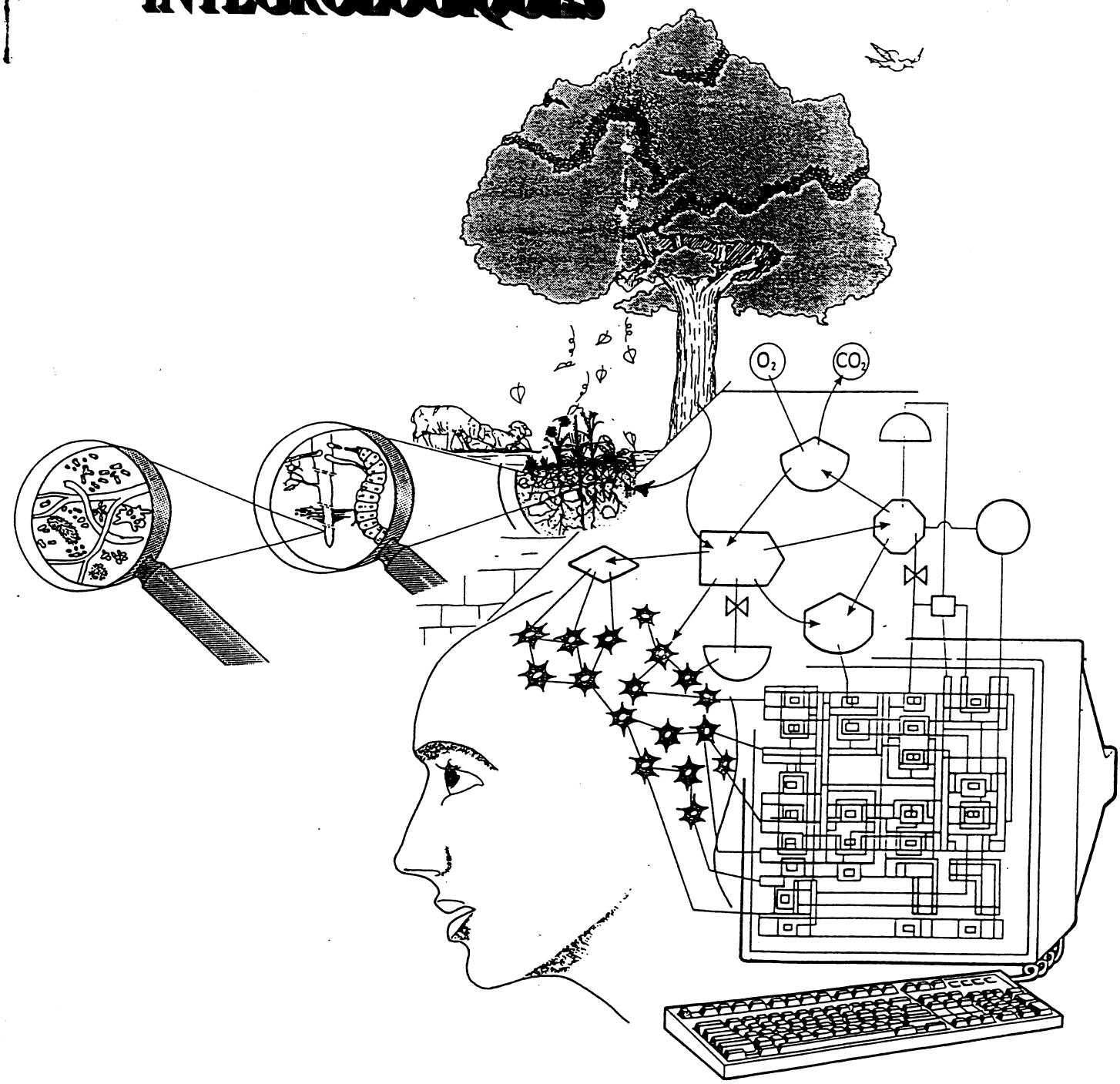
PU 312

ISSN : 0180-9555

DOCUMENTS PEDOBIOLOGIQUES & INTEGROLOGIQUES



VOLUME 3 FASCICULE 5

ISSN : 0180-9555 Doc. pédozool. intégrol. 3, 5, 119-178 décembre 1998

L'interprétation des caractéristiques lombriciennes

The interpretation of earthworm characteristics

Par / by

Qiu Jiang-Ping et Marcel B. Bouché

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

Mots-clés : Interprétation scientifique, évolution, lombricien, reproduction, catégorie écologique, taxinomie, taxonomie, analyse factorielle des correspondances, phylogenèse.

Key-words : Scientific interpretation, evolution, factorial correspondance analysis, earthworm, reproduction, ecological categorie, taxonomy, taxinomy, cluster analysis, phylogenesis.

Nomenclator taxonomicum : Annelida, Oligochaeta, Haplotaxida, Lumbricoidea, Lumbricidae, Diporodrilidae, Hormogastridae, Ailoscolecidae, Sparganophilidae, Megascolecidae, Criodrilidae.

Résumé : L'interprétation des caractéristiques lombriciennes a été effectuée dans le but de distinguer les divergences évolutives à signification phylogénétique des convergences adaptatives à signification écologiques. Les premières permettront d'établir les taxons, les secondes les catégories écologiques. Contrairement à l'usage dominant ce n'est pas une démarche d'assemblage ascendant de taxons élémentaires (individus, espèces, ...) qui a été pratiquée mais une hiérarchie descendante depuis une matrice décrivant plus de 300 taxons et 1 500 modalités de caractéristiques. Elle a été pratiquée par un système de choix successifs aidés par des moyens statistiques multivariés : Analyses Factorielles des Correspondances et taxinomies numériques sans, puis avec pondérations. Une hiérarchie descendante, phylogénétiquement plausible en a été déduite. Une discussion sur la signification des caractéristiques somatiques et sexuelles a été replacée dans son cadre évolutif : la sélection naturelle portant sur les individus avec toutes leurs caractéristiques.

Summary : The interpretation of earthworm characteristics is made with the aim to distinguish between the evolution divergences having a phylogenetic meaning and the adaptative convergnence having an ecological meaning – The first ones allow the definition of taxa while the second ones allow the recognition of ecological categories. Contrarily to the dominant practice the taxonomical hierarchy was not built by an ascending assemblage starting from elementary taxa (individuals, species, ...) but by a descending hierarchy starting from a data matrix (more than 300 species described by 1 500 characteric varieties). This dessending hirerachisation was made by a serie of successive choices with the help of varius mutivariate analysis : Factorial Correspondance Analysis and numerical clusterings without, then with, ponderations. Then, a plausible phylogenetic descending hierarchy will be established. A discussion on the relative meaning of the sexual and somatic characteristics is made in its evolutive context : the natural selection acting on individuals with all their characteristics.

I. Introduction 120
II. Moyens statistiques 121
2.1. Présentation des données 121
2.2. Méthodes d'analyses multivariées utilisées 123
2.2.1. L'analyse factorielle des correspondances (AFC) 124
2.2.2. La pondération 124
2.2.3. La classification hiérarchique 124
III. Résultats des analyses multivariées 125
3.1. Etude du tableau caractéristiques-taxons des Lumbricoidea 125
3.1.1. Analyse factorielle des correspondances (AFC) 125
3.1.2. Classification automatique des taxons de Lumbricoidea 129

3.2. Etude caractéristiques-taxons sur certains Lumbricidae 133
3.2.1. L'AFC 133
3.2.2. Classification automatique des taxons 136
3.3. Conclusion des analyses multivariées sur les Lumbricoidea et Lumbricidae 140
3.4. Etude caractéristiques-taxons sur le genre *Prosellodrilus* Bouché, 1972 141
3.4.1. L'AFC sans pondération des caractéristiques 141
3.4.2. Classification automatique des taxons de *Prosellodrilus* fondé sur l'AFC sans pondération 144
3.4.3. L'AFC avec pondération de certaines caractéristiques 145
3.4.4. Classification automatique des taxons de *Prosellodrilus* fondé sur l'AFC avec la pondération de certaines caractéristiques 148
3.4.5. Conclusions relatives à l'AFC et à la classification automatique des *Prosellodrilus* 149
3.5. Etude des caractéristiques-taxons du genre *Zophoscolex* gen.nov. 150
3.5.1. L'AFC sur les *Zophoscolex* 151
3.5.2. Classification automatique des taxons de *Zophoscolex* 153
3.5.3. Conclusion sur l'étude des caractéristiques-taxons des *Zophoscolex* 154
IV. Guide pour l'interprétation des caractéristiques 155
4.1. Principes 155
4.2. Les adaptations à la vie terricole 156
4.3. Les modalités de la reproduction 156
4.3.1. Parthénogenèse 157
4.3.2. Amphigonie 157
V. Interprétation morpho-fonctionnelle des organes somatiques 160
5.1. Modalité 160
5.2. Le travail du sol : les dissépiments 161
5.3. Le stockage des aliments : le jabot 161
5.4. Le broyage des aliments : le gésier 161
5.5. L'apparition de la glande de Morren 163
5.6. La digestion et le typhlosolis 163
5.7. Le système sanguin et respiratoire 163
5.8. L'osmorégulation et l'excrétion : la diversification par les pores néphridiens et vessie 164
5.9. La régulation des volumes : les pores coelomiques 164
VI. L'interprétation morpho-fonctionnelle des organes liés à la reproduction 164
6.1. Postgastriens : incompatibilités segmentaire liées au gésier, clitellum, canal déférent et glande de Morren 164
6.2. L'association des puberculums et du clitellum 165
6.3. L'acquisition du transfert indirecte du sperme 166
6.4. La coaptation puberculo-thécale 166
6.5. Les spermathèques 166
6.6. La nervure génitale : une ou deux fonction (s) 167
6.7. Les spermathophores et la reprodution phorale 167
6.8. Les chaetophores 170
6.9. Les vésicules séminales 170
6.10. Interprétation synthétique des fonctions 170
VII. Interprétation synthétique de l'adaptation, la phylogenèse et l'évolution des lombriciens 171
7.1. Histoire de l'évolution adaptative des lombriciens 171
7.2. Spécialisation écologiques des lombriciens 172
7.2.1. Diversité et places écosystémiques 172
7.2.2. Colonisation des sols et modalités de reproduction 173
7.2.3. Intercompétition et endémicité 173
7.2.4. Leurs places dans les écosystèmes : les catégories écologiques 174
VIII. Références 175

I. Introduction et modalités d'interprétation

Nous avons (Qiu *et al.,* 1998) décrit l'information dont nous disposons en pratique et en théorie, en montrant combien il serait possible d'accéder à la totalité des éléments de connaissances acquis (au niveau des lombriciens dans un premier temps) si une gestion intégrée et translinguistique, aujourd'hui possible, était mise en place.

Mais ces éléments de connaissances sont fondés sur les quelques faits observés directement depuis les systèmes concrets (écosystèmes, industries, ...) **et sur les interprétations** que nous abordons ici.

L'essentiel étant que nous essayons de comprendre la situation actuelle. C'est évidemment l'état présent de l'adéquation des organismes dont nous nous occupons avec les écosystèmes dont ils sont des éléments. C'est aussi le produit d'une histoire, les composants écosystémiques actuels n'étant pas apparu *ex-nihilo* au présent mais résultant

de l'évolution antérieure des composants écosystémiques où les lombriciens s'inscrivent. Tenter de comprendre le présent c'est nécessairement essayer de s'imaginer le passé.

Les interprétations introduisent des hypothèses, à commencer par admettre que notre faible perception du réel nous permet de tenter des interprétations. La réalité des systèmes où vivent les lombriciens sont des systèmes complexes, c'est-à-dire des systèmes dont nous n'observons qu'une partie des composants. Réduire l'interprétation à d'une caractéristique biologique par rapport à une caractéristique du milieu est donc une démarche très osée, pour ne pas dire aventureuse. A l'inverse prendre en compte l'ensemble des caractéristiques des lombriciens et des écosystèmes où ils ont vécu et vivent pour expliquer leur maintenance jusqu'à présent et leur place animale écosystémiquement prépondérante est hors d'atteinte. Ce serait seul satisfaisant. Faute de cette connaissance inaccessible nous allons au moins essayer de tenir compte simultanément, et sans trop nous y perdre, du maximum d' information qui nous at été concrètement accessible en regrettant que, faute d'une intégrologie généralisée (Bouché, 1996) nous n'ayons pu que travailler sur une fraction du savoir qui par ailleurs existe.

Nous allons commencer par les outils statistiques qui nous permettent de dépasser les synthèses monofactorielles et puis ordonner la démarche à partir du plus grand nombre de caractéristiques (chapitre 2 et surtout 3) puis nous allons nous efforcer de dépasser cette interprétation fondée sur les caractéristiques actuelles pour reconstruire un passé ayant conduit à la situation actuelle en essayant de justifier nos choix pour les soumettre aux futures critiques (chap. 4 à 7).

II. Moyens statistiques

Il y a en gros deux groupes des moyens statistiques. La statistique classique s'est axée sur l'étude d'un nombre restreint de caractères sur un ensemble d'individus. Elle a développé les notions d'estimation et de tests fondées sur des hypothèses probabilistes restrictives. Cependant dans la pratique les individus observés sont fréquemment décrits par un grand nombre de caractères. Les statistiques descriptives multivariées permettent une étude globale des individus (taxons) et des variables (caractères) en utilisant généralement des représentations graphiques. Les données peuvent être analysée selon plusieurs points de vue.

La recherche des ressemblances ou des différences entre individus peut être un des objets de l'analyse : on considère que deux individus se ressemblent lorsque leurs profils selon les différents caractères sont voisins ; il est possible à l'aide d'une méthode factorielle de représenter ces proximités entre individus numériquement et sur un graphique. Les méthodes de classification permettent de les regrouper en catégories relativement homogènes.

La description des relations entre caractères peut être un autre objet d'analyse : deux caractères sont considérés comme liés ou corrélés s'ils varient de la même façon sur les différents individus (taxons). Tout cela est fondé sur l'hypothèse que ces caractères ont un même poids, donc on cherche uniquement à mettre en évidence les groupes de caractères soit liés, soit indépendants. Cela peut engendrer certains inconvénients pour l'interprétation dans la taxonomie, surtout l'interprétation phylogénétique ou écologique d'organismes, car on n'y considère pas qu'un caractère joue un même rôle dans son évolution (= historique) que dans l'adaptation à son milieu (qui peut être très récente). Autrement dit les caractères d'organismes ne devront pas être traité mathématiquement avec des poids identiques si on se place dans un objectif historique. Dans ce cas, une solution est de pondérer les caractères selon l'objectif d'analyse.

Notre objectif est d'interpréter de façon synthétique (= en partant des caractéristiques individuelles vers une hiérarchie ascendante) en utilisant l'ensemble des caractères morphologiques des taxons observés afin d'interpréter ces caractères morphologiques et de classer les taxons.

Nous avons eu recours à des analyses multivariées (AFC) et classifications hiérarchiques qui nous ont permis de traiter simultanément la totalité des informations recueillies. L'interprétation par ces traitements porte initialement sur l'hypothèse que les caractères morphologiques sont historiquement identiques dans le traitement. La deuxième étape, c'est-à-dire la pondération des caractères morphologiques, n'a été pratiquée que quand les résultats sans pondération n'ont pas été satisfaisants. Faute de temps nous n'avons pas exploité cette puissante méthode d'analyse dans toutes ses conséquences.

Deux études multivariées ont été pratiquées dans ce travail : l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et les Classifications Hiérarchiques (Roux, 1985), exécutées grâce au logiciel STATOSCOPE, mise au point par le Professeur Maurice Roux et dont les distances utilisées dans cette classification sont celles de l'AFC.

2.1. Présentation des données

Nous avons effectué la saisie des données dans la base des données relationnelles ECORDRE du laboratoire de zooécologie du sol, CEFE/CNRS de Montpellier (Microsoft Access) (Qiu *et al.*, 1998.). Les tableaux créés ont été utilisés pour les différentes analyses.

Nous disposons d'un tableau principal et de plusieurs sous tableaux dans ECORDRE. Cette riche information contient plus de 280 taxons de Lumbricoidea (Qiu et Bouché, 1998a), en lignes, et plus de 200 caractères observés, en colonnes. Ces tableaux ont des données mixtes qualitatives et quantitatives. Les données qualitatives sont codés (Qiu *et al.,* 1998) et les données quantitatives seront ordonnées en lots de façons différentes selon la nature de la métrique ou de rapports utilisés (système métrique international, métrique lombricienne relative, rapport entre organes) et selon les traitements.

Les données que nous avons saisis dans la base de données comprennent tous les caractères que nous avons observés et dont certains sont taxonomiquement importants (constants au niveau des groupes et interprétables au niveau morpho-fonctionnelle et phylogénétiques), certains ont peu de sens taxonomique (variable au niveau des groupes, même au niveau des espèces et individus) et certains sont très arbitraires ou imprécis à cause de difficultés d'observation, ce

qui peut produire des confusions pour une interprétation taxonomique. Faute d'espace en mémoire pour les interprétations taxonomiques, nous avons enlevé les caractères considérés *a priori* comme taxonomiquement peu importants, flous et imprécis et nous gardons les caractères taxonomiquement importants, ce qui est une pondération extrême (en tout ou rien). Au niveau des taxons, nous gardons un maximum de taxons afin de représenter au mieux les Lumbricoidea. Ces préparations de matrices avant les traitements adaptera aussi celles-ci aux possibilités du programme. Si tous les caractères sont gardés, ils forment plus de 1500 modalités et dépassent la capacité du logiciel. Les caractères écartés, considérés comme "peu importants", sont par exemple, le poids de l'individu, les sillons longitudinaux et les sillons transversaux, ceux de l'épithélium ; ceux arbitraires, par exemple, la variabilité de limites du clitellum et du puberculum ; ceux peu variables, par exemple, la situation, la forme et la grosseur des pores femelles, les caractéristiques des ovisacs ; ceux difficiles à préciser, par exemple, la position de la jonction des canaux déférents, le type de capsule séminale ; ceux qui semblent avoir une redondance, par exemple, quand on a décrit la forme de la vessie, la position du méat précystal et l'orientation de la vessie (Qiu *et al.*, 1998), les rapports cystaux sont devenus au moins en partie redondants ; ceux qui ne sont pas constants et varient même entre individus d'une même population, par exemple, les chaetophores et les dissépiments ; ceux avec un important manque de données.

Cette élimination *a priori* de caractéristiques est peu satisfaisante car elle aurait du résulter des analyses multivariées. Mais les limitations du logiciel sont aussi celles de l'interpréteur ; la très grande richesse de l'information devient très difficile à comprendre puis à expliciter.

En conséquence nous avons sélectionné un tableau restreint en comprenant 270 taxons, en ligne (Qiu et Bouché, 1998) : les taxons marqués par * au début du nom) et 42 caractères, transformés en 150 modalités dans le tableau disjonctif, en colonne (tableau 1).

Tableau 1. Codes et lots des caractéristiques retenues pour les Lumbricoidea

Codes/lots	Caractéristiques	Codes/lots	Caractéristiques
SNE1	Nombre maximal de segments : 1-173	G20	Progésier en 7,51 : absent
SNE2	Nombre maximal de segments : 174-346	G21	Progésier en 7,51 : présent
SNE3	Nombre maximal de segments : 347-419	G30	Progésier en 8,51 : absent
SNE4	Nombre maximal de segments : 419-592	G31	Progésier en 8,51 : présent
SNE5	Nombre maximal de segments : 593-	G4A0#	Localisation antérieure de postgésier : absente
SCF1	Forme du corps : cylindrique	G4A1#	Localisation antérieure de postgésier : en 14-16
SCF2	Forme du corps : applatie	G4A2#	Localisation antérieure de postgésier : en 17
SCF3	Forme du corps : subtrapézoïdale	G4A3#	Localisation antérieure de postgésier : en 18-19
SCF4	Forme du corps : quadrangulaire	G4A4	Localisation antérieure de postgésier : en 20-21
CAA1	Aplatissement caudal : inexistant	G4P0	Localisation postérieure de postgésier : absente
CAA2	Aplatissement caudal : net	G4P1	Localisation postérieure de postgésier : en 16-18
CLT1	Aplatissement cltellien : inexistant	G4P2#	Localisation postérieure de postgésier : en 19-20
CLT2	Aplatissement cltellien : net	G4P3#	Localisation postérieure de postgésier : en 21-26
PUT1#	Elagissement puberculien : inexistant	TY0	Typhlosolis : absent
PUT2#	Elagissement puberculien : net	TY1#	Typhlosolis : simple (massif)
PUT3#	Elagissement puberculien : fort	TY2#	Typhlosolis : penné
PUT4	Elagissement puberculien : très fort	TY3#	Typhlosolis : bifide (avec 1-3 intermédianes)
PUT5	Elagissement puberculien : hyperothrophie	TY4#	Typhlosolis :3-4 lamelles
PMC1#	Pigmentation cutanée : apigmentée	TY5	Typhlosolis : plus de 5 lamelles
PMC2#	Pigmentation cutanée : grise	TYD0	Début typhlosolis : absent
PMC3#	Pigmentation cutanée : brune à brune-noire	TYD1	Début typhlosolis : en 17-18
PMC4#	Pigmentation cutanée : vert à vert-grisâtre	TYD2#	Début typhlosolis : en 19-21
PMC5#	Pigmentation cutanée : rouge à rouge-vineuse	TYD3#	Début typhlosolis : en 22-24
PTT1	Type prostomium : zygolobique	TYD4#	Début typhlosolis : en 25-27
PTT2#	Type prostomium : prolobique	VEM1#	Début vessie monotone : en 1-7
PTT3#	Type prostomium : pro-épilobique	VEM2#	Début vessie monotone : en 8-34
PTT4#	Type prostomium : épilobique	VEM3	Début vessie monotone : en 35-45
PTT5#	Type prostomium : endobuccal	VEF0	Forme de vessie : acyste
PTT6#	Type prostomium : tanylobique	VEF1	Forme de vessie : leptocyste
SOD1#	Distribution des soies : écartées	VEF2	Forme de vessie : saccoïde
SOD2#	Distribution des soies : géminées	VEF3#	Forme de vessie : digitoïde
SOD3#	Distribution des soies : géminées s'écartant ou se rapprochant vers l'arrière	VEF4#	Forme de vessie : incurvée
SOD4#	Distribution des soies : ab : écartées, cd : géminées ou ab : géminées, cd : écartées	VEF5#	Forme de vessie : sigmoïde
PDC0	Position du 1er pore dorsal : absence	VEF6#	Forme de vessie : fourche
PDC1#	Position du 1er pore dorsal : en 3-8	VEO0#	Orientation de vessie : absente
PDC2#	Position du 1er pore dorsal : en 9-14	VEO1#	Orientation de vessie : proclinée

PDC3#	Position du 1er pore dorsal : en 15-	VEO2#	Orientation de vessie : réclinée
PND1#	Distribution néphridipores : en solfège	VEP0	Position méat précystal : absente
PND2#	Distribution néphridipores : en ligne	VEP1#	Position méat précystal : dorsale
MPA1	Situation axiale pores mâles : en 1-15	VEP2#	Position méat précystal : médiane
MPA2#	Situation axiale pores mâles : en 15,5	VEP3#	Position méat précystal : ventrale
MPA3#	Situation axiale pores mâles : en 15,51-16	VEN1#	Débouché néphridie : directe
MPA4#	Situation axiale pores mâles : en 16,01-20	VEN2#	Débouché néphridie : canal pariétal
MPA5#	Situation axiale pores mâles : en 21-	VEN3	Débouché néphridie : urètre à débouché intestinal
PPG0#	Grosseur porophores mâles : absence	VEN4	Débouché néphridie : urètre à débouché pariétal
PPG1#	Grosseur porophores mâles : réduit	TE10	Testicules en 10,51 : absents
PPG2#	Grosseur porophores mâles : développé	TE11#	Testicules en 10,51 : présents
CLF1#	Forme de clitellum : en selle	EPA0	Epididymes en 11,51 : absents
CLF2#	Forme de clitellum : en anneau	EPA1	Epididymes en 11,51 : peu développés
CLF3#	Forme de clitellum : en demi-anneau	EPA2	Epididymes en 11,51 : bien développés
CPM1#	Début minimal du clitellum : en 13-24	EPP0	Epididymes en 12,51 : absents
CMP2#	Début minimal du clitellum : en 25-35	EPP1	Epididymes en 12,51 : peu développés
CMP3#	Début minimal du clitellum : en 36-46	EPP2	Epididymes en 12,51 : bien développés
CPM4	Début minimal du clitellum : en 47-57	VS10#	Vésicules séminales en 9,51 : absentes
CPM5	Début minimal du clitellum : en 58-68	VS11#	Vésicules séminales en 9,51 : présentes
PUF0	Forme du puberculum : absente	VS20#	Vésicules séminales en 10,51 : absentes
PUF1#	Forme du puberculum : en lunette	VS21#	Vésicules séminales en 10,51 : présentes
PUF2#	Forme du puberculum : en gouttière/ linéaire/ fusiforme	VS30	Vésicules séminales en 11,51 : absentes
PUF3#	Forme du puberculum : en cupuliforme	VS31	Vésicules séminales en 11,51 : présentes
PDM0	Début minimal du puberculum : absence	CP0#	Capsules séminales : absentes
PDM1#	Début minimal du puberculum : en 15-23	CP1#	Capsules séminales : présentes
PDM2#	Début minimal du puberculum : en 23,01-33,5	ETT0	Type d'ensemble thècal : absent
PDM3#	Début minimal du puberculum : en 33,51-	ETT1#	Type d'ensemble thècal : en ligne
GM0	Glande de Morren : absente	ETT2#	Type d'ensemble thècal : en deux lignes
GM1	Glande de Morren : présente	ETT3#	Type d'ensemble thècal : en tache
GMA0	Position antérieure de la glande de Morren : absence	NS0	Nombre paires des spermathèques : absent
GMA1#	Position antérieure de la glande de Morren : avant le 11	NS1#	Nombre paires des spermathèques : 1-2
GMA2#	Position antérieure de la glande de Morren : après le 11	NS2#	Nombre paires des spermathèques : 3-4
GML0#	Localisation lumière glande de Morren : absence	NS3#	Nombre paires des spermathèques : 5-6
GML1#	Localisation lumière glande de Morren : en 10,51	NS4#	Nombre paires des spermathèques : 7-20
GML2#	Localisation lumière glande de Morren : en 11,51	SIA0	Situation axiale du dernière spermathèque : absente
GA0	Jabot : absent	SIA1#	Situation axiale du dernière spermathèque : avant 12
GA1	Jabot : présent	SIA2#	Situation axiale du dernière spermathèque : 12-13
G10	Progésier en 6,51 : absent	SIA3#	Situation axiale du dernière spermathèque : 14-15
G11	Progésier en 6,51 : présent	SIA4#	Situation axiale du dernière spermathèque : 16-19

: Ces caractéristiques seront dans un deuxième traitement (cf. 3.2).

2.2. Méthodes d'analyses multivariées utilisées

Le principe général de ces méthodes est de traiter un grand tableau ou matrice souvent compliqué, donc difficile à dépouiller, pour le remplacer par un tableau plus simple qui résume l'essentiel de l'information contenue dans ce tableau initial. La qualité de ces résumés est exprimée en pourcentage de l'information qu'ils restituent par rapport à l'information initiale. Ensuite, l'information résumée est figurée sous forme de graphiques qui sont de bonnes approximations des données initiales et représentent ces résumés.

La matrice est soumise à un algorithme qui extrait l'information utile (=non redondante) en condensant la partie de l'information la plus importante résumée sur un premier axe factoriel dont le logiciel indique l'importance (% d'information résumée sur cet axe). Cette première extraction laisse non condensée une information qui est à nouveau soumise au même traitement ; l'algorithme dégage alors un deuxième axe factoriel résumant la majeure partie de l'information restante de la matrice. Cette opération est

ensuite répétée pour tendre à épuiser l'information initiale non utilisée. En général, les logiciel arrêtent cette itération au 7ème axe factoriel pour des raisons d'édition en imprimante et parce que généralement l'essentiel est suffisamment résumé de cette manière.

Ces méthodes varient selon les objectifs et sont décrites dans divers ouvrages (Benzécri et Benzécri, 1980 ; Bouroche et Saporta, 1980 ; Roux, 1985). Ces techniques n'impliquent pas (AFC) ou peu d'hypothèse à leur niveau (mais il y en a à la préparation des matrices, comme décrit en 4.2.1). Elles sont dite descriptives par opposition aux méthodes statistiques inférencielles qui introduisent des hypothèses.

2.2.1. L'analyse factorielle des correspondances (AFC)

Proposée dans les années 60 par le Professeur Benzécri, l'AFC a été créée à l'origine pour traiter des tableaux de contingence présentant les effectifs des entités initiales ; lignes et colonnes jouent le même rôle. Elle a été étendue par la suite au cas d'un nombre quelconque de caractères. Cette technique a pour but de décrire le maximum de l'information contenue dans une matrice rectangulaire. Une édition graphique traduit la projection des individus et caractéristiques décrits par rapport à seulement deux axes : cela oblige à tenir compte d'abord de leurs contributions aux axes indiquées en tableau, la projection graphique pouvant être trompeuse. Par ses propriétés mathématiques et la richesse de ses interprétations, l'AFC est devenue la méthode privilégiée de description des données qualitatives. Elle constitue en particulier un des outils les plus puissants pour le dépouillement des études. Ici elle nous permet de traiter **simultanément** les données quantitatives (après regroupement en lots) et qualitatives.

Pour le traitement des tableaux rectangulaire des données par l'AFC, il faut d'abord les transformer en tableaux disjonctifs complets, dans lesquels les données sont codées 0 (=absence) et 1 (=présence). Ce codage permet d'analyser des caractères qualitatifs et quantitatifs dans un même tableau (ces derniers sous réserve d'un allotement).

Dans les tableaux disjonctifs complets, les colonnes représentent les caractéristiques morphologiques. Les données qualitatives sont codées de 2 à plusieurs états en suivant la nature de chaque caractère (Qiu *et al.*,1998) et les données quantitatives sont alloties en 2 à 5 (6) lots, c'est-à-dire que les variables quantitatives ont été divisées en 2 à 5 voire 6 groupes aux bornes différentes (tableau 1). Les taxons traités, en ligne, sont représentés par '1' dans les colonnes s'ils y ont les états décrits ou les lots correspondants et '0' sinon. En fait, la disjonction de matrice à partir d'un tableau codé se fait très facilement à l'aide du logiciel qui permet en plus de transposer le tableau disjonctif, ce qui nous laisse la liberté de choix pour les informations à traiter.

L'objectif de ce traitement est d'examiner, à partir des caractéristiques observées (qualifiées ou mesurées), les interrelations caractéristiques-taxons de lombriciens et de voir les regroupement des taxons en reconnaissant les groupes de caractères morphologiques ayant plus ou moins fondé ces regroupements (cf. classification hiérarchique).

2.2.2. La pondération

La pondération des caractéristiques permet d'introduire l'hypothèse que certaines caractéristiques sont plus importantes dans les traitements pour certaines interprétations. Donc elles prennent plus de poids que les autres, soumise à l'AFC et à la classification automatique afin d'obtenir un résultat plus pertinent pour l'objectif visé. En taxonomie l'usage des caractères actuels nous prive de la chronologie possible de leurs apparitions. Une connaissance phylogénétique sur les caractéristiques concernées est nécessaire avant les traitements avec pondération (Bouché, 1998). L'introduction des poids comme toute hypothèse est empirique.

Le programme a été récemment réalisé par le Prof. Roux. Son application est sous réserve stricte une interprétation phylogénétique des caractéristiques concernées. Nous ne pratiquons pas cette méthodes sur tous les groupes traités dans ce travail il faut prendre en compte les résultats obtenus sans pondération et la limite du temps d'interprétation. Nous ne la pratiquons que sur *Prosellodrilus*, un petit groupe que nous connaissons bien et où les traitements sans pondération nous donne des résultats non satisfaisants.

2.2.3. La classification hiérarchique

Les méthodes de classification automatique ont été extensivement décrites par Roux (1985). Comme les autres méthodes d'analyse des données, la classification automatique a pour but d'obtenir une représentation schématique simple d'un tableau rectangulaire de données dont les colonnes sont des caractères de l'ensemble des individus (taxons) observés, placés en ligne. Il s'agit donc de décrire les données en procédant à une réduction du nombre de groupes d'individus (taxons).

Le principal problème de la classification hiérarchique consiste à définir le critère de regroupement de deux classes, ce qui revient à retenir une métrique de mesure des distances entre classes. Tous les algorithmes de classification hiérarchique se déroulent de deux manières :

1) Les classifications hiérarchiques ascendantes : On part des taxons élémentaires pour les regrouper, on recherche à chaque étape les deux classes les plus proches, on les fusionne en une classe de niveau supérieur et on continue pour toutes les classes initiales, puis on recommence les fusions avec les classes de niveau immédiatement inférieur et ainsi de suite jusqu'à ce qu'il n'y ait plus qu'une seule classe qui constitue le tronc commun.

2) Les classifications hiérarchiques descendantes partent à l'inverse de l'ensemble des taxons et divisent successivement cet ensemble. Ceci produit des suites de partitions à l'intérieur des groupes principaux, puis des subdivisions plus petites de ces groupes.

Dans cette étude, on ne pratique que la classification hiérarchie ascendante, car elle correspond bien à la pratique de la taxonomie (regrouper des espèces proches dans un genre, des genres proches dans une famille, des familles proches dans un ordre,...).

Le tableau des données analysées est soit le tableau des distances ou des dissimilarités entre n ''individus'' (ici taxons), soit le tableau des coordonnées des taxons sur p axes

(tableau taxons-coordonnées sur les axes d'une analyse de correspondances lorsque les caractères sont qualitatifs).

La classification hiérarchique des taxons permet d'aider à ordonner les taxons traités en groupes soit taxonomiques (sous-genre, genre, famille,...), soit écologiques (épigé, endogé, anécique,...) selon les critères d'interprétation. Une telle classification s'appuie sur le choix d'une métrique appliquée aux caractéristiques retenues dans le tableau initial. Il s'agit en fait de comparer les résultats de la taxinomie (ici classification automatique) à la vraisemblance taxonomique (classification phylogénétique) ou à l'adaptation écologique actuelle (= catégories écologiques).

D'après Roux (1985), il est préférable d'effectuer la classification automatique sur les coordonnées des taxons obtenues par l'AFC, afin de corriger l'effet du poids de caractéristiques initialement exprimés avec des échelles très différentes.

Il est évidemment préférable de retenir les coordonnées rapportées aux premiers axes factoriels, c'est-à-dire à ceux qui contiennent le maximum d'information (cf. Volle, 1979 ; Benzécri et Benzécri, 1980 ; Foucart, 1982).

III. Résultats des analyses multivariées

3.1. Etude du tableau caractéristiques-taxons des Lumbricoidea

Les Lumbricoidea constituent un des plus grande superfamille d'Oligochètes. Ils contiennent actuellement 6 familles et plus de 500 espèces et sous-espèces se distribuant dans la zone holarctique. La taxonomie, la systématique et la phylogenèse de cette superfamille ont fait l'objet de nombreuses études depuis plus de 100 ans (Vejdovosky, 1884 ; Rosa, 1893 ; Michaelsen, 1900a, 1918, 1922, 1928-30 ; Cognetti, 1901-1931 ; Stephenson, 1930 ; Cernosvitov, 1928-1938 ; Pop, 1941, 1947 a,b et c ; Omodeo, 1956a, 1988, 1989 ; Perel, 1971-1985 ; Rota et Omodeo, 1992 ; Gates, 1969-1972,1980 ; Bouché, 1972, 1975 ; Jamieson, 1978, 1980, 1988 ; Sims, 1980a et b ; Zicsi, 1958-1992 ; Mrsic, 1991, 1992,...). De nombreux taxons ont été décrits et différents systèmes taxonomiques ont été proposés. Mais les relations phylogénétiques à l'intérieure de Lumbricoidea, surtout au niveau des genres et des espèces, n'ont souvent pas été interprétées avec justifications dans ces systèmes basés sur des études classiques et descriptives, surtout dichotomiques et très subjectives. Nous avons observé plus de 280 espèces et sous-espèces, complétons et précisons beaucoup de points manquants ou flous au niveau des caractéristiques morphologiques. Avec cette importante base, nous essayons de dépouiller les relations caractéristiques-taxons en nous aidant des méthodes d'analyses multivariées afin d'interpréter la morphologie fonctionnelle, la phylogenèse et de reconstruire le système en reflétant au mieux l'évolution historique de ce groupe.

Les analyses sont effectuées à partir d'une matrice transformée de la matrice générale de la base de données, comprenant 270 espèces et sous-espèces en ligne, et 42 caractères morphologiques taxonomiquement jugés importants. Ces caractères en colonne sont mixtes, qualitatifs et quantitatifs et transformés en 150 modalités dans la matrice disjonctive. Les codes des données qualitatives ont été simplifiés à partir des codes de la base de données et les données quantitatives ont été alloties en 2 à 5 lots selon la nature des caractères pour mieux les adapter à cette étude (tableau 1). Les dénominations taxonomiques sont celles de Qiu et Bouché, (1998b) qui donnent les références toxonomiques des auteurs.

3.1.1.Analyse factorielle des correspondances (AFC)

L'AFC fournit une aide à l'interprétation par le tableau des valeurs propres, les pourcentages d'inertie, des coordonnées et des contributions des caractéristiques et des taxons qui sont édités pour les six premiers axes (tableau 2, ANNEXE IV-1 *in* Qiu, 1998) et sont projetés dans des graphiques par la projection des caractéristiques ou/et des taxons à partir des coordonnées sur différents axes. Ici, nous présentons sur les axes 1 et 2 (fig. 1 A et B) et axes 1 et 3 (fig.2 A et B) séparément les projections des caractéristiques et des taxons en raison de très nombreux des points superposés.

L'AFC résume l'information par des axes de signification décroissants. La signification des axes est exprimée en fonction des caractéristiques ou des taxons étudiés selon leurs contributions à la définition de chaque axe. Cette contribution est classiquement exprimée en pour mille de l'information utile de la matrice.

Comme ces contributions varient de façon continue, il faut sélectionner celles ayant une signification importante. Pour aider l'interprétation, nous pouvons utiliser le seuil empirique de Roux qui n'a pas de signification "absolue" mais qui aide à la sélection des éléments les plus pertinents. Ce seuil est:

$$Srt = \frac{1000}{nt} * 2 \qquad Src = \frac{1000}{nc} * 2$$

nt = nombre des taxons, nc=nombre des caractéristiques

En d'autre termes, nous choisissons préférentiellement les contributions au moins doubles de celles que nous aurions obtenues par une distribution homogène des valeurs.

De la même façon, nous ne considérons les axes comme dignes d'une interprétation que si leur information totale (% d'information le plus grand) est au moins égale au critère Srt ou Src. Ici, Srt=7,41 et Src=13,33.

Nous n'interprétons ici que seulement les six premiers axes, seuls édités en détail par le logiciel utilisé et résumant 35,20% de l'information totale de la matrice.

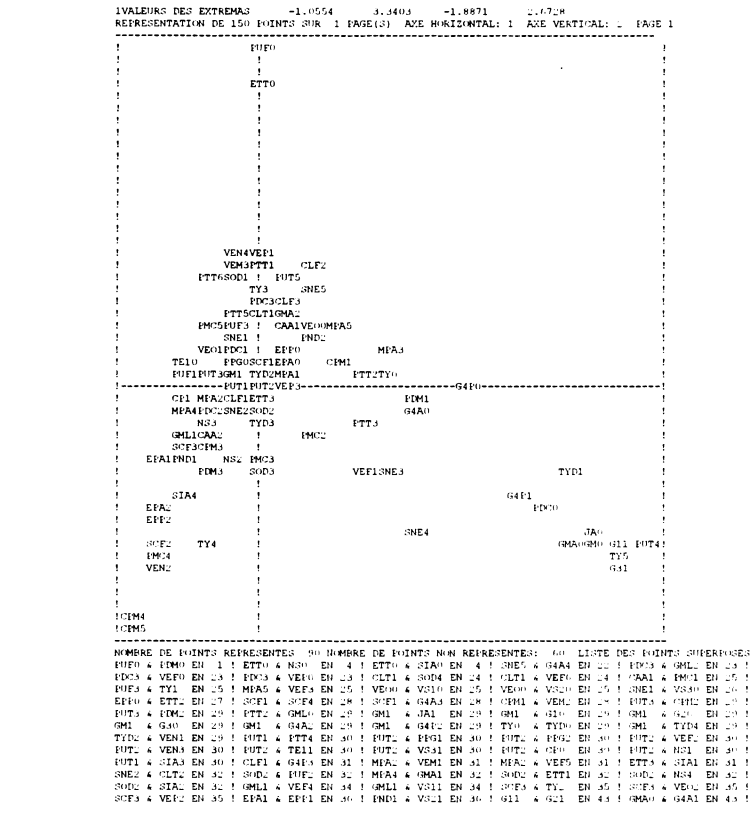


Figure 1 A. Représentation des projections des caractéristiques sur les axes 1 et 2 de l'AFC des Lumbricoidea

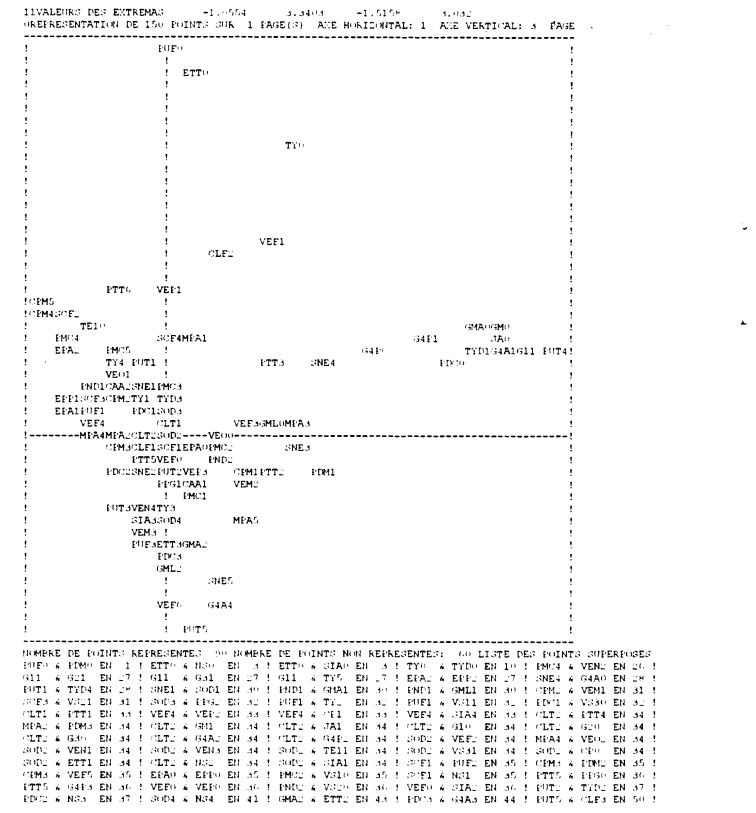


Figure 2 A. Représentation des projections des caractéristiques sur les axes 1 et 3 de l'AFC des Lumbricoidea

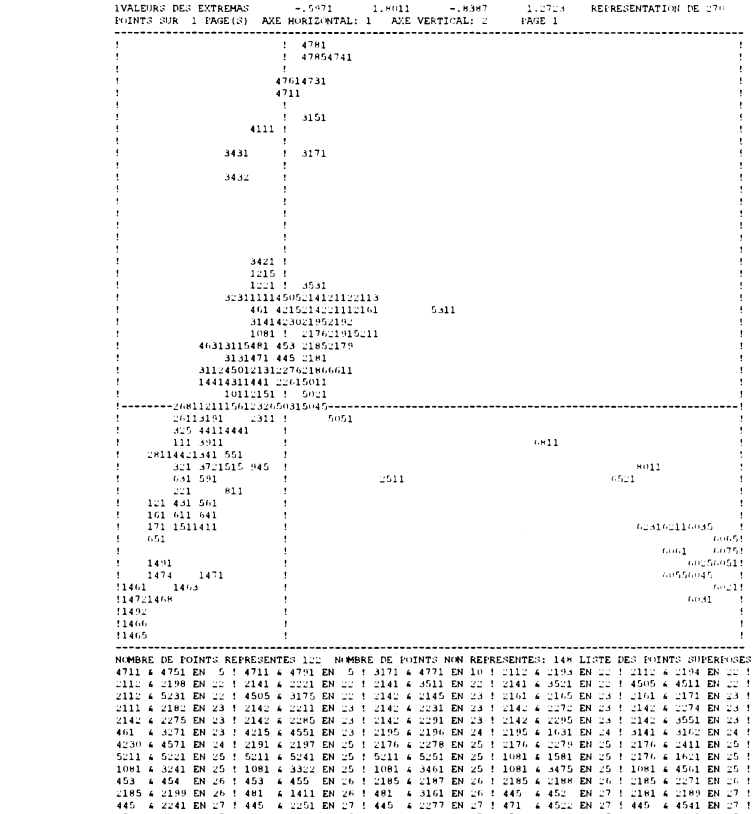


Figure 1. B. Représentation des projections des taxons sur les axes 1 et 2 de l'AFC des Lumbricoidea

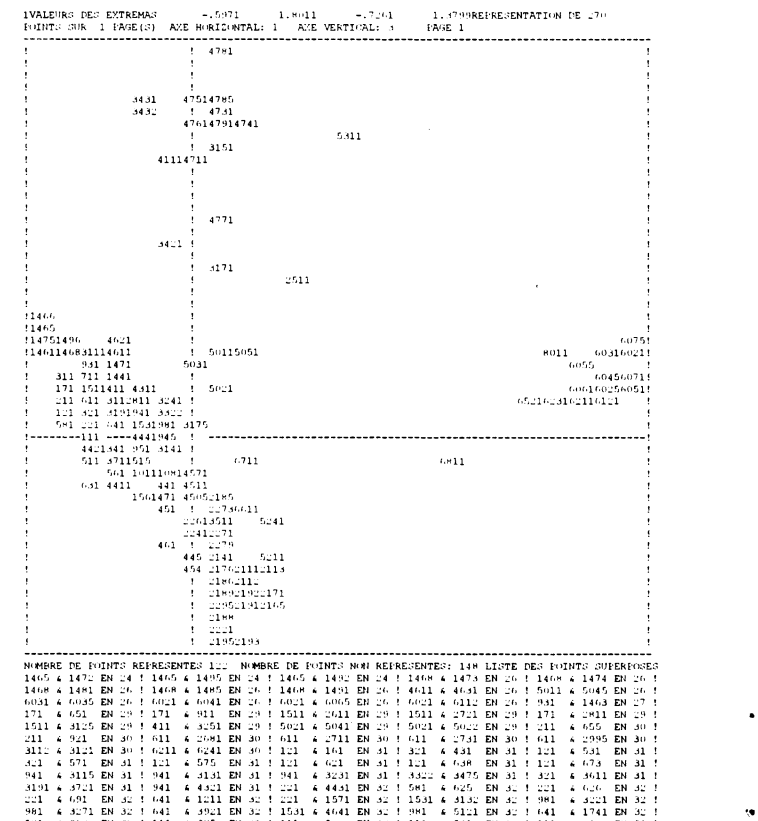


Figure 2. B. Projections des taxons sur les axes 1 et 3 de l'AFC

Les figures 1 A et B, 2 A et B donnent une image assez globale de la distribution et de l'association entre les différentes parties. Nous allons essayer d'interpréter, axe par axe, les relations entre les caractéristiques et les taxons ayant des valeurs de contribution supérieures au seuil de Roux. En complément, cette interprétation sera parfois étendue, en dessous de ce seuil, pour les variables renforçant l'interprétation des fortes contributions.

Axe 1

L'axe 1, résumant 10,54% de information initiale, est fortement polarisé. Il oppose un groupe des taxons (6021, 6025, 6031, 4035, 6041, 6045, 6051, 6055, 6061, 6065, 6071, 6075, 6112, 6121, 6211, 6231, 6241, 6521, 6811, 8011) à l'ensemble des autres taxons. Les caractéristiques discriminantes sont pour le premier groupe: l'absence de pores dorsaux (PDC0), de glande de Morren (GM0, GMA0, GML0), de jabot (JA0), la présence des progésiers (G11, G21, G31), avec éventuellement postgésier faible et situé antérieurement (G4A1, G4P1), typhlosolis ayant plus de 5 lamelles longitudinales (TY5) et clitellum et puberculum se trouvant très antérieurs (CPM1, PDM1).

En fait, cet axe distingue très clairement les familles Hormogastridae et Ailoscolecidae de l'ensemble Lumbricidae et Diporodrilidae.

Axe 2

Cet axe, résumant 6,46% de l'information, a opposé deux groupes de taxons. Le premier groupe (4711, 4731, 4741, 4761, 4771, 4781, 4785, 4791, 3151, 3171, 3431, 3432 et 4111) est caractérisé respectivement par : puberculums absents (PUF0, PDM0), spermathèques absentes (ETT0, NS0, SIA0), soies écartées (SOD1), typhlosolis bifide (TY3), clitellum en anneau (CLF2), vessies digitoïdes avec méat précystal dorsal (VEO0, VEP1) et seulement 2 paires de vésicules séminales en 11,51 et 12,51 (VS10, VS20). Le deuxième groupe, déjà séparé lui-même par l'axe 1, est caractérisé sur cet axe par : applatissement du corps (SCF2), pigmentation verte ou vert-grisâtre (PMC4), pores néphridiens en solfège (PND1), vessies incurvées et réclinées, débouché par un canal pariétal (VEF4, VEO2 et VEN2), 4 paires de vésicules séminales en 9,51, 10,51, 11,51 et 12,51 (VS11, VS21) et épididymes présents parfois (EPP2) pour les taxons 1461, 1463, 1465, 1466, 1468, 1471, 1472, 1473, 1474, 1475, 1481, 1485, 1492, 1495 et 1496) et pigmentation brune à brune brun-noire (PMC3), absence de glande de Morren (GM0, GMA0), jabot absent (JA0), progésiers présents (G11, G21, G31) et postgésier faibles (G4A1) et enfin typhlosolis ayant plus de 5 lamelles (TY5) pour les taxons 6021, 6025, 6031, 6045, 6051, 6112 et 6121.

Cet axe a distingué le premier groupe de Spermophorodrilinae et deux *Dendrobaena* (*sensu lato.*) (3151, 3171) n'ayant pas de spermathèque et puberculum et se reproduisant d'une manière soit phorale, soit parthénogénétique (cf. 4.) et *Heraclescolex* dans le deuxième groupe. Il a aussi renforcé la distinction des Hormogastridae.

Axe 3

Cet axe, résumant 5,56% de l'information, a aussi opposé deux groupes de taxons. Le premier groupe comprend les taxons qui ont été séparés par l'axe 2, c'est-à-dire *Spermophorodrilus, Healyella, Bimastos* (3431, 3432), 2 *Dendrobaena* (*sensu lato.*) (3151, 3171) et *Murchielona* (4111), plus 3421 (*Dendrodrilus tenius*) et *Hydrilus* (5311) (*Hydrilus ghaniae*). Il est aussi caractérisé principalement par l'absence de spermathèques (ETT0, NS0, SIA0), de puberculums (PUF0, PDM0) et de vessies avec méat précystal (VEP1). Un clitellum en anneau (CLF2) associe seulement avec les *Spermophorodrilus* et *Healyella* ; un prostomium tanylobique (PTT6) avec 3431, 3432 ; une pigmentation rouge (PMC5) et une glande de Morren en 10-15 (GMA1) avec 3151, 3171, 3421, 3431, 3432.

En opposition, le deuxième groupe (2161, 2188, 2183, 2195, 2197, 2171, 2189, 2181, 2221, 2231 et 2295) comprend une partie des *Prosellodrilus* et 3 taxons de *Zophoscolex* (2221, 2231, 2295), et est caractérisé par une glande de la Morren en 11-15 avec diverticules en 11,51 (GMA2, GML2) ; un typhlosolis bifide (TY3) ; l'absence de pigmentation (PMC1) ; des vessies monotones à partir du 8-34 (VEM2) (c'est-à-dire digitoïdes) ; pas d'applatissement caudal (CAA1) ; des spermathèques se terminant en 14 ou 15 (sauf 2221, 2231, 2295) et élargissement des puberculums (PUT).

Cet axe a renforcé la distinction de Spermophorodrilinae et de divers taxons de Lumbricidae n'ayant pas de spermathèque et puberculum, déjà séparés par l'axe 2. Il a aussi distingué un groupe de *Prosellodrilus* avec glande de Morren ayant diverticules dans le segment 11,51, typhlosolis bifide, vessies digitoïdes et élargissement des puberculums. 2221, 2231 et 2295 sont distingués sur cet axe par ces caractéristiques.

Axe 4

Cet axe, résumant 4,55% de l'information, a dégagé un groupe de taxons très homogène, déjà distingué par l'axe 2, par opposition à un autre groupe taxonomiquement très hétérogène. Le premier groupe est le genre *Heraclescolex* gen. nov. (Qiu et Bouché, 1998c). La distinction est renforcée sur cet axe par les caractéristiques : forme aplatie (SCF2), pigmentation verte à vert-grisâtre (PMC4), premier pore dorsal antérieur (PDC1), clitellum et puberculums postérieurs (CPM3, CPM4, CPM5, PDM5), vessies upsiloïdes avec méat précystal ventral (VEP3) et débouché par un canal pariétal (VEN2) et 3 ou 4 paires de spermathèques (NS2). Ce groupe comprend actuellement 18 taxons (1461, 1463, 1465, 1466, 1468, 1471, 1472, 1473, 1475, 1481, 1491, 1492, 1495, 1496, 1511, 1571).

Le deuxième groupe comprend 2 taxons de *Nicodrilus* (161, 211), une partie des *Scherotheca* (621, 625, 664, 673, 681, 821, 611, 541, 631, 632, 663), 2 *Octodrilus* (3911, 3921) et un d'*Octodriloides* (4051). Il est caractérisé par un typhlosolis penné (TY2), un clitellum et des puberculums commençant relativement en avant (CPM2, PDM2), des vessies avec méat précystal médian (VEP2) ; une pigmentation brune à brun-noir (PMC3), une forme subtrapézoïdale (SCF3), des spermathèques nombreuses (NS4) et des épididymes présents en 11,51 et 12,51 mais peu développés (EPA1, EPP1).

Axe 5

Cet axe, résumant 4,24% de l'information, a défini deux groupes très hétéroclites. Le premier groupe comprend une partie des *Prosellodrilus* (2179, 2187, 2193, 2195, 2197), caractérisés sur cet axe par des pores mâles en 15,51 à 16 (MPA3) ; des pores des spermathèques se terminant en 14 ou 15 (SIA3), l'absence des vésicules séminales dans les segments 9,51 et 10,51 ; des vessies incurvées et réclinées et avec normalement méat précystal ventral (VEF4, VEO2, VEP3) ; un premier pore dorsal entre 9-14 (PDC2), c'est-à-dire relativement postérieurs ; un nombre de segments entre

174-346 (SNE2) ; une glande de Morren ayant diverticules dans le segment 11,51 et des spermathèques multiples (ETT3, NS3, NS4) ; une partie des *Scherotheca* (511, 515, 522, 551, 561, 611, 664, 681, 821) et caractérisée par l'absence des vésicules séminales dans les segments 9,51 et 10,51 (sauf 522, 561, 664) ; un premier pore dorsal entre 9-14 (PDC2), des pores des spermathèques se terminant en 14 à 15 (sauf 821) et très nombreuse (ETT3, NS3, NS4), soit multiples, soit simples mais avec très nombreuse paires sur une série des segments (comme 821) ; un postgésier bien développé (G4P3) ; un typhlosolis commençant entre 25-27 (TYD4), c'est-à-dire très postérieurement ; des vessies incurvées et réclinées (VEF4, VEO2) et avec un nombre de segments relativement élevé (SNE2 et SNE3) ; une partie de *Spermophorodrilus* et *Healyella* (4731, 4741, 4751, 4761, 4771, 4781, 4791) plus un taxon de *Bimastos* (3432) et *Murchieona* (4111), caractérisés par l'absence de puberculum (PUF0, PDM0) et de spermathèque (ETT0, NS0, SIA0).

Le deuxième groupe comprend plusieurs sous groupes. Les caractéristiques sont : un nombre de segments inférieur à 174 (SNE1) ; un premier pore dorsal très antérieur (PDC1) ; des puberculums relativement antérieurs (PDM2) ; un typhlosolis simple ou absent (TY1 et TY0) et seulement 2 paires de pores de spermathèques en 10, 11 (ETT1, NS1 et SIA1) (sauf 5311). Les sous groupes sont aussi caractérisés sur cet axe à leurs niveaux par des caractéristiques spécifiques :

1)*Helodrilus* (4501, 4505, 4511, 4521, 4522, 1081, 4551, 4571), par l'absence de vessie (VEF0, VEO0, VEP0) ;

2)*Proctodrilus* (1111, 1215, 1221), par l'absence de vessie, mais aussi par des néphridies monotones à partir de 35 à 45 (VEM3), c'est-à-dire avec un urètre à débouché pariétal (VEN4) ;

3)*Eiseniella* (5011, 5021, 5022, 5031, 5041, 5045, 5051), par la forme du corps quadrangulaire ou subtrapézoïdale (SCF4, SCF3), 4 paires de vésicules séminales (VS11, VS21) et des pores mâles situés souvent avant le 15 (MPA1) ;

4)*Orodrilus* (3251, 4611, 4621, 4631), par l'absence des testicules en 10,51 (ET10), l'absence des vésicules séminales en 11,51 (VS30), une pigmentation rouge (PMC5), une forme subtrapézoïdale ou quadrangulaire (SCF3, SCF4) ;

5)*Eisenia* (4311, 4321), par une pigmentation rouge (PMC5), une glande de Morren sans diverticules (GML0) et 4 paires de vésicules séminales (VS11, VS21) ;

6)*Hydrilus* (5311), par l'absence de typhlosolis (TY0, TYD0) et de glande de Morren (GML0), une forme quadrangulaire (SCF4) et 4 paires de vésicules séminales (VS11, VS21) ;

7)Un taxon de *Dendrobaena* (*sensu lato*) (3231), par une pigmentation rouge (PMC5), des puberculums en forme de lunette (PUF1) et une glande de Morren sans diverticules (GML0).

Cet axe a renforcé la distinction des *Spermophorodrilus*, *Healyella*, *Hydrilus*, *Bimatos*, *Murchieona* et en même temps a distingué *Helodrilus*, *Eiseniella*, *Proctodrilus*, *Eisenia* et *Orodrilus*.

Axe 6

Cet axe, résumant 3,55% de l'information, est fortement asymétrique. Les caractéristiques et les taxons remarquables forment surtout un premier groupe hétérogène comprenant au moins 4 sous-groupes et un groupe homogène et bien distinct.

Le premier sous-groupe est formé par 5 taxons (5211, 5221, 5231, 5241, 5251), caractérisé par un nombre de segments très élevés (SNE5) ; des pores mâles situés très en arrière (MPA5) ; un prostomium prolobique (PTT2) ; l'absence de porophores mâles (PPG0), un postgésier grand situé très en arrière (G4A4, G4P3), un premier pore dorsal entre 9-14 (PDC2) ; un typhlosolis commençant postérieurement (TYD4) ; une glande de Morren sans diverticules (GML0) et parfois seulement une paire de vésicules séminales en 12,51 (VS30).

Le deuxième sous-groupe est formé des 4 *Orodrilus* (3251, 4611, 4621, 4631) déjà distingués par l'axe 5. Il est ici caractérisé par une forme quadrangulaire (SCF4) ; un prostomium prolobique (PTT2) ; un clitellum en anneau (CLF2) ; l'absence de testicules en 10,51 (TE10) et seulement 2 paires de vésicules séminales en 10,51 et 12,51 (VS30).

Le troisième sous-groupe comprend 2 Hormogastridae (6521, 6811) et 8011 (*Ailoscolex*) qui ont déjà été séparés par l'axe 1. Il est caractérisé sur cet axe par l'absence de postgésier (G4A0) ; un typhlosolis commençant très en avant (TYD1) ; l'absence de glande de Morren (GML0) et des pores mâles situés très en arrière (MPA5) (seulement pour 8011).

Le quatrième sous-groupe n'a qu'un taxon (5311 : *Hydrilus ghaniae*) déjà distingué par les axes 3 et 5. Il est caractérisé sur cet axe par l'absence de postgésier (G4A0) ; une forme quadrangulaire (SCF4) et l'absence de glande de Morren (GML0). Les taxons 551 et 591 sont associés à ce groupe en raison qu'ils ont aussi un postgésier grand et postérieur (G4A3, G4P3) et un typhlosolis commençant très en arrière (TYD4). Ils sont caractérisés aussi sur cet axe par des puberculums très en arrière (PDM3).

Le deuxième groupe est très homogène. Il comprend les 3 taxons de *Proctodrilus* déjà séparés par l'axe 5. Il est caractérisé sur cet axe par des néphridies sans vessies (VFE0, VEP0), avec canal commun (VEM3) et un urètre à débouché pariétal (VEN4) ; un premier pore dorsal en avant (PDC1) et un typhlosolis débutant de 19 à 21 (TYD2). Cet axe a surtout distingué le genre *Postandrilus* gen. nov. (5211, 5221, 5231, 5241, 5251), mais il a aussi renforcé la distinction des *Orodrilus*, *Hydrilus*, Hormogastridae, Ailoscolecidae et *Proctodrilus*.

En conclusion l'analyse des données des six premiers axes de l'AFC nous a permis de constater qu'au niveau de Lumbricoidea, parmi les caractéristiques analysées, celles des gésiers, du jabot (présence ou absence), des pores dorsaux (présence ou absence), des spermathèques (présence ou absence), des puberculums (présence ou absence), des néphridies (absence ou présence des vessies, canal commun), des pores mâles (la position axiale), du typhlosolis, des testicules (absence du 1er paire des testicules), des vésicules séminales et de la glande de Morren (présence ou absence) sont les plus importantes. Evidemment ce sont des ensembles de caractères qui se sont diversifiés simultanément, ce que l'approche multivariée permet de montrer.

Elle nous a permis de distinguer très clairement les Hormogastridae, Ailoscolecidae, *Spermophorodrilus*, *Healyella*, *Heraclescolex*, *Hydrilus*., *Orodrilus*, *Bimastos* , *Eiseniella*, *Eisenia*, *Postandrilus*, *Helodrilus*, *Protodrilus*, *Reynoldsia* (2511), *Murchieona*, (4111) de l'ensemble des autres Lumbricoidea pris en compte. Elles permet aussi de distinguer, mais de façon moins nette, une partie des *Prosellodrilus*, *Zophoscolex*, *Scherotheca* et *Nicodrilus*,

Le reste des Lumbricidae n'a pas été séparé distinctement par les six premiers axes de l'AFC qui ne résument que 35,20% de l'information initiale. On verra que la classification automatique peut résumer plus d'information, par exemple, les dix premiers axes (46,28%) et les 15 premiers axes (55%) permet une séparation des groupes plus claire avec l'augmentation de la prise en compte de l'information initiale. Quoique théoriquement, ce logiciel (AFCSIMP) nous permet d'utiliser les coordonnées de tous les axes, c'est-à-dire presque 100% de l'information initiale, en pratique, nous n'arrivons à guère plus de 15 axes en raison des limites opérationnelles du logiciel. De toute façon l'interprétation de certains regroupements devient difficile car le logiciel ne permet d'éditer en détail que les données de l'AFC des six premiers axes. Cela nous oblige à refaire un autre traitement de l'AFC spécifiquement pour les taxons n'ayant pas été séparés clairement dans le traitement de l'ensemble de Lumbricoidea.

N'oublions pas qu'il s'agit ici surtout de constats de similitude ; l'interprétation morpho-fonctionnelle des caractéristiques et de la phylogenèse sera donné 5.5 et 5.6.

3.1.2. Classification automatique des taxons de Lumbricoidea

A) Justification des choix opérationnels

La classification a été effectuée en utilisant le logiciel STATOSCOPE, développé par M. Roux. Ce logiciel donne un programme de classification hiérarchique qui nous offre au choix deux méthodes de classification (Roux, 1985). Ce sont la construction ascendante hiérarchique de moment d'ordre 2 et la construction ascendante hiérarchique élémentaire.

La classification automatique des Lumbricoidea a été basée sur les coordonnées de l'AFC. D'après le Professeur Roux, seulement les axes ayant un pourcentage d'inertie supérieur à une valeur P ont une utilité effective en classification automatique.

$$P = \frac{150}{n}$$

n=Mini. (Nb. lignes, Nb. colonnes)-1

Ici, P=1. Donc, nous devons retenir les coordonnées des très nombreux axes dont les pourcentages d'inertie sont supérieurs à 1% comme base pour la classification automatique, mais le logiciel utilisé ne nous permet d'éditer que les pourcentage d'inertie des dix premiers axes et ne permet de traiter dans le programme de classification que les 15 premiers axes qui résument environ 55% de l'information initiale. En conséquence, la classification automatique a été effectuée à partir de l'information maximale utilisable : les coordonnées des 15 premiers axes de l'AFC.

En raison de la limite de capacité du programme, la méthode de la construction ascendante hiérarchique élémentaire n'a pas été pratiqué. Nous n'avons pratiqué que la méthode de la construction ascendante hiérarchique de moment d'ordre 2 dont les résultats sont assez satisfaisants du point de vue taxonomique.

B. Classification des taxons de Lumbricoidea

L'application de la classification hiérarchique de moment d'ordre 2 sur les coordonnées des premiers 15 axes de l'AFC a résumé les résultats par un dendrogramme (arbre hiérarchique) (fig. 3) dont les nœuds relient les subdivisions et symbolisent les distances des différents niveaux de regroupement. Dans ces subdivisions, les taxons sont placés à l'extrêmité inférieure des branches qui leur sont attribuées. J'appellerai ici en descendant, division le premier niveau de séparation de la hiérarchie, subdivision le deuxième niveau, groupe le troisième niveau et si nécessaire des sous-groupes seront utilisés. Dans tous led cas j'appellerais les groupes de taxons, classe finale : lorsque je ne retiens pas de subdivision entre cette classe finale et ses taxons-espèces constitutifs.

Nous allons descendre dans cet ordre, c'est-à-dire considérer une première division puis ensuite les subdivisions des premiers groupes et ainsi de suite.

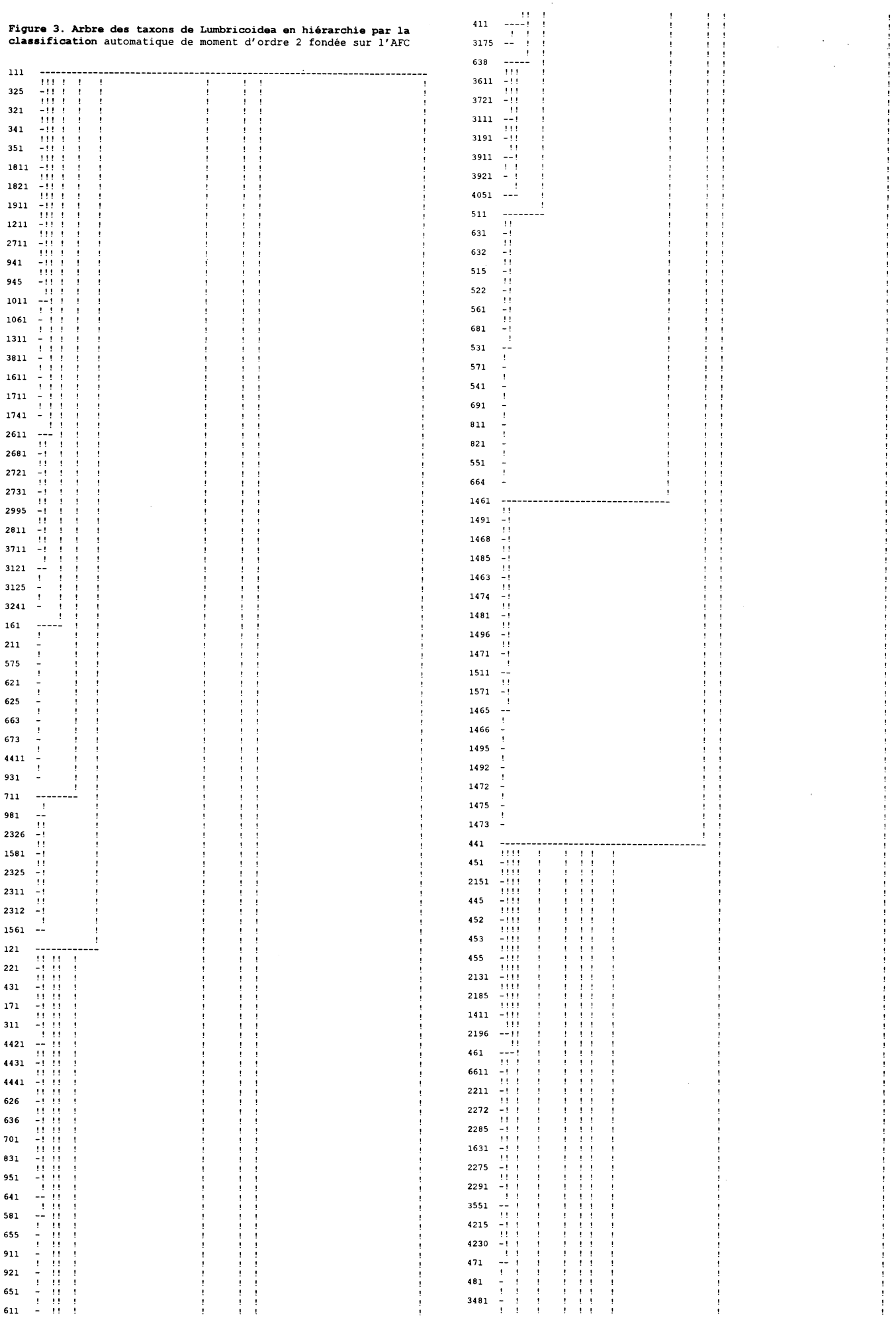
La première division oppose très clairement les taxons ayant des progésiers, sans pores dorsaux, sans jabot, sans glande de Morren, un typhlosolis constitué de plus de 5 lamelles longitudinales et un clitellum et des puberculums situés très antérieurement ; elle est séparée par les axes 1 et 2 de l'AFC, de l'ensemble des autres taxons. Il s'agit donc de l'opposition des Hormogastridae et Ailoscolecidae avec l'ensemble des Lumbricidae. De ce fait, les caractéristiques citées ci-dessus apparaissent comme les facteurs principaux de cette division.

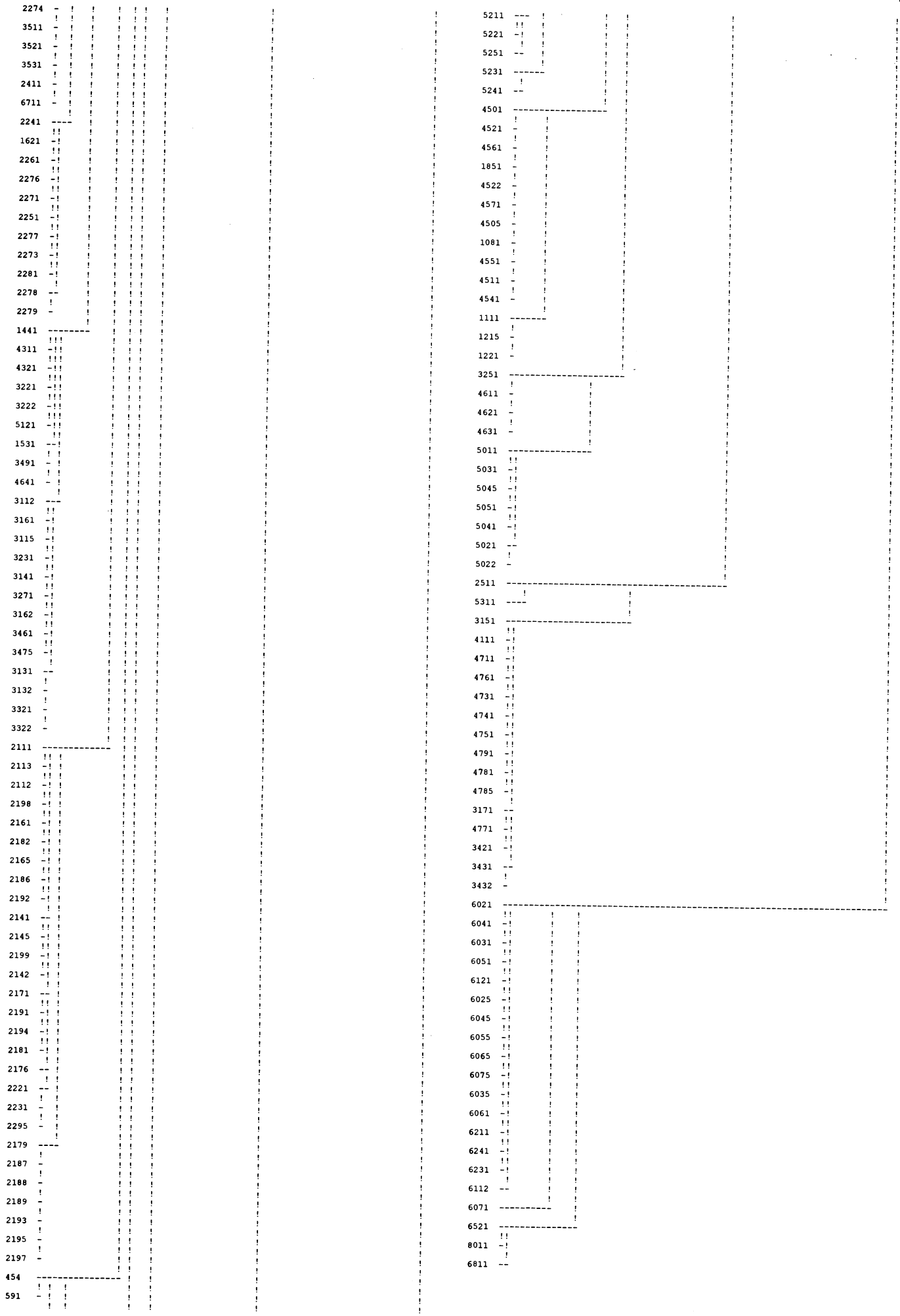
Parmi les taxons d'Hormogastridae et d'Ailoscolecidae, il y a trois classes finales distinctes. D'abord les taxons 6521, 8011 et 6811 qui ont seulement deux progésiers et pas de postgésier. 6811 est lui-même séparé avec 6521 et 8011 par la présence de la glande de Morren et 8011 est finalement distingué avec 6521 par la position des pores mâles. En fait, ces taxons représentent trois genres monospécifiques indépendants : *Hemigastrodrilus* (6521), *Xana* (6811) et *Ailoscolex* (8011). Les deuxième et troisième classes sont des Hormogastridae ayant normalement un faible postgésier. Le taxon 6701, constituant la deuxième classe, est séparé des autres Hormogastridae à cause de sa coaptation puberculo-thécale avec l'élargissement très fort des puberculums et des spermathèques situées dans la zone D. La troisième classe regroupe le reste des Hormogastridae. Hormogatrinae et Vignysinae ne sont pas distingués quoiqu'il y a des différences par le nombre de progésiers et la pigmentation cutanée. Ceci est très probablement liée à la limite des coordonnées des axes utilisés. Le taxon 6112 (*Hormogaster redii insularis*) est mis à part tout simplement à cause de son typhlosolis commençant très en arrière (en 27), ce qui est très particulier et l'oppose à l'ensemble des Hormogastridae.

La deuxième division distingue très clairement les taxons n'ayant normalement pas de puberculum ni de spermathèques et ayant un clitellum en anneau ; elle est séparée par les axes 2, 3, 5, 6 de l'AFC. Il s'agit d'un groupe bien particulier de Lumbricidae.

On peut distinguer deux classes finales dans cette division. D'abord, les taxons 3151, 4111, 4711, 4761, 4731, 4741, 4751, 4791, 4781, 4785, 3171, 4771, 3421, 3431 et 3432, constituant la première classe finale, ont normalement une glande de Morren, un typhlosolis bifide et seulement deux paires de vésicules séminales. Ils sont séparés avec les taxons 2511 et 5311 qui constituent la deuxième classe et sont caractérisés par l'absence de glande de Morren, de typhlosolis, mais avec 4 paires de vésicules séminales. En

Figure 3. Arbre des taxons de Lumbricoidea en hiérarchie par la classification automatique de moment d'ordre 2 fondée sur l'AFC




2274
3511
3521
3531
2411
6711
2241
1621
2261
2276
2271
2251
2277
2273
2281
2278
2279
1441
4311
4321
3221
3222
5121
1531
3491
4641
3112
3161
3115
3231
3141
3271
3162
3461
3475
3131
3132
3321
3322
2111
2113
2112
2198
2161
2182
2165
2186
2192
2141
2145
2199
2142
2171
2191
2194
2181
2176
2221
2231
2295
2179
2187
2188
2189
2193
2195
2197
454
591
5211
5222
5251
5231
5241
4501
4521
4561
1851
4522
4571
4505
1081
4551
4511
4541
1111
1215
1221
3251
4611
4621
4631
5011
5031
5045
5051
5041
5021
5022
2511
5311
3151
4111
4711
4761
4731
4741
4751
4791
4781
4785
3171
4771
3421
3431
3432
6021
6041
6031
6051
6121
6025
6045
6055
6065
6075
6035
6061
6211
6241
6231
6112
6071
6521
8011
6811

fait, la première classe regroupe les Spermophorodrilinae dont les genres *Spermophorodrilus* (4711, 4631, 4741),*Healyella* (4751, 4761, 4771, 4781, 4785, 4791) et *Murchieona* (4111) ne sont pas distincts sur les 15 premiers axes de l'AFC et deux taxons de *Bimastos* (3431, 3432) distingués faiblement des *Spermophorodrilus* et *Healyella* par un prostomium tanylobique, une pigmentation rouge et une glande de Morren en 10-15. A cause des caractéristiques communes citées ci-dessus, deux taxons de *Dendrobaena* (*sensu lato.*) particuliers (3151, 3171) et un *Dendrodrilus* (3421) ont été mélangés avec les Spermophorodrilinae dans cette classification basée sur les coordonnées des 15 premiers axes bien qu'il y ait des différences évidentes entre eux. C'est le mode de reproduction, lié à de nombreux caractères, qui a primé. Cet ensemble de taxons ne peut pas se reproduire comme les autres Lumbricidae par la coaptation puberculo-thécale car ils n'ont ni spermathèques ni puberculums. En conséquence, ils ont un autre système de reproduction : la reproduction phorale (Bouché, 1975) ou peut-être la reproduction parthénogénétique (cf. 4.4). Nous avons observé pour presque tous les taxons des Spermophorodrilinae des spermathophores sur le corps et avec un développement particulier des porophores mâles. Nous n'avons pas trouvé de spermathophores pour les taxons 3151, 3171, 3421 et leurs porophores mâles sont souvent peu développés, ce qui impliquerait qu'ils ne peuvent se reproduire que parthénogénétiquement. (chapitre IV).

La deuxième classe regroupent seulement deux taxons (2511, 5311) de deux genres monospécifiques différents et bien particuliers de Lumbricidae. D'abord 2511 (*Reynoldsia*), ni glande de Morren, ni typhlosolis, et a des vessies leptocystes, un postgésier peu développé, limite dans le segment 17,51, des puberculums et des spermathèques présents, avec 4 paires de vésicules séminales et des porophores mâles réduits, traduisent une reproduction thécale. La régression de la glande de Morren, de la vessie, du gésier et du typhlosolis est considérée comme une réadaptation secondaire à la vie limicole. *Hydrilus* (5311) s'adapte aussi fortement à la vie limicole (l'absence complète de glande de Morren, de jabot, de gésier et de typhlosolis) et en même temps, a un autre système de reproduction : la reproduction phorale comme chez les *Spermophorodrilus* et les *Healyella* qui ont une structure complexe au niveau des pores mâles (Bouché, 1998, Qiu et Bouché, 1998c). Nous avons observé des spermathophores sur le corps de 5311. Les puberculums sont très réduits.

La troisième division contient un grand nombre de taxons. Elle comporte de nombreuses subdivisions relatives à l'ensemble du reste des Lumbricoidea.

La première subdivision distingue les taxons ayant une taille petite, un premier pore dorsal antérieur, un typhlosolis simple, deux paires de spermathopores en 10, 11 et des puberculums relativement antérieurs ; elle est caractérisée par sur les axes 5 et 6 de l'AFC. Dans cette subdivision, il y a en fait deux classes finales distinctes. La première classe est formée par 4 taxons bien particuliers, ce sont 3251, 4611, 4621, 4631, c'est-à-dire le genre *Orodrilus*. Il est caractérisé par seulement une paire de testicules en 11,51 et deux paires de vésicules séminales en 10,51 et 12,51. La forme quadrangulaire ou subtrapézoïdale indique une adaptation aux milieux très humides et la pigmentation rouge indique le catégorie épigé (Bouché, 1972). La perte d'une paire de testicules ainsi que correlativement de deux paires de vésicules séminales reste inexpliquée. Pour trancher ce problème, il nous faut une connaissance beaucoup plus approfondie sur ces taxons comme l'indique Bouché (1972). Malheureusement le matériel disponible est très limité. La deuxième classe de cette subdivision, séparée par l'axe 5 de l'AFC, est formée par 7 taxons d'*Eiseniella* (5011, 5031, 5045, 5051, 5021, 5022) qui sont aussi particuliers parmi les Lumbricidae. Elle est caractérisée par des pores mâles situés normalement en avant de l'intersegment 15, un postgésier peu développé, limité en 17-18, une forme quadrangulaire, une glande de Morren avec diverticules bien développés dans le segment 10,51 et 4 paires de vésicules séminales. *Eiseniella* est aussi un groupe adapté aux milieux humides. Il est considéré comme proche d'*Orodrilus et* de *Reynoldsia* (2511).

La deuxième subdivision réunit les taxons n'ayant pas de vessie. Ce groupe est caractérisé, comme pour le groupe de la première subdivision par une petite taille, un premier pore dorsal antérieur, un clitellum et des puberculums relativement antérieurs, un typhlosolis simple et deux paires de pores de spermatophores en 10, 11. Dans cette subdivision, il y a aussi deux classes finales distinctes. La première classe est constituée par des *Helodrilus* (4501, 4521, 4561, 1851, 4522, 4571, 4505, 1081, 4551, 4511, 4541) qui n'ont pas de canal commun au niveau des néphridies. A l'intérieur du genre, le sous-genre *Helodrilus* et le sous-genre *Acystodrilus* subgen. nov. (Qiu et Bouché, 1998d) n'ont pas été différenciés par les 15 premiers axes de l'AFC. La deuxième classe est formée par trois taxons de *Proctodrilus* (1111, 1251, 1221) qui possèdent un urètre environ à partir du 35ème segment.

La troisième subdivision distingue les taxons (5211, 5221, 5231, 5241, 5251) ayant des pores mâles situés très en arrière, de nombreux segments, un prostomium prolobique, un grand postgésier s'étendant très postérieurement, une glande de Morren en 11-15 sans diverticules et deux paires, parfois une paire de vésicules séminales ; ils sont séparés par l'axe 6 de l'AFC. Il s'agit d'un groupe bien particulier de Lumbricidae : *Postandrilus* gen. nov. (Qiu et Bouché, 1998e et f). Les taxons 454 et 591 dont les pores mâles se situent en 15,5 sont mélangés dans cette subdivision en raison des autres caractéristiques citées ci-dessus. Dans cette subdivision, outre 454 et 591 il y a deux classes finales distinctes. Il s'agit de deux sous-genres de *Postandrilus* gen.nov.: 1) *Postandrilus* subgen. nov. (5211, 5221, 5251) ayant 2 paires de vésicules séminales et de 2) *Merandrilus* subgen. nov. (5231, 5241) ayant seulement une paire de testicules et de vésicules séminales.

La quatrième subdivision distingue les taxons ayant des spermathèques se terminant en 15, seulement deux paires de vésicules séminales dans les segments 11,51 et 12,51, un clitellum et des puberculums très en avant pour un Lumbricidae, apigmenté, une glande de Morren en 11-15, avec ou sans diverticules en 11,51 et un typhlosolis de type bifide. Cette subdivision a été observée sur les axes 3 et 5 de l'AFC. Il s'agit de *Prosellodrilus*. Toutefois, les sous-genres de *Prosellodrilus* (cf. chapitre V et Qiu et Bouché, 1998e et g) n'ont pas été clairement distingués et trois taxons de *Prosellodrilus* (2131, 2185 et 2196) ont été classés dans d'autres groupes dans cette classification. Inversement trois taxons (2231, 2221, 2295) de *Zophoscolex* gen. nov. (Qiu et Bouché, 1998h et i) dont les pores des spermathèques sont en 10, 11 ou 11, 12, 13 (2295) sont classés ici avec les *Prosellodrilus* en raison de leurs similitudes : clitellum et

puberculums situés très en avant , deux paires de vésicules séminales, glande de Morren en 11-15, typhlosolis bifide et pas de pigmentation.

Le reste de cette division est un mélange de *Cataladrilus* gen. nov.(Qiu et Bouché, 1998e et i), *Zophoscolex* gen. nov., *Allolobophora* (*sensu lato.*), *Ethnodrilus,* Bouché, 1972, *Dendrobaena* (sensu lato), *Kritodrilus* Bouché, 1972, *Eisenia* et *Diporodrilus* Bouché, 1972. Les caractéristiques distinctives de ces genres : les soies, les vessies, les vésicules séminales, la glande de Morren n'ont pas pesé sur les 15 premiers axes de l'AFC. Nous allons retraiter ces groupes séparément (cf.3.2).

La quatrième division de cette classification a distingué tous les taxons d'*Heraclescolex* gen. nov. (Qiu et Bouché, 1998c et e) de l'ensemble des Lumbricidae, grâce aux axes 2 et 4 de l'AFC par les caractéristiques: pigmentation verte ou vert-grisâtre, pores néphridiens en solfège, vessie incurvée et réclinée débouchant par un canal pariétal, 4 paires de vésicules séminales, 3 ou 4 paires de pores des spermathèques en (8), 9, 10, 11, applatissement postérieur du corps, du clitellum et des puberculums. En fait, *Heraclescolex* est un genre très homogène et les différences spécifiques portent essentiellement sur la position du système puberculo-thécal, du premier dorsal, sur le nombre et la position des spermathèques et la présences ou l'absence d'épididymes. Ecologiquement, ce sont en général des taxons vivant dans des milieux très humides. La pigmentation verte et l'applatissement du corps indiquent une forte adaptation à l'hydrophilie. Un autre point intéressant des *Heraclescolex* : les porophores mâles sont très développés et des spermathophores souvent présents souvent sur le corps des animaux (cf. VI). Ceci n'est pas relevé sur les six premiers axes de l'AFC, mais traduit une reproduction phorale (Bouché, 1975) dans ce genre (en fait une reproduction phorothécale).

Dans cette classification, nous avons interprété les 4 premières divisions qui caractérisent clairement les Ailoscolecidae, Hormogastridae, *Spermophorodrilus*, *Healyella*, *Bimastos*, *Murchieona*, *Hydrilus Reynoldsia* gen. nov. (2511), *Eiseniella*, *Orodrilus*, *Helodrilus*, *Proctodrilus*, *Postandrilus*, *Heraclescolex* et *Prosellodrilus*. Le reste n'a pas été clairement distingué. Nous allons éliminer de la matrice initiale les taxons qui ont été clairement séparés et retraiter les restes des taxons avec le même programme pour dépouiller les relations caractéristiques-taxons préalablement minorées et ainsi reconnaître des classes jusqu'ici confondues.

3.2. Etude caractéristiques-taxons sur certains Lumbricidae

3.2.1. l'AFC

Dans le premier traitement au niveau des Lumbricoidea, nous avons interprété une partie des relations caractéristiques-taxons à partir de données de l'AFC et classé une partie des taxons de cet ensemble (cf. 3.1). Mais une grande partie des taxons de Lumbricidae reste confondue. Nous enlevons maintenant de la matrice les données des groupes qui ont été clairement distingués, c'est-à-dire Hormogatridae, Ailoscolecidae, *Spermophorodrilus*, *Healyella*, *Bimastos*, *Murchieona* (4111), *Hydrilus*, *Reynoldsia* gen. nov. (2511), *Eiseniella*, *Orodrilus*, *Helodrilus*, *Protodrilus*, *Postandrilus*, *Heraclescolex*, *Prosellodrilus* et les taxons 3151, 3171, 3421 qui sont très particuliers, ainsi que les caractéristiques associées uniquement avec ces groupes (=identiques pour le reste des taxons), comme celles des progésiers, jabot, testicules et de l'absence de puberculums et de spermathèques. Pour faciliter l'interprétation nous enlevons aussi les *Dendrobaena* (sensu lato), un groupe très hétérogène que nous avons peu étudié (Qiu et Bouché, 1998j). En conséquence, nous avons constitué une nouvelle matrice de 140 taxons (Qiu et Bouché, 1998a) : les taxons marqués par # après le nom), en ligne, et 92 modalités (tableau 1 : les caractéristiques marquées par #), en colonne à partir la matrice traitée en 3.1. L'objectif du nouveau traitement est de voir les relations caractéristiques-taxons pour cet ensemble de taxons afin d'essayer de les classer clairement.

L'AFC a été effectuée avec le même logiciel (STATOSCOPE) et de même manière que précédemment. Les six premiers axes résument ensemble 37,67% de l'information initiale (tableau 3, ANNEXE IV-2 *in* Qiu, 1998)

Les figures 4 A et B et 5 A et B sont faites avec les 3 premiers axes factoriels que nous présentons séparément pour les caractéristiques et les taxons en raison des très nombreux points superposés dans ces figures.

Nous allons interpréter, axe par axe, les relations caractéristiques-taxons avec l'aide de ces figures. Cette interprétation sera basée sur les caractéristiques et les taxons dont les valeurs de contribution à la formation d'un axe sont supérieures aux seuils de Roux. Ici Srt=14,29 et Src=21,74. Cette interprétation sera parfois étendue en dessous de ce seuil, pour les variables complétant l'interprétation des caractéristiques et taxons supérieurs au seuil de Roux.

Axe 1

Cet axe, résumant 12,73% de l'information, oppose clairement deux groupes des taxons : les *Scherotheca* à l'ensemble des *Zophoscolex*, *Ethnodrilus*, *Kritodrilus* et *Diporodrilus*. Les *Scherotheca* (522, 531, 541, 551, 561, 571, 575, 581, 611, 621, 625, 626, 631, 632, 636, 638, 641, 651, 655, 664, 673, 681, 691, 811, 663, 821, 831) y sont caractérisés par une pigmentation brune ou brun-noire (PMC3), des pores néphridiens en solfège (PND1) ; un clitellum commençant entre 25-35 (CPM2) ; une glande de Morren en 10-15 (GMA1) avec diverticules dans le segment 10,51 (GML1) ; un typhlosolis pennés (TY2) débutant postérieurement (TYD4) ; des vessies incurvées (crochets) et réclinées (VEM1, VEF4, VEO2, VEP2) ; normalement 4 paires de vésicules séminales (VS11, VS21) et des pores de spermathèques se terminant en 14 ou 15 (SIA3) souvent multiples (NS4). Les *Zophoscolex* (2211, 2221, 2231, 2241, 2251, 2261, 2271, 2272, 2273, 2274, 2275, 2276, 2277, 2278, 2279, 2281, 2285, 2291, 2295, 1621, 1631), *Ethnodrilus* (2411, 3511, 3521, 3531, 3551), *Kritodrilus* (4215, 4231) et *Diporodrilus* (6611, 6711) sont ici caractérisés sur cet axe par l'absence de pigmentation (PMC1) ; des pores néphridiens en ligne (PND2) ; des soies écartées (SOD1) (seulement pour *Ethnodrilus*, *Kritodrilus* et 2278, 2279 de *Zophoscolex*) ; un clitellum commençant soit très antérieurement (CPM1), soit relativement postérieurement (CPM3) ; une glande de Morren en 11-15 (GMA2), avec ou sans diverticules dans le segment

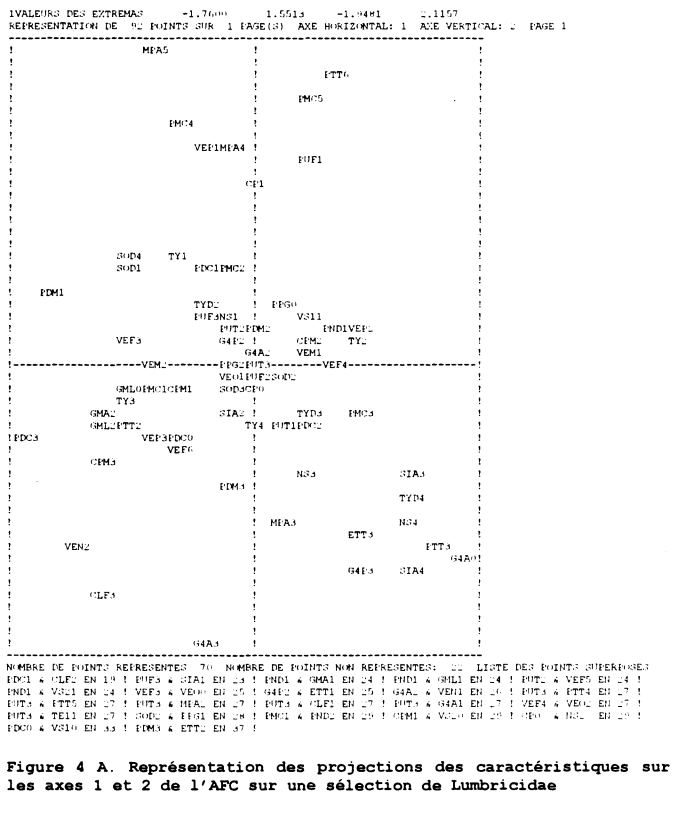


Figure 4 A. Représentation des projections des caractéristiques sur les axes 1 et 2 de l'AFC sur une sélection de Lumbricidae

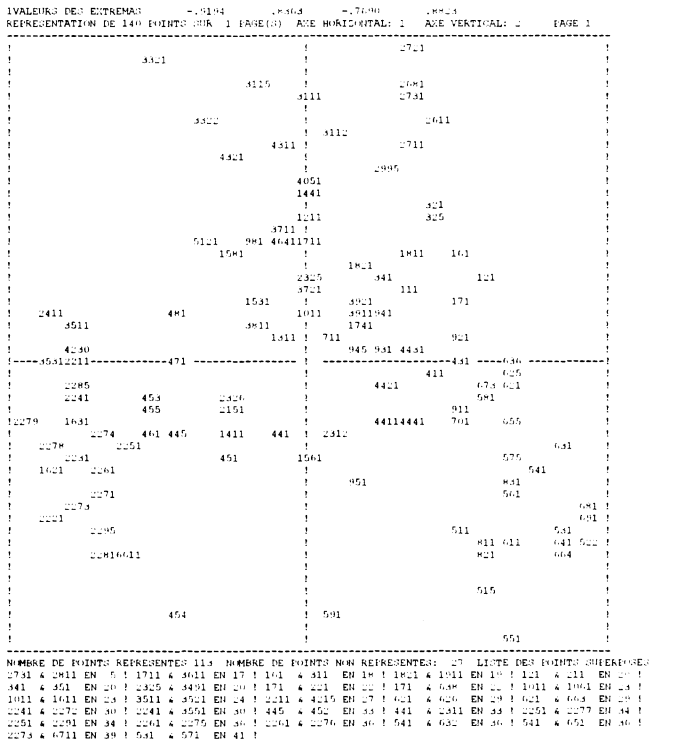


Figure 4 B. Représentation des projections des taxons sur les axes 1 et 2 de l'AFC sur une sélection de Lumbricidae

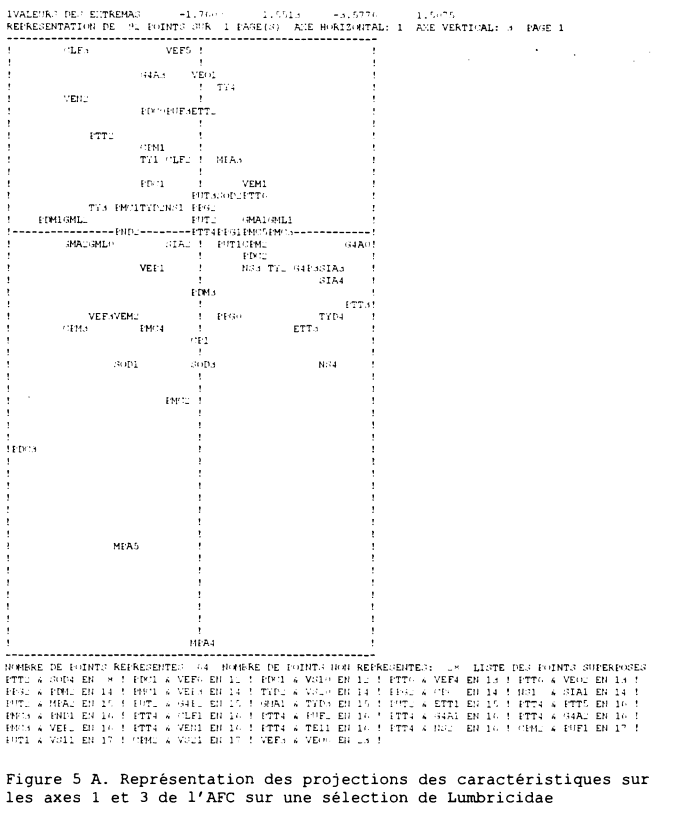


Figure 5 A. Représentation des projections des caractéristiques sur les axes 1 et 3 de l'AFC sur une sélection de Lumbricidae

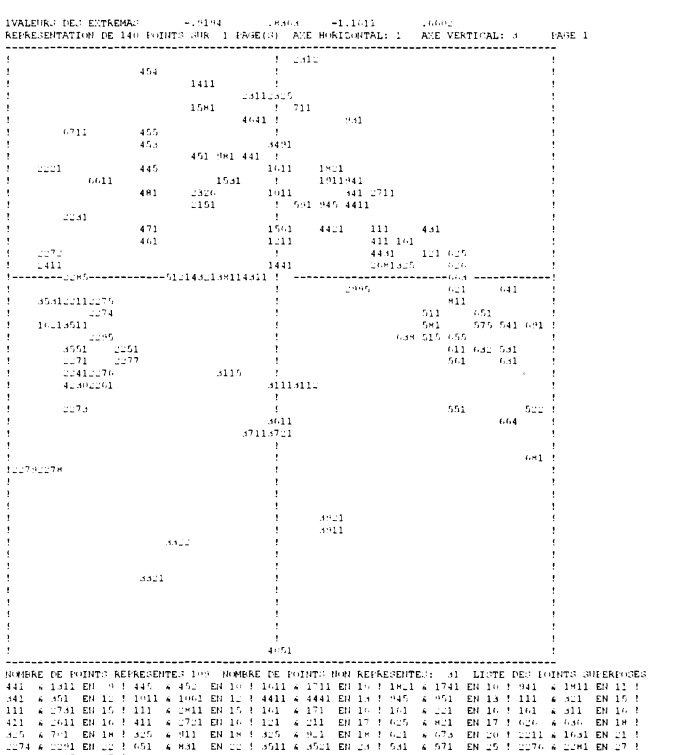


Figure 5 B. Représentation des projections des taxons sur les axes 1 et 3 de l'AFC sur une sélection de Lumbricidae

11,51 (GML0, GML2) ; un typhlosolis bifide (TY3), débutant à partir du 19-21 (TYD2) ; des vessies digitoïdes, avec méat précystal ventral (VEM2, VEF3, VEO0, VEP3) ; des spermathopores se terminant en 11 (SIA1) sauf 2295 et 2 paires de vésicules séminales.

Axe 2

Cet axe, résumant 6,51 % de l'information, oppose deux groupes des taxons. Le premier groupe est hétérogène et y est caractérisé par une pigmentation rouge (PMC5) ; un prostomium tanylobique (PTT6) ; un premier dorsal en avant (PDC1) ; des puberculums au milieu (PDM2), souvent en forme de lunette (PUF1) ; un typhlosolis débutant entre 19-21 (TYD2) ; des vessies avec méat précystal dorsal (VEP1) (1411, 4311, 4321, 4051, 3321, 3322, 3111, 3115, 3112) ; des capsules séminales présentes (CP1) sauf 321, 1211, 1411, 4311, 4321, 3111, 3112, 3115) ; des vésicules séminales dans le segment 9,51 (VS11) ; seulement 2 paires de pores des spermathèques en 10, 11 (NS1) et des pores mâles très en arrière (MPA5) (seulement pour 3321, 3322). Il s'agit en fait

des genres *Lumbricus* (2611, 2681, 2711, 2721, 2731, 2811, 2995), *Satchellius* (3111, 3112, 3115), *Eisenia* (1411, 4311, 4321), *Fitzingeria* (3321, 3322), *Octodriloides* (4051), *Nicodrilus* (321, 325) et *Koinodrilus* (1211).

Le deuxième groupe est aussi hétérogène et déjà séparé par l'axe 1. Il s'agit essentiellement d'une partie des *Zophoscolex* (2221, 2281, 2295), d'une partie des *Scherotheca* (511, 515, 522, 531, 551, 571, 611, 541, 664, 691, 811, 821), des *Diporodrilus* (6611, 6711) plus les taxons 454 et 591. Ce groupe y est caractérisé par une pigmentation brune à brun-noire (PMC3) ; un premier dorsal relativement postérieur (PDC2) ; un clitellum et surtout des puberculums postérieurs (CPM3, PDM3) pour les *Scherotheca* ; une glande de Morren en 11-15 (GMA2) ; des vessies avec méat précystal ventral (VEP3) ; seulement deux paires de vésicules séminales (VS10, VS20) pour les taxons 2221, 2281, 6611, 6711, 591 ; un gésier grand et postérieur (G4A3, G4P3) ; un typhlosolis débutant postérieurement (TYD3, TYD4) pour les *Scherotheca,* plus 591 et 454 ; des spermathèques nombreuses (NS3, NS4) soit multiples (ETT3), soit en une longue série, se terminant entre 15-19 pour les *Scherotheca* et 454, 2295.

En fait, cet axe a distingué les genres *Lumbricus, Eisenia, Satchellius, Fitzingeria* et *Octodriloides*. Il a aussi renforcé la distinction des *Scherotheca, Diporodrilus* et *Zophoscolex*.

Axe 3

Cet axe, résumant 5,25% de l'information, distingue deux groupes des taxons très hétérogènes et déjà séparés par les axes 1 et 2. Le premier groupe est représenté respectivement par les genres *Allolobophora* (*sensu stricto.*) (711, 1581, 2311, 2312, 2325), *Iberoscolex*. (3491, 4641), *Cataladrilus*. (453, 454, 455), *Eophila* (931) et *Diporodrilus* (Qiu et Bouché, 1998e). Il est caractérisé par des soies géminées (SOD2) sauf 3491 ; un clitellum très en avant (CPM1) par rapport aux pores mâles pour un postgastrien ; un premier pore dorsal antérieur (PDC1) ; seulement deux paires de vésicules séminales (VS10) sauf 711, 931 qui ont quatre paires de vésicules séminales et 4641 qui a trois paires de vésicules séminales ; des vessies incurvées ou sigmoïdes (VEM1, VEF4, VEF5), proclinée (VEO1) pour les taxons 711, 1411, 2311, 2325 ou des vessies incurvées et réclinées (VEM1, VEF4, VEO2) pour les taxons 453, 454, 455, 551, 931, 3491, 4641 sauf 6711 ayant des vessies digitoïdes ; un typhlosolis multifide (TY4) pour 711, 1581, 2311, 2312, 2325 et des spermathèques doubles (ETT2) ; des puberculums cupuliformes (PUF3) pour 1581.

Le deuxième groupe est représenté par des *Fitzingeria* (3321, 3322), trois taxons d'*Octolasion* (3611, 3711, 3721), deux taxons d'*Octodrilus* (3911, 3921) et un taxon d'*Octodriloides* (4051) que nous avons étudié, plus trois taxons de *Scherotheca* (522, 664, 681) et trois taxons de *Zophoscolex* (2273, 2278, 2279). Il est caractérisé par des soies écartées (SOD1) sauf 2273, 522, 664, 681 ou variables (SOD3) pour 3611, 3711, 3721) ; un premier pore dorsal en arrière (PDC2) ou très en arrière (PDC3) (2278, 2279) ; des pores mâles après le 16 (MPA4) pour 4051 et après le 21 pour 3321, 3322 ; un clitellum et des puberculums postérieurs (CPM3, PDM3) ; un typhlosolis penné (TY2) sauf 2273, 2278 et 2279 (bifide) et débutant parfois très postérieurement (TYD4) (522, 664, 681) ; des vessies digitoïdes (VEF3, VEM2, VEO0) sauf 522, 664, 681 ; des capsules séminales présentes (CP1) sauf 2273, 2278, 2279, 522, 664, 681 et parfois des spermathèques très nombreuses (NS4) (522, 664, 681, 3911, 3921, 4051), soit multiples (ETT3) (522, 664, 681), soit en une longue série (3911, 3921, 4051).

Axe 4

Cet axe, résumant 4,81% de l'information, oppose un groupe des taxons (2295, 4441, 941, 945, 1531, 3321, 3322, 3491, 3911, 4051, 4641, 6611, 6711, 831) à une partie des *Zophoscolex* (2261, 2271, 2276, 2278, 2279, 2281 et 1621), des *Allolobophora* (1581, 2311, 2326) et 2995 et 591. Seul le premier groupe a des caractéristiques à forte contribution. Ceci est net pour les taxons 6611, 6711 avec un prostomium prolobique (PTT2), des pores dorsaux absents (PDC0), des vessies débouchant par un canal pariétal (VEN2), un clitellum et des puberculums en avant (CPM1, PDM2) et un typhlosolis simple (TY1) ; pour les taxons 4641, 3491, 1531 avec des soies ab écartées et cd géminées (SOD4) (seulement pour 4641), un clitellum en forme anneau (CLF2) ; un clitellum et des puberculums en avant (CPM1, PDM2), un typhlosolis simple (TY1) et des porophores mâles absents (PPG0) ; pour les taxons 3321, 3322 avec des pores mâles très en arrière (MPA5), des porophores absents (PPG0) et des capsules séminales présentes (CP1) ; pour les taxons 3911, 4051 avec des pores mâles après le 16 (MPA4) (seulement pour 4051), des porophores mâles absents (PPG0), des capsules séminales présentes (CP1) et des spermathèques nombreuse (NS3) ; pour le taxon 4441 avec des pores mâles en 15,66 (MPA3) ; pour les taxons 941, 945 avec l'absence des pores dorsaux (PDC0), de porophores mâles (PPG0), la présence de capsules séminales, des clitellum et puberculums en avant (CPM1, PDM2) et pour les taxons 2295 et 831 avec des pores des spermathèques nombreuses (NS3), se terminant en 12 ou 13.

Le deuxième groupe est caractérisé respectivement sur cet axe par un clitellum et des puberculums très en arrière (CPM3, PDM3) ; un typhlosolis bifide (TY3) (sauf 2995, 1581, 2311, 2326) ; deux paires de pores des spermathèques en 10 et 11 (NS1) ; des vessies sigmoïdes et proclinées pour 1581, 2311, 2326 et un premier pore dorsal très en arrière (PDC3) pour les *Zophoscolex*.2278, 2279

En fait, cet axe a renforcé la distinction du genre *Diporodrilus*, déjà séparé par les axes 1, 2 et 3 ; du genre *Fitzingeria* (3321, 3322), déjà séparé par les axes 2 et 3 ; du genre *Iberoscolex* (3491, 4641), déjà séparé par l'axe 3 ; du genre *Zophoscolex* ; du genre *Allolobophora* (sensu stricto) et du genre *Octodriloides*. Cet axe distingue aussi deux taxons d'*Eophila* (941 et 945) particularisés par l'absence de pores dorsaux ; un *Octodrilus* (3911) avec capsules séminales et spermathèques nombreuses. Deux taxons des *Zophoscolex* (2278, 2279) sont spécialement distingués par un premier pore dorsal très arrière et un taxon des *Zophoscolex* (2295) est à l'opposition des autres *Zophoscolex* sur cet axe à cause de ses pores des spermathèques situées en 10, 12, 13, bien particulier pour un *Zophoscolex*.

Axe 5

Cet axe, résumant 4,52% de l'information, a opposé deux groupes des taxons, représentés respectivement par les taxons 481, 2241, 2261, 2271, 2273, 2276, 2278, 2279, 2281, 2411, 411, 1531, 2995, 4641, 6711 et les taxons 461, 2221, 2231, 3551, 4215, 4230, 641, 1411, 1561, 1581, 1611, 1711, 2311, 2312, 3321, 3322 et 4051.

Le premier groupe, est très hétérogène, est déjà séparé par les axes précédents ; il est ici caractérisé clairement par seulement 2 paires de pores de spermathèques en 10 et 11 (NS1) ; un clitellum et des puberculums soit très

en avant (CPM1, PDM1), soit très postérieurs (CPM3, PDM3) ; un premier pore dorsal très en arrière (PDC3) (seulement pour 2278, 2279) ; une glande de Morren sans diverticules (GML0) (sauf 4641, 2995) ; un typhlosolis simple (TY1) pour 4641, 6711, 1531 ; des soies ab écartées et cd géminées (SOD4) pour 4641, 2411 ; une pigmentation rouge (PMC5) et un prostomium tanylobique (PTT6) pour 2995 ; des vessies incurvées et réclinées (VEO2) pour 411, 481, 1531, 2995, 4641.

Le deuxième groupe est aussi très hétérogène et séparés par les axes précédents. Il est caractérisé par : pigmentation verte ou vert-griâtre (PCM4) pour 1711 ; soies écartées (SOD1) pour 4215, 4231, 3321, 3322, 4051, 461 ; pores mâles situés après 21 (MPA5) pour 3321, 3322 ; spermathèques doubles (ETT2, NS2), clitellum en forme demi-anneau (CLF3) et puberculums cupuliforme (PUF3) pour 2221, 2231 ; glande de Morren avec diverticules en 11,51 (GML2) pour 461, 2221, 2231, 3551, 4215, 4230, 3321, 3322 ; vessies soit sigmoïdes (VEF5) pour 1581, 2311, 2312 et proclinées (VEO1) pour 1411, 1561, 1581, 1611, 1711, 2311, 2312, soit fourchues (VEF6) et avec méat précystal dorsal pour 461 ; seulement deux paires de vésicules séminales (VS10, VS20) pour 461, 2221, 2231, 3551, 4215, 4230, 1411, 1561, 1581 2311, 2312 et puberculums débutant entre 23,5-33,5 (CPM2).

En fait, cet axe a distingué le genre *Allolobophora* (*sensu stricto.*) (1411, 1561, 1581, 1611, 1711, 2311, 2312) et renforcé la distinction des *Fitzingeria* (3321, 3322), *Octodriloides* (4051), *Zophoscolex* (2221, 2231, 2241, 2261, 2271, 2273, 2276, 2278, 2279), *Ethnodrilus* (2411, 3551), *Kritodrilus* (4215, 4230), *Cataladrilus* (461, 481) et *Iberoscolex* (4641), déjà séparés par les axes précédents.

Axe 6

Cet axe, résumant 3,85% de l'information, oppose deux groupes qui ont déjà été caractérisés par les axes précédents de taxons. Ils sont représentés respectivement par les taxons 2411, 641, 681, 711, 931, 981, 1441, 1531, 1711, 1741, 2311, 2326, 3321, 3322, 3491, 4311, 4321, 4641 et 5121 pour le premier groupe et 4215, 4230, 4441, 1561, 2611, 2681, 2711, 2721, 2731, 2811, 2995, 4051, 6611 et 821 pour le deuxième groupe.

Le premier groupe, taxonomiquement hétérogène et comprenant plusieurs sous-groupes, est caractérisé par une pigmentation brune ou brun-noire (PMC3) pour 641, 681, 711, 931, 981, 2311 et 2326 ou verte (PMC4) pour 1711, 1741 ; des soies ab écartées et cd géminées (SOD4) pour 2411, 4641 ; des pores mâles situés après 21 (MPA5) pour 3321, 3322 ; des porophores mâles absents (PPG0) pour 3321, 3322, 3491, 4641 ; un clitellum en anneau (CLF2) pour 3491, 4641, 1531, 981, 931 ; des puberculums soit très en avant (PDM1) (2411, 1531), soit très en arrière (PDM3) pour 641, 681, 931 981 et 2311) ; des vessies sigmoïdes (VEF5) pour 2311, 2326 et proclinées pour 711, 1531, 1711, 1741, 2311, 2326 ou des vessies (digitoïdes) avec méat précystal dorsal (VEP1) pour 1441, 4311, 4321, 5121, 3321, 3322 ; un typhlosolis soit simple (TY1) pour 1441, 1531, 3491, 4321, 4641, 5121), soit multiple (TY4) pour 2311, 2326, 931, 981) ; une glande de Morren sans diverticules (GML0) pour 4311, 4321, 4641, 5121, 2326, 1531 et 711 et quatre paires de vésicules séminales (VS11, VS21) pour 2411, 641, 681, 931, 711, 1441, 1711, 1741, 3322, 4311, 4321 et 5121.

Le deuxième groupe, également hétérogène, est caractérisé respectivement sur cet axe par une pigmentation rouge ou rouge vineux (PMC5), un prostomium tanylobique (PTT6), un typhlosolis penné (TY2), trois paires de vésicules séminales dans les segments 9,51, 11,51 et 12,51, la présence de capsules séminales (CP1) pour les taxons 2611, 2681, 2711, 2721, 2731, 2811, 2995 ; l'absence de pigmentation (PMC1) pour 4215, 4230, 6611, l'absence de pores dorsaux (PDC0), des vessies débouchant par un canal pariétal (VEN2) et trois paires de spermathèques (NS3) pour 6611 ; des pores mâles situés après le 16 (MPA4), un typhlosolis penné (TY2), la présence des capsules séminales (CP1) pour 4051 ; des pores mâles situés entre 15,51-16 (MPA3) et un typhlosolis de type penné (TY2) pour 821 ; des pores de spermathèques se terminant en 13 (SIA2) pour 4441 ; une glande de Morren avec diverticules dans le segment 11,51 (GML2) pour 6611, 4215, 4230) et deux paires de vésicules séminales (VS10, VS20) pour 4215, 4230, 6611 et 1561.

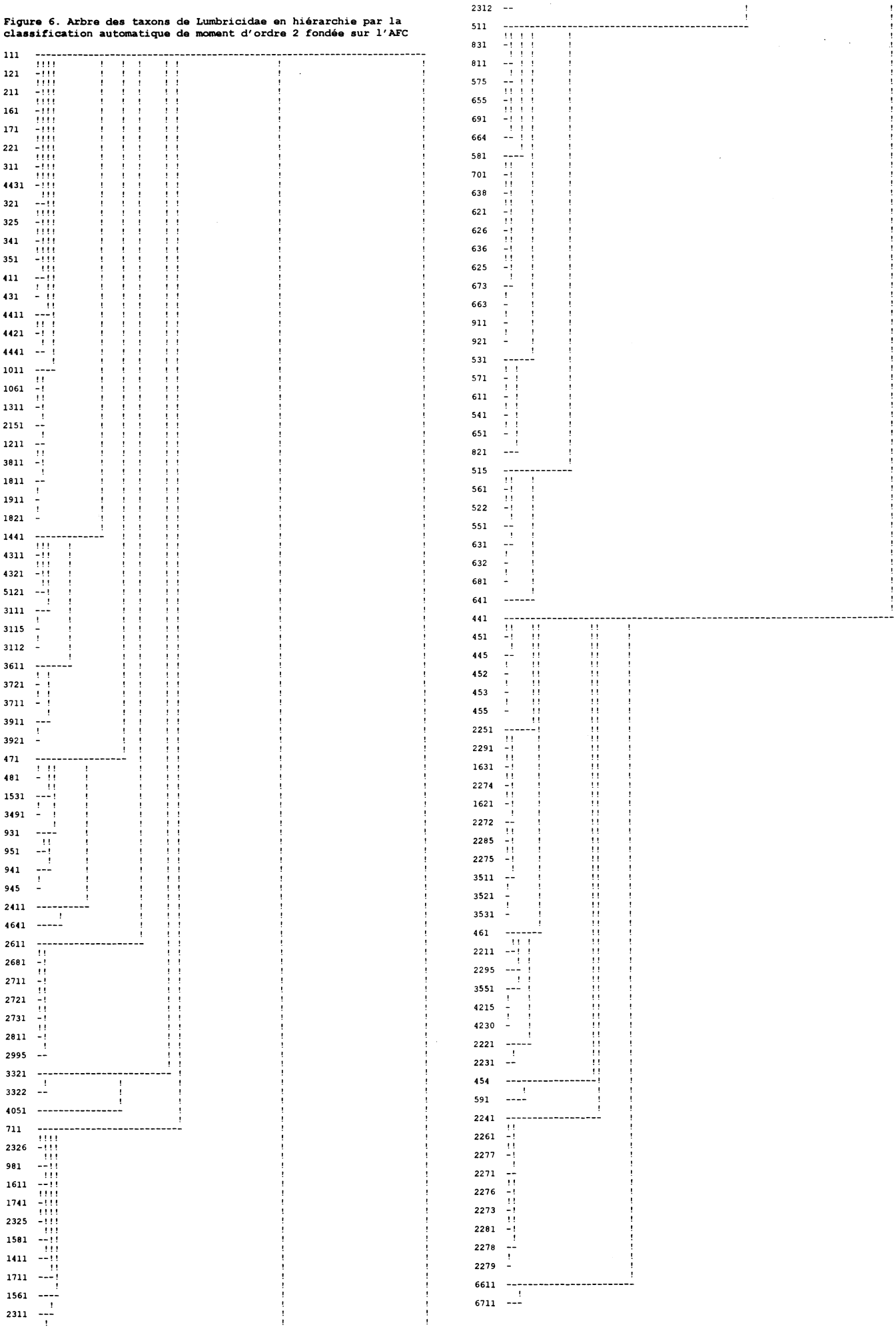
En fait, cet axe a renforcé la distinction des *Lumbricus* (2611, 2681, 2711, 2721, 2731, 2811, 2995) qui ont aussi été séparés par les axes 2, 3, 4, 5 ; *Octodriloides* (4051), aussi séparé par les axes 2, 3, 4, 5; *Kritodrilus* (4215, 4230), aussi séparé par les axes 1, 5 ; *Diporodrilus* (6611), aussi séparé par les axes 1, 2, 3, 4, 5 ; *Allolobophora* (*sensu stricto.*) (711, 1741, 2311, 2326), déjà séparés par les axes 3, 4, 5 ; *Fitzingeria* (3321, 3322), aussi séparés par les axes 2, 3, 4, 5 et *Eisenia* (4311, 4321, 1441, 5121), aussi séparés par l'axe 2.

En résumant l'analyse ci-dessus, nous constatons que les caractéristiques des néphridies (forme, orientation, position du méat précystal des vessies et la distribution des néphridiopores), du typhlosolis, de la glande de Morren, les positions du clitellum et des puberculums, la pigmentation, les nombres de paires de vésicules séminales et de spermathèques et surtout la position axiale des spermathèques contribuent le plus aux six premiers axes de cette AFC. Les caractéristiques des soies, de la position des pores mâles, du prostomium et des capsules séminales sont moins déterminantes et seulement pour certains groupes. La forme du clitellum et des puberculums, l'élargissement des puberculums, le développement des porophores mâles et du postgésier et la position du premier dorsal jouent un rôle secondaire dans la séparation des groupes de taxons sur les six premiers axes de cette AFC.

3.2.2. Classification automatique des taxons

La classification automatique a été faite avec les coordonnées de dix premiers axes de l'AFC qui résument 50,95% de l'information initiale totale de la matrice relative à une sélection de taxons. Elle nous a donné un résultat plus satisfaisant taxonomiquement que celles faites avec les six, quinze et dix-sept premiers axes de l'AFC. Ce qui est contradictoire par rapport au critère de Roux (ici, le seuil=1,63%) (cf. 4.3.1.) et tendrait à indiquer qu'à défaut de pondération les derniers axes apportent surtout des informations sur les adaptations écologiques fines (= récentes) de peu d'intérêt phylogénétique. Faute de pourvoir observer leur contribution, ce n'est qu'une hypothèse. Cette classification sur 10 axes a donné un dendrogramme (arbre hiérarchique) (fig. 6) dont les noeuds relient les regroupements et situent les distances des différents niveaux de regroupement. Les taxons sont à la base des branches qui

Figure 6. Arbre des taxons de Lumbricidae en hiérarchie par la classification automatique de moment d'ordre 2 fondée sur l'AFC



les regroupent.

Nous allons descendre cet ordre, c'est-à-dire considérer depuis le tronc commun la première division puis ensuite les subdivisions des premières classes et ainsi de suite.

La première division oppose très clairement les taxons ayant deux ou trois paires de vésicules séminales, des pores des spermathèques en 10 et 11 (sauf 461 et 2295), des pores néphridiens alignés (sauf 591) et apigmenté (sauf 591) à l'ensemble des autres taxons. Dans cette division, il y a plusieurs subdivisions :

La première subdivision, comprenant une seule classe finale, a regroupé les taxons 6611 et 6711. Ils sont caractérisés par l'absence de pores dorsaux, des vessies digitoïdes avec méat précystal ventral, un clitellum et des puberculums très antérieurs pour un postgastrien, une glande de Morren en 11-15, avec ou sans diverticules. Ils forment le genre *Diporodrilus*.

La deuxième subdivision est formée par une partie des *Zophoscolex* (2241, 2261, 2277, 2271, 2276, 2273, 2281, 2278, 2279) ayant un clitellum et des puberculums très en arrière pour un postgastrien. Dans cette subdivision, il y a trois classes finales à peine distinguées : la première classe regroupe les taxons 2241, 2261 et 2277, caractérisés par des porophores mâles très réduits, non révélés par les six premiers axes de l'AFC ; les taxons 2277, 2276, 2273 et 2281 forment la deuxième classe, caractérisée par des porophores mâles bien développés et les taxons 2278, 2279 constituent la troisième classe, caractérisée par des porophores mâles bien développés ; un premier pore dorsal très postérieur, ce dernier point a été clairement associé aux axes 3, 4, 5 de l'AFC et est exceptionnel chez les Lumbricidae.

Les taxons 454 et 591 constituent la troisième subdivision de cette première division. Ce regroupement est difficile à expliquer car il y a beaucoup de différences entre ces deux taxons, comme la pigmentation, la distribution des pores néphridiens, l'orientation des vessies. Les points communs pour ces deux taxons sont deux paires de vésicules séminales, un postgésier bien développé, des soies géminées et un typhlosolis débutant postérieurement.

La quatrième et la cinquième subdivisions regroupent les taxons apigmentés, ayant des vessies digitoïdes avec méat précystal ventral, des soies écartées ou géminées, c'est-à-dire une partie des *Zophoscolex*, *Ethnodrilus* sauf 2411 et *Kritodrilus*. A l'intérieur de ces subdivisions, la signification des coupures entres les *Zophoscolex*, *Ethnodrilus* et *Kritodrilus* n'est pas claire. Le taxon 461 a été classé dans cette subdivision. En fait, il est bien différent des autres taxons de cette subdivision : il a des soies écartées, des vessies fourchues et réclinées et cinq paires de pores des spermathèques en 7-11.

La sixième subdivision regroupe les taxons (441, 451, 445, 452, 453, 455) ayant des vessies incurvées et réclinées, deux paires de vésicules séminales dans les segments 11,51 et 12,51, deux paires de pores des spermathèques en 10 et 11, une glande de Morren en 11-15, avec diverticules dans le segment 11,51. Dans cette subdivision, il n'y a qu'une classe finale distincte, constituant le genre *Cataladrilus* gen. nov. (Qiu et Bouché, 1998e et i). Le taxon 454, qui doit faire partie de ce genre, est classé ailleurs à cause de ses particularités de gésier et de typhlosolis.

La deuxième division a distingué un grand nombre des taxons ayant une pigmentation brune à brun-noire, des soies géminées, des pores néphridiens en solfège, une glande de Morren en 10-15, avec diverticules dans le segment 10,51, un typhlosolis de type penné et débutant relativement postérieurement, des vessies incurvées en crochet et réclinées, quatre ou deux paires de vésicules séminales, normalement plus de deux paires de pores des spermathèques, se terminant après 13 et souvent multiples, et pas de capsules séminales. En fait, cette division forme le genre *Scherotheca* (Qiu et Bouché, 1998e et j). A l'intérieure de cette division, les subdivisions ne sont pas très nettes et n'ont pas de sens taxonomique.

La troisième division a distingué un groupe des taxons (711, 2326, 1581, 1561, 1611, 1741, 2325, 1411, 1711, 2311 et 2312) ayant des pores néphridiens en solfège, quatre paires de vésicules séminales (sauf 1411), des soies géminées, des vessies incurvées ou sigmoïdes, proclinées, normalement deux paires de pores de spermathèques en 10 et 11, une glande de Morren en 10-15, avec diverticules en 10,51 et un typhlosolis de type trifide. Cette division est assez homogène et à l'intérieure les subdivisions ne sont pas clairement distinguées. En fait, les taxons de cette division constituent le genre *Allolobophora* (sensu stricto) (Qiu et Bouché, 1998k). 981 est classé dans ce groupe parce qu'il a aussi des vessies sigmoïdes, mais l'orientation des vessies est réclinée, ce qui diffère radicalement des *Allolobophora* (*sensu stricto*). Nous le classerons dans le genre *Eophila* (Qiu et Bouché, 1998e).

La quatrième division ne regroupe que trois taxons particuliers ayant des soies écartées, des pores mâles situés après 16 et des capsules séminales présentes. Il y a deux classes dans cette division.

La première classe est formée par les taxons 3321 et 3322. Ils sont caractérisés par des pores mâles situés très en arrière et dans les puberculums (en 26,5), l'absence de porophores mâles, par des pores néphridiens en solfège, des vessies digitoïdes avec méat précystal dorsal, un typhlosolis penné, une glande de Morren en 11-15 avec diverticules en 11,51 et des soies écartées. En fait, ces deux taxons sont bien particuliers. Comme les *Postandrilus*, ils ont développé ou conservé un système de reproduction : le transfert directe du sperme par spermiductes jusqu'aux puberculums. Ils représentent le genre *Fitzingeria* (Qiu et Bouché, 1998 e et l).

La deuxième classe n'a qu'un taxon caractérisé par des pores mâles en 16,51 ou 17,51, des pores néphridiens en ligne, l'absence des porophores mâles, une glande de Morren en 10-15, avec diverticules en 10,51, un typhlosolis de type penné, des vessies digitoïdes, avec méat précystal médian, quatre paires de vésicules séminales et cinq paires de pores de spermathèques en 7, 8, 9, 10 et 11, simples. Ce taxon représente la seule espèce du genre *Octodriloides* que nous ayons étudié dans ce travail.

La cinquième division regroupe des taxons, séparés par les axes 2 et 6 de l'AFC : 2611, 2681, 2711, 2721, 2731, 2811 et 2995. Cette division est très homogène et il n'y a pratiquement qu'une classe finale distincte. Elle est caractérisée par une pigmentation rouge ou rouge vineux, un prostomium tanylobique, des soies géminées, un premier pore dorsal très en avant, une glande de Morren en 10-15 avec diverticules en 10,51, un typhlosolis de type penné, des vessies incurvées en crochet et réclinées, trois paires de vésicules séminales dans les segments 9,51, 11,51 et 12,51, deux paires de pores de spermathèques simples en 10 et 11 et des capsules séminales présentes. Elle constitue le genre *Lumbricus*.

La sixième division regroupe les taxons ayant des vessies incurvées et réclinées (sauf 2411) et deux paires de pores des spermathèques en 10 et 11. Elle est assez hétérogène et comprend en fait quatre classes finales distinctes.

La première classe est constituée par les taxons 2411 et 4641 et est fortement caractérisée par des soies ab écartées et cd géminées, ce qui est exceptionnel chez les Lumbricidae. En fait, ces deux taxons sont très différents l'un et l'autre sur les autres caractéristiques : la pigmentation (apigmenté et brune), les vessies (digitoïdes et incurvées), le typhlosolis (bifide et simple), la glande de Morren (en 11-15 sans diverticules et en 10-15 avec diverticules), les vésicules séminales (quatre paires dans les segments 9,51, 10,51, 11,51 et 12,51 et trois paires dans les segments 9,51, 11,51 et 12,51). 2411 est un *Ethnodrilus* et nous classerons 4641 dans le genre *Iberoscolex* (avec 3491) (Qiu et Bouché, 1998e et m).

La deuxième classe est formée par les taxons 931, 951, 941, 945 et est caractérisée par une pigmentation brune à brun-noire, des soies géminées, des pores néphridiens en solfège, une glande de Morren en 10-15 avec diverticules en 10,51 (sauf 951 qui n'a pas de diverticules), un typhlosolis multiple (sauf 945 qui est penné) et deux paires de pores de spermathèques en 10 et 11. 941 et 945 diffèrent avec 931 et 951 par l'absence de pores dorsaux et de capsules séminales. Cette classe représente le genre *Eophila*, un genre que nous n'avons pas encore bien compris (Qiu et Bouché, 1988e).

La troisième classe ne contient que deux taxons (1531, 3491) caractérisés par une pigmentation brune, des pores néphridiens en ligne, un clitellum très en avant, un typhlosolis simple, des vessies incurvées et réclinées, deux paires de pores de spermathèques simples en 10 et 11, et pas de capsules séminales. Nous proposerons le nouveau genre *Iberoscolex* pour recevoir le taxon 3491 (l'espèce type) et comprenant 4641 et deux autres taxons (Qiu et Bouché, 1998m). 1531 diffère radicalement avec 3491 par les soies géminées, une glande de Morren en 11-15 sans diverticules et trois ou quatre paires de vésicules séminales dans les segments 9,51, (10,51), 11,51 et 12,51 (3491 a des soies écartées, seulement deux paires de vésicules séminales en 11,51 et 12,51 et une glande de Morren en 10-15 avec diverticules en 10,51). Nous le mettons provisoirement dans le genre *Koinodrilus* (Qiu et Bouché, 1998n).

La quatrième classe contient seulement deux taxons découverts dans ce travail (471, 481). Ces deux taxons sont caractérisés par l'absence de pigmentation, des soies écartées, des pores néphridiens en ligne, une glande de Morren en 11-15 sans diverticules, un typhlosolis simple, des vessies incurvées et réclinées, deux ou trois paires de vésicules séminales et pas de capsules séminales. Ils sont bien particuliers et inclassable dans les genres existants. Nous les classerons dans le genre *Cataladrilus* en proposant un nouveau sous-genre *Latisetinella* avec 471 comme espèce type et comprenant 481 et 461 (Qiu et Bouché, 1998e et i).

La septième division regroupe des taxons ayant quatre paire de vésicules séminales et des vessies digitoïdes. Elle comprend trois subdivisions reconnaissables, y compris quatre classes finales distinctes.

La première subdivision distingue les taxons ayant des soies écartées, des pores néphridiens en ligne, des capsules séminales, une glande de Morren en 10-15 avec diverticules en 10,51, un typhlosolis de type penné et des vessies digitoïdes avec méat précystal médian. A l'intérieure de cette subdivision, on peut reconnaître deux classes finales. La première classe, constituée par les taxons 3911 et 3921 et caractérisée par une pigmentation brune et des pores des spermathèques très nombreuses (plus de 5 paires) se terminant en 11 représente le genre *Octodrilus*. La deuxième classe, caractérisée par l'absence de pigmentation et seulement deux paires de pores des spermathèques en 10 et 11, contient trois taxons (3611, 3711 et 3721). Il s'agit d'*Octolasion* (Qiu et Bouché, 1998e).

La deuxième subdivision contient seulement une classe finale et regroupe trois taxons (3111, 3115, 3112), caractérisée par une pigmentation rouge, des soies écartées, des pores néphridiens en solfège, un typhlosolis de type penné, une glande de Morren en 10-15 avec diverticules en 10,51, des vessies digitoïdes avec méat précystal dorsal ou médian (3115), pas de capsules séminales et seulement deux paires de pores des spermathèques en 10 et 11. Ces trois taxons constituent le genre *Satchellius* Gates, 1978.

La dernière subdivision regroupe quatre taxons (1441, 4311, 4321 et 5121), caractérisés par une pigmentation rouge, des soies géminées, des pores néphridiens en solfège (sauf 5121), une glande de Morren en 11-15 sans diverticules (sauf 1441: en 10-15 avec diverticules en 10,51), un typhlosolis de type simple, des vessies digitoïdes avec méat précystal dorsal, deux paires de pores de spermathèques simples en 10 et 11 et pas de capsules séminales. Ces quatre taxons représentent le genre *Eisenia*.

La huitième division a distingué un groupe de taxons (1011, 1061, 1311, 2151, 1211, 1811, 1821, et 1911) caractérisés par l'absence de pigmentation, des soies géminées, un premier pore dorsal très en avant, des pores néphridiens en ligne (sauf 1811?), une glande de Morren en 10-15 avec diverticules en 10,51, un typhlosolis bifide, des vessies incurvées en crochet et réclinées, quatre paires de vésicules séminales, absence de capsules séminales et deux paires de pores de spermathèques simples en 10 et 11. C'est un groupe très homogène et nous proposerons d'établir un nouveau genre de Lumbricidae de taxons : *Koinodrilus* gen. nov. Le taxon 3811, aussi classé dans cette division, est bien particulier, il a des pores néphridiens en solfège, seulement deux paires des vésicules séminales, des vessies digitoïdes, avec méat précystal dorsal. Tous ces caractères diffèrent des *Koinodrilus*. Nous proposerons un autre nouveau genre : *Avelona* gen. nov. pour recevoir cette espèce inclassable dans les genres existants de Lumbricidae. (Qiu et Bouché, 1998e et n).

La neuvième division distingue un petit groupe des taxons (4411, 4421, 4441 et 4431), caractérisés par l'absence de pigmentation, des soies géminées, des pores néphridiens en ligne, une glande de Morren en 10-15 avec diverticules en 10,51, un typhlosolis penné, des vessies incurvées en crochet et réclinées, une ou deux paires de pores des spermathèques, se terminant en 14, de deux à quatre paires de vésicules séminales et absence de capsule séminale et d'épididymes. C'est un groupe particulier inclassable dans les genres existant de Lumbricidae. Nous proposons un nouveau genre *Eumenescolex* gen. nov. pour ces taxons (Qiu et Bouché, 1998e et o). 4431 est classé dans le groupe *Nicodrilus* en raison de ses quatre paires de vésicules séminales.

La dernière division regroupe un groupe de taxons ayant normalement une pigmentation brune à brun-noire, des soies étroitement géminées, des pores néphridiens en solfège, une glande de Morren en 10-15 avec diverticules en 10,51, un typhlosolis penné, des vessies incurvées en crochet et réclinées, quatre paires de vésicules séminales, deux paires de pores des spermathèques en 10 et 11 et n'ayant pas de

capsules séminales. C'est un groupe très homogène, il représente le genre *Nicodrilus*. Deux taxons d'*Eiseniona* Omodeo, 1956 (341 et 351) sont aussi classés avec les *Nicodrilus*. En fait, ces deux genres sont très proches l'un de l'autre.

En conclusion nous avons interprété avec les caractéristiques discriminantes des dix premiers axes de l'AFC les dix divisions qui classent très clairement les genres *Diporodrilus*, représenté par les taxons 6611 et 6711 ; *Zophoscolex* avec les taxons 2251, 2291, 1631, 2274, 1621, 2272, 2285, 2275, 2221, 2295, 2221, 2231, 2241, 2261, 2277, 2271, 2276, 2273, 2281, 2278, 2279 ; *Ethnodrilus*, avec les taxons 3511, 3521, 3531 ; *Kritodrilus*, représenté par les taxons 4215, 4230, 3551 ; *Cataladrilus* avec les taxons 441, 445, 451, 452, 453, 454, 455, 471, 461, 481 ; *Scherotheca*, représenté par les taxons 511, 831, 811, 575, 655, 691, 664, 581, 701, 638, 621, 626, 636, 625, 673, 663, 911, 921, 531, 571, 611, 541, 651, 821, 515, 561, 522, 551, 631, 632, 681, 641 ; *Allolobophora* (*sensu stricto.*) avec les taxons 711, 2326, 1581, 1561, 1611, 1741, 3225, 1411, 1711, 2311, 2312 ; *Fitzingeria* représenté par les taxons 3321, 3322 ; *Octodriloides* et son taxon 4051 ; *Lumbricus* Linné, 1774, représenté par les taxons 2611, 2681, 2711, 2721, 2731, 2811, 2995 ; *Eophila* avec les taxons 931, 951, 941, 945 ; *Iberoscolex* représenté par les taxons 3491 et 4641 ; *Octodrilus* avec les taxons 3911 et 3921 ; *Octolasion* comprenant les taxons 3611, 3711 et 3721 ; *Satchellius* et ses taxons 3111, 3115 et 3112 ; *Eisenia* représenté par les taxons 1441, 4311, 4321 et 5121 ; *Koinodrilus* réunissant les taxons 1011, 1061, 1311, 2151, 1211, 1811, 1821 et 1911 ; *Eumenescolex* représenté par les taxons 4411, 4421, 4431 et 4441 et *Nicrodrilus* Bouché, 1972, représenté par les taxons 111, 121, 211, 161, 171, 221, 311, 321, 325, 411, 431 *Eiseniona* (341, 351) n'a pas été bien séparé des *Nicodrilus* dans cette classification, car ces deux genres sont très proches l'un de l'autre. Les genres *Zophoscolex, Kritodrilus* et *Ethnodrilus* n'ont pas été nettement distingués principalement en raison de la grande variation des positions du clitellum et des puberculum chez les *Zophoscolex* et de leur proximité. Ceci a conduit à les réunir dans une même tribu : Zophoscolexini. Toutefois, dans cette classification, certains taxons, par exemples, 2411, 4641, 461, 471, 481, 454 ont été mélangés avec d'autres groupes à cause d'une ou deux caractéristiques très particulières. Par exemple *Avelona* est classé avec les *Koinodrilus* bien qu'il y ait des différences considérables (voir l'interprétation de la huitième division de cette classification).

3.3. Conclusion des analyses multivariées sur les Lumbricoidea et Lumbricidae

L'analyse factorielle des correspondance sur 42 caractères (150 modalités) de 270 taxons de Lumbricoidea a montrée que les caractéristiques des gésiers (présence ou absence de progésiers ou de postgésier), du jabot (présence ou absence), des puberculums (présence ou absence), des néphridies (présence ou absence de vessie, de canal commun), des pores mâles (position axiale), du typhlosolis (nombre de lamelles), des testicules (absence ou présence de premier paire testicules), des vésicules séminales (nombre de paires), de la glande de Morren (présence ou absence) et des spermathèques (position axiale) sont très discriminantes au niveau des familles de Lumbricoidea et de certains genres de Lumbricidae, cela traduit surtout l'importance de ces caractéristiques du point de vue de l'organisation structurale de ces lombriciens. Elles permettent de distinguer très clairement les Hormogastridae, Ailoscolecidae, *Spermophorodrilus*, *Healyella*, *Heraclescolex*, *Hydrilus Postandrilus*, *Helodrilus*, *Proctodrilus*, *Bismatos*, *Orodrilus*, *Murchieona*, *Eiseniella*, *Reynoldsia* et *Prosellodrilus* de l'ensemble des autres taxons traités qui n'ont pas été clairement séparées et classés avec ce premier traitement de l'AFC. Logiquement la classification automatique basée sur les coordonnées des quinze premiers axes de l'AFC devrait donner le meilleur résultat par rapport à celles de six et dix premiers axes de l'AFC. Elle synthétise bien l'information de l'AFC et regroupe très clairement les taxons cités ci-dessus. Le genre *Diporodrilus* Bouché, 1972 n'a pas été distingué et classé sûrement du fait que nous n'avons pas utilisé le caractère très particulier qu'il possède : des pores coelomiques bilatéraux. Le genre *Fitzingeria* n'a pas été non plus distingué dans ce premier traitement bien que ses pores mâles soient situés très postérieurement, comme chez les *Postandrilus,* les autres caractères étant plus conformes à l'ensemble indistinct des Lumbricidae.

Méthodiquement, nous avons effectué un deuxième traitement en enlevant les taxons bien classés et les caractéristiques qui y sont associées. Ce deuxième traitement a montré que les caractéristiques des vessies (la forme, l'orientation, la position du méat précystal), la distribution des pores néphridiens, le type du typhlosolis, la position du clitellum et des puberculums, le nombre de paires de vésicules séminales, les spermathèques (surtout la distribution axiale), la distribution des soies et la pigmentation y sont les caractéristiques les plus discriminantes. Elles permettent de distinguer et de classer les genres *Diporodrilus*, *Zophoscolex*, *Ethnodrilus*, *Kritodrilus*, *Pietromodeona*, *Scherotheca*, *Allolobophora* (sensu stricto), *Fitzingeria*, *Octodriloides*, *Lumbricus, Eophila*, *Iberoscolex*, *Octodrilus*, *Octolasion*, *Eisenia*, *Koinodrilus*, *Eumenescolex, Nicodrilus*. La classification automatique basée sur les coordonnées des dix premiers axes de l'AFC synthétise bien ce résultat.

Par contre les caractéristiques relative à la forme du corps,à l'aplatissement caudal, à la forme des puberculums, au développement des porophores mâles, à la position du premier pore dorsal, du développement du postgésier, de la position du début du typhlosolis et de l'épididymes ne sont pas très discriminantes. Cela traduit qu'elles sont du point de vue taxonomique peu importantes ou redondantes avec des caractéristiques plus pertinentes à ce niveau des familles et genres.

Nous interpréterons la signification morpho-fonctionnelle des caractéristiques et la phylogenèse aux chapitre IV, V et VI.

Les traitements précédents ont permis de relever les caractéristiques significatives aux niveaux famille et genre et d'ébaucher la classification des familles et des genres, mais ils ne permettent pas de dépouiller clairement les relations des espèces et des subdivisions à l'intérieur des genres. Nous allons reprendre, dans par deux exemples, l'étude plus détaillée des relations caractéristiques-taxons à l'intérieur des genres *Prosellodrilus* (cf. 4.3.4) et *Zophoscolex* (cf. 4.3.5).

3.4. Etude caractéristiques-taxons sur le genre *Prosellodrilus* Bouché, 1972

Le genre *Prosellodrilus*, établi par Bouché (1972), a une distribution restreinte dans le sud-ouest de la France et le nord de l'Espagne, surtout la région Pyrénéenne. C'est un groupe de Lumbricidae bien particulier sur le plan morphologique (Qiu et Bouché, 1998e et g). Il comprend actuellement 28 taxons (tableau 2). Il est caractérisé par l'absence de pigmentation, par des pores de spermathèques situés postérieurement en (13), 14, 15, un clitellum très antérieur par rapport aux pores mâles, une glande de Morren en 11-15 avec souvent diverticules ou dilatations en 11,51, seulement deux paires de vésicules séminales, pas d'épididymes ni de capsules séminales. A l'intérieur du groupe, il existe des variations assez importantes : la taille ; le type du prostomium ; les soies géminées ou écartées ; la position du premier pore dorsal ; la forme et l'élargissement des puberculums ; la position axiale des pores mâles ; l'importance des porophores mâles ; la position transversale et le nombre des spermathèques ; la forme des vessies.
L'objectif de l'analyse est de dépouiller les liens entre les variations caractéristiques de ces taxons et d'essayer d'ordonner les *Prosellodrilus* à partir de cette base.

Les analyses sont effectuées à partir d'une matrice de 28 taxons, en ligne, et 30 caractères morphologiques quantitatifs et qualitatifs qui traduisent 94 modalités en colonnes dans la matrice disjonctive. Les codes des données qualitatives ont été simplifiés à partir des codes de la base de données ECORDRE (Qui 98a ANNEXE III-2.) et les données quantitatives sont allotis en 2 à 5 lots selon la nature des caractères (tableau 3).

Nous allons, dans un premier temps, traiter cette matrice sans pondérer les caractéristiques, puis nous retraiterons la même matrice en pondérant certaines caractéristiques afin d'obtenir un meilleur résultat taxonomique. La sélection des caractéristiques à pondérer est basée sur une interprétation phylogénétique de ces caractéristiques conduisant à une évaluation empirique du poids des pondérations fondée sur leur contributions aux axes de l'AFC sans pondération.

Tableau 2. Taxons étudiés des *Prosellodrilus*

Code	Nom des taxons	Sources
2111	*Prosellodrilus pyrenaicus pyrenaicus* (Cognetti, 1904)	Qiu: P. 2681
2112	*Prosellodrilus pyrenaicus abduli* subsp. nov.	Qiu: P. 552, 2525, 2526, 2546, 1091
2113	*Prosellodrilus pyrenaicus postandrus* subsp. nov.	Qiu: P. 2928, 1096
2131	*Prosellodrilus praticola* Bouché, 1972	Bouché: 1972; Qiu: P. 534
2141	*Prosellodrilus amplisetosus amplisetosus Bouché, 1972*	Bouché: 1972; Qiu: P. 2669
2142	*Prosellodrilus ticalus* sp. nov.	Qiu: P. 1584, P. 2507
2145	*Prosellodrilus amplisetosus hexathecosus* Bouché, 1972	Bouché: 1972; Qiu: P. 544
2161	*Prosellodrilus alatus* Bouché,1972	Bouché: 1972; Qiu: P. 1457
2165	*Prosellodrilus polythecosus* Bouché, 1972	Qiu: P. 1462
2171	*Prosellodrilus biauriculatus* Bouché, 1972	Bouché: 1972; Qiu: P. 1445
2176	*Prosellodrilus elusatus* Bouché, 1972	Bouché: 1972; Qiu: P. 651, 652, 654
2179	*Prosellodrilus proporus* sp. nov.	Qiu: P. 629, 1449, 1713
2181	*Prosellodrilus biserialis* Bouché, 1972	Bouché: 1972; Qiu: P. 1465
2182	*Prosellodrilus fragilis fragilis* Bouché, 1972	Bouché: 1972; Qiu: P. 238
2185	*Prosellodrilus occidentalis* sp. nov.	Qiu: P. 2481
2186	*Prosellodrilus ombrophilus* sp. nov.	Qiu: P. 703, P. 2704
2187	*Prosellodrilus psammophilus* sp. nov.	Qiu: P. 2707
2188	*Prosellodrilus psammophilus magnus* subsp. nov.	Qiu: P. 2708, 2710, 2764
2189	*Prosellodrilus jamiesoni* sp. nov.	Qiu: P. 2709
2191	*Prosellodrilus idealis* Bouché, 1972	Bouché: 1972; Qiu: 1446, 1447
2192	*Prosellodrilus trigoi* sp. nov.	Qiu: P. 2713, 2714, 2715
2193	*Prosellodrilus hyperopterus* sp. nov.	Qiu: P. 2717
2194	*Prosellodrilus bidasoana* sp. nov.	Qiu: P. 2719
2195	*Prosellodrilus calcicola* sp. nov.	Qiu: P. 2765, 2766, 2768
2196	*Prosellodrilus dipterus* sp. nov.	Qiu: P. 2769
2197	*Prosellodrilus arenicola* sp. nov.	Qiu: P. 2781, 2782, 2783
2198	*Prosellodrilus matoi* sp. nov.	Qiu: P. 2796
2199	*Prosellodrilus dactylothecus* sp. nov.	Qiu: P. 2821

3.4.1. L'AFC sans pondération des caractéristiques

Cette analyse est effectuée avec le même logiciel (STATOSCOPE) qui nous donne aussi un tableau (tableau 4-6, ANNEXE IV-3 *in* Qiu, 1998a des pourcentages d'inertie, des coordonnées et des contributions des caractéristiques et taxons analysés. Ceci est édité en détail seulement pour ces six premiers axes. Nous allons interpréter ici les six premiers axes (= résumant chacune une information supérieure à 6,04%). La somme de l'information que ces 6 axes apportent représente un pourcentage de 57,50%.

Les figures 7 A et B et 8 A et B sont faites par rapport aux trois premiers axes factoriels. Elles donnent une image assez globale de la distribution et de l'association entre les différentes parties. Pour cela, nous allons essayer d'interpréter, axe par axe, les relations entre les caractéristiques et les taxons. L'interprétation sera basée sur les caractéristiques et les taxons dont les valeurs de

contribution à la formation d'un axe sont les plus importantes (= supérieures au seuil de Roux, ici Srt=71,44 et Src=21,28). Cette base sera étendue, à titre de complémentarité, en dessous de ce seuil, pour les variables complétant l'interprétation.

Tableau 3. Codes et lots des caractéristiques et poids des pondérations retenues pour les *Prosellodrilus*

Code/ lots	P. pond.	Caractéristique	Code/ lots	P. pond.	Caractéristique
LOE1	1	Longueur maximale <61 mm	PUF4	2	puberculum fusiforme
LOE2	1	Longueur maximale =61-150 mm	PUF5	2	puberculum cupuliforme
LOE3	1	Longueur maximale =151-250 mm	PDM1	1	Début minimal du puberculum <21,01
LOE4	1	Longueur maximale >250 mm	PDM2	1	Début minimal du puberculum >21
SNE1	1	Nombre maximale de segments <201	FPM1	1	Fin minimale du puberculum <24,01
SNE2	1	Nombre maximale de segments =201-300	FPM2	1	Fin minimale du puberculum >24
SNE3	1	Nombre maximale de segments >300	COA1	1	Localisation cœurs antérieurs en 6,51
CLT1	1	Aplatissement clitellien: inexistant	COA2	1	Localisation cœurs antérieurs en 7,51
CLT2	1	Aplatissement clitellien: net	GML0	1	lumière glande de Morren absente
PUT1	2	Elargissement puberculien: inexistant	GML1	1	lumière glande de Morren en 10,51
PUT2	2	Elargissement puberculien : net	GML2	1	lumière glande de Morren en 11,51
PUT3	2	Elargissement puberculien: fort	TY1	1	typhlosolis bifide
PUT4	2	Elargissement puberculien très fort	TY2	1	typhlosolis multifide
PUT5	2	Elargissement puberculien hypertrophié	VEM1	3	Début vessies monotone <8,01
PTT2	1	prostomium prolobique	VEM2	3	Début vessies monotone >8
PTT3	1	prostomium pro-épilobique	VEF 3	3	vessie digitoïde
PTT4	1	prostomium épilobique	VEF4	3	vessie incurvée
PTT5	1	prostomium endobuccal	VEF5	3	vessie sigmoïde
PTT6	1	prostomium tanylobique	VEF6	3	vessie fourchue
SOD3	3	soies lombriciennes écartées	VEO0	3	vessie absente
SOD4	3	soies largement géminées	VEO1	3	vessie: proclinée
SOD5	3	soies étroitement géminées	VEO2	3	vessie : réclinée
SOD6	3	soies géminées s'écartant vers l'arrière	VEP2	3	Position méat précystal: médianne
SOD7	3	soies se rapprochant vers l'arrière	VEP3	3	Position méat précystal: ventrale
SOD8	3	soies géminées ventralement et écartées dorsalement	VS32	1	vésicules séminales en 11: petites
SOD9	3	soies écartées ventralement et géminées dorsalement	VS33	1	vésicules séminales en 11: moyennes
PDC1	1	1er pore dorsal en 3-5	VS34	1	vésicules séminales en 11: bien développées
PDC2	1	1er pore dorsal en 6-8	VS42	1	vésicules séminales en 12: petites
PDC3	1	1er pore dorsal en 9 ou après	VS43	1	vésicules séminales en 12: moyennes
MPA1	2	pores mâles en 15,5	VS44	1	vésicules séminales en 12: bien développées
MPA2	2	pores mâles en 15,51-15,99	ETT1	2	ensemble thécal: en ligne
MPA3	2	pores mâles en 16	ETT2	2	ensemble thécal: en deux lignes
MPT1	1	pores mâles au dessous de 3,5	ETT3	2	Type d'ensemble thécal: en tache
MPT2	1	pores mâles au dessus de 3,5	NS1	2	Nombre spermathèques: 2
PPG0	1	porophores mâles absents	NS2	2	Nombre spermathèques: 3-4
PPG1	1	porophores mâles très réduits	NS3	2	Nombre spermathèques: 5 ou plus
PPG2	1	porophores mâles réduits	SIT1	2	dernière spermathèque: en 4-5
PPG3	1	porophores mâles assez développés	SIT2	2	dernière spermathèque: en 5,01-5,4
PPG4	1	porophores mâles bien développés	SIT3	2	dernière spermathèque: au dessus de 5,4
PFT1	1	pores femelles au dessous de 3	SIP1	1	spermathèque sessile
PFT2	1	pores femelles au dessus de 3	SIP2	1	spermathèque pédonculé
CPM1	1	Début minimal du clitellum <19,01	SIF1	1	spermathèque globuleuse
CPM2	1	Début minimal du clitellum >19	SIF2	1	spermathèque ovale
CFM1	1	Fin minimale du clitellum <29,01	SIF3	1	spermathèque pyriforme
CFM2	1	Fin minimale du clitellum >29	SIF4	1	spermathèque cordiforme
PUF2	2	puberculum en goutière	SIF5	1	spermathèque sacculiforme
PUF3	2	puberculum en linéaire	SIF6	1	spermathèque phalloïde

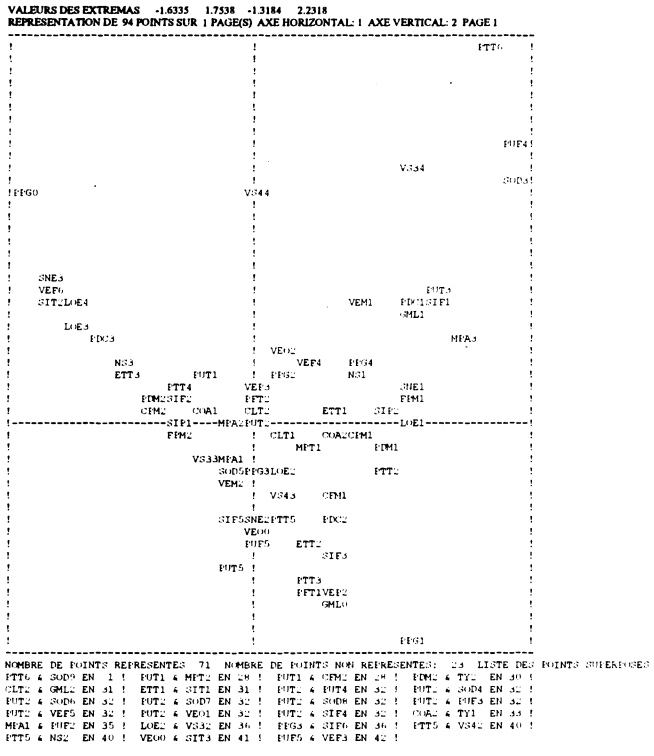


Figure 7 A. Représentation des projections des caractéristiques de *Prosellodrilus* sur les axes 1 et 2 de l'AFC sans pondération

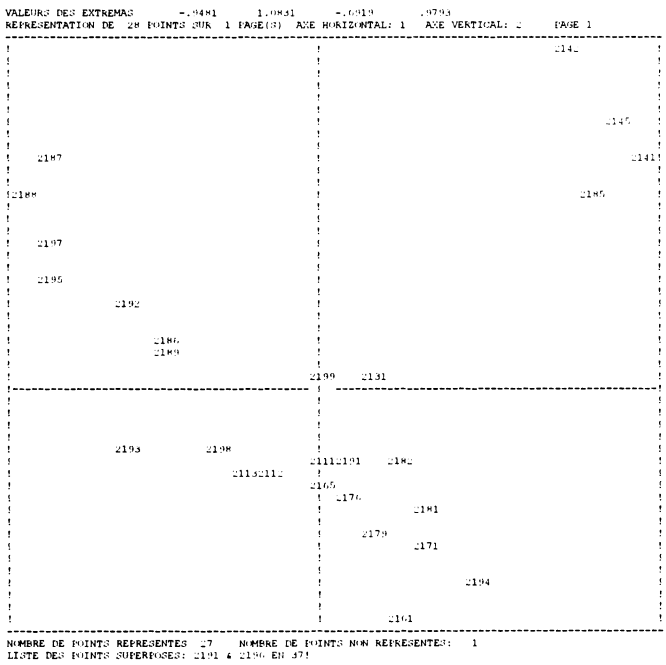


Figure 7 B. Représentation des projections des taxons de *Prosellodrilus* sur les deux premiers axes de l'AFC sans pondération

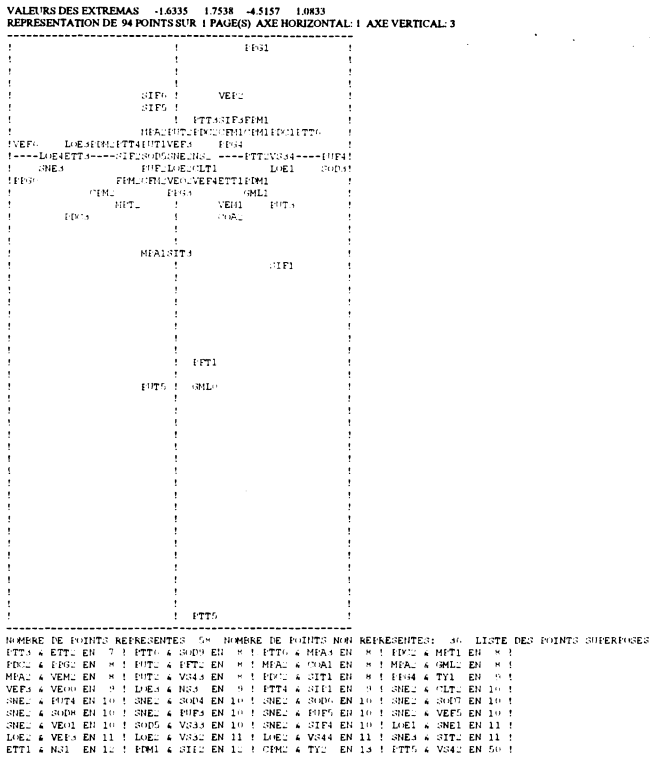


Figure 8 A. Représentation des projections des caractéristiques de *Prosellodrilus* sur les axes 1 et 3 de l'AFC sans pondération

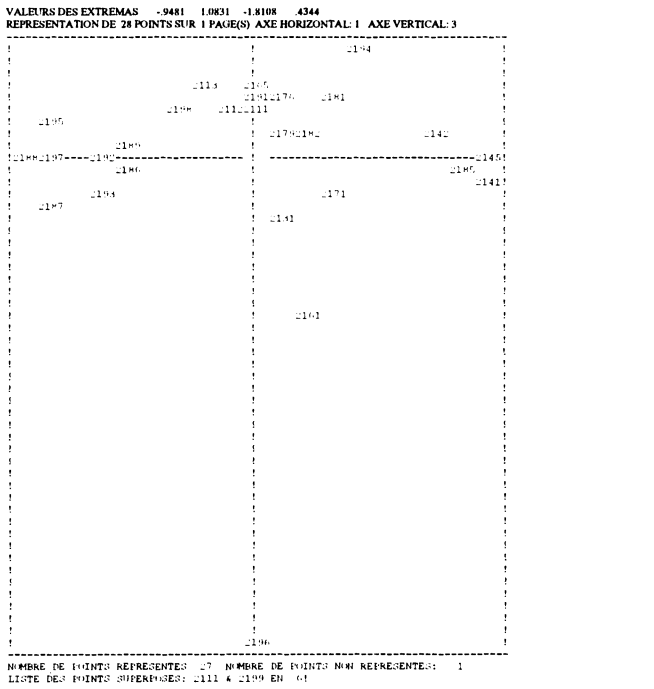


Figure 8 B. Représentation des projections des taxons de *Prosellodrilus* sur les axes 1 et 3 de l'AFC sans pondération

Axe 1

Cet axe résume 17,30% de l'information. Il oppose un groupe de taxons (2141, 2142, 2145 et 2185) caractérisé par une taille petite (SNE1, LOE1), des soies écartées (SOD3), des pores mâles situés en ou vers 16 (MPA3), des puberculums fusiformes (PUF4) commençant avant 21 et se terminant avant 24 (PDM1, FPM1) et des spermathèques simples situées dans la zone C - à un autre groupe de taxons (2187, 2188, 2195, 2197, 2192, 2193, 2186 et 2189) caractérisés par une grande taille (SNE3, LOE3), des spermathèques multiples se distribuant transversalement vers le côté dorsal (SIT2, ETT3, NS3), un typhlosolis multifide (TY2) et un 1er pore dorsal relativement postérieur (PDC3).

Axe 2

L'axe 2 résume 10,50% de l'information. Il oppose deux groupes de taxons. Le premier comprend les deux sous-groupes définis avec l'axe 1. Il est caractérisé par des vésicules séminales en 12,51 bien développées (VS44), des vessies monotones à partir de segment antérieur (VEM1), des porophores mâles très réduits ou absents (sauf 2185) pour tous les taxons du groupe, des soies écartées (SOD3), des puberculums fusiformes (PUF4) et des vésicules séminales

en 11,51 bien développées (VS34) pour 2141, 2142, 2145, 2185, un prostomium tanylobique (PTT6) et des soies écartées ventrales et géminées dorsales pour 2142, et une grande taille (SNE3) pour 2187, 2188, 2197, 2195.

Le deuxième groupe, s'opposant au premier groupe, est caractérisé par une taille moyenne (SNE2) (2179, 2176, 2181), des vessies digitoïdes (VEF3, VEO0) (2161, 2171, 2194), un premier pore dorsal en 6, 7 ou 8 (PCD2) (2179, 2161, 2171, 2179), une glande de Morren sans diverticules (GML0) (2161, 2171, 2179), un méat précystal médian (VEP2) (2179), des vésicules séminales moyennes en 12 (VS43) (2161, 2171, 2179, 2194) et des spermathèques doubles (NS2) (2171, 2194, 2179).

Axe 3

Cet axe, résumant 8,77% de l'information, est fortement asymétrique : les taxons 2196 et 2161 s'opposent à l'ensemble des autres taxons et sont caractérisés par un prostomium endobuccal (PTT5), des puberculums hypertrophiés (PUT5), des pores de spermathèques dorsaux (SIT3), des pores femelles situés dans la zone A, une glande de Morren sans diverticule (GML0) ; des vésicules séminales en 12 peu développées (VS42) et des pores mâles en 15,5 (MPA1). Ceci souligne que les puberculums hypertrophiés sont fortement liés aux spermathopores dorsaux et que ceci constitue un type de coaptation puberculo-thécale propre à ces deux espèces parmi les *Prosellodrilus*, comme déjà observé par Bouché (1972). Les liens avec les pores femelles ventraux et le prostomium endobuccal sont nouveaux. L'explication morpho-fonctionnelle de ce fait n'est pas encore établie.

Axe 4

Cet axe, résumant 7,99% de l'information, dégage deux groupes des taxons qui se distinguent principalement par des vessies digitoïdes avec méat précystal ventral (VEF3, VEP3 et VEO0) (2111, 2112, 2113, 2161, 2171, 2182, 2198) ou des vessies incurvées et réclinées avec méat précystal médian, c'est-à-dire incurvées de rapport 1/3-2/3 (VEF4, VEO2, VEP2) (2176, 2179, 2181, 2196). Le premier groupe est également caractérisé par des spermathèques simples (ETT1, NS1) sauf 2171 à la différence du deuxième qui possède normalement des spermathèques doubles (ETT2) sauf 2196.

Axe 5

Cet axe, résumant 6,90% de l'information, distingue deux groupes de taxons par la taille et les caractéristiques des spermathèques. Le premier groupe (2112, 2113, 2131, 2182, 2196, 2198, 2199) a une taille moyenne (LOE2, SNE2) et des spermathèques simples, situées dans la zone C (ETT1, NS1, SIT1). 2199 est fortement typé par ses spermathèques phalloïdes (SIF6). En outre, avec une contribution moins élevée, cet axe caractérise aussi un sous groupe (2131, 2189, 2196) aux vessies incurvées (VEF4, VEM1).

Le deuxième groupe a une taille soit petite (LOE1, SNE1) (2161, 2171, 2194), soit grande (LOE4, SNE3) (2192 et 2197) et des spermathèques soit doubles (ETT2, NS2) (2171, 2194) soit multiples (SIT2, SIT3) (2192, 2197). 2161 a des pores de spermathèques simples mais 3 paires en 13, 14 et 15, c'est la raison pour laquelle il fait partie de ce groupe (NS2).

Le lien entre taille (probablement mode alimentaire géophage pour les grandes tailles et rhizophage pour les petites) et la distribution des volumes des spermathèques pourrait être un effet subtil de la pholéoïptomie.

Axe 6

Cet axe, résumant 6,04% de l'information, distingue le taxon 2142 - qui est caractérisé par un prostomium tanylobique (PTT6), des soies écartées ventrales et géminées dorsales (SOD9), des pores mâles en 15,51-15,99 (MPA2) et des porophores réduits (PPG2) - avec 2141 et 2185 caractérisés par des soie écartées (SOD3), des pores mâles en 16 (MPA3), une glande de Morren avec diverticules en 10,51 (GML1) et des porophores mâles bien développés (PPG4) (seulement 2185).

3.4.2. Classification automatique des taxons de Prosellodrilus fondé sur l'AFC sans pondération

La classification a été effectuée en utilisant le logiciel STATOSCOPE, ici, P=5,56. En conséquence, nous avons retenu comme base pour la classification automatique les coordonnées des six premiers axes dont les pourcentages d'inertie sont supérieurs à 5,56%. Ces six premiers axes résument 57,5 % de l'information initiale. Le logiciel donne un programme de classification hiérarchique qui nous offre au choix deux méthodes de classification (Roux, 1985) : la construction ascendante hiérarchique de moment d'ordre 2 ou la construction ascendante hiérarchique élémentaire.

Nous avons pratiqué ces deux méthodes et les résultats sont presque les mêmes. Nous ne présentons que le résultat de la construction ascendante hiérarchique de moment d'ordre 2.

Cette application sur les coordonnées des six premiers axes de l'AFC est résumée par un dendrogramme (arbre hiérarchique) (fig. 9) dont les nœuds relient les subdivisions et symbolisent les différents niveaux du regroupement (=distances). Dans ces subdivisions les taxons sont placés à l'extrêmité des branches qui leur sont attribuées.

Nous allons descendre cet ordre, c'est-à-dire considérer la première division puis succesivement les subdivisions des premiers groupes et ainsi de suite.

La première division oppose très clairement les

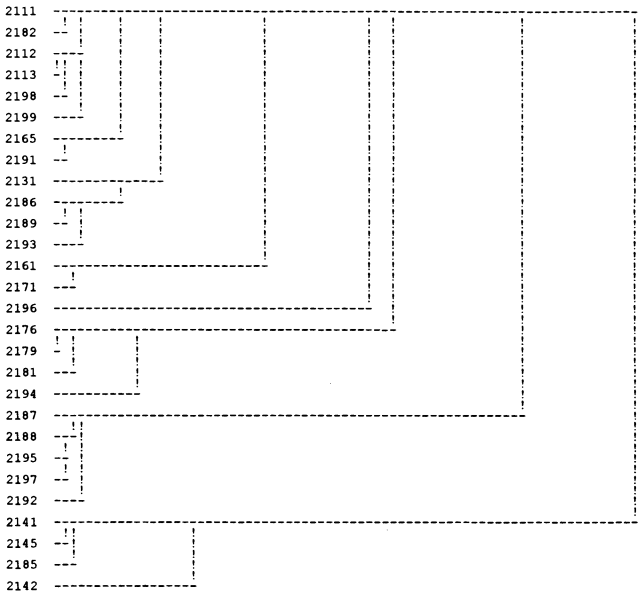


Figure. 9. Arbre des taxons de *Prosellodrilus* en hiérarchie obtenue par la classification automatique de moment d'ordre 2 fondée sur les coordonnées de l'AFC sans pondération

taxons avec les soies écartées et séparés par les axes 1 et 2 de l'AFC à l'ensemble des autres taxons possédant les soies étroitement géminées.

Parmi les 4 taxons ayant les soies écartées, il y a deux classes finales distinctes, distinguées sur l'axe 6 de l'AFC. Tout d'abord, les taxons 2141, 2145 et 2185 sont très proches l'un de l'autre et sont caractérisés par des pores mâles en 16. D'ailleurs, 2185 est distingué de 2141 et 2145 par la glande de Morren ayant des diverticules dans le segment 10,51 et des porophores mâles bien développés. Le quatrième taxon (2142) de cette subdivision diffère des trois premiers taxons et représente un cas particulier caractérisé par des soies écartées ventrales et géminées dorsales, et un prostomium tanylobique.

L'ensemble des 24 taxons restants, caractérisés par des soies étroitement géminées, est lui-même subdivisé en plusieurs sous-groupes.

Les taxons 2187, 2188, 2195, 2197 et 2192 forment un groupe caractérisé principalement par des spermathèques multiples, une grande taille, de nombreux segments, un typhlosolis multifide et un 1er pore dorsal postérieur. 2192 diffère des autres taxons par ses porophores mâles assez développés et ses vessies digitoïdes.

Les taxons 2176, 2179, 2181 et 2194 forment un autre groupe principalement caractérisé par des spermathèques doubles et un nombre de segments entre 200-300, assez élevé. Les 2181, 2176 et 2179 sont proches l'un de l'autre et diffèrent de 2194 par la forme de la vessie.

Le taxon 2196 est particulier à cause des puberculums hypertrophiés, du prostomium endobuccal et des pores femelles dans la zone A.

2161 et 2171 constituent un petit groupe caractérisé par des spermathèques situés dans la zone D (=côté dorsale) et des vessies digitoïdes ; ce dernier point marque aussi la différence avec 2196, qui est très proche de 2161 par la forme des puberculums, du prostomium et par la position transversale des pores femelles.

L'explication de la formation de groupe de 2131, 2186, 2189, 2193 est difficile car les caractéristiques de ces taxons sont très différentes l'une de l'autre. Le seul point commun est peut-être un nombre de segments élevés et la position relativement postérieure des puberculums.

L'explication de la formation du groupe 2165 et 2191 est aussi difficile. En fait, ces deux espèces sont morphologiquement très différentes. Le seul point commun est le typhlosolis bifide, ce qui n'est pas très significatif dans les six premiers axes de l'AFC.

Le dernier groupe regroupe les taxons 2111, 2182, 2112, 2113, 2198 et 2199 qui sont des espèces ayant les pores des spermathèques en 14, 15, simples et situés dans la zone C et des vessies digitoïdes (sauf 2199).

3.4.3. L'AFC avec pondération de certaines caractéristiques

L'analyse des données par l'AFC sans pondération des caractéristiques ci-dessus sur les six premiers axes qui résume 57,50% de l'information de la matrice initiale, complétée par la classification automatique, nous permet de constater que parmi les caractères analysés sur les *Prosellodrilus*, la distribution des soies (SOD), les caractéristiques des spermathèques (ETT, NS, SIT), la forme des puberculums (PUT, PUF), les caractéristiques des vessies (VEM, VEF, VEO, VEP) contribuent les plus à la différenciation des taxons de *Prosellodrilus*. La position axiale des pores mâles (MPA), la forme du prostomium (PTT), la taille (LOE et SNE), le type du typhlosolis et les caractéristiques de la glande de Morren sont aussi signifiants, mais moins que le premier groupe des caractères. En revanche, les positions des clitellum (CPM, CFM) et puberculum (PDM, FPM), les caractéristiques des vésicules séminales (VS3, VS4), des cœurs (COA) et la forme du corps (CLT) ne permettent pas la différenciation des *Prosellodrilus*.

Cette analyse a aussi démontré que l'élargissement du puberculum est très fortement lié à la position des spermathèques dorsales surtout pour les taxons 2196 et 2161 lié (axe 3). Ce lien, présent dans d'autres Lumbricidae, a été interprété : l'élagissement de puberculum facilite l'injection du sperme du conjoint dans des spermathèques dorsales (Bouché, 1972).

Au niveau de la classification automatique basée sur les coordonnées de l'AFC sans pondération, seule la première division qui regroupe les taxons 2141, 2145, 2185 et 2142 est taxonomiquement compréhensible. La formation des autres regroupements est difficile à expliquer du point de vue taxonomique.

Nous avons donc pondéré certaines caractéristiques pour un deuxième traitement par l'AFC, puis effectuer une classification automatique basée sur les coordonnées de cette AFC avec pondération de certaines caractéristiques afin d'obtenir une classification plus raisonable.

Les caractéristiques à pondérer ont été sélectionnées selon leur importance pour la différenciation des taxons de *Prosellodrilus*, révélée par les six premiers axes de l'AFC sans pondération, c'est-à-dire la distribution des soies (SOD), les caractéristiques des spermathèques (ETT, NS, SIT), la forme des puberculums (PUT, PUF), les caractéristiques des vessies (VEM, VEF, VEO, VEP).

L'interprétation phylogénétique de ces caractéristiques sera présentée aux chapitres IV, V et IVet dans dans Qiu et Bouché, 1998e. L'échelle des poids de pondération retenus est empirique (tableau 5) mais est en fonction des contributions des caractéristiques de l'AFC initiale (sans pondération).

La pondération a été effectuée avec le programme PONBLOC, développé récemment par le Prof. M. Roux selon. Hamrouni modifié par Grelet (1977). Ce programme réévalue les poids des caractéristiques de la matrice initiale selon les pondérations y attribués et nous donne une nouvelle matrice. L'AFC est effectuée à partir cette nouvelle matrice et nous donne un tableau (tableau 7 : ANNEXE IV-4 *in* Qiu, 1998) des pourcentages d'inertie, des coordonnées et des contributions des caractéristiques et des taxons. Ceci est édité en détail seulement pour les six premiers axes qui résument 63,64% de l'information iniale de la matrice.

Nous interprétons ici les six premiers axes. Les figures 10 A et B et 11 A et B représentent les projections des trois premiers axes factoriels pour les caractéristiques et les taxons. Elles donnent une image assez globale de la distribution et de l'association entre les différentes parties et elles diffèrent sensiblement de celles de l'AFC sans pondération (voir figures 7 A et B et 8 A et B)

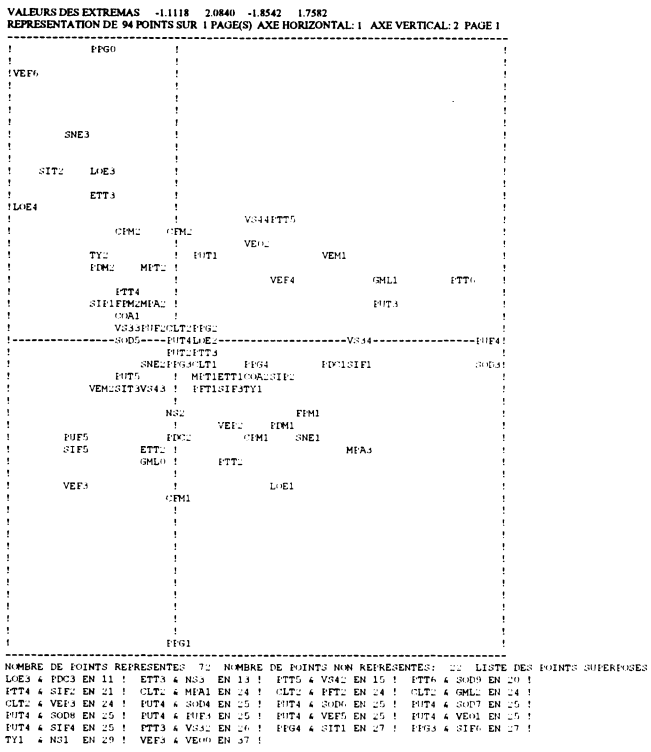


Figure 10 A. Représentation des projections des caractéristiques des *Prosellodrilus* sur les axes 1 et 2 de l'AFC avec la pondération de certaines caractéristiques

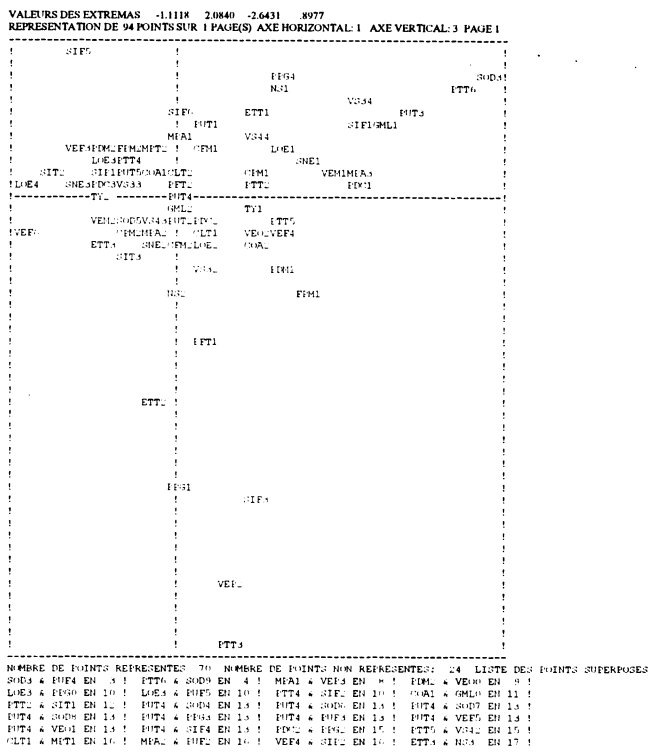


Figure 11 A. Représentation des projections des caractéristiques des *Prosellodrilus* sur les axes 1 et 3de l'AFC avec la pondération de certaines caractéristiques

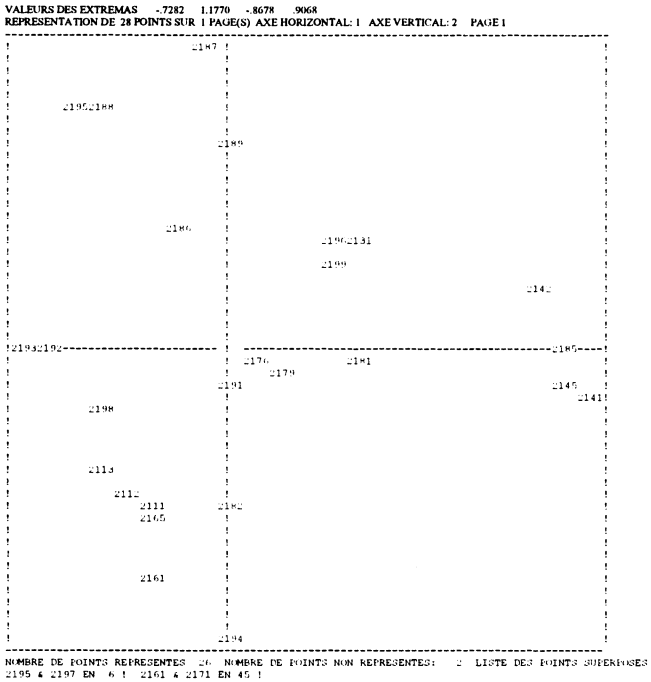


Figure 10 B. Représentation des projections des taxons de *Prosellodrilus* sur les axes 1 et 2 de l'AFC avec la pondération de certaines caractéristiques

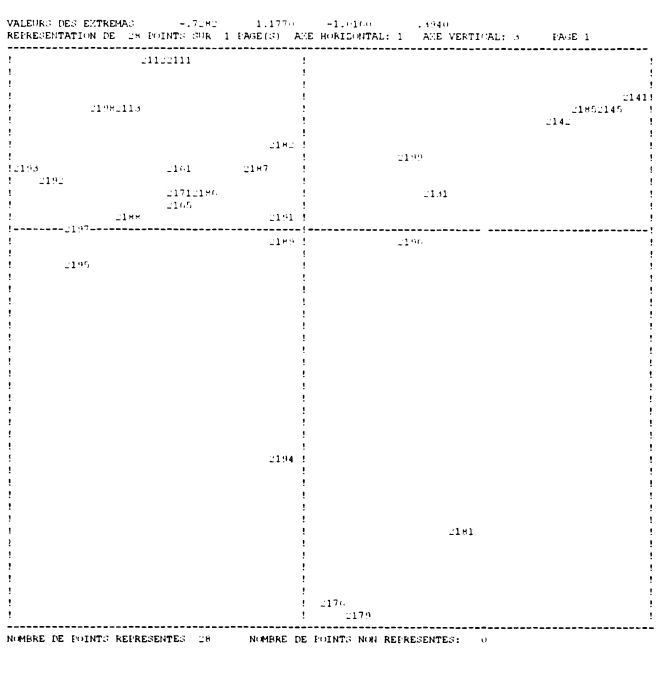


Figure 11 B. Représentation des projections des taxons de *Prosellodrilus* sur les axes 1 et 3 de l'AFC avec la pondération de certaines caractéristiques

Axe 1

Cet axe, résumant 19,88% de l'information, oppose deux groupes de taxons principalement par les caractéristiques des soies, des vessies et des spermathèques. Le premier groupe (2141, 2145, 2185, 2142 , 2181 et 2131) est caractérisé par des vessies monotones antérieurement (VEM1), incurvées (VEF4) et réclinées (VEO2); des soies écartées (SOD3) pour 2141, 2145 et 2185 ou ab: écartées et cd: largement géminées (SOD9) pour 2142; des pores mâles en 16 (MPA3) pour 2141, 2145 et 2185; des spermathèques pédonculées (SIP2) sauf 2181 et des puberculums fusiformes (PUF4) et se terminant avant le 24 (FPM1) sauf 2181.

Le deuxième groupe (2193, 2192, 2197, 2195, 2198, 2188, 2113 et 2112) est caractérisé par des vessies monotones postérieurement (VEM2), digitoïdes (VEF3) donc sans orientation (VEO0) sauf 2188, 2195 et 2197 qui ont des vessies incurvées (2188) ou fourchues (2195 et 2197) et réclinées; par des spermathèques sessiles (SIP1) sauf 2112 et

des soies étroitement géminées (SOD5).

Cet axe distingue en fait le sous-genre *Kenleenus* et une partie des taxons du sous-genre *Pyrenodrilus* (Qiu et Bouché, 1998a et g).

Axe 2

Cet axe, résumant 14,72% de l'information, dégage deux groupes de taxons, d'une part (2131, 2187, 2188, 2189, 2195, 2196, 2197) aux vessies monotones antérieurement (VEM1), incurvées (VEF4) ou fourchues (VEF6) (2195 et 2197) et réclinées (VEO2) et d'autre part (2111, 2112, 2113, 2161, 2165, 2171, 2182, 2194) aux vessies monotones postérieurement (VEM2), digitoïdes (VEF3) et sans orientation (VEO0). Le premier groupe est également caractérisé par un nombre de segments très élevé (SNE3) pour 2131, 2187, 2188, 2195 et 2197; un premier pore dorsal postérieur (POD3) sauf 2131; un clitellum débutant après 19 (CPM2), se terminant après 29 (CPM2) et des puberculums débutant après 21 (PDM2) en opposition au deuxième groupe qui possède un premier pore dorsal relativement antérieur (PDC2) en 6-8 sauf 2111 en 5 et un clitellum débutant avant 19,01 (CPM1) et se terminant avant 29,01 (CFM1) et des puberculums se terminant avant 24,01 (FPM1).

Cet axe distingue une partie de taxons du sous-genre *Prosellodrilus* et une partie de taxons du sous-genre *Pyrenodrilus*.

Axe 3

Cet axe, résumant 9,75% de l'information oppose deux groupes de taxons principalement par des caractéristiques relatives aux spermathèques, aux vessies et à la position des puberculums.

Le premier groupe (2111, 2112, 2113, 2198, 2141, 2142, 2145 et 2185) - caractérisé par un ensemble thécal en une seule ligne (ETT1), deux paires de spermathèques (NS1) et un clitellum se terminant avant 29,01 sauf 2198 - est hétérogène. Il comprend deux sous-groupes. Le premier sous-groupe (2111, 2112, 2113 et 2198) contribuent à cet axe par des vessies digitoïdes (VEF3) sans orientation (VEO0), des puberculums débutant après 21 (PDM2) et se terminant après 24 (FPM2). Le deuxième sous-groupe (2141, 2142, 2145 et 2185) est caractérisé sur cet axe par des soies écartées (SOD3) et des puberculums fusiformes (PUF4).

A l'opposition du premier groupe, le deuxième groupe (2176, 2179, 2181 et 2194) est caractérisé par un ensemble thécal en deux ligne (ETT2), des spermathèques doubles (NS2), des puberculums débutant avant 19,01 (PDM1) et se terminant avant 24,01 (PFM1). Il est également caractérisé de façon moins cohérente par un prostomium pro-épilobique (PTT3) pour 2176, 2179 et 2181, des pores femelles situés dans la zone A (PFT1) pour 2179, des vessies avec méat précystal médian (VEP2) pour 2194 et médian ou ventral (VEP2 ou VEP3) pour 2176, 2179 et 2181.

Cet axe a renforcé la distinction des sous-genres *Kenleenus* (2141, 2145, 2185 et 2142), *Pyrenodrilus* (2111, 2112, 2113 et 2198) et *Prosellodrilus* (2176, 2179 et 2181). Toutefois 2194 a été associé sur cet axe avec le sous-genre *Prosellodrilus* en raison du méat précystal médian des vessies, identique avec ce groupe bien qu'il ait des vessies digitoïdes.

Axe 4

Cet axe, résumant 7,60% de l'information, oppose deux groupes de taxons hétérogènes. Le premier groupe (2131, 2161 et 2196) contribue à cet axe par des puberculums se terminant après 24 (FPM2), une glande de Morren sans diverticules (GML0) et un ensemble thécal en une seule ligne (ETT1). Il est également caractérisé de façon dispersée par des puberculums hypertrophiés (PUT5), des pores de spermathèques dorsaux (SIT3) et des pores mâles en 15,5 pour 2161 et 2196, des vessies monotones antérieurement (VEM1) pour 2131 et 2196, trois paires de pores de spermathèques (NS3) pour 2131 et 2161, un prostomium endobuccal (PTT5), des pores femelles dans la zone A, des coeurs en 7,51-11,51 et des vésicules séminales en 12,51 petites (VS42) pour 2196.

Le deuxième groupe (2141, 2142, 2145, 2165, 2176, 2188, 2194, 2195 et 2197) est caractérisé très lâchement par l'élargissement puberculien (PUT2) pour 2141, 2142, 2145, 2165, 2176 et 2195; des soies écartées (SOD3) pour 2141 et 2145 ou ab: écartées et cd largement géminées (SOD9) pour 2142; un premier pore dorsal antérieur (PDC1) pour 2142, 2145 et 2176; des pores mâles en 15,5-15,99 (MPA2) pour 2142, 2176, 2188, 2195 et 2197 ou en 16 (MPA3) pour 2141, 2145, 2165 et 2194; des puberculums fusiformes (PUF4) pour 2141, 2142, 2145 et 2195 et se terminant avant le 24,01 (FPM1) pour 2141, 2142, 2145, 2165, 2176 et 2194; des coeurs en 6,51-11,51 (COA1) pour 2142, 2165, 2176, 2188, 2195 et 2197; une glande de Morren avec diverticules en 11,51 (GML2) pour 2194, 2195, 2197 et 2188; des vessies monotones postérieurement (VEM2) pour 2165, 2194, 2195 et 2197 et fourchues (VEF6) pour 2195 et 2197 et des spermathèques multiples (NS3) pour 2165, 2195, 2197, 2188 et 2176.

Axe 5

Cet axe, résumant 6,18% de l'information, oppose très lâchement deux groupes de taxons. Les caractéristiques du premier groupe (2141, 2145, 2185, 2161, 2165, 2192, 2193, 2194, 2195, 2196 et 2197) sont: une taille petite (LOE1) pour 2141, 2161, 2185, 2194 ou grande (LOE4) pour 2192; un nombre de segments très élevé (SNE3) pour 2188, 2192 , 2195 et 2197; un prostomium prolobique (PTT2) pour 2141, 2165 et 2185; des soies écartées (SOD3) pour 2141, 2145 et 2185; un premier pore dorsal postérieur (PDC3) pour 2188, 2192, 2193, 2195, 2196 et 2197; des pores mâles en 16 (MPA3) pour 2141, 2145, 2185, 2165 et 2194; des pores femelles en zone 1 (PFT1) pour 2161 et 2196; des puberculums fusiformes (PUF4) pour 2141, 2145, 2185 et 2195 et débutant avant 21,01 (PDM1) pour 2141, 2145, 2185, 2165, 2194 et 2196; des coeurs en 7,51-11,51 (COA2) pour 2141, 2145, 2185, 2192, 2193, 2194 et 2196; une glande de Morren sans diverticules (GML0) pour 2141, 2145, 2161, 2165 et 2196; un typhlosolis multifide (TY2) pour 2192, 2193, 2194, 2195, 2196 et 2197; des vessies digitoïdes (VEF3) pour 2161, 2165, 2192, 2193 et 2194 et fourchues (VEF6) pour 2195 et 2197; un type d'ensemble thécal en deux ligne (ETT2) pour 2194 ou en tache (ETT3) avec des nombreuses spermathèque (NS3) situées dans la zone D (SIT2 et SIT3) pour 2165, 2192, 2193, 2188, 2195, 2196 et 2197.

Les caractéristiques du deuxième groupe (2111, 2112, 2113, 2131, 2142, 2181, 2182, 2186, 2189, 2198 et 2199) sont : une taille moyenne (LOE2), avec un nombre des segments moyens (SNE2) (sauf 2131 et 2186) ; des pores mâles en 15,51-15,99 (MPA2) sauf 2186 ; des puberculums débutant après le 21 (PDM2) sauf 2142 ; des cœurs en 6,51-11,51 (COA1) ; un typhlosolis bifide (TY1) et un ensemble thécal en une seule ligne (ETT1) avec deux paires de pores des spermathèques (NS1) (sauf 2131, 2182, 2186 et 2191)

situées dans la zone C (SIT1). Ce groupe est également modérément caractérisé par des puberculums sans élargissement (PUT1) pour 2182 et 2199, un premier pore dorsal en 6-8 (PDC2) pour 2113, 2131, 2181, 2182, 2191, 2198 et 2199, des vessies incurvées (VEF4) pour 2131, 2142, 2181, 2186, 2189, 2191 et 2199 et des spermathèques phalloïdes (SIF6) pour 2199.

Axe 6

Cet axe, résumant 5,51% de l'information, oppose deux groupes de taxons hétérogènes. Le premier groupe (2142, 2161, 2171, 2191, 2193 et 2197) est caractérisé principalement par un corps avec aplatissement clitellien (CLT2), des pores mâles en 15,51-15,99 (MPA2) sauf 2161 et un clitellum débutant avant 19,01 (CPM1) sauf 2192. Il est également caractérisé de façon moins cohérente par des puberculums hypertrophiés (PUT5) pour 2161 ; un prostomium tanylobique (PTT6) et des soies ab écartées et cd largement géminées (SOD9) pour 2142 ; des puberculums cupuliformes (PUF5) pour 2171, 2191 et 2193 ; une glande de Morren sans diverticules (GML0) pour 2161 et 2171 ; un typhlosolis bifide pour 2142, 2161, 2171 et 2191 ; un ensemble thécal en deux ligne (ETT2) pour 2171, avec un nombre de spermathèques entre 3 et 4 pour 2161, 2171 et 2191 et la dernière spermathèque située dans la zone D (SIT3) pour 2161, 2171, 2192, 2193 et 2197, de forme pédonculée (SIP2) pour 2142, 2171, 2191 et 2197 et globuleuse (SIF1) pour 2142 et 2171.

En opposition au premier groupe, le deuxième groupe (2112, 2113, 2141, 2145, 2182, 2187, 2194 et 2198) est principalement caractérisé par une taille assez grande (LOE3) sauf 2141, un corps sans aplatissement clitellien (CLT1), des puberculums en gouttière (PUF2) sauf 2141 et 2145 et deux paires de pores des spermathèques (NS1), situés dans la zone C (SIT1) sauf 2187 et 2194. Il est également caractérisé de façon hétérogène par un corps sans aplatissement puberculien (PUT1) pour 2182 et 2187 ; des soies écartées (SOD3) pour 2141 et 2145 ; des pores mâles en 15,5 (MPA1) pour 2112, 2182 et 2187 ou en 16 (MPA3) pour 2141, 2145 et 2194 ; un clitellum débutant après le 19 (CPM2) pour 2113, 2187 et 2198 ; un typhlosolis multifide (TY2) pour 2194, 2187 et 2198 ; des vessies sans orientation (VEO0) pour 2112, 2113, 2182, 2194 et 2198 et avec méat procystal médian (VEP2) pour 2194 ; des vésicules séminales en 11,51 petites (VS32) pour 2113, 2182, 2194 et 2198 ; des spermathèques sessiles (SIP1) pour 2112, 2113, 2182, 2187 et 2198 et sacculiformes (SIF5) pour 2112 et 2198.

3.4.4. Classification automatique des taxons de Prosellodrilus fondé sur l'AFC avec la pondération de certaines caractéristiques

La classification automatique a été faite avec le même logiciel, nous avons retenu les coordonnées de six premiers axes de l'AFC avec la pondération de certaines caractéristiques qui résument 63,64% de l'information comme base pour la classification, par la construction ascendante hiérarchique de moment d'ordre 2. Ceci permet de comparer le résultat avec la classification sans pondération. Nous allons interpréter cette classification à partir du dendrogramme (arbre hiérarchique, fig. 12) que nous avons obtenu.

Comme la classification sans pondération, la première division, oppose très clairement les taxons ayant des soies écartées, séparés principalement par les axes 1 et 3 de l'AFC, à l'ensemble des autres taxons à soies étroitement géminées.

A l'intérieur de cette division, il y a deux classes finales distinctes, séparées par les axes 5 et 6 de l'AFC. Les taxons 2141, 2145 et 2185, formant la première classe, sont proches l'un de l'autre et sont caractérisés par des pores mâles en 16. La deuxième classe ne contient qu'une espèce (2142) qui se singularise par des soies ab : écartées et cd : largement géminées et un prostomium tanylobique.

En fait, cette division constitue le sous-genre *Kenleenus* subgen. nov. (Qiu et Bouché, 1998a, c et n).

L'ensemble des taxons à soies étroitement géminées est subdivisé en 2. L'une des subdivision regroupe très clairement les taxons ayant des vessies incurvées et réclinées, révélés par les six premiers axes de l'AFC. En fait, cette division constitue le sous-genre *Prosellodrilus (Prosellodrilus)*. Toutefois 2194 est classé dans cette division en raison de ses vessies avec méat précystal médian, ce qui est la majorité de cas de ce groupe. A l'intérieur de cette division, on peut reconnaître plusieurs classes finales.

La première classe, séparée par l'axe 3 de l'AFC et formée par les taxons 2176, 2179, 2181 et 2194, s'oppose aux autres taxons de cette division. Elle est caractérisée par des spermathèques doubles et des puberculums relativement antérieurs.

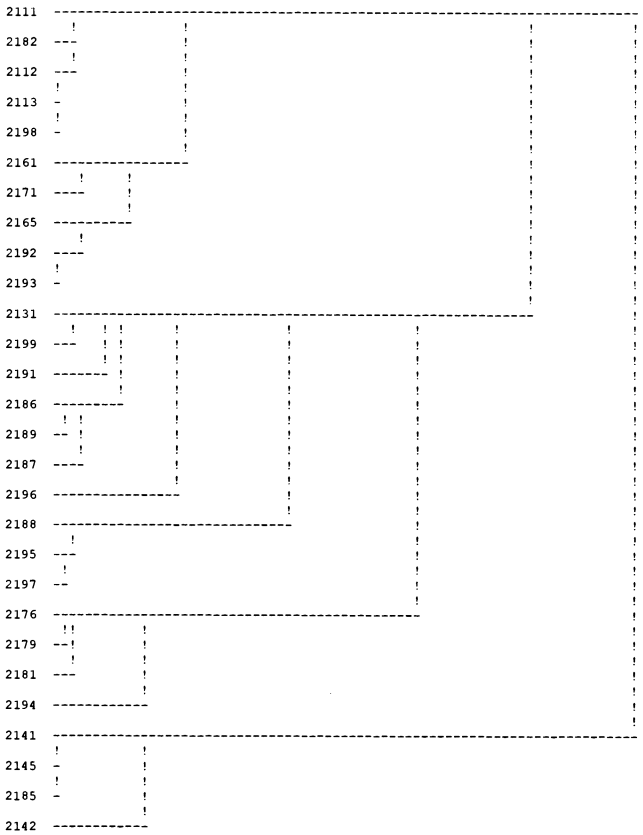


Figure. 12. Arbre des taxons de *Prosellodrilus* en hiérarchie obtenue par la classification automatique de moment d'ordre 2 fondée sur les coordonnées de l'AFC avec la pondération de certaines caractéristiques

La deuxième classe regroupe les taxons 2188, 2195 et 2197 avec un nombre de segments très élevé, un premier dorsal postérieur, un clitellum et des puberculums relativement postérieurs, des pores mâles entre 15,51-15,99, une glande de Morren avec diverticules en 11,51, un typhlosolis multifide et des spermathèques multiples, distinguant sur les axes 2 et 4 de l'AFC.

La troisième classe ne contient qu'une seule espèce (2196). Elle se caractérise par des puberculums hypertrophiés, un premier pore dorsal postérieur, des pores mâles en 15,5, des pores femelles dans la zone A, des pores de spermathèques simples dans la zone D, un clitellum et des puberculums relativement postérieurs, une glande de Morren sans diverticules en 11,51 et un typhlosolis multifide, distingués par les axes 2, 4 et 5. C'est une espèce bien particulière de *Prosellodrilus*.

La quatrième classe regroupe les taxons (2186, 2187 et 2189) ayant un nombre de segments élevé, un premier pore dorsal postérieur, des pores mâles en 15,5 (2186 et 2187), un clitellum et des puberculums relativement postérieurs et une glande de Morren avec diverticules en 11,51, révélés par les axes 2, 5 et 6 de l'AFC.

La dernière classe regroupe les taxons (2131, 2199 et 2191) ayant une taille moyenne, possédant un nombre de segments moyens, un premier pore dorsal entre 6-8, des pores mâles en 15,51-15,99, des cœurs en 6,51-11,51, un typhlosolis bifide, des pores de spermathèques simples, dans la zone C et des spermathèques pédonculées, distingués sur les axes 1, 2 et 5. 2191 diffère de 2131 et 2199 par ses puberculums cupuliformes.

L'autre subdivision du groupe à soies géminées regroupe les taxons ayant des vessies digitoïdes, avec méat précystal ventral, distingués par les six premiers axes de l'AFC. Cette division constitue le sous-*genre Pyrenodrilus*. A l'intérieur de cette division, il y a deux classes finales très distinctes.

La première classe regroupe les taxons 2161, 2171, 2165, 2192 et 2193 ayant des spermathèques dans la zone D et des puberculums très élargis, soit hypertrophiés (2161), soit cupuliformes (2171 et 2193) et soit bien saillants (2165 et 2192), révélés par les axes 4, 5 et 6. Le lien entre l'élargissement des puberculums et la position dorsale des spermathèques établi dans cette classe est parfaitement cohérent avec l'interprétation morpho-fonctionnelle de ces caractères (cf. 6.5 et Bouché, 1972).

La deuxième classe regroupe les taxons 2111, 2182, 2112, 2113 et 2198 qui se caractérisent par des spermathèques simples dans la zone C et des puberculums en gouttière sans élargissement spécifique, distingués par les axes 5 et 6 de l'AFC. Ces taxons sont également caractérisés par une taille moyenne (61-150 mm de long), possédant un nombre maximal de segments moyen (201-300) sauf 2182, des pores mâles en 15,51-15,99 sauf 2182 qui est en 15,5, des puberculums relativement postérieurs sauf 2182, un typhlosolis bifide sauf 2198 qui est trifide et des cœurs en 6,51-11,51 ; ceci est décrit par les axes 2, 5 et 6 de l'AFC.

3.4.5. Conclusions relatives à l'AFC et à la classification automatique des Prosellodrilus

L'AFC sans pondération sur 94 caractéristiques morphologiques de *Prosellodrilus* a révélé les caractéristiques importantes pour la différenciation des *Prosellodrilus*, ce qui a permis d'établir les relations taxons-caratéristiques. Cependant, des liens entre certaines caractéristiques ne sont pas clairement établis et en conséquence, la classification basée sur cette analyse n'est que partiellement interprétable du point de vue taxonomique.

L'AFC avec la pondération effectuée sur les caractéristiques révélées par l'AFC sans pondération renforce les lignes principales de différenciation, ce qui a permit d'établir plus clairement des liens entre caractéristiques. Par exemple, le lien morpho-fonctionnel entre l'élargissement des puberculums et la position dorsale des spermathèques dans le groupe 2161, 2171, 2165, 2192 et 2193 est renforcé. Un autre point intéressant : avec la pondération des certaines caractéristiques, certaines autres caractéristiques indistinctes dans le traitement sans pondération sont devenues discriminantes dans cette analyse, par exemple, la position du clitellum et des puberculums, ce qui permet une analyse plus fine et complète. Autre exemple, dans le groupe 2176, 2179, 2181 et 2194, clitellum et puberculums sont relativement antérieurs et dans le groupe 2188, 2195, 2197 et le groupe 2131, 2199, 2186, 2189, 2187, le clitellum et les puberculums sont relativement postérieurs, ce qui semble traduire une des tendances de différenciation phylogénétique chez les Lumbricidae (chapitre V et VI).

En conséquence de la pondération, la classification automatique basée sur les coordonnées des six premiers axes, qui résument 63,64% de l'information, nous donne une classification clairement interprétable. Nous retenons cette classification et proposons de subdiviser les *Prosellodrilus* en trois sous-genres (entre parenthèse les codes des taxons). Cette taxonomie générique est formellement décrite *in* Qiu et Bouché (1998a).

Sous-genre 1. *Prosellodrilus (Prosellodrilus)* : *Prosellodrilus* ayant des soies étroitement géminées, des néphridies à vessies incurvées et réclinées, des pores des spermathèques simples, doubles ou multiples en (13), 14, 15 et un typhlosolis bifide ou multifide.

(2191) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) idealis* Bouché, 1972 (espèce type)
(2181) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) biserialis* Bouché, 1972
(2131) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) praticola* Bouché, 1972
(2179) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) proporus* sp. nov.
(2176) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) elusatus* Bouché, 1972
(2186) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) ombrophilus* sp. nov.
(2187) *Prosellodrilus (Proselloduilus) psammophilus* sp. nov.
(2188) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) psammophilus magnus* subsp. nov.
(2189) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) jamiesoni* sp. nov.
(2195) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) calcicola* sp. nov.
(2196) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) dipterus* sp. nov.
(2197) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) arenicola* sp. nov.
(2199) *Prosellodrilus (Prosellodrilus) dactylothecus* sp. nov.

Sous-genre 2. *Prosellodrilus (Pyrenodrilus)* *Prosellodrilus* ayant des soies étroitement géminées, des néphridies à vessies digitoïdes avec ampoule proximale et méat précystal ventral, des pores des spermathèques en (13), 14 et 15, simples ou doubles ou multiples et un typhlosolis bifide à multifide.

(2182) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) fragilis fragilis* Bouché, 1972 (espèce type)
(2165) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) polythecosus* Bouché, 1972
(2161) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) alatus* Bouché, 1972
(2171) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) biauriculatus* Bouché, 1972
(2111) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) pyrenaicus pyrenaicus* (Cognetti, 1904)
(2113) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) pyrenaicus postandrus* subsp. nov.
(2112) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) pyrenaicus abduli* subsp. nov.
(2192) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) trigoi* sp. nov.
(2193) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) hyperopterus* sp. nov.
(2194) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus) bidasoana* sp. nov.
(2198) *Prosellodrilus (Pyrenodrilus)matoi* sp. nov.

Sous-genre 3. *Prosellodrilus (Kenleenus)* : *Prosellodrilus* ayant des soies ab: écartées, cd: variables et des néphridies à vessies réclinées incurvées upsoïdes, des pores des spermathèques simples en (13), 14, 15 en c ou d et un typhlosolis bifide.
(2141) *Prosellodrilus (Kenleenus) amplisetosus amplisetosus* Bouché, 1972 (espèce type)
(2145) *Prosellodrilus (Kenleenus) amplisetosus hexathecosus* Bouché, 1972
(2142) *Prosellodrilus (Kenleenus) ticalus* sp. nov.
(2185) *Prosellodrilus (Kenleenus) occidentalis* sp. nov.

3.5. Etude des caractéristiques-taxons du genre *Zophoscolex* gen. nov.

Zophoscolex est un nouveau genre établi par ce travail. Il comprend actuellement 21 taxons (tableau 4) se distribuant dans l'Espagne et le sud-ouest de la France, surtout dans la région Pyrénéenne. Il est caractérisé par l'absence de pigmentation cutanée, des pores néphridiens alignées, des pores des spermathèques en 10, 11 (sauf 2295), des pores mâles en 15,5, une glande de Morren en 11-15 avec ou sans diverticules dans le segment 11,51, des néphridies à vessie digitoïde avec ampoule proximal et méat précystal ventral ; pas d'épididymes ni de capsules séminales.

Hors ces caractères, les différences sont importantes à l'intérieur du genre et portent sur : les soies géminées ou écartées, la position transversale des pores néphridiens, du clitellum et des puberculums, l'importance des porophores mâles, la forme du typhlosolis, le nombre de paires de vésicules séminales et les caractéristiques des spermathèques. Ces différences illustrent la diversité des *Zophoscolex*. Nous essayons ici de dépouiller les liens entre la différenciation des taxons et la diversité des caractéristiques avec l'aide de l'AFC et de la classification automatique.

Les traitements sont effectués à partir d'une matrice de 21 taxons, en lignes et de 19 caractères morphologiques quantitatifs et qualitatifs en colonnes transformés en 56 modalités dans la matrice disjonctives. Les codes des données qualitatives ont été simplifiés à partir des codes de la base de données ECORDRE (Qiu *et al.*, 1998). Les données quantitatives ont été alloties en 2 à 4 lots selon la nature des caractères pour mieux s'adapter à cette étude (tableau 5).

Tableau 4. Taxon étudiés des *Zophoscolex*

Code	Nom des taxons	Sources
1621	*Zophoscolex lopezi lopezi* (Bouché, 1979)	Bouché: 1979
1631	*Zophoscolex vasconensis vasconensis* (Bouché, 1979)	Bouché: 1979
2211	*Zophoscolex atlantica* (Bouché, 1969)	Bouché: 1972; Qiu: P. 223
2221	*Zophoscolex graffi* (Bouché, 1972)	Bouché: 1972; Qiu: P. 646, P. 649
2231	*Zophoscolex micella* (Bouché, 1972)	Bouché: 1972; Qiu: P. 1170
2241	*Zophoscolex joffrei* sp. nov.	Qiu: P. 1994
2251	*Zophoscolex chitae* (Diaz Cosin, Mato et Trigo, 1988)	Qiu: P. 2734, P. 2750, P. 2755, P. 2759, P. 2896
2261	*Zophoscolex iberica* (Trigo, Marino et Diaz Cosin, 1988)	Qiu: P. 2993
2271	*Zophoscolex navarrensis* sp. nov.	Qiu: P. 2659
2272	*Zophoscolex andorranensis* sp. nov.	Qiu: P.2696
2273	*Zophoscolex alavanensis*.sp. nov.	Qiu: P.2728
2274	*Zophoscolex microcoprodomos*.sp. nov.	Qiu: P.2727
2275	*Zophoscolex aragonensis*.sp. nov.	Qiu: P.2749, 2758, 2769
2276	*Zophoscolex ana-mariae*.sp. nov.	Qiu: P.2726, 2734
2277	*Zophoscolex pulvinus*.sp. nov.	Qiu: P.2733
2278	*Zophoscolex opisthoporus*.sp. nov.	Qiu: P.2752
2279	*Zophoscolex eurytrichos*.sp. nov.	Qiu: P.2751
2281	*Zophoscolex hongae* sp. nov.	Qiu: P.2493, P. 2494
2285	*Zophoscolex disasi*.sp. nov.	Qiu: P.2694
2291	*Zophoscolex byanensis*.sp. nov.	Qiu: P.2688
2295	*Zophoscolex zhongi*.sp. nov.	Qiu: P.2690

Tableau 5. Codes et lots des caractéristiques retenues pour les *Zophoscolex*

Code/lots	Caractéristiques	Code/lots	Caractéristiques
SNE1	Nombre maximal de segments : 100-200	PDM3	Début minimal du puberculum : en 38-44
SNE2	Nombre maximal de segments : 201-300	PDM4	Début minimal du puberculum : en 45-
SNE3	Nombre maximal de segments : 301-	GML0	lumière glande de Morren absente
PUT1	Elargissement puberculien : inexistant	GML1	lumière glande de Morren en 11,51
PUT2	Elargissement puberculien : net	G41	gésier en 17-19
SOD1	soies étroitement géminées	G42	gésier en 17-20 (21) (22)
SOD2	soies écartées	TY1	typhlosolis bifide
PCD1	1er pore dorsal en 4-8	TY2	typhlosolis multifide
PCD2	1er pore dorsal en 9-15	NVS1	Vésicules séminales présentes en 11, 12
PCD3	1er pore dorsal en 16-	NVS2	Vésicules séminales présentes en 9, 11, 12
PNH1	pores néphridiens en dessous de 3,5	ETT1	ensemble thécal en ligne
PNH2	pores néphridiensau dessus de 3,5	ETT2	ensemble thécal en deux lignes
PPG0	porophores mâles absent	ETT3	ensemble thécal en tache
PPG1	porophores mâles réduit	NS1	Nombre de paires spermathèques : 2
PPG2	porophores mâles assez développé	NS2	Nombre de paires spermathèques : 3-4
PPG3	porophores mâles bien développé	NS3	Nombre de paires spermathèques : 5-
CPM1	Début minimal du clitellum en 20-23	SIA1	spermathèques en 10, 11
CPM2	Début minimal du clitellum en 24-30	SIA2	spermathèques en 11, 12, 13
CPM3	Début minimal du clitellum en 31-39	SIT1	limite transversale haute spermathèques : zone C
CPM4	Début minimal du clitellum en 40-	SIT2	limite transversale haute spermathèques : zone D
PUF1	puberculum en gouttière	SIP1	spermathèques sessiles
PUF2	puberculum en cupuliforme	SIP2	spermathèque pédonculées
PDM1	Début minimal du puberculum : en 26-30	SIF1	spermathèques petite et globuleuse, ovale et pyriforme
PDM2	Début minimal du puberculum : en 31-37	SIF2	spermathèques grande et sacculiforme

3.5.1. L'AFC sur les Zophoscolex

3.5.1. L'AFC sur les **Zophoscolex**

L'AFC a été effectuée avec le logiciel STATOSCOPE qui édite en détail dans un tableau le résultat (le pourcentage d'inertie de axes, les coordonnées et les contributions des caractéristiques et des taxons) pour les six premiers axes (ANNEXE IV-5 *in* Qiu, 1998) résumant une information totale de 75,37% de la matrice. Les figures 13 A et B et 14 A et B sont faites par rapport aux trois premiers axes. Elles présentent une image globale de la distribution et de l'association entre les différentes parties.

Nous allons interpréter les six premiers axes successivement en tenant en compte des contributions des variables les plus importantes (=supérieures au seuil de ROUX, ici Srt=84,66 et Src=35,75). Nous étendons cette interprétation, en dessous de ce seuil pour les variables complétant l'interprétation.

Axe 1.

Cet axe, résumant 24,20% de l'information, est dyssymétrique. D'un côté il regroupe avec des contributions très élevées : un clitellum et des puberculums situés antérieurement (CPM1, PDM1) associés aux taxons 2211, 2231, 2221, 2295, 2275, des pores néphridiens sur une ligne très près des soies b (PNH1) associés avec les taxons 2211, 2231, 2221, 2291, 2295, 2285, 2272, des spermathèques doubles et des puberculums cupuliformes (ETT2, NS2 et PUF2) associés aux taxons 2221, 2231 et un nombre de segments élevé (SNE3) associé aux taxons 2231, 2295, 2272. Pour des contributions moins élevées, cet axe est aussi caractérisé du même côté par une glande de Morren ayant des diverticules en 11, 51 (GML1) (2211, 2221, 2231, 2291, 2295, 2285, 2272, 2275), un typhlosolis bifide (TY1) (2211, 2231, 2221, 2285, 2272, 2275), des spermathèques multiples (NS3) (2275, 2295) situées transversalement dans la zone D (SIT2) (2275, 2295) et axialement en 11, 12, 13 (SIA2) (2295). Cet ensemble de caractéristiques a dégagé le groupe de taxons 2295, 2231, 2221, 2275, 2272, 2211, 2285 et 2291 en opposition avec l'ensemble des autres taxons qui se caractérisent avec des contributions moins élevées par des pores néphridiens situés au dessus de 3,5 (PNH2) (2278, 2279, 2273, 2261, 2251, 2271, 2281, 2277, 1621, 2241, 1631, 2274), par trois paires de vésicules séminales en 9,51, 11,51 et 12,51 (NVS3) (2241, 2276, 2277, 2251, 2261), par une glande de Morren sans diverticules (GML0) (2271, 2281, 2273, 2274, 1621, 1631, 2241, 2276, 2277, 2261, 2278, 2279) et par un clitellum très postérieur (CPM4) (2271, 2281, 2273, 1621, 2276, 2278, 2279)

Axe 2

Cet axe, résumant 13,02 % de l'information, a dégagé deux groupes de taxons déjà caractérisés par l'axe 1. Le premier groupe (2278, 2279, 2295, 2275) a des soies écartées (SOD2), un premier pore dorsal très postérieur (PCD3), un clitellum et des puberculums très postérieurs (CPM4, PDM4), des porophores mâles assez développés (PPG2) (2278, 2279), un puberculum élargit (PUT2) et des spermathèques multiples (ETT3, NS3) situées dans la zone D

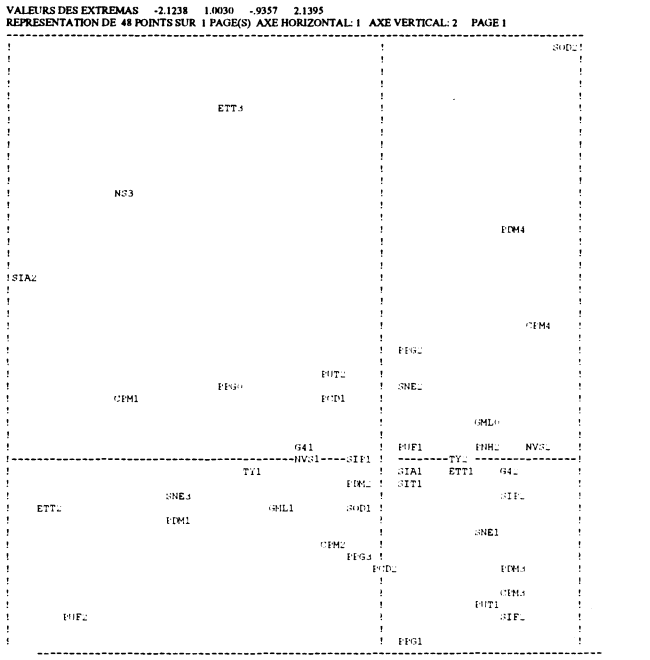


Figure 13 A. Représentation des projections des caractéristiques de *Zophoscolex* sur les axes 1 et 2 de l'AFC

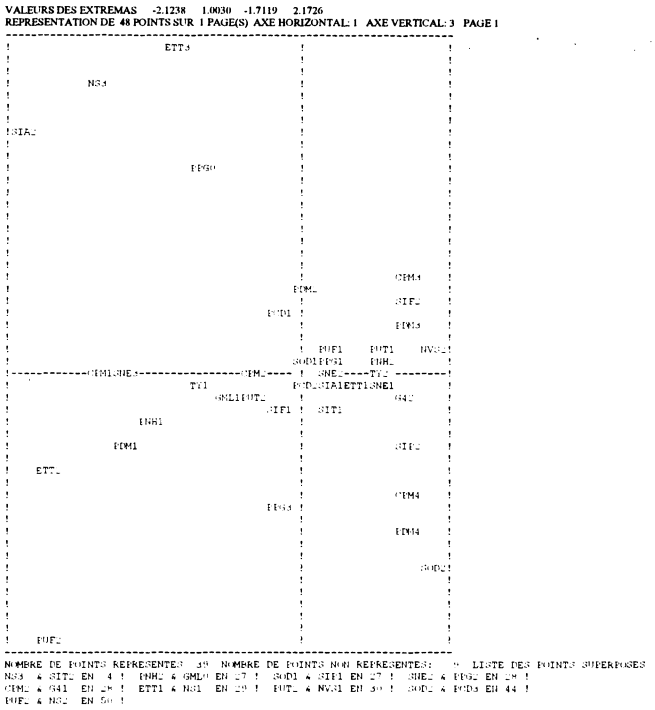


Figure 14 A. Représentation des projections des caractéristiques de *Zophoscolex* sur les axes 1 et 3 de l'AFC

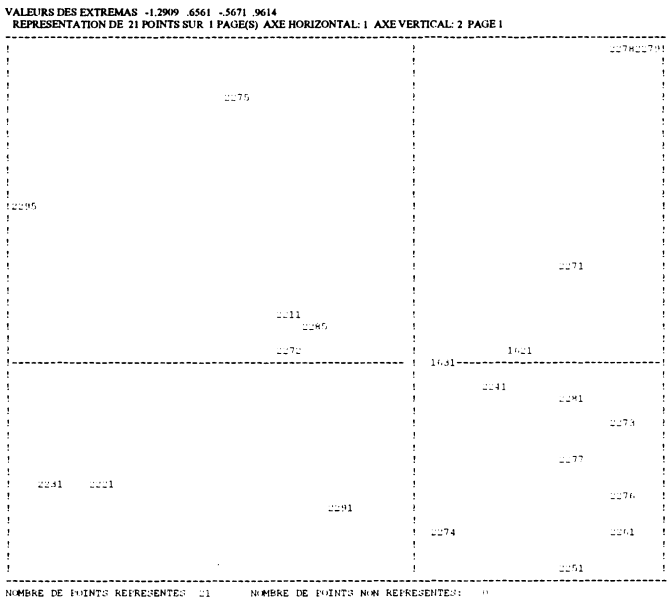


Figure 13. B. Représentation des projections des taxons de *Zophoscolex* sur les axes 1 et 2 de l'AFC

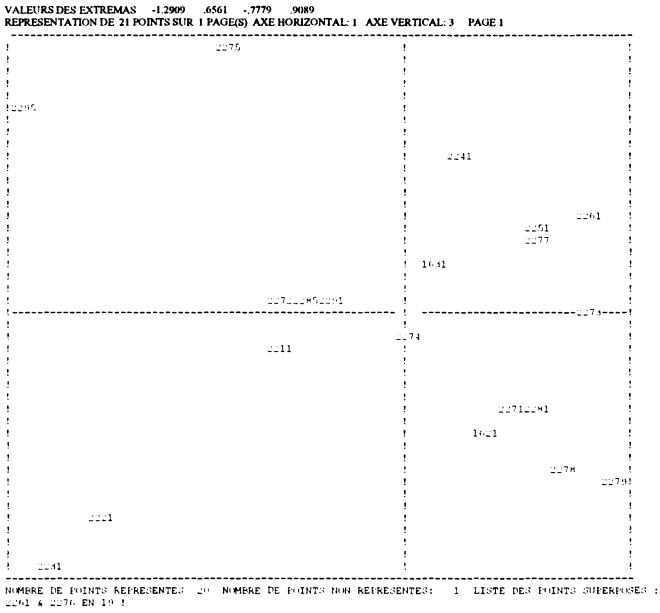


Figure 14 B. Représentation des projections des taxons de *Zophoscolex* sur les axes 1 et 3 de l'AFC

(SIT2) (2295, 2275). Ceci montre encore une fois que l'élargissement du puberculum est lié à la position dorsale des spermathèques (cf. 4.6.5).

En opposition le deuxième groupe est caractérisé par des puberculums sans élargissement (PUT1) (2221, 2231, 2251, 2261, 2274, 2276, 2291), un premier pore dorsal situés entre 9-14 (PCD2) (sauf 2221), des porophores mâles réduits (PPG1) (2221, 2291, 2261, 2251), un clitellum relativement postérieur (CPM3) (2251, 2261) et des spermathèques grandes et sacculiformes (2251, 2261, 2276).

Axe 3

Cet axe, résumant 11,47% de l'information, oppose un groupe de taxons (2241, 2261, 2275, 2276 et 2295) à un autre (2221, 2231, 2278, 2279, 1621) qui ont été déjà séparés sur les axes 1 et 2 par des caractéristiques dispersées.

Sur cet axe le premier groupe est caractérisé par des spermathèques multiples (ETT3, NS3) situées transversalement dans la zone D (SIT2) et axialement en 11, 12, 13 (SIA2) (2295), des porophores mâles absents, un clitellum relativement postérieur (CPM3) (2241, 2262) et des puberculums relativement antérieur (PDM2) (2275).

Le deuxième groupe est caractérisé par des soies écartées (SOD2), un premier pore dorsal très postérieur (2278, 2279), un clitellum et des puberculums très postérieurs (CPM4, PDM4) (2278, 2279, 1621) ; des porophores mâles

bien développés (1621), des puberculums cupuliformes (PUF2) et des spermathèques doubles (NS2) (2221, 2231).

Axe 4

Sur cet axe, résumant 10,41% de l'information, deux groupes de taxons s'opposent par des caractéristiques claires. Le premier groupe, déjà séparé sur l'axe 1 (2221, 2231, 2295/2261), l'axe 2 (2295/2221, 2231, 2261) et l'axe 3 (2295, 2261/2221, 2231), est ici caractérisé par des spermathèques doubles (ETT2) (2221, 2231) ou multiples (NS3), situées en 11, 12, 13 (SIA2) et dans la zone D (SIT2) (2295), des porophores mâles absents (PPG0) (2295), des puberculums relativement postérieurs (PDM3), trois paires de vésicules séminales (2261) et un premier pore dorsal en 9-14 (2231, 2261, 2295).

Le deuxième groupe est caractérisé par un 1er pore dorsal antérieur (PCD1) (2211, 2272, 2285, 1631), un clitellum relativement antérieur (CPM2) (2272, 2285, 2291), des puberculums relativement antérieurs (PDM2) (2272, 2285, 2291, 1631), un typhlosolis bifide (TY1) (2211, 2272, 2285) et des porophores mâles assez développés (PPG2) (2211, 2285, 1631).

Axe 5

Cet axe, résumant 9,04% de l'information, oppose deux groupes de taxons. Le premier groupe (2221, 2241, 2251, 2261, 2277, 2278, 2279), déjà séparé sur l'axe 1 (2221/2241, 2251, 2261, 2277, 2278, 2279), l'axe 2 (2278, 2279/2221, 2241, 2251, 2261, 2277) et l'axe 3 (2278, 2279, 2221/2241, 2251, 2261, 2277) est caractérisé de façon lâche par un clitellum relativement postérieur (CPM3) et trois paires de vésicules séminales (NVE2) (2241, 2251, 2261, 2277), un nombre de segments de 201 à 300 (SNE2), des spermathèques pédonculées (2241, 2251, 2261, 2277, 2221, 2278, 2279), des soies écartées (SOD2) et un 1er pore dorsal très postérieur (2278, 2279).

Le deuxième groupe (2271, 2273, 2274, 2281, 2295, 1621), déjà dégagés sur l'axe 1 (2295/1621, 2271, 2273, 2274, 2281), l'axe 2 (2295, 2271, 1621/2273, 2274, 2281) et l'axe 3 (2295/1621, 2271, 2281, 2274), est ici caractérisé par un nombre de segments inférieur à 200 (SNE1) (2271, 2274, 2281, 1621), des porophores mâles bien développés (2273, 2274, 2281, 1621), un clitellum très postérieur (1621, 2273, 2271, 2281), deux paires de vésicules séminales (2271, 2273, 2274, 2281, 2295, 1621) et des spermathèques pédonculées (SIP2) (1621, 2281, 2273).

Axe 6

Cet axe, résumant 7,23% de l'information, oppose deux groupes des taxons qui ont été déjà reconnus sur des axes précédents. Le premier groupe (2211, 2221, 2231, 2241, 2273, 2275), déjà séparé par l'axe 1 (2211, 2221, 2231, 2275/2273, 2241), l'axe 2 (2275, 2211/2221, 2231, 2273, 2241), l'axe 3 (2275, 2241/2211, 2221, 2231), l'axe 4 (2221, 2231, 2241, 2273/2275, 2211) et l'axe 5 (2221, 2241/2273) est caractérisé sur cet axe par un nombre de segments entre 201-300 (SNE2) (2211, 2221, 2241, 2273, 2275), des puberculums cupuliformes (PUF2), des spermathèques doubles (NS2) (2221, 2231), un clitellum très antérieur (CPM1) (2211, 2221, 2231), un 1er pore dorsal très antérieur (PCD1) (2211, 2221, 2241), un clitellum très postérieur (CPM4) (2241, 2273, 2275) et un typhlosolis bifide (2211, 2221, 2231, 2275, 2241).

Le deuxième groupe, déjà identifié sur l'axe 1 (2295, 2291/2251), l'axe 2 (2295, 2272/2291, 2251) et l'axe 4 (2295, 2251/2272, 2291) est caractérisé par des pores néphridiens très près de la ligne de soies b (PNH1), un clitellum relativement antérieur (CPM2) et une glande de Morren avec diverticules en 11,51 (GML1) (2295, 2272, 2291), un nombre de segments très élevé (SNE3) (2272, 2295), des porophores mâles absents (PPG0), des spermathèques en 11, 12, 13 (SIA2) (2295) et un typhlosolis multifide (2291, 2295, 2251).

En résumant l'interprétation des *Zophoscolex* par l'A.F.C., nous constatons que, parmi les caractéristiques et les taxons analysés, certains contribuent plus que d'autres. Cela peut signifier que ces traits sont particulièrement révélateurs de la biodiversité des *Zophoscolex*, les autres caractères étant plus ou moins redondants. D'abord, la position du clitellum et des puberculums sont importants dans les six premiers axes et pour presque tous les taxons. Puis ce sont les caractéristiques des spermathèques (ETT, NS, SIT, SIA, SIP), contribuant aux axes 1, 2, 3, 4 et 6 et principalement par les taxons 2221, 2231, 2275, 2295 ayant des spermathèques bien particulières pour des *Zophoscolex* ; la distribution des soies (SOD) et la position du 1er pore dorsal (PCD) sont importantes pour les axes 2, 3, 4, 5 notamment via les taxons 2278, 2279, ayant des soies écartées et un 1er pore dorsal très postérieur. Le nombre de paires de vésicules séminales, de diverticules de la glande de Morren, le typhlosolis, le nombre des segments et les porophores mâles sont moins déterminants dans cette analyse et seulement par rapport à certains taxons. La position des pores néphridiens est particulière ; elle contribue seulement à l'axe 1, mais de façon importante et par rapport à presque tous les taxons.

Il faut signaler aussi : 1) l'élargissement des puberculums associé aux spermathèques situés dans la zone dorsale, montré par les taxons 2275 et 2295 sur l'axe 2 ; 2) l'association des soies écartées liées à un 1er pore dorsal très postérieur sur les axes 2, 3, 5 n'a pas de signification morpho-fonctionnelle connue. Ces deux caractères coexistent sur 2278 et 2279.

3.5.2. Classification automatique des taxons de Zophoscolex

La classification automatique a été faite sur tous les taxons avec les coordonnées des six premiers axes de l'AFC dont les pourcentages d'inertie sont supérieurs au seuil de ROUX (cf. 3.1.) (ici P= 7,14%). Ces axes résument ensemble 75,37% de l'information de la matrice initiale.

Nous avons pratiqué deux méthodes de classification : la construction ascendante hiérarchique de moment d'ordre 2 et la construction ascendante hiérarchique élémentaire. C'est la première méthode qui nous a donné le résultat le plus satisfaisant du point de vue taxonomique. Nous allons interpréter ce résultat selon le dendrogramme (arbre hiérarchique, fig. 15.) que nous avons obtenu.

La première division oppose très clairement un groupe de taxons avec un clitellum et des puberculums postérieurs ou relativements postérieurs et des pores néphridiens situés transversalement au dessus de 3,5 à un autre groupe de taxons avec un clitellum et des puberculums antérieurs et des pores néphridiens situés très près des soies b (= 3). Ce sont les principaux facteurs de cette subdivision.

Par exception le taxon 2274, qui a une position du clitellum et des puberculums relativement antérieures, est placé dans le premier groupe à cause de ses pores néphridiens au dessus de 3,5 et le taxon 2275, ayant des pores néphridiens au dessus de 3,5, est placé dans le deuxième groupe à cause de sa position antérieure du clitellum et des puberculums.

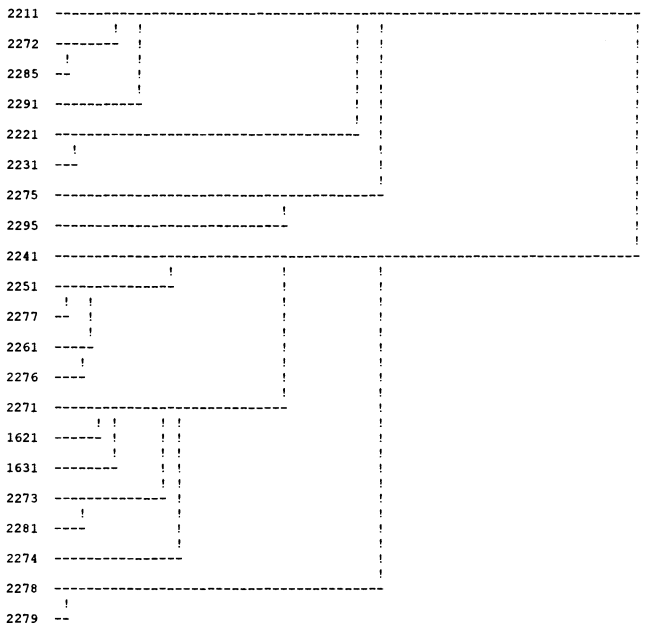


Figure 15. Arbre des taxons de *Zophoscolex* en hiérarchie par la classification automatique de moment d'ordre 2 fondée sur les coordonnées de l'AFC

Parmi les taxons ayant un clitellum et des puberculums postérieurs et des pores néphridiens situés au dessus de 3,5, il y a en fait trois classes finales très distinctes. D'abord, les taxons 2241, 2251, 2277, 2261 et 2276 forment un sous-groupe très homogène. Il est caractérisé par des soies étroitement géminées et trois paires de vésicules séminales en 9,51, 11,51 et 12,51. Les taxons 2271, 1621, 1631, 2273, 2281 et 2274 forment une deuxième classe caractérisée par des soies étroitement géminées et deux paires de vésicules séminales en 11,51 et 12,51. La troisième classe est constituée de seulement deux taxons, 2278 et 2279, très proches l'un de l'autre et bien particuliers parmi les *Zophoscolex* ; elle est caractérisée par des soies écartées, un 1er pore dorsal en (20) 21, très postérieur pour un Lumbricidae, et deux paires de vésicules séminales en 11,51 et 12,51.

Le deuxième groupe (2211, 2272, 2285, 2291, 2221, 2231, 2275 et 2295), ayant un clitellum et des puberculums antérieurs et des pores néphridiens situés très près des soies b (sauf 2275), est un groupe assez homogène. 2211, 2272, 2285 et 2291, très proches l'un de l'autre, forment un sous-groupe très homogène. 2221 et 2231 sont un peu éloignés de 2211, 2272, 2285 et 2291 à cause de spermathèques doubles et de puberculums cupuliformes. 2275 et surtout 2295 sont particuliers ; ils ont des puberculums élargis, des spermathèques multiples, situées dans la zone D et en 11, 12, 13 (seulement 2295). Ce dernier point nous a rappelé certains *Prosellodrilus*.

3.5.3. Conclusion sur l'étude des caractéristiques-taxons de Zophoscolex

L'analyse des données morphologiques des taxons de *Zophoscolex* avec l'AFC nous a permis de préciser des associations de caractéristiques morphologiques liées à la biodiversité des *Zophoscolex*. La classification basée sur les coordonnées de l'AFC, résumant une grande part de l'information, nous a donné une hiérarchie de regroupement homogène des taxons, ce qui permet de classer directement les taxons sans pondération.

Parmi les caractères analysés, la position du clitellum et des puberculums et la position transversale des pores néphridiens sont les plus informatifs. Ils sont associées avec tous les taxons de *Zophoscolex*. Les caractéristiques des spermathèques, des vésicules séminales, de la distribution des soies et de la position du premier pore dorsal sont aussi intéressantes, mais seulement avec certains taxons, par exemple, trois paires de vésicules séminales avec les taxons 2241, 2251, 2261, 2276, 2277 ; des soies écartées et un premier pore dorsal très postérieur avec 2278 et 2279. Ce qui traduit qu'elles sont moins importantes par rapport aux caractéristiques de position du clitellum et des puberculums et des pores néphridiens pour la différenciation et la classification des *Zophoscolex*. Les caractéristiques de la glande de Morren, du typhlosolis, du nombre de segments, des porophores mâles sont liées surtout à certains taxons avec une contribution moins élevée dans la classification des *Zophoscolex*.

La classification automatique synthètise l'analyse de l'AFC. Basée sur les caractéristiques à forte contribution, elle subdivise les *Zophoscolex* en quatre groupes très homogènes du point de vue taxonomique. Le premier groupe comprend les taxons ayant un clitellum et des puberculum très antérieurs ; des pores néphridiens très près des soies b ; des soies étroitement géminées et deux paires de vésicules séminales en 11,51 et 12,51. Le 2ème groupe est caractérisé par des soies étroitement ; un clitellum et des puberculums très postérieurs ou relativement postérieur ; des pores néphridiens au dessus de 3,5 et trois paires de vésicules séminales en 9,51, 11,51 et 12,51. Le 3ème groupe comprend les taxons ayant un clitellum et des puberculums très postérieurs ou relativement postérieurs ; des soies étroitement géminées ; des pores néphridiens au dessus de 3,5 et 2 paires de vésicules séminales en 11,51 et 12,51. Le 4ème groupe ne comprend que 2 taxons. Il est caractérisé par des soies écartées, des pores néphridiens au dessus de 3,5 ; deux paires de vésicules séminales en 11,51 et 12,51 et un 1er pore dorsal en (20) 21, très postérieur et exceptionnel chez les Lumbricidae.

Basé sur cette étude, nous proposons de classer les *Zophoscolex* en 4 sous-genres décrits formellement *in* Qiu et Bouché (1998c).

Sous-genre 1. *Zophoscolex* : *Zophoscolex* à soies étroitement géminées. Pores néphridiens sur une ligne très près de b. Clitellum occupant une position très antérieure par rapport aux pores mâles pour un postgastrien : en (20) 24-30 (38) à l'exception de *Z. diasi* et *Z. byanensis* en 29-40 et 28-36 qui sont un peu plus postérieurs. Porophores mâles présents ou absents. Typhlosolis bifide ou multifide. Glande de Morren avec diverticules dans le segment 11,51 et deux paires de vésicules séminales dans les segments 11,51 et 12,51.

(2211) *Zophoscolex (Zophoscolex) atlantica* (Bouché, 1972) (espèce type)
(2231) *Zophoscolex (Zophoscolex) micella* (Bouché, 1972)
(2221) *Zophoscolex (Zophoscolex) graffi* (Bouché, 1972)
(2291) *Zophoscolex (Zophoscolex) byanensis* sp. nov.
(2295) *Zophoscolex (Zophoscolex) zhongi* sp. nov.
(2285) *Zophoscolex (Zophoscolex) diasi* sp. nov.
(2272) *Zophoscolex (Zophoscolex) andorranensis* sp. nov.

Sous-genre 2. *Aquilonibericus* : *Zophoscolex* à soies étroitement géminées. Pores néphridiens alignés sur 3,6. Clitellum occupant une position très postérieure par rapport aux pores mâles pour un postgastrien : en (40) 43-49 (52) à l'exception de *Z. aragonensis, Z. microcoprodomas* et *Z. vasconensis* en (22) 23-40, 26-34 et 34-41 qui sont antérieurs ou médian. Porophores mâles normalement bien développés. Typhlosolis bifide ou multifide. Glande de Morren en 11-13 (15), avec normalement dilatations dans le segment 11,51 et deux paires de vésicules séminales dans les segments 11,51 et 12,51.
(2271) *Zophoscolex (Aquilonibericus) navarrensis* sp. nov. (espèce type)
(2281) *Zophoscolex (Aquilonibericus) hongae* sp. nov.
(2273) *Zophoscolex (Aquilonibericus) alavanensis* sp. nov
(2274) *Zophoscolex (Aquilonibericus) microcoprodomos* sp. nov.
(2275) *Zophoscolex (Aquilonibericus) aragonensis* sp. nov.
(1621) *Zophoscolex (Aquilonibericus) lopezi* (Bouché, 1979)
(1631) *Zophoscolex (Aquilonibericus) vasconensis* (Bouché, 1979)

Sous-genre 3. *Euibericus* : *Zophoscolex* à soies étroitement géminées. Pores néphridiens alignés sur 3,5-3,6. Clitellum occupant une position postérieure par rapport aux pores mâles pour un postgastrien : en (38) 41-49 (51) à l'exception de *Z. chitae* et *Z. pulvinus* en (31) 32-41 (42) et 34-43 (44) qui sont médians. Porophores mâles très réduits ou absents. Typhlosolis bifide ou multifide. Glande de Morren en 11-15, normalement avec dilatations dans le segment 11,51 et trois paires de vésicules séminales dans les segments 9,51, 11,51 et 12,51.
(2241) *Zophoscolex (Euibericus) joffrei* sp. nov. (espèce type)
(2251) *Zophoscolex (Euibericus) chiate* (Diaz Cosin, Mato et Trigo, 1988)
(2261) *Zophoscolex (Euibericus) iberica* (Trigo, Marino et Diaz Cosin, 1988)
(2276) *Zophoscolex (Euibericus) ana-mariae* sp. nov.
(2277) *Zophscolex (Euibericus) pulvinus* sp. nov.

Sous-genre 4. *Castillodrilus* : *Zophoscolex* à soies écartées. Pores néphridiens alignés sur 3,6. Premier pore dorsal très postérieure (20 ou 21). Clitellum occupant une position très postérieure par rapport aux pores mâles pour un postgastrien : en (42) 50-54 (61). Porephores mâles assez développés. Typhlosolis bifide ou multifides avec 1-3 petites lamelles longitudinaux centrales. Glande de Morren en 11-15, avec dilatations dans le segment 13,51 et trois paires de vésicules séminales dans les segments 9,51, 11,51 et 12,51.
(2278) *Zophoscolex (Castillodrilus) opisthoporus* sp. nov (espèce type).
(2279) *Zophoscolex (Castillodrilus) eurytrichos* sp. nov.

IV. Guide pour l'interprétation des caractéristiques

4.1. Principes

L'interprétation s'appuie sur les faits observés, formalisés comme Données Initiales Contrôlées (dics) et introduit diverses hypothèses, plus ou moins solides, qui nous permettent de réunir ces dics en ensembles interprétés.

Nous avons vue aux chapitre II et III qu'il était possible de décrire, et moyennant quelques hypothèses d'interpréter la biodiversité lombricienne. Mais cette interprétation reste largement descriptive et n'est pas explicative. Comment expliquer la biodiversité actuelle si ce n'est par son passé ? Réciproquement, comment asseoir la classification phylogénétique de la biodiversité actuelle sans reconstruire ce passé ?

Il faut donc essayer de "voir" dans le passé ! Par ailleurs pour être scientifique cette interprétation historique doit être réfutable, c'est-à-dire éventuellement démontrable comme fausse (Bouché, 1998). Ces deux exigences initiales – reconstruire le passé à partir d'informations actuelles et soumettre celles-ci à la critique implique de mettre à disposition de tous les faits observés (dics) et les principes (=théories ou hypothèses) servant de liens entre dics ponctuelles. Nous avons vue ces dics, leur synthèse par l'AFC et les classifications qui en sont issues. Faute de connaissances suffisantes sur le milieu, tout ceci ne s'appuie que sur des caractéristiques biologiques observées.

Classiquement les biologistes interprètent chaque caractère en fonction de l'objectif qu'ils poursuivent. Si tel caractère permet de distinguer un genre supposé, il devient un "bon caractère de genre" et ce caractère, étant ainsi considéré comme décisif, permet d'affirmer la "validité" du genre. Cette tautologie est usuelle. Comment en sortir ?

Par l'énoncé de principes généraux non opportunistes et susceptibles de produire des résultats prédictifs, c'est-à-dire soumettant à réfutation les hypothèses ordonnées (=la démarche) les ayant produits. Ceci a été décrit ailleurs (Bouché, 1972, 1975, 1998) et a produit quelques règles.

1) Les lombriciens ont évolué vers une "terricolité" accrue. Notamment une adaptation à la vie en galeries rigides assurant une "pression de sélection" spécifique : la pholéoïptomie organisant les divers organes dans une structure tubulaire.

2) La céphalisation pousse à l'accumulation des organes dans la tête : la partie qui explore, pénètre, ingère... et/ou assure la relation organisme-milieu. La pholéoïptomie s'oppose à la céphalisation en obligeant à un recul des organes et à une spécialisation des fonctions (Bouché, 1998). Nous analyserons cette contrainte de la pholéoïptomie et de l'adaptation à la terricolité au §. 4.2.

3) Les modalités de la reproduction : avec fonctions mâles amphigoniques ou parthénogenèse, avec accouplement direct, indirect, avec puberculum ou pénis, avec accouplement (coaptation) thécal ou phoral ... Ces modalités, pouvant parfois coexister, sont décrites au paragraphe 4.3 et doivent être interpréter en conservant à l'esprit les contraints

de la pholéoïptomie et aussi des catégories écologiques (interprétations des caractéristiques morpho-fonctionnelles en rapport avec le milieu de vie).

4) La complexité croissante, liée à une spécialisation croissante des organes constitue un autre fil conducteur. C'est par exemple le cas des puberculums simples ou différenciés en cupules individuelles (*Allolobophora chlorotica*, *Prosellodrilus biauriculatus*). C'est le cas du développement des gésiers ou des vessies dans les formes terricoles ... et de leur, régression, dans les adaptations limicoles secondaires.

5) Le principe de parcimonie, n'est pas à vraiment parler un guide phylogénétique (=pas de liens évolutifs relatifs avec l'adaptation des fonctions au milieu) mais un principe épistémologique : on a intérêt à user des hypothèses avec parcimonie. Il s'agit de minimiser le nombre d'hypothèse, le risque dans chacune (probabilité).

4.2. Les adaptation à la vie terricole

Les contraintes écologiques aux animaux terricoles seront d'autant plus fortes que ceux-ci deviennent adaptés à des sols résistants, indurés et soumis à des périodes importantes de sécheresse. Cette vie sélectionne à une morphologie tubulaire vermiforme très stricte : le développement d'un organe à un niveau se fait au détriment du développement d'un autre organe au même niveau. Au plan des moyens de travail physique des sols, le système hydropneumatique coelomique permettant la répartition des efforts musculaires se complète par l'existence de pores coelomiques chez certains terricoles. L'adaptation à la vie terricole entraîne le développement d'une puissante musculature pariétale, surtout antérieure (musculature dissépimentaire péribuccale), permettant de pénétrer, écarter, puis saisir des aliments en surface pour les traiter et malaxer après la bouche. Cette musculature permet aussi de pénétrer entre les constituants plus ou moins tassés et indurés du sol. Corrélativement, en sols secs pauvres, les aliments végétaux des lombriciens deviennent plus coriaces et indigestes car plus les plantes sont en zones à végétation aléatoire, plus leur structure devient résistante aux biolytiques (Bouché, 1990) qu'ils fussent "microscopiques" (bactéries, champignons) ou macrocospiques (herbivores: insectes, mammifères...). Les plantes, ne pouvant compenser les pertes, tendent à devenir plus résistantes (*stress-tolerant* de Grime, 1979) à tous les niveaux d'organisation biochimique et structurale. En milieu humide et souvent fertile, elles sont au contraire expansionnistes (*"compétitives"* de Grime) en compensant d'éventuelles pertes par une croissance compensatrice rapide faite avec des organes très décomposables ou digestes.

Chez les lombriciens, le développement d'un système de digestion optimisé est donc relativement corrélé à celui d'une adaptation à la vie en sol à dessications périodiques.

Comprendre un ver de terre, c'est comprendre une structure vermiforme fonctionnelle contrainte de vivre dans un espace poreux rigide : celui de la vie terricole. Cette "terricolité" se traduit par une organisation de chaque individu en une structure tubulaire : la meilleur façon de faire passer son corps par un orifice étroit. Ce tube vital doit contenir tous les organes de façon optimale, mais chaque option évolutive développant un organe dans cet ordre linéaire bloque à l'avant ceux qui s'y trouve et à l'arrière l'expansion des fonctions postérieures: l'ordre des fonctions vitales s'organise ainsi d'avant en arrière. Il y a partage longitudinale des fonctions et un sens évolutif dans cette séquence longitudinale est visible mais d'interprétation subtile (Bouché, 1998). Nous en verrons un exemple avec le développement des postgésiers.

Cette évolution s'est effectuée à partir d'un plan d'organisation fondamental qui est resté inchangé sur des centaines de millions d'années, celui d'un annélide : un tube vital musculeux subdivisé en segments (=métamères), cloisonné par des septums (dissépiments), traversé d'un tube digestif et dont les cavités (le coelome) sont remplies de liquide coelomique.

L'évolution a porté, en liaison avec l'adaptation à la vie terricole, sur l'organisation sexuelle générale, le développement d'un coelome parfois ouvert (pores coelomiques), le tube digestif à gésier(s) et parfois à jabot et sur le contrôle ionique (glande de Morren). Chez les annélides, et le système nerveux est peu spécialisé le système respiratoire est cutané ; ceci est facilité par un système sanguin perfectionné. Cette structure fondamentale n'est pas modifiée par l'adaptation terricole si ce n'est par un renforcement sensible de la musculature pariétale et en général par un accroissement de la taille des animaux et dans une certaine mesure, du système excréteur (néphridies) et par la pigmentation.

La partie antérieure des vers de terre possède un grand nombre d'organes remplissant de multiples rôles. L'essentiel des fonctions de pénétration, de prise de nourriture, des sens et de la reproduction y ont leur siège ; cette pré-éminence de la partie antérieure induit une hiérarchisation antéro-postérieure qui varie avec le niveau d'adaptation à la vie terricole. Par rapport aux Oligochètes limicoles, considérés comme plus primitifs, les vers terricoles possèdent une forte musculature antérieure et un ou plusieurs gésiers sur le tube digestif. L'incorporation de ces deux éléments dans les premiers segments entraîne un recule de nombreux organes céphalisés. D'une façon générale, le cerveau et les gonades restent dans une position constante ; par contre on observe fréquemment un recul des pores mâles qui abandonnent la position pléisiomorphe des Haplotaxidae et Moniligastridae, jusqu'au quinzième segment (Lumbricidae) ou plus postérieurement (Megascolecidae et Ailoscolecidae). Le développement exceptionnel des organes se fait, en principe, vers l'arrière (ex : vésicules séminales postérieures repoussant les dissépiments 14 et 15, gésier de grande taille des *Scherotheca*). La position du clitellum et du gésier, qui respecte dans l'ensemble ce schéma, mérite un développement particulier à partir de Lumbricoidea et surtout des Lumbricidae (voir ci-dessous et chap.V).

4.3. Les modalités de la reproduction

Le cadre critique et terminologique relatif aux modalités de la reproduction à été décrit in Bouché (1998). Nous reprenons ici les éléments en l'enrichissement d'une extension aux lombriciens orientaux et aux nouveaux apports de notre étude récente (*e.g.* Postandrilinae) (Qiu, 1998b).

Il ne fait pas doute que les lombriciens dérivent d'une forme marine de polychètes qui dans les sédiments faisaient déjà le "vers de terre". Un remarquable fossile Marywadea et l'existence de paléogaleries dans des sédiment vieux de 600 millions d'années l'atteste.

La reproduction a été initialement avec deux sexes séparés qui libèrent dans l'eau ovules et spermatozoïdes. La copulation est très rare chez les polychètes marins actuels. Si quelques polychètes occupent aujourd'hui des eaux saumâtres et même l'eau douce (le lac Baïkal: une mer fossile) ou des rizières, ils n'ont pu s'adapter à l'eau courante des cours d'eau continentaux, qui entraînent en aval leurs produits séminaux. Avec les oligochètes apparaissent à la fois la vie sédentaire dans les sédiments et les sols et la reproduction par copulation, permettant l'adaptation à la vie continentale, parcourue par les courants d'eau d'amont en aval. Cette fixation des gamètes et larves vis-à-vis des courants grâce aux cocons produits par le clitellum (=rhéostaticité, Bouché 1998) accroît le risque de tares dues à la consanguinité ; la sédentarité des terricoles à tous les stades, allants des gamètes aux adultes à l'inconvénient de réduire le brassage génétique en eau douce (sédiments) puis dans les sols. L'un des moyens (il y en a d'autres chez les oligochètes) de limiter cet inconvénient est de doubler la population germinale par l'hermaphrodisme où chaque individu est double: mâle et femelle. Cette solution est classique chez les sédentaires (plantes, escargots, ...). Les oligochètes sont donc fondamentalement hermaphrodites. Ils conservent toutefois la fécondation externe de leurs lointains ancêtres: les appariements sexuels portent sur un échange de sperme entre partenaires , mais la fécondation ultérieure reste externe dans un cocon produit par un organe spécifique: le clitellum.

On reconnaît donc toujours la séquence:
1) maturation des organes sexuels mâles (interne);
2) maturation des organes sexuels mâles d'accouplement (externe);
3) accouplement: échange de spermes entre les deux partenaires s'accouplant tête-bêche;
4) maturation des organes sexuels femelles;
5) maturation du clitellun et production du cocon sous forme d'un anneau qui collecte le ou les oeufs de l'individu et le sperme de l'ex-conjoint conservé dans une réserve;
6) libération du cocon ;
7) fécondation dans le cocon;
8) développement de l'embryon en larve;
9) éclosion;
10) développement du juvénile jusqu'au stade adulte hermaphrodite.

Ce schéma général est diversifié selon la morphologie du clitellum, le mode de mise en réserve du sperme provenant du conjoint, le mode d'accouplement et la parthénogenèse, ...

Avant d'interpréter l'évolution des organes (chapitre V et VI), il faut en décrire les fonctions et leur cohérence. Selon les individus, il y a diverses modalités de reproduction que nous allons décrire.

4.3.1. Parthénogenèse

La reproduction des lombriciens est normalement celle d'animaux hermaphrodites bisexués. Exceptionnellement cette reproduction peut-être, pour un taxon ou une population, en partie ou totalement parthénogénétique, c'est-à-dire sexuée mais sans l'intervention des brassage génétique permis par les spermatozoïdes. Les ovules assurent seule la reproduction en suivant des modalités de régulations chomosomiques diverses. Il y a souvent polyploïdie.

4.3.2.Amphigonie

La fécondation proprement dite est externe. Ovule(s) et spermotozoïdes sont déposés dans le cocon produit par le clitellum sous forme d'un anneau constitué d'un emballage chitinoïde et d'un contenu nutritionnel albuminoïde. Préalablement il y a eu échange de sperme entre conjoint par divers mécanismes tenant :
a) au transfert du sperme depuis les segments à gonades jusqu'à l'organe d'injection, soit directement via le canal déférent, soit indirectement via le canal déférent puis la nervure génitale (Bouché, 1972, 1998).
b) à l'organe d'injection, soit un pénis (Megascolecoidea), soit un puberculum (Glossoscolecoidea, Lumbricoidea).
c) au stockage du sperme avant l'échange entre conjoints et le dépôt dans le cocon, soit par réception dans des spermathèques, soit par excrétion de spermatophores déposés sur le conjoint, les deux systèmes pouvant coexister (coaptation phoro-thécale) (Bouché, 1975, 1998).

Comme il y a coaptation entre les deux individus au cours de l'accouplement, il y a une correspondance morphologique entre les organes de reproduction liés à cet accouplement :
- entre le pore mâle et ses chaetophores périarrihéniques d'une part et d'autre part les chaetophores antiarrhéniques (Bouché, 1972 , 1998) ;
- entre la taille-forme du porophore et les spermatophores excrétés ;
- entre les puberculums et leurs chaetophores puberculiens d'une part et d'autre part les zones thécales avec leurs spermathopores et chaetophores périthécaux.

L'interprétation des divers organes doit nécessairement être faite en conservant à l'esprit leurs fonctions et leurs rôles dans un tout fonctionnel. L'individu est à la fois « contraint » par les exigences de la vie en galerie (cf. pholéoïptomie 4.4.2), la primauté de la céphalisation et les organisations physiologiques cohérentes, y compris celles liées à la reproduction. Chaque organe peut être interprété, mais ce ne peut l'être séparément. Plusieurs grands types de reproduction se sont différentiées parmi les lombriciens :

1) **La reproduction thécale**

Dans cette reproduction, il y a injection du sperme dans des spermathèques au moment de l'accouplement. Ces spermathèques sont des invaginations cutanées réceptrices de sperme ayant des parois plus ou moins glandulaire: les spermathèques assurent la conservation / nutrition des spermathoïdes. Le sperme est injecté dans les spermathèques par un système de ventouse (=puberculums) ou de pénis : c'est la copulation thécale.

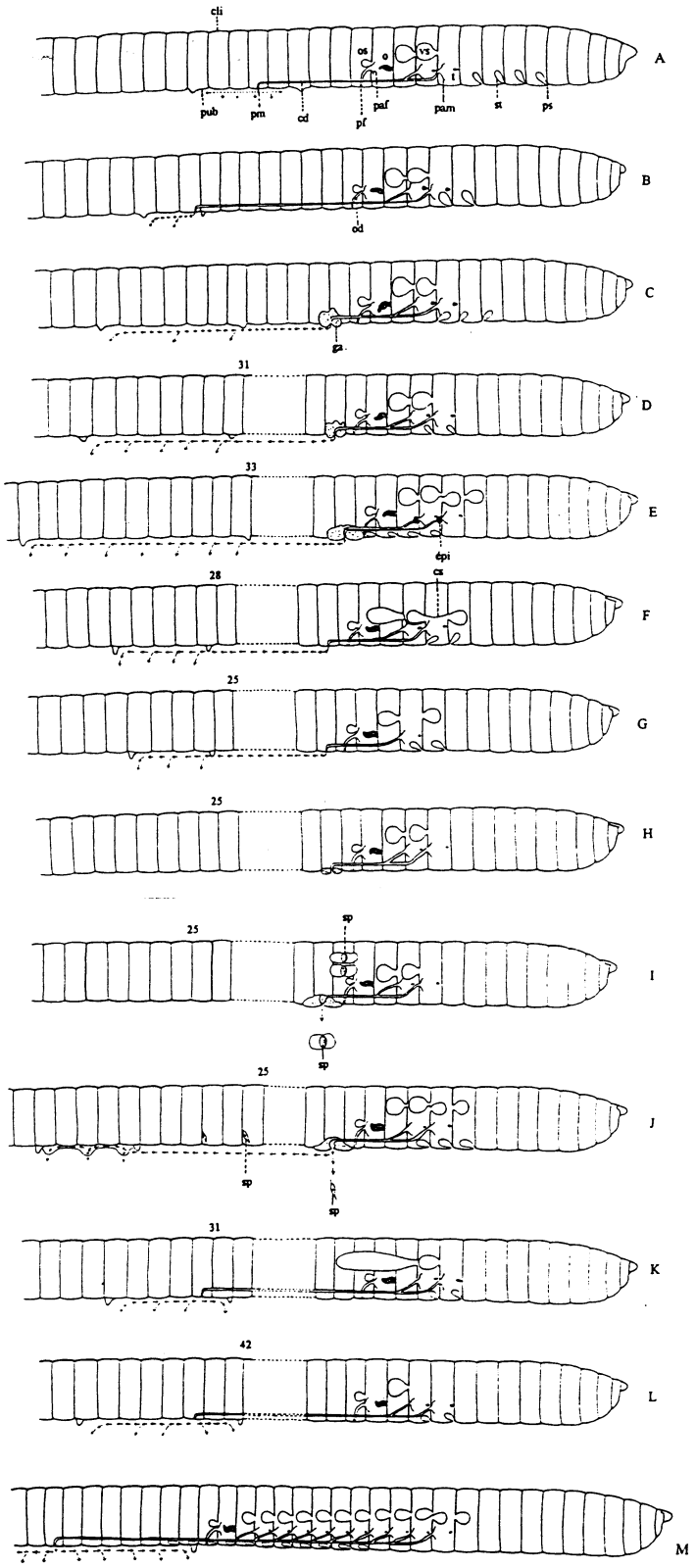


Figure 17. Schémas générales des organes reproducteurs des Lumbricoidea. A, Sparganophilidae (*Sparganophilus langi* sp. nov.) ; B, Ailoscolecidae (*Ailoscolex lacteospumosus* Bouché, 1972) ; C, Hormogastridae (*Hormogaster multilamella* sp. nov.) ; D, Lumbricidae (*Zophoscolex navarrensis* sp. nov.) ; E, *Scherotheca dinoscolex dinoscolex* Bouché, 1972 ; F, *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1928) ; G, *Orodrilus doderoi* (Cognetti, 1904) ; H, *Bimastos eiseni* (Levinsen, 1884) ; I, *Spermophorodrilus antiquus* (Cernosvitov, 1938) ; J, *Allolobophora chlorotica* (Savigny, 1826) ; K, *Postandrilus palmensis* sp. nov. . L, *Postandrilus medoakus* sp. nov. ; M, Lutodrilidae (*Lutodrilus multivesiculatus* McMaham, 1976). Cd, canal déférent ; cl, clitellum ; cs, capsule séminale ; épi, épididyme ; ga, glande atriale ; o, ovaire ; od, oviducte ; os, ovisacs ; pam, pavillon génital mâle ; paf, pavillon génital femelle ; pm, pore mâle ; pf, pore femelle ; ps, pore de spermathèque ; sp, spermatophore ; st, spermathèque ; t, testicule ; vs, vésicule séminale. Les chiffres indiquent les numéros des intersegments ; les flèches indiquent la direction du parcours du sperme ou des spermatophores.

La copulation thécale peut assurer le transfert du sperme entre conjoint de trois manières :

1a) *Accouplement avec transfert directe du sperme sans puberculum* (cas des familles limicoles et des Megascolecoidea, Criodriloidea, et Kynotidae)

Ces animaux peuvent avoir un pénis ou non. Pour les espèces dépourvues de pénis, au début de l'accouplement, chacun de deux pores mâles est au sommet d'un papille génitale tégumentaire temporaire très saillante que l'animal ajuste en tâtonnant aux pores des spermathèques du conjoint. Le transfert du sperme s'effectue ensuite directement. Comme il y a souvent plusieurs paires de spermathèques, l'opération est répétée plusieurs fois, en commençant par la paire postérieure. Ce processus a été bien décrit par Oishi (1930) chez *Pheretima communissma* (figure 16). En fait, les conjoints, bien qu'étroitement rapprochés, ne sont pas solidement unis. Il n'y a pas de sécrétion muqueuse appréciable, et la seule coaptation observée est : la face ventrale de chaque conjoint, sur quelques segments de part et d'autre de la papille copulatrice (placée au 18e segment chez *P. communissima*) se déprime fortement tandis que se forme une gouttière longue ventrale dans la région antérieure du conjoint au niveau des spermathèque.

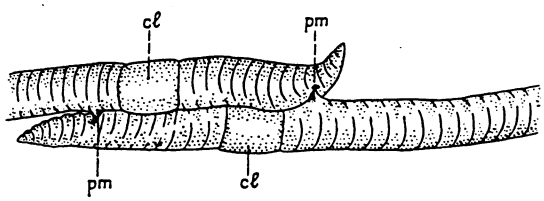


Figure 16. Accouplement chez *Pheretima communissima* : cl, clitellum ; pm, papille génitale mâle temporaire (d'après une photographie d'Oishi, 1930)

Chez les espèces munies de pénis l'insémination reste la même, mais l'ajustement des conjoints est plus complexe et mieux assurée car le pénis au moment de l'accouplement pénètre directement dans le canal de la spermathèque. Cette coaptation par emboitement assure à la fois le transfert du sperme et la jonction de deux animaux. Bahl (1927) a observé chez *Eutyphaeus waltoni* (Megascolecidae) que le sperme, accompagné de la sécrétion prostatique alcaline, s'accumule dans les diverticules de la spermathèque et non pas dans l'ampoule de la spermathèque emplie seulement de sa propre sécrétion acide.

1b) *Accouplement avec transfert directe du sperme avec puberculum* (cas des Microchaetidae et Glossoscolecidae des Glossoscolecoidea et Ailoscolecidae, Sparganophilidae, Lutodrilidae et Postandrilinae de Lumbricoidea)

Le mécanisme de l'accouplement est presque le même que celui du groupe précédent. Le transfert du sperme s'effectue directement à l'intérieur du corps par les spermiductes. Cependant les pores mâles débouchent dans des puberculums, pouvant être très postérieurs comme par exemple chez les *Postandrilus* et *Lutodrilus*. Les puberculums sont des dispositifs d'injection du sperme qui assurent une distribution externe du sperme vers les spermathèques situées beaucoup plus dorsalement que dans les groupes précédents (Bouché, 1998). L'injection du sperme s'effectue simultanément sur toutes spermathèques et non pas paire par paire comme chez les Megascolecoidea (figure 17 A, B, K, L, M). Il y a normalement sécrétion muqueuse au moment de l'accouplement et fixation par des soies génitales. Les puberculums sont souvent associés à des clitellums en selle.

1c) *Accouplement avec transfert externe du sperme* (Lumbricidae, Diporodrilidae et Hormogastridae)

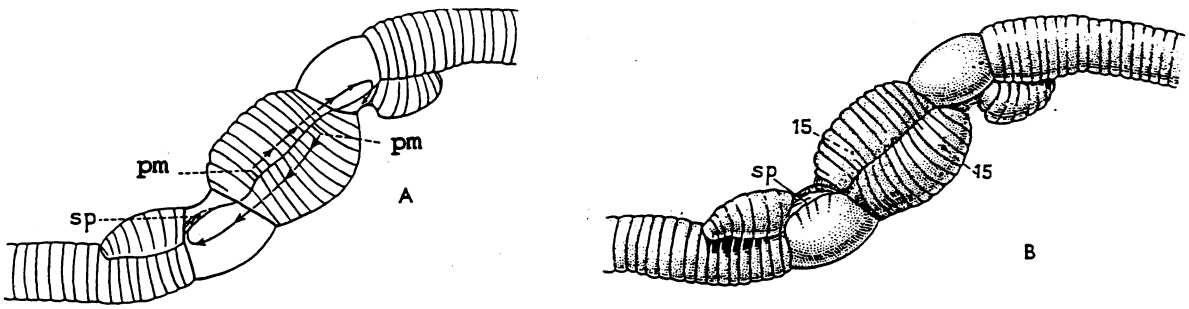


Figure 18. Accouplement des Lumbricidae, avec transfert externe du sperme dans la nervure génitale, chez *Eisenia fetida* : les flèches indiquent le parcours du sperme des pores aux puberculums, puis aux spermathèques du conjoint ; pm, pores mâles ; sp, sperme ; 15, segment 15, portant les pores mâles (d'après Grove et Cowley, 1926).

L'accouplement des Lumbricidae s'effectue en apparence dans la même position que chez les autres Oligochètes, cependant le mécanisme d'insémination y est beaucoup plus compliqué. En principe un transfert direct du sperme n'est pas possible chez les Lumbricidae, Diporodrilidae et Hormogastridae (sauf chez *Cernosvitovia* , *Fitzingeria* , *Postandrilus)*. En effet, les pores mâles sont normalement au quinzième segment et sont séparés des puberculums.

L'insémination directe n'est plus possible chez les Lumbricidae, Diporodrilidae et Hormogastridae les puberculums, associés avec le clitellum, sont déplacés vers l'arrière d'au moins 5 segments par rapport aux pores mâles (15e segment). Pour parvenir aux spermathèques du conjoint le sperme doit être transporté à la surface externe du corps sur cette distance grâce à la nervure génitale qui réunit pore mâle (figure 17 C, D, E, F, G, J et figure 18).

En outre, les pores mâles ont toujours une position assez ventrale, tandis que les spermathèques s'ouvrent soit sur les côtés, soit dorsalement. De toute manière l'injection directe du sperme par pores mâles est rendu impossible par la position prise dans l'accouplement. Dans les autres familles d'oligochètes le clitellum, situé dans la région des pores mâles ou à son voisinage, se place en général en face de la région des spermathèques de l'autre ver et cette position permet l'insémination directe. Le positionnement des conjoints est effectué précisément par les Lumbricidae, mais ici ce sont les puberculums de la région clitellienne qui sont en face des pores des spermathèques du conjoint.

2) La reproduction phorale

Le mode de reproduction de certaines Lumbricidae (*Spermophorodrilus* , *Healylla*, *Bimastos*, *Murchieona* et *Hydrilus*) est phoral. C'est la glande atriale, annexe du pore mâle, qui sécrète une enveloppe chitinoïde, le spermatophore, lequel reçoit ensuite le sperme. Puis les spermathophores, ainsi produits, sont accrochés sur le conjoint de l'accouplement, soit par un harponnage, soit par un accolement lenticulaire: les premiers spermathophores sont dit en banderilles, les seconds en sceaux (Bouché , 1975).

En résumé, l'accouplement phoral se caractérise par:

a) la sécrétion par la glande atriale de l'enveloppe spermathophorale chitinoïde;

b) l'émission du sperme dans chaque spermathophore;

c) l'échange de spermathophores entre conjoints;

d) la fécondation du cocon par le contenu des clitellums au moment de son émission.

La reproduction thécale oblige aux développements de spermathèques, la reproduction phorale implique d'importantes glandes secondaires sécrétrices des spermatophores. En outre la maturité du clitellum est nécessaire pour une production du cocon peu après le dépôt de spermatophores (Bouché, 1975).

3) **La reproduction phorothécale**

Les deux modalités de reproduction phorale et thécale peuvent coexister, chez de nombreuses espèces de Lumbricidae (Bouché, 1975, 1998), par exemple. *Allolobophora chlorotica, Nicodrilus caliginosus*,...sans que l'on puisse dire actuellement quel est la plus viable. A l'intérieur des Lumbricidae certains groupes sont phoraux *(Spermophorodrilus, Healyella, Bimastos*, *Murchieona* et *Hydrilus*), d'autres sont thécaux (*Prosellodrilus*, *Zophoscolex*, *Octodrilus*...) et de nombreux sont mixtes. Enfin Beddard (1901, cité par Stephenson, 1930) a décrit des spermatophores dans des spermathèques (chez *Dichogaster austeni*).

Notons que i) chez les Lumbricidae les organes de copulation (pores mâles, puberculums et spermathèques) se développent avant ceux produisant le cocon (Avel 1929); les accouplement sont possibles chez ces animaux avant le développement complet du clitellum (Bouché 1972). L'observation de l'existence de spermathophores est toujours accompagnée d'un clitellum bien développé. Ceci tendrait à montrer que la survie des spermatozoïdes serait plus brève dans les spermathophores que dans les spermathèques qui alimentent les spermatozoïdes. En conséquence, les spermathophores n'existeraient que pendant une très courte période juste avant le départ du cocon (Bouché 1975).

ii) Les spermathophores n'existent qu'en début du clitellum ou juste en avant du clitellum. Cela suppose que au moment de la production d'un cocon, les spermathophores sont emportés dans les cocons ; la fusion des gamètes se passera ensuite dans le cocon. Comme indiqué ici Omodeo et Rota ont imaginé un transfert des spermathophores dans les spermathèques. L'animal se replie pour introduire les spermathophores dans les spermathèques. (Omodeo et Rota, 1989 ; Rota et Omodeo, 1992). Il n'y a aucune preuve de cette interprétation, plus complexe que la fécondation directe des cocons. Ce mécanisme est inutile et probablement impossible.

4.3.3. L'autoinsémination chez les lombriciens

André (1972) a observé l'aptitude, probablement assez exceptionnelle, pour un lombricien d'assurer son auto-insémination. Un individu en faisant coïncider ses puberculums avec ses spermathèques injecte son propre sperme dans celles-ci. Il est dès lors probable, mais non certain, que la production ultérieure d'un cocon recevant l'ovule de cet individu et le sperme ainsi stocké conduira à une autofécondation.

V. Interprétation morpho-fonctionnelle des organes somatiques

5.1. Modalité

Après la description des caractères morphologiques (Qiu *et al.*, 1998.) et les analyses multivariées des données morphologiques (chap.III), nous avons décrit des modalités relatives à la lente adaptation à la vie terricole (cf. 4.2.) et à la diversité des modes de reproduction (cf. 4.3). Nous poursuivons ici l'interprétation morpho-fonctionnelle en reprenant celle-ci fonction par fonction, chaque modalité morphologique observée étant resituée dans l'individu comme un tout fonctionnel et par rapport aux contraintes du milieu. Une telle interprétation est indispensable pour comprendre l'évolution des lombriciens et s'efforcer d'asseoir la phylogenèse.

L'interprétation morpho-fonctionnelle multi-caractère entreprise par Bouché (1972, 1998) a amorcé un processus restreint d'intégration synthétique des connaissances morpho-fonctionnelles et mésologiques.

1°) Avec le pholéoïptomie sont prises en compte les contraintes **mésologiques** de la vie en galeries de sols durs qui contraignent à un partage spatial des organes fonctionnels.

2°) Avec la coaptation puberculo-thécale sont pris en compte **simultanément** des caractères sexuels distincts ayant un lien **physiologique** (fonctionnel) entre eux.

Dans l'un et l'autre cas ce n'est plus l'interprétation séparée des modalités d'une caractéristique (tel le gésier) par rapport à une variable mésologique ou physiologique (tel le gésier absent en milieu aquatique et présent en milieu nettement terricole) qui est pratiqué, c'est l'intégration simultanée de plusieurs caractères ; mais cette intégration raisonnée est restée limitée à quelques organes. Cette intégration restreinte ne peut suffire pour une interprétation phylogénétique fine. En effet la sélection naturelle n'agit pas sur un caractère ou un groupe de caractères près isolément mais sur l'individu entier, avec tous ses caractères, cet individu contribuant à la poursuite de sa généalogie ou étant éliminé avant reproduction (Bouché, 1998). Alors que notre démarche analytique et l'interprétation traditionnelle depuis celle-ci conduit à prendre tour à tour chaque caractère isolément, la sélection naturelle opère simultanément sur tous les caractères. Il y a donc inadéquation de l'interprétation monocaractère, une meilleure adéquation de l'interprétation morpho-fonctionnelle partiellement intégrée décrite ci-dessus ...chapitre III car malgré tout il faudrait interpréter simultanément tous les caractères. Et cette interprétation devrait se faire en tenant compte autant des caractères de l'organisme soumis à sélection que de ceux du milieu où s'opère la sélection (Bouché, 1998).

Par ailleurs, nous savons qu'il faut interpréter à partir d'espèces actuelles ce qu'elles témoignent de leur passé. Il nous faut donc imaginer ce passé à partir de leurs caractères actuels, à l'aide d'hypothèses explicites. Autrement dit il faut dire pourquoi 1, 2, ...n, modalités d'une caractéristique peuvent être considérées, pour certaines, comme reflétant un état relativement pléisiomorphe par rapport à d'autres modalités considérées comme apomorphes. Cette démarche peut se faire, faute de mieux, caractéristique par caractéristique mais elle devrait toujours considérer un ensemble de caractéristiques liées entre elles pour des raisons physiologiques et écologiques.

En partant de chaque caractéristique nous allons donc ici essayer de décrire ces hypothèses explicites en les combinant logiquement entre caractéristiques pour tenter d'intégrer toutes les caractéristiques observées.

5.2. Le travail du sol : les dissépiments

La fonction locomotrice des lombriciens pour l'aménagement des structures du sol en vie terricole (Lamparsky, 1985) exige un développement de la musculature dissépimentaire dans les premiers segments. Elle assure une grande partie du travail de manducation et perforation. Cette forte musculature des premiers dissépiments (souvent en 6-11) est dans cette position spatialement concurrente (pholéoïptomie) avec les progésiers. Pour cela, le changement du système depuis le progastrien vers le système postgastrien parmi les Lumbricoidea est fondamental. Il entraîne, et à la fois permet, toute une réorganisation des autres organes, analysée plus bas.

Selon les espèces le développement de la musculature dissépimentaire est très variable. Schématiquement, on peut en reconnaître trois types de musculature antérieure (Bouché, 1972) :

1) la musculature très développée et infundibuliforme et qui semble particulièrement répandue chez les anéciques (fonction de forage et de préhension des aliments) ;
2) les dissépiments musculeux 'droits', fréquents chez les espèces strictement endogées (fonction de forage) ;
3) la musculature réduite qui se rencontre surtout chez les épigés et les hygrophiles.

5.3. Le stockage des aliments : le jabot

On n'observe la présence de jabot que chez les Lumbricidae et Diporodrilidae. L'apparition du jabot est liée à l'acquisition du système postgésier. Cet organe permet de stocker la nourriture que les vers de terre ont avalé avant le broyage dans le postgésier. Il permet de dissocier dans le rythme nycthéméral l'ingestion du broyage suivi de la digestion intestinale. Dans le cas de progésier, il n'est pas possible d'avoir un jabot devant les gésiers et ces derniers jouent le double rôle d'accumulation et broyage sans possibilité de dissociation fonctionnelle.

5.4. Le broyage des aliments : le gésier

Chez l'ensemble des Haplotaxina l'existence de gésiers marque une adaptation fondamentale à la vie terricole, permettant le broyage des aliments, particulièrement des organes végétaux resistants. Cet organe se différencie dans le tube digestif, parfois au niveau intestinal chez des animaux vivant dans des sols fangeux (Moniligastridae) mais normalement dans la partie antérieure du corps, le broyage suivant l'ingestion (organisation progastrienne : Megascolecidae, Glossoscolecoidea, Lumbricoidea *pro parte*). Une modification profonde s'est établie chez les Lumbricoidea. Les familles n'ayant pas de pores dorsaux Ailoscolecidae et Hormogastridae conservent le mode progastrien tandis que l'on observe chez la plupart des Hormogastridae l'existence d'un postgésier faible (*Hormogaster, Vignysa et Xana*). On voit cet organe, prendre place après les gonades. Il est en fait ultérieurement différencié en jabot (accumulation) et en gésier (broyage) chez les Lumbricidae et Diporodrilidae. Cette organisation postgastrienne est liée à un recul de l'ensemble clitellum-puberculums et souvent à la présence de glande de Morren. Cet avantage terricole, qui libère la partie céphalique pour d'autres fonctions, se paie de la grande complexité des modalités de la reproduction indirecte (Bouché, 1972, 1975, 1998) (chap.VI).

Ce changement fondamental permet une adaptation à la vie terricole et une réorganisation et modification importante des autres organes. L'absence de gésier chez Sparganophilidae et Lutodrilidae est la conséquence probable d'une adaptation au milieu limicole.

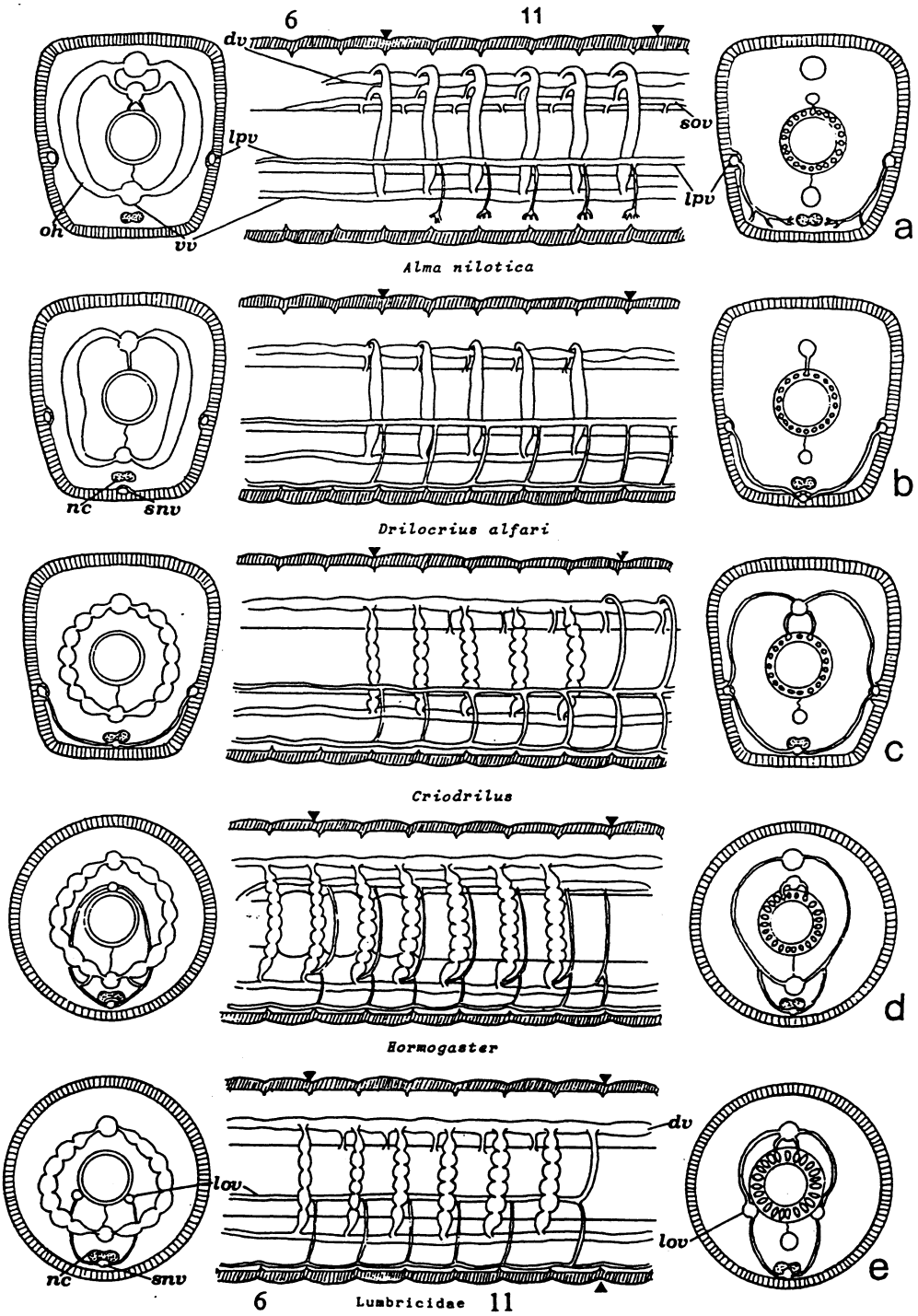


Figure 19. Schéma comparatif du système circulatoire en 6-14 de quelques lombriciens limicoles et terricoles : (a) *Alma nilotica* ; (b) *Drilocris alfari* ; (c) *Criodrilus* ; (d) *Hormogaster* ; (e) Lumbricidae ; dv, vaisseau dorsal ; lov, vaisseau latéro-oesophagien ; lpv, vaisseau latéro-pariétal ; nv, corde nerveuse ; oh, cœurs oesophagiens ; snv, vaiseau subneural ; sov, vaisseau supra-oesophagien ; vv, vaisseau ventral (d'après Rota et Omodeo, 1992).

5.5. L'apparition de la glande de Morren

La glande de Morren est différenciée à partir de la paroi intérieure de la partie postérieure de l'œsophage. D'après Avel (1959), sa fonction est essentiellement la régulation des équilibre acides-bases. Elle marque sans doute une adaptation à la vie terricole des lombriciens. L'absence de la glande de Morren dans les familles Sparganophilidae, Ailoscolecidae, Lutodrilidae et chez certains Hormogatridae et sa présence dans les familles Lumbricidae, Diporodrilidae et certains Hormogastridae et sa position juste devant le jabot et le postgésier impliquent très probablement que sa fonction est liée à celles du jabot et du gésier. Elle pourrait jouer un rôle de limitation de l'accumulation dans l'oesophage. On observe un développement croissant depuis les endogés qui ingèrent de la terre aux épigés et anéciques qui ingèrent plutôt des matières organiques (feuilles mortes). Chez les espèces qui vivent en milieu humide, la glande de Morren est souvent très peu développée (*Hydrilus*, *Reynoldsia*). Sa présence dans d'autres familles (Megascolecidae, Glossoscolecidae) à progésiers a très probablement une autre origine et fonctionalité. En fait, la structure de la glande de Morren et la position (après les gésiers) sont différentes dans ces familles que chez les Lumbricidae.

5.6. La digestion et le typhlosolis

Chez les Lumbricidae le typhlosolis est un organe d'assimilation, mais aussi de purification et accumulation des substances étrangères plus ou moins toxiques. Il est comparé de ce point de vue au foie. Il est longitudinal et occupe une grande partie de l'intestin à l'intérieur de sa lumière en étant fixé à sa partie dorsale. Ses formes semblent liées à des adaptations fonctionnelles. La forme massive simple indifférenciée est probablement plésiomorphe. Les autres formes accroissent la surface d'échange intestinal selon deux modalités :

1) L'existence de lamelles longitudinales, souvent 2 ou 3 et parfois beaucoup plus. Ses lamelles augmentent la surface d'échange mais crée une résistance longitudinale à la contraction à la manière d'une tôle ondulée ; ceci est manifeste dans l'observation au terrain des *Hormogaster* dont les contractions longitudinales sont très limitées. Il semble que cette forme soit relativement primitive chez les Lumbricoidea.

2) Chez les formes anéciques ou épigés qui exigent des fonctions locomotrices et réplétives plus actives le typhlosolis est normalement penné. Dans cette forme le typhlosolis se plie transversalement (et non plus longitudinalement) en accordéon. Cela correspond à l'aptitude des lombriciens pouvant très fortement se contracter longitudinalement. Par exemple chez les anéciques laissant leur queue engagée dans la galerie et tirant leurs aliments à la surface du sol vers celle-ci, ou encore se réfugiant précipitamment pour se protéger. Au typhlosolis penné correspondent très souvent des segments ayant des sillons transversaux (partie antérieure au clitellum chez les *Scherotheca* et *Nicodrilus* anéciques) et des queue plate lanceolée (accrochage aux galeries). Par exemple *Hormogaster gallica*, pourtant fortement pigmenté comme un anécique mais à typhlosolis à nombreuses lamelles (caractère d'activité sur le sol), est incapable de se contracter fortement par opposition aux *Scherotheca* anécique de pigmentation comparable. Le typhlosolis devient normalement bifide ou penné chez les Lumbricidae. Cette modification semble favoriser la locomotion (contractibilité longitudinale) et la réplétion des lombriciens. On observe chez les Lumbricidae des formes endogées extrêmes (*Prosellodrilus* et *Zophoscolex)* qui gardent un nombre élevé de lamelles et une faible contractilité longitudinale, comme chez les Hormogastridae.

5.7. Le système sanguin et respiratoire

Dans ce travail, nous n'avons pas bien étudié le système circulatoire des Lumbricoidea. Rota et Omodeo (1992) ont comparé différents types du système sanguin de lombriciens (*Alma nilotica*, *Drilocrius alfari*, *Criodrilus*, Hormogastridae et Lumbricidae). *A. nilotica*, *D. alfari* et *Criodrilus* sont des formes limicoles et possèdent un vaisseau dorsal, un vaisseau ventral et une paire de vaisseaux latéro-pariétaux, sans normalement de vaisseau oesophagien (*A. nilotica* a un vaiseau supraoesophagien) ; les cœurs, 5 ou 6 paires en 7-11 (12), sont peu développés (non moniliforme sauf *Criodrilus*). Les Hormogastridae et Lumbricidae sont des formes terricoles et possèdent aussi un vaisseau dorsal, un vaisseau ventral et des vaisseaux oesophagiens, soit un supraoesophagien (cas des Hormogastridae), soit deux latéro-oesophagiens (cas des Lumbricidae), mais ils n'ont pas de vaisseau latéro-pariétal. Leurs cœurs, 5 ou 6 paires en (6) 7-11, sont bien développés (moniliformes) (fig. 19). Les différences morphologiques entre limicoles et terricoles signifient en fait :

— *pour les formes limicoles* à une augmentation de la circulation au niveau cutané afin d'assurer la respiration d'animaux vivant souvent en milieux relativement anaérobies. La réduction de la circulation au niveau oesophagien correspond à l'absence de glande de Morren et peut-être à la digestion "fluidisée" en milieu limicole (= pas de travail mécanique important) ;

— *pour les formes terricoles* à une augmentation d'oxygène au niveau de tube digestive par un système circulatoire oesophagien et par une réduction relative de la circulation au niveau de la parois (en milieu aérobie) afin d'assurer le travail digestif et souvent l'équilibre ionique intra-instestinal (glande de Morren).

Notons qu'au cours de la digestion il y a une perte considérable de carbone, sous forme probable de CO2 devenant ($CO3^{--}$) dans le tube digestif. Son élimination par l'eau intestinale ou par le sang serait différente entre limicole et terricole. En fait, ces structures s'adaptent parfaitement à leurs milieux : le milieu limicole a moins d'oxygène et les aliments sont plus ou moins mous et le milieu terricole a plus d'oxygène et les aliments sont plus durs. Le développement des cœurs chez les formes terricoles signifie une circulation plus efficace qui favoriserait aussi l'activité musculaire (travail du sol ; arrachage des aliments).

5.8.L'osmorégulation et l'excrétion : la diversification par les pores néphridiens et vessie

Le système excréteur est fondamentalement composé chez Lumbricoidea d'une paire de néphridies par segment. Cet organe assure notamment l'excrétion des déchets azotés du métabolisme, mais aussi éventuellement permet de conserver l'eau dans des vessies importantes en milieu terricole éventuellement localement secs. Chez les Ailosecolecidae et Hormogastridae les néphridies restent constantes : les pores néphridiens sont en ligne, très près de la ligne des soies b et la vessie est digitoïde avec méat précystal ventral. Chez les Lumbricidae, une diversification considérable des néphridies, surtout la forme des vessies, a été observée. D'abord, la position des pores néphridiens,classiquement près de la ligne de b, devient alignée en 3,5 B (*Zophoscolex*) et en solfège chez de nombreuses espèces. La distribution variable (= en solfège) des pores néphridiens favorise l'humectation des parties dorsales du corps des animaux et s'observe chez les anéciques et épigés. Il est facile d'observer sous binoculaire ces pores excréteurs sur les animaux soumis aux conditions de stress hydrique du laboratoire ; ces pores évacuent par à-coup l'eau des vessies. La forme des vessies est très diversifiée (cf. 3.6.). Mais l'explication de la diversité de ces formes n'est pas comprise. Tout au plus on peut constater que les vessies sont absentes (néphridies acystes) chez les limicoles, qu'elles sont souvent (mais pas toujours) rudimentaires (néphridies leptocystes) chez les animaux vivant en milieu constamment humide (*Helodrilus, Hydrilus*, ...) et que les terricoles possèdent une structure simple peut-être relativement pleisomorphe, avec les néphridies digitoïdes, une différenciation plus nette du canal néphridien distal que les leptocystes. Au delà les différenciations avec diverticules ou ampoules, crochets, upsoloïdes, fourchues et sigmoïdes semblent être apomorphes... Ajoutons enfin le cas particulier où les néphridies débouchent dans un urètre chez les *Proctodrilus*. On est étonné de constater que ce caractère semble relativement apomorphique avec la découverte de *Koinodrilus pseudoantipai* sp. nov. qui semble être une forme classique sans urètre de *P. antipai* qui a des urètres !

5.9. La régulation des volumes : les pores coelomiques

Chez les Lumbricoidea, les progastriens n'ont pas de pore coelomique permettant une évacuation rapide du liquide coelomique que ces animaux soit terricoles (Ailoscolecidae, Hormogastridae) soit limicoles (Sparganophilidae, Lutodrilidae). Ce caractère a été acquis selon deux modalités qui semblent indépendantes soit les pores bilateraux (Diporodrilidae) soit les pores dorsaux (Lumbricidae) en relation avec l'adaptation postgastrienne (depuis un Hormogastridae à progésier régressé et postgésier "dominant" ?). Cette acquisition des pores coelomiques favorise largement l'adaptation à la vie terricoles :

1) Au niveau de la fonction locomotrice, avec les pores dorsaux un ver de terre devient un dispositif à 'volume liquide' souple. Il peut réguler son volume en fermant ou/et ouvrant des pores dorsaux pour évacuer son liquide coelomique. Cela favorise le déplacement dans le sol (passages étroits) et complète le système hydropneumatique des Annelida (Bouché, 1998).

2) Au niveau de la résistance à la sécheresse, il peut mouiller son corps en maintenant l'humidité dans les milieux temporairement secs.

3) A remarquer que certains Lumbricidae, retournés secondement à la vie subaquatique, perdent leurs pores dorsaux.

VI. L'interprétation morpho-fonctionnelle des organes liés à la reproduction

Les organes liés à la reproduction ne peuvent être interprétés sans tenir compte de l'adaptation globale des individus à leur milieu, donc des caractères somatiques (chap.IV). Ils ne peuvent aussi être interprété indépendamment les uns des autres ; selon les taxons, modes de reproduction thécale, phorale, phoro-thécale, directe, indirecte ou parthénogénétique (cf. 4.3), c'est l'ensemble des organes de reproduction qui interviennent de façon cohérente (Bouché, 1975, 1990, 1998). Nous rappelons donc ici quelques modes de reproduction impliquant des possibilités et incompatibilités adaptatives entre plusieurs organes.

6.1. Postgastriens : incompatibilités segmentaire liées au gésier, clitellum, canal déférent et glande de Morren

Dans l'ensemble des vers de terre, on observe l'absence de gésier dans les segments clitelliens. Le développement du clitellum, peu avant le ponte du cocon, est imcompatible par pholéoïptomie avec la réplétion du gésier ; le clitellum est alors saillant à l'air libre et se replie au détriment du volume interne en invaginant la face ventrale du ver, comme en témoignent les rides, lorsque les galeries sont étroites (Bouché, 1972).

Chez les postgastriens ceci entraîne un recul du clitellum et presque toujours le transfert indirect du sperme (cf. 6.6), le canal déférent débouchant au pore mâle en avant des gésiers (vers 15,5) ne semble pas pouvoir être fonctionnel au niveau d'un gésier très développé. Il y a toutefois quelques exceptions de canaux déférents postérieurs à 16 dont l'interprétation morpho-fonctionnelle est mal documentée (Postandrilinae ; gésier proportionnellement peu développé transversalement ? Accouplement lors d'un jeun ?).

Notons que la glande de Morren chez les Lumbricoidea n'existe et n'est fonctionnelle que chez les postgastriens (cf. 5.5). Elle est structurée, comme un organe limitant la dilatation oesophagienne au niveau des gonades.

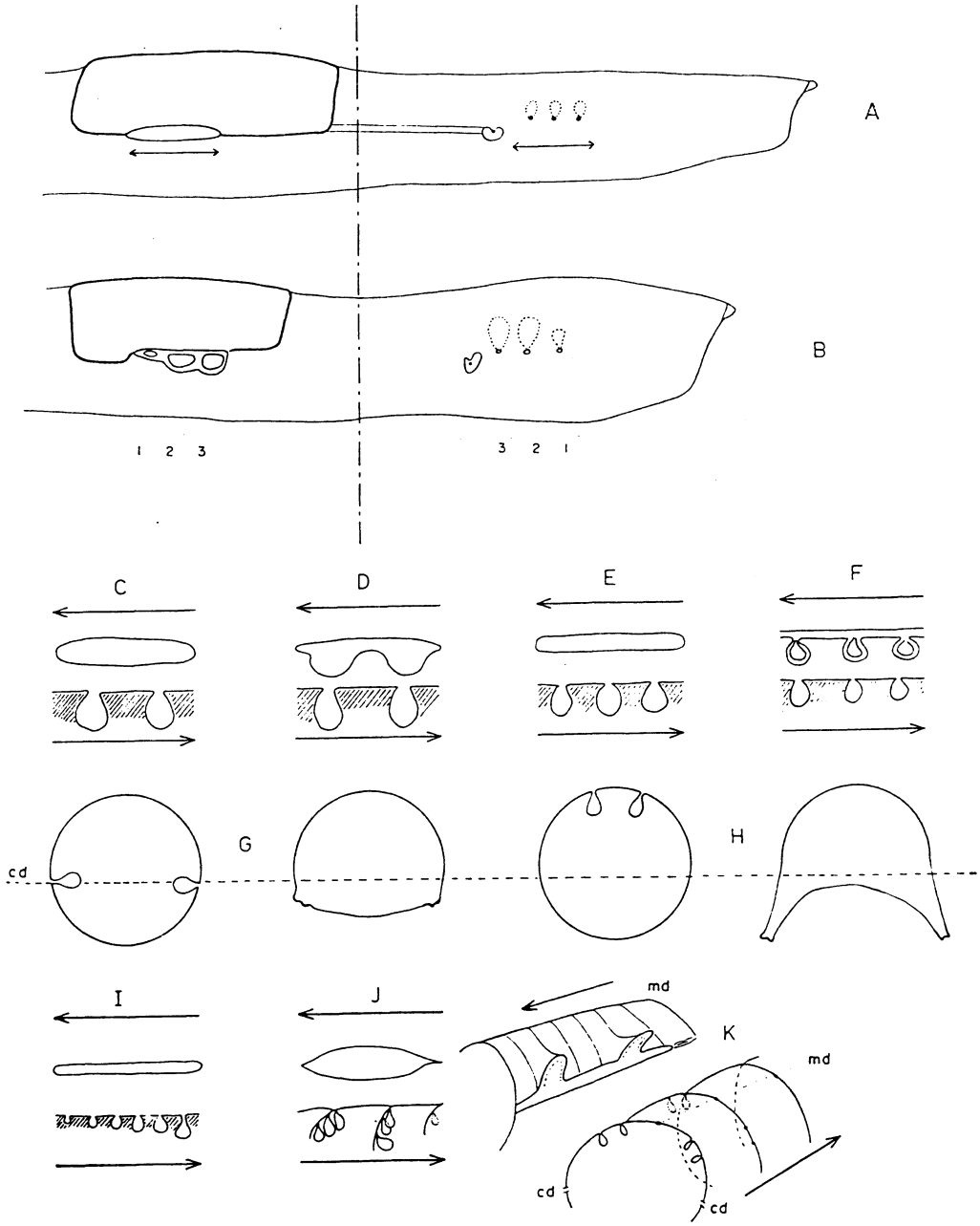


Figure 20. Coaptation puberculo-thécale : A, *Prosellodrilus praticola* ; B, *Nicodrilus longus* ; D, *Nicodrilus giardi* ; E, *Allolobophora burgondiae* ; F, *Allolobophora chlorotica* ; G, *Prosellodrilus praticola* ; H, *Prosellodrilus alatus* ; I, *Scherotheca gigas* ; J, *Scherotheca savignyi* ; K, *Prosellodrilus biauriculatus*. Identité de symétrie des aires thécale et puberculienne (A, B) ; évolution monothécale en fossettes (A-B), en tubercules (C-D), en cupules (E-F) ; croissance en ailes accompagnée de la remontée dorsale des spermathèques (A-K, G-H) ; réduction longitudinale et élargissement (I-J) ; croissance antéro-postérieure des spermathèques (B, I). Les flèches indiquent l'orientation antéro-postérieure des deux conjoints ; cd, aire C ; md, ligne médio-dorsale (d'après Bouché, 1972).

6.2. L'association des puberculums et du clitellum

Chez les Lumbricoideas, les pores mâles et spermathopores sont dépourvus de tout dispositif permettant une injection totalement directe du sperme. En plus, les pores mâles ont toujours une position assez ventrale, tandis que les spermathèques s'ouvrent sur le côté ou dorsalement. De toute manière le transfert directe du sperme aux spermathèques est rendu impossible par la position prise dans l'accouplement. En fait, les Lumbricoidea ont développé un organe spécialisé d'injection : le puberculum situé dans la zone clitellienne. Les puberculums permettent une injection du sperme au conjoint simultanément dans plusieurs spermathèques au moment de l'accouplement. Ce système est à la fois cohérent avec le système à postgésier, qui "oblige" souvent à la transmission externe du sperme dans la nervure génitale

(cf. 6.6), et avec le transfert direct du sperme (cf. 4.3.2). La fonction du puberculum est la même que celle du pénis chez les Megascolecoidea. Dans ce dernier cas la coaptation par pénis nécessite souvent un développement important des papilles autours des pores mâles et des pores des spermathèques ou à la position correspondant exactement aux pores des spermathèques, par exemple chez *Pheretima plesiopora* Qiu, 1988. Chez les Glossoscolecoidea la différenciation des puberculums est à un stade primitif ; les pores mâles y sont en généralement intraclitelliens et dans les puberculums, ce qui est comparable aux Sparganophilidae, Ailoscolecidae et Lutodrilidae.

La présence des puberculums sur le clitellum a entraîné une modification de forme du clitellum. On observe pour la majorité des espèces de Lumbricidae, de Diporodrildae, d'Hormogastridae et de Glossoscolecidae la forme du clitellum en selle qui marque une différence évidente avec les groupes n'ayant pas de puberculum. En effet indépendamment, le clitellum en selle d'une part et les puberculums d'autre part ne sont fonctionnels que s'il y a possibilité d'invaginations ventrales des segments (Bouché, 1972).

6.3. L'acquisition du transfert indirecte du sperme

La présence d'un postgésier oblige à un recul considérable du clitellum (au moins cinq segments par rapport aux pores mâles) chez les Lumbricidae et Diporodridae et ce recul a rendu généralement impossible l'injection directe du sperme au moment de l'accouplement (exception Postandrilinae, cf. 6.1, Qiu et Bouché, 1998f). Le système puberculo-thécal contourne cette contrainte. Dans ce système, le postgésier empêche la transmission du sperme interne au corps (directe). En conséquence, le système indirecte (externe) de transfert du sperme est apparu chez les Lumbricidae et Diporodrilidae (amorcé chez les Hormogastridae) (fig.18). Ce système complexe et sexuellement inutile est cependant avantageux car il laisse une grande liberté au développement du postgésier et au recul puberculo-clitellien, ce qui favorise évidemment l'adaptation aux milieux terricoles et donc la différenciation des taxons de Lumbricidae (Bouché, 1972, 1998).

On constate une évolution graduelle de ce système chez les Lumbricoidea. Chez les Sparganophilidae et Ailoscolecidae, les pores mâles sont intraclitelliens et débouchent dans les puberculums. En fait, ces animaux gardent encore le transfert directe (interne) du sperme et une injection du sperme aux spermathèques du conjoint est possible par le puberculum. Chez les Hormogastridae, les pores mâles sont encore intraclitelliens, mais ils ne débouchent pas dans les puberculums qui sont bien différenciés et séparés des pores mâles. Les Hormogastridae ont acquis le système de transfert indirecte (externe) du sperme, mais de façon probablement primitive (une distance très courte entre pores mâles et puberculums). Chez les Lumbricidae, les pores mâles sont encore plus séparés du système puberculo-clitellien. Le système de transfert indirecte du sperme par les nervures génitales est bien différenciées. Avec le recul très en arrière du système puberculo-clitellien, la transfert peut être à très longue distance chez certains Lumbricidae.

6.4. La coaptation puberculo-thécale

Comme indiqué dans la paragraphe 4.3, la fonction des puberculums est évidemment liée à celle des spermathèques. La forme des puberculums varie souvent en fonction du nombre et de la distribution des spermathèques dans l'aire thécale. La coaptation puberculo-thécale nous fourni de précieux renseignements phylogénétiques au niveau de la différenciation des taxons. Chez les Lumbricoidea, les puberculums lorsqu'ils sont différenciés correspondent exactement à la répartition des spermathopores dans leurs aires thécales. La forme d'un puberculum reflète celle de la distribution thécale de trois façons (Bouché, 1972).

1) Il y a symétrie par rapport à un axe vertical de la forme générale du puberculum et de l'aire de distribution des spermathopores, ce qui explique une longueur et une largeur identique des aires thécales et puberculienne (fig. 20. A. et B). Cette corrélation extension des puberculums et des aires thécales a été constatée (en nombre de segments) par Pop (1947a) dans un cas particulier et par Bouché (1972) en règle général par rapport au système métrique.

2) Les vers de terre, s'accouplant zone ventrale contre zone ventrale, plus l'aire thécale se déplace vers la ligne dorsale, plus les puberculums sont saillants, voire hypertrophiés et on observe souvent un applatissement ventral au niveau des segments puberculiens (fig. 20 G. H.) (Bouché, 1972). On constate aussi dans les analyses multivariées une forte corrélation des puberculums hypertrophiés avec les pores des spermathèques dorsaux (*Hormogaster najaformis*, *Prosellodrilus alatus* et *Prosellodrilus dipterus*) (cf. 4.3).

3) Le sperme arrive aux puberculums dans la partie antérieure ce qui se traduit par une augmentation de la taille des spermathèques d'arrière en avant (fig. 20 B. et I.) ou/et, lorsqu'il y a des spermathèques multiples, par l'augmentation du nombre d'éléments d'arrière en avant (fig. 20 J) (Bouché, 1972). Nota : les parties antérieures du puberculum coïncident avec les spermathèques postérieures, l'accouplement étant tête-bêche.

6.5. Les spermathèques

Les caractéristiques des spermathèques de Lumbricoidea sont aussi liées au changement du système de gésier qui entraîne une re-organisation des autres organes en respectant en générale la phloéoïptomie. Les systèmes progastrien et postgastrien sont présents actuellement chez les Lumbricoidea.

Le développement des dissépiments dans les premiers segments, de la glande de Morren en 10-15 et la tendance à la multiplication des vésicules séminales en 9,51

et 10,51 (cf. 6.9) sont les facteurs limitant le volume disponible pour les spermathèques (ploléoïptomie). D'abord pour un progastrien, par exemple, Ailoscolecidae, Hormogastridae, les vésicules séminales en 11,51 et 12,51 sont souvent bien développées et les progésiers normalement dans les segments 6,51-8,51. Donc, logiquement les spermathèques ne peuvent se développent que dans les segments 9,51 et 10,51 ou après 13, c'est-à-dire 13,51 et au delà. Elles ne peuvent pas aller très loin à cause du clitellum qui peut commencer en 14 ou 15 et qui constitue une impossibilité pour le développement des spermathèques. Donc, l'espace après 13 est parfois très limité. A la position 9,51 et 10,51 les spermathèques subissent encore une autre contrainte : le développement des dissépiments chez les endogés et anéciques. C'est peut-être pourquoi actuellement les spermathèques des Hormogastridae sont normalement dans les segments 9,51 et 10,51 et ne sont jamais très volumineuses. Pour un postgastrien, le recul du clitellum après le postgésier qui est normalement en 17-19 (21) libère la place entre 13-17 et la disparition des progésiers libère aussi la position 6-8, rempli à nouveau par les dissépiments bien musculeux (la fonction locomotrice) en libérant la position 9,51 et 10,51. Il y a donc normalement deux positions pour les spermathèques : 9-11 ou 13-17. En considérant la tendance à la céphalisation, la place 9-11 est bien entendu optimale. Mais le sélection de ces deux positions dépend aussi d'autres facteurs. En général, les endogés et les anéciques nécessitent une forte fonction de déplacement et en conséquence les dissépiments sont très développés, souvent jusqu'en 12. Alors la place 9-11 n'est plus disponibles pour les spermathèques qui prennent la place en 13-17. Ce sont les cas des *Prosellodrilus* et des *Scherotheca*. Le développement des vésicules séminales en 9,51 et 10,51 joue aussi un rôle important chez les *Scherotheca*. Pour les épigés, en général, les spermathèques peuvent prendre la place 9,51 ou même plus en avant selon le développement des dissépiments dans ces segments, mais elles sont limitées par le développement des vésicules séminales en cette position. Pour cela leur taille est réduite ou elle se multiplient vers le côté dorsal.

D'une façon générale, les spermathèques de Lumbricoidea ont subi différents contraintes résultant du développement des autres organes : les dissépiments, les vésicules séminales, la glande de Morren. Elles se sont incluses dans cette organisation de trois façons :

1) prendre la position disponible, par exemple en 13-17 chez *Prosellodrilus, Scherotheca* ;
2) réduction de la taille et augmentation du nombre, ce qui est le cas général chez Lumbricoidea par rapport aux autres groupes, par exemple, Megascolecidae.
3) déplacement vers le côté dorsal et cela ne pose pas trop de problème pour la reproduction Les lumbricidae grâce à l'accouplement indirecte avec des puberculums saillants.

6.6. La nervure génitale : une ou deux fonction(s) ?

Traditionnellement on considère que la nervure génitale assure dans la coaptation puberculo-thécale le transfert du sperme depuis le pore mâles vers le puberculum, ce dernier assurant ensuite l'injection dans les spermathèques. Ceci n'est pas douteux, et a même pu être filmé par Otto Graff. Ceci implique aussi chez certains lombriciens le développement d'une musculature arciforme, comme pour le puberculum, mais de largeur plus étroite pour constituer des canaux temporaires quasi fermés, les nervures génitales d'un couple se croisant lors d'un accouplement (Bouché, 1998).

Il reste que cette fonction n'est peut être pas unique : la nervure génitale pourrait aussi assurer le transfert des ovules depuis le pore femelle vers le clitellum, avant le dépôt du cocon. Le cocon ne recevrait pas toujours les ovules lors de son passage au niveau du pore femelle ! On constate en effet que les nervures génitales se prolongent souvent clairement jusqu'en 13,5 en avant au niveau du pore femelle, ce qui est inutile pour le transfert du sperme. Mieux, on constate que chez les Postandrinae (*Postandrilus, Cernosvitovia, Fintzingeria*) la nervure génitale n'a plus la fonction de transfert du sperme, mais se conserve bien développé, tout comme chez *Sparganophilus tamesis* Benham, 1892 où la nervure commence avec le pore femelle en ab 14,51. Dans ce cas la fonction de transfert des ovules reste seule envisageable (Bouché, 1998).

6.7. Les spermathophores et la reproduction phorale

Il y a des cas chez Lumbricidae où les animaux sont dépourvus de puberculums et de spermathèques, notamment tous les Spermophorodrilinae. On observe chez les spermophorodrilinae un développement très important des porophores mâles et des spermathophores et souvent un clitellum en anneau. L'absence de puberculums et spermathèques rend impossible l'échange normal du sperme par accouplement thécal. Grâce à la formation des spermatophores un autre mode de transfert de sperme a été développé. Cet accouplement phoral a été interprété pour la première fois par (Bouché, 1975).

L'atrium du porophore mâle est le lieu d'excrétion des spermatophores (Moore, 1895), ce qui avait été déjà déduit par Rosa (1893). Une sécrétion chitinoïde interne débouche dans l'atrium du porophore mâle. Elle donne des spermathophores en banderilles si l'atrium est invaginé et en forme de cachet si l'atrium est externe. L'atrium et le sceau sont donc fonctionnellement homologues (Bouché, 1975). Les spermathophores sont présents non seulement chez Spermophorodrilinae qui n'ont pas de spermathèques ni de puberculums, mais aussi chez de nombreux taxons de Lumbricidae qui possèdent des puberculums et des spermathèques, ce qui indique que deux modes de reproduction peuvent coexister (reproduction phoro-thécale, Bouché, 1975, 1998).

En raison du fait que jusqu'à récemment les spermatophores n'étaient pas bien compris leur étude a été souvent négligée. Nous présentons dans tableau 6 une première compilation de leurs observations permettant de constater l'importance sous-estimée, des reproductions phorales et phoro-thécale

Tableau 11. Spermathophores dans Lumbricoidea [Reproduction phorale (P) et thécale (T)]

Espèce	observateur	Forme	Position	Nombre	Clitellum	Puberculum	Spermathèque	Reproduction
Hormogaster castiollonana	Qiu: P.2777	poulette	En 15-17	2	15-30 (30,5)	22-29	Présente	T et P
Cataladrilus catalaunensis	Qiu: P.1442	sceau	En 30,51, juste devant soies ab	1	(24) 25-38	34-38 (39)	Présente	T et P
Cataladrilus multithecus	Qiu: P.2703	sceau	en 27-29	2	31-42	33-42	Présente	T et P
Cataladrilus microendogeus	Qiu: P.2762 et P.2763	banderille	en 36	2	33-47	42-46	Présente	T et P
S. rhodana pellerini	Qiu: P.2793 et P.2794	sceau	En 25,51	1-2	28-43	31-42	Présente	T et P
Scherotheca aquitania	Qiu: P.2768.	sceau	En 31	2	28-45	32-44	Présente	T et P
Scherotheca rouxi	Qiu: P.2759	banderille	En 25,51, zone V.	2	27,5-36	33-38,5	Présente	T et P
Eumenescolex gabriellae	Qiu: ex. d'Omodeo	sceau	En 25-27, zone A	2	23-31	26-29	Présente	T et P
Koinodrilus rosea rosea	Qiu: P.2786	banderille	En 23	2	(25) 26-33 (33,5)	29-32	Présente	T et P
Nicodrilus. caliginosus	Qiu: P.2698, P.2706 et P.2729.	banderille boulette	En 24 ou 22,51 ou	2-3	27-35	31-34	Présente	T et P
Nicodrilus longus longus	Rib: 1896	?	31	?	(27,5) 28-26 (36,5)	32-35	Présente	T et P
Nicodrilus longus ripicola	Bouché: 1975, p.2	banderille	?	?	(28) 28,5-35,5 (36)	32-34,5	Présente	T et P
Nicodrilus meridionalis	Bouché: 1975, p. 2.	banderille	?	?	27-35	31-34	Présente	T et P
Nicodrilus nocturnus	Bouché: 1975, p. 2	banderille	?	?	28-35	31-34	Présente	T et P
Nicodrilus trapezoides	Rib: 1896	?	27, 30	?	(27) 28-35	31-34	Présente	T et P
Eisenia fetida	Fraisse: 1879	?	?	?	(25) 26-33 (34)	28-31	Présente	T et P
Heraclescolex dubiosa	Zicsi: 1963: 234	?	37,51, 44,51	?	(36) 38-46 (50)	(43) 44-48 (49)	Présente	T et P
Heraclescolex icterica	Rib: 1896:	?	29,51, 34	?	(33) 34-44 (45)	(35) 36-43 (44)	Présente	T et P
Heraclescolex mobii falaverei	Qiu: P.2487	banderille	en 46,51, zone V et 52,51, zone B	4	(50)51-61(62)	(54)55-61(62)	Présente	T et P
Heraclescolex molleri sefia	Qiu: P.1704	banderille	en 39,51, zone A	2	48-56(57)	(49)50-56(57)	Présente	T et P
Heraclescolex kioniomus	Qiu: P.1705, P.1706	banderille	En 54,51 zone A ou en 53,51 zone A	2	53(55)-63(66)	(55)58-63(66)	Présente	T et P
Heraclescolex rifanus	Qiu: P.1703	banderille	En 60, zone A	2	(58)59-67(68)	(60)61-67(68)	Présente	T et P
Allolobophora chlorotica f. vert	Qiu: P. 2716, P. 2791	banderille	En 26, 28	2	(29) 29,5-38,5 (39)	(30) 30,5-36,5 (37)	Présente	T et P
Allolobophora chlorotica f. blanche	Qiu: P.2782, P.2789.	banderille	En 25-27	2-4	(29) 29,5-38,5 (39)	(30) 30,5-36,5 (37)	Présente	T et P
Lumbricus friendi friendi	Qiu: P.2700, P. 2719 et P.2786	banderille	En 28, 30	2-4	33-38	33-37	Présente	T et P
Lumbricus friendi v. lineatus	Qiu: P.2740; P.2792.	banderille	En 32, Zone A ou V.	2	33-38	33-37	Présente	T et P
Lumbricus castaneus	Rib: 1896	?	En 27, 28	?	28-34	(28,5) 29-33	Présente	T et P
Lumbricus moliboeus	Rib: 1896	?	En 27-29	?	(29) 29,5-34	30,5-33	Présente	T et P
Lumbricus terrestris	Rib: 1896	?	En 20,51, 28,51	?	32-38	33,5-36,5	Présente	T et P
Octolasion cyaneum	Vejd. 1884: 154	?	En 29	?	29-35	29,5-34,5	Présente	T et P
Octolasion tyrtaeum tyrtaeum	Ljungstiöm 1968: 56	?	En 22, 24, 25, 25,51	?	30-36	30,5-35,5	Présente	T et P
Octolasion tyrtacum lacteum	Bouché: 1975 p.2	?	?	?	30-36	30,5-35,5	Présente	T et P
Dendrobaena franzi	Zicsi:1965: 218	?	En 22	?	?	?	Présente	T et P

Dendrobaena octaedra	Bouché : 1975 et Mrsic: 1991	banderille	En 22 et 25	2	27 (29)-34 (35)	(31) 31,5-34	Présente	T et P
Dendrobaena auriculifera	Mrsic: 1991	banderille	En 25, zone A	1	(25,5) 26-33 (34)	30-33	Présente	T et P
Dendrobaena papukiana	Mrsic: 1991	?	En 25,51	?	28-35	30-33	Présente	T et P
Dendrobaena durmitorensis	Mrsic: 1991	banderille	En 26-31, zone A	2	27-33	29-32	Présente	T et P
Dendrobaena jahorensis	Mrsic: 1991	banderille	En 29, zone A	2	29-34 (35)	31-33	Présente	T et P
Dendrobaena illyrica	Mrsic: 1991	banderille	En 26-31, zone A	2	(26) 29-34 (36)	31-33 (34,5)	Présente	T et P
Dendrobaena hortensis	Mrsic: 1991	en banderille	En 22,51, zone B	1	27-34	30-32	Présente	T et P
Dendrobaena hamzalensis	Mrsic: 1991	banderille	En 25 ou 25,51, zone A	2	28-35	30,5-33	Présente	T et P
Dendrobaena samarigera	Rosa:1893: 12-13 f.1-3	?	En 15-18	?	?	Absent	Absente ?	?
Satchellius gatesi	Qiu: P.2740	banderille	En 34, zone V	2	32-38	33-36	Présente	T et P
S. mammalis hispanicus	Qiu: P.2717, P.2738.	banderille.	En 25-28, zone B ou A	2	30-37	33-35	Présente	T et P
Dendrodrilus subrubicunda	Rib.: 1896	?	En 25 et 26	?	(25) 26-32 (33)	28-31	Présente	T et P
Dendrodrilus rubida	Bouché: 1975 p.2	?	?	?	(26) 27-32 (33)	29-31	Présente	T et P
Dendrodrilus tenuis	Bouché: 1975 P.2	?	?	?	(26) 27-32 (33)	29-31	Absente	T et P?
Eiseniella tetraedra tetraedre	Qiu: P. 2741	banderille	16/17.	2	(22,5) 23-27 (27,5)	23-26,5	Présente	T et P
Eiseniella tetraedra	Fraisse: 1879	?	19-21	?	23-27	23-26,5	Présente	T et P
Helodrilus occulatus	Qiu: P. 2674	sceau	en 24,5	1	(22) 23-33 (34)	30-32,5	Présente	T et P
Eisenoides carolinensis	Gates: 1965: 27	?	25-31, 32	?	(24) 25-31 (32)	27-30	Présente	T et P
Spermophorod rilus antiquus	Bouché: 1975: 3	sceau	(13,5) 14-15,33	2-4	23-30	Absent	Absente	P
Spermophorod rilus antiquus	Omodeo: 1989, p.170	sceau	14,51	?	23-30	Absent	Absente	P
Spermophorod rilus vignai	Omodeo: 1989, p.171	sceau	?	?	26-32	Absent	Absente	P
Spermophorod rilus simsoni	Omodeo: 1989, p.172	sceau	(14)15-16	?	25-33	Absent	Absente	P
Healyella syriaca	Omodeo: 1989, p.173	rubané	15	?	26-33	Absent	Absente	P
Healyella schweigeri	Omodeo: 1989, p.173	?	?	?	25-31	Absent	Absente	P
Healyella michaelseni	Omodeo: 1989, p.173	plat, rubané	14-16	?	25-32	Absent	Absente	P
Healyella kosswigi	Omodeo: 1989, p.174	?	?	?	26-33	Absent	Absente	P
Healyella mariae	Omodeo: 1989, p.175	sceau	13, 14 et 15	?	26-32	Absent	Absente	P
Healyella naja	Omodeo: 1989, p.176	sceau	14, 14,51	?	26-32	Absent	Absente	P
Healyella boluna	Omodeo: 1989, p 176	sceau	14, 14,51	?	26-31	Absent	Absente	P
Healyella zapparolii	Omodeo: 1989, p 177	?	?	?	26-33	Absent	Absente	P
Healyella baloghi	Omodeo: 1989, p.178	?	?	?	26-32	Absent	Absente	P
Bimastos palustris	Moore 1893: 466/7	?	13 et 14	?	23-39	Absent	Absente	P
Bimastos eiseni	Qiu : P. 1719	banderille ?	14-24 ?	Nombreux ?	25-33	Absent	Absente	P
Bimastos beddardi	Qiu : P. 1682	sceau	14,51 ou 15,51	1-2	24-31	Absent	Absente	P
Murchieona minuscula	Murdrie 1995: 242	?	21	?	(27) 27,5-34	Absent	Absente	P
Hydrilus ghaniae	Qiu: P.2860	anderille	en 13, zone A/B	2	(22) 23-35 (36)	30-35 (36)	Absente	P
Allolobophora haymozi	Zicsi : 1977, p. 682	?	32 et 33	?	33-42	35-41	Présente	T et P
Allolobophora auriculata	Zicsi: 1964: 257	?	24	?	24-34 (35)	31-34	Présente	T et P

6.8. Les chaetophores

La fonction des chaetophores a été exclusivement interprétée par Bouché (1972). Ils assurent essentiellement le maintien les deux individus pendant l'accouplement. Les variations morphologiques et de position importantes, même à l'intérieure d'une espèces ou d'une population, a rendu difficile l'usage de ce caractère au niveau taxonomique. Mais d'un point de vue général, on peut reconnaître deux groupes des chaetophores chez Lumbricoidea :

1) Les chaetophores liés à la fixation des pores mâles sur le partenaire : il s'agit de chaetophores arrhéniques très proches des pores mâles, les plus fréquents : ab : 15-17, mais aussi parfois ab : 14-18 et chez le conjoint, des chaetophores antiarrhéniques s'accrochant au voisinage des pores mâles du partenaire. Ces derniers chaetophores sont le plus souvent sur quelques segments, juste devant le clitellum ;
2) Les chaetophores liés à la fixation puberculo-thécale : il s'agit d'une part de chaetophores voisin des pores des spermathèques et d'autre part de chaetophores adjacents puberculums.

Les chaetophores de Lumbricoidea sont nettement différents de ceux des Megascolecoidea qui se spécialisent d'une part autour des pores mâles ou dans les chambres coupulatoires et d'autre part autour des pores des spermathèques ou à l'intérieur des spermathopores quand ils sont assez développés pour assurer l'accouplement direct.

6.9. Les vésicules séminales

La fonction des vésicules séminales est de conserver le sperme produit par les testicules et les glandes annexes. Chaque vésicule séminale est formée par évagination d'un dissépiment en avant, soit normalement en arrière d'un segment avec testicules. On observe donc deux paires des vésicules séminales dans les segments 11,51 et 12,51 en arrière des segment 10,51 et 11,51 où se trouvent les paires de testicules ; c'est le cas de la majorité de lombriciens. Chez les Lumbricidae, on constate secondairement une tendance au doublement des vésicules séminales avec deux paires de vésicules séminales supplémentaires en 9,51 et 10,51 **en avant** des segments ayant des testicules. Cette augmentation du nombre et du volume des vésicules séminales dans les segments antérieurs est apparemment contradictoire avec la pholéoïptomie (Bouché, 1972) car elle empêche le développement d'autres organes en cette position, par exemple, des spermathèques. En fait, cette tendance est due aux changement du système postgastrien (plus de gésiers antérieurs !) avec le recul du clitellum et des puberculums et avec le mode de reproduction (accouplement indirecte avec transfert externe du sperme). L'accouplement indirecte (avec les puberculums) et le transfert externe du sperme nécessitent peut-être une augmentation de quantité de sperme parce qu'il y a des perte au moment de transfert externe du à l'accouplement indirect et surtout à l'absence de prostate liée à l'accouplement directe (avec souvent pénis). Donc l'augmentation de la quantité de sperme serait une compensation du défaut du système de reproduction des Lumbricidae et induirait une tendance à l'augmentation des vésicules séminales.

On observe seulement deux paires de vésicules séminales dans les segments 11,51 et 12,51 chez les formes 'primitives', c'est-à-dire celles où la position du système puberculo-clitellien reste pour un Lumbricoidea encore très antérieure, ou relativement antérieure, par rapport aux pores mâles, comme chez les Ailoscolecidae, Hormogastridae, *Prosellodrilus*, *Zophoscolex* et *Cataladrilus*. Chez les formes que nous considérons comme plus 'évoluées', c'est-à-dire avec un système puberculo-clitellien plus reculé, comme les *Nicodrilus*, *Scherotheca*, *Heraclescolex*, *Allolobophora* (sensu stricto.), il y a fondamentalement quatre paires de vésicules séminales dans les segments 9,51, 10,51, 11,51 et 12,51, mais souvent les deux premières paires sont moins développées que les deux dernières. Il existe des intermédiaires dans certains groupes de Lumbricidae, par exemple, les *Zophoscolex (Euibercus)* et *Zophoscolex (Castillodrilus)* qui possèdent trois paires de vésicules séminales dans les segments 9,51, 11,51 et 12,51. Le genre *Lumbricus* est un cas semblable qui n'a pas la paire de vésicules séminales dans le segment 10,51, peut être en relation avec un développement exceptionnel des diverticules de la glande de Morren dans ce segment. Tout se passe comme si la pholéoïtomie contraignait les produits des premiers testicules (10,51) à se distribuer en 9,51 et 11,51 tandis que ceux la deuxième paire, spatialement plus à l'aise pouvant se regrouper dans de gros vésicules séminales en 12,51 débordant souvent en 13, 51. Chez les *Orodrilus* et les *Meroandriella*, il y a perte d'une paire de testicules et donc des paires de vésicules séminales correspondantes.

6.10. Interprétation synthétique des fonctions

Les organes de reproduction des vers de terre présentent une très grande diversité, par leurs glandes accessoires dont les fonctions ne sont d'ailleurs pas toujours très bien comprises (Bouché, 1998). Derrière cette grande diversité se dégagent toutefois des modalités d'adaptation majeures présentées ici , en suivant l'ordre fonctionnel des gamètes jusqu'à l'oeuf .

Quoique physiologiquement au niveau de l'individu la fonction mâle précède la fonction femelle, la fonction femelle sera d'abord présentée car celle-ci a phylétiquement évoluée d'une façon plus profonde, plus tranchée et antérieurement aux spécialisations de la fonction mâle.

A. La fonction femelle

D'une façon générale, se développent une (rarement deux) paires d'ovaires postérieurement aux segments accueillant les testicules. Quelques organes accessoires (ovisacs ou sacs ovariens) stockent temporairement les oeufs produits avant leur évacuation, par un oviducte débouchant immédiatement dans l'intersegment ou le segment postérieur

aux ovaires.

Primitivement les oeufs sont déposés directement dans l'enveloppe des cocons dont l'anneau initial est sécrété par un clitellum périgynique ; occupant les segments incluant les pores femelles expulsant les œufs (Bouché, 1998). Cette forme primitive est caractérisée par des clitellums très minces (1 couche cellulaire) assurant l'emballage des ovules puis des spermatozoïdes. C'est alors l'ovaire qui assure la nutrition des futurs embryons en produisant de gros oeufs albuminoïdes riches en vitellus .De ce point de vue les embryons sont « vitellovores » à la manière des vertébrés ovipares, comme les oiseaux dont les poussins se nourrissent des réserves de l'oeuf.

Cette structure s'est sensiblement modifiée par une adaptation terricole: le clitellum postgynique (Bouché, 1998). La fonction de nutrition des embryons est « prise en charge » par un clitellum de structure complexe produisant l'enveloppe (comme précédemment) mais aussi des excrétions albuminoïdes nutritives. Il y a alors séparation des fonctions dans l'espace tubulaire: le clitellum plus épais (bifonctionnel) est postérieur aux pores femelles.

Précédemment à la ponte des ovules le pré-cocon annulaire est excrété puis glissant vers l'avant reçoit les ovules et les spermatozoïdes. Avec le clitellum postgynique les ovaires ne produisent plus que des ovules de petite taille et pauvres en vitellus. Les embryons ont donc un développement essentiellement assuré par l'excrétion albuminoïde clitellienne que l'embryon ingère dans le cocon grâce à un pharynx larvaire (=embryons clitellovores).

L'ensemble des lombriciens à embryons clitellovores forme le sous-ordre des Lumbricina. Dans celui-ci l'ovaire s'est complexifié, à partir d'une structure simple (Biwadriloidea), les ovules étant produits par plusieurs lignes de maturation disposées en rosette (Megascolecoidea), en rubans parallèles plus ou moins lobés (Glossoscoloidea), ou en une seule ligne (Lumbricoidea).

B. La fonction mâle

La fonction mâle est assurée par une paire de testicules chez de nombreux Tubificida (vivant essentiellement en eaux douces), et deux paires successives chez la plupart des Haplotaxida (regroupant la plupart des terricoles). Il peut y avoir rarement réduction à une paire chez ces derniers (*Orodrilus et Heroandriella*) et très exceptionnellement multiplication de segments testiculaires homologues (Lutodrilidae).

Le sperme, qui peut être stocké temporairement dans des sacs ou capsules séminales, est évacué par un spermiducte débouchant dans le segment testiculaire (Lumbriculina) ou immédiatement postérieur (Tubificina) mais est caractérisé chez les Haplotaxida avec un recul plus ou moins sensible jusqu'à des pores mâles (= pholéoïptomie des terricoles) par développement d'un spermiducte pouvant parcourir postérieusement une dizaine de segments.

En effet, associées à ces pores mâles , se trouvent des glandes accessoires qui assurent deux grands types de fonctions: 1) la sécrétion d'un sperme support et plus ou moins complètement nutritif et 2) la sécrétion éventuelle de capsules protectrices: les spermathophores.

Ces glandes, dites périandriques, occupent un volume important ce qui a conduit à deux "options" évolutives fondamentales chez les lombriciens à embryons clitellotrophes car il y a incompatibilité spatiale longitudinale entre les glandes périandriques (prostates et glandes atriales diverses), le clitellum et surtout les organes digestifs d'accumulation et trituration malaxage. En conséquence ou bien les glandes périandriques sont restées en avant du clitellum , ou bien elles sont devenues post-clitelliennes.

Les pores mâles proclitelliens peuvent toutefois être inclus dans la zone antérieure du clitellum, dans ce cas ils n'ont jamais la propriété de sécréter des spermathophores mais seulement le liquide spermique (Glossoscolecidae, Almidae sauf *Alma stuhlmanni*, Sparganophilidae, Ailoscolecidae, *Postandrilus*, ...). La présence de pores mâles dans la partie antérieure du clitellum limite cette glande à la face dorsale du corps (structure en selle), car elle s'accompagne souvent d'un puberculum relié à chaque pore mâle. La vacuité relative des cavités coelomiques associées à cette structure est mise à profit à la fois dans les coaptations et dans la production de cocons (cf. 6.2).

L'option proclitellienne (y compris pro-endoclitellienne) est directement dérivée de la forme simple où le spermiducte débouche dans le ou les segments suivant les testicules. Le pore mâle est devenu typiquement postclitellien chez les Megascolecoidea où il a accompagné le recul du clitellum et son développement depuis la forme ancestrale (cf. ci -dessus : fonction femelle) (clitellum pour embryons clitellovores).

Historiquement la dernière grande restructuration a eu lieu dans la lignée des Lumbricoidea, celle où s'est effectué le développement des postgésiers : un avantage adaptatif considérable. Ce gésier postérieur, accompagné souvent d'un jabot, a occupé l'espace coelomique du tube vital des segment 16,51 à 18,51 (et jusqu'à 20,51) interdisant usuellement un spermiducte fonctionnel au-delà du 15ème segment mais "obligeant" au recul de l'ensemble puberculum + clitellum au-delà de 19. Dans ce cas particulier l'écoulement du sperme se fait des testicules aux pores mâles (situé en 15,51) par le spermiducte, puis il y a éjaculation, et ensuite écoulement hors des animaux dans la nervure génitale et entre les conjoints pour rejoindre le puberculum permettant l'injection dans les spermathèque (cf. 6.4). Cette modalité complexe est celle des Diporodrilidae et Lumbricidae. Parmi ces derniers certains ont perdu la reproduction par voie thécale (seulement phorale: *Bimastos* surtout aux Etats-Unis, *Spermophorodrilus, Healyella* et *Hydrilus* du pourtour de la Méditerranée et *Murchieona* de l'Amérique du nord et de l'Europe), certains ont acquis (ou conservé) des spermiductes à déboucher très postérieur dans les puberculums (*Cernosvitovia, Fitzingeria, Postandrilus,...*), les spermiductes pouvant rester fonctionnels si le postgésier est modeste.

VII. Interprètation synthétique de l'adaptation, la phylogenèse et l'évolution des lombriciens

7.1. Histoire de l'évolution adaptative des lombriciens

C'est fondamentalement d'une part, l'évolution du tube digestif et particulièrement de la musculature de mastication alimentaire de ce tube (gésier), et d'autre part de celle des organes reproducteurs, y compris leurs glandes

accessoires, qui ont marqué, par leur concurrence spatiale, "l'espace vital tubulaire potentiellement disponible" du corps des vers de terre. Grâce à ce fil conducteur, nous allons nous efforcer de reconstituer les étapes de leur évolution en tenant également compte d'une propriété lombricienne présentée dans les paragraphes précédents : leur caractère de première masse animale leur conférant, avec leur vie casanière dans le sol, une très grande stabilité dans le temps et l'espace pour des raisons d'intercompétition stabilisatrice (=les premiers arrivés occupent puis évoluent avec leur milieu).

L'interprétation de cette évolution des lombriciens, lorsqu'elle a été possible, a permis de mettre généralement en évidence une remarquable identité de l'occupation territoriale et de la filiation. Dans un territoire, totalement décrit par un échantillonnage méthodique de la distribution géographique les aires de sous-espèces ou espèces voisines se jouxtent dans la même proximité que celle des parentés taxonomiques. Ensuite l'interprétation géologique a montré que ces aires ont été définitivement libérées par les mers selon une chronologie également corrélée à l'interprétation phylogénétique : plus le taxon est de niveau élevé, donc traduisant théoriquement une grande ancienneté, plus l'aire géographique correspondante a émergé tôt des eaux salées (Bouché, 1972, 1998).

Dès 1922, Michaelsen avait remarqué la concordance entre la distribution transcontinentale de certains taxons et la reconstitution des continents proposée par Wegener (1920) dans sa théorie de la dérive des continents. Malheureusement cette interprétation fut abandonnée parallèlement à celle de la dérive des continents (cf. Bouché et Qiu, 1998).

Les relations entre la parenté des taxons, la localisation des lombriciens et l'histoire géologique des aires où ils vivent, montrent qu'il était possible de relier ces trois éléments de façon généralement cohérent. Le fait que les caractères des animaux d'une part, leur distribution d'autre part et enfin les interprétations des géologues s'appuient sur trois types d'information distinctes (caractéristiques des individus ; distribution de taxons et répartition des roches) et sur deux types d'interprétation indépendants (phylogenèse et géogenèse), a permis de contrôler mutuellement la valeur de ces interprétations. Par exemple, l'interprétation de l'évolution probable des lombriciens comparée à leurs aires actuelles a permis de prédire une erreur probable des géologues dans la reconstitution paléogéographique en Asie de Sud-Est (Bouché, 1983). Cette prédiction réfutable a été effectivement d'être vérifier (Lin *et al.,* 1985) par une réinterprétation de la paléotectonique des plaques continentales chinoises (= de l'histoire de l'Asie orientale). En définitive, ces reconstitutions permettent d'établir la paléogéographie approximative des grands groupes zoologiques et leur datation (Bouché, 1998). Elle relie nos interprétations focalisées sur les caractéristiques des organisms et des milieux, dont la distribution actuelle avec des disciplines permettant une validation sur le passé.

Toute cette histoire des lombriciens est elle-même incluse dans l'évolution même des oligochètes eux-mêmes issus de l'ensemble des Annélides. Ce phylum a suivi la règle quasi générale d'évolution des groupes zoologiques proposés par Ghilarov (1956, 1958), c'est-à-dire le passage depuis le milieu marin à l'eau douce, puis au sol avant, éventuellement, la vie aérienne. Seule la dernière étape, celle du milieu aérien est limitée pour les lombriciens par la nature même de leur tégument.

Tout ceci est détaillé dans Bouché (1998) auquel ce texte renvoit.

Cette reconstitution de Bouché (1998) insiste sur les adaptation des conditions de vie des embryons (œufs à vitellus ou cocons avec albumen), l'organisation sexuelle avec une ou deux paire (s) de testicules, sur l'évolution de la position du porte mâle par rapport au clitellum (puberculum) et sur les adaptations proposées depuis Yamaguchi (1953) pour Brinkhurst et Jamieson (1971), puis Jamieson (1978, 1988) et Sims (1980a et b)... et finalement Bouché (1998).

Elle s'appuie sur les interprétations des organes à somatiques (du tube digestif, des muscles...) et sexuels (mâle et femelles) interprétés *in* Bouché (1975, 1998), y compris les approches précises relatives aux aires thécales (spermathèques) et puberculums, ou celles relatives aux gésiers dissépiments et glande de Morren.

Pour les néphridies, le problème est plus délicat et subtil. La fonction de l'organe n'est pas uniquement d'excréter les déchets du métabolisme, mais aussi (et surtout?) d'évacuer l'eau, soit pour maintenir la peau des lombriciens humide (exonéphridies et pores en solfège : cf. 5.8), soit pour l'osmorégulation, y compris via le tube digestif (entéronéphridies). Fondamentalement, il y a une paire de néphridies par segment, chaque néphridie excrétant par un néphridipore (holonéphridie) parfois un uretère, ou une paire bilatérale d'uretères qui collecte l'urine de plusieurs holonéphridies successives. Les espèces, soumises à des dessiccations temporaires fréquentes, « s'arrosent » d'urine: au lieu de la disposition classique des néphropores en deux lignes bilatérales, on observe une disposition désordonnée « en solfège » couvrant les parties exposées à la dessiccation (Bouché, 1972). Chez certaines formes tropicales, les holonéphridies se scindent en multiples petites néphridies(= méronéphridies) susceptibles d'humecter régulièrement les surfaces cutanées (exonéphridies) ou intestinales (entéronéphridies).

7.2. Spécialisations écologiques des lombriciens

7.2.1. Diversité et places écosystémiques

Nous avons évoqué l'importance considérable des lombriciens, première masse animale des terres émergées, et ensuite au cours de leur évolution leur mise en place très lente et très ancienne sur les continents. Nous avons aussi vu que, simultanément, les plans d'organisation longitudinaux dérivent les uns des autres et constituent des lignées évolutives, adaptatives à la vie terrestre. Ces lignées ne conduisent pas toutes aux mêmes aptitudes et n'étant pas géographiquement partout toutes disponibles, en raison de l'histoire de la colonisation territoriale locale, elles ne peuvent pas toujours remplir toutes les fonctions lombriciennes qui pourraient être remplies dans un écosystème terrestre. Cette possible carence fonctionnelle des lombriciens a des conséquences importantes dans certain écosystème. C'est que les difficultés de colonisation sont considérables; nous les évoquerons d'abord. Après la colonisation initiale d'un milieu par les lombriciens, ceux-ci se spécialisent en diverses fonctions que leur structure générale reflète; nous le verrons ensuite en termes de catégories écologiques.

7.2.2. Colonisation des sols et modalités de reproduction

Les terricoles ont des possibilité migratoires très réduites: ils n'ont aucune écophase plus mobile que celle, très modeste, du ver de terre. Ceci les distingue de beaucoup d'organismes « fixes » ayant des écophases mobiles (pollen des plantes, larves zoés des Huitres,...). Ils n'ont pas développé non plus de système de phorésie (=usage d'un autre organisme mobile) comme les plantes ayant des fruits attirant les oiseaux qui en distribuent les graines.

La mobilité en surface du sol en conditions de bonne humidité (pluies) est toutefois possible. Elle reste très aléatoire pour les groupes atteignant cette surface (épigés, anéciques, épiendogés) car les prédateurs les y attendent. De sorte que la migration observée par marquage est limitée à quelques mètres par an tant dans des milieux sans compétiteurs (nouvelle implantation) qu'à l'intérieur d'une population entre individus de la même espèce (Mazaud et Bouché,1980).

Cette mobilité très limitée entraîne une"consanguinité" des géniteurs et une sélection naturelle casanière. La consanguinité résulte du fait que les accouplements de proches parents est nécessairement élevée. Il y a environ 10 individus de la même espèce au mètre carré, c'est-à-dire de 3 reproducteurs. Cela représente environ 1000 reproducteurs dans l'aire maximale du brassage possible en admettant une migration exceptionnelle de 10 m/an à partir d'un point dans toutes les directions (ce qui implique un brassage maximal sur une aire maximale). (10 x 3,1416 x 3 = 1000 reproducteurs). En pratique une centaine d'individus tout au plus peuvent copuler mutuellement et sont issus, quasiment du même emplacement (à quelques décimètres ou mètres près) et des mêmes parents (Bouché, comm. pers.). Trois mécanismes tendent à y suppléer: l'hermaphrodisme, la polyploïdie et la multiparité, tous ces mécanismes augmentant le brassage de l'individu en le "multipliant". Décrivons-les.

1) L'hermaphrodisme double en principe les combinaisons génétiques puisque chaque individu est à la fois mâle et femelle.

2) En fait, lors des pontes de cocons, les spermathèques ne sont pas épuisées et les accouplements successifs (=multiparité) brassent les combinaisons génétiques de plusieurs partenaires sexuels.

3) La polyploïdie est très répandue et a été l'objet d'études approfondies notamment d'Omodeo (1952, 1955), d'une récente mise au point (Casellato, 1987) et d'une étude biogéographique précise (Terhivuo *et al*, 1987). Elle tend à augmenter la diversité (hétérozygote) génétique individuelle. Elle est en effet souvent, mais de façon variable, associée avec la parthénogenèse (=reproduction sexuelle sans fonction mâle). Si elle est présente dans des populations parthénogénétiques à pn chromosomes, il y a méiose. La régulation chromosomique préméiotique: il y a un doublement du nombre de chromosomes à 2pn avant la méiose, de sorte que p peut être pair ou impair. P peut atteindre 12 chez *Eisenia nordenskioldi* (Perel et Grafodatsky, 1983); il varie souvent à l'intérieur d'une même espèce. Les auteurs ont étudiés ces diverses modalités et ont discuté des avantages sélectifs de celles-ci: leurs avantages sont difficiles à prouver.

Comme déjà indiqué, la colonisation des lombriciens par leurs propres moyens est limitée à quelques mètres mais les transports par entraînement physique interviennent de façon non négligeable. Le transport par l'eau, soit par entraînement direct, soit en association avec des éléments arrachés aux berges (ou aux côtes) est important. Celui-ci est illustré par la distribution très caractéristique d'une espèce montagnarde entraînée en aval de la Loire sur ses berges [*Avelona ligrum* (Bouché, 1969)] ou par les transports de cocons dans les torrent, observés par Schwert et Dance (1979). De même la colonisation très probable des îles antarctiques par les *Microscolex*, transportés avec les masses d'algues dérivant sur la mer est possible pour ces animaux suffisamment adaptés à l'eau de mer pour y survivre comme le démontre Frenot (1986).

Le transport par des oiseaux prédateurs "perdant" leurs proies a été également évoqué pour expliquer certaines colonies isolées, voire insulaires (Lee, 1959). Schwert (1980) explique également par ce mécanisme l'arrivée des lombriciens sur les toits ou terrasses des maisons, mais les espèces qu'il a observées peuvent très bien migrer verticalement le long des murs et des troncs d'arbres sur plusieurs mètres de hauteur par temps de pluie (Bouché, observation personnellle). Ce transport par les oiseaux n'a pu être directement démontré.

Les transports effectués par les hommes, notamment avec la terre associée aux plantes, ont joué un rôle non négligeable probablement depuis quelques millénaires :

1) avec le développement de l'agriculture, pour la colonisation du nord de l'Europe dans les zones défaunées par les glaciations. Ce phénomène se poursuit aujourd'hui en Amérique du Nord où la civilisation pré-colombienne de chasse-cueillette n'a pas effectué ce transport (Bouché, comm. pers.).

2) avec la colonisation des îles de l'Océan Pacifique comme le discute Lee (1985).

Les transports marins et aériens transcontinentaux ont accru les transports, tel celui d'*Eiseniella tetraedra* dans les tonneaux d'eau des navires baleiniers norvégiens faisant relâche à l'île Kergelen et introduisant des organismes dans le seul cours d'eau du point d'accôtement... avec une espèce terrestre caractéristique (*Dendrodrilus tenuis norvegicus*). Le transport de terre dans le ballast des bateaux à voile a également été évoqué et le transport par voies marines et aériennes est attesté par les prélèvements en douanes aux U.S.A. (Gates, 1972). Malgré ce brassage, aujourd'hui très important, seulement quelques espèces ont été ou sont réellement dispersées par ces transports car elles doivent s'établir après une telle inoculation ce qui suppose une niche disponible.

7.2.3. Intercompétition et endémicité

LEE (1985) estime à 3% des espèces connues celles qui sont pérégines, c'est-dire dispersées sur de grandes zones géographiques, essentiellement par l'homme; elles sont disposées sur de grandes aires et pour certaines deviennent cosmopolites (pantropicales, pantempérées). Ces espèces, omniprésentes et très banales, sont toutes connues de la science alors que les autres, très localisées, sont encore pour la plupart largement à décrire... En conséquence, il est probable qu'en réalité seulement moins de 1% des espèces lombriciennes sont pérégrines.

Pourquoi 99% des lombriciens sont endémiques (=aires restreintes et localisées)? Il n'est pas facile de répondre simplement à cette question. Notons que globalement cette propriété explique l'extraordinaire stabilité sur des situations paléogéographiques des taxons actuels (Bouché, 1983, 1998, Qiu et Bouché, 1998o). Le mécanisme général serait selon Bouché (1972) (fig. 21) le suivant :

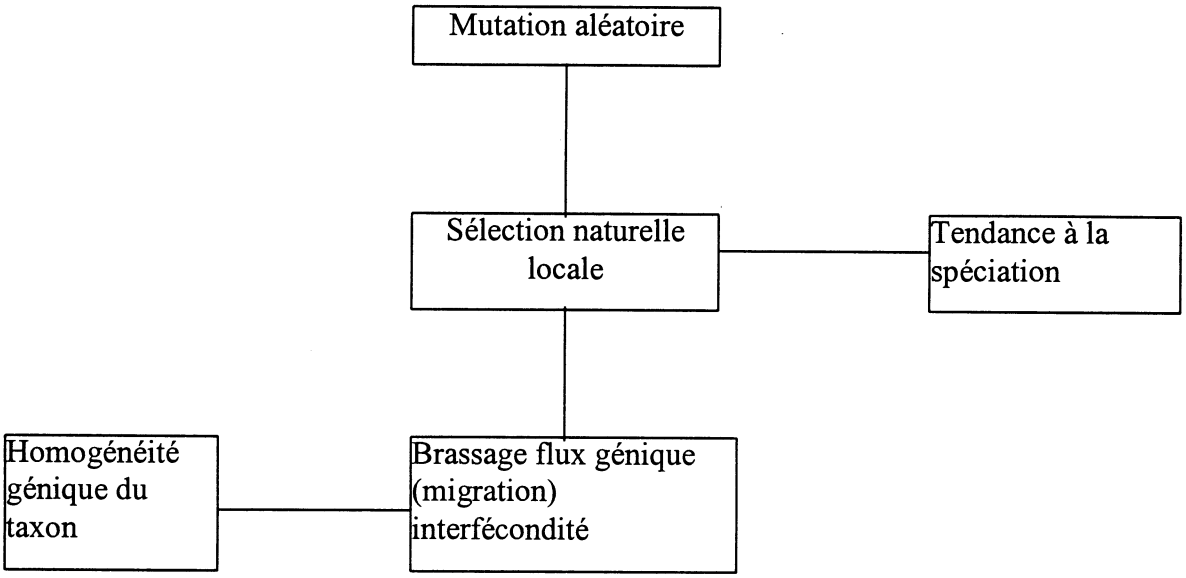


Figure 21. Schéma de principe de la sélection locale adaptant précisement une population et à l'inverse homogénéisant les populations (Bouché, 1972 et com. Pers.).

1) arrivée d'un immigrant initial (dans un milieu vierge, tel celui libéré par un retrait de la mer ou par la décongélation des sols après les glaciations, ou tel le sol d'une île récemment émergée,...),

2) occupation de cette niche par une population issue de cet immigrant. Un parthénogénétique ou/et amphigonique fécondé apporte une "diversité génétique" importante en raison des modalités reproductives et caryologiques évoquées ci-dessus,

3) sélection/adaptation de cette population "exactement" aux caractéristiques de l'habitat local ; cette adequation milieu/population s'améliorant avec le temps,

4) les population voisines de la même espèce occupent des habitats adjacents, mais différents;

5) ces populations voisines divergent ensuite sélectivement par le très faible brassage génétique à l'intérieur de la même espèce qui entraîne un blocage du fait de : 5a) une haute spécialisation de nombreuses populations vis-à-vis de nombreux habitats adjacents, 5b) un avantage sélectif de chaque population locale par étroite adéquation à son seul habitat. Notamment, dans l'intercompétition existante "en bordure" d'habitat ; chaque population est adaptée dans son microhabitat et est désavantagée hors de celui-ci,

6) ce blocage entraîne ultérieurement la perte des propriétés de colonisateur du taxon initial qui n'en tire plus aucun avantage sélectif.

Cette interprétation générale conduit à considérer les populations locales comme génétiquememt distinctes et spécialisées en présence de compétiteurs. Elle a des conséquences appliquées importantes par la richesse des souches utilisables par l'écotechnologie (notamment biostimulation des sols, lombricompostage,...). Au plan fondamental cette diversité de souches locales devrait constituer un excellent modèle pour les études de génétique écologique.

7.2.4. Leurs places dans les écosystèmes: les catégories écologiques

Jusqu'à présent nous avons essentiellement raisonné taxon par taxon, espèce par espèce, population par population. Cette approche ignore le milieu. Mais dans une localité donnée, il y a un peuplement (= plusieurs populations chacune constituées d'une espèce différente). Ce peuplement, de tous les lombriciens considérés, a une fonction globale dans l'écosystème ; une niche définie et limitée par les aptitudes des annélides: il s'agit essentiellement de la macrophagie de la nécromasse du sol. Par opposition aux microorganismes qui agissent essentiellement à l'échelle microscopique par la production d'enzyme, les lombriciens ingèrent, broient, mélangent à l'échelle centimétrique ou millimétrique des aliments organo-minéraux à des mixtures microbiennes et enzymatiques. Ils peuvent pratiquement peuvent agir presque physiquement sur tout débris végétal (sauf grosses branches et troncs). Nous reviendrons sur ce rôle fondamental dans le paragraphe suivant; notons toutefois que cette macrophagie de la nécromasse est presque exclusivement remplie par les seuls lombriciens: ce sont les responsables de l'ingestion et de la trituration des litières et racines mortes. Toutefois dans des cas particuliers ces animaux ne remplissent pas cette fonction, soit dans le temps (en saison sèche, ils laissent leur place fonctionnelle à de petites biomasses, tels les insectes coprophages actifs en été), soit dans l'espace :

1) en zones très pauvres, acidifiées, à plantes résistantes à composition et structure défavorables aux herbivores puis après sénescence et mort, aux nécrophages,

2) en zones désertiques à pergelisol ou milieux arides... dans ces cas des arthropodes se substituent parfois aux carences lombriciennes.

Hormis ces cas marginaux, la biomasse lombricienne assure l'essentiel de la macrophagie de la nécromasse et, en coopération avec les microorganismes, agit au niveau moléculaire pour assurer l'essentiel de la décomposition et du recyclage des éléments nutritifs.

Ce rôle global est partagé entre diverses espèces lombriciennes cohabitantes qui se spécialisent selon une stratification verticale dans les sols. Cette spécialisation est reconnue par les auteurs en types écologiques et selon des modalités nutritionnelles entraînant des adaptations morphologiques et physiologiques en **catégories écologiques** Bouché (1971, 1990, 1998). Parmi ces dernières, une catégorie particulière, celle des anéciques, s'est affranchie de la stratification verticale des sols grâce à des adaptations musculaires puissantes permettant l'établissement de galeries subverticales. Ces galeries jouent un rôle remarquable de transfert dans les sols et dans le développement des mulls.

Ces galeries verticales permettent une écophysiologie animale élaborée, notamment une régulation hygrothermique, les lombriciens se positionnant dans les gradients hydriques et thermiques saisonniers des profils verticaux des sols (Heidet et Bouché, 1991). En outre, une régulation endocrine élaborée permet, par une vraie diapause, une adaptation à des conditions de sécheresse relative importante. Les autres adaptations morpho-fonctionnelles coïncident approximativement avec une stratification verticale, essentiellement avec la catégorie des épigés (corticoles+ straminicoles + pholéophiles) et avec celle des endogés dont les plus oligohumiques sont les plus endogés (hypoendogés).

L'ensemble de ces adaptations n'est pas nécessairement présent dans les milieux où la colonisation lombricienne fut tardive (postglaciaire) ou perturbée par l'homme (mise en culture récente de territoires antérieurement à l'état vierge, tels la Nouvelle Zélande, le Chili ; implantation d'essences végétales exotiques créant une nouvelle stratification écosystémique, tel l'enrésinement de forêt en Europe). D'un point de vue quantitatif, dans les milieux fertiles européens, les anéciques représentent environ 80% de la masse lombricienne, les endogés 20% et les épigés n'occupent qu'une place marginale. Plus le milieu s'appauvrit, plus la biomasse lombricienne globale baisse, à commencer par les anéciques en milieux pauvres (moder, mor) tandis que les épigés, bénéficiant des accumulations de litière acidifiante qui en résulte, sont alors proportionnellement plus importants. Un fort gradient latitudinal résulte des conditions pédoclimatiques et écosystémiques (Lavelle, 1983 ; Bouché, 1987) mais aussi, peut-être, de la mise en place en zones tropicales d'une faune à progésier et en zones tempérées à postgésier.

VIII. Références

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

Avel, M., 1929 - Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des lombriciens. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 63: 149-318.

Benzécri, J. P. et F. Benzécri, 1980 - Pratique de l'analyse des données : analyse des correspondances. Exposé élémentaire. Ed. Dunod., Paris, 1-424.

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

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., 1983 - The establishment of earthworm communities. *In* : Earthworm ecology, ed. Satchell, J.E., London : 431-448.

Bouché, M. B., 1987 - Emergence and development of vermiculture and vermicomposting : from a hobby to an industry, from marketing to a biotechnology, from irrational to credible practices. In A.M. Bonvicini Pagliari et P. Omodeo (eds) "On Earthworms", Selected Symposia and Monographs, UZI, 2, Mucchi Modena, 519-531.

Bouché, M. B., 1987 - Schématisation spatio-temporelle des inter-relations sol-écosystèmes. *Rev. écol. biol. sol*, 24, 3, 243-259.

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

Bouché, M.B., 1998 - L'évolution spatiotemporelle des lombriciens. Doc.pédozool.intégrol.3,1,1-28.

Bouché, M.B., et Qiu J.-P., 1998 - La systèmatique : problèmes et validation appliqués aux lombriciens. Doc.pédozool.intégrol.3,3, 39-56.

Bouché, M.B., et Qiu J.-P., 1998 – Liste classée des taxons valides de lombriciens (Oligochaeta : Lumbricoidea) après l'étude des trois cinquième d'entre-eux. Doc.pédozool.intégrol.4,17, 181-199.

Bouroche, J. M. et G. Saporta, 1980 L'analyse des données. Collection Que-Sais-Je ? PUF Pairs, 1-125.

Casellato, S., 1987 - On polyploidy in Oligochaetes with particular reference to Lumbricids. In Earthworms, Proceedings of the International Symposium on Earthworms (A. M. B. Pagliai and P. Omodeo, Eds.), pp. 75-87. Mucchi Editore, Modena.

Cernosvitov, L., 1928 - Die Oligochaetenfauna der Karpathen. *Zool. Jhr. (Syst.)*, 55: 1-28.

Cernosvitov, L., 1930 - Prispevky k poznani fauny tatranskych Oligochaetu. *Sitz. kön. böhm. Ges. Wis. mat. nat.*, 1930.

Cognetti de Martiis, L., 1901 - Gli Oligocheti della Sardegna. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino,* 16 (404): 1-26.

Cognetti de Martiis, L., 1931 - Catalogo dei Lumbricidi, *Arch. Zool. Ital.*, 15: 371-443.

Foucard, T., 1982 - Analyse factorielle. Programmation sur micro-ordinateur. Masson.

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.

Gates, G. E., 1980 - Contribution to a revision of the family Lumbricidae XXV. The genus *Allolobophora* Eisen, 1874 in North America. *Megadrilogica,* 3 (11): 177-184.

Ghilarov, M. S., 1956 (1958) – L'importance du sol dans l'origine et l'évolution des insectes. Proc. X int. Cong. Entomol., 1, 443-451. (1956 : en russe, Entomologicheskoe obozrenie, 35 (3) : 487-494).

Grime, J. P., 1979 – Plant strategies and vegetation processes. Ed. John Wiley and sons, Chichester, 1-222.

Heidet, J. C. et M. B. Bouché, 1991 - Régulation de l'activité lombricienne : influence de la température, de la photopériode et de l'humidité *in situ* sur l'indice de mobilité de *Nicodrilus longus longus* (Ude) (Lumbricidae, Oligochaeta). In G.K Veeresh, D. Rajagopal, C.A. Vircktamah (eds), "Advances in Management and conservation of Soil Fauna", Oxford & IBH Publ. Co. PVT LTD, New-Delhi, 643-655.

Jamieson, B. G. M., 1978 - Phylogenetic and phenetic systematics of the opisthoporous oligochaetes (Annelida). *Evolutionary Theory*, 3:195-233.

Jamieson, B. G. M., 1980 - Preliminary discussion of an Hennigian analysis of the phylogeny and systematics of opisthoporous 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.

Lamparski, F., 1985 – Der Regenwurm Lumbricus badensis – seine Wohnröhre, seine Verbreitung und sein EinfluB auf die Böden im Südchwarzwald. Diss. Freiburg, 1-327.

Lavelle, P., 1983 – The structure of earthworm communities. In *Earthworm ecology, from Darwin to vermiculture*, J. E. Satchell ed., Chapman an Hall, London, pp. 392-406.

Lee, K. E., 1959 - The earthworm fauna of New Zealand. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Wellington. *Bull. N. Z. Dep. scient. ind. Res.* 130:1-486.

Lee, K. E., 1985 – Earthworms : their ecology and relationships with soils and land use. Academic press, 141 pp.

Lin, Jin-lu, M. Fulleer & Wen-You Zhang, 1985 – Preliminary phanerozoic polar wander paths for the North and South China blocks. *Nature*, 313 : 444-449.

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.

Michaelsen, W., 1900a - Das Tierreich, Verms, Lief. 10, 1-575. Oligochaeta. Friedlander Berlin.

Michaelsen, W., 1900b - Die Lumbriciden-Fauna Eurasiens. *Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. St.-Pétersb.*, 5: 215-225.

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 Theoriue Der Kontinentenverschieburg und andere Fragen zur Stammesgeschichte und Verbreitung dieser Tiergruppe. *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg,* 29: 1-37.

Michaelsen, W., 1928-30 - Oligochaeta. In: Kükenthal and Krumbach (eds.), Handbuch der Zoologie, vol. 2, pp 1-118.

Michaelsen, W., 1932 - Variation- und Mutationsverhältnisse bei den Arten Lumbricidengattung *Eiseiella. Jena, Z. Natur-wiss.*, 67: 141-157.

Mrsic, N., 1991 - Monograph on Earthworms (Lumbricidae) of the Balkans. Ljubljana 1991, 757 pp.

Mrsic, N., 1992 - Revision of the genera *Cernosvitivia* Omodeo, 1956, *Italobalkaniona* Mrsic & Sapkarev, 1988 and *Allolobophora* Eisen, 1874 from the Balkans. *Misc. Zool.*, 16: 21-28.

Omodeo, P., 1952 - Cariologia di 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 riguardati 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., 1988 - The genus *Eophila* (Lumbricidae, Oligochaeta). *Boll. zool.* 55 : 73-84.

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.

Perel, T. S., 1971 - Endemic species of Lumbricidae in mountains of southern region of central Asis. (Russion). *Zool. Zhur.*, 50: 1323-1334.

Perel, T. S. & A. S. Grafodatsky, 1983 - Polymorphism of *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Oligochaeta: Lumbricidae). Doklady Akademy Nauk USSR, 269: 1019-1021.

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.

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

Pop, V., 1947a - Die Lumbriciden der Ostalpen. *An. Acad. Rom. Mem. Sct. Sti. Ser.* III, 22: 1-49.

Pop, V., 1947b - *Allolobophora dugesi* (Rosa) var. *getica*, une nouvelle varieté de Lombricidé de la Roumanie. *C. R. C. Zool. Cluj,* 8-9.

Pop, V., 1947c - Lombriciens de la Corse. *Arch. Zoll. Exp. Gen.*, 85: 1-18.

Qiu, J.-P., et M.B. Bouché,.1998g - Révision du genre *Prosellodrilus* Bouché,1972 (Oligochaeta: Lumbricidae); description de 16 taxons nouveaux pour la science. Doc.pédozool.intégrol.4,5, 37-64.

Qiu, J.-P., et M.B. Bouché, 1998k - Le genre *Allolobophora*, ses avatars et sa définition moderne .Doc.pédozool. intégrol.4,8, 86-97.

Qiu, J.-P., et M.B. Bouché, 1998c - *Heraclescolex*,un nouveau genre de Lumbricidae (Annelida: Oligochaeta).Doc.pédozool.intégrol.4.13, 140-152.

Qiu, J.-P., et M.B. Bouché, 1998o - *Eumenescolex*,nouveau genre de Lumbricidae (Annelida: Oligochaeta)..Doc. pédozool. intégrol.4,1, 3-7.

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

Qiu, J.-P.,et M.B. Bouché, 1998h - *Zophoscolex*,un nouveau genre de Lumbricidae (Annelida: Oligochaeta) d'Ibérie et de France..Doc. pédozool. Intégrol.4,4, 20-36.

Qiu, J.-P., et M.B. Bouché, 1998e - Révison des taxons supraspécifiques de Lumbricoidea. Doc.pédozool.intégrol.3,6, 179-216.

Qiu, J.-P., et M.B. Bouché, 1998b - Chorologie : Nouvelles stations d'études de lombriciens et relation des taxons à celles-ci. Doc.pédozool.intégrol.3, 9, 253-273.

Qiu, J. -P., et M.B. Bouché, 1998f - La découverte de *Postandrilus* gen. nov. (Oligochaeta: Lumbricidae) et remarques sur la reproduction des lombriciens. Doc.pédozool.intégrol.,4,6, 65-72.

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

Rosa, D., 1893 - Revisione dei Lumbricidi. *Mem. Ac. Torino*, 43: 399-476.

Roux, M., 1985 - Algorithmes de classification. Masson , Paris, 1-150.

Schwert, D., P. et K. W. Dance, 1979 - Earthworm cocoons as drift component in a southern Ontario stream. *Can. Fld. Nat.*, 93 (2): 180-183.

Souto, B. F., F. Marino, M. J. I. Briones & D. J. Diaz Cosin, 1991 - Contribucion al conocimiento de los

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

Terhivuo, J., A. Saura, K. Hongell & J. Lokki, 1987 – Enzymic and morphmetric variation of *Dendrobaena octaedra* (Sav.) (Oligochaeta : Lumbricidae) in eastern Fennoscandia – a Preliminary report. *In* « On Earthworms », ed. A. M. Bonvicini Pagliai & P. Omodeo, p. 89-102.

Vejdovosky, F., 1884 - System und Morphologie der Oligochaeten. pp. 1-172. Prague: Franz Rivnac.

Volle, M., 1978 - Analyse des données. Economica, Paris, 1-265.

Wegener, A., 1920 – Die Enstehung der Kontinente und Ozeane. In : Die Wissenschaft. Ed. Qiu, J.-P., et M.B. Bouché, 1998 - Contribution à la taxonomie des Avelonini trib. nov.(Oligochaeta: Lumbricidae): *Avelona* gen. nov.,*Koinodrilus* gen. nov. et Nicodrilus cuendeti sp. nov..Doc. pédozool. intégrol. ,4,

Zicsi, A., 1958 - Beiträge zur Kenntnis der ungarischen Lumbricidengauna, I. *Opusc. Zool. Budapest*, 2: 55-60.

Zicsi, A., 1959a - Beitrag zur geographischen Verbreitung und Ökologie von *Allolobophora antipai* (Michaelsen) 1891. *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol.*, 2: 383-292.

Zicsi, A., 1959b - Faunistisch-systematische und ökologische Studien über die Regenwürmer Ungarns I-II. *Acta Zool. Hung.*, 5: 165-189, 401-447.

Zicsi, A., 1959c - Beiträge zur Kenntnis der ungarischen Lumbricidengauna, II. *Opusc. Zool. Budapest*, 3: 95-100.

Zicsi, A., 1960 - Die Regenwurmfauna des oberen ungarischen Donau-Ufergebietes. *Ann. Univ. Sci. Budapest*, 3: 427-440.

Zicsi, A., 1961a - Die Regenwurmfauna des Ufergebietes und Inseln der ungarischen Donau. *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol.*, 4: 217-231.

Zicsi, A., 1961b - Revision der Lumbriciden von Prof. Dr. Vejdovsky. *Cas Narod. Muz. odd. Piir.*, 130: 77-80.

Zicsi, A., 1963a - Ein neuer Regenwurm aus der Gattung *Lumbricus*, Oligochaeta. *Zool. Anz.*, 170: 73-76.

Zicsi, A., 1963b - Die Regenwurmfauna des unteren ungarischen Donau-Ufergebietes. Ann. *Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol.*, 6: 227-242.

Zicsi.A., 1963c - Beobachtungen über die Lebensweise des Regenwurmes *Allolobophora dubiosa* (Örley).1880. *Acta. Zool. Hung.*, 9: 219-236.

Zicsi, A., 1964a - Neubeschreibung des Lumbriciden *Allolobophora hrabei* (Cernosvitov, 1935). *Opusc. Zool. Budapest*, 5: 119-123.

Zicsi, A., 1964b - Neue Fundorte des Lumbriciden *Dendrobacna auriculata* (Rosa) 1897 in Ungarn. *Ann. Univ. Budap. (Biol.)*, 7:255-258.

Zicsi, A., 1965a - Eine neue Regenwurm-Art aus Portugal (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta. Zool. Hung.*, 11:217-225.

Zicsi, A., 1965b - Die Lumbriciden Oberösterreichs und Österreichs unter Zurgrandlegung der Sammlung Karl Wesselys mit besonderer Berücksichtigung des Linzer Raumes. *Naturk. Jb. Stadt Linz*, 11: 125-201.

Zicsi, A., 1965c - Beiträge zur Kenntnis der Lumbricidenfauna Österreichs. *Opusc. Zool. Budapest*, 5: 247-256.

Zicsi, A., 1965d - Berarbeitung der Lumbriciden-Sammlung des Naturhistorischen Museums von Wien. *Opusc. Zoool. Budapest*, 5: 267-272.

Zicsi, A., 1966a - Beiträge zur Kenntnis der ungarischen Lumbricidenfauna III. *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol.*, 8: 389-400.

Zicsi, A., 1966b - Beiträge zur Kenntnis der ungarischen Lumbricidenfauna IV. *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol.*, 6: 187-190.

Zicsi, A., 1967 - Beitrage zur Kenntnis der ungarischen Lumbricidenfauna V. *Acta Zool. Ac. Sci. Hung.*, 13(1-2):245-252.

Zicsi, A., 1968a - Neuere Angaben zur Kenntnis der Lumbricidenfauna Jugoslawiens. *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol.*, 9-10: 401-405.

Zicsi, A., 1968b - Ein zusammenfassendes Verbreitungsbild der Regenwürmer auf Grund der Boden- und

Vegetationsverhältnisse Ungarns. *Opusc. Zool. Budapest*, 8: 99-164.

Zicsi, A., 1968c - Revision der Regenwurm-Sammlung des Naturhistorischen Museums von Genf. *Rev. Suisse Zool.* 75: 419-433.

Zicsi, A., 1969a - Beitrag zur Revision der Regenwurmsammlung Karl Wesselys im OÖ. Landesmuseum zu linz. *Naturk. Jahrb. Linz,* 15: 69-76.

Zicsi, A., 1969b - Neue Regenwurm-Arten (Lumbricidae) aus den östereichischen Kara-Landesmuseum zu Linzz. *Naturk. Jahrb. der Stadt Linz,* 15: 69-76.

Zicsi, A., 1969c Regenwürmer (Lumbricidae) aus Madeira und von den kamarischen inseln. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 15:243-246.

Zicsi, A., 1970a - Revision der Bretscherschen Regenwurum-Sammlung aus Zürich. *Revue Suisse Zool.* 77: 237-246.

Zicsi, A., 1970b - Bemerkungen zum Problem von *Octolasium (Octodrilus) croaticum* (Rosa, 1895), nebst Beschreibung von zwei neum Arten der Untergattung *Octodrilus* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Opusc. Zool. Budapest*, 10: 165-174.

Zicsi, A. & J. D. Plisko, 1970c - *Octolasium (Octodrilus) rucneri* n. sp., ein neuer Regenwurm aus Jugoslawien. *Acta Zool. Hung.*, 16: 453-456.

Zicsi, A., 1970c - *Allolobophora gestroides* sp. nov., ein neuer Regenwurm (Ologochaeta: Lumbricidae) aus Ungarn. *Opusc. Zool. Budapest*, 10: 359-370.

Zicsi, A., 1971a - Bemerkungen über *Allolobophora nematogena* Rosa, 1903 (Ologochaeta: Lumbricidae) und ihre Synoyme. *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol.*, 13: 339-347.

Zicsi, A., 1971b - Regenwürmer aus dem Tessin sowie Bemerkungen über die meroandrischen Formen des Untergattung *Octodrilus* (Oligchaeta: Lumbricidae). *Acta zool. Hung.,* 17:219-231.

Zicsi, A., 1972a - Ein neuer Wiederfund von *Allolobophora dofleini* Ude 1922 (Oligochaeta: Lumbricidae). *Ann. Univ. Sc. Budapest. Sect. Biol.*, 14: 241-245.

Zicsi, A., 1972b - *Eiseniella koreana* eine neue Regenwurm-Art (Oligochaeta: Lumbricidae) aus Korea. *Ann. Hist. Natl. Mus. Nat. Hung.*, 64: 129-132.

Zicsi, A., 1973a - Regenwürmer (Oligochaeta: Lumbricidae) aus Griechenland. *Opusc. Zool. Budapest,* 12: 99-103.

Zicsi, A., 1973b - Regenwürmer (Oligochaeta: Lumbricidae) aus der Türkei. *Acta. Zool. Acad. Sci. Hung.*, 19 (1-2): 217-232.

Zicsi, A., 1974. - Ein neuer Hohlen-Regenwurm (Oligochaeta: Lumbricidae) aus Ungarm. *Acta Zool. Hung.*, 20:227-232.

Zicsi, A., 1976 - Weitere Angaben zur Regenwurm-Fauna (Oligochaeta: Lumbricidae) des Tessins. *Revue Suisse Zool.*, 83 (2): 515-520.

Zicsi, A., 1977 - Wiederbeschreibung zweier Arten aus der Famillie Lumbricidae (Oligochaeta). *Opusc. Zool. Budapest,* 13: 107-110.

Zicsi, A., 1979 - Neue Angoben zur Regenwurm-Fauna der Schweiz (Oligochaeta: Lumbricidae). *Rev. Suisse Zool.*, 86: 473-484.

Zicsi, A. & K. Michalis, 1981 - Übersicht der Regenwurm-Fauna Griechenlands (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 27: 239-264.

Zicsi, A. & V. V. Pop, 1984 - Neue Regenwürmer aus Rumänien (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta Zool. Hung.*, 30: 241-248.

Zicsi, A., 1985 - Regenwürmer (Oligochaeta: Lumbricidae) aus Israel und den benachbarten Ländern. *Rev. suisse Zool.*, 92: 323-331.

Zicsi, A., 1986 - Regenwurmer aus Bulgarien (Oligochaeta:Lumbricidae). *Opusc. Zool. Budapest,* 22:113-121.

Zicsi, A. & V. V. Pop. 1992 - *Cernosvitovia munteniana* sp. n. ein neuer Regenwurm aus Rumänien (Ologochaeta: Lumbricidae). *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.*, 88: 125-127.