ISSN : 0180-9555 Doc. pédozool. intégrol. 3, 1, 1-28 décembre 1998

L'EVOLUTION SPATIOTEMPORELLE DES LOMBRICIENS

The earthworm spatiotemporal evolution

Par / by

Marcel B. Bouché

Laboratoire de zooécologie du sol, INRA, 2 place Viala, F. 34060 Montpellier. E-mail. bouche @ ensam. inra. fr.

Mots-clés : Lombricien, évolution, biogéographie, reproduction, écologie, mésologie, paléogéographie, intégrologie, biodiversité.

Key-words : earthworm, evolution, biogeography, reproduction, ecology, habitat conditions, paleogeography, integrology, biodiversity.

Nomenclator taxonomicum : Annelida, Oligochaeta, Lumbricida, Lumbricina, Lumbricidae, Diporodrilidae, Hormogastridae, Sparganophilidae, Ailoscolecidae, Glossoscolecidae, Megascolecidae, Criodrilidae, Lutodrilidae.

Résumé : L'évolution des lombriciens s'est effectuée dans l'espace de l'ensemble des terres émergées, mais aussi dans un temps important, supérieur à 300 millions d'années. L'étude morphofonctionnelle reliée aux contraintes écologiques connues permet de produire des hypothèses phylogénétiques. Celles-ci, appliquées aux distributions actuelles des taxons, permettent de reconstituer une mise en place spatiotemporelle des taxons réfutable sur nos connaissances de géologie paléogéographique. Une telle demarche ne sera optimale que par intégrologie permettant une restauration à l'accès aux connaissances des faits relatifs aux caractéristiques biologiques des organismes, à leurs milieux, à leur distribution spatiale et aux hypothèses des interprétations. Une ré-évaluation de la signification des caractères est donnée et permet des prédictions réfutables.

Summary : The earthworm evolution occured in the full land above the sea during a time span greater than 300 millions of years. The morphofunctional study, jointly with the described ecological constraints, allows the production of phylogenetic hypotheses. This phylogenetic interpretation, applied on the present distribution pattern, allows a spatiotemporal reconstitution of the settlement of earthworm taxa. This paleobiogeographic reconstruction is falsifiable versus *our knowledge about paleogeographic geological events. Such a proceeding will be optimal only if the access to knowledge elements is available by integrology. These elements are related to caracteristics proper to the organisms, their milieus, distributional patterns and interpretation hypothesis. A revaluation of the meaning of the biological features is given and allows falsifiable predictions.*

I. Introduction 2
II. Classification, évolution et nomenclature 3
III. Principe d'interprétation phylogénétique 4
3.1 La terricolité : une lente adaptation à la vie terrestre 4
3.1.1 Adaptations terricoles *4*
3.1.2 Rhéostaticité *5*
3.1.3 Pholéoïptomie *5*
3.1.4 Limite des interprétations fondées sur la terricolité *8*
3.2 La coaptation 9
3.2.1 Modes de reproduction et de coaptation *9*
3.2.2 Transmission indirecte et pholéoïptomie *9*
3.3 Principes annexes d'interprétation phylogénétique 11
3.3.1 La complexité croissante *11*
3.3.2 Le principe de parcimonie *11*

3.4 L'apport (paléo)biogéographique à l'interprétation de l'évolution biologique **11**
3.4.1 Principes *11*
3.4.2 Méthode et limite de la paléogéographie relative *12*
3.5 Limites des interprétations phylogénétiques **13**
3.5.1 Carences de connaissances *14*
3.5.2 Carences d'interprétations. A. au niveau de l'individu. B. au niveau des milieux *14*
IV. Résultats **15**
V. Précisions sur les coaptations et transferts du sperme et des ovules (complément, 1997). **17**
5.1 Distinction des fonctions **17**
5.2 Les fonctions des organes génitaux externes **18**
5.3 Typologie des accouplements **19**
5.4 Spatialisation des transferts et coaptations **19**
5.5 Conclusion **20**
VI.. L'évolution spatio-temporelle des lombriciens : interprétation et explicitation intégrologique (complément, 1998). **20**
6.1 Les besoins de l'interprétation de l'évolution des lombriciens **20**
6.2 Interprétation intégrée des caractères somatiques et génitaux : cas caricaturaux d'anéciques et endogés **21**
6.2.1 Contexte *21*
6.2.2 Interprétation d'anéciques extrêmes : les Scherotheca anéciques géants *21*
6.2.3 Interprétation de l'évolution multipolaire des lombriciens endogés *23*
6.2.4 Et les spermathèques ? *24*
6.2.5 Les limites actuelles de l'interprétation morphofonctionnelle intégrée *25*
6.3 Complexité et volume de l'information à intégrer réellement **25**
VII Remerciements **26**
VIII. Références **27**

I. Introduction

Cet article est une mise au point rédigée de fin 1988 à mai 1989 pour constituer le chapitre ''lombricien'' du ''Traité de Zoologie du Sol '' préparé par le Dr. V. Decu de l'Institut de Spéléologie E. Racoviça, de Bucarest en Roumanie. Il devait paraître en 1990 sous le titre « Les annélides lombriciens, une réévaluation ». Les événements politiques de l'Est européen et des problèmes de santé du rédacteur du Traité, ont entraîné un report *sine die* du Traité de zoologie du sol.

A l'occasion de la rédaction de ce chapitre je m'étais efforcé de synthétiser l'état des connaissances sur le rôle écologique, la taxonomie et l'évolution des lombriciens. J'avais donc été amené à présenter une interprétation synthètique relative à la phylogénie des lombriciens et à dégager des méthodes de validation scientifique par la géologie de la paléogéographie résultant de l'usage simultané de cette phylogènie et des distributions lombriciennes actuelles. Un court résumé de ces acquis a été présenté dans « Ecologie opérationnelle assistée par ordinateur » (Bouché, 1990, p 180-181) afin de montrer la possibilité d'une véritable démarche scientifique en évolution biologique par la **prédiction de conséquences réfutables**.

En dehors de ce fragment la réflexion entreprise sur ce sujet n'a finalement pas été publiée. Elle constitue pourtant le cadre conceptuel de recherches récentes en taxonomie phylogénétique et trouve aujourd'hui un important développement grâce à la collaboration de Qiu Jiang-Ping. L'énoncé de ce cadre est donc indispensable à la compréhension des travaux de Qiu, Qiu et Bouché, et Bouché et Qiu présentés dans la même livraison des Documents Pédozoologiques et Intégrologiques (volumes 3 et 4). Cet article exprime l'état de la réflexion antérieurement à la collaboration entre M. Bouché et Qiu J.P.

A l'époque de la rédaction initiale (1988-89), il s'agissait à la fois de présenter une synthèse générale et les principes ayant dicté les interprétations de cette synthèse sur notre perception de l'évolution des lombriciens. Cela faisait notamment suite à la démarche, souvent empirique et tâtonnante, mais parfois très explicite, entreprise par Bouché (1972), prolongée *in* Bouché (1983) et ayant montré la faisabilité d'interprétations rigoureuses dans un domaine pourtant très spéculatif : l'évolution. Il était en effet frappant de constater que la prédiction, non énoncée comme telle, du lien terrestre entre la Corse-Sardaigne et la Provence après le Miocène (-13 millions d'années) avait été géologiquement montrée par Hsü (1972), **après** sa mise en évidence sur des fondements lombriciens purement biogéographiques (Bouché, 1972). Ceci m'avait entraîné, non sans difficultés éditoriales (on n'attend pas d'animaux sans aucun fossile une prédiction paléogéographique), à proposer une prédiction : la relation au Paléozoïque de l'Asie du sud-est avec le Gondwana (Bouché, 1983), ce qui fut ensuite confirmé (Lin *et al.*, 1985) par les premières études paléomagnétiques effectuées en Chine. Ainsi, la possibilité de valider les interprétations phylogénétiques par des prédictions sur un domaine indépendant - la géologie paléogéographique - avait été utilisée.

L'interprétation ainsi validée suivait aussi une démarche intellectuelle critique se distinguant, sans nécessairement s'y opposer, des pratique taxonomiques empiriques et des essais de modernisation technique de celles-ci ; notamment des essais d'interprétation cladistique (Jamieson, 1980) ou de taxinomie automatique (Sims,

1980a). Enfin cette interprétation avait été marquée par la prise en compte des caractères somatiques (Gates,1969, Perel,1973) en réaction à la priorité souvent donnée aux organismes reproducteurs. Ultérieurement la découverte de la reproduction phorale (Bouché, 1975) a changé la perception que l'on pouvait avoir de l'importance de la parthénogenèse et a surtout permis d'étendre l'énoncé de l'interprétation de la coaptation puberculothécale qui, avec celle de la pholéoptoïmie, avait servi à guider mes premières interprétations phylogénétiques (Bouché, 1972).

Enfin, hors de l'étude des lombriciens deux domaines ont changé. D'abord, la restauration, effectuée par Laurent (1987), d'un accès critique et ouvert à la réflexion sur la théorie de l'évolution de Lamarck, m'a permis de constater que l'on s'est écarté de l'approche globale initiale pour devenir de plus en plus sectoriel, en réduisant depuis Darwin (1859) l'évolution à la biologie. Ensuite, le développement d'outils statistiques permet de traiter simultanément toutes les caractéristiques perçues d'un individu constituant sans réductionnisme un tout fonctionnel dans son milieu, ce qui modifie le contexte des interprétations. Ce contexte ne pouvait que renforcer un mode d'interprétation, amorcé en 1972, et tenant concrètement compte du milieu. Il regarde chaque lombricien comme un sous-système de son écosystème et entraîne la nécessité de prendre en compte ''tous'' les caractères des organismes vis-à-vis de ce système (Bouché, 1990).

Depuis cette rédaction initiale de 1989-90, respectée dans les chapitres II à IV suivants, deux contributions ont modifié sensiblement le sujet traité.

D'une part, Rota et Omodeo (1992) ont publié un article relatif aux modalités d'accouplement des lombriciens. Ce travail se trouve en partie en porte-à-faux par rapport aux interprétations de l'auteur publiées (1972, 1975, 1983) ou non publiées (dans cet article, chapitre II à IV). Ce désaccord est révélateur de la nécessité d'approfondir les interprétations morphofonctionnelles des accouplements des lombriciens en distinguant clairement les fonctions des organes. Ce point est traité dans un complément spécifique (chap.V).

D'autre part, des progrés très rapides dans la gestion des éléments de connaissances placent l'interprétation spatiotemporelle des lombriciens dans une situation paradoxale. Ce type d'interprétation oblige à argumenter sur un très grand nombre de faits biologiques, à s'appuyer sur des travaux géologiques et à construire une synthèse avec un grand nombre d'hypothèses explicites et d'interprétations exogènes sous-jacentes non explicitées (seulement référées à des articles...qu'en pratique personne ne consulte). Il est évident que la restauration (ou instauration ?) d'une véritable démarche scientifique nécessitera une gestion des éléments de connaissances nourrissant cette montagne d'hypothèses. Ceci sera brièvement traité au chapitre VI et ne l'était pas pour le traité de zoologie.

II. Classification, évolution et nomenclature

Il est assez frappant de constater que les premiers évolutionnistes opposent en pratique la classification à l'étude de l'évolution. « *Les divisions systématiques, classes, ordres, familles, genres et espèces, ainsi que leur dénominations sont oeuvres purement artificielles de l'homme. Les espèces ne sont pas toutes contemporaines ; elles sont descendues les unes des autres et ne possèdent qu'une fixité relative et temporaire : les variétés engendrent des espèces...* », Lamarck (1815).

Force est de constater que si les dénominations sont bien une démarche commune aux sciences, la définition des taxons est, en pratique, arbitraire. Chez les lombriciens, les acquis permettant de reconnaître les limites du seul taxon ayant une signification biologique - l'espèce - sont si rares qu'ils sont même ignorés de la plupart des taxonomistes (Bouché *et al.*, 1988). Enfin, sans aucun fossile (seulement des traces fossiles), la comparaison des espèces vivantes peut seulement nous permettre d'imaginer une évolution en supposant une conservation de caractères anciens (pleisiomorphes) chez certains individus actuels. Les dénominations de l'actuel sont ainsi projetées sur une conception du passé.

Mais la difficulté vient aussi de la confusion entre dichotomie et diagnose. Très souvent, pour ne pas dire toujours, la création d'un genre ne s'appuie pas sur l'espèce-type mais sur des caractères communs à un groupe d'espèces permettant de reconnaître une classe (au sens des classifications), ces caractères constituant la diagnose du genre.

En rupture avec cette pratique, mais ne pouvant l'effectuer que sur certains groupes d'espèces, j'avais (1972) adopté qu'en principe la proximité des taxons devait être au coeur de la définition d'un taxon d'ordre supérieur. Ainsi les espèces d'un genre sont très proches entre-elles, y compris de l'espèce-type du genre, etc. Il s'agit d'une approche ascendante qui se préoccupe d'abord du lien à l'espèce-type et seulement secondairement de la diagnose. Ceci ne fonctionne qu'à condition que ces proximités puissent être évaluées en termes phylétiques, en excluant donc les convergences.

Cela n'est pas toujours possible à un moment donné, d'où la nécessité de maintenir des classifications arbitraires clairement indiquées (cf. la double systématique, Bouché, 1972). En outre, cette filiation à l'espèce-type présente ''l'inconvénient'' de ne pas dégager de diagnoses claires, à la limite pas de diagnose du tout ; ceci est sans conséquence réelle mais trouble les usages confondant dichotomie et classification philétique (Sims, 1983).

Par exemple en considérant ci-dessous un ensemble de taxons identifiés par 4 caractères définissant une variation continue où les différences sont très faibles (seulement 1 caractère entre chaque taxon) ; il n'y a aucun caractère commun au ''genre'', alors que sa cohérence phylétique est probable.

XZYC↔ZYCE↔ZBCE↔ABCE↔**ABCD**↔BCDF↔CDFG↔DFGH↔FGHI↔GHIJ

Ajoutons qu'un taxon, tel AEFZ, qui n'a aucun lien de proximité phylétiquement avec un taxon décrit ci-dessus, à tous les caractères qui pourraient être évoqués dans une diagnose du genre ayant pour espèce-type **ABCD.**

Ce classement par proximité a l'avantage de regrouper des taxons ayant peu divergé, mais qui sont souvent difficiles à distinguer entre-eux (cas des *Nicodrilus*, *Lumbricus*, ...) Elle a fait la preuve de pouvoir être réfutée en

certaines circonstances (cas des *Scherotheca*, *Prosellodrilus*, ...) par recoupement avec des données historiques "réelles" (datées) de la géologie paléogéographique. Elle a l'inconvénient de devenir seule inopérante pour les taxons supérieurs (sous-familles, familles, super-familles, etc.), la proximité ne jouant plus.

Pour ces taxons supérieurs il a été possible d'utiliser un véritable fil d'Ariane : l'adaptation des lombriciens à la terricolité discutée au paragraphe 3.1, avec là aussi des limites (cf.3.1.4). Dans ce dernier cas la hiérarchie qui se dégage est descendante... et est limitées "vers le bas". Lorsque les différences entre taxons deviennent faibles les interprétations fondées sur la terricolité sont souvent discutables. Entre l'approche ascendante par proximité et l'interprétation descendante, notamment par terricolité, il reste souvent un hiatus.

Enfin le fait de tenter de reconstruire le passé des taxons revient à projeter objectivement des "espèces actuelles" sur des époques où assurément elles n'existaient pas. Cet artifice - qui signifie que le taxon considéré a conservé des caractéristiques apparues probablement à l'époque antérieure considérée - évite de nommer et d'artificiellement décrire des "proto-taxons" jamais observés. Réciproquement, cet artifice d'attribution au passé des taxons actuels ne signifie pas que le taxon est resté inchangé pour ses autres caractéristiques mais que seules celles évoquées semblent anciennes. C'est seulement à ce prix que les hypothèses phylétiques (= interprétations taxonomiques) parfois distribuables dans l'espace biogéographique des taxons actuels concernés ont pu être validées par la géologie paléogéographique en superposant aux aires géologiques datées les hypothèses paléo-biogéographiques interprétées (cf.3.4).

III. Principes d'interprétation phylogénétique

3.1 La terricolité : une lente adaptation à la vie terrestre.

3.1.1 Adaptations terricoles.

Nous savons que le seul animal non énigmatique de la faune d'Ediacara, la plus ancienne connue, est *Marywadea* qui présente les caractères d'un annélide polychaete. L'observation de galeries fossiles observées en présence de ce taxon indique qu'il y a déjà 680. 10^6 années le système métamérisé hydropneumatique des annélides fonctionnait dans les sédiments marins (fig. 1). Cette aptitude au travail « hydraulique » des sols explique la permanence et le succès écologique de ce groupe (première masse animale terrestre actuelle). Déjà à cette époque la nourriture (alguale) arrivait par gravité sur les sédiments où les annélides prospéraient. Ce fonctionnement écosystémique fondamental n'a pas changé mais, pour arriver aux lombriciens actuels, l'évolution s'est faite par adaptation depuis la vie marine vers la vie terricole. Cette adaptation - la terricolité - s'est faite en deux grandes étapes:

a) l'adaptation des annélides marins aux courants d'eau douce par la *rhéostaticité* des gamètes et larves.

b) l'adaptation aux sols émergés et aux débris végétaux de plus en plus "résistants" par la *pholéoïptomie* (Bouché, 1972).

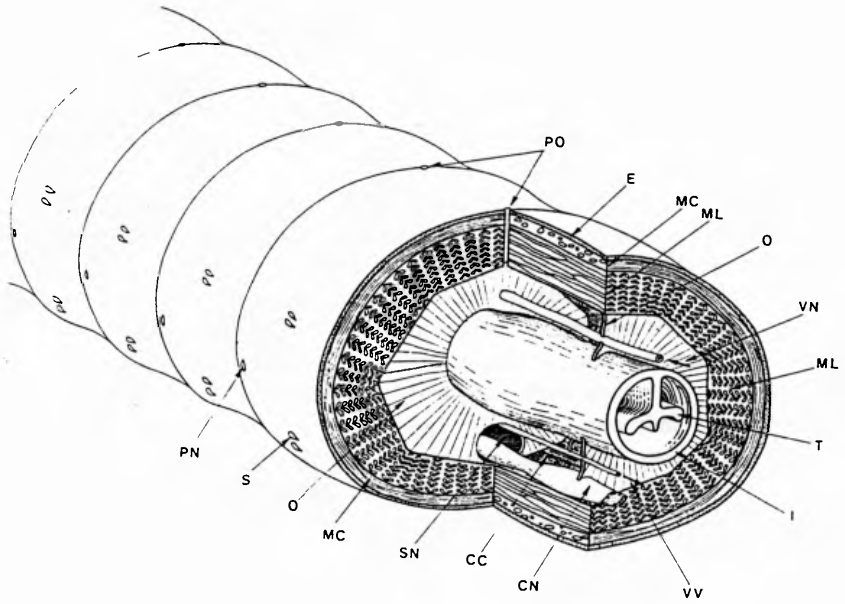


Figure 1. Bloc-diagramme de la structure d'un lombricien. Le tube externe protégé de l'épiderme (E) et s'accrochant aux parois de galeries grâce aux soies (S) est animé par une musculature de contraction cylindrique (MC) et une musculature d'extension longitudinale (ML). Le tube interne comporte l'intestin (I) et sa dépendance invaginée : le typhlosolis (T). Entre les deux tubes, les cavités coélomiques (CC), remplies de liquide sont limitées entre chaque segment par une paroi : le dissépiment (D). Celui-ci peut s'ouvrir par un sphincter périneural (SN) : les compressions-dilatations musculaires du liquide coélomique sont ainsi transmissibles par un système hydropneumatique contrôlé par la chaîne nerveuse (CN) et communiquant à l'extérieur par des pores dorsaux (PD). La circulation sanguine s'effecture en système fermé d'avant en arrière ventralement (VV) et d'arrière en avant dans un vaisseau dorsal (VN). Le système excréteur débouche par des pores néphridiens (PN).

3.1.2 Rhéostaticité

La rhéostaticité des gamètes et larves est un acquis considérable qui s'applique à deux des trois classes majeures d'annélides : les oligochetes et les achaetes, regroupés parfois sous le nom de clitellates par opposition aux polychaetes sans clitellum et d'origine marine. Ceci n'a rien à voir avec une adaptation à l'absence de salinité, mais a trait aux courants hydriques. De nombreuses mers, telle la Baltique ou le lac Baïkal (une ancienne mer) ont des polychaetes vivant dans de l'eau douce ou très peu salée. Ceci s'observe aussi dans certaines rizières en Chine. Il y a eau douce mais absence de courant.

La rhéostacité a à voir avec les courants hydriques qui sur terre (fleuves, rivières) ou sous terres (drains naturels ou artificiels, eaux phréatiques, rivières souterraines,...) ont interdit au mode de reproduction, assurément pleisiomorphe (=à l'origine du groupe), des polychaetes de fonctionner. Les polychaetes ont en effet une fécondation externe libre : les gamètes (oeufs et spermatozoïdes) sont libérés dans l'eau et, après fécondation, donnent une larve souvent mobile. Les stades ultérieurs, juvéniles et adultes, sont généralement intrasédimentaires ; c'est-à-dire que le développement se fait dans un milieu stable.

Les clitellates, ainsi dénommés en raison de la présence sur le corps d'un clitellum ou glande produisant un cocon, vont étendre la colonisation des annélides dans la porosphère (sols + sédiments = Vannier, 1970) en acquérant la rhéostaticité, c'est-à-dire la perte des stades libres dans l'eau et donc entraînés par les courants hydriques (fig. 2). Le clitellum produit une enveloppe dans laquelle est déposés le ou les oeufs et les spermatozoïdes. La fécondation reste externe aux individus mais devient interne au cocon, de même que le développement larvaire. Le cocon étant déposé dans la porosphère devient indifférent aux courants hydriques. Mieux, il permet de s'affranchir de la présence d'eau libre dans la porosphère et permet la vie des gamètes et larves dans des conditions de relative sécheresse compatible avec la plupart des sols.

Un perfectionnement ultérieur interviendra au niveau des oeufs. Les annélides ont produit initialement des oeufs riches en vitellus assurant le développement embryonnaire et larvaire (Oligochètes vitellovores). Dans une phase ultérieure, relativement apomorphe, cette fonction nutritionnelle intiale est déplacée vers le clitellum qui secrète non seulement l'enveloppe du cocon, mais aussi un contenu nutritionnel (= Oligochètes clitellovores) tandis que les ovules deviennent pauvres en vitellus. Nous verrons que ceci est lié à la pholéoïptomie.

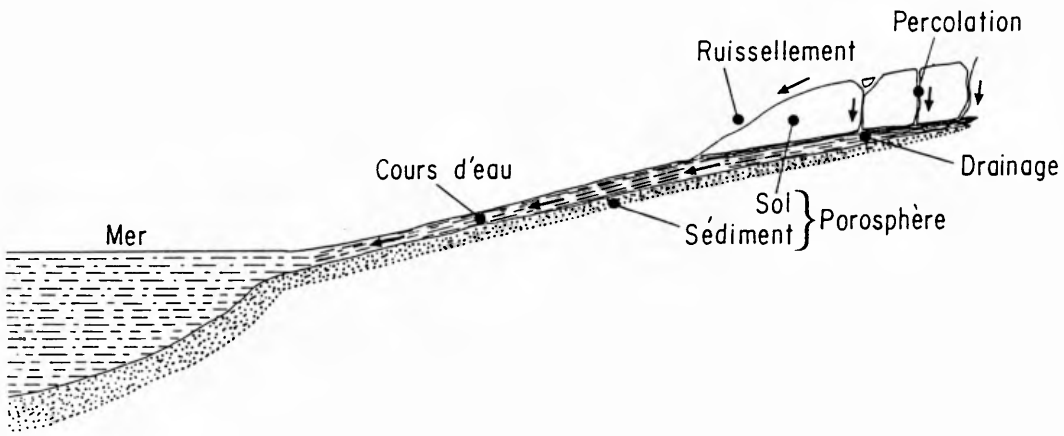


Figure 2. Schéma des écoulements des eaux continentales dans les sols et sédiments vers la mer.

3.1.3 Pholéoïptomie

La pholéoïptomie (Bouché, 1972) est l'ensemble des conséquences adaptatives à la vie en galerie dans les sols. Plus ces sols sont physiquement résistants plus cette adaptation lombricienne est poussée. Elle est faible dans les sédiments et dans les sols fangeux ; elle est au contraire très poussée dans les sols constamment drainés, voire indurés.

A cet égard la lignée Haplotaxida est exemplaire et comporte d'ailleurs l'ensemble des lombriciens. Ainsi les Haplotaxidae, considérés comme conservant de nombreux caractères pleisiomorphes, ont une espèce (Haplotaxis gordioides, Hartmann, 1821) qui a le comportement de vivre en colonies regroupées en une pelote d'individus filtrant l'eau des drains, au point de les obturer, pour probablement en retenir les particules nutritives.

Ainsi une autre famille, celle des Moniligastridae, riche en caractères pleisiomorphes mais ayant de nombreuses adaptations plus spécialisées, est surtout répandue dans les milieux fangeux du piedmont himalayen.

Cette lignée Haplotaxida, s'est diversifiée probablement à partir d'un Proto-moniligastridae mais est restée confinée à une aire (l'Asie du sud-est) prédite comme Gondwanienne par Bouché, 1983 (fig. 3) en contradiction avec la géologie paleogéographique de l'époque. Les travaux de Lin et al., (1985) ont ensuite montré qu'effectivement la géologie paleogéographique devait être révisée en datant toutefois l'individualisation de cette aire à une période antérieure à la Pangéa du paléozoïque, ce qui est chronologiquement très satisfaisant pour l'ordre phylétique probable des lombriciens, les Moniligastridae conservant des caractères les liant aux Oligochètes aquatiques, notamment la vitellotrophie (tableau 1).

L'effet le plus clair de la pholéoïptomie (étymologie pholeos : galerie, iptomie : pression) est la lente ''décentralisation'' vers l'arrière des fonctions initialement concentrées dans la partie antérieure du corps. Cette décentralisation s'accompagne d'une spécialisation croissante des organes décrite figure 4 que nous suivons dans ce texte.

					Marine	Limicole	Terricole	Embryon	Testis	Pore	Gésier
> 680 Ma	Polychaeta (Marywade)				xxx	x					
	Oligochaeta										
	Tubificida	Tubificina	Tubificoidea	Naididae		xxx					
				Tubificidae		xxx					
				Phreodrilidae (1)	(x)	xxx					
				Opistocystidae		xxx					
				Dorydrilidae		xxx			C		
			Enchytraeoidea	Enchytraeidae	xx	xxx	xx			E	
		Lumbriculina		Lumbriculidae (2)		xxx		A			
>350 Ma											
	Haplotaxida	Haplotaxina	Haplotaxoidea	Haplotaxidae (3)		xxx	xxx				
				Syngenodrilidae		xxx					
			Alluroidoidea	Alluroididae		xxx					
			Moniligastroidea	Moniligastridae		x	xxx				
≈ 220 Ma	Lumbricida	Biwadrilina		Biwadrilidae		xxx					
		Megascolecina		Acanthrodrilidae (y.c.Octochaetidae)			xxx				
				Megascolecidae			xxx				
				Ocnreodrilidae			xxx				
				Eudrilidae			xxx				
≈110 Ma		Lumbricina	Glossoscolecoidea	Kynotidae			xxx		D		G
				Microcaetidae			xxx				
				Almidae		xxx		B		F	
				Glossoscolecidae			xxx				
≈ 80 Ma Progastra (pas de pores coelomiques)			Lumbricoidea	Spargonophilidae		xxx					
				Lutodrilidae		xxx					
				Ailoscolecidae			xxx				
				Hormogastridae			xxx				
≈ 60 Ma Progastra à pores coelomiques				Lumbricidae			xxx				
				Diporodrilidae			xxx				
											H
≈ 20 Ma				? Criodrilidae			xxx				

Tableau 1 Evolution phylogénétique et occupation des milieux par les Oligochaeta dérivant d'un ancêtre polychète. La taxonomie retenue est celle de Brinkhurst et Jamieson (1971) modifiée Jamieson (1978, 1980) et Sims (1980). (1) La différenciation des Phreodrilidae est probablement plus tardive et locale que ne l'indique ce tableau. (2) Les Lumbriculidae ne semblent pas constituer un ordre à part comme en témoigne leur distribution restreinte à la Laurasia. (3) Les Haplotaxidae sont (*H. gordioides*) des animaux vivant dans les courants souterrains des sols (drains naturels) et de ce fait accidentellement capturés dans les résurgences (sources, puits, ...) ; ce sont des terricoles « dulçaquicoles ». (4) Les Criodrilidae sont d'affinité controversée, je les tiens pour des Hormogastridae réadaptés à la vie amphibie. Les embryons sont vitellotrophes (A) puis clitellotrophes (B) ; fondamentalement il y a une (C) ou deux (D) paires de testicules ; le pore femelle débouche dans le clitellum (E) ou devant (F). Le gésier est inexistant, ou antérieur (G) ou postérieur (H) aux gonades.

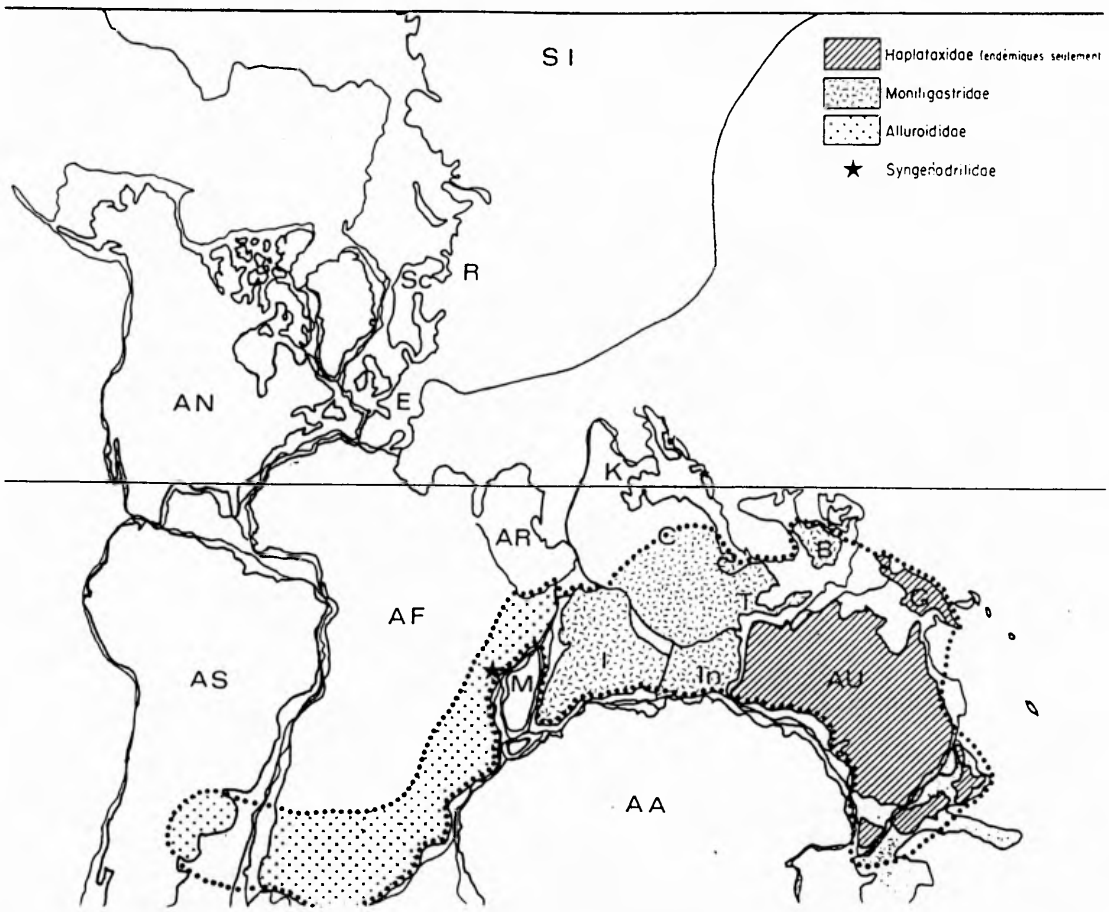


Figure 3. Carte (projection Mercaptor) de la Pangea permo-triasique fondée sur la carte Trias de SMITH et BRIDEN (1978), corrigée de son erreur d'après BOUCHE (1983) et orientée selon la reconstitution permienne de LIN et al. (1985) et l'interprétation tectonique irano-afghane selon MICHAUX (1987). AA : Antarctique, AF : Afrique, AN : Amérique du Nord, AS : Amérique du Sud, AR : Arabie, AU : Australasie, B : Bornéo, C : Chine, E : Europe, I : Inde, In : Indonésie, K : Corée, M : Madagascar, R : Russie, Sc : Scandinavie, SI : Sibérie, T : Thailande. Répartition actuelle des *Haplotaxina*. Les *Haplotaxidae*, les plus ancestraux, occupent toute le Pangea (est figurée la zone de fort endémisme). Voir le tableau 1 pour les datations approximatives des différentiations.

Au stade Moniligastridae la fonction d'ingestion et d'excavation du sol, notée I/E, est immédiatement suivie, après la bouche par les fonctions d'accumulation d'aliments et de trituration T assurées par des gésiers céphaliques. Dans cette disposition primitive, la fonction d'accumulation est virtuelle ; elle est notée (J) car elle se confond avec le remplissage du gésier. Notons que les Moniligastridae effectuent souvent, en complément, une trituration beaucoup plus postérieure, dans des zones musculeuses intestinales dénommées gésiers intestinaux. Chez ces Moniligastridae les gonades G, les fonctions de glandes accessoires mâles, dites andriques et notées A, les fonctions copulatoires (qui chez les lombriciens se font par pénis ou puberculums, P) et la production de l'enveloppe du cocon, sont regroupés juste derrière les fonctions I/E + T. En fait le clitellum très mince chez les Haplotaxida ne secrète que l'enveloppe du cocon (notée : c), le développement embryonnaire et larvaire étant assuré par le vitellus des oeufs.

Après ces pro-lombriciens un pas important est franchi ; le développement initial devient clitellovore (C) ; le clitellum et les organes andriques et de copulation deviennent post-gonadiques. Chez les Megascolecidae actuels les fonctions clitelliennes C et A + P sont distinctes. A + P étant postérieurs au clitellum limitent à quelques segments la longueur de cet organe.

L'autre lignée (Glossoscolecoïdea + Lumbricoidea), où A + P reste intégrée à l'aire clitellienne C, laisse libre l'extension postérieure de l'aire clitellienne qui devient parfois très développée et très reculée. Il y a aussi étalement de ces fonctions loin en arrière de l'encéphale.

Avec les Hormogastridae une transition s'observe, la fonction andrique se sépare de la fonction copulatoire : il y a accouplement indirect. Cela coïncide avec l'existence d'un postgésier, occupant toute la cavité coelomique et ayant surtout une fonction d'accumulation chez *Hormogaster praetiosa* lato sensu (Bouché, 1970).

L'étape suivante a trait à la spécialisation des fonctions digestives. A l'ingestion va suivre l'accumulation des ingestats dans un jabot J puis le broyage dans un gésier T développé et occupant généralement toute la cavité coelomique. Alors les fonctions clitellienne et puberculienne reculent tandis que simultanément apparaît une fonction (non indiquée figure 4) : la régulation du volume corporel par la possibilité de vidanger le liquide coelomique jouant un rôle essentiel depuis *Marywadea* ! Ce liquide peut être évacué par les pores coelomiques soit colatéraux (Diporodrilidae), soit dorsaux (Lumbricidae). Cette innovation avait déjà été acquise (probablement indépendamment ?) par certains *Glossoscolecidae*. Elle permet probablement de régler les contraintes physiques (passages étroits dans les galeries à

cause de racines, cailloux,...), ou physiologiques (développement des contenus digestifs ou/et sexuels).

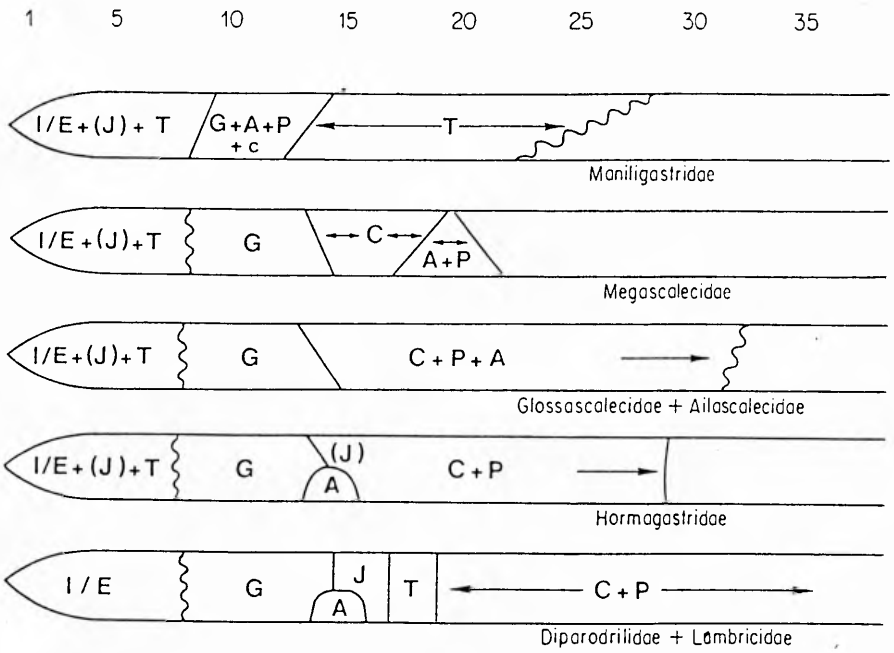


Figure 4. Degrés du partage longitudinal des fonctions chez les terricoles vrais. A = fonction « andrique » d'éjaculation du sperme (spermatozoides + liquide séminal des glandes annexes) et, si reproduction phorale, de sécrétion des spermatophores ; c ou C= fonction clitellienne d'excrétion du cocon ; enveloppe seule (c) ou avec la substance nutritive (C) ; G = zone gonadale incluant les testicules, ovaires, organes accessoires de stockage des gamètes et pores femelles de ponte ; I/E = zone musculeuse d'excavation/ingestion ; J = zone de cumul des aliments, usuellement en jabot ; P = zone puberculienne ou pennienne d'injection du sperme (y compris les glandes accessoires du sperme) ; T = zone de trituration des aliments (en gésiers). Les fonctions intestinales d'assimilation, ionique de la glande de Morren, excrétrice et circulatoire ou de stockage des spermathèques ne sont pas figurées et occupent les espaces restés libres. Entre les parenthèses les fonctions réduites ou vestiginales. De haut en bas, sens évolutif de différenciation des fonctions s'étendant de gauche à droite, versus le nombre de segments.

3.1.4 Limites des interprétations fondées sur la terricolité

Presque tout le raisonnement - globalement correct pour l'ensemble des lombriciens - de l'adaptation de plus en plus performante des vers de terre à une vie terricole s'effondre si une lignée terricole - à tout niveau taxonomique - recolonise des milieux fangeux. Les interprétations relatives à l'adaptation croissante vers la terricolité (milieux de plus en plus secs et indurés) se retournent. En fait cette regression des caractères terricoles semble s'être reproduite, itérativement, à différents niveaux taxonomiques et dans différentes lignées. Correlativement l'adaptation au milieu fangeux peut conduire à des adaptations spécifiques, certaines sont morphologiques (corps quadrangulaire, soies relativement developpées, puberculums en ventouses,...), d'autres sont comportementales ; telles les expositions caudales pour respiration décrites par Bouché (1970), ou telle la construction de "vermière". Ces vermières sont des tumulus formés par l'accumulation des fèces au dessus du niveau de l'eau à partir des sols organiques consommés "sous l'eau" (fig. 5). Il ne s'agit pas de vertisol, même si en zones à l'humidité plus contrastée ces deux phénomènes peuvent coexister. Il s'agit de la construction de tumulus permettant aux lombriciens une vie aérobie en milieu amphibie partiellement anoxique.

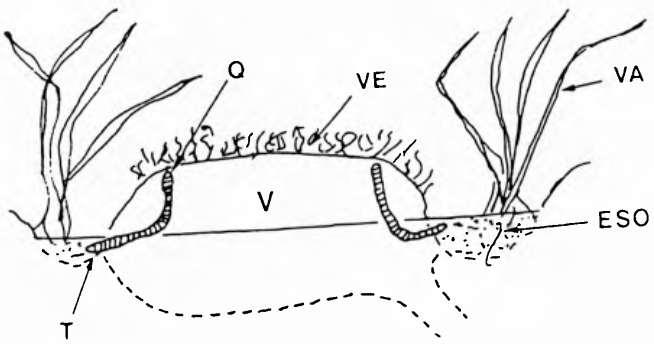


Figure 5. Vermières en Guadeloupe. Un Megascolecidae accumule ses déjections en un tumulus où il peut effectuer à la fois sa respiration caudale émergée et son ingestion au niveau d'eaux chargées en matières organiques par la végétation d'une mangrove très proche. T : tête, Q : queue, ESO : eau à suspensions organiques, V : vermière, VA : végétation amphibie, VE : végétation émergée. Hauteur au dessus de l'eau environ 20 cm; diamètre de chaque vermière = 40 à 60 cm.

3.2 La coaptation

3.2.1 Modes de reproduction et de coaptation

La copulation étant l'accouplement d'un mâle et d'un femelle, j'ai appelé (Bouché, 1972) coaptation (ou accouplement) puberculo-thécale l'acte d'accouplement mâle-mâle de deux hermaphrodites. La coaptation étant - en chirurgie - un acte d'ajustement ou de mise en place (Littré et Robin, 1865) je soulignais ainsi la nécessité d'une adéquation entre les organes assurant l'évacuation - injection (émission) du sperme depuis un conjoint vers les organes récepteurs de l'autre conjoint. Ces organes récepteurs du sperme du conjoint étant des réserves plus ou moins durables sont ultérieurement utilisées par le récepteur pour ''féconder'' ses propres cocons recevant son (ou ses) propres ovules. La fécondation *stricto sensu* reste externe intervenant dans le cocon à partir d'ovule(s) du producteur du cocon et du sperme de l'ex-conjoint préalablement stocké.

Assez curieusement - et les effets délétères de la spécialisation scientifique s'aggravant (Bouché, 1996) - les taxonomistes classiques ne tenant pas plus compte de la physiologie de la reproduction que de l'écologie - personne n'avait vu le caractère redondant des caractéristiques des organes d'émission nécessairement adéquat avec celles des organes de réception. Alors que Dufour avait, dès 1844, décrit la cohérence des génitalia ♂ et ♀ des Diptères (théorie de la clé dans la serrure) rien ne l'avait été dans l'interprétation des organes sexuels de coaptation des lombriciens. Seul Pop (1947) relève incidemment une similitude d'extension entre puberculum et aire thécale, mais bloqué par la mesure en nombre de segments et non en mm, il ne la généralise pas.

Cette coaptation fut qualifiée de puberculo-thécale car à l'époque les auteurs pensaient que les Lumbricina ne mettait en jeu que le puberculum - organe d'injection du sperme (cf. chapitre V) et les spermathèques, organes de réception. L'absence de spermathèque était alors regardée comme la marque d'une parthénogenèse (Omodeo, 1951b; Gates,1972).

L'observation de *Spermophorodrilus albanianus*, Bouché, 1975, m'obligea à prendre en compte des organoïdes : les spermatophores dont l'interprétation était antérieurement carencée. En fait, l'enveloppe de cet organe est sécrété par l'atrium du porophore glandulaire mâle et reçoit le sperme de l'émetteur ; le spermatophore est déposé sur le corps du conjoint. A la différence des spermathèques qui ''nourissent'' les spermatozoïdes, les spermatophores, simples saccules, sont déposés sur le conjoint peu avant la production d'un cocon. La sécrétion des spermatophores avait été observée et comprise par Moore (1895) mais - faute d'intégration des connaissances - avait ensuite été totalement oubliée.

En définitive 4 modes de reproduction peuvent exister ou coexister (figure 6).

1) La coaptation penio-thécale - le pénis injecte le sperme dans la spermathèque (surtout dans les diverticules de la spermathèque, Stephenson, 1930) du conjoint.

2) La coaptation puberculothécale - le puberculum injecte le sperme dans les spermathèques du conjoint.

3) La coaptation phorale (ou spermatophorale) - le porophore glandulaire du pore mâle sécrète une enveloppe de spermatophore ; cette enveloppe reçoit le sperme avant d'être appliquée sur le conjoint.

4) La coaptation phorothécale : on constate aussi souvent que les coaptations spermatophorales et puberculo-thécale coexistent chez les Lumbricoïdea : l'existence des porophores glandulaires témoignerait de la reproduction phorale sans nécessairement nuire à la reproduction puberculo-thécale.

5) On distingue aussi la transmission directe et/ou indirecte du sperme au puberculum selon que le pore mâle est inclus dans le puberculum ou le pénis (chaque canal déférant va donc déboucher dans un pénis, ou un puberculum ou le sac du spermatophore) ou au contraire indirecte, le transfert de sperme se faisant en partie à l'extérieur de l'animal depuis le pore mâle, puis le sperme est transporté via la nervure génitale vers le puberculum (cf. 3.3). Ceci a été filmé (présentation par Otto Graff au coloque de Bologna, 1985).

6) L'autoinsémination a été observé par André et Davant (1972).chez *Dendrodrilus subrubicundus*, l'animal injectant son propre sperme dans ses spermathèques avant la production du cocon. Cette espèce est considérée comme normalement amphigonique.

7) La parthénogenèse - la reproduction sexuée se fait par des ovules non fécondés. On a constaté dans d'autres groupes zoologiques, qu'il est possible que la parthénogenèse puisse être occasionnelle. Ceci pourrait être aussi vrai chez les lombriciens qui semblent en avoir développé de nombreuses formes concurremment à une riche diversité de la ploïdie. La parthénogenèse peut coexister avec la reproduction bisexuée (Omodéo 1951).

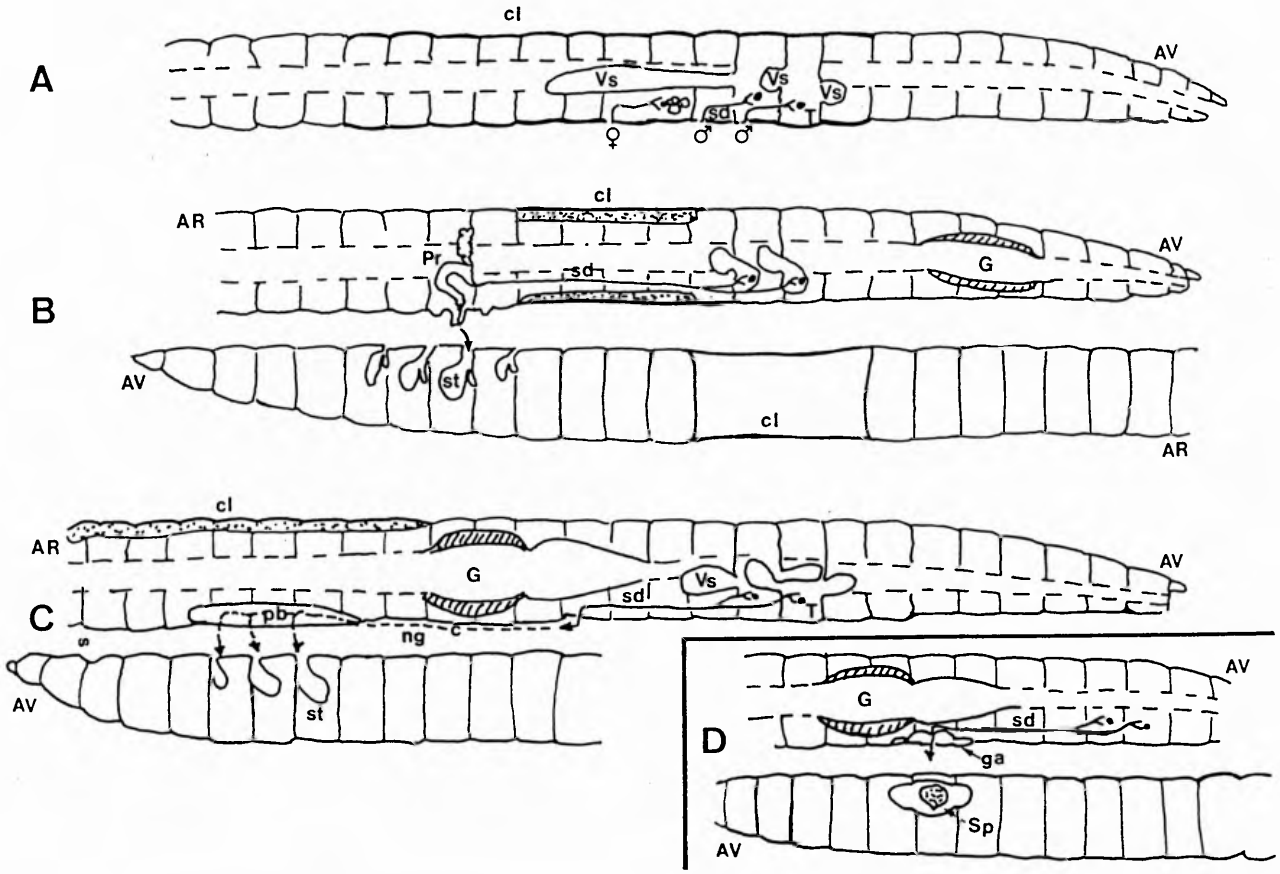
3.2.2. Transmission indirecte et pholéoïptomie.

La reproduction avec transmission indirecte du sperme est liée à la reproduction puberculothécale des postgastriens. Nous avons déjà vu (cf.3.1.3) que l'ensemble des caractères des postgastriens permet des fonctions d'accumulation après ingestion (= jabot), puis de trituration (= gésier) et ensuite de celles d'une zone puberculo-clitellienne intégrée.

Le développement du jabot-gésier (en 15-16, 17-18...jusqu'en 22) emplit latéralement totalement la cavité coelomique de sorte que les canaux déférents, comprimés par les ingestats, ont une fonction dépendant de la satiété de l'individu. Ceci a entraîné un transfert du sperme vers l'arrière, non plus par ces canaux, mais à l'extérieur du corps par les nervures génitales : il y a transfert indirect. Lors de l'accouplement la zone arrhénique du pore ♂ adhère étroitement à la zone anti-arrhénique du conjoint. Le sperme est évacué par le pore mâle situé en 15 voire en 15/16 (Hormogastridae surtout), puis s'écoule entre les conjoints à l'extérieur dans la nervure génitale jusqu'aux puberculums qui peuvent être proches (16-19) ou fort éloignés. Les puberculums, plaqués sur les spermathèques lors de l'accouplement assurent ensuite l'injection de sperme dans les spermathèques distribuées dans les deux aires thécales du

conjoint ; chaque aire fait face et coïncide avec un puberculum (fig.6).

La pholeoïptomie, ou adaption sélective à la vie en galerie, n'a pas eu pour seul effet de dissocier l'organe d'émission du sperme, le pore mâle, de celui d'injection du sperme dans les spermathèques, le puberculum, elle a aussi permis d'associer ces puberculums au clitellum. Cette zone puberculo-clitellienne intégrée a été décrite par Bouché (1972) comme liée aux muscles arciformes ayant des fonctions permettant successivement 1) aux puberculums de se coapter par une invagination ventrale sur les aires thécales lors de la coaptation puberculo-thécale et 2) ensuite, cette même aptitude d'invagination ventrale permet la formation à partir d'un clitellum "en selle" d'un anneau excrétant un cocon subcylindrique (figure 7). La partie ventrale de la zone clitellienne, ne comporte pas de clitellum et peut s'invaginer du fait de l'absence de gésier et jabot pour ces deux fonctions distincts, indépendantes et chronologiquement distinctes utilisent la même aptitude : l'invagination ventrale de la zone puberculo-clitellienne (cf.chap.V).



Figures 6 Pholéoïptomie et reproduction (accouplements tête-bêche en B, C, D). A partir du schéma Haplotaxida (fig.A), où le pore mâle (♂) est intraclitellien. Deux lignées ont divergé avec l'acquisition d'un clitellum glandulaire (Megascolecina : B), soit les pores mâles sont proclitelliens (Glossoscsolecina et Lumbricina C et D). Le développement des gésiers (G) est très généralement antérieur aux gonades(B) mais devient chez les Diporodrilae et Lumbricidae postérieur à celles-ci (C). Dans ce cas l'accouplement peut devenir indirect (C) par usage d'une nervure génitale (ng) conduisant extérieurement le sperme à un puberculum (pb) injectant dans les spermamthèques (st), mais généralement l'accouplement est direct (B, D) soit par copulation avec les spermathèques (B), soit par dépôt de spermatophores (sp) produits par la glande atriale (ga) du porophore. Presque toujours les spermiductes (sd), initialement en deux paires, fusionnent pour déboucher dans un seul pore mâle (B, C, D). L'organisation femelle (figurée en A seulement) est très peu variable (sauf absence de vitellus : cl, mince en A et production d'un « vitellus » cl épais en B, C, D). Vs : vésicules séminales, T : testicules, pr : prostate, o : ovaire, AV : avant, AR : arrière. (J) + T signifie qu'en l'absence de jabot les fonctions d'accumulation et trituration des aliments sont confondues dans un gésier.

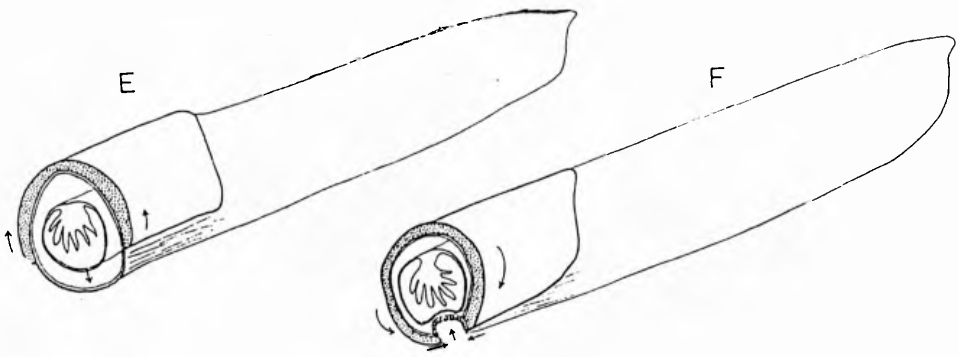


Figure 7. Principe de fonctionnement de la zone puberculo-clitellienne. A gauche : tube digestif en répletion. A. Droite, tube digestif se vidant lors des invaginations ventrales, soit lors des coaptations puberculo-thécale, soit lors de la production du pré-cocon annulaire par le clitellum en selle se transformant en anneau. (D'après Bouché, 1972).

3.3 Principes annexes d'interprétation phylogénétique.

3.3.1 La complexité croissante.

D'une façon générale on tend à attribuer aux caractéristiques simples, tel un puberculum linéaire, une valeur pleisiomorphe et aux caractéristiques complexes (tel un puberculum en ''ailes'', en cupules,...) une signification apomorphe (=dérivée de la forme simple). Globalement ceci n'est probablement pas faux mais il est difficile d'être assuré de cette interprétation. Par exemple on peut penser qu'une néphridie sans vessie, fréquente en milieu aquatique, devient avec la terricolisation d'abord une vessie simple puis complexe, mais cette évolution peut ensuite s'inverser vers des formes simples puis sans vessie par adaptation secondaire vers des milieux aqueux (cf.3.1.4). Pris indépendamment ce critère de ''complexité croissante'' doit être employé avec prudence.

3.3.2 Le principe de parcimonie.

Ce principe relève du bon sens ; chaque étape interprétative est une hypothèse (''faible'' ou ''importante''), donc une prise de risque. En principe l'interprétation est une succession ''linéaire'' d'étapes (enchaînement d'hypothèses, éventuellement concaténées en arbres). On doit donc user avec parcimonie de ces hypothèses. Cela revient à minimiser les risques sur toute interprétation : moins il y a d'hypothèses, moins il y a de risque d'erreur.

Remarquons toutefois que ce raisonnement n'est pas phylogénétique mais épistémologique ; il s'applique à toute science exacte. L'exemple cité ci-dessus (cf. 3.3.1) au sujet des néphridies montre que l'absence de vessie considérée comme forme pleisiomorphe ou primitive dont dérivent des formes plus complexes et une hypothèse économe qui n'est pourtant pas nécessairement phylogénétiquement adéquate puisqu'elle peut être au contraire apomorphe et terminale. Il n'en reste pas moins qu'en l'**absence d'arguments réellement phylogénétiques** ce principe minimise, faute de mieux, les risques. Il est le seul applicable lorsque l'on ne dispose d'aucune démarche d'interprétation relative à l'adaptation des organismes à leur milieu, par exemple si l'on ne dispose que de connaissances relatives à des caractéristiques biologiques et si l'on ignore totalement l'écologie adaptative. Les biologistes, qui souvent restreignent leurs observations aux seuls organismes qu'ils étudient, sont alors incapables d'utiliser d'autres arguments que ceux liés aux cohérences fonctionnelles des organismes et à ce ''principe de parcimonie'', d'où son succès. Isolément, il s'agit d'un succédané ne compensant pas la nécessité de l'étude équilibrée du couple adaptatif, donc évolutif, organisme/milieu (= organisme/sélection).

3.4 L'apport (paléo)biogéographique à l'interprétation de l'évolution biologique.

3.4.1 Principes.

Nous abordons ici un thème **délicat mais essentiel** car il permet d'effectuer une démarche **réellement scientifique** de reconstitution phylogénétique, sous-tendant une taxonomie moderne.

Pour les lombriciens, et en l'absence de fossiles, nous disposons de trois sources d'informations distinctes et usuellement interprétées séparément :

1) Les caractéristiques morphologiques, physiologiques, moléculaires des organismes actuels ; elles permettent de raisonner sur les caractéristiques hypothètiques de leurs ancêtres.

2) La distribution des taxons. Si celle-ci est influencée - voire perturbée - par l'homme, elle ne l'est pas par le chercheur. Il acquiert la connaissance de la présence des taxons dans l'espace indépendamment de l'étude des caractéristiques des individus.

3) La paléogéographie géologique. Celle-ci a fait récemment des progrès considérables, notamment en restaurant la théorie de la dérive des continents du géographe Wegener, enfin

acceptée après avoir été fortement modifiée au plan géophysique sous le nouveau nom de tectonique des plaques. **Indépendamment** des biologistes, les géologues avec les moyens de datations et d'observation des mouvements tectoniques (paléomagnétisme notamment) reconstruisent le passé,... sans vers de terre, et propose une paléographie géologique relié aux documents fossilisés livrés par les roches.

En biologiste, nous pouvons donc interpréter les taxons depuis leur caractère et constater leurs distributions. Cette distribution n'est pas apparue spontanément hier ; il ne s'agit pas d'animaux facilement migrateurs. Elle s'est donc mise en place dans le passé. Sur ce passé nous pouvons interpréter et, *si les taxons ont un sens phylogénétique*, reconstruire des paléobiogéographies probables. Taxonomie phylétique et répartitions nourrissent cette paléobiogéographie, strictement spéculative sur sa partie ''paléo''.

La réfutation scientifique **doit** alors s'effectuer en confrontant l'interprétation paléobiogéographique lombricienne avec la géologie paléogéographique : indépendantes, elles doivent normalement coïncider spatiotemporellement. Il s'agit du seul moyen de validation (réfutation) des interprétations phylétiques par recoupement chez des animaux sans fossiles (Bouché, 1990). Mais attention, cette démarche de réfutation n'a de sens que si le biologiste ne part pas de théories géologiques pour ajuster son interprétation géographique ! Il faut respecter l'indépendance des deux interprétations. Ceci n'a pas été toujours fait.

On comprend que Michaelsen (1922), contemporain et compatriote de Wegener ait fondé la paléobiogéographie raisonnée des lombriciens après ses propres errements spéculatifs (1903). Il le fit explicitement ''à la lumière'' de l'apport spectaculaire du géographe. C'était à la fois stratégique, compréhensible et cohérent. Ce résultat fut malheureusement abandonné... les biologistes se conformant au rejet par les géologues de l'intrusion du géographe Wegener dans la géologie. En conséquence, les biologistes (*e.g.*Tétry, 1947) trituraient les faits pour les faire coïncider avec une version géologique erronée.

Je fus fort gêné en interprétant la faune française dans un cadre géologique fixiste - heureusement cohérent avec toutes mes autres données - par la présence de *Scherotheca dugesi brevisella* en Corse, là où il ne « pouvait » être allé selon l'opinion des géologues consultés à l'époque depuis l'occupation au Miocène (-13 millions d'années) des Alpes par le genre *Sherotheca* sous sa forme ''*dugesi*'' (Bouché, 1972). Hsü (1972) en démontrant la deshydratation (-3000 pieds de profondeur) de la Méditerranée durant l'épisode Micènien a apporté la preuve de l'erreur des géologues.

N'opposant pas les interprétations biologiques et géologiques, je n'avais pas su présenter (Bouché, 1972) cette exception à l'interprétation paléogéographique phylétique comme une prédiction d'erreur des géologues (ou du biologiste) ; c'est-à-dire comme une démarche de réfutation. Je le fis, non sans difficultés éditoriales, lors de l'interprétation planétaire de la paléobiogéographie des lombriciens permettant de prédire une autre ''erreur'' des géologues ayant trait à la tectonique des plaques de l'Asie du Sud-Est (Bouché, 1983). Cette prédiction est aujourd'hui géologiquement validée par une réinterprétation paléomagnétique (Lin *et al.*, 1985).

Cette interprétation phylogénétique, soumise à validation via la paléogéographie, démontre **la possibilité,** donc la nécessité, d'expliciter les hypothèses taxonomiques et de soumettre celles-ci à réfutation par le **recoupement** des deux interprétations paléogéographiques indépendantes. Nous sommes à l'opposé des interprétations évolutionnistes d'histoire naturelle où des reconstitutions ''molles'' sont bricolées en fonction de la mode (comme Tétry, *op. cit.*) à partir des seules informations moléculaires, morphologiques, etc., actuelles. Il s'agit d'historiettes flexibles n'ayant aucune prédictibilité donc aucune validation scientifique possible. Ces petites histoires (Gould), suivant la mode, discréditent la démarche évolutionniste des biologistes : l'évolution n'étant pas biologique (et pas culturelle : Gould, 1997) alors qu'elle est ''géologique'' au sens de Lamarck (1802), c'est-à-dire écologique et même cosmologique. L'évolution n'est que l'effet du temps sur les objets constitutifs du système où nous sommes ; c'est d'ailleurs litteralement son sens.

En définitive, à partir des lombriciens il est possible, au risque d'erreurs d'interprétation phylogénétique d'effectuer une reconstitution paléobiogéographique avec une chronologie relative ; plus les taxons considérés sont hiérarchiquement élevés plus ils sont anciens. Ces reconstitutions peuvent être recoupées (validées ou réfutées) avec les apports paleogéographique de la géologie.

3.4.2 Méthode et limite de la paléobiogéographie relative.

L'interprétation paléogéographique lombricienne postule que la répartition actuelle reflète la mise en place initiale des faunes terricoles. Cela implique une immobilité des taxons que l'on peut expliquer par une ''théorie de l'avantage au premier arrivant''. Une espèce occupe une niche fonctionnelle ''vide'' du fait d'une modification physique du milieu puis à chaque instant malgré les changements du milieu, notamment climatiques, elle est mieux adaptée qu'une espèce voisine d'un milieu différent (Bouché, 1972). Ceci a été initialement constaté en retrouvant dans les distributions actuelles 1) la coïncidence entre phylogénie et chronologie des régressions marines (bassin aquitain) et 2) la recolonisation postglaciaire du nord de l'Europe retracée par les aires actuelles de quelques espèces.

En fait cette interprétation est insuffisante et doit être complétée par une compréhension de la niche lombricienne globale partagée entre diverses **catégories écologiques**. Ces catégories au nombre de 3+1 ont été proposées in Bouché (1971), puis numériquement démontrées (Sims 1980a, Bouché 1980). Il s'agit 1) des **endogés** vivant dans le sol 2) des **anéciques** vivant verticalement dans le sol et se nourrissent en surface et 3) des **épigés** vivant dans les accumulations organiques hors ou à la limite du sol minéral. Ces derniers, mobiles et prolifiques, se prêtent très mal à l'interprétation paléogéographique. Les deux autres catégories s'y prêtent mieux. Les endogés et les anéciques, ont des formes intermédiaires et se sont spécialisées en sous-catégories de sorte que la niche lombricienne est souvent partagée localement entre 5 ou 6

espèces étroitement cohabitantes (tableau 2). Historiquement les premiers arrivants occupent "toute la niche" et sont, sauf accident grave (cf. déforestation, pesticide) à chaque instant les mieux adaptés à un milieu chronologiquement changeant. L'arrivée d'un nouveau taxon est généralement impossible, la niche étant occupée par les occupants antérieurs.

Le quatrième pole adaptatif est l'**hygrophilie** qui touche les trois catégories en réduisant les caractéristiques utilisables et surtout en plaçant les animaux dans des milieux eux-mêmes souvent instables (érosion, inondation) de sorte que la répartition des formes hygrophiles reflète autant les bassins versants que la paléobiogéographie.

En fait l'interprétation par paléogéographie relative convient surtout pour les endogés et anéciques liés physiquement et étroitement à leur milieu de vie. Précisons que tout ceci nécessite d'abandonner le concept de **type écologique**, fondé sur la relation au milieu (profil du sol) comme critère de classement (voir Bouché, 1990). Il faut se fonder sur les catégories écologiques fondées sur les caractéristiques des lombriciens décrivant leur activité dans le milieu (tableau 2). C'est l'interprètation depuis les lombriciens vers le milieu et non l'inverse

Il faut encore tenir compte d'un facteur, généralement bien identifiable l'anthropochorie. L'anthropochorie est la distribution des lombriciens résultant des transports liés aux activités humaines. Elle est relative ; d'autant plus grande que l'espèce s'est adaptée (ou est pré-adaptée) aux résidus organiques transportés ou, plus secondairement, aux transports des plantes (plantes en mottes incluant des animaux) et aussi jusqu'à récemment au transport de l'eau potable (Bouché 1982) et aux sols des ballasts des bateaux. Aujourd'hui l'avion assure un transport important d'inoculums. Cela ne signifie nullement que l'intrus soit en position de force. En général il ne s'installe pas... sauf si la niche lombricienne est vide ; par exemple après une forte perturbation des sols due à l'usage d'agrotechniques mortifères.

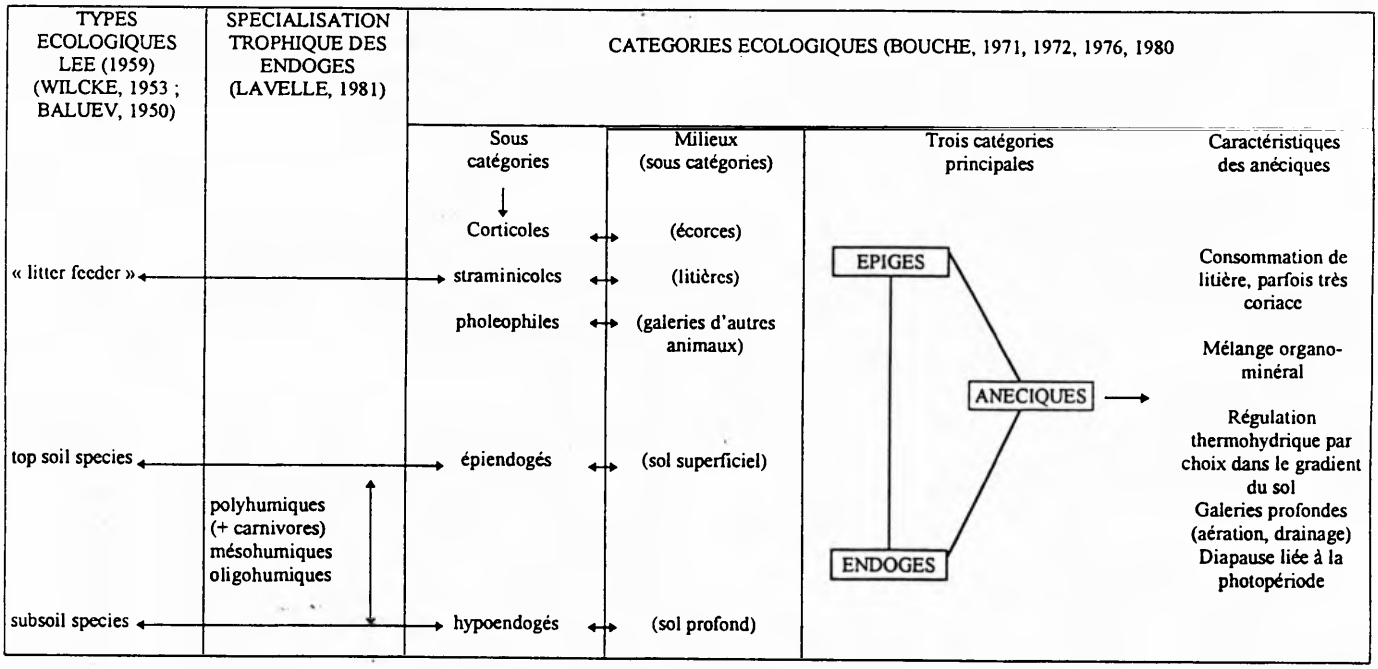


Tableau 2. Les classifications écologiques de Baluev, Wilcke et Lee sont uniquement fondées sur la distribution verticale, celle de Lavelle, complétant celle de Bouché, précise les modes alimentaires. Par contre, les catégories écologiques sont d'abord fondées sur les caractéristiques des animaux et non sur celles de leurs milieux (y compris aliments) (Bouché, 1971, 1980).

3.5 Limites des interprétations phylogénétiques.

La biogéographie utilisée, via les hypothèses phylogénétiques, en paléogéographie relative doit être pondérée. Certaines distributions ont une signification probablement importante tandis que d'autres sont relativement inadéquates à cette utilisation historique de la chorologie. Ceci pour trois facteurs différents : la catégorie écologique du taxon, l'anthropochorie et l'absence de connaissance. Cette dernière ne doit pas être perdue de vue. Pratiquement des régions entières ou des portions de continents sont des *terra incognita*. La mauvaise gestion actuelle de l'information scientifique limite aussi considérablement l'accès à la partie connue, mais deux facteurs, les catégories écologiques et l'anthropochorie peuvent être pris en compte positivement.

Les principes d'interprétation phylogénétique exposés dans ce chapitre se heurtent à de sérieuses difficultés

qui peuvent se regrouper en deux domaines interdépendants: 1) les carences de connaissances relatives aux trois référendaires écologiques : espace, composition et temps ; 2) les carences intellectuelles et méthodologiques relatives au niveau d'intégration vis-à-vis de la composition (effet "d'isolement " des spécialistes) et de la mise à disposition des éléments de connaissance, amplifiant d'environ 10 fois les carences de connaissances proprement-dites (cf. chapitre VI).

3.5.1 Carences de connaissances.

Il est évident que l'interprétation est, en ce qui concerne les lombriciens, extrêmement limitée par les études qui ont été conduites. Les lombriciens n'ont guère mobilisé, au niveau mondial, que 2 à 8 chercheurs pour étudier leur diversité depuis que celle-ci a été reconnue ... en 1826 par Savigny ! Souvent les recherches conduites sur ces organismes ont été éphémères et seulement quelques chercheurs ont pu réellement s'y consacrer sérieusement.

La méconnaissance reste donc de règle. D'abord dans l'espace : seuls quelques pays, la Hongrie, la France, la Belgique, la Suède, voire la Finlande, l'Italie, la Roumanie ou l'Irlande ont fait l'objet d'une couverture spatiale, souvent très irrégulière. Quelques autres pays sont partiellement échantillonnés, à l'occasion de telle ou telle recherche et beaucoup ne sont connus que par quelques prélevats. Cette couverture spatiale cache mal une autre carence : un échantillonnage compositionnellement biaisé. Trop souvent ce sont les jardins des étudiants, les sols cultivés facilement labourés ou les espaces herbeux accessibles qui sont prélevés. Les lieux où la faune spontanée a le mieux résisté aux agressions des activités humaines : fourrées de ronces, éboulis de roches, sols indurés, forêts reculées et fanges boueuses sont très peu explorés. Ainsi les témoignages d'une faune, souvent relictuelle du fait des atteintes à la biodiversité, ne sont pas étudiés... et risquent fort de disparaître avant que cette richesse biologique soit observée.

Enfin, pour les lombriciens le référendaire "temps" est dramatiquement carencé. Nous avons pu constater que l'échelle des études humaines – un peu plus d'un siècle – ne changeait rien aux caractères exceptionnels observés (cas de *Scherotheca savignyi savignyi*, G. et H., 1886 retrouvés avec leurs particularités "exceptionnelles" un siècle plus tard par Bouché, 1972).

Nos interprétations sont évidemment extrêmement biaisées par ces carences. Ceci est trop souvent perdu de vue dans les interprétations. Il faut notamment s'assurer que les aires des taxons ne sont pas seulement le reflet des **seules** zones échantillonnées. Nous n'illustrerons pas ici le ridicule de maintes discussions biogéographiques qui ne reflétaient que ces carences.

3.5.2 Carences d'interprétation.

L'interprétation phylogénétique s'efforce de reconstruire, à partir de ce qui est accessible ou connu, l'évolution passée des lombriciens. Ceci est doublement limité quant aux données initiales prises en compte : celles qui sont acquises, et parmis ces dernières les rares accessibles. Il faut y ajouter deux autres carences obhérants les interprétations elles-mêmes résultant de notre grande difficulté à **appréhender simultanément les faits connus**, l'une au niveau des individus, l'autre relative au milieu de ces individus.

A) Au niveau des individus.

L'approche traditionnelle est de considérer les caractéristiques des individus, l'une après l'autre. Dans une clé dichotomique ce sont d'abord les modalités d'une caractéristique qui sont opposées pour justifier une coupure taxonomique (exemple : Michaelsen, 1900). La prise en compte de caractères complémentaires dans les diagnoses (Pop, 1941 ; Omodeo, 1956 ; Zicsi, 1981) améliore un peu ce tableau. Ceci n'a rien de phylétique : la sélection naturelle adaptant les organismes à leur milieu ne s'exerce ni sur **une** caractéristique ni sur **une liste** de quelques caractéristiques, mais sur tous les caractères des individus assurant, ou non, leur pérennité par la reproduction. C'est l'ensemble des caractères qui sont simultanément sélectionnés et qui devrait donc être pris en compte.

Par ailleurs l'individu est un tout fonctionnel : le développement d'un organe est souvent lié à la régression d'un autre (cf. pholéoïptomie, § 3.1.3) et l'acquisition d'une caractéristique est souvent le reflet de plusieurs propriétés analytiquement distinguées mais physiologiquement liées. Par exemple, l'acquisition d'une vessie sur les néphridies peut être liée aux modalités de l'excrétion, ou de l'osmorégulation, ou de l'humectation cutanée par les néphridiopores. D'une certaine façon ceci signifie que les caractéristiques prises en compte échantillonnent toutes les caractéristiques, même celles non observées.

Par contre la pratique classique d'interpréter caractère par caractère expose au risque de ne prendre en compte que certains caractères qui coïncident dans les "listes" des diagnoses. C'est typiquement le cas de la correspondance des organes génitaux mâles émetteurs (type pore mâle et puberculum) et des organes génitaux mâles récepteurs (type aire thécale ou aire phorale) dans la coaptation (cf. 3.2). Ces coïncidences sont des redondances. Elles ont effectivement été choisies dans de nombreux "systèmes" de classification avant la réaction critique de Gates (1969) qui a privilégié, par excès contraire, aux caractères sexuels les caractères somatiques sans malheureusement justifier ce choix ni reconnaître ces redondances. C'est l'ensemble des caractères qui est sélectionné et seules des approches intégrées (multivariées), théoriquement possibles par les statistiques descriptives permettraient une approche simultanée de l'échantillon des caractéristiques étudiées. Ces approches devront toutefois être pondérées par les fils conducteurs décrits aux paragraphes 3.1 à 3.3, sinon ces statistiques constatent des similitudes actuelles (Sims, 1980a) qui ne sont que des catégories écologiques bien mesurées (Bouché, 1980), c'est-à-dire des modes de vie présents et non des fils d'Ariane sur le passé.

B) Au niveau des milieux.

L'étude taxonomique des lombriciens est faite par des biologistes qui ont une très forte tendance à ne prendre en

compte que les caractéristiques des organismes. Pour Lamarck la corrélation milieu-organisme était consubstantielle à la vie, celle-ci n'étant qu'un avatar du milieu dont elle était issue par génération spontanée (Bouché, 1990). Mais depuis que Darwin, sans écarter cette interprétation, a souligné l'importance de l'adaptation à travers des générations se reproduisant, les biologistes se spécialisant à l'extrême n'apportent pratiquement plus d'informations mesurées sur le milieu et n'évoquent généralement celui-ci que de façon floue, flexible et adaptable à toutes les interprétations. Ceci exclut la soumission à la critique scientifique (= la réfutabilité).

Nous avons vu que cette réfutabilité pouvait être restaurée en tenant compte au moins des variables spatiales du milieu et en soumettant la paléobiogéographie relative des lombriciens fondée sur la phylogenèse supposée à la critique de la paléogéographie géologique (cf. 3.4.1). Malheureusement les recherches écologiques (= non exclusivement biocentriques, Bouché, 1990) sont rarissimes. En conséquence pour l'essentiel l'interprétation des causes de la biodiversité, considérant les organismes comme sous-systèmes des écosystèmes où ils vivent, reste à mettre en œuvre. Beaucoup de taxonomistes ne font aucun cas de la chorologie, au point chez certains de ne pas préciser les localités des matériels étudiés... Presque tous ignorent totalement (ou le considère de façon très floue) le milieu en tant qu'élément à étudier qualitativement ou quantitativement. Cette étude mésologique devrait fournir autant d'informations que les organismes eux-mêmes si l'on voulait replacer ceux-ci dans leurs cadres et donc interpréter les interactions milieux-organismes dans une perspective évolutioniste.

Il est vrai que de telles études supposent une organisation opérationnelle et intégrée des recherches entre divers spécialistés, le biologiste taxonomiste ne pouvant tout faire. Le taxonomiste peut constater la biodiversité ; il ne peut seul l'interpréter(cf. chap. VI). En attendant, quelques interprétations évidentes (terricolité, rhéostaticité, catégories écologiques, hydrophilie) sont utilisables malgré leurs limites.

IV. Résultats.

L'évolution phylogénétique et l'occupation des milieux par les oligochaetes dérive d'un ancêtre polychète. La taxonomie générale retenue ici dans l'interprétation paléogéographique est celle de Brinkhurst et Jamieson (1971), modifiée par Jamieson (1978, 1980) et Sims (1980b), avec quelques aménagements de détail (tableau 1). La différentiation des Phreodrilidae est probablement plus tardive et plus locale que ne l'indique le tableau 1.

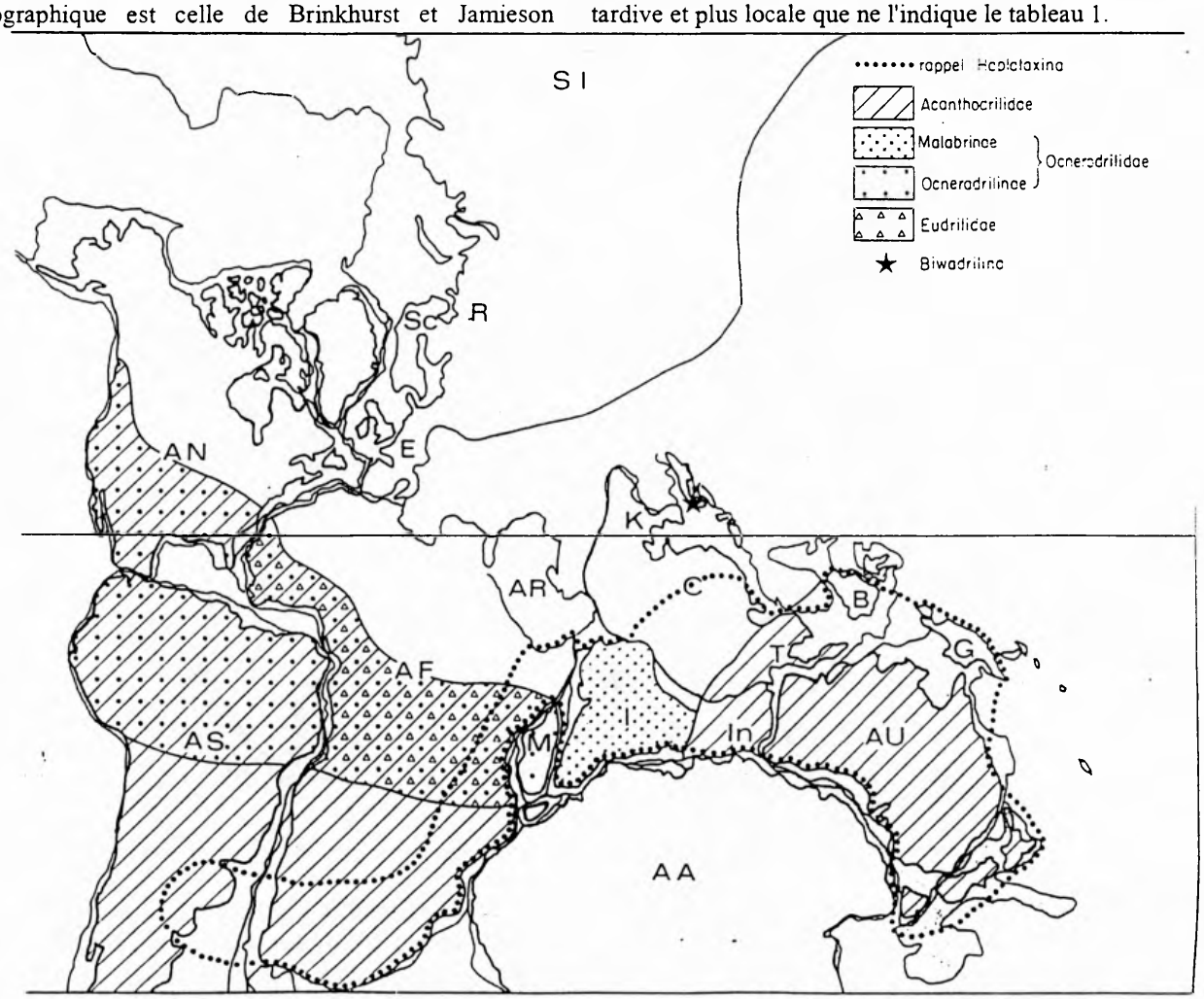


Figure 8. Carte de la Pangea selon les critères décrits Figure 3. Répartitions actuelles des Megascolecolecina et Biwadrilina non anthropochores (voir tableau 1).

Les Lumbriculidae ne semblent pas constituer un ordre à part comme en témoigne leur distribution restreinte à la Laurasia, donc « tardive ». Les Haplotaxidae sont (*H. gordioides*) des animaux vivant dans les courants souterrains des sols (drains naturels) et de ce fait sont accidentellement capturés dans les résurgences (sources, puits,...) ; ce sont des terricoles "dulçaquicoles". Cette famille a surtout des endémiques dans l'Australie-Nouvelle Zélande comme indiqué figure 3. Elle est en fait circummundiale comme beaucoup de familles dulçaquicoles. Sa colonisation du globe a donc été très ancienne, antérieure à l'éclatement des plaques devant se reconstituer dans la Pangéa. Par contre les Moniligastridae pourraient être proches de la souche des autres lombriciens : leur adaptation aux milieux fangeux pourrait être une étape vers les milieux plus solides. C'est à partir d'Haploxida à deux paires de testicules que dériveraient les Biwadrilidae, Megascolecina et Lumbricina ayant un ancêtre commun clitellotrophe. Ensuite chacune de ces lignées à évolué indépendamment en occupant des aires partiellement communes (figure 8 et 9) avec des différentiations en familles ensuite confinées à des aires individualisées ultérieurement par la dispersion des plaques tectoniques tels les Kynotidae et Ocnerodrilidae (mais pas les Eudrilidae plus "tardifs") dans Madagascar et dans l'antarctique (AA) initialement probablement commune aux Acanthodrilidae. Tout ce passe comme si les Lumbricina également dérivés des Moniligastridae (fig.9) évoluaient "à l'ouest" depuis des formes aquatiques (Almidae) vers des taxons terricoles (autres familles de Glossoscolecoidea ?). Les Lumbricoidea dériveraient de Glossoscolecoidea et, ayant atteint une "terricolité supérieure" avec les postgastriens, auraient bloqué l'expansion à la fois des Megascolecina Ocnerodrilidae (fig.8) et des Glossoscolecoidea (fig.9) dans leur contournement de la Tethys séparant partiellement la Gondwana de la Laurasia.

Les formes dulçaquicoles (Sparganophilidae, Lutodrilidae, et probablement Criodrilidae) dérivent secondairement à différents stades de l'évolution des formes terricoles. Les Criodrilidae, dans cette interprétation sont regardés comme issus d'un ancêtre de type Ailoscolecidae commun avec les Hormogastridae et peut être des Sparganophilidae + Lutodrilidae. Le groupe postgastrien (Lumbricidae et Diporodrilidae) marque une étape ultime dérivant probablement d'un proto-Hormogastridae.

Remarquons que la chronologie absolue des géologues se superpose avec la chronologie relative de la phylogenèse établie par les auteurs (tableau 1). L'origine des Haplotaxidae remonterait loin dans le paléozoïque tandis que l'évolution proprement terricole suit l'histoire de la Pangea.

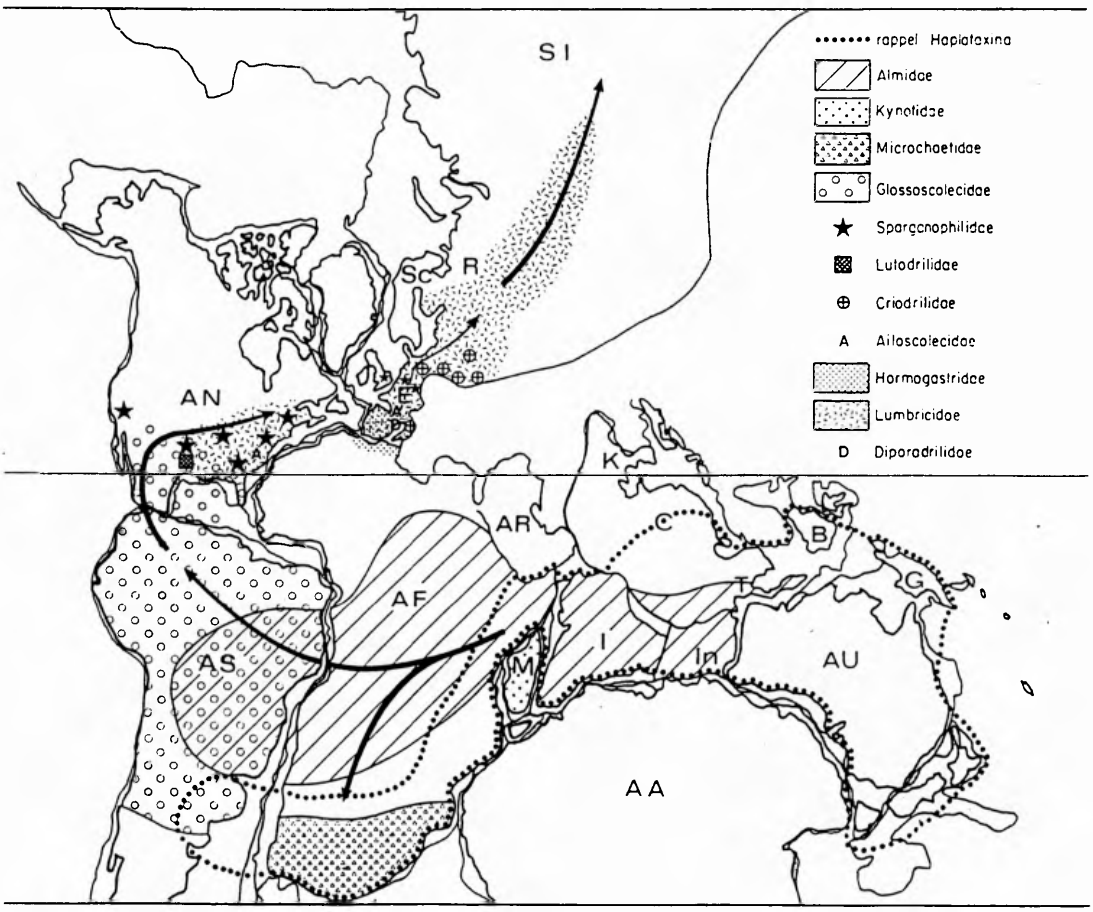


Figure 9. Carte de la Pangea selon les critères décrits Figure 3. Répartitions actuelles des Lumbricina dont les formes se succèdent (voir tableau 1) dans leur migration vers la Laurasia (flèche) avec des formes aquatiques (*Almidae, Sparganophilidae, Lutodrilidae, Criodrilidae*) et une série de formes terricoles (*Kynotidae, Microchaetidae, Glossoscolecidae, Ailoscolecidae, Hormogastridae, Lumbricidae et Diporodrilidae).*

V. Précision sur les coaptations et transferts du sperme et des ovules (complément, 1997).

5.1 Distinction des fonctions.

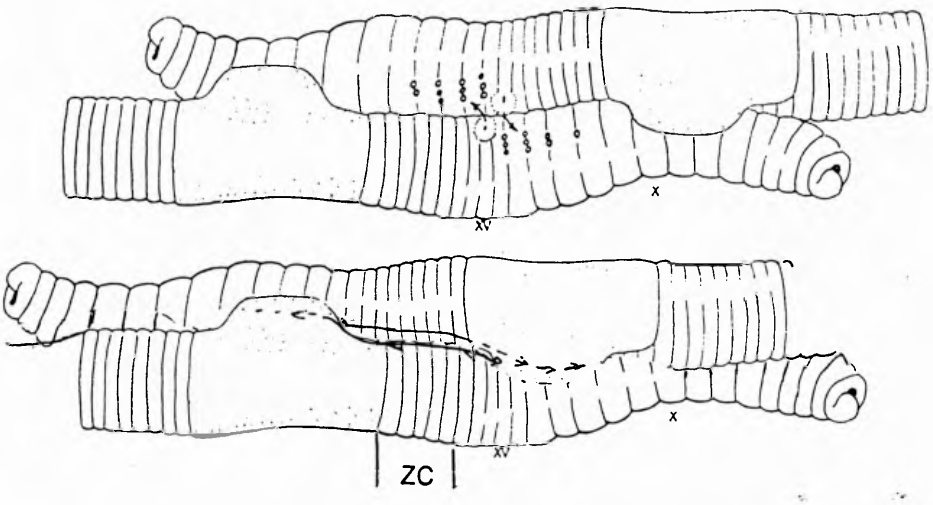


Figure 10. L'accouplement de *Scherotheca* (*Scherotheca*). En haut (1992) selon Rota et Omodeo 1992. En bas ré-interprété selon Bouché 1972 ; en fait la zone contractile (ZC) est beaucoup plus longue que dans ces schémas (cf. 6.2.2 et fig. 12).

Une publication récente (Rota et Omodeo, 1992) a repris et complété les développements relatifs aux modalités d'accouplements (modes de coaptation) développés antérieurement par l'auteur (Bouché, 1972, 1975). Ce dernier travail pose problème, notamment par rapport aux interprétations morphofonctionnelles liées au transfert du sperme développées antérieurement, mais non publiées (cf. 3.2.2). Je reprend donc ici ce domaine relatif aux fonctions 1) des pores mâles 2) des nervures génitales, 3) des puberculums, 4) des chaetophores, 5) des spermatophores et 6) des spermathèques.

Assez curieusement le puberculum est regardé par Rota et Omodeo comme un organe d'"embrassement" (clasping) et non comme un organe d'injection du sperme. Pour Bouché (1972) cet organe assure essentiellement l'injection du sperme ; l'accrochage est surtout assuré par les soies génitales qui accompagnent les organes sexuels en action, la prohéminence de l'embase de certains puberculums joue un rôle d'embrassement mais le puberculum *stricto sensu* est un injecteur de sperme fig.10.

Considérons ici l'ensemble des caractères de certains organes mâles ''externes'' liés à l'accouplement entre individus en ne considérant que ceux intervenant lors de la coaptation et de l'échange du sperme. Rappelons que l'accouplement n'assure pas le transfert de sperme depuis le mâle vers la femelle mais, chez ces hermaphrodites, entre fonctions mâles de deux individus qui effectuent un échange mutuel et simultané de sperme. Il y a fonction émettrice de sperme pour l'un et réceptrice pour l'autre et réciproquement au même instant l'autre est émetteur et le premier est récepteur. La fonction femelle de ponte d'ovules est non liée à l'accouplement ; elles est plus tardive et est simultanée avec l'excrétion du cocon. L'oeuf est déposé dans le cocon au moment du dépôt de l'anneau-cocon dans le sol par l'adulte qui simultanément évacue le sperme du conjoint antérieurement reçu.

D'une façon générale la coaptation, ou mode de fixation mutuel des lombriciens lors de l'accouplement, a été mal décrite, tout comme les modes de transfert du sperme depuis les testicules via les canaux déférents jusqu'au cocon où la fécondation de (s) l'ovule (s) a lieu. Toutefois, **la coaptation puberculo-thécale** a été décrite en détail par Bouché (1972) avec le rôle de chaque organe : pores mâles, nervures génitales, puberculums, spermathèques et chaetophores (periarrhéniques, antiarrhéniques, perithécaux et puberculiens). Notons que le lien fonctionnel entre la coaptation puberculo-thécale et le clitellum en selle a été également décrit et expliqué. L'écoulement antéropostérieur externe au conjoint (reproduction indirecte) est fréquent dans l'accouplement puberculo-thécal. Par contre dans ce travail de 1972, le rôle du porophore mâle et de sa glande, comme celui des spermatophores était incompris.

En 1975 la description de *Spermophorodrilus albanianus* a permis de comprendre la **coaptation phorale** où le porophore - enfin expliqué - secrète les spermatophores accolés sur, ou piqués dans, le conjoint et dont le rôle est bien de transférer le sperme au cocon. Cette reproduction phorale est, qualifiée de directe, le sperme émis par un partenaire arrivant directement sur l'autre partenaire sans écoulement antéropostérieur externe dans une nervure génitale : c'est le transfert du sperme qui est direct. Notons pour terminer que la coaptation phorale peut coexister avec la reproduction puberculo-thécale - semble-t-il chez tous les lombriciens ayant un porophore développé (cf. 3.2.2).

Une certaine confusion, y compris terminologique, s'est instituée aux différentes étapes de l'interprétation des mécanismes. Par exemple, avant la découverte de la reproduction phorale les animaux dépourvus de spermathèques étaient déclarés ''parthénogénétiques'' car semblant ne pas pouvoir se reproduire avec la fonction mâle. C'était le cas du genre *Bimastos*... mais l'observation *in situ* par Bouché des spermatophores très visibles de *Bimastos* et décrite par Qiu et Bouché., (1998a) montre que ces

reproductions sont (toujours ?) phorales. Ajoutons à cela que la fonction de coaptation, quoique décrite en détail par Bouché (1972), n'a pas été bien comprise par les auteurs. Elle porte sur deux mécanismes : 1) une **préhension** : un animal développant l'**embase** puberculienne en deux "bras" embrassant le partenaire à un certain niveau (le conjoint fait de même, l'accouplement étant tête bêche) et 2) une **fixation** qui est au moins assurée par les soies génitales de **chaetophores** spécialisés et peut-être aussi par des excrétions complémentaires visibles au moment de l'accouplement.

Ces deux mécanismes n'ont rien à voir avec l'***injection*** du sperme dans le conjoint ; celle-ci est assurée par un pénis (*Megascolex*) ou par un puberculum *stricto sensu* (*Ailoscolex*, *Nicodrilus*, *Hormogaster*) parfois réduit à une simple cupule (certains Megascolecidae). Finalement en raison de ces imprécisions et confusions il faut préciser *la fonction principale* de chaque organe (cf. 5.2), ce qui permet de reconstituer les modes d'accouplements (cf. 3.2.1 et 5.3) dont les 1) coaptations et 2) transferts spermiques (fig.11).

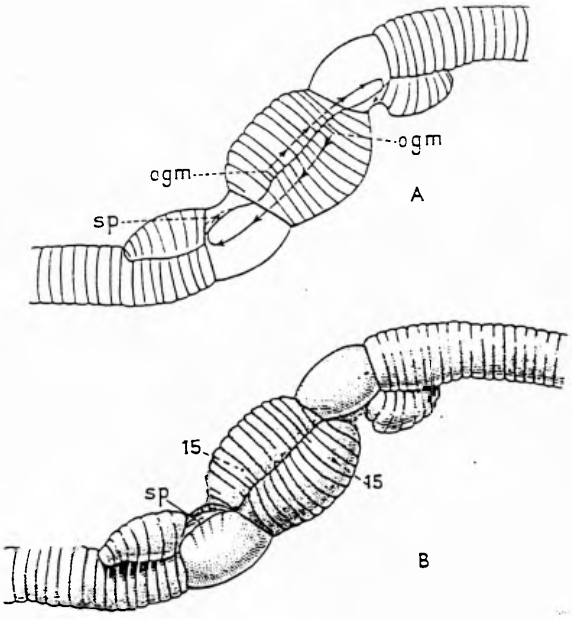


Figure 11. Accouplement d'un lombricidae d'après Grove et Cowley, in Avel, 1959. En B aspect du couple et en haut figuration du transfert depuis le pore mâle (ogm en 15) jusqu'aux spermathèques (sp) via les nervures génitales puis le puberculum. Noter l'embrassement par l'embase puberculienne de la zone thécale chez *Eisenia fetida*, espèce à spermatopores dorsaux.

5.2 Les fonctions des organes génitaux externes.

Enumérons les organes génitaux externe des Lumbricoidea, éventuellement des Megascolecoidea, avec leurs fonctions principales *en italique*.

Le pore mâle, placé éventuellement au fond d'un atrium de forme variable, est le débouché des canaux déférents. Il *excrète le sperme*.

Le puberculum, de forme plus ou moins complexe, est un organe transversalement arciforme (en forme d'arc) qui s'adapte sur le conjoint pour injecter, à la manière d'une ventouse « inverse », le sperme dans les spermathèques du conjoint. *Rôle d'injection spermique* qui n'existe que dans la reproduction thécale (ou puberculo-thécale). Attention son rôle n'est pas de fixation, au contraire l'injection crée une pression entre les deux conjoints qui tendrait à les écarter. Il se peut que le puberculum joue un rôle dans le transfert de l'ovule dans le cocon (cf. nervure génitale ci-dessous). Les Megascolecidae sans pénis ont une ventouse ayant un rôle de puberculum n'agissant que sur une spermathèque à la fois.

L'embase puberculienne des Lumbricoidea est classiquement confondue avec le puberculum lui-même. Il s'agit de la paroie du corps qui porte le puberculum et qui dans certain cas peut être dilatée, et même extrêmement saillante (*e.g. Ethnodrilus alatus* Bouché, 1972) ; dans ce cas cette embase a un *rôle de préhension* du partenaire. L'embrassement (« clasping ») de l'embase puberculienne est souvent associée au moment de l'accouplement à un creusement ventral de l'individu (fig. 7). La préhension est une fonction contribuant à maintenir le conjoint soit au niveau du pore mâle ou/et au niveau du puberculum, comme le confirme les cas où ces deux fonctions sont directes : hypertrophie de la partie arrhénique chez *Healyella* (sans puberculum) et hypertrophie du puberculum chez *Prosellodrilus alatus*... ou *Alma nilotica* ! Ceci pose apparemment un problème de géométrie lors des échanges conjoints de sperme chez certains Hormogastridae et Lumbricidae, ce qui est décrit au paragraphe 5.4.

Le pénis. Dans ce cas le pore mâle est à l'extrémité d'un organe, le pénis, qui pénètre dans la spermathèque du partenaire. Ceci est fréquent chez les Megascolecidae. Rôle *d'introduction du sperme*.

Les chaetophores et leurs soies génitales (fines et "pénétrantes") ont un *rôle de fixation* des deux conjoints. On peut reconnaître chez les animaux à accouplement indirect et à coaptation thécale le cas le plus complexe. Dans ce cas on reconnait 1) un groupe de chaetophores associés aux pores mâles et le fixant sur le conjoint (= chaetophores arrhéniques). 2) Un groupe de chaetophore se fixant sur le pore mâle du conjoint (= chaetophores antiarrhéniques) ; ce groupe est en général situé entre le pore mâle et le clitellum du porteur de ces chaetophores. Dans les reproductions phorales ce groupe peut former une zone glandulaire très developpée (*e.g. Healyella*). 3) Un groupe de chaetophores, généralement des soies ab, proches du puberculum et se fixant dans la zone thécale du conjoint (= chaetophores puberculiens). 4) Un groupe de chaetophores, a proximité des spermathèques (aire thécale) se fixant dans la zone puberculienne du conjoint (= chaetophores thécaux). Le rôle de ces chaetophores est *la fixation* au niveau du pore mâle (fixation arrhénique avec transfert spermique direct), ou/et au niveau puberculothécal si le transfert est indirect.

Spermathèques et aires thécales Les spermathèques sont des organes dermiques invaginés recevant le sperme. (Il semble que chez les Megascolecidae par une malheureuse incompréhension des rôles, se sont les diverticules des spermathèques qui reçoivent le sperme, la ''spermathèque'' ayant un rôle différent, probablement nutritionnel). Le sperme peut être conservé par l'animal receveur longtemps après l'accouplement car des excrétions glandulaires des spermathèques en assurent la survie. Ceci n'existe que dans la reproduction thécale. *Rôle de réception et de conservation durable du sperme* du conjoint par sa mise en réserve et sa nutrition. Les spermathèques sont souvent nombreuses, subdivisées (= multiples), voire minuscules et intracutanées. Elles occupent de chaque côté de l'individu une aire thécale caractéristique qui souvent correspond à la forme du puberculum. Aire thecale et puberculum coïncident au moment de l'accouplement puberculo-thécal.

Le porophore. Il s'agit d'une zone glandulaire entourant l'atrium du pore ♂. *Cette glande sécrète(rait) les spermatophores* ayant la forme de cet atrium. Si l'atrium est externe, il a souvent la forme d'un cachet produisant des spermatophores « en sceau » se plaquant sur le conjoint. Si l'atrium est invaginé les spermatophores produits ont la forme d'un sac souvent accroché en harpon sur le conjoint (spermatophores « en banderille »). L'excrétion du spermatophore a été observée par Moore (1895). Le porophore a un *rôle d'excrétion de l'enveloppe des spermatophores*, ceux-ci étant remplis de sperme par le pore mâle.

Le spermatophore. Il ne s'agit pas à proprement parler d'un organe, mais d'un produit d'excrétion qui est plaquée (spermatophore en sceau) ou piqué (spermatophore en banderille) sur la peau du conjoint juste en face du porophore excréteur. Il s'agit d'une coaptation directe purement phorale (ou arrhéno-phorale) et les organes de fixation antiarrhéniques peuvent prendre un développement important chez *Healyella* (Omodeo et Rota, 1989, Rota et Omodeo, 1992). Il n'y a pas de nutrition du sperme par l'animal récepteur, de sorte que l'on note que l'accouplement précède de peu le dépôt du cocon (Bouché, 1975). *Rôle de conservation temporaire du sperme.*

Le nervure génitale. Cet organe s'étend à l'extérieur du corps de certains Lumbricoidea depuis le pore ♂ (ou ♀) jusqu'au puberculum. Caractérisé par ses muscles arciformes (comme le puberculum) il peut s'invaginer pour former un canal externe quasi fermé conduisant le sperme du pore ♂ au puberculum. Ce transfert spermique intervient toujours dans la reproduction puberculothécale indirecte. Cette fonction semble s'être développée lorsque le développement des gésiers postérieurs (= postgastra) à interdit un fonctionnement optimal des spermiductes à leur niveau. *Rôle de transfert externe du sperme.*

Toutefois le fait que certains Lumbricoidea (*Sparganophilus*, Postandrilinae) possèdent une coaptation puberculo-thécale directe (donc sans transfert externe de sperme, les spermiductes débouchant dans le puberculum) avec des nervures génitales néanmoins bien développées et débutant au niveau du pore ♀ suggère fortement que cet organe sert au transfert des ovules vers le clitellum juste avant l'excrétion du cocon. Il y aurait donc un *second rôle* : celui de *transfert externe d'ovules.* Au moins en certain cas, ce deuxième rôle pourrait succéder sur un même individu au rôle de transfert externe de sperme, voire être l'unique fonction des nervures génitales (Postandrilinae,...).

Le Clitellum : C'est un organe qui assure l'excretion de l'enveloppe du cocon (tous les Lumbricina) et de l'albumine nutritionnel du cocon (tous les Lumbricida) : donc *rôle d'excretion du cocon.* Il est normalement en forme d'anneau sauf s'il participe à l'embase puberculienne (=forme de selle).

Chez les Lumbricidae l'aptitude d'invagination ventrale décrite pour l'embase puberculienne est également utilisée, par le clitellum en selle qui se transforme ainsi en anneau (fig. 7) pour déposer le cocon. Le lien puberculum-clitellum est ainsi expliqué par l'utilisation de la même aptitude (le creusement ventral) pour deux fonctions séparées dans le temps (Bouché, 1972) (cf. 3.3).

5.3 Typologie des accouplements (fig 6).

Il s'agit de bien distinguer et désigner les différents type d'accouplement, avec coaptation des individus lors de leurs échanges mutuels de sperme. Rappelons cette nomenclature décrite au paragraphe 3.2.1 :

1) Accouplement penio-thécal (direct)
2) Accouplement puberculo thécal.
   2a) Accouplement puberculo-thécal direct.
   2b) Accouplement puberculo-thécal indirect.
3) Accouplement phoral :
4) Accouplement phorothécal :
5) autoinsémination.
6) Parthénogenèse

5.4 Spatialisation des transferts et coaptations.

Nous devons ici énoncer des règles physiologiques, parfois perdues de vue. Le sperme est transmis soit par pénis vers les spermathèques, soit par puberculum vers les spermathèques, soit par porophore vers les spermatophores. Dans les deux premiers cas il y a parfaite coaptation des organes émetteurs (pénis, puberculum) avec les organes récepteurs (les spermathèques dans l'aire thécale). Il ne peut y avoir transfert externe ''libre'', contrairement aux dessins de Rota et Omodeo (1992) (fig.10).

La nervure génitale assure, si elle existe un transfert du sperme ''comme dans un canal indépendant''. Ceci a été filmé par Otto Graff *et al.* et présenté au colloque de Bologne (1985). Sous l'effet perturbant du tournage du film, des *Lumbricus terrestris L.* ont rompus leur étroite coaptation mais le transfert individuel (sans participation du partenaire écarté) du sperme en pulsions dans la nervure génitale, s'est poursuivi du pore ♂ au puberculum et a pu être observé. La nervure génitale se comporte alors comme un canal clos, un tube. De ce point de vue la nervure génitale doit être

considérée comme ''une gouttière susceptible de se fermer en tube » ce qui est important pour comprendre la non mixité normale des spermes lors des échanges réciproques de l'accouplement (fig.11). Toutefois une certaine part d'autoinsémination pourrait se produire (André et Davant, 1972).

Une sensible différence d'interprétation, par rapport aux propositions de Rota et Omodeo (1992) résulte de l'interprétation des accouplements présentée § 3.2.1 ; toutes les espèces ayant une coaptation puberculo-thécale directe ou indirecte sont sans sperme libre. Dans l'interprétation de ces auteurs, le puberculum est un organe de fixation par préhension (clasping) et ne joue pas le rôle d'injecteur du sperme chez les *Hormogaster, Scherotheca Scherotheca* et *Scherotheca Opothedrilus*.

En fait notre connaissance précise des morphologies des nervures génitales et puberculums permettent de comprendre le transfert contrôlé du sperme.

Chez les Hormogastridae la nervure, très courte, est associée à la crête se formant au moment de l'accouplement par l'incurvation de la zone ventrale de l'embase du puberculum. La nervure est alors en crête (fig.10) ; souvent l'embase puberculienne est très saillante « en Naja ».

Avec l'apparition du postgésier fonctionnel chez les Diporochilidae et Lumbricidae, il y a recul de l'ensemble puberculo-thécal et ''croisement'' des nervures génitales des deux conjoints sans que les deux débits spermiques opposés normalement se mêlent, la nervure génitale de l'individu assurant la préhension étant en crête, celle de l'individu « embrassé » a ce niveau étant interne (fig.10). Ceci s'observe chez les formes à clitellum antérieur (*Prosellodrilus, Zophoscolex, Ethnodrilus,...),* essentiellement des endogés, mais aussi chez celles où l'ensemble puberculo-clitellien a reculé jusqu'à des positions extrêmes comme *Scherotheca (Opothedrilus) michaelseni*, Qiu et Bouché, 1998b. Ce recul est particulièrement important chez les genres comportant des anéciques et est d'autant plus net qu'il s'agit d'anéciques géants. Tout se passe comme si une élasticité de contraction de la partie antérieure des corps était requise entre la zone génitale (9-15) et la zone puberculo-thécale, cette dernière, trop rigide lors de la sécretion du clitellum, étant rejetée en arrière. Ceci pourrait être effectivement un avantage considérable pour l'activité superficielle nocturne des anéciques. En ce cas le transfert du sperme se fait par de longues nervures génitales, effectivement bien visibles.

5.5 Conclusion.

Par étapes une interprétation de plus en plus fine des modalités de l'accouplement chez les lombriciens et spécialement des Lumbricina s'est précisée et permet d'attribuer des fonctions cohérentes aux divers organes sexuels externes et de décrire des modalités d'accouplement diversifiées. Ces interprétations ne sont pas en contradiction avec les interprétations sur l'appareil circulatoire, l'anatomie des ovisacs et la caryotypologie résumés par Rota et Omodeo (1992) mais ouvre à des interprétations très différentes sur certains points par exemple on peut regarder les Hormogastridae, et peut être les Sparganophilidae, comme dérivant d'une forme Ailoscolecidae... et elle même d'un Glossoscolecidae. On peut également penser qu'un Protohormogastridae est 1) à l'origine des Criodrilidae par perte de la reproduction phorothécale depuis un état phorothécal et par adaptation subséquente au milieu aquatique (système circulatoire, intestinal et ovaires) 2) l'adaptation terricole est marquée par l'innovation du postgésier (et de son organe d'accumulation-attente : le jabot) conduit à deux ''ouvertures'' coelomiques différentes : bilatérales chez les Diporodrilidae et dorsales chez les Lumbricidae. Les Lumbricinae, conservent en commun avec les Hormogastridae une reproduction phorothécale et un clitellum en selle mais selon les genres et espèces ils perdent la reproduction phorale ou/et adopte un fort recul puberculo-clitellien notamment pour les adaptations les plus terricoles des anéciques géants. Les typhlosolis sont alors pennés, alors que les formes à puberculum-clitellum relativement antérieur conservent des typhlosolis à bandes longitudinales. Celles-ci sont aujourd'hui très développées chez les Hormogastridae qui ne peuvent avoir de contraction longitudinale. 3) On observe aussi la perte de la fonction puberculo-thécale chez les Spermophorodrilinae dont une forme ancestrale pourrait aussi être à l'origine des Criodrilidae. Le genre *Bimastos* peut alors être regardé soit comme à l'origine des Spermophorodrilinae (et Criodrilidae ?), car il conserve dans cette lignée le clitellum en selle des Hormogastridae-Lumbricinae, soit comme une lignée de Lumbricinae ayant perdu sa reproduction thécale indépendamment des Spermophorodilinae.

Enfin une interprétation plus fine à l'intérieur des Lumbricida, est présentée par Qiu et Bouché (1998a).

VI. L'évolution spatio-temporelle des lombriciens : interprétation et explicitation intégrologique (complément, 1998).

6.1. Les besoins de l'interprétation de l'évolution des lombriciens

Nous allons, à partir des informations qualitatives que nous possedons, essayer de combiner les connaissances disponibles pour interpréter en l'état actuel (= au présent) les relations des divers organes des lombriciens avec leur milieu. Cette interprétation, essentiellement morphofonctionnelle nous permet surtout de comprendre le lien entre toutes les caractéristiques connues d'un organisme : elle est développée au paragraphe 6.2. Toutefois nous verrons que sa validation (cf. 6.2.5) par rapport au milieu, et surtout son interprétation en fonction du temps comme présentée aux chapitres III et IV, devrait rationnellement être effectuée sur le base des faits observés par diverses disciplines dont la biogéographie rapportée à la paléogéographie, elle-même datée par la géologie chronologique. Toutes ces « couches

d'interprétation » introduisent des faits et des hypothèses qui devraient pouvoir être en permanence respectivement complétées et réfutées. La gestion actuelle des connaissances interdit cette pratique scientifique normale : nous verrons en 6.3 qu'il est prévisible que cette situation cessera bientôt.

6.2. Interprétation intégrée des caractères somatiques et génitaux : cas caricaturaux d'anéciques et endogés.

6.2.1. Contexte

L'évolution, n'est que l'écoulement du temps (Bouché, 1990) et en biologie celle de ses conséquences sur les changements des caractèristiques biologiques et notamment de la survie à chaque instant des reproducteurs qui perpétuent les taxons.

Evidemment, il s'agit de l'interaction milieu/individu. Chaque individu inadapté à son milieu (=tous les facteurs externes, y compris la compétition spatiale et nutrionnelle des individus de son espèce exploitant le même espace-temps) est éliminé avant ou après reproduction. Seuls ceux adaptés depuis leur naissance jusqu'à leur reproduction, à tout stade de développement et en tout milieu, vécu pourront reproduire. Cette évidence mécanique du rapport en fonction du temps entre le milieu complexe et l'individu, impliquée, pour être scientifiquement totalement décrite, une gestion de toute les connaissances relatives au milieu quelque soit la discipline techno-scientifique décrivant une parcelle de connaissance sur celui-ci (ce qui ne se fait pas (cf. 6.3). Ceci doit être évidemment fait en fonction de chaque individu et à chaque instant du temps. On peut évidemment évoquer le traitement statitistique probabiliste pour gommer l'aléatoire relatif aux variabilités dans le temps et entre individus d'une espèce, mais nous n'avons aucuns moyens pour sélectionner **dans le passé** parmi la multitude des composants du milieu les facteurs (=ceux qui font) pertinents par rapport à la selection des ex-reproducteurs ayant généré les taxons actuels. Il n'existe qu'une méthode de sélection des variables condensant l'information sur les milieux **actuels**, (cf. l'usage de RV^2 *in* Bouché, 1990).

On ne peut donc interpréter d'effet du milieu que par une projection des adaptations actuelles interprétées depuis les caractéristiques morphofonctionnelles des organismes, c'est-à-dire par définition les catégories écologiques (Bouché, 1975, 1990). Dans l'attente d'une gestion intégrée des connaissances (cf. 6.3) nous ne pouvons aujourd'hui que l'aborder de façon qualitative et sur les cas seulement les plus caricaturaux, car les plus clairs. Nous allons illustrer la potentialité de ce type d'interprétation intégrée sur deux cas caricaturaux : les anéciques « extrêmes » interprété globalement et tenter d'en déduire l'interprétation d'endogés très particuliers : les endogés à embases puberculiennes hypertrophiés. Nous nous appuierons sur les acquis anciens (Bouché, 1972) et récents (Qiu et Bouché, 1998a) nous donnant accès aux 2/3 des taxons de Lumbricoidea (Qiu et Bouché, 1998b).

6.2.2. Interprétation d'anéciques extrêmes : les Scherotheca anéciques géants.

1) Remarques écologiques initiales. Les *Scherotheca* géants se caractérisent par des caractères d'anéciques très marqués et « complexes ». Grande taille (jusqu'à 1,1 mètre et diamètre atteignant au repos 6 à 8 mm). Pigmentation antéro-dorsale très foncée, souvent quasi noire et irrisée ; musculatures importante ;. queue lanceolée ; rétractabilité longitudinale importante ; démographie très peu prolifique ;. diapause. Nous reviendrons en les interprétant et en les complètant sur les caractères morphologiques.

2) Problèmes morphologiques : comment interpréter l'inhabituelle distribution longitudinale, voire ventro-dorsale des spermathèques ? Comment comprendre leur miniaturisation sur des animaux géants ? Comment comprendre l'étonnant recul de l'ensemble puberculo-clitellien jusqu'au segment 60 chez *Scherotheca thibauti.* Plus simplement comment interpréter l'évolution des formes géantes ?

3) Modalités. Nous allons reprendre par zones successives antéro-postérieures (fig.12) les variantes de la distribution longitudinale des fonctions (=organes) chez ces *Scherotheca* géant, dans une succession où les caractères somatiques **et** génitaux seront discutés simultanément car les développements de chacun de ces organes sont en compétition dans ces zones successives en raison de la contrainte spatiale tubulaire des galeries, ou pholéoïptomie.

1) **La zone antérieure buccale** est notamment caractérisée par le développement de dissepiments musculeux très puissants en général aux intersegments 5/6 -7/8 à 9/10 parfois aux 10/11. Plus l'espèce est anécique plus ils sont infundibuliformes (en forme d'entonnoir), c'est-à-dire liè à une forte musculature pariétale et à un recul considérable des scissures intersegmentaires. L'espace coélomique des segments jusqu'à 9 ou 10 est donc très réduit par cette musculature puissante. La forme extérieure est profilée (relativement aigüe). Souvent les premiers segments ont des sillons longitudinaux.

2) **La zone génito-calcifère** : elle est caractérisée par la constance des organes génitaux. La position des testicules (pratiquent toujours en 10 et 11) et ovaires (en 12) est probablement liées à la géomètrie du système neuro-endocrinien : les neurosecrétions du « cerveau » péri-oesophagien « débouchent » presque directement dans cette zone. Cela implique le constance des organes d'accumulation des gonies, rejetés en arrière : vésicule séminales mâles en 11 et 12 et ovisacs en 13 (respectivement déformation des dissépiments en 10/11, 11/12 et 12/13 en arrière). Remarquons que, lorsqu'il y a de la place, il peut y avoir des vésicules séminales en 9 et 10, petites et en avant (cas des *Scherotheca dugesi*) par évagination des dissépiments 9/10 et 10/11. Dans cette zone il y a une relative rigidité longitudinale résultant de la présence de la glande de Morren (usuellement en 10-14) dont les replis *longitudinaux* ne facilitent pas les contractions longitudinales. La forme extérieure est caractérisée par des segments très développés

en longueur et en diamètre (c'est souvent le diamètre apparent maximal).

3) **La zone gastrique** se caractérise par la présence d'un organe d'accumulation des ingestats : le jabot (en 15-16) et le gésier, à partir de 17-18 et qui occupe souvent les segments 19-20 (*Scherothecca michaelseni*, *S. thibauti*) et même 21 (*S. gigas heraultensis*). En fait l'hypertrophie du gésier occupe tous ces segments et repousse également loin en arrière les volumes coélomiques (souvent jusqu'en 22). Leur développement latéral entraîne une absence d'espace dans la zone gastrique et cela «explique » l'absence d'organe génitaux annexes dans cette zones (pas de canaux déférents, c'est-à-dire pore mâle nécessairement en 15 ou 15/16) et absence ou réduction extrême des spermathèques qui deviennent multiples intrapariétales chez la plupart des anéciques à ce niveau. Notons que les *Postandrilus* ont un gésier à recul longitudianales très important mais à développement transversal relativement réduit permettant l'existence exceptionnelle de spermiductes (=canaux déférents) chez une espèce relativement anécique (*P. majorcanus*).

4) **La zone contractile** pré-clitiellienne est caractérisée par une importante aptitude à la contractilité longitudinale nécessaire entre les zones antérieures 1 à 3 décrites ci-dessus qui sont à volume très chargé et en avant de la zone clitellienne qui a une grande rigidité longitudianale au moment de la maturation sexuelle du clitellum (peu avant la production d'un cocon). Cette zone contractile est caractérisée extérieurement par des segments à nombreux sillons transversaux et intérieurement par un typhosalis peu developpé après le gésier (notamment en raison du recul possible de celui-ci) mais aussi à structure pennée, c'est-à-dire en accordéon contractile longitudinalement. Ces deux caractères traduisent extérieurement et intérieurement une contractilité longitudinale. D'une façon générale la longueur **métrique** standard en extension moyenne de la zone contractile (recul de celui-ci compris) est proportionnelle à celle du clitellum mais plus courte que celui-ci. Plus le clitellum est métriquement long plus cette zone est étendue.

5) **La zone puberculo-clitellienne**. Nous avons déjà souligné (cf. 3.2.2) que cette zone se caractérise chez les lombricidae pour l'aptitude d'effectuer transversalement une invagination ventrale facilitant d'abord la coaptation puberculo-thécale, puis ultérieurement la production d'un cocon annulaire à partir d'un clitellum en selle. Soulignons ici qu'à chaque fois que l'adulte est en période de production de cocon il s'agit d'une zone longitudinalement rigide, donc peut rétractile, ce qui est un inconvénient pour un anécique.

6) **La zone post clitellienne**. Il s'agit d'une zone monotone, à contractilité longitudinale importante chez les anéciques vrais.

7) **La zone candale**. Cette zone est caractérisée par une forme relativement « applatie », souvent en fer de lance ayant des soies colatérales sur les bords de ce « fer de lance » souvent plus fortes (parfois en crochet). Chez un anécique la fonction de cette zone, est l'accrochage de l'animal dans sa galerie notamment lorsqu'il explore la surface du sol.

Considérons maintenant un aspect particulier : la contractilité longitudinale d'ensemble. Celle-ci est essentielle pour des anéciques géants vivants souvent plusieurs dizaines d'années mais s'exposant au crépuscule et la nuit à la surface du sol. Comme nous l'avons vu cette contractilité est réduite dans les trois première zone céphaliques (buccale, génito-calcifère et gastrique) surtout lors de la repletion gastrique, qui s'effectue à la surface ; elle est aussi limitée, voire nulle, dans la zone clitellienne pendant la période antérieurement au dépôt du cocon. L'animal possède par contre une forte aptitude à la contractilité longitudinale sur tout le reste du corps (et dans la zone clitellienne hors maturité du clitellum) comme en témoigne généralement la présence d'un typhlosolosis penné.
Il est a remarquer que certains lombriciens ont des caractères anéciques de pigmentation témoignant d'une activité superficielle nocturne mais n'ont pas cette aptitude de contactilité avec retrait rapide dans leur galerie : c'est le cas des *Hormogaster gallica*, et *H. najaformis*, très pigmenté mais sans zone candale lancéolé et à typhlosolis à bandes longitudinales.

Considérons maintenant le cas des spermathèques. Cet organe accessoire à une très curieuse distribution souvent soit « antérieure » (zone des segments 8 à 13), dans la zone génito-calcifère, ou plus postérieure dans la zone gastrique. Il est « normalement » dans l'air latérale C, correspondant effectivement à une position « optimale » du point de vue de la coaptation puberculo-thécale. Chez les anéciques ce shéma est usuellement respecté mais « oblige » souvent à une mulitplication longitudinale voire dorso-latérale des spermathèques en petites unités. La pholeoïptomie conduit à défaut de développement des tailles de chaque spermathèque en raison des épaississements dissépimentaires et du système de broyage (gésier) des anéciques géants, aptent à broyer buccalement puis dans le gésier des organes végétaux très résistants. Nous reprendrons au paragraphe 6.2.4 l'interprétation de la distribution, très diversifiée des spermathèques.

Enfin constatons que plus les animaux sont géants plus l'ensemble puberculo-clitellien semble reculer, exprimé en « métrique lombricienne » (= nombre de segment)... Mais attention il s'agit d'une apparence. Les segments musculeux de la zone buccale et génito-calcifère (surtout segments 3-14) sont souvent deux ou trois fois plus long (en métrique standard) que les segments de la zone contractile et clitellienne. Nous avons déjà souligné l'identité de longueur en métrique standard du puberculum « utile » et de la zone thécale (cf. 3.2.1)

On constate que si l'on tend à exprimer de façon comparable les longueurs (par le rapport clitellum/puberculm rapporté à la longueur de la zone thécale, plus le clitellum est métriquement long, plus la zone contractile est longue mais aussi plus la zone thécale est reculée. Tout se passe comme si la production du cocon se faisant en deux temps. Premièrement, *la pose annulaire* en avant de la zone clitellienne ou l'anneau excrété par le clitellum glisse et s'installe, au moins virtuellement, en occupant la zone contractile plus la zone thécale et donc le pore femelle. Cette pose annulaire permettrait au cocon, conservant le diamètre corporel contracté du clitellum en selle (fig.7) et la forme d'une bague annulaire, de recevoir le sperme des

spermathèque ou/et spermotophores (toujours dans cette zone) et cela sans aboutir à la zone buccale profilée.

Deuxièment il y a *dépôt du cocon* par retrait relatif de l'animal, en arrieère et donc réduction du volume graduel (zone buccal) et fermeture du cocon, l'anneau de collapsant aux deux extrémité (la forme ronde ou allongé du cocon reflète celle du clitellum).

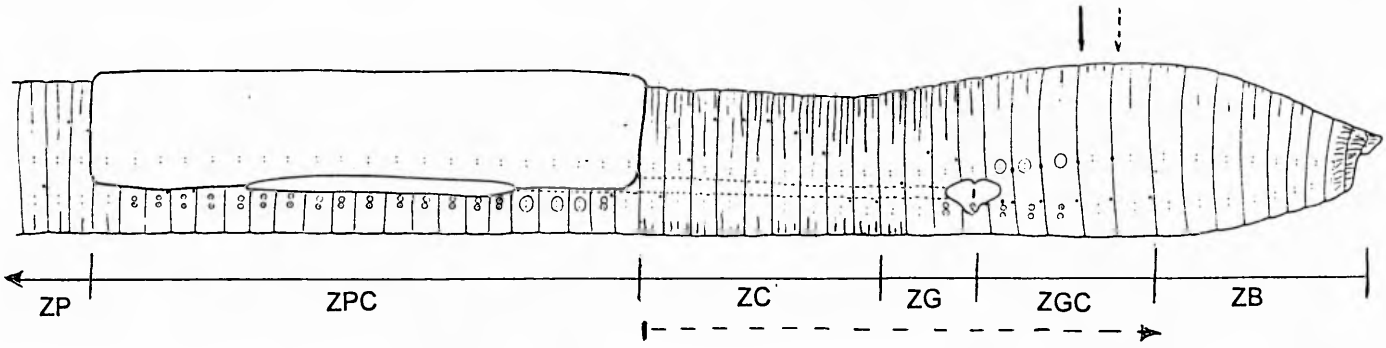


Figure 12. Interprétation de la zonation antérieure d'un anécique : *Scherotheca gigas dinoscolex*, Bouché 1972. ZB : zone buccale ; ZGC: zone genito-calcifère ; ZG : zone gastrique ; ZC : zone contractile ; ZPC : zone puberculo-clitellienne ; ZP : zone post-clitellienne. En tiret le lieu de la pose annulaire du précocon (modifié d'après Bouché, 1972).

6.2.3. Interprétation de l'évolution multipolaire des lombriciens endogés

Le groupe des endogés est extrêmement hétérogène et à fait l'objet de diverses tentatives de subdivision par Bouché (1971) en épi et hypoendogés, par Lavelle *et al.* (1980) en oligohumiques, mesohumiques et polyhumiques,... Mais ces subdivisions ne sont pas celle de sous-catégories écologiques car elles ne sont pas fondées sur les caractéristiques intrinsèques des lombriciens ; elles sont des propositions de types écologiques fondés sur les caractères extrinsèques de leur milieu (pour Bouché, distribution verticale et pour Lavelle, régime alimentaire probable). En fait au plan des catégories écologiques est endogé ce qui n'est pas anécique et épigé, c'est-à-dire apigmenté !.

Cette situation est dommageable car la confusion catégorie écologie/type écologique interdit toute réfutabilité des propositions, donc toute démarche authentiquement scientifique (Bouché, 1990). Elle résulte d'une très forte méconnaissance, sur laquelle nous reviendrons (cf. 6.2.5, 6.3). Elle résulte aussi du fait que de nombreux endogés ont différentié leurs aptitudes sans avoir le système postgastrien qui permet une spécialisation spatiale maximale des fonctions chez les Lumbricidae anéciques. Nous allons donc ici tenter à partir des Lombricidae d'interpréter les sous catégories écologiques (qui ne sont que des poles, ou orientations, évolutifs) donc à partir des caractéristiques intrinsèques par un essai d'interprétation morphofonctionnel. Nous utiliserons la même nomenclature en « zones » que dans le paragraphes 6.2.2. en soulignant, comme précédemment, l'ensemble de la cohérence pholeoïptomique de l'anatomie de certains endogés -le but étant d'en prédire les caractéristiques extrinsèques (rôles et relations au milieu) à partir des caractéristiques intrinseques (essentiellement morphologiques). Ceci s'appliquant d'abord aux Lumbricidae et, par extension aux Lombricoidea et d'abord aux endogés et parfois, aussi par extension, aux épigés et anéciques.

1) **La zone buccale** (approximativement segment 1 à 9) marque des différences considérables. Nous proposons (justification plus bas) de dénommer ces deux sous catégories (= pôles évolutifs) d'endogés géotransiteurs et d'endogés porotransiteurs. 1a) Les premiers ont les caractéristiques morphologiques suivantes : une tête globuleuse c'est-à-dire atteignant rapidement dès le 4e ou 5e segment le diamètre corporel. Les dissépiments sont transversaux, souvent musculeux, et les pores dorsaux antérieurs (usuellement en 4/5). Il s'agit d'animaux ingérant leur milieu frontal soit en « géophagie » (sol « minéral », c'est-à-dire à composants organiques relativement diffuses) soit en saprorhizophages (consommateur de racines ou organes endogés morts). Ces animaux sont des endogés stricts, ingérant du sol plus ou moins sélectionné (plus ou moins riche en matière organiques). Ils creusent leur passage dans le sol par ingestion et déféquent en obturant ce passage. 1b) Les deuxièmes sont au contraire des animaux ayant une zone buccale profilée n'atteignant son diamètre maximal que vers 9/10. Ils utilisent les pores du sols qu'ils écartent pour effectuer leur pénétration en gonflant par le liquide coelomique leur premier segment et ils sélectionnent leur nourriture après un déplacement dans des galeries subhorizontales qu'ils n'obturent pas nécessairement par leurs fèces. Les dissépiments sont souvent partiellement infundibuliformes et les pores dorsaux sont reculés. En fait ces animaux sont souvent apparentés aux anéciques ou aux épigés et constituent des épi-endogés utilisant la porosité superficielle crée notamment par les anéciques (structure grumuleuse). Ils sont parfois intermédiaires comme certains *Nicodrilus caliginosus*, purement endogés (non pigmentés) ou déjà légèrement pigmentés. De même *Allolophora chlorotica chlorotica* est pigmenté de vert (= milieu humide et herbacé) tandis que la forme voisine *Allolophora chlorotica anatomicus* (= albinique) est plus endogée.

On peut donc reconnaître à la forme de la zone buccale (frontale ou profilée), à la forme des dissépiments (transversaux ou infundibuliformes) et à la disposition du 1er pore dorsal (vers 4/5 ou postérieur) deux catégories caractérisées par leur mode de transit et d'ingestion dans le sol : les endogés géotransiteurs et les endogés porotransiteurs. Les premiers pénètrent dans le sol d'abord en

l'ingérant les second en s'y glissant et en l'écartant par gonflement de la zone buccale dépourvue de pores dorsaux.

2) **La zone génito-calcifère**. Comme pour les anéciques elle est également caractérisée et pour les mêmes raisons par la présence constantes des gonades et, lorsqu'elle existe, par la glande de Morren. Cette glande est particulièrement développée dans les formes consommant un sol riche en matière organique.

3) **La zone gastrique**. Ici aussi jabot et gésier constitue une zone d'abord d'accumulation, puis de broyage des aliments. Elle est bien caractérisée chez les formes consommant du sol avec éléments organiques figurés (racines, ...) mais n'existe pas chez les progastriens ayant leur gésier dans la zone buccale. Le gésier est enfin absent chez les endogés, géophages s'alimentant de sol pâteux, (milieux très humides) ou encore chez les lombriciens carnivores.

4) **La zone contractile** n'est développée que chez les endogés porotransiteurs ayant un déplacement par reptation classique dans le sol. Il y a alors des sillons transversaux et souvent un typholosolis penné. Chez les géotransiteurs elle est réduite (*Zophoscolex*) ou absente (*Prosellodrilus, Vignysa*,...). Si elle existe elle ne comporte pas de sillons transversaux marqués et le typhlosolis est usuellement à bandes longitudinales. En fait dans ce dernier cas cette zone est très peu contractile. A nouveau on reconnait donc deux pôles adapatifs : les gestransiteurs et les porotransiteurs.

5) **La zone puberculo-clitellienne**. Elle respecte les mêmes « lois » que celles observées chez les anéciques géants. Plus le clitellum est long (en métrique standard) plus la zone contractile est longue. Plus il est court plus il est proche de la zone gastrique. Par exemple *Heraclescolex ictericus* (=*A. icterica*) a un clitellum très reculé et très long, comme *A. chlorotica* par opposition au clitellum court et très antérieur des *Prosellodrilus*. Les derniers sont des géotransiteurs tandis que les premiers sont porotransiteurs. Comme pour tous les lombriciens la taille et la forme des puberculums coïncident avec l'aire thécale. Toutefois c'est parmi les endogés que les formes les plus spectaculaires d'hypertrophie de l'embase puberculienne, liée à la distribution très dorsales des spermatophores est notable. Pourquoi ? Ce point sera repris en 6.2.4., car son interprétation implique de reprendre l'ensemble de l'interprétation morphofonctionnelle.

6) **La zone post clitellienne**. Elle est ici importante car elle est souvent l'essentielle de la zone digestive (seulement réduite par la zone contractile et la zone clitellienne elle-même souvent réduite). Elle est d'autant plus longue que les échanges digestifs et respiratoires sont importants. 6a) Digestif si les ingestats à digérés sont pauvres, particulièrement chez les géotransiteurs qui sélectionnent peu leur milieu (= qui ingère le sol devant eux) le tube digestif toujours utile (même en période de reproduction) dépend à la fois: a) de la longueur du tube digestif, de la surface d'échange dans le tube digestif ; cette surface peut être très important grâce notamment à un typhlosolis subdivisé en lamelles longitudinales (*Prosellodrilus, Zophoscolex*,...) parfois très nombreuses (Hormogastridae), et c) du diamètre du tube digestif rapporté au diamètre total du corps (en fait à la faiblesse de la paroie externe et du coelome). Plus ce rapport est important plus le volume de sol « traité » par digestion est considérable. Ceci est spectaculaire chez certains endogés, tel *Ailoscolex lacteospumosus* et surtout *Vignysa popi* ayant un volume de sol intestinal considérable pour une paroie corporelle très réduite. 6b) Respiratoire : le sol peut-être relativement anoxique et dans ce cas la surface d'échange externe (allongement surtout) est essentielle. Comme les lombriciens sont également egalement en échange hydrique également critique (équilibre de la pression osmotique sol/lombricien), cette surface d'échange externe importante n'existe que dans des sols humides (= pas de problèmes osmotiques) mais à diffusion d'oxygène critique. On observe alors simultanément dans la zone candale un allongement et des néphridies simples : soit acystes, soit leptocystes. Cela s'observe dans la partie aérobie critique de sols hydromorphes. Cette adaptation à la para-anoxyie est une autre contrainte appliquée à la vie endogée.

7) **La zone candale**. Elle n'a pas de caractéristiques très spécifiques connues chez les endogés sauf probablement à la suite de l'existence, dans la partie post-intestinales d'une résorption des éléments solubles, de la production des fèces « bacilliformes » séparés chez certaines espèces. Cette aptitude est importante en sols à tendance sèche où les endogés géotransiteurs doivent créer leur porosité et rejeter à la surface du sol des turricules en rosette constitués de fèces bacciliformes (= cas de nombreux *Zophoscolex*).

6.2.4. Et les spermathèques ?

Chez les Lumbricoidea les spermathèques sont très diversifiées et ont fait l'objet dès l'origine (Savigny, 1826) d'une attention importante de la part des taxonomistes car elles permettent de distinguer les taxons. Omodeo (1956) s'y est interessé à des fins de classification phylogénétique et Bouché (1972) a montré la correlation fonctionnelle des spermathèques puberculums.

Mais comment interpréter cette diversité ? Il s'agit d'un exercice très difficile car ces organes sont **secondaires** et occupent une place résultant de l'interaction de contraintes évolutives morphofonctionnelles très diverses. Nous avons montré, au paragraphe 6.2.2, que la distribution longitudinale dépend de la « pose » de l'anneau excrété pa le clitellum avant le dépot du cocon dans le sol : l'aire thécale doit être incluse dans une zone de « pose annulaire » égale, en métrique ISO (=standard) à la longueur du « cocon » annulaire, donc du clitellum. Elle doit aussi ne pas interférer avec les contraintes spatiales de la zone buccales. Elle peut s'incorporer ou non de la zone génito-calcifère selon que les spermathèques y sont présentes.

Cette zone génito calcifère, usuellement peu contractile est l'une des plus favorable, même pour la « pose annulaire » et est de ce fait la position de l'aire thécale la plus fréquente chez les lombricidae. La position des spermathèques en 9/10, 10/11 en ligne c s'observe, au moins en partie dans presque toutes les lignées de Lumbricidae. Les extensions « en avant » s'expliquent, comme celle « en arrière » par le développement relatif des autres organes (dissépiments, pression coélomique des porotransiteurs, developpement des jabots-gésiers) et correlativement par l'extension-réduction des zones contractile et clitellienne... qui réduisent la zone posticlitellienne digestive. Les « compromis adaptatifs » de la distribution des spermathèques relèvent donc chez tous les lombriciens de la solution de cette équation selective ; elle-même dépendante

du milieu (litière, pores endogés, sol compact, aerobie/anoxie, etc.).

Mais en outre il faut expliquer la distribution dorsale de ses spermathèques, entrainant le développement concomitant de l'embase puberculienne (cf.3.2.1).

Pourquoi ces hypertrophies ? Rappelons ici un constat ancien ; plus le milieu est humide plus on observe des spécialisations thécales types cupules comme chez *Allolobophora chloratica, A. georgi* voire *Lumbricus castaneus « disjonctus »* (Bouché, 1972).

La liaison pendant la coaptation pubercule thécale dépend de divers groupes de soies génitales (arrhéniques, anti-arrhéniques, puberculiennes et thécales : Bouché, 1972). Si les spermathèques sont en c seules les soies thécales ab sont « liantes » si les spermathèques sont très dorsales sur D l'accouplement est lié plus étroitement par les voies thécales ab et **cd**. En outre et surtout tous les organes sont ventraux (gonades, canaux déférents) ou médians (pores males et femelles, porophores, néphridies, coeurs, vésicules séminales, diversicules de la glande de Morren, musculature colatérale du gésier, ovisacs,...) la zone dorsale est relativement « libre » et l'organe cutané secondaire qu'est une spermathèque peut mieux se développer dorsalement, si les contraintes de la pholeoiptomie sont importantes. Ceci explique que, limité longitudinalement, et contraint ventro-dorsalement les spermathèques puissent devenir dorsale chez certains endogés (*Prosellodrilus alatus, Allolophora rosea*, ...) et certains épigés (*Eisenia fetida, Dendrobaena veneta*,...)

6.2.5. Les limites actuelles de l'interprétation morphofonctionnelle intégrée

Nous pouvons aujourd'hui presque tout interpréter qualitativement par une prédiction hypothétique. Il ne suffit pas de décrire les organes et caractéristiques physiologiques ou moléculaires, il faut comprendre pourquoi les organismes possèdent ces caractères et sont donc évolutivement adaptés à leur milieu actuel. L'interprétation morphofonctionnelle entreprise en 1972 (Bouché, 1972) est ici presque achevée. Il manque toujours à comprendre pourquoi des lombricidae ont des soies écartées et d'autres rapprochées. Hors ce cas nous arrivons à comprendre les adaptations somatiques et sexuelles concomittantes de l'ensemble des organes par rapport au milieu (cf.6.2.1 à 6.2.4). Encore faut-il valider les interprétations ! L'interprétation morpho-fonctionnelle est complexe car tous les caractères des individus d'une population qui évolue se modifie conjointement (cf.3.5.2A) et aucun caractère ne peut-être interprété isolement. On peut par l'analyse multivariée observer cette multi-correlation des caractères mais l'on ne peut en valider l'explication sans se placer dans le cadre d'une information réellement "darwinienne" -c'est-à-dire possèder l'information **sur le milieu** et l'organisme, les deux types d'information expliquant l'adaptation des organismes. Malheureusement nous n'avons pas de gestion intégrée- l'approche biologique (morphologique, physiologique, moléculaire) ne peut-être qu'une interprétation hypothètique : la validation sur les caractéristiques du milieu, y compris le milieu intestinal du choix alimentaire (résultant d'une intéraction milieu + comportement) observable dans les caractéristiques des conteneurs des jabots ou/et gésiers, n'est pas disponible. L'information sur le sol (profondeur, porosité, anoxyie relative, humidité, type de matière organique et alimentaire, ...) est en général indisponible. Malheureusement, aussi, lorsqu'elle existe cette information est traitée avec des outils pratiquement non opérationnels.

6.3. Complexité et volume de l'information à intégrer réellement.

Pour être interprétée l'évolution spatio-temporelle des lombriciens doit faire appel à une information très étendue. Cette information se rattache à des descriptions décrivant et interprétant des données actuelles : biologie, interprétations morphofonctionnelles des organes, écologie et interprétation des catégories écologiques lombricienne, géographie et répertoire spatialisé des informations biologiques et écologiques. La géologie travaille aussi sur les roches actuelles mais, bénéficiant de la possibilité de datations relatives ou absolues assez fiables, ajoute à l'espace la dimension temporelle. En opposition, le spécialiste des lombriciens n'a pas de fossiles à sa disposition et ne peut interpréter la phylogenèse (le passé) que par supputations. Il peut ainsi supputer l'histoire dans l'espace et le temps (= paléobiogéographie). Il peut aussi connaître quelques éléments des relations des lombriciens au milieu mais il ne pourra connaitre, en écologie quelques éléments des relations des lombriciens à leurs milieux, mais il ne pourra pour une véritable interprétation scientifique, en raison de la limite de ses capacités, à la fois maîtriser tous les éléments **connu** sur ces relations et ceux relatifs aux caractéristiques des animaux. Une véritable interprétation devrait en effet faire appel à toutes les connaissances nécessaires pour celle-ci quelque soit la discipline, le jargon technique et la langue des descripteurs des éléments de connaissances (ou élémances) nécessaires. La nécessaire Connaissance Exhaustive Pertinente et Explicite (ou CEPE) nécessaire est en fait inacessible par le mode de communication textuel classique employé par communauté scientifique actuellement. Nous allons en atteindre les limites au paragraphe suivant, relatif à une interprétation globale de la morphologie de lombricidés puis aborderons les possibilités ouvertes par l'intégrologie (Bouché, 1996, Bouché and Zhao, en prép.) qui seule permettra de poursuivre le développement rationnel de la gestion des connaissances et de l'interprétation intégrée des connaissances developpées ici.

Une démarche rigoureuse supposerait alors une parfaite gestion des données géographiques, des datations spatialisées des connaissances écophysiologiques, génétiques, et des divers arrangements taxonomiques. Il n'en est malheureusement actuellement rien. Il est évident que l'interprétation peut être profondément renouvelée à deux conditions : 1) sortir des coutumes de présentation des connaissances par publications textuelles mises en place au XVIIIe siècle. Même portés par des outils modernes (informatique et télécommunications) ces textes sont devenus inadéquats car la nécessaire spécialisation actuelle n'est pas compensée par un exposé intégré des connaissances.

2) Par leur étroitesse informationnelle les interprétations spécialisées sont impuissantes à appréhender l'écologie au

présent et donc phylogénétiquement le passé. Il faut organiser les moyens de la recherche non pas en fonction des approches ponctuelles spécialisées mais pour satisfaire à la demande de connaissances. Cette demande étant d'autant plus forte que la méconnaissance est grande : c'est la gestion effective de tous nos élémances (=éléments de connaissance) relatifs à la biodiversité qu'il faut mettre en place.

Ceci est stratégique pour toute la biologie. Renouveler les méthodes et modes d'évaluation implique seulement une approche rigoureuse de l'objet de la biologie : l'étude des organismes dans leur contexte. Pour cela tout apport de toute étude biologique doit se rapporter à son taxon. Cet apport est repérable en un système, la classification taxonomique internationale, qui permet de repérer à partir du référendaire composition tout organisme ou fraction de celui-ci dans l'espace-temps et par rapport à la diversité des éléments de connaissance acquis. Heureusement, la "vieille taxonomie" a conservé jusqu'à aujourd'hui, et malgré ses archaïsmes et les vicissitudes qui l'accompagne, une démarche globalement scientifique et rigoureuse. Contrairement à de nombreux secteurs de la biologie, sa valeur heuristique reste fondamentalement intacte et utilisable, même si son discrédit (= manque de moyens et pertes d'aptitudes humaines) est aujourd'hui évident. La disparition des chercheurs n'implique pas la corruption du domaine. En définitive la taxonomie est la colonne vertébrale (ou la structure des repères) des connaissances relatives aux organismes, à leurs organes, à leurs composants biochimiques, à leur physiologie et à leurs rôles écologiques et économiques. Elle est aujourd'hui formalisable en des formes qui, sans rupture avec les acquis anciens, permettent toute évolution relative à l'accueil de connaissances. La taxonomie permet la gestion des éléments de connaissances (ou élémances) relatifs aux organismes, descriptions et interprétations en toutes langues représentées dans ce domaine de compétence.

Cela exige un maintien (aujourd'hui souvent une restauration) des règles scientifiques fondamentales :

1) règles de *priorité* (impliquant un accès **effectif** aux connaissances antérieures par leur **adressage** préalable. Celle-ci , est explicite en taxonomie comme en technologie (brevets) alors qu'elle est souvent inappliquée ailleurs en raison de la faible efficacité des accès aux textes (Bouché 1996) ;

2) règle de *réfutabilité* des propositions (= interprétations) techno-scientifiques. Ce qui n'est possible que par leur accès Exhaustif (= sans limites disciplinaires *a priori*), Pertinent (seulement ce qui est nécessaire pour chaque utilisateur à chaque instant) et Explicite (dans la langue et par un jargon "traduit", compréhensible à l'utilisateur).

Cette intégration indispensable de la Connaissance Explicite, Pertinente et Exhaustive pour dominer la masse des éléments de connaissances relatifs à la biologie, donc à la taxonomie, doit nécessairement être mise en place de façon efficace (Bouché, 1996) si l'on ne veut poursuivre la perte quasi-totale des connaissances aujourd'hui si néfaste en terme de dégradation de la biodiversité et de risques inutiles (Bouché, sous presse).

L'intégrologie (Bouché 1996) permet une gestion facile des élémances à condition de distinguer clairement les dics, acquisent par rapport au réel, des interprétations et conventions présentées sous forme d'énonçats (ou sensciets). Les dics (Données Initiales Controlées observées directement sur le réel, sans interprétation), sont gérées par rapport à 5 référendaires : l'espace, le temps, la composition, l'obtenteur et le protocole. Gérer la biodiversité oblige de relier toute dic d'un des référendaires aux 4 autres référendaires.

La richesse de l'information disponible est alors indépendante des disciplines et peut être jugée pour ce qu'elle est réellement. Par exemple, pour la biodiversité les organismes sont repérés par rapport à l'espace, le temps, leur composition morphologique, chimique, biochimique et les protocoles d'observations de cette composition, enfin l'obtenteur d'information. Il est alors facile de voir dans les interprétations la richesse (ou la pauvreté) de l'information utilisée, et si nécessaire de réinterpréter les données.

Par exemple la non différentiation aux échelles moléculaires (certaines isoenzymes) et cytologiques des taxons du complexe *Allolobophora molleri* (Barros Angueira, 1992) ne traduit pas une non différentiation des taxons mais le choix d'un protocole analytique des caractères cytologiques et moléculaires inadéquat pour observer des différences. La matrice d'information morphologique assurant la différentiation des taxons et la connaissance des mécanismes de coaptation (chapitre V) montrent que ces taxons ne peuvent s'accoupler et sont donc nécessairement distincts. Ici, une pleine gestion de l'information montre que l'enrichissement de l'analyse compositionnelle par l'étude moléculaire et cytologique ne doit pas s'accompagner d'un appauvrissement de l'information compositionnelle morphologique et qu'au total l'information utilisée, d'obtention coûteuse, est néanmoins pauvre car inadéquate. L'étude de la biodiversité ne pourra se faire l'économie d'une intégration des connaissances (Bouché, sous presse)

Dans une gestion intégrologique l'acquisition de connaissances à l'échelle moléculaire est nécessairement liée à sa technique (protocole) d'observation et complète d'autres informations physiologiques, morphologiques,... L'interprétation est alors clairement fondée sur la matrice de toute les données.

VII. Remerciements

Ce travail doit beaucoup à la communauté scientifique qui, soit sur le plan zoologique, soit sur le plan écologique, soit sur le plan de la critique méthodologique, a conduit à cette mise au point. Ces auteurs sont cités en références mais je tiens à souligner l'apport de Pietro Omodeo, Diario Diaz-Cosin, Qiu Jiang-Ping et Patricio Soto, qui par leur dialogue ont nourris ma réflexion. Je tiens ici à remercier les collègues du service de dessin du CNRS de Montpellier qui ont participé à plusieurs des illustrations de ce travail.

VIII. Références.

Avel, M., 1959 - Classe des Annélides Oligochètes. In: P.P. Grassé (ed.), traité de Zoologie. Masson, Paris 5, 1,pp. 224-470.

Andre, F. et N. Davant, 1972 - L'autofécondation chez les lombriciens. Observation d'un cas d'autoinsémination chez*Dendrobaena rubida* f. *Subrubcunda* Eisen. Bull. Soc. Zool. Fr., 725-728.

Barros Angueira, F., 1992 - Estudio carcologico et alozimico del complejo « Allobophora molleri » (Lumbricidae, Oligochaeta), Memoria doctor, Univ. Santiago, Biologia, 1-190.

Bouché, M.B., 1970 - Remarques sur quelques Lumbricina de France et conséquences de la découverte de nouveaux taxons Vignysinae (subfam. nov.) et Diporodrilidae (fam. Nov.).Pedobiologia, 10, 4, 246-256.

Bouché, M.B., 1971 - Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre..In Pesson "La vie dans les sols", Ed. Gauthier-Villars, 187-209.

Bouché, M.B., 1972 - Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. Ed. INRA, Ann. zool.- écol. anim.,n.s., 72-2, 1-671.

Bouché, M.B., 1975 - La reproduction de *Spermophorodrilus albanianus* nov. gen., nov. sp. (Lumbricidae) explique-t-elle la fonction des spermatophores ? Zool. Jb. Syst., 102, 1-11.

Bouché, M.B., 1980 - L'interprétation morphologique des lombriciens : un commentaire de l'évaluation numérique de R.W. Sims.Pedobiologia, 20, 4, 227-229.

Bouché, M.B., 1982 - Les lombriciens des terres australes françaises..In T. Jouventin, L. Massé et P. Trehen (dir.), Coll. sur les écosystèmes subantarctiques, Paimpont, 1-4 juillet 1981, CNFRA, 51, 175-180.

Bouché, M.B., 1983 - The establishment of earthworm communities. In J.E.Satchell (ed.) "Earthworm ecology from Darwin to vermiculture". Chapman and Hall London, 431-448.

Bouché,M.B., J. Haimi et V. Huhta, 1988 - Two earthworm taxa (Oligochaeta, Lumbricidae) new to Finland..Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica, 64, 65-

Bouché, M.B., 1990 - Ecologie opérationnelle assistée par ordinateur..Ed. Masson, Paris, 1-572.

Bouché, M.B., 1996 - Intégrologie, l'adressage des connaissances ou le doigt sur la plaie.Ed. Bouché,92 rue P.Ramart,Montpellier,1-206.

Bouché, M.B., (sous presse) - Intégration globale des connaissances et biodiversité(en anglais).In "Species diversity:Global Data System".

Bouché, M.B., and Zhao Kai, in prep. - A transdisciplinary and translinguistic knowledge management system applied to agro-environmental purposes

Brinkhurst, R.O and B.G. Jamieson, 1971 - Aquatic Oligochaeta of the world. Oliver and Boyd, Edinbergh, xi 860 pp.

Darwin, C.R., 1859 - The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life (6ème éd., corrigée 1878). Ed. J. Murray, London, 1-458.

Dufour, L., 1844 -Anatomie générale des Diptères. *Ann. Sci.nat.* , 1, 244-264.

Gates, G.E., 1969 - On two american genra of the earthworm family lumbricidae. J.nat.hist., 9, 305-307.

Gates, G.E., 1972 - Burmese earthworms. An introduction to the systematics an biology of megadrille Oligocheates with special reference to southeast Asia. Trans.omer.philos.soc. (n.s.), 62,7,1-326

Gould, S.J., 1997 - Il n'y a pas de sens de l'évolution. L'accroissement de la complexité dans l'histoire du vivant est le produit du hasard. La Recherche, 301, 111-114.

Hsü, K.J., 1972 - When the mediterranean dried up. Scientifc amer., 227, 6, 26,-36.

Jamieson, B.G.M., 1978, - Phylogenetic and phenetic systemeatics of the opisthoporous oligochaetes (A,,emoda). Evolutionary Theory, 3: 195-233.

Jamieson, B.G.M., 1980, - Preliminary discusssion of an Hennigian analysis of the phylogeny and systematics ofopisthoporous Oligochaeta. Rev. Ecol. Biol. Sol, 17 (2): 261-275.

Lamark, J.B. de, 1802 (an X) - Hydrogéologie ou recherches sur l'influence du mouvement des eaux, considérées comme preuves...Ed. L'auterur, Paris, 1-268.

Lamark, J.B. de, 1815 - Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, ...(introduction). Ed. Verdière, Paris, 1, 1-462.

Lavelle, P., B. Sow and S. Schaefer, 1980 - The geophagous earthworm community in the lamto savanna (Ivory Coast) : niche partitionning and land utilization of soil nutritives resources. In D.L. Dindal (Red.) « Soil biology as related to land use practices », éd. EPA-560/13-80-038, Washington, 653-672.

Laurent, G., 1987 - Paléontologie et évolution en France 1800-1860, de Cuvier-Lamarck à Darwin. Ed. Comm. Trav. Hist. Sci., Paris, 1-552.

Lin Jin-Lu, M. Fuller & Wen-you Zhang 1985 - Preliminary phanerozoic polar wander paths for the North an South China blocks. Nature, 313, 444-449.

Michaelsen, W., 1903, - Die geographische Verbreitung der Oligochaeten. Friedländer, Berlin 186 pp.

Michaelsen, W., 1922, - Die Verbreitung der Oligochäten im Lichte der Wegner'schen Theorie der Kontinentenverschieburng und andere Fragen zur Stammesgeschichte und Verbreitung dieser Tiergruppe. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, 29: 1-37.

Moore, H.F., 1895 - On the structure of *Bimastos palustris*, a new Oligochaete. J. Morph. 10:473-496.

Omodeo, P., 1951a - Problemi zoogeografici ed ecologici, relativi a lombrichi peregrini, con particolare riguardo al tipo di riproduzione ed alla struttura cariologica. *Boll. Zool.*, 18: 117-122.

Omodeo, P., 1951b - Gametogenesi e sistematica intraspecifica com problemi connessi con la

poliploidia nei Lumbricidae. Atti. Soc. Tosc. Scs. Nat., (S.B.), 58:3-12.

Omodeo, P., 1956 - Contributo alla revisione dei Lumbricidae. Arch. Zool. Ital., 41:129-212

Omodeo, P. et E. ROTA, 1989 - Earthworms of Turkey. Bollotino di zoologia, 55, 167-199.

Perel, T.S., 1973 - The shape of the nephridial bladders as a taxonomic character in the systematics of Lumbricidae. Zool. Anz., Leipzig 191, 5/6, 310-317.

Pop, V., 1941 - Zur Phylogenie und Systematik der Lumbriciden. Zool. Jahrb. (Syst.), 74: 487-522.

Pop, V., 1947 - Die Lumbricien der Ostalpen. An. Acad. Rom. Mem. Scst. Sti. Ser. III, 22: 1-49.

Qiu, J.-P., et M.B. Bouché, 1998a - L'interprétation des caractéristiques lombriciennes. Doc. Pédozool. Intégrol.3,5, 119-178.

Qiu, J.-P., et M.B. Bouché, 1998b - Révision morphologique,chorologique et taxonomique du genre *Scherotheca* Bouché, 1972 (Oligochaeta: Lumbricidae). Doc.pédozool. Intégrol.4,12, 117-139.

Qiu, J.-P., M.B. Bouché, et P. Soto, 1998 - L'acquisition, la rationnalisation et la gestion des connaissances : application à la biodiversité lombricienne. Doc.pédozool.intégrol.3,4,57-118.

Rota, E., et P. Omodeo, 1992 - Phylogeny of Lumbricina : re-examination of an authoritative hypothesis. Soil biol. biochem, 24, 12, 1263-1277.

Savigny, J.C., 1826 - In Cuvier, « Analyse des trav. Acad. Roy. Sci. Pendant l'année 1821, partie physique ». Mem. Acad. Roy. Sci. Inst. Fr., 5; 176-184.

Sims, R.W., 1980a - A preliminary numerical evalution of the taxonomic characters of *Allolobophora* auct. and some alliers (Lumbricidae: Oligochaeta) occuring in France. *Pedobiologia*, 20 (3) : 212-219.

Sims, R.W., 1980b - A classification and the distribution of earthworms, suborder Lumbricina (Haplotaxida: Oligochaeta). Bull. British Mus. Nat. Hist., (Zool. Ser.), 39 (2): 103-124.

Smith, A.G. and Briden, J.C. (1978) - Mesozoic and cenozoic paleocontinental maps. Cambridge University Press, Earth Science Series, pp. 1-63.

Stephenson, J., 1930 - The Oligochaeta. Ed. Clarendon press, Oxford, 1-978.

Tetry, A., 1947 - Croisière du « Bougainville » aux îles australes françaises. Oligochètes. Memoires du Mus. d'Hist. Nat. de Paris. 20,1, 101-109.

Vannier, G., 1970 - Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. In « Les microarthropides et l'état hydrique du sol », éd. C.N.R.S., Paris, 25-258.

Zicsi, A., 1981 - Probleme der Lumbriciden-Systematik sowie die Revision zweier Gattungen. Acta Zool. Hung., 27: 431-442.