

La systématique : problèmes et validation appliqués aux lombriciens

Systematics : problems and falsiability applied to earthworms

Par / by

Marcel B. Bouché et Qiu Jiang-Ping

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

Mots-clés : systématique, lombricien, démarche scientifique, histoire, réfutabilité, système, systémique, taxonomie, systématique, taxon, autorité, nomenclature, intégration, évolution.

Key-words : systematics, earthworms, scientific proceeding, history, falsiability, system, systemics, taxonomy, systematics, taxon, authority, nomenclature, integration, evolution.

Nomenclator taxonomicum : Annelida, Oligochaeta, Haplotaxida.

Résumé : Cette publication traite des problèmes de construction intellectuelle du système évolutif des organismes. Elle s'appuie sur la pratique tri-centenaire de la systématique en rappelant les règles et termes précis qui ont permis cette pérennité. Les problèmes de terminologie, la nomenclature, de hiérarchie, de concept d'espèce, de sens de l'identification et des pratiques d'interprétations sont discutés. Au centre de ce développement se pose le problème de la valeur scientifique des hypothèses évolutionnistes. En général la valeur scientifique est fondée sur la réfutabilité qui n'est possible en matière historique que par la prédiction de futurs acquis historiques dans des domaines indépendants de l'interprétation. Cette réfutation, déjà pratiquée, confrontant l'interprétation de l'évolution spatio-temporelle des lombriciens aux interprétations paléogéographiques.

Summary : This paper deals with the value of the intellectual interpretation of the organism evolution. Its background is the tri-centenary experience of the systemics linked with nomenclature rules and term accuracy allowing such a perdurability of this scientific field. Problems of terminology, nomenclature, hierarchy, species concept, identification meanings and of interpretation practices are discussed. At the center of these questions lies the scientific valuation hypothesis. Generally speaking, this valuation is grounded on the falsiability only possible, in historical matters, by the prediction of futur discoveries in a field not connected with the original interpretation. This falsiability has been already used by the crossing of the spatio-temporel earthworm evolution with independant paleogeological interpretations.

I. Pratiques taxonomiques et signification des taxons

1.1. Introduction à la taxonomie

Les divers taxonomistes qui ont contribué à élaborer notre connaissance des taxons lombriciens, ont travaillé, comme dans toute autre discipline, depuis des faits observés sur ces animaux) en tentant d'ordonner et de classer ces faits dans une interprétation.

Un cadre conceptuel s'est peu à peu constitué depuis la fin de XVIIIe siècle. Ce cadre impose des règles et contraintes auxquelles le taxonomiste doit satisfaire (= règles de nomenclature) ou suggère une justification des taxons (phylogénèse) influençant plus ou moins profondément le travail du taxonomiste.

Ce travail porte essentiellement sur des individus dont le taxonomiste 1) assure l'identification à des taxons

pré-existants ou 2) décrit un nouveau taxon si un ou de nombreux individu(s) ne se rapportent pas à un taxon antérieurement connu.

Cet ensemble d'activités produit des taxons qui s'inscrivent dans une hiérarchie taxonomique ; celle-ci est une hiérarchie cumulative (= le niveau supérieur n'inclue que les propriétés de ses parties : Bouché, 1990).

Depuis le début du XIXe siècle, en suivant largement le *Systema Naturae* de Linneus (1758) les grands taxons dans l'ordre ascendant sont: espèce, genre, famille, classe, ordre et phylum, chacun de ces niveaux comprenant en pratique des subdivisions (par exemple sous-espèce dans le groupe espèce).

1.2. Système et systématique. Taxonomie et taxinomie

La notion de système est à la fois très utilisée et souvent fort floue. Toutefois la systématique, appliquée aux systèmes concrets, les écosystèmes (Tansley, 1935) où vivent nos organismes, eux-mêmes systèmes biologiques classés selon le *Systema Naturae* base de la systématique, nous oblige ici à quelques clarifications pour efficacité. C'est que dès lors qu'il y a une organisation nous avons affaire à un système. Terme générique très vaste il nous faut donc préciser les systèmes – et leur propre nomenclature auxquels nous nous intéresserons.

« La systématique est "relative à un système pris dans son ensemble" un système étant un "ensemble ordonné d'idées scientifiques et philosophiques ... une combinaison d'éléments qui se coordonnent pour concourir à un résultat ... un dispositif formé d'éléments agencés ... une méthode de classification en histoire naturelle, etc." (Larousse, 1980). C'est "proprement, un composé de parties coordonnées entre elles" (Littré, 1883).

Le mot système est une expression générique qui s'applique donc à des objets, intellectuels ou matériels, composés de parties **coordonnées** entre-elles. Ce n'est pas un ensemble quelconque de parties (objets) formant un tas mais un ensemble d'éléments coordonnés (on dit aussi organisés). Ce terme générique recouvre bien des utilisations particulières ayant des significations opérationnelles différentes, (...).

Une expérience précédente (Bouché, 1990) me conduit à préciser le sens de certains systèmes particuliers avec leur vocabulaire spécifique car ils sont opérationnellement différents et souvent complémentaires mais doivent être impérativement distingués. Ce sont :

1°) les classes issues d'une **classification** d'objets identifiés et ordonnés par **comparaison typologique** en **hiérarchie cumulative** ascendante ;

2°) les **eusystèmes** qui sont des systèmes constitués de parties, dénommées composants, identifiables, c'est-à-dire descriptibles en termes bio/physico/chimiques coordonnant en un tout fonctionnel des **compartiments** par des connexions assurées par des **cinèses** portant sur des échanges (transferts) d'éléments/énergie/information. Ce concept est repris au paragraphe 2.1.2. Leur étude est faite par l'**eusystémique** (= systématique de Bouché, 1990). Les **eusystèmes** peuvent être des systèmes spontanés ou systèmes écologiques (§ 2.4.4) et des **eusystèmes** artificiels (cf. 2.2.1). Les systèmes de pensée ne sont donc pas des **eusystèmes**.

Opérationnellement et hors supputations, la connaissance issue directement du réel est réduite à des **DICs** (cf. 3.1.1), atomes de connaissance, décrivant les **prélevats** (cf. 3.2.1). Elle est interprétée grâce à deux, et seulement deux, **Processus Respectifs d'Accroissement des Connaissances**, ou **PRACs** : la **comparaison typologique** et l'**eusystémique**. Ces deux processus totalemt distincts conduisent à des représentations hiérarchisées distinctes, respectivement les **hiérarchies cumulables** et les **hiérarchies eusystémiques** qui sont des systèmes de représentation de la connaissance. Les systèmes de la représentation de la connaissance sont les **modèles** résultant d'une **interprétation** des **DICs** (**DICs** + hypothèses) qui prennent des formes

variées selon le mode utilisé. Ce sont souvent des diagrammes ou figures qui traduisent les **modèles conceptuels** ; ce sont aussi des **modèles matériels**, tels des dispositifs de laboratoire dénommés souvent **microcosmes** qui miment l'idée que l'on se fait du réel ou des **prototypes** pour évaluer l'idée que l'on se fait de la future série d'objets produits. Ces **modèles matériels** sont des **eusystèmes** artificiels mimant les **eusystèmes** spontanés ou artificiels. Les **infosystèmes** sont des **modèles**, souvent mathématiques et à représentations symbolisées, condensant la connaissance interprétée dans l'un ou l'autre **PRAC** » (Bouché, 1996).

En conclusion il nous faut distinguer les **systèmes** des **classements** issus de classifications des eusystèmes. Les premiers ordonnent des objets sans égard avec leur connexité, les seconds s'ordonnent selon la connexion par cinèses de leurs compartiments : objets, cinèses et compartiments doivent être identifiables. Compartiments et cinèses doivent en outre être connectés.

Nous reviendrons concrètement sur la notion d'identifiabilité (§ 1.4.5) ; contentons nous de dire ici qu'elle est essentielle pour les organismes étudiées – les lombriciens – et leur lieux de captures repérés spatiotemporellement.

Quant aux eusystèmes nous avons déjà dit qu'il nous intéressent au plus haut point car c'est dans ceux-ci que s'inscrivent les lombriciens que nous décrivons, mais nous ne ferons pas dans ce travail d'eusystémique ni vis-à-vis des écosystèmes, ni vis-à-vis des eusystèmes artificiels, tels les unités de traitement des eaux usées et déchets que d'autres membres de notre équipe mettent actuellement en œuvre et auxquels ce travail apporte des moyens biologiques et de l'information Bouché et Qiu (1998).

La classification des objets en général permet leur classement. Elle porte sur des objets et peut mettre en œuvre des moyens d'analyse sophistiqués : il s'agit de taxinomie (Roux, 1985).

Pour les organismes cette classification s'efforce depuis Lamarck, 1800, de refléter l'évolution *sensu lato* (cf. Bouché, 1998) afin d'en dégager un système évolutif différent de leur classement. Ainsi la systématique (à ne pas confondre avec la systématique) cherche à exprimer un système de classement des objets, roches, plantes, ... souvent commode (Linneus, 1758) mais où parfois la préoccupation évolutive est très forte (Lamarck, 1800). Le classement biologique a reçu le nom de taxonomie (Candolle, 1813) et ordonné des taxons unités de classement des organismes.

La taxonomie est une taxinomie des organismes. En soulignant que seuls les adultes vivants peuvent se reproduire, et en admettant la continuité vitale, Darwin (1859) admet l'adéquation eusystémique permanente des organismes avec leur milieu, les inadéquations stoppant cette vie à travers les générations. Ce fil conducteur biologique, bien établi depuis Pasteur rejetant la génération spontanée, est aujourd'hui confirmé par la génétique et les mécanismes moléculaires. Il n'a de sens scientifiquement explicatif et réfutable ("validité") que si l'adéquation biologique des taxons concernés avec leur milieu, a toujours été suffisamment bonne.

1.3. Taxons, taxonomie, nomenclature et terminologie

Nous venons de voir qu'après Linneus (1758) les unités taxonomiques portent le nom générique de taxons et qu'elles sont ordonnées selon des systèmes taxonomiques de classement. Très vite certaines conventions ont été établies. Elles jouent un rôle essentiel dans ce travail, mais aussi sont l'un des "noyaux durs" de la biologie en ce sens qu'il s'agit de règles permettant une amélioration par approximations successives des concepts, portant sur une nomenclature univoque des individus identifiés à des taxons.

Tout organisme étudié depuis le niveau moléculaire jusqu'à sa place et ses fonctions dans un écosystème est normalement identifié à un taxon, généralement spécifique ou infraspécifique désigné scientifiquement par un terme binominal ou trinomial [Exemple : *Scherotheca savignyi minor* (Stephenson, 1932)] complété éventuellement d'indications variétales. Cette identification se fait en considérant l'organisme étudié comme "suffisamment" identique à l'holotype du taxon auquel il est attribué. En pratique "suffisamment" s'appuie normalement sur la description initiale, elle-même fondée sur les holotypes et paratypes.

Tout individu étant différent d'un autre, même dans un clone (= variations phénotypiques), le "suffisamment" est en fait laissé à l'appréciation de l'identificateur. L'identification est donc une interprétation ; elle peut être imprécise ou erronée.

Les erreurs d'identification sont d'autant plus nombreuses que :

1°) l'obteneur est inattentif à l'importance de la détermination. Ainsi Stephenson (1930) écrit-il « ...that a number of workers who scarcely appreciate either the large number of genera and species or the great variety of structure which they present, consider any earthworm of fair size that they find suitable for their work to be "the common earthworm., *Lumbricus terrestris*" ». La situation n'a pas changé aujourd'hui. De belles études de physiologie ou de biologie moléculaire sont souvent sans références biologiques sérieuses.

2°) l'obteneur ne peut obtenir l'avis, ou la collaboration, d'un taxonomiste, ou même l'accès à un texte compréhensible, lui permettant cette identification. Il y a nécessité d'établir un accès par **intérogologie** et par moyens hypermédias aux descriptions standardisées polyglottes (Qiu *et al.*, 1998).

L'identification étant une interprétation, elle est en partie hypothétique. Il en est de même pour tous les ensembles créés par classification ascendante depuis les individus regroupés en espèce, puis genre, puis famille, ... La nomenclature utilisée ne peut que refléter la qualité relative des interprétations. Ceci est d'ailleurs commun à toute interprétation de toutes les sciences exactes : depuis le début du XIX^e siècle les concepts de mètre, de plomb et de *Lumbricus terrestris* Linné n'ont cessé d'être redéfinis en les précisant.

Il en résulte souvent une modification de la nomenclature biologique bi- ou tri-nominale et la reconnaissance de nouvelles espèces précédemment confondues ou inconnues, etc. Il est évidemment souhaitable d'éviter de changer la nomenclature sans sérieuses raisons, mais à l'inverse ne pas faire évoluer la nomenclature alors que les concepts qui y sont associés évoluent est un non-sens.

Une nomenclature stable est une utopie anti-scientifique.

De même, on conçoit que la mise en ordre de la gestion de la biodiversité à l'échelle planétaire pour optimiser les transferts d'informations implique la collaboration de nombreux spécialistes compétents dans des domaines précis. Mais ces spécialistes ne sauraient être regardés comme des **autorités** fixant la nomenclature une fois pour toute. Toute gestion de la biodiversité basée sur la notion d'autorité est anti-scientifique car elle écarte le critère de toute interprétation scientifique : la **réfutabilité** qui précisément organise les remises en cause.

Depuis Claude Bernard (1856) on sait que la connaissance scientifique doit se prêter « à contre épreuve » ; depuis K. Popper (1934) que celle-ci doit surtout être réfutable [*falsifiable*] c'est-à-dire potentiellement démontrable comme fausse... La gestion de la biodiversité doit donc comporter une gestion des connaissances 1°) fondée sur des faits, observées dans les écosystèmes et systèmes artificiels et 2°) interprétée depuis ces faits, avec des hypothèses réfutables (faits : ici données directement observées sur les organismes ; Qiu *et al.*, 1998).

A un même moment différentes interprétations peuvent cohabiter. Par exemple en taxonomie un chercheur distinguera dans un taxon deux entités alors qu'un autre considérera ces entités comme synonymes (= identiques). A côté de la synonymie vraie, résultant par exemple de la redescription d'un taxon préalablement décrit et nommé, il y a donc des **situations incertaines**. Il en est de même pour les arrangements génériques qui peuvent varier d'un auteur à l'autre sans que l'on en connaisse parfois explicitement les raisons.

La gestion de la biodiversité ne peut ignorer ces situations floues en faisant appel à une "autorité" - un spécialiste ou un groupe de spécialistes « compétents » - chargée de l'arbitrage des choix terminologiques. Ces choix arbitraires sont anti-scientifiques donc contre-productifs ; ils substituent un dictat à la réfutabilité scientifique. En fait il faut gérer l'information en distinguant clairement d'une part, les faits attachés aux organismes et à leurs milieux et d'autre part, les interprétations temporaires et parfois contradictoires.

Il faut donc accepter les situations incertaines et adopter une **terminologie dynamique** : 1°) chaque terme dépend de son concept et 2°) chaque concept résulte d'une interprétation qui dépend des faits acquises et utilisées par l'interprétation taxonomique et des hypothèses liées au(x) auteur(s) les produisant. Par exemple *Eisenia andrei*, résulte d'interprétations hypothétiques, *Eisenia* est supposé être un genre "valide" ; *andrei* est-elle une bonne espèce ? Ceci exige un système de présentation dynamique des connaissances où :

1°) les faits, liés aux organismes étudiés (et à leur milieu) ne sont pas par des résultats d'interprétation définition mais sont accessibles pour toute interprétation.

2°) les interprétations des taxons sont présentées sous forme d'énonçats (=sensciets) décrivant les propositions (= hypothèses) taxonomiques ou autres.

A condition de satisfaire à la présentation décrite ci-dessus en 1) et 2), une commission peut alors faciliter l'usage préférentiel de la partie de la terminologie la mieux stabilisée en y apportant sa caution et à condition de reconnaître les

zones douteuses où la recherche devra travailler. C'est reconnaître le niveau relatif des connaissances donc de validité de la terminologie utilisée.

La saisie de l'information sur la biodiversité se fait par rapport à des organismes appartenant à des populations repérées spatiotemporellement et selon un protocole et un obtenteur connu. C'est la condition minimale de l'enregistrement des informations relatives aux 5 référendaires (Qiu *et al.*, 1998).

Cette information se rapporte à un organisme qui peut être simplement signalé : présence de *Quercus ilex*, *Fagus sylvatica*, ... A l'inverse un individu peut être décrit selon des caractéristiques biochimiques, histologiques ou morphologiques... et sans que son nom soit encore connu dans le cas d'organismes indéterminés ou indéterminables. En ce cas une attribution à un taxon imprécis est possible (exemple, *Lumbricus sp.* ; *Nicodrilus* anécique. Un système d'information sur la biodiversité doit gérer la diversité de ces niveaux d'étude.

La terminologie utilisée comporte souvent de nombreux synonymes dans la même langue et entre langues :

- au niveau des organismes : exemple *Lumbricus terrestris* Linné, 1758 = *L. herculeus* Savigny, 1826, = *L. agricola* Hoffmeister, 1843, etc,
- au niveau des caractéristiques : exemple glande de Morren = glande calcifère = Morren's gland = calciferous gland = Kalkdrüssen,...
- au niveau des modalités : pear-shaped = pyriform.

Le problème des synonymes n'est qu'un cas particulier des "difficultés terminologiques". Il y a quatre causes de modifications de la relation entre nom et concept (le concept étant désigné par un terme : nom ou/et qualificatif). Ce sont la précision, le reclassement, la synonymie et l'homonymie (Bouché, 1996).

La **précision** est une modification du concept, acquise normalement grâce à une précision croissante. En biologie c'est par exemple une description plus complète d'une espèce permettant d'en préciser les limites et de distinguer hors celle-ci une ou deux autres espèces préalablement confondues avec elle. Le nom initial ne change pas mais le concept change en se précisant. Ainsi *Eisenia fetida* (Savigny, 1826) est précisé et l'espèce jumelle [*sibling*

1.4. Concept d'espèce

Le concept d'espèce constitue une base fondamentale au sein de la biologie à toute démarche de recherche qu'il s'agisse de l'étude des communautés, des organismes, de leur métabolisme ou de leur comportement. Ce concept est fort ancien, mais une longue maturation

1.4.1. Le concept fixiste de l'espèce

Evoqué par Platon (429-349 av. J.-C.), le concept de l'espèce est alors fondé sur l'existence d'un monde constitué par un nombre de **types** permanents réels et universels. N'étant que de simples expressions du même type, les individus n'ont pas de relation particulières les uns par rapport aux autres. Les variations résultent des manifestations imparfaites de chaque espèce. La simple similitude morphologique est donc le critère de l'espèce. Ce concept de l'espèce a eu une influence dominante depuis Platon et

species], *Eisenia andrei* Bouché 1972, en est écartée (Bouché *et al.*, 1988). Il s'agit aussi d'un **reclassement** par sélection distinguant deux taxons (*E. fetida* et *E. andrei*) à partir d'une seule espèce (*E. fetida*).

A l'inverse un **reclassement** peut aboutir à une fusion, par exemple *Nicodrilus caliginosus alternisetosus* Bouché, 1972 s'est avéré **synonyme** de *Nicodrilus caliginosus tuberculatus* (Eisen, 1874) : deux dénominations, *N. c. alternisetosus* et *E. c. tuberculatus*, sont fusionnées en une seule : *N. c. tuberculatus* qui a priorité.

L'**homonymie** est fréquente. Elle désigne des objets différents avec un même terme. En taxonomie, elle est heureusement exclue à l'intérieur de chaque « domaine de nomenclature ». Automatiquement une dénomination binaire déjà utilisée est substituée par une nouvelle. Exemple *Allolobophora rosea alpina*, Vedovini 1967, est remplacé par *Allolobophora rosea vedovinii*, car *alpina* est pré-employé.

Malheureusement, seule la taxonomie a mise en œuvre des règles heuristiques rigoureuses qui, faute d'intégrologie, ne s'appliquent pas dans les autres domaines biologiques participant à la gestion de la biodiversité. Encore, ces règles ne s'appliquent que dans chaque "domaine de nomenclature", c'est-à-dire là où une commission de nomenclature internationale existe et est reconnue. Les commissions de zoologie, botanique, ... se réfèrent à des disciplines établies antérieurement à la biologie. Il n'y a pas de commission internationale de biologie. Chaque commission établit ses règles, heureusement peu différentes, mais considère que les termes génériques sont à la fois uniques dans leur domaine de compétence (1 binome = 1 concept) et sans incidence hors de celui-ci (1 mot utilisé en zoologie est valide en botanique pour un autre taxon). Ainsi *Pieris sp.* est à la fois une plante et un insecte *Lepidoptera*. Ainsi *Eisenia sp.* est un animal Oligochaeta et une algue !

Peut être un jour les biologistes uniront-ils leur nomenclature ? Actuellement la réponse ne peut être que technique 1°) en associant systématiquement au terme sa commission de nomenclature (*Z-Pieris* et *P-Eisenia* permet de distinguer leur référence à la Zoologie et aux Plantes) et 2°) en créant un système homme-machine pour obliger à préciser la nature du taxon considéré (Cultivar, Plante, Virus, Animal, Micro-organisme) à la fois pour interroger les bases de connaissances et pour alimenter ces bases.

dialectique et sémantique aura été nécessaire pour parvenir à son contenu actuel. En suivant l'écoulement du temps, on peut distinguer trois types différents du concept d'espèce.

Aristote jusqu'à Linné (1707-1778) et Buffon (1707-1788) et même de nos jours, il est conservé par certains taxonomistes. Aujourd'hui, la morphologie reste dans un large mesure la base initiale de la reconnaissance des taxons, mais elle ne saurait suffire. Il est complètement différent d'utiliser le degré de différenciation morphologique comme critère unique pour la détermination du statut de l'espèce ou d'utiliser des preuves morphologiques conjointement avec d'autres catégories de faits pour déterminer, d'après le

concept biologique de l'espèce (voir ci-dessous), si oui ou non une population appartient au taxon espèce. Le degré de

différenciation morphologique ne constitue pas le facteur décisif pour classer des taxons en tant qu'espèces.

1.4.2. Le concept nominaliste de l'espèce

Développé par Guillaume d'Occam (1270-1347) et les adeptes de la philosophie scolastique, le concept nominaliste de l'espèce nie l'existence de phénomènes universels "réels" (Mayr, 1974). L'espèce est une pure invention humaine sans réalité objective. Ce concept nominaliste a été populaire en France et persistera depuis

l'époque de Lamarck (1744-1829). Toutefois ce savant s'intéresse à l'évolution générale et fort peu au statut de l'espèce (génération spontanée), en fait il précède l'idée de Gilmour (ci-dessous) l'espèce est arbitraire faute de mieux. Avec Lamarck le concept d'espèce a acquis une dimension spatio-temporelle.

1.4.3 Le concept biologique de l'espèce

C'est Ray (1627-1705), l'un des fondateurs de la science botanique anglaise, qui se réfère à l'interfécondité des individus de l'espèce pour la première fois : « C'est une unité systématique qui réunit des individus vivants capables de se croiser entre eux et donner naissance à une progéniture féconde ».

Darwin (1802-1882), très intrigué par la variabilité des espèces, conçoit la théorie de l'évolution des espèces fondée sur la sélection des reproducteurs, qu'il expose dans son célèbre ouvrage « De l'origine des espèces par voie de sélection naturelle ».

Ce qui sera exprimé au milieu du XXe siècle par Mayr (1942) : « Les espèces sont des groupes de populations naturelles capables d'entrecroisement et qui sont reproductivement isolés d'autres groupes semblables ». Stebbins (1950), insistant sur la notion d'isolement

reproductif propose la définition suivante : « Les espèces consistent en systèmes de populations séparées les unes des autres par des discontinuités complètes ou très grandes dans leur variation. Ces discontinuités doivent avoir une base génétique et refléter l'existence de mécanismes isolateurs qui empêche totalement ou presque le transfert de gène d'un système de population à un autre ».

Ce concept biologique insiste sur le fait que l'espèce est constituée de populations et que les espèces ont une réalité et une cohésion génétique grâce à un programme génétique qui s'est déroulé dans le temps et que partagent tous les membres de l'espèce. Il en résulte que les membres d'une espèce forment 1) une unité reproductrice génétique ; 2) une unité géographique ; 3) un ensemble soumis à l'évolution (élimination des individus inadéquats au système auxquels ils appartiennent (=sélection).

1.4.4. L'espèce en pratique

Très satisfaisante sous son aspect théorique, la définition "biologique" présente dans la pratique de nombreuses difficultés, en particulier liées à la mise en évidence des mécanismes d'isolement et l'absence d'études écosystémiques de la relation des individus à leur milieu. Avec une telle définition, il est délicat d'attribuer des individus observés aux espèces. En réalité, parmi les 1,5-1,8 millions d'espèces décrites (Bardat, 1994), plus de 99% n'ont pas été étudiées au niveau d'interfécondité. Pour cela,

Gilmour (1940) a proposé une définition plus opérationnelle : l'espèce est un groupe d'individus se ressemblant les uns aux autres – par l'ensemble de leurs attributs phénotypiques – à un degré habituellement accepté comme spécifique, mais ce degré est déterminé en dernier ressort par le jugement plus ou moins arbitraire des taxonomistes (Bardat, 1994). Cela n'exclut pas, mais oblige en dernier ressort, de valider les hypothèses taxonomiques ainsi temporairement acceptées.

1.4.5. L'identification

L'identification est la démarche qui considère qu'un objet A est identique à B. *A priori* cette opération est "parfaite" (A=B) ; en fait elle est une interprétation A est "semblable" à B. Cette similitude résulte de l'observation de caractères de A et B, de leur comparaison et du fait que l'on considère que A=B, même si certains caractères jugés (= interprétés) comme négligeables sont différents.

Ceci commence en identification judiciaire : le cadavre de A est-il A antérieurement vivant ? Son état conduit à écarter d'évidents caractères dus à la mort ... et à ne prendre en compte que ce que l'on sait de A antérieurement. Il s'agit d'une interprétation hautement probable parfois, relativement douteuse d'autres fois.

En taxonomie, logiquement on considère une espèce comme constituée d'individus identiques à l'individu-type (dit holotype) de l'espèce. Aucun biologiste, sauf erreur grossière, n'écartera les individus ♂ sous prétexte que le type

est ♀ ... et pourtant ces deux sexes différent, parfois beaucoup, sur de nombreux caractères. L'identité entre individus est donc ici interprétée. On considère comme appartenant à la même espèce en principe les individus interféconds mais ceci n'est pas étudié dans plus de 99% des "espèces" ! Il s'agit donc d'une interprétation, souvent remise en cause, de taxonomiste qui considère comme "suffisamment" semblable les individus d'une même espèce. Remarquons que les différences négligeables à un niveau hiérarchique (ici le niveau espèce) deviennent pour certains les critères de différenciations du niveau immédiatement inférieur (n-1, sous-espèce) ou encore dessous (n-2, variété) ... Tel caractère négligeable au niveau 1 devient discriminant au niveau n-1, n-2 ... En fait le dernier niveau biologique, celui des individus nous montre, sur l'homme, qu'il n'y a pratiquement jamais identité !

L'identification est donc relative au niveau hiérarchique considéré et les critères utilisés sont associés à ce niveau par un lien tautologique : le niveau est défini par la présence de ces critères ... et ces critères sont considérés comme caractéristiques de ce niveau.

L'important n'est pas de déplorer cette tautologie mais d'en "sortir" de deux façons :

1°) en justifiant par des arguments extérieurs au couple critères/niveau le choix prépondérant de certains critères comme étant plus "généraux" et d'autres plus "spécifiques".

2°) en admettant que les hiérarchies adoptées, sans changer d'ordre relatif peuvent localement être remises en cause et surtout changer de niveau.

Logiquement en taxonomie la seule base est l'individu de référence ou holotype, de l'espèce (ou sous espèce) décrite. Les autres individus de l'espèce sont "identifiés" à cet holotype.

Logiquement encore le genre (ou sous-genre) rassemble toute espèce considérée (interprétée comme) suffisamment semblables (= identique au niveau groupe-genre) à l'espèce-type (donc à son holotype) du groupe-genre considéré.

De même en est-il pour tout élément de la hiérarchie ascendante depuis les individus. Les taxons supérieurs ne sont définis que par une identité relative aux types des espèces, par délégation aux genres, puis aux tribus, familles, ordres, ...classes.

II. Classifications et interprétations phylogénétiques

Les taxonomistes travaillant sur les lombriciens ont adopté des pratiques plus ou moins sophistiquées. Certains ne pratiquent que le classement tandis que d'autres s'efforcent d'éclairer, par une classification phylogénétique plus ou moins justifiée, l'évolution biologique du groupe, voire très rarement inscrivent celle-ci dans l'évolution écologique. Si

les pratiques les plus sophistiquées sont récentes, leurs formes primitives restent parfois seules pratiquées aujourd'hui. C'est pourquoi nous les décrivons d'abord. Ultérieurement l'apport graduel des principaux taxonomistes sera décrit par rapport à ces pratiques.

2.1. Pratique des classements morphologiques monocaractères

Tout taxonomiste dans un premier temps emprunte cette pratique. Il s'agit à partir de l'observation de l'individu étudié, en travaillant sur un seul caractère à chaque instant d'identifier en utilisant successivement une série de caractères cet individu aux taxons préexistants. C'est le domaine de la clé dichotomique qui successivement, caractère par caractère et tour à tour, permet de reconnaître le taxon général, phylum ou classe, puis d'atteindre le taxon le plus subalterne : espèce ou variété. Si l'on ne peut atteindre cette identification subalterne cela témoigne normalement de la découverte d'une nouvelle espèce ou variété.

S'il s'agit d'une nouvelle variété celle-ci se rattache à une espèce et sa position taxonomique n'est qu'une précision. Beaucoup plus délicate est celle où l'on se trouve *a priori* devant une nouvelle "espèce". Non seulement il faut

la décrire mais le code de nomenclature oblige à la classer au moins dans un genre, lui même situé dans la hiérarchie taxonomique. Or, c'est au moment de l'invention d'une nouvelle espèce que l'on dispose du niveau le plus faible de connaissance sur celle-ci, c'est-à-dire le pire moment pour faire une attribution raisonnée de la nouvelle espèce à sa position hiérarchique, et particulièrement à sa nomenclature générique. Une pratique empirique commune s'est constituée, non sans ambiguïté, pour "définir" cette situation hiérarchisée et la nomenclature qui y est associée, c'est-à-dire des pratiques de classification. Le classement est la mise en place dans une classe, dénommée ici taxon, de niveau quelconque tandis que la classification est le processus de définition des classes.

2.2. Classification monocaractère dichotomique

Pendant longtemps, le souci unique des taxonomistes a été de choisir des coupures claires entre les taxons d'un niveau hiérarchique, si possible fondé sur un caractère commode, accompagné ou non de caractères accessoires. Cette pratique perdure aujourd'hui sous formes visible ou masquée. Les classifications adoptées se superposent alors aux clés dichotomiques. Il s'agit d'un mode primitif de classification qui est dans un premier temps

indispensable. Les caractères utilisés, qualifiés par ces auteurs de "bons caractères" sont avant tout des caractères stables et d'utilisation commode. L'ouvrage, constituant la première synthèse de nos connaissances sur les Oligochaeta et qui constitue toujours une référence indispensable ("Oligochaeta", Michaelsen, 1900) est caractéristique de cette pratique. Pas une ligne ne justifie la classification. C'est la mise en ordre qui prime et en fait tout le mérite.

2.3. Classification pluricaractère dichotomique

Dans la pratique précédente le choix du "bon caractère" se fait empiriquement parmi les autres caractères qui pourrait être simultanément employés. Ce choix pragmatique peut être optimisé en employant les outils de la taxinomie (science des classifications) automatique permettant le traitement multivarié (=pluricaractère) des nombreuses caractéristiques observées sur chaque individu

d'un ensemble d'individus dont on cherche à mesurer les différences.

Ce type de classification automatique a surtout permis de regrouper les animaux ayant de nombreux caractères en commun, c'est-à-dire ayant un même mode de vie. Pratiqué avec un objectif phylogénétique (Sims, 1980a) et appliqué aux lombriciens, cette technique a permis de

justifier les catégories écologiques (Bouché, 1980a) mais ne tranche rien en matière taxonomique (Sims, 1980a). Ceci est logique : les caractères actuels traduisent les caractéristiques

adaptatives des lombriciens à leur milieu, c'est-à-dire leur cohérence systémique actuelle.

2.4. Classification phylogénétique cladistique

Avec Lamarck apparaît simultanément trois notions clés : 1) les organismes résultent d'une évolution graduelle et très longue des milieux (Lamarck, 1801); 2) les taxons, quoique hypothétiques voire arbitraires, doivent refléter les similitudes dans un taxon et les différences entre taxons de même niveau ; 3) par la "perfection graduée des organes" (Lamarck, 1785) les caractères permettant de reconnaître ultérieurement l'ordre hiérarchique des taxons. Ainsi Lamarck éclate les deux classes d'invertébrés (animaux sans vertèbres !) reconnues par Linné (*Insecta et Vermes*) graduellement en 12 embranchements ou phylums et définit notamment les Annélides (1801) où se situent les lombriciens ; 4) les taxons reflètent l'évolution graduelle des milieux où les organismes vivent en cohérence. Ceci a ensuite induit une vision beaucoup plus analytique (réductrice) qui n'est pas de Lamarck : les "caractères" primitifs et évolués.

Les taxonomistes des lombriciens se réfèrent parfois, par une approche empirique, à cette référence. Mais reconnaissons que la démarche est souvent **tautologique** : un

caractère est déclaré "primitif" s'il est commun à un taxon supérieur supposé "ancien" et évolué s'il est caractéristique de taxons subalternes, supposés plus récents. Et réciproquement ils caractérisent les taxons supérieurs si on les a déclaré primitifs et subalternes si on les a déclaré évolués.

Hennig (1950) a effectué, à partir de son expérience taxonomique des insectes diptères, une clarification conceptuelle de la qualification des caractères. Tardivement devenus à la mode (à partir de 1979) ces clarifications, associées à la taxinomie numérique, où ces qualificatifs jouent le rôle de pondérations, et ont données lieu à une importante littérature dite cladistique. Cette littérature a produit quelques articles relatifs aux lombriciens (notamment Jamieson, 1978, 1980, 1988), mais laisse de côté la justification des caractères associés à une convergence ou une homologie et parmi ces derniers ceux qui sont considérés, pour un niveau taxonomique donné comme plésiomorphes (= ancestraux) ou apomorphes (= dérivé secondairement) propre à un groupe considéré comme monophylétique.

2.5. Interprétation phylogénétique morphofonctionnelle physiologique et écophysio-logique

Pour essayer d'établir une logique permettant de distinguer les caractères plésiomorphes des apomorphes et les caractères homologues des caractères de convergence on peut essayer de faire appel à nos connaissances sur la physiologie générale des lombriciens dont la survie à travers les générations dépend du maintien de fonctions essentielles : respiration, digestion, reproduction, etc. On peut aussi constater que ces animaux depuis le lointain ancêtre *Marywadea* Annelide marin de la faune d'Ediacara - 650 Millions d'années se sont épanouis et développés essentiellement dans la porosphère (Vannier, 1970), c'est-à-dire les sédiments et sols, ce qui crée des contraintes écophysio-logiques limitant les adaptations écosystémiques des lombriciens (Bouché, 1998).

Ne se reproduisent que des individus porteurs d'un ensemble de caractères ainsi transmis diachroniquement. La qualification des caractères (convergeants, apomorphes, plésiomorphe) est donc assez arbitraire les caractères n'étant pas indépendants les uns des autres. Considérer un ensemble de caractères est déjà plus cohérent avec la continuité vitale ; il faudrait en prendre l'ensemble, ce qui est tenté ici par ailleurs (Qiu et Bouché, 1998a) mais n'était pas accessible récemment.

Il a été possible par contre de construire une interprétation semi-globale des caractères : ceux relatifs à la reproduction sexuée hermaphrodite - du moins ceux associés à un mode d'accouplement initialement reconnu : la coaptation puberculo-thécale (Bouché, 1972) complétée ultérieurement par la reproduction phorale (Bouché, 1975). Ces approches permettent de prendre en compte simultanément de nombreuses caractéristiques liées à l'accouplement de fonctions mâles d'échange de sperme entre deux conjoints qui ultérieurement utilisent le sperme de leur conjoint pour féconder leurs propres ovules déposés avec ce sperme dans des cocons. La différenciation de nombreux

organes et organes accessoires relatifs à ces modes d'accouplement permet de concevoir des scénarios évolutifs où la physiologie comparée de ces reproductions permettent des interprétations de ce qui semble ancestral et de ce qui en semble dérivé secondairement. Par exemple l'accouplement direct où le pore mâle injecte directement dans les spermathèques du conjoint le sperme qui attendra la production du cocon semble être le stade plésiomorphe de beaucoup de variantes de plus en plus complexes, dérivées et apomorphes. Pour l'essentiel ce fut la reconnaissance de l'accouplement puberculo-thécal chez les Hormogastridae-Lumbricidae-Diporodrilidae. Au lieu de considérer séparément les multiples modalités des caractères sexuels de la partie "injectrice" - le puberculum, il a été simultanément pris en compte la partie "réceptrice" - l'aire thécale, et l'ensemble fonctionnel de la coaptation puberculo-thécale. C'était redécouvrir chez les lombriciens ce qui avait été décrit et depuis constamment utilisé dans l'étude des génitalia (σ et φ devant coïncider comme clé et serrure) depuis Dufour (1844) au sujet des Diptères. La découverte, plus tardive, du rôle des spermatophores où la mise en réserve du sperme entre l'accouplement et le dépôt du cocon ne se fait pas dans ces spermathèques mais dans des spermatophores, objet jusque là mal compris (Bouché, 1975) a ensuite étendu les "modèles" de clés aux porophores et de serrures aux formes de spermatophores, cette reproduction phorale se substituant ou se superposant à la reproduction thécale (thécale directe ou puberculo-thécale). Reste à comprendre pourquoi la nature - la sélection adaptative - a fait aussi compliqué ! Cela s'inscrit dans la "perfection graduée des organes", selon Lamarck... mais pourquoi ? Nous y reviendrons plus bas.

L'interprétation phylogénétique morphofonctionnelle peut aussi être écophysio-logique, c'est-à-dire tenir compte des contraintes du milieu. Deux démarches

théoriques furent produites à cet effet : la pholéoïptomie, propre aux vers, et les catégories écologiques d'application plus large.

La **pholéoïptomie**, littéralement "pression des galeries" est tout simplement le rappel du fait que les animaux vermiformes sont un type d'adéquation porosphère - organisme résultant du fait que la porosphère est triphasique : deux fluides air + eau et un solide complexe : le "sol" sec. Dans ces milieux soit il y a pénétration physique des organismes par "miniaturisation", les individus ayant une taille inférieure ou égale aux pores : soit il y a pénétration par glissement entre éléments et pénétration partielle "en force" comme le font les racines et les vers. L'organisme vermiforme se glisse par les pores entre les parties solides et les écarte pour assurer son passage. Les lombriciens sont "contraints" par cette adaptation à ce que tout développement d'organes se fasse dans la section sub-cylindrique du corps. Autant l'oiseau du paradis peut développer des accessoires aériens décoratifs volumineux, autant le ver de terre doit se conformer aux contraintes physiques du sol en limitant ses organes à l'espace tubulaire où il vit. En conséquence le développement adaptatif d'un organe au segment X ne peut se faire sans l'effacement d'autres activités fonctionnelles pré-existantes dans le segment X. Cette contrainte évolutive, relativement naïve, n'avait jamais été exprimée ni utilisée en interprétation avant 1972. Cette contrainte est très ancienne et pré-existe aux lombriciens, comme expliqué ci-dessus, au sujet de *Marywadea*. Cela ne signifie pas que toute caractéristique puisse être interprétée dans ces termes mais la pholéoïptomie guide la "révolution" évolutive des Lumbicina au Crétacé dans le futur bassin méditerranéen occidental : le passage des progastra (gésiers dans les segments anté-gonadiques) aux postgastra [gésier(s) dans les segments post-gonadiques] (Bouché, 1972).

A l'opposé de la pholéoïptomie, aussi vieille que les vers, eux-mêmes antérieurs aux racines, on peut essayer d'interpréter les adaptations quasi contemporaines. Ainsi le partage de la "niche" fonctionnelle lombricienne se fait actuellement sur des caractères relativement "évidents" comme l'homochromie, adaptation pigmentaire des lombriciens à leur milieu, leur permettant, semble-t-il, de mieux échapper à leur prédateur.

Nous avons même une démonstration expérimentale entre deux "variétés" (forme verte adaptée à la végétation et forme albinique adaptée au sol) dans le cadre d'une "espèce" *Allolobophora chlorotica chlorotica*, Savigny, 1826 (Satchell, 1967). Ce travail contestable car pratiqué sur deux probables sous-espèces (?) *A. chlorotica chlorotica* et *A. chlorotica anatomicus* (Dugès, 1828) montre en tous cas que la pigmentation homochromique est un avantage sélectif face à la prédation d'un oiseau. En observant la distribution temporo-spatiale des lombriciens actuels, illustrant leur

2.6. Sortir de la tautologie ?

Définir une modalité d'un caractère comme "primitif" (pléisiomorphe) ou évolué (apomorphe), convergent (paraphylétique) ou homologue n'est qu'une interprétation de ce caractère. Sur les lombriciens nous ne travaillons que sur des caractéristiques d'animaux actuels... et pourtant on sait que cet actuel est issu d'un passé ancien et que de nombreux caractères, comme la métamérisation partagée avec l'homme, sont des caractères pléisiomorphes

exposition au milieu, incluant leurs prédateurs, leur contenu intestinal permettant de comprendre pour partie leur action trophique et possibilité de digestion, leurs organes en tant que fonction actuelle, y compris reproductrice. Il est possible de distinguer des catégories écologiques qui sont définies depuis les caractères des lombriciens et non pas du milieu (comme les types écologiques = Lebensformen, Raunkier, 1905, Kühnelt, 1940).

La catégorie écologique est définie en fonction des caractères des organismes puis comparée au milieu... et non l'inverse (Bouché, 1990). Il est donc évident que les individus portent des modalités de leur caractères qui illustrent leurs adaptations actuelles à leur mode de vie actuel... ces caractères pouvant être des convergences. Par exemple toutes lignées de lombriciens tendent à une homochromie identique dans un milieu de couleur identique... et quelque soient leurs origines généalogiques.

Remarquons ici que la définition des catégories écologiques ou des sous-catégories écologiques (Lavelle *et al.*, 1980) revient à définir sur un ensemble de caractères relativement apomorphes des convergences probables sur les taxons majeurs mais des divergences adaptatives ultimes sur les taxons mineurs. L'échelle semble toute différente de la pholéoïptomie qui ne s'observe que sur des structures fondamentales relativement anciennes (caractères pléisiomorphes).

Mais ces "groupes de caractères", ainsi reconnus, ne sont que les indicateurs d'une évolution adaptative des organismes portant sur tous les caractères : ainsi la complexité croissante du système de reproduction "depuis" l'accouplement direct vers des formes extrêmement complexes ne peut s'expliquer sans une "compensation" morpho-fonctionnelle : la reproduction puberculo-thécale complexe est le "prix à payer" d'un système postgastrien évolué sous contrainte de la pholéoïptomie. Cette interprétation se fait de proche en proche depuis les caractéristiques morphologiques et nos connaissances mésologiques et physiologiques. Rien ne garantit que cette interprétation pragmatique par étape soit pertinente. Rien n'indique les interprétations correctes des autres groupes de caractères dans une interprétation globale de tous les caractères soumis à "sélection naturelle" (= transmission généalogique).

Théoriquement une autre approche, multivariée et pondérant logiquement les caractères phylogénétiquement évaluables, est possible. Contrairement au précepte lamarckien, le plus simple n'est pas toujours le plus primitif. L'absence de vessie aux néphridies, probablement ancestrale, ne peut-elle aussi être une simplification secondaire pour certaine lignée ? La parcimonie des hypothèses souhaitables en tout domaine, car minimisant les risques d'erreur, n'est pas intrinsèquement phylogénétique (Bouché, 1998).

ayant subis bien des variations (chez les vertébrés) et fort peu chez les lombriciens qui ont probablement conservé le mode de vie justifiant cette grande innovation zoologique antérieure à Ediacara (Précambrien) !

La tautologie déclarant "primitif" les caractères des groupes taxonomiques majeurs et "évolués" les traits adaptatifs propres aux taxons mineurs de différenciation "récente" revient à justifier la taxonomie regroupant certains

individus en petit groupe supposés apparentés et ne différant "que par" ces caractères apomorphiques par opposition aux taxons majeurs ne partageant plus que des caractères ancestraux (pléisiomorphes) toute convergence (paraphylétique) étant écartée. Le jeu revient à déplacer des classements des individus à ceux des caractères ... ou l'inverse !

En fait nous n'avons en biologie, comme en toute discipline heuristique, que des dics – ou modalités de caractères – décrivant des individus. Ensuite nous les interprétons, c'est-à-dire nous ajoutons aux dics des hypothèses. Ces hypothèses sont des options : nous admettons que notre échantillon de dics, issues de certaines caractéristiques des individus et de leur milieu actuel, nous permettent d'interpréter. Ces hypothèses sont aussi des propositions qui imaginent que les propriétés des dics sont interpolables/extrapolables à l'ensemble considéré. Nous venons de voir au paragraphe 2.5 la possibilité de déduire

2.7. Validation paléogéographique

Il n'est pas possible de valider par des manipulations expérimentales les interprétations sur le passé. Une "certaine science", uniquement manipulatrice au présent omet les autres moyens de réfutation scientifique. On sait à la suite de Claude Bernard (1856) et Popper (1934) que la science ne poursuit pas l'établissement de vérités mais l'énoncé de propositions moins fausses. L'essentiel est que toute proposition à caractère scientifique puisse être démontré comme fausse (ou relativement fausse) pour permettre par approximation successive l'amélioration de l'interprétation de notre perception heuristique du concret.

Une autre discipline, la géologie incluant la paléontologie, tente aussi à partir des documents actuels fournis par les roches, y compris les paléosédiments de décrire notre passé. *A priori* elle travaille sur un matériel, les roches, notamment sédimentaires, conservant de façon relativement peu altérées les marques de ce passé. La confrontation des aires actuelles des lombriciens avec la paléogéographie des terres émergées a été très riche d'enseignement : les aires coïncident très souvent et ont permis de remonter jusqu'au Crétacé (Bouché, 1972) puis au delà (Bouché, 1983, 1998, Qiu et Bouché 1998b). Ces comparaisons valident aujourd'hui "dans les deux sens" les interprétations (paléo)géographiques. Dans le sens "depuis la biologie", les aires des taxons s'ordonnent paléogéographiquement selon un âge d'autant plus ancien que le taxon pris en compte est hiérarchiquement élevé. Elle valide donc la hiérarchie biologique par une datation géologique cohérente. Dans l'autre sens, en désignant des aires paléogéographiques incohérentes par rapport à une hiérarchie par ailleurs totalement cohérente, elles soulignent des carences possibles dans les interprétations géologiques. Ce fut le cas de l'aire de *Scherotheca dugesi* (Rosa 1895) et de sa sous-espèce *S. dugesi brevisella* Bouché 1972, incohérente avec une interprétation, fixiste et sans épisode messinien de dessèchement méditerranéen alors non énoncé de façon prédictive (Bouché, 1972). Ce fut le cas avec la

logiquement des supputations adaptations depuis des considérations physiologiques ou écophysiologiques. Nous avons aussi vu qu'elles sont partielles et interactives. Il faut donc être Explicite : savoir modalités de groupe de caractères par modalités de groupe de caractères ce qui est supposé comme convergent ou homologue ; comme relativement pléisiomorphe par rapport à des états apomorphes. Il s'agit toujours d'interprétations réduites alors que l'évolution joue sur l'ensemble des caractères et seul cet exposé explicite des séries d'hypothèses en oeuvre permet leur critique constructive (Bouché, 1998).

Leur critique est possible après Explicitation. Enfin ces modèles conceptuels issus de multi-interprétations explicitées doivent être validés. Ils visent en effet à partir des documents biologiques actuels à rétablir une histoire depuis le présent vers le passé par un poids croissant des caractères pléisiomorphes supposés. La validation de ces modèles peut se faire par des documents historiques indépendants.

prédiction de l'erreur d'interprétation en tectonique des plaques relatives au sud-est asiatique (Bouché, 1983), ultérieurement corrigée par les géologues (Lin *et al.*, 1985) (Bouché, 1998).

Cette démarche doit beaucoup à Michaelsen. Cet auteur avait fait une première interprétation paléogéographique des lombriciens qui, influencée par l'histoire des acquis géodrilologiques, considérait comme ancestraux les lombriciens décrits en premier (les Lumbricidae européens) puis il faisait dériver les taxons extraeuropéens de cette origine européenne ancestrale à la fois taxonomiquement et géographiquement (migration) (Michaelsen, 1903). Contemporain et compatriote hambourgeois de Wegener il tira rapidement partie de la remarquable théorie paléogéographique de la dérive des continents (Wegener, 1920) et réinterpréta de façon quasi-moderne la paléogéographie lombricienne (Michaelsen, 1922).

Ultérieurement l'importance de l'effet des glaciations éradiquant les peuplements septentrionaux de l'Eurasie sera reconnue (Cernovitov, 1935a).

Malheureusement les effets dévastateurs de l'hyperspécialisation scientifique et de l'absence de gestion intégrologique des élémances ont conduit ultérieurement à :

1) des interprétations ne tenant pas compte de l'ignorance (aires géographiques non échantillonnées) et à des digressions sur les étonnantes distributions discontinues ; par exemple celle de *Lumbricus friendi* Cognetti, 1904 vue par Tétry (1936)

2) une régression des interprétations sans justification, ni démarche de réfutation scientifique, vers la géologie fixiste (Tétry, 1939a) au prétexte que les géologues étaient fixistes.

De grands progrès sont à attendre en matière de réfutation scientifique des interprétations taxonomiques d'organismes "mauvais migrants" comme les lombriciens et de l'intégration effective des connaissances.

2.8. Interprétation (morphofonctionnelle) paléogéographique

« Chaque population, ayant, du fait de la sélection naturelle, une tendance à s'adapter très précisément à son biotope, ajuste ses possibilités à son habitat et à sa fonction

écologique. Si le brassage génétique est faible, des populations tendent ainsi à se différencier et à devenir étroitement caractéristiques de leur biotope. Le corollaire

d'une telle évolution est la spécialisation d'une multitude de dèmes particuliers qui tend à bloquer les possibilités migratoires ; chaque population est incapable d'occuper les milieux voisins du sien parce qu'ils ne correspondent plus à l'optimum de ses aptitudes très différenciées, mais aussi parce que ces milieux sont occupés par d'autres populations déjà sélectionnées par ceux-ci. Or les vers sont, pour des animaux, peu mobiles, étroitement dépendant d'un habitat relativement stable et sujets à une forte compétition entre eux ; ils sont, en outre, souvent parthénogénétiques (Omodeo, 1951a à f, 1952, 1955). Les populations de lombriciens à forte spécialisation sont donc bloquées les unes par rapport aux autres ; elles évoluent avec leur habitat et, en l'absence d'un important facteur extrinsèque de dispersion, ne peuvent migrer, arrêtées par les 'barrières écologiques' constituées par les compétiteurs avoisinants. Ce mécanisme semble expliquer la multiplicité des particularismes locaux des *Ethnodrilus*, *Orodriilus*, *Prosellodrilus*, *Scherotheca* et *Diporodrilus* » (Bouché, 1972).

Ce système de blocage assez simpliste s'applique suffisamment fortement pour que les taxons aient conservés des aires de répartitions coïncidant avec des phénomènes paléogéographiques anciens ou plus récents. Evidemment cela souffre d'exceptions reconnaissables : les espèces anthropochores, toujours les mêmes, sont transportées autour de la terre.

Certaines espèces sont entraînées par les eaux de crues, tel *Avelona ligrum* (Bouché, 1969). Certaines espèces épigées ont naturellement l'aptitude de parcourir plusieurs dizaines de mètres là où les anéciques ne migrent que sur 1,50m et les endogés sur moins de 50cm, comme cela a été montré par marquage (Mazaud et Bouché, 1980). Un comportement de migration en surface, à haut risque de

prédation existent chez certaines espèces, notamment celles qui ont ainsi recolonisé pour partie l'aire défaunée par les glaciations du quaternaire.

Le raisonnement du blocage par compétition intertaxonomique reste toutefois généralement valable. Il a pour corollaire deux conséquences :

1) La "niche" écologique globale des lombriciens est toujours pleine et est remplie par les seuls lombriciens. De fait, hormis pour les épigés qui justement n'ont pas ce blocage, la niche lombricienne n'a aucun autre compétiteur que lombricien. Le domaine des épigés, les matières organiques accumulées souvent temporairement, est effectivement colonisé par d'autres organismes à rôle substitutif au moins partiellement, tel les Isopodes, les larves de Diptères (*Bibionidae*, *Sciaridae*,...), certains Scarabéidés, etc.

2) En cas de carence par barrière migratoire il y a carence écosystémique fonctionnelle des lombriciens. Ainsi les anéciques acidicoles susceptibles de consommer les litières font-ils défaut en Scandinavie. L'introduction de *Nicodrilus velox* (Bouché, 1967) depuis les Vosges à Jyväskylä, Finlande, s'est-elle effectuée sans difficultés. Il n'a pas été possible de pratiquer de même vis-à-vis des effets désastreux de l'accumulation des litières d'aiguilles de conifères qui n'existent pas dans la forêt d'Aïtone (Corse) mais qui sont la source de bien des problèmes liés à l'enrésinement sur le continent. Il y aurait pourtant une certaine logique à introduire, avec des plantes exotiques (conifères) les lombriciens permettant de compléter le fonctionnement écosystémique. En fait les lombriciens anéciques et endogés constituent un compartiment écosystémique original contribuant comme sous-système à l'écosystème où ils s'inscrivent. Les travaux agronomiques neo-zélandais et australiens en tiennent de plus en plus compte (Lee, 1985).

III. Histoire des classifications taxonomiques des Lumbricina

On peut dire que la systématique des lombriciens a été fondée par Savigny. Alors que Linné et Lamarck ne reconnaissaient que quelques espèces mal définies, Savigny, à la grande surprise de ses contemporains, notamment de Cuvier, montra dans un travail manuscrit que l'on pouvait distinguer parmi les vers de terre des environs de Paris vingt espèces, dont il donna des diagnoses succinctes mais suffisantes. Ce travail de Savigny a été résumé par Cuvier une première fois en 1826; la même analyse fut rééditée en 1828. L'important mémoire de Savigny n'est publiée que par ses extraits (voir les références sur les notes manuscrites in Tétray, 1937a, 1938). Les descriptions de chacune des espèces sont encore utilisables, à condition de remplacer les termes anciens par des dénominations nouvelles ou plus exactes.

« Postérieurement à Savigny, de nombreuses études ont porté sur la systématique des lombriciens; celle-ci s'est naturellement compliquée et la synonymie n'a pas manqué de faire ses ravages habituels. Mentionnons à titre indicatif les notes peu intéressantes de Risso (1826), Fitzinger (1830), Templeton (1876). Les travaux de Dugès (1828 et 1831) n'ont pas apporté de changement notables et ne sont qu'un complément des espèces connues à cette époque. En 1842, 1843, 1845 paraissent les importantes mémoires de Hoffmeister; pour la première fois le zoologiste allemand attribue de l'importance à la disposition du prostomium par rapport au premier segment; à l'inverse de Savigny, il considère que le numérotage des anneaux occupés par le

clitellum et les crêtes de la puberté (=puberculum) ont peu de valeur systématique. Ces différentes publications présentent donc un certain intérêt; malheureusement, cet auteur a contribué fortement à embrouiller la nomenclature; décrivant des espèces déjà nommées par Savigny, il leur donne un nom nouveau, supprime délibérément celui de Savigny et le met en synonymie avec le sien. » (Tétray, 1937a).

Ensuite d'importants travaux de taxonomie, surtout effectués par des chercheurs européens, vont enrichir nos connaissances sur la faune mondiale. Citons pour la fin du XIXe siècle Perrier (1872, 1873, 1874, 1875 et 1881) et Vaillant (1868, 1889) en France, Eisen en Suède (1874), Vejdovsky (1884) en Bohême-Moravie et Beddard (1891, 1895, 1900) en Angleterre, Friend (1893, 1911) en Irlande, Fletcher (1886 à 1890) et Spencer (1888, 1900) en Australie, Hotton (1877, 1904) en Nouvelle Zélande et Horst (1883) au Pays Bas. Au tournant du siècle, Rosa (1886 à 1906) et Cognetti (1901, 1904, 1931) en Italie, Ribaucourt (1896, 1901) en Suisse, Benham (1886, 1892) en Angleterre et Goto et Hatai (1899) au Japon apportent une contribution importante que Michaelsen (Allemagne) synthétise magistralement.

Le travail de Michaelsen sur les oligochètes a couvert une période de 35 ans (1886-1931). En 1900, il a publié son livre : « Oligochaeta » in das Tierreich. Ce livre constitue la base moderne de la systématique des lombriciens et tous les systèmes ultérieurs en dérive. Il comprend 981

espèces et 209 sous-espèces décrites. Un système constitué de 11 familles, 136 genres certains et 16 genres incertains, 981 espèces certaines et 209 espèces incertaines, 67 sous-espèces et 28 variétés ont été proposés. Bien qu'il soit un système tout à fait dichotomique (cf. 2.2), il a servi ultérieurement de base fondamentale aux approches généalogiques (phylogénétiques), les caractères morphologiques retenus dans les clés dichotomiques coïncidant pour les taxons majeurs. Il est assez remarquable que la justification phylogénétique des coupures retenue soit totalement absente du travail de Michaelsen en 1900... Cette préoccupation phylogénétique apparaîtra ultérieurement chez Michaelsen (1918, 1922, 1928-30, 1935) et certains autres auteurs, tel Stephenson notamment dans son œuvre fondamentale (1930).

L'accroissement des connaissances entraînant la spécialisation il est aujourd'hui rare qu'un taxonomiste couvre l'ensemble des Oligochaeta et nous réduirons à partir de 1900 cet historique aux Lumbricina ; particulièrement à ceux qui nous concernent ici directement, ceux de l'Europe Occidentale.

On constate en effet - depuis l'œuvre monumentale de Michaelsen, 1900 et à l'exception de cet auteur, et dans une certaine mesure de Stephenson (1930) qui couvre encore l'ensemble des Oligochaeta, mais seulement au niveau des grands taxons - soit une spécialisation des études à certaines familles soit à certains milieux (aquatique, cavernicole, terricole) ce qui *grosso modo* correspond à des taxons majeurs. Notons aussi la synthèse générale de Avel (1959) qui comme l'œuvre de Stephenson présente la taxonomie comme une partie, traitée donc de façon succincte, de la biologie. Quant à l'écologie - pourtant mise à sa vraie place par Darwin (1881) - elle n'est que l'œuvre de travaux spécialisés ayant peu, ou aucune incidence, sur la taxonomie, comme si les organismes ne vivaient que dans des milieux dont l'étude n'a pas à être conduite. En fait la spécialisation, le mode de collecte notant au mieux les lieux de capture, et l'absence d'écologie en tant que science constituée perdure jusqu'à nos jours et a fait totalement perdre de vue le message de Darwin. L'interprétation phylogénétique s'en trouve fort limitée.

Au niveau de la faune européenne, ce sont surtout des apports plus dispersés qui ont enrichi nos connaissances

IV. L'évolution spatiotemporelle des lombriciens

Pour Lamarck (1795-1815) l'évolution biologique n'était qu'un avatar, une trace remarquable d'une évolution géologique déjà évaluée en millions d'années, les organismes qu'il étudiait étant nécessairement adaptés, car issus par génération spontanée des milieux auxquels ils appartenaient. L'évolution devient avec Etienne et Isidor Geoffroy St Hilaire et avec Darwin un objet spécifique d'études de biologistes. Avec la spécialisation des sciences les "facteurs du milieu" qui impliquent (chez Lamarck) ou sélectionne (en partie chez Darwin) l'organisme ne sont plus l'objet d'études des biologistes, focalisé sur les organismes. De toute façon la préoccupation phylogénétique n'apparaît qu'ensuite dans les études dévolues aux lombriciens (Qiu *et al.*, 1998).

Ce n'est pas la prise en compte des facteurs actuels qui peuvent expliquer l'évolution sélective/adaptation. Tout au plus une classification écologique fondée sur les caractères actuels des taxons actuels permet de dégager une classification écologique qui n'a rien de taxonomique. Les

de façon sensible dès la fin du XIXe siècle surtout dans les Lumbricina, et particulièrement les Lumbricidae : Vejdovski, Rosa, Ribaucourt et Cognetti (voir historique ci-dessus) suivis de Tétry (1936-1944), Pop (1938-1964), Cernovitov (1928-1947), Omodeo (1941-1992) préparent des travaux plus contemporains de Zicsi (1958-1992), Perel (1962-1985), Bouché (1967-1979), Sapkarev (1969-1989), Mrcic (1977-1992), Moreno et Diaz Cosin et leurs élèves (1979-1997). Une réflexion visant à une interprétation plus évolutionniste que classificatoire est visible dès Stephenson (1930) et dans les dernières œuvres de V. Pop sénior (1939, 1948). En remettant en cause les imperfections du système de Michaelsen et en introduisant des outils de biologie moderne (notamment caryologique), Omodeo (1956b) a le mérite de mettre en cause la signification des taxons lombriciens. Suivant une logique fort différente - en fait quasi isolée - Gates (1972) insiste sur l'importance des caractères somatiques, effectivement négligée par les auteurs, tandis que Sims (1966, 1972 et 1980) applique la taxinomie à la taxonomie avant que Jamieson (1980, 1988) attribue aux caractères une signification cladistique "hennigienne". Ces deux auteurs soulignent avec Bouché (1972, 1980a) l'importance des classifications multidimensionnelles, ce dernier ne leur attribuant sans hypothèse qu'une valeur écologique, le travail de Sims (1980a) illustrant effectivement de façon numérique la classification empirique de Bouché en catégorie écologique (Bouché, 1971).

Le problème de la pondération phylétique/écologique reste en effet entier. Bouché en reconnaissant explicitement le caractère hypothétique des classifications temporairement retenues énonce l'insuffisance, à un moment donné, des connaissances et propose une classification phylogénétique qui semble plus solide (*Allolobophora, sensu stricto*) pour certains organismes en indiquant explicitement les cas douteux ("*Allolobophora*" *sensu lato*).

Enfin des découvertes plus récentes telle celle des Ailoscolecidae, *Spermophorodrilus* et *Healyella* ont changé les bases classiques qui achèvent de "déclasser" la bible du début du siècle "Die Oligochaeta" Michaelsen (1900) et oblige à une conception infiniment plus dynamique et évolutive de la gestion de nos connaissances.

taxons convergeant vers les mêmes places écologiques tombent nécessairement dans les mêmes catégories.

Quelques constats naïfs ont permis toutefois de sortir d'une double tautologie :

- 1) caractères primitifs considérés comme tels car attachés à des taxons considérés comme ancestraux (et réciproquement!)
- 2) les espèces ayant certains caractères complexes sont évoluées par opposition à d'autres ayant aussi des caractères complexes, mais qualifiés de secondaires !

Ces constats ont d'abord été observés sur le présent (= causes actuelles) :

- 1) Un lombricien terricole vit dans une galerie qui implique une organisation des organes dans un cadre tubulaire strict : c'est la phaléoïptomie dont le corrolaire est que tout organe qui se développe dans un segment implique la régression d'un autre.
- 2) Un Lumbricidae a souvent un mode de reproduction extrêmement complexe - on peut dire "inutile" si l'on ne tient

pas compte de la pholéoïptomie indiquant un "gain", par exemple somatique.

3) A ce stade une dimension "évolutive" peut être considérée ; elle ré-introduit le milieu, macroscopiquement. Cette observation macroscopique, appelée terricolisation (Bouché, 1972, 1998) peut être regardée comme grossière. A côté de la connaissance parfois précise que nous avons de facteurs mésologiques déterminant les limites du milieu d'une espèce, ces macro-facteurs semblent vulgaires. Ils sont cependant cohérents à la macro-temporalité considérée (aujourd'hui exprimée en 10⁶ années) correspondant à des macro-caractères (modification du plan d'organisation du groupe) reliés à des macrofacteurs mésologiques réfutables. La terricolisation des oligochètes fut longue, diverse mais macroscopiquement a porté sur des macro-caractères lentement acquis dans une macro-temporalité à une macro-échelle planétaire.

Ceci était esquissé dans Bouché, 1972, plus clairement exprimé dans Bouché, 1983 et 1990 et a été développé à nouveau par cet auteur pour un traité puis une mise à jour (Bouché, 1998). Résumons en les traits majeurs :

1) La terricolité a été précédée de la dulçaquicolité. Ce sont des oligochètes ayant déjà un mode de reproduction de clitellate qui se sont adaptés depuis l'eau douce aux sols.

2) L'adaptation aux sols s'est faite depuis les zones riches en eau douce : hyporrhéiques, drainées, stagnantes, superficielles (y compris épigées et épiphytes).

3) La géophagie a été suivie en climat tempéré (en fait à sécheresse "alternative") de l'anécisation.

4) Les organes génitaux ont dû se co-adapter à ces évolutions somatiques.

5) Cette lente prise de conscience qu'il était possible de justifier, certes hypothétiquement, en ordre dans l'acquisition des caractères, donc la reconnaissance de ce qui est ancestral (plésiomorphe) et plus adapté à la vie terricole extrême (donc apomorphie, voire paraphyletisme) s'est doublée de la découverte que les caractères en question ont été acquis de façon ordonnée dans le temps. La faible aptitude migratrice des endogés et anéciques, ainsi que leur extrême spécialisation spatiale instantanée à figer dans l'espace ces étapes souvent acquises par des colonisations, même récentes. Une description spatiotemporelle réfutable scientifiquement a permis une prédictibilité de résultats historiques (Bouché, 1983, 1990).

Le présent travail (Qiu 1998, Qiu et al., 1998) est lié à une échelle spatiale, donc temporelle, s'inscrit donc dans cette interprétation paléogéographique évolutive globale (Bouché, 1998).

V. Références

- Avel, M., 1959. Classe des Annélides Oligochètes. In: P.P. Grassé (ed.), *Traité de Zoologie*. Masson, Paris 5, 1, pp. 224-470.
- Bardat, J., 1994 - L'espèce - histoire d'une notion fondamentale. *Courier de l'environnement de l'INRA*, N° 21, 15-19.
- Beddard, F. E., 1891 - The classification and distribution of earthworms. *Proc. R. Phys. Soc. Edinb.*, 10 : 235-290.
- Beddard, F. E., 1895 - A monograph of the Order Oligochaeta. Oxford Clarendon Press.
- Beddard, F. E., 1900 - A revision of the earthworms of the genus *Amyntas* (*Perichaeta*). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1900, pp. 609-652.
- Benham, W. B., 1886 - Studies on earthworms. III. *Criodrilus lacuum* Hoffmeister. *Quart. Jour. Micros. Sci.*, 27: 561-572.
- Benham, W. B., 1892 - A new English genus of aquatic Oligochaeta (*Sparganophilus*) belonging to the family Rhinodrilidae. *Quart. J. Micr. Sci.*, (n. s.), 34: 155-179.
- Bernard, C., 1856 - Introduction à l'étude de la médecine expérimentale. Ré-édition Pierre Belfond (1966), Paris, « Poche-club », 18, 1-378.
- Bouché, M. B., 1967 - Observations sur les Lombricidés, I. Présentation générale. *Rev. écol. biol. Sol*, 4 (4): 597-598. II. Un vers de terre géant nouveau : *Eophila occidentalis chicharia* subsp. nov. (Oligochaeta, Lumbricidae). *Rev. écol. biol. sol.*, 4 (4) :598-604. III. *Eophila velox*, sp. nov. (Oligochaeta, Lumbricidae), description et écologie. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 4 (4): 604-609.
- Bouché, M. B., 1971 - Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In P. Pesson, « La vie dans le sol. Aspects nouveaux. Etudes expérimentales », éd. Gauthiers - Villars, Paris, pages 187-209.
- Bouché, M. B., 1972 - Lombriciens de France, Ecologie et Systématique. *Ed. I. N. R. A., Ann. zoo-écol. anim., numéro spécial 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. Jahrb. Syst.*, 102:1-12.
- Bouché, M. B., 1979 - Observations sur les lombriciens (5ème série) XII. Lumbricidae (Oligochaeta) du Guipuzcoa. *Doc. pédozool.*, 1 (1) : 90-100.
- Bouché, M. B., 1980 - L'interprétation morphologique des lombriciens: un commentaire de l'évaluation numérique de R. W. SIMS. *Pedobiologia*, 20: 227-229.
- Bouché, M. B., 1983 - The establishment of earthworm communities. In : Erathworm ecology, ed. Satchell, J. E., London : 431-448.
- 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. Marcel Bouché autoédition, 92 rue Pauline Ramart, F-34070 Montpellier France, 1-207.
- Bouché, M. B., 1998 - L'évolution spatiotemporelle des lombriciens. *Doc. pédozool. intégrol.*, 3, 1, 1-22.
- Bouché, M. B., J. Haimi & V. Huhta, 1988 - Two earthworm taxa (Oligochaeta, Lumbricidae) new to Finland. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, 64 : 65-67.
- Bouché, M. B., et Qiu J.-P., 1998 - Contributions concrètes des lombriciens aux études environnementales. *Doc. pédozool. intégrol.* 3, 8, 225-252.
- Candolle, A. P. De., 1813 - Théorie élémentaire de la Botanique. Ed. Déterville, Paris. (Cité in Sauvage, 1965).

- Cognetti de Martiis, L., 1901 - Gli Oligocheti della Sardegna. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino*, 16 (404): 1-26.
- Cognetti de Martiis, L., 1904 Lombricidi dei Pirenei. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 19(476):1-14.
- Cognetti de Martiis, L., 1931 - Catalogo dei Lumbricidi, *Arch. Zool. Ital.*, 15: 371-443.
- Cernovitov, L., 1928 - Die Oligochaetenfauna der Karpathen. *Zool. Jhr. (Syst.)*, 55: 1-28.
- Cernovitov, L., 1931a - Zur Kenntnis der Oligochaetenfauna des Balkans II. *Zool. Anz.*, 95: 96-103.
- Cernovitov, L., 1931b - Zur Kenntnis der Oligochaetenfauna des Balkans III. Oligochäten aus Montenegro und Sudserbien. *Zool. Anz.*, 95:312-327.
- Cernovitov, L., 1934 - Die Lumbriciden Bulgariens. *Mitt. Kön. naturwiss. Inst. Sophia* 7: 71-78.
- Cernovitov, L., 1935a - Monographie der Tschchoslowakischen Lumbriciden. *Arch. priv. wizkum. Cech.*, 19: 1-86.
- Cernovitov, L., 1935b - Zur Kenntnis der Oligochaetenfauna des Balkans IV. *Zool. Anz.*, 111: 265-266.
- Cernovitov, L., 1936 - Oligochaetes des grottes artificelles du nord-est de la France. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 78: 1-7.
- Cernovitov, L., 1937a - Notes sur les Oligochètes cavernicoles. *Mem. soc. zool. Tchecosl.*, 5:125-133.
- Cernovitov, L., 1937b - Die Oligochätenfauna Bulgariens. - Mitteil. aus den Königig. *Naturwiss. Inst. Sofia*, 10: 69-92.
- Cernovitov, L., 1937c - On the collection of Indian earthworms of the family Lumbricidae. *Rec. Ind. Mus.*, 39: 105-111.
- Cernovitov, L., 1937d - Notes sur les Oligochaetes cavernicoles. *Mém. soc. zool. Tchecosl. Prague*, 5: 125-133.
- Cernovitov, L., 1938a - Zur Kenntnis der Oligochätenfauna des Balkans. V. *Zool. Anz.*, 122: 285-289.
- Cernovitov, L., 1938b - Zur Kenntnis der Oligochätenfauna des Balkans. VI. Oligochaeten aus Griechenland. *Zool. Anz.*, 123: 192-200.
- Cernovitov, L., 1940 - On some Oligochaeta from Palestine. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 11 (6): 438-447.
- Cernovitov, L., 1942 - Revision of Friend's types and description of British Oligochaeta. *Proc. Zool. Soc. London*, (B) 111: 237-380.
- Cernovitov, L. & A. C. Evans, 1947 - Synopses of the British Fauna No. 6. Lumbricidae (Annelida). *Linn. Soc. London*: 1-36.
- Darwin, C. R., 1859 - The origine of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life (6^{ème} éd., corrigée 1878). Ed. J. Murray, London, 1-458.
- Darwin, C. R., 1881 - The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. Ed. John Murray and CO., London, 1-326.
- Diaz Cosin, D. J., E. B. Calvin & S. Mato, 1985 - Contribution to the knowledge of spanish Lumbricidae. V. *Allolobophora morenoe* n. sp. *Megadrilogica*, 4 (5): 131-132.
- Diaz Cosin, D. J. & A. G. Moreno, 1979 - Primera cita en la Peninsula Iberica de *Microsclex phosphoreus* (Dugès, 1837) (Ologochaeta, Megascolecidae). *Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.)*, 77: 143-150.
- Diaz Cosin, D. J. & A. G. Moreno, 1980 - Lombrices de tierra de la Dehesa de Campoamor (Alicante). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 78: 299-309.
- Diaz Cosin, D. J. & A. G. Moreno, 1985 - Lombrices de tierra de Algunas zonas de la provincia de Madrid (Espagna Central). *Trab. Comp. Biol.*, 12: 41-55.
- Diaz Cosin D. J., M. J. I. Briones & D. Trigo, 1989 - Description de una nueva especie de lombriz de tierra, *Xana omodeoi* (Hormogastridae, Oligochaeta) y sus implicaciones en la division de los Hormogastridae. *Revue d'éc. biol. sol*, 26: 225-231.
- Diaz Cosin, D. J., E. B. Calvin & R. Mascato, 1985 - Contribution al conocimiento de los Lumbricidos Espanoles. VI. *Allolobophora oliveirae* Rosa, 1894. *Trabajos Compostelanos de Biologia*, 12 : 57-65.
- Diaz Cosin, D. J., J. B. Jesus & A. G. Moreno, 1980 - Earthworms taxocoenosis of Chelva (Valencia, Spain). *Pedobiologia*, 21: 121-127.
- Diaz Cosin, D. J., J. B. Jesus & A. G. Moreno, 1980 - Contribucion al conocimiento de los megascolécidos espanoles. II. *Ocnodrilus occodentalis* Eisen, 1874. *Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.)*, 78:377-383.
- Diaz Cosin, D. J., S. Mato & R. Mascato, 1985 - Contribucion al conocimiento de los Lumbricidos espanoles VII. - *Cernovitovia bertae* sp. n. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 22 (4): 507-511.
- Diaz Cosin, D. J., S. Mato & D. Trigo, 1988 - Contribucion al conscimiento de los lumbricidos de la Peninsula Iberica. II. *Allolobophora chitae* n. sp.. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 84(1-2):45-51.
- Diaz Cosin, D. J., A. G. Moreno et J. B. Jesus, 1980 - Lombrices de tierra (Lumbricidos, Glososcolécidos y Megascolécidos) de la Peninsula Ibérica, Baleares y Canarias. Inventario y citas. *Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.)*, 78:77-95.
- Diaz Cosin, D. J., D. Trigo & R. Mascato, 1992 - Earthworms of the iberian peninsula. Species list and some biogeographical considerations. *Soil Biol. Biochem.*, 24 (12): 1351-1356.
- Diaz Cosin, D. J., D. Trigo & S. Mato, 1989 - Contribucion al conocimiento de los lumbricidos de la Peninsula Ibérica. III. *Eiseniona albolineata* n. sp. *Bol. R. Soc. Hist. Nat. (Biol.)*, 84 (3-4): 363-370.
- Diaz Cosin, D. J., E. B. Calvin, R. Mascato & J. Castillejo, 1985 - Lombrices de tierra de la "Serra da Estrela" (Portugal). *Trab. Comp. Biol.*, 11:49-54.
- Diaz Cosin, D. J., A. G. Moreno E. B. Calvin & J. B. Jesus, 1986 - Contribucion al conocimiento de los lumbricidos espanoles IV. *Allolobophora minuscula* Rosa, 1905. *Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.)*, 82 (1-4): 41-45.
- Diaz Cosin, D. J., A. G. Moreno, E. B. Calvin, J. B. Jesus & J. Castillejo, 1983 - Lombrices de tierra de Valdecuna (Mieres, Asturias). *Trab. Comp. Biol.*, 10: 45-52.
- Diaz Cosin, D. J., E. B. Calvin, R. Mascato, S. Mato & Y. M. Carballas, 1985 - Lombrices de tierra de los encinares de Galicia (NW de Espana). *Bol. Acad. Calega Ciencias*, 5: 61-82.
- Dobzhansky, Th., 1941 - Genetics and the origin of species.

- Revised. Colombia Univ. Press, New York, 446 pp.
- Dufour, L., 1884 - Anatomie générale des Diptères. *Ann. Sci. nat.*, 1: 244-264.
- Eisen, G., 1874 - On Skandinaviens Lumbricider. *Ofv. K. Vet. Ak. Förh.*, 30: 43-56.
- Fletcher, J. J., 1886 - Notes on Australian earthworms. Part I. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 1:523-574.
- Fletcher, J. J., 1886 - Notes on Australian earthworms. Part II. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 1(2):943-973.
- Fletcher, J. J., 1887 - Notes on Australian earthworms. Part III. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 2:375-402.
- Fletcher, J. J., 1887 - Notes on Australian earthworms. Part IV. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 2 (2):601-620.
- Fletcher, J. J., 1889 - Notes on Australian earthworms. Part V. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 3 (2):1521-1558.
- Fletcher, J. J., 1890 - Notes on Australian earthworms. Part VI. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 4 (2):987-1019.
- Friend, H., 1893 - On some new irish earthworms. *Proc. Roy. Irish Acad., Ser.*, 3, 11 : 402-453.
- Friend, H., 1911 - A new earthworm. *Zoologist, Ser.*, 4, 15 : 192-193.
- Gates, G. E., 1972 - Contributions to North American Earthworms (Annelida: Oligochaeta) No. 3. Toward a revision of the earthworm family Lumbricidae IV. The *trapezoides* species group. *Bull. Tall Timbers Res. Sta.*, 12: 1-146.
- Gilmour, J. S. L., 1940 - Taxonomy and Phylosophy. In J. S. Huxley: The New Systematics, Oxford Univ. Press, 461-474.
- Goto, S. & S. Hatai, 1899 - New or imperfectly known species of earthworms, No. 2. *Annot. Zool. Jap.*, 3: 13-24.
- Hennig, W., 1950 - Grunzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Ed. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 1-370.
- Hensen, V., 1877 - Die Thätigkeit des Regenwurms (*Lumbricus terrestris* L.) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens. *Zeitschrift f. wiss. Zool.*, 28: 354-364.
- Huxley, J., 1938 - Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature*, 142:219.
- Jamieson, B. G. M., 1978 - Phylogenetic and phenetic systematics of the opisthoporou oligochaetes (Annelida). *Evolutionary Theory*, 3:195-233.
- Jamieson, B. G. M., 1980 - Preliminary discussion of an Hennigian analysis of the phylogeny and systematics of opisthoporou Oligochaeta. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 17 (2): 261-275.
- Jamieson, B. G. M., 1988 - On the phylogeny and higher classification of the Oligochaeta. *Cladistic*, 4: 367-410.
- Kühnelt, W., 1940 - Aufgave und Arbeitsweise der Oekologie der Landtiere. *Biologie*, 9, 108-117.
- Lamarck, J.B de, 1785 - Sur les classes les plus convenables à établir parmi les végétaux, et sur l'analogie de leur nombre avec celles déterminées dans le régne animal, ayant égard de part et d'autre à la perfection graduée des organes. *Hist. acad royale des sources*, année 1785 - *Registre de cette académie* (1788), 437-453.
- Lamarck, J.B. de, 1800 - Discours d'ouverture de l'an VIII publié dans *Bull. Sc. Fr Belg* (1906), 40, 459-482.
- Lamarck, J.B. de, 1801 - Système des animaux sans vertèbres, ou tableau général des classes, des ordres,... parmi leurs dépouilles conservées ; précédé du discours... l'an VIII de la République, Paris, Déterville, VIII, 432p.
- Lavelle, P., B. Sow et S. Schaefer, 1980 - The geophagous earthworm community in the Lamto savanna (Ivory Coast) : niche partitioning and land utilisation of soil nutritives resources. In D. L. Dindal (Red.) « Soil biology as related to land use pratices ». éd. EPA-560/13-80-038, Washington, 653-672.
- Lee, K. E., 1985 - Earthworms : their ecology and relationships with soils and land use. Academic press, 141 pp.
- Lin, Jin-lu, M. Fuller & Wen-You Zhang, 1985 - Preliminary phanerozoic polar wander paths for the North and South China blocks. *Nature*, 313 : 444-449.
- Linneus, C., 1758 - *Systema naturae*. 10e édition.
- Mazaud, D. et M. B. Bouché, 1980 - Introduction en surpopulation et migrations de lombriciens marqués (Overpopulated introductions and migrations of labelled earthworms). In D. L. Dindal « Soil biology as related to land use pratices », C. R. VIIème Coll. Int. Zool. Sol, Syracuse (NY) Ed. EPA Washington, EPA-560/13-80-038, 687-701.
- May, R., 1992 - L'inventaire des espèces vivantes. *Pour la science*, 182: 30-36.
- Mayr, E., 1942 - Systematics and the origin of species. Colombia Univ. Press, New York.
- Mayr, E., 1974 - Populations, espèces et évolution. Hermann, Paris, 1-496.
- Michaelsen, W., 1900 - Das Tierreich, Verms, Lief. 10, 1-575. Oligochaeta. Friedlander Berlin.
- Michaelsen, W., 1903. - Die geographische Verbreitung der Oligochaeten. Friedländer, Berlin, 186 pp.
- Michaelsen, W., 1918 - Die Lumbriciden, mit besonderer Berücksichtigung der bisher als Familie Glossoscolecidae zusammengefassten Unterfamilien. *Zool. Jahrb., Syst.*, 41: 1-398.
- Michaelsen, W., 1922 - Die Verbreitung der Oligochäten im Lichte der Wegner'schen Theorie Der Kontinentenverschiebung und andere Fragen zur Stammesgeschichte und Verbreitung dieser Tiergruppe. *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg*, 29: 1-37.
- Michaelsen, W., 1928 - In: Werner: Beiträge zur Kenntnis der Fauna Grichenlands, namentlich der ägäischen Inseln. *Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien*, 137: 289-290.
- Michaelsen, W., 1928-30 - Oligochaeta. In: Kükenthal and Krumbach (eds.), *Handbuch der Zoologie*, vol. 2, pp 1-118.
- Michaelsen, W., 1935 - Das Wesen der Systematik, den jungen Kollegen an dem Beispiel des modernen Oligochätensystems earäutert. *Zool. Anz.*, 109: 1-19.
- Moreno, A. G., J. B. Jesus & D. J. Diaz Cosin, 1982a - Contribution to the knowledge of Spanish Lumbricidae II. *Dendrobaena alvaradoi* n. sp. *Boll. Zoll.*, 49: 21-24.
- Moreno, A. G., J. B. Jesus & D. J. Diaz Cosin, 1982b - Contribution to the knowledge of Spanish Lumbricidae III. *Dendrobaena pseudorrosea* n. sp. *Megadrilogia*, 4 (1-2): 3-5.
- Mrsic, N., 1977 - Prispevek k poznavanju veste *Eisenia lucens* (Waga, 1857) Lumbricidae, Oligochaeta) v Sloveniji. *Biol. vestn., (Ljubljana)*, 25 (2): 139-147.

- Mrsic, N., 1980 - *Octolasion croaticum* (Rosa, 1895) nova vrsta dezevnika (Lumbricidae) v Sloveniji. *Bioloski vestnik (Ljubljana)*, 28 (1): 59-66.
- Mrsic, N., 1980 - A revision of the Oligochaeta and some new species of earthworm (Lumbricidae) of Slovenia. *Biol. vestn. (Ljubljana)*, 28 (2): 27-38.
- Mrsic, N., 1982 - *Allolobophora altimontana* sp. n. (Oligochaeta: Lumbricidae) - a new earthworm species in Slovenia. *Biol. vestn., Ljubljana*, 30(2): 57-62.
- Mrsic, N., 1985 - *Allolobophora biokovica* sp. n. (Oligochaeta: Lumbricidae) and earthworm associations of the Biokovo (Croatia). *Biol. vestn.*, 33(2):
- Mrsic, N., 1986 - *Fitzingeria viminiana* sp. n. and the earthworm fauna (Lumbricidae) of north-eastern Serbia. *Biosystematika*, 12 (2): 111-117.
- Mrsic, N., 1986 - *Creinella predalpina* g. n., sp. n. (Oligochaeta: Lumbricidae). *Bull. Mus. Hist. Nat. Belgrade*, B, 41: 37-40.
- Mrsic, N., 1987 - *Alpodinaridella* g. n. (Lumbricidae, Oligochaeta) and description of two new monotypic subgenera. *Biol. vestn.*, 35 (2): 61-66.
- Mrsic, N., 1987 - Descriptions of three new species of earthworms of the genus *Octodriloides* Zicsi, 1986 (Oligochaeta: Lumbricidae). *Biol. vestn.*, 35 (2): 87-94.
- Mrsic, N., 1987 - Description of a new genus and five new species of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae). *Scopolia*, 13: 1-11.
- Mrsic, N., 1988 - *Allolobophora parva* (Eisen, 1874) - New species in the fauna of Slovenia - and degree to which earthworms (Lumbricidae) have been investigated in Yugoslavia. *Biol. vestn. (Ljubljana)*, 36 (1): 25-32.
- Mrsic, N., 1988 - Description of five new species of earthworms of the genus *Dendrobaena* Eisen, 1874 (Lumbricidae). *Biol. vestn.*, 36 (1): 13-24.
- Mrsic, N., 1991 - Monograph on Earthworms (Lumbricidae) of the Balkans. Ljubljana 1991, 757 pp.
- Mrsic, N., 1992 - Revision of the genera *Cernosvitovia* Omodeo, 1956, *Italobalkaniona* Mrsic & Sapkarev, 1988 and *Allolobophora* Eisen, 1874 from the Balkans. *Misc. Zool.*, 16: 21-28.
- Omodeo, P., 1941 - Contributo alla conoscenza della circolazione in *Allolobophora camplanata* (Sav.). *Arch. zool. it.*, 30:1-37.
- Omodeo, P., 1948 - Oligocheti della Campania. I. Sistematica e morfologia del Lumbricide *Eophila januae-argenti* (Cogn.). *Ann. mus. zool. univ. Napoli*, 8 (1):1-7.
- Omodeo, P., 1949 - Ricerche istochimiche sugli acidi nucleici nella spermatogenesi dei lumbricidi. *Caryologia*, 2:1-12.
- Omodeo, P., 1951a - Variabilità nei gemelli uniovulari di Lumbrico. *Scientia genetica*, 4:13-21.
- Omodeo, P., 1951b - Differenziamento dei cuori esofagei nel lumbrico. *Boll. Zool.*, 18:9-25.
- Omodeo, P., 1951c - Corredo cromosomico e spermatogenesi aberrante in *Allolobophora caliginosa trapezoides*. *Ibidem*, 18:27-39.
- Omodeo, P., 1951d - Radoppiamento del corredo cromosomico nelle cellule germinali femminili di alcuni lombrichi. *Atti. Acc. Fisiocritici Siena*, (S. 12), 19:1-4.
- Omodeo, P., 1951e - Il fenomeno della restituzione premeiotica in lombrichi partenogenetici. *Boll. soc. biol. sperimentale*, 27: 1292-1293.
- Omodeo, P., 1951f - Gametogenesi e sistematica intraspecifica con problemi connessi con la poliploidia nei Lumbricidae. *Atti. soc. tosc. sc. nat.*, (S. B.), 58:3-12.
- Omodeo, P., 1951g - 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., 1951h - Problemi genetici connessi con la poliploidia di alcuni lombrichi. *Ibidem*, 18: 123-129.
- Omodeo, P., 1952 - Cariologia dei Lumbricidae. *Caryologia*, 4: 173-275.
- Omodeo, P., 1955 - Cariologia dei Lumbricidae. II. Contributo. *Caryologia*, 8: 135-178.
- Omodeo, P., 1956a - Oligocheti dell'Indocina e del Mediterraneo Orientale. *Mem. mus. civ. st. nat., Verona*, 5: 321-336.
- Omodeo, P., 1956b - Contributo alla revisione dei Lumbricidae. *Arch. zool. ital.*, 41:129-212.
- Omodeo, P., 1956c - Problemi faunistici riguardanti gli Oligochaeti terricoli della Sardegna. *Atti. Soc. Tosc. Sci. Nat.*, 61:3-15.
- Omodeo, P., 1956d - Sistematica ed distribuzione geografica degli Hormogastrinae (Oligochaeti). *Arch. bot. biogeograf. ital.*, 32 (ser. 4, I), 4, 159-177.
- Omodeo, P., 1984 - The earthworm fauna of Sardinia. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 21 (1):115-126.
- Omodeo, P., 1988 - The genus *Eophila* (Lumbricidae, Oligochaeta). *Boll. zool.* 55 : 73-84.
- Omodeo, P. & P. Crespi, 1982 - Oligochaeta of the Pontine and Tuscan archipelagos. *Rev. écol. biol. sol.*, 19: 451-461.
- Omodeo, P. & G. Martinucci, 1987 - Earthworms of Maghreb. In: *On earthworms*. A. M. Bonvicini Pagliai and P. Omodeo (eds.), Selected Symposia and Monographs U. Z. I., 2, Mucchi, Modena, 235-250.
- Omodeo, P. & E. Rota, 1987 - Caractères originaux des peuplement des îles tyrrhéniennes en Oligochètes terricoles. *Bull. soc. Zool. France*, 112 (1-2):197-214.
- Omodeo, P. & E. Rota, 1989 - Earthworms of Turkey. *Boll. Zool.*, 56:167-199.
- Omodeo, P. & E. Rota, 1991 - Earthworms of Turkey. II. *Boll. Zool.*, 58: 171-181.
- Omodeo, P. & M. Vaillaud, 1967 - Les oligochètes de la savane de Gpakobo en Cote-d'Ivoire. *Bull. L.F.A.N. (A.)*, 29: 925-944.
- Perel, T. S., 1962 - Novij vid dozsgyevogo cserveja iz Zapadnoj Szibirii. *Eisenia malevici* sp. n. (Oligochaeta: Lumbricidae). *Zool. Zsurn.*, 41: 454-456.
- Perel, T. S., 1962 - Komplekszi pocsvennih beszpozvonocsnih v stolzsnih szosznjakah razlicsnih tipov. *Pedobiologia*, 1: 174-188.
- Perel, T. S., 1973 The shape of the nephridial bladders as a taxonomic character in the systematics of Lumbricidae. *Zool. Anz., Leipzig* 191 (1973), 5/6, 310-317.

- Perel, T. S., 1974 - Revision of the genus *Eisenia* Malm., 1877 em. Michaelsen, 1900. *Zool. Zhurn.*, 53 (11): 1604-1515.
- Perel, T. S., 1975 - Life-forms of Lumbricidae. *Zhurn. Obsch. Biol.*, 36 (2): 184-202.
- Perel, T. S., 1976 - A critical analysis of the Lumbricidae genera system (with key to the USSR fauna genera), *Rev. écol. biol. sol.*, 13(4):635-643.
- Perel, T. S., 1977 - Key to Lumbricidae genera based on the shape and position of nephridial bladders as a taxonomic character (USSR fauna taken as an exemple). *P. cent. pir biol. exp.*, 9: 85-94.
- Perel, T. S., 1979 - Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna. (Russian). Akademia Nauka, Muscov, 272 pp.
- Perel, T. S., 1982 - Geographical peculiarities of reproduction of the earthworm of the family Lumbricidae (Oligochaeta). *J. Gen. Biol.*, 63: 649-658.
- Perel, T. S., N. S. Bulatova & A. G. Viktorov, 1985 - Chromosome races and area of *Eisenia atlavyniteae* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Doklady Akademy Nauk USSR*, 272: 499-500.
- Perel, T. S. & A. S. Grafodatsky, 1983 - Polymorphism of *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Oligochaeta: Lumbricidae). *Doklady Akademy Nauk USSR*, 269: 1019-1021.
- Perel, T. S. & A. S. Grafodatsky, 1984 - New species of the genus *Eisenia* (Lumbricidae, Oligochaeta) and their chromosome sets. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 63: 610-612.
- Perel, T. S. & L. M. Semenova, 1972 - The texture of longitudinal somatic muscles in Lumbricidae (Oligochaeta) and its phylogenetic signification. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 9 (4): 683-696.
- Perrier, E., 1872 - Recherches pour servir à l'histoire des lombriciens terrestres. *Nouv. Arch. Mus. nat., Paris*, 8: 5-198.
- Perrier, E., 1873 - Etudes sur un genre nouveau de lombriciens (Genre *Plutellus* E. P.). *Arch. Zool. exp. gen.* 2: 245-268.
- Perrier, E., 1874 - Sur un nouveau genre de Lombriciens indigènes. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 80: 15-82.
- Perrier, E., 1875 - Sur les vers de terre des îles Philippines et de la Cochinchine. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 81: 1043-1046.
- Perrier, E., 1881 - Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres, IV. Organisation des *Pontodrilus* (E. P.). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 9: 175-248.
- Pop, V., 1938 - Neue Lumbriciden aus Rumänien. *Bul. Soc. Sci. Cluj.*, 9: 134-152.
- Pop, V., 1941 - Zur Phylogenie und Systematik der Lumbriciden. *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 74: 487-522.
- Pop, V., 1943 - Einheimische und ausländische Lumbriciden des ungarischen National Museums in Budapest. *Ann. hist. nat. mus. Hung.*, 36: 12-24.
- Pop, V., 1947a - Die Lumbriciden der Ostalpen. *An. acad. rom. Mem. sct. st. Ser. III*, 22: 1-49.
- Pop, V., 1947b - *Allolobophora dugesi* (Rosa) var. *getica*, une nouvelle variété de Lombricidé de la Roumanie. *C. R. C. Zool. Cluj*, 8-9.
- Pop, V., 1947c - Lombriciens de la Corse. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 85: 1-18.
- Pop, V., 1948 - Lumbricidele din România. *An. acad. repub. pop. Române, Ser. (A)* 1 (9): 123 pp.
- Pop, V., 1952 - Revizuirea sistematica a genului de Lumbricidae *Eiseniella*. *An. Acad. R. P. R.*, 3: 172-186.
- Pop, V., 1964 - Noi date faunistice si sistematic asupra Lumbricidelor (Oligochaeta) din Romania. *Stud. Univ. Babeş-Bolyai, Ser. Biol.*, 2: 107-116.
- Popper, K., (1934) 1973 - La logique de la découverte scientifique (trad. De «the logic of scientific discovery reprenant 'Logik der Forschung', 1934). Ed. Payot, Paris, 1-480.
- Qiu, J. -P., 1998 - Biodiversité, environnement et intégrologie appliqués aux lombriciens du pourtour méditerranéen. *Doc. pédozool. intégral.*, 3, 2, 29-37.
- Qiu, J.-P. et M. B. Bouché, 1998a - L'interprétation des caractéristiques lombriciennes. *Doc. pédozool. intégral.*, 3, 5, 119-178.
- Qiu, J.-P. et M. B. Bouché, 1998b - Eléments de paléobiogéographie lombricienne. *Doc. pédozool. intégral.*, 3, 7, 217-223.
- Qiu, J.-P., M. B. Bouché, et P. Soto, 1998 - L'acquisition, la rationalisation et la gestion des connaissances : application à la biodiversité lombricienne. *Doc. pédozool. intégral.*, 3, 3, 39-56.
- Raunkiaer, C., 1905 - Types biologiques pour la géographie botanique. *Acad. roy. sci. lett. Danemark*, 5: 347-437.
- Ribaucourt, E., 1896 - Etude sur la faune Lombricide de la Suisse. *Rev. Suisse Zool.*, 4:1-110.
- Ribaucourt, E., 1901 - Etude sur l'anatomie comparée des Lumbricides. *Bull. Sci. Fr. Belg.*, 35: 211-312.
- Rosa, D., 1886 - Note sui Lombrichi del Veneto. *Atti. R. Ist. Veneto*, 6 (4): 673-687.
- Rosa, D., 1889 - Note sui Lombrichi iberici. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino*, 4(63):1-5.
- Rosa, D., 1891 - Die exotische terricolen des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. *Ann. naturh. (Mus.) Hofmus., Wien* 6: 379-406.
- Rosa, D., 1892 - Descrizione dell'*Allolobophora festae* nuova specie di Lumbricidae. *Boll. Mus. Zool. Ana. Comp., Torino*, 7:1-4.
- Rosa, D., 1893a - Viaggio del Dr. Festa in Palestina, nel Libano e regione vicini. II. Lumbricidi. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 8 (160): 1-14.
- Rosa, D., 1893b - Catalogo e distribuzione geografica dei Lumbricidi. *Boll. Mus. Zool. Ant. Comp. Univ. Torino*, 8: 1-5.
- Rosa, D., 1893c - Lumbricidi II. "Viaggio del Dr. E. Festa in Palestina, nel Libano et regione vecine". *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 8 (160): 1-14.
- Rosa, D., 1894a - Viaggio del Dr. E. Festa in Palestina, nel Libano e regioni vicine. II. Lumbricidi. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univ. Torino*, 8 (n. 160): 1-14.
- Rosa, D., 1894b - *Allolobophora ganglbaueri* ed. *A. oliveirae*, nuove specie de Lumbricodi europei. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 9: 170.
- Rosa, D., 1895a - *Allolobophora dugesii*, nuova specie di Lumbricidae europeo. *Boll. mus. zool. anat. comp. Torino*, 10 (205): 1-3.
- Rosa, D., 1895b - Nuovi lombrichi dell'Europe orientale. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 10 (215): 1-8.
- Rosa, D., 1896 - *Allolobophora tigrina* ed *A. exacystis* n. sp. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 10 (246): 1-8.
- Rosa, D., 1901 - Un lombrico cavernicolo (*Allolobophora spelaea* n. sp.). *Atti. Soc. Nat. Modena*, 4: 36-39.

- Rosa, D., 1903 - L'*Allolobophora (Eophila) nematogena* n. sp. e i suoi speciali linfociti. *Atti. Soc. Nat. Modena*, 5: 11-13.
- Rosa, D., 1905a - Terricolen. In: "Ergebnisse einer naturwissenschaftlichen Reise zum Erdschias-Dag". *Ann. naturhist. Hofmus. Wien*, 20: 104-106.
- Rosa, D., 1905b - L'*Allolobophora minuscula* n. sp. *Atti. Soc. Nat. Modena*, 7: 38-39.
- Rosa, D., 1905c - Descrizione dell'*Allolobophora cuginii*, nuova specie di lombrico des Modenese. *Atti. Soc. Nat. Modena*, 7: 138-139.
- Rosa, D., 1906 - Sui nefridi con sbocco intestinale comune nella *Allolobophora antipae*. *Arch. Zool. It.*, 3: 73-97.
- Roux, M., 1985 - Algorithmes de classification. Masson, Paris, 1-150.
- Sapkarev, J., 1969 - Neue Regenwurmer-Arten (Lumbricidae) aus den osterreichischen Karawanken. *Opusc. Zool.*, 9 (2): 374-384.
- Sapkarev, J., 1970 - Memerkungen zur Probleme von *Octolasion (Octodrilus) croaticum* (Rosa, 1895), nebst Beschreibung von zwei neuen Arten der Untergattung *Octodrilus* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Opusc. Zool.*, 10: 165-174.
- Sapkarev, J., 1971 - Neue Regenwürme (Oligochaeta: Lumbricidae) aus Mazedonien. *Fragmentia Balcanica*, 8: 149-164.
- Sapkarev, J., 1972 - The fauna of earthworms of Macedonia. 3. The Earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) of the Vally of Pelagonia; *Fragm. Balcanica Mus. Macedonici Sc. Nat.*, 9: (n. 13): 125-135.
- Sapkarev, J., 1975 - Neuereangaben zur Kenntnis der Regenwürmer (Oligochaeta: Lumbricidae) aus Montenegro, Jugoslawien. *Ann. Fac. Sci. Univ., Skopje*, 27-28: 27-38.
- Sapkarev, J., 1976 - The fauna of earthworms of Macedonia. 6. The earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) of the Prespa Valley. *Ann. Fac. Sci. Univ., Skopje*, 29: 30-37.
- Sapkarev, J., 1977 - Contribution to the knowledge of earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) from Slovenia, Yugoslavia. *Godisen zbornik, Skoplje*, 30: 47-56.
- Sapkarev, J., 1978 - Contribution ti the knowledge of earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) from Croatia, Yugoslavia. *Glasn. zem. muz., Sarajevo*, 18: 125-141.
- Sapkarev, J., 1980 - Prilog poznavanju kisnih glista (Lumbricidae) SR Srbije. *Zbornik radova faune SANU*, 1: 165-179.
- Sapkarev, J., 1989. - Description of new species of earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) from Yugoslavia. *Mac. Acad. Sci. Art*, 7(1-2):33-46.
- Satchell, J. E., 1967 - Color dimorphism in *Allolobophora chlorotica* Sav. (Lumbricidae). *J. anim. ecol.*, 36: 623-630.
- Savigny, J., 1826 - Analyse d'un Mémoire sur les Lombrics par Cuvier. *Mem. acad. sci. inst. France*, 5: 176-184.
- Sims, R. W., 1966 - The classification of the Megascoleoid earthworms: an investigation of oligochaete systematics by computer techniques. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 177: 125-141.
- Sims, R. W., 1980a - A preliminary numerical évaluation of the taxonomic characters of *Allolobophora* auct. and some allies (Lumbricidae: Oligochaeta) occuring in France. *Pedobiologia*, 20 (3):212-219.
- Sims, R. W., 1980b - A classification and the distribution of earthworms, suborder Lumbricina (Haplotoxida: Oligochaeta). *Bull. British Mus. nat. Hist., (Zool. ser.)*, 39 (2): 103-124.
- Sims, R. W & E. G. Easton, 1972 - A numerical revision of the earthworm genus *Pheretima* auct. (Megascolecidae: Oligochaeta) with the recognition of new genera and an appendix on the earthworms collected by the Royal Society Nirth Borneo Expedition. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4: 169-268.
- Spencer, W. B., 1888 - The anatomy of *Megascolides australis* (the giant earthworm of Gippsland). *Trans R. Soc. vict.*, 1 (1): 3-60.
- Spencer, W. B., 1900 - Tuther descriptions of Australian earthworms, Part 1. *Proc. R. Soc. vict.*, 13 (n. s.) (1): 29-97.
- Stebbins, G. L., 1950 - Variation and evolution in Plants. Columbia Univ. Press, New York, 643 pp.
- Stephenson, J., 1930 - The Oligochaeta. Ed. Clarendon press, Oxford, 1-978.
- Tansley, A. G., 1935 - The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16 (3): 284-307.
- Tétry, A., 1936 - Une nouvelle station française de *Lumbricus friendi* Cognetti. *Bull. Soc. Sci. Nancy, nov. sér.*, 1936, 1-160.
- Tétry, A., 1937a - Révision des lombriciens de la collection de Savigny. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 9: 140-155.
- Tétry, A., 1937b - Description d'une nouvelle espèce de Lombricien (*Allolobophora cupulifera*). *Bull. Soc. Sci. Nancy*, 10: 119-123.
- Tétry, A., 1938 - Révision des lombriciens de la collection de Savigny (2e note). *Bull. Mus. nati. hist. nat., Paris, 2e sér.*, 10 (1): 72-812.
- Tétry, A., 1937c - Sur la synonymie d'un ver de terre commun en Lorraine (*Allolobophora terrestris* Savigny). *Bull. Soc. Sci. Nancy*, 10: 51-60.
- Tétry, A., 1939a - Les Lumbriciens actuellement connus en France et leur distribution. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 64: 32-41.
- Tétry, A., 1939b - Description d'une Lumbricien nouveau de la faune française (*Eophila dollfusi* n. sp.). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, (ser. 2), 11 (2): 254-257.
- Tétry, A., 1942 - Description d'une nouvelle forme française de lombricien: *Eophila dugesi* Rosa forme *sanaryensis* Tétry. *Revue Scientifique*, 80 (3210-3211): 322-324.
- Tétry, A., 1944 *Octolasion calariensis* n. sp. Un nouvel Oligochaete français. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 16: 179-182.
- Vaillant, L., 1868 - Notes sur l'anatomie de deux espèces de *Perichaeta* et essai de classification des Annélides lombriciens. *Ann. Sci. Nat. Ser. 5*, 10: 225-256.
- Vaillant, L., 1889 - « Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce. Vol. 3. Lombriciens, Hirundiens, Bdellomophes, Térétulairiens et Planariens ». Paris.
- Vannier, A., 1970 - Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. In « Les microarthropodes et l'état hydrique du sol », éd. C. N. R. S., Paris, 25-258.

- Vejdovsky, F., 1884 - System und Morphologie der Oligochaeten. Prague: Franz Rivnac, 1-172.
- Wegener, A., 1920 - Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. In: Die Wissenschaft. Vieweg Verlag, Braunschweig (cit  in Michaelsen, 1922).
- Zicsi, A., 1958 - Beitr ge zur Kenntnis der ungarischen Lumbricidengattung, I. *Opusc. Zool. Budapest*, 2: 55-60.
- Zicsi, A., 1962 - Beitr ge zur Lumbriciden-Fauna Spaniens. *Ann. univ. sci. Budapest, Sect. Biol.*, 5: 281-285.
- Zicsi, A., 1970 - Regenw rmer (Oligochaeta: Hormogastridae, Lumbricidae) aus Spanien. *Opusc. zool. Budapest*, 10: 371-378.
- Zicsi, A., 1977 - Neue Regenw rmer (Oligochaeta: Lumbricidae) aus den Atlantischen Pyren en. *Rev. Suisse Zool.*, 84 (3): 681-685.
- Zicsi, A., 1978 - Revision der Art *Dendrobaena platyura* (Fitzinger, 1833) (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta zool. Hung.*, 24: 439-449.
- Zicsi, A., 1981a - Weitere Angaben zur Lumbricidenfauna Italiens (Oligochaeta: Lumbricidae). *Opusc. zool. Budapest*, XVII-XVIII: 157-180.
- Zicsi, A., 1981b - Probleme der Lumbriciden-Systematik sowie die Revision zweier Gattungen. *Acta zool. Hung.*, 27:431-442.
- Zicsi, A., 1982a - Verzeichnis der bis 1971 beschriebenen und Revidierten Taxa der Familie Lumbricidae (Oligochaeta). *Acta zool. Hung.*, 28:421-454.
- Zicsi, A., 1982b - Revision zweier Bretscherischen Regenwurm-Arten (Oligochaeta: Lumbricidae). *Rev. Suisse Zool.*, 89 (2): 553-565.
- Zicsi, A., 1985 -  ber die Gattungen *Helodrilus* Hoffmeister, 1845 und *Proctodrilus* gen. n. (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta Zool. Hung.*, 31(1-3):275-289.
- Zicsi, A., 1986 -  ber die taxonomischen Probleme der Gattung *Octodrilus* Omodeo, 1956 und *Octodriloides* gen. nov. (Oligochaeta: Lumbricidae). *Opusc. Zool. Budapest*, 22: 103- 112.
- Zicsi, A. & V. V. Pop, 1984 - Neue Regenw rmer aus Rum nien (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta Zool. Hung.*, 30: 241-248.
- Zicsi, A. & V. V. Pop. 1992 - *Cernosvitovia munteniana* sp. n. ein neuer Regenwurm aus Rum nien (Oligochaeta: Lumbricidae). *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.*, 88: 125-127.
- Zicsi, A. et J. Sapkarev, 1982 - Eine neue *Cernosvitovia*-Art aus Jugoslawien (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta zool. acad. Hung.*, 28 (1-2): 181-182.