique semble être le principal

## Résumé

facteur limitant et structurant pour les populations d'acariens dans le milieu endogé. Dans les cavernes, la plus grande mobilité des acariens liée à l'espace disponible semble partiellement masquer les structures spatiales.

L'abondance des microarthropodes est fortement influencée par les inondations dans les grottes. Elles tuent une partie des individus présents, en emportent d'autres et importent des espèces accidentelles, qui sont destinées à mourir, éventuellement dévorées par des prédateurs. Les communautés des deux habitats sont bien distinctes, et les peuplements cavernicoles sont plus variables que les endogés.

Un certain nombre d'espèces strictement troglobies ou endogées ont été récoltées, ce qui pourrait être expliqué par une compétition interspécifique faible. Les prédateurs et phorétiques sont plus nombreux dans les cavernes que dans les sols. Du fait de l'espace disponible, les acariens cavernicoles peuvent être de plus grande taille que les endogés. La proportion d'Oribates "supérieurs" (Brachypilina) augmente suivant l'humidité de microhabitats, des cavernes jusqu'aux écorces. Cela est interprété comme une séquence évolutive d'habitats, les adaptations à la sécheresse étant considérées comme responsables de l'importante radiation observée chez les Brachypilina. De ce fait, une hypothèse nouvelle de colonisation des cavernes est proposée, sans passage par les milieux de surface. D'autres adaptations sont relevées au niveau spécifique, grâce à la comparaison de deux espèces d'Oppiidae: *Medioppia obsoleta*, espèce endogée, et *Hypogeoppia* n.sp., espèce troglobie. L'espèce cavernicole a de plus longs ongles pour se déplacer plus facilement sur des substrats gorgés d'eau, et des taenidies pour résister aux immersions dans l'eau.

Cette étude démontre que les acariens des milieux souterrains peuvent être valablement étudiés dans une optique adaptative et évolutive.

# Introduction

Avant d'entrer dans le vif du sujet, il nous a paru utile de présenter quelques notions de bases qui aideront le lecteur à suivre le fil des raisonnements dans les chapitres suivants.

Après une brève présentation des organismes étudiés, les acariens en l'occurrence, nous nous pencherons sur les mécanismes de leur apparition dans les habitats envisagés, à savoir le sol et les cavernes. Les types d'organismes rencontrés dans ces milieux, ainsi que leurs adaptations, seront ensuite détaillés. Nous pourrons alors présenter les objectifs de ce travail.

## Les acariens

Les acariens sont des arthropodes chélicérates. Ils sont généralement de petite taille (de moins de 100  $\mu\text{m}$  jusqu'à quelques cm). Ils ont colonisé un nombre impressionnant de milieux (Walter & Proctor 1999): de l'Antarctique à la forêt tropicale, des fonds marins jusqu'au sommet des montagnes, des déserts aux parcelles cultivées, et jusque dans nos demeures. Les modes de vie sont également variés: de la vie libre au parasitisme en passant par des modes de dispersion phorétiques, c'est à dire la recherche et la fixation à un autre animal (principalement des insectes et des petits mammifères dans le cas des acariens) pour une durée limitée afin d'émigrer d'un site à l'autre. Les modes alimentaires comprennent en outre des fongivores, détritivores, prédateurs, phytophages, ...

Les tiques et les acariens de poussières domestiques sont les plus connus du grand public, mais il existe environ 45 000 espèces décrites à ce jour, dont 30 000 du sol et de ses annexes. Les estimations du nombre total d'espèces

## Introduction

d'acariens peuplant la Terre varient cependant de 100 000 à 1 million (André et al. 2002).

Le cycle de vie typique d'un acarien est constitué de 6 stases (prélarve, larve, proto-, deuto- et tritonymphe, et adulte) mais certaines stases sont inactives ou réduites, voire absentes, chez certaines espèces.

La sous-classe des acariens comprend classiquement 7 ordres (Evans 1992) : Opilioacarida, Holothyrida, Ixodida, Mesostigmata, Prostigmata, Oribatida et Astigmata. Seuls les 4 derniers ont été rencontrés lors de cette étude. Il faut noter que les Oribates sont en réalité paraphylétiques, vu que les Astigmates dériveraient de cet ordre (Norton 1998). Le groupe des Endeostigmata a été longtemps considéré comme un sous-ordre des Prostigmata, mais il s'avère qu'ils sont pour la plupart bien plus proches des Oribates, à l'exception des Sphaerolichida qui sont toujours considérés comme proches des Prostigmata (O'Connor 1984). Les endeostigmatés ont acquis une certaine importance dans ce travail, à cause des caractères morphologiques primitifs de ses membres (notamment des indices de segmentation primaire).

## L'hypothèse de Ghilarov

Le passage des invertébrés du milieu aquatique au milieu terrestre, il y a plus de 400 millions d'années, les a confrontés à un problème physiologique majeur : les surfaces corporelles utilisées pour le prélèvement d'oxygène dans le milieu extérieur sont également des sites de perte d'eau. Il est dès lors peu probable qu'un organisme puisse passer directement du milieu aquatique au milieu aérien. Ghilarov (1949) propose que le sol, en tant que milieu poreux, constitue un intermédiaire entre ces deux modes de vie, permettant

## Introduction

aux animaux d'acquérir les adaptations nécessaires à la vie en surface (Fig. 1, flèches rouges).

En effet, l'eau du sol est présente sous trois formes. L'eau adsorbée à la surface des particules solides est très fortement retenue par les attractions électrostatiques et n'est pas utilisable par les organismes. Au contraire, l'eau gravitaire, présente dans les pores de grande taille, est disponible pour les organismes. Entre ces deux extrêmes se situe l'eau capillaire, retenue dans les pores dans une mesure inversement proportionnelle au diamètre de ceux-ci (loi de Jurin-Laplace), et donc diversement utilisable par les organismes. Aux humidités habituellement rencontrées dans les sols, on trouve en général de l'eau capillaire, aux alentours de laquelle on observe une couche limite d'air quasi saturé en eau. C'est ce qui explique le statut hybride des pores du sol en tant qu'habitat, entre l'eau libre et l'air libre (Vannier 1987).

Ghilarov (1959), pour étayer son hypothèse, fait remarquer que les animaux du sol possèdent nombre d'"adaptations" préparant à la vie aérienne : apparition de trachées simples, ébauche de résistance au froid, mode de fécondation "externe-interne" (dépôt par le mâle de spermatophores, mécanisme intermédiaire entre la fécondation externe des aquatiques et la fécondation interne des épigés). D'autres caractères propres aux animaux aquatiques sont également conservés : respiration cutanée, résistance à des concentrations élevées de CO<sub>2</sub>, orientation par gradient chimique au travers du film d'eau, saprophagie.

Vannier (1973) a repris les arguments de Ghilarov et généralise le concept à d'autres habitats poreux (bois décomposé, cavités des troncs d'arbres, termitières, ... ) qu'il réunit avec le sol sous l'appellation de "porosphère".

Striganova (1996) propose une hypothèse alternative (Fig. 1, flèches vertes) : si les animaux de très petite taille (protozoaires, nématodes) ont

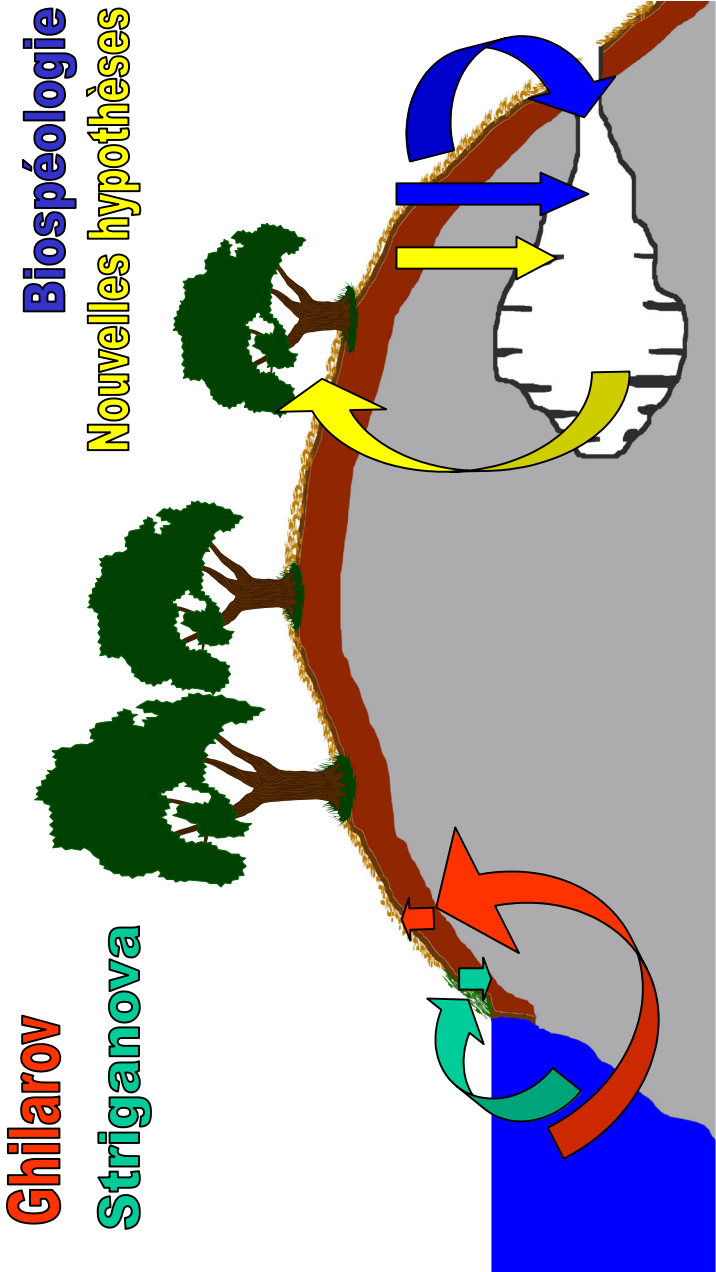


Figure 1. Colonisations successives des habitats par les acaridiens au cours de l'évolution selon diverses théories.

## Introduction

effectivement gagné le sol directement depuis le milieu aquatique, les animaux plus grands, dont les arthropodes, seraient passés directement du milieu aquatique à la surface du sol, maintenu humide par un tapis d'algues et de débris végétaux. En effet, la vie sur la terre ferme nécessite une dépense élevée en oxygène pour vaincre les forces gravitationnelles. Dans les sols, la concentration en oxygène n'est pas suffisamment élevée, et leur colonisation nécessite des adaptations supplémentaires, comme la respiration trachéenne et la création d'un système d'aération des horizons minéraux par des galeries d'origine biotiques (conduits radiculaires, galeries de vers de terre, ...).

## Les différents milieux souterrains

On peut distinguer quatre compartiments au sein du milieu souterrain: le sol, le Milieu Souterrain Superficiel, les grottes et la zone phréatique.

Le sol est la couche superficielle de la croûte terrestre, constitué de substances minérales et organiques altérées par les facteurs de l'environnement. Il s'agit d'un milieu triphasique, comprenant une phase solide (les minéraux et matières organiques), une phase liquide (l'eau gravitaire, capillaire et adsorbée) et une phase gazeuse (la portion des pores qui n'est pas remplie d'eau).

Le MSS (Milieu Souterrain Superficiel) est situé sous le sol. Il se présente sous deux faciès: des micro-espaces intercommunicants dans les éboulis de versants des vallées ou de pied de falaises, et des fissures dans la roche mère. La zone phréatique est située sous le MSS. Il s'agit de la zone où les vides sont saturés d'eau.

Les grottes sont définies par leur taille : il s'agit de galeries creusées dans la roche, de taille suffisante pour que l'homme y pénètre. Notons que les

## Introduction

tunnels de laves, tubes creux formés par une croûte de lave refroidie dans de nombreux archipels volcaniques, sont également considérés comme des grottes. Ils sont déjà colonisés par une faune spécifique malgré leur formation plus récente que les grottes du karst.

Une revue plus détaillée des habitats souterrains a été réalisée par Juberthie (2000).

## La colonisation des cavernes

Nous nous limiterons dans ce travail à l'étude des animaux terrestres, qui ont des modes de colonisation et de spéciation bien distincts de ceux des aquatiques (Holsinger 2000).

Il existe un large consensus parmi les biospéologues, suivant lequel les animaux vivant dans les cavernes dérivent d'espèces épigées, avec éventuellement un passage intermédiaire par le milieu endogé (Fig. 1, flèches bleues), préadaptées à cet environnement par le biais d'exaptations, c'est à dire d'adaptations apparues à l'origine pour une fonction donnée mais utilisées par la suite pour remplir une autre fonction (Holsinger 2000). La majorité de ces exaptations concernent des organes des sens pour suppléer à l'absence de lumière. Comme peu d'acariens possèdent un organe visuel, on évoquera chez eux les adaptations à un habitat humide, ce qui est le cas de la plupart des acariens du sol et de la litière (Holsinger 1965).

Il existe deux principales théories expliquant l'origine des animaux strictement cavernicoles (troglobies) terrestres. La première et la plus ancienne, appelée "relicte climatique" (Vandel 1964), suppose que les cavernes furent colonisées après un épisode climatique particulier, comme les glaciations du Pléistocène (il y a 1,8 millions à 11 000 ans). Les animaux habitant à la frange des glaciers, adaptés à un environnement froid et

## Introduction

humide, ont trouvé refuge dans les cavernes et/ou en altitude lors du réchauffement climatique, alors que les populations de surface se sont éteintes (Juberthie 1984). Les populations cavernicoles auraient ensuite pu acquérir des adaptations spécifiques à leur nouvel habitat par un phénomène de spéciation allopatrique, c'est à dire d'une population isolée de la population d'origine. La seconde hypothèse, appelée "changement d'habitat" (Howarth 1980), évoquée pour expliquer la présence de troglobies dans des tubes de laves récents à Hawaï, met plutôt en avant la capacité des animaux à coloniser de nouvelles niches disponibles, par simple opportunisme. Les populations souterraines coexistant avec les populations épigées d'origine, le processus de spéciation sera ici plutôt parapatric, c'est à dire d'une population contiguë à la population d'origine, ou sympatrique, c'est à dire d'une population dont l'aire de répartition est en partie commune à l'aire de répartition de la population d'origine. Ces deux modèles sont loin d'être mutuellement exclusifs, et il est maintenant largement reconnu qu'ils pourraient chacun s'appliquer à des régions différentes, voire à des taxa différents au sein d'une même région (Peck & Finston 1993).

## Typologie des organismes souterrains

Suivant leur habitat préférentiel, il est d'usage de caractériser les espèces présentes dans le milieu souterrain par un adjectif.

Dans les sols, on peut différencier les animaux *litiécoles*, vivant dans les horizons organiques du sol, des animaux *endogés* ou *euédaphiques*, peuplant les horizons minéraux. Le statut des animaux peuplant l'horizon hémiorganique  $A_h$  n'est pas clair, vu qu'ils ne sont pas abordés nommément dans la typologie (Coineau 1974, Lebrun & Wauthy 1981). Ducarme (1998) propose qu'ils soient inclus dans les endogés, les espèces des horizons

## Introduction

minéraux des sols étant généralement un sous-ensemble des espèces présentes dans l'horizon hémiorganique, alors que certaines espèces de ces milieux sont absentes de la litière.

De nombreuses classifications ont été proposées pour les organismes présents dans les cavernes. La plus classique (Racovitza 1907) est basée sur des critères écologiques: les *troglobies* sont des organismes vivant et se reproduisant exclusivement en cavernes, les *troglophiles* vivent et se reproduisent dans les cavernes et dans d'autres milieux, et les *trogloxènes* sont incapables de se reproduire en caverne. On ajoute parfois une quatrième catégorie (Barr 1968), les *accidentels*, qui diffèrent des troglloxènes par le fait qu'ils ne se retrouvent que très occasionnellement dans les grottes. Le problème de ce système est que l'on n'est jamais sûr qu'on ne retrouvera pas une espèce actuellement considérée comme troglobie dans un autre milieu qui n'aurait pas été correctement inventorié à ce jour. Christiansen (1962) propose donc une classification morphologique: les *trogломorphes* ont un habitus caractéristique des cavernicoles, très différent des taxa épigés, les *ambimorphes* possèdent quelques traits propres au cavernicoles mais ressemblent dans l'ensemble aux épigés, les *épigiomorphes* vivent et se reproduisent des les cavernes mais n'ont pas subi de modification morphologique et les *trogloxènes* ne sont rencontrés qu'occasionnellement et n'ont pas un habitus de cavernicole. Ce système a plusieurs désavantages: les modifications morphologiques ne sont pas suffisantes pour caractériser un animal troglobie (Vandel 1964), elles ne sont pas connues pour tous les taxa et enfin, cette définition étant basée sur des hypothèses par rapport à l'évolution des espèces cavernicoles, ces classes ne peuvent plus être utilisées pour tester ces hypothèses (Desutter-Grandcolas 1993). C'est pourquoi nous avons décidé d'utiliser la terminologie écologique dans ce

## Introduction

travail. Les acariens épigés étant relativement bien connus et les endogés étant étudiés simultanément, le risque de récolter des troglaphiles et de les confondre avec des troglobies semble *a priori* réduit.

Notons pour terminer que le terme "hypogé" désigne les organismes vivant dans le milieu souterrain, à savoir les endogés, les cavernicoles et les stygobies (qui vivent dans la zone phréatique).

## Adaptations

Les adaptations sont des caractéristiques (morphologiques, physiologiques, comportementales, ...) ayant une valeur fonctionnelle menant en final à l'augmentation du succès reproducteur des individus dans le milieu considéré.

Zacharda (1980) propose les termes *euédaphomorphismes* et *trogломorphismes* pour les adaptations morphologiques au milieu endogé et aux cavernes respectivement.

### **Adaptations au milieu endogé**

Chez les collemboles, Coineau (1974) et Thibaud & Christian (1997) relèvent une taille réduite, un habitus allongé, la possibilité de mouvements latéraux, une dépigmentation des téguments, la réduction oculaire (diminution du nombre de cornéules), une chaetotaxie simplifiée et plus courte, et des appendices (antennes, pattes, furca) plus courts que chez les animaux de surface. Sur le plan physiologique et comportemental, Christiansen (1970a) et Thibaud (1970) relèvent un métabolisme ralenti, un cycle vital long, des œufs volumineux et en nombre réduit, une vitesse de déplacement moyenne, une agrégation réduite et peu d'attraction pour des substrats organiques.

## Introduction

Chez les acariens, on cite une petite taille (Karg 1993, Striganova 1996, Zacharda 1979) ou un corps vermiforme (Nematalycidae, Coineau et al. 1978). Karg (1993) mentionne une désclérotisation et des pattes courtes chez les Gamasides. Chez les Rhagidiidae, Zacharda (1979) identifie une désclérotisation et une dépigmentation, la réduction ou la suppression des yeux, une chaetotaxie et des appendices raccourcis, des poils bothridiques en massue et des solenidions parallèles (côte à côte et longitudinaux) sur le tarse I. Cette dernière adaptation serait la conséquence du raccourcissement du tarse. Enfin, l'articulation protéro-hystérosomatique de certains Oribates pourrait les aider à se déplacer dans les pores tortueux du sol (Grandjean 1969, Lebrun & Wauthy 1981).

### ***Adaptations à la vie dans les grottes***

Dans une revue de la littérature, Thibaud & Deharveng (1994) citent les caractéristiques suivantes pour les collembolles troglobies : dépigmentation, régression oculaire, allongement des pattes, griffes plus longues et plus fines, parfois développement important des sensilles, fécondité réduite, ralentissement des cycles biologiques, augmentation de la teneur en graisse des tissus (rôle de réserve énergétique) au détriment de celle de l'eau, diminution du pouvoir de régulation hydrique, diminution du métabolisme respiratoire, tendance à la géophagie, c'est à dire l'absorption de terre, résistance au jeûne, vitesse de déplacement réduite, agrégation faible et attirance pour les substrats organiques.

Chez les acariens, seul Zacharda (1980) donne une liste d'adaptations probables, pour la famille des Rhagidiidae : dépigmentation et désclérotisation des téguments, et élongation et amincissement des

## Introduction

chelicères, des pédipalpes, des pattes et de la chaetotaxie, y compris des poils bothridiques.

### **Objectifs de ce travail**

Selon l'hypothèse de Ghilarov, le milieu endogé représente une étape critique dans l'évolution des arthropodes. Les animaux cavernicoles proviendraient pour leur part de la surface.

Sol et cavernes partagent un certain nombre de caractéristiques environnementales: obscurité, humidité en permanence proche de la saturation, pauvreté en matière organique (par rapport à la plupart des habitats épigés, comme la litière ou la végétation, par exemple), amplitude thermique réduite. On relève toutefois deux différences importantes :

- l'espace disponible pour se mouvoir est bien plus grand dans les cavernes que dans la porosité du sol;
- les cavernes sont des milieux parfois soumis à des perturbations plus ou moins régulières, comme des inondations saisonnières.

Deux autres différences semblent probables et seront testées dans le cadre de ce travail :

- la structure spatio-temporelle de la matière organique, seule source de nourriture pour les organismes souterrains (à l'exception des bactéries chémo-autotrophes dans les grottes de type "Movile", c'est à dire des grottes isolées du monde extérieur et dont la chaîne trophique est basée sur l'oxidation du soufre), diffère dans ces deux milieux;
- les cavernes sont spatialement isolées les unes des autres (structure d'habitat fragmentée), alors que le milieu endogé est continu.

De par leur abondance et leur diversité, les acariens constituent des cibles de choix pour étudier la vie dans le milieu souterrain.

## Introduction

L'objectif général de ce travail est l'identification d'analogies et de différences morphologiques, physiologiques, écologiques et trophiques entre les acariens vivant dans le sol profond et ceux vivant dans les cavernes, et la mise en relation de ces caractéristiques avec les facteurs du milieu.

Plus précisément, nous testerons les hypothèses suivantes :

- 1) la composition des communautés cavernicoles est plus variable que celle des endogés (effet de fragmentation d'habitat et des perturbations);
- 2) les acariens cavernicoles sont plus spécialisés sur le plan trophique que les endogés, du fait des perturbations et d'une structure spatio-temporelle *a priori* moins régulière de la matière organique;
- 3) les acariens cavernicoles sont de plus grande taille et possèdent des appendices plus longs que les endogés du fait de l'espace disponible;
- 4) la répartition spatio-temporelle des acariens suit celle de la matière organique et diffère notablement entre les deux milieux;
- 5) la structure spatiale est beaucoup plus agrégative chez les cavernicoles que chez les endogés.

Dans le premier chapitre, nous étudierons la faune de 25 cavernes de Wallonie, ce qui nous permettra de tester partiellement l'hypothèse 1. Dans les chapitres suivants, nous nous focaliserons sur l'étude détaillée de la faune de deux grottes de la commune de Rochefort, de deux sites endogés forestiers situés directement au-dessus de ces grottes et d'un troisième site endogé sur schiste. Dans le chapitre 2, nous caractériserons la structure spatiale des acariens ainsi que celle de la matière organique dans ces sites (test des hypothèses 4 et 5). Dans le chapitre 3, nous étudierons les facteurs corrélés à la densité des microarthropodes et à la richesse spécifique des acariens dans les deux habitats considérés (test de l'hypothèse 4) ainsi que la similarité entre les peuplements (test de l'hypothèse 1). Dans le dernier

## Introduction

chapitre, nous relèverons les espèces caractéristiques des deux milieux et étudierons leurs différences morphologiques (hypothèses 2 et 3). Les adaptations aux deux milieux seront aussi comparées chez deux espèces appartenant à la même famille (les Oppiidae), l'une endogée, l'autre cavernicole.

