

EVOLUTION, DISTRIBUTION ET ORGANISATION DES LOMBRICIENS.

I. LA MISE EN PLACE DES PEUPELEMENTS

par

Marcel B. BOUCHE

C.E.P.E., Laboratoire de zooécologie du sol, Route de Mende

B.P. 5051, F-34033 MONTPELLIER Cedex

I. INTRODUCTION

Charles Darwin a particulièrement étudié le rôle et les moeurs des lombriciens (1837, 1881) : ceux-ci offraient, notamment par leur action sur le sol discrète, cumulative et importante, l'exemple d'un phénomène qui modèle nos milieux. C'est l'intérêt porté par Darwin à ces phénomènes discrets et additifs qui caractérise et illustre ses interprétations des mécanismes de l'évolution, de la genèse des îles madréporiques, du rôle des lombriciens. << And the maxim "de minimis lex non curat" does not apply to science >> (Darwin, 1881). Cette démarche est d'ailleurs difficilement acceptée et est l'objet d'appréciations, et non de faits, qui témoigne d'une résistance épistémologique aux conclusions darwiniennes. << Here we have an instance of that inability to sum up the effects of a continually recurrent cause, which has often retarded the progress of science, as formerly in the case of geology and more recently in that of the principle of evolution >> (Darwin, 1881).

Par contre, Darwin ne s'est pas appuyé sur les lombriciens pour interpréter l'évolution ; les connaissances étaient alors trop fragmentaires et il trouvait ailleurs des informations plus complètes et probantes. (Introduisant l'oeuvre de Darwin sur les lombriciens, Perrier (1882) indique néanmoins que << l'étude détaillée des espèces ne peut manquer de fournir d'intéressants

résultats relativement aux relations qui ont pu exister entre les contrées où elles se trouvent >>.

Nous disposons de beaucoup plus d'informations qu'en 1881 mais celles-ci ont été acquises dans des contextes d'observation et d'interprétation variés : Darwin était un naturaliste ; nous sommes des spécialistes.

Cet article essaie de synthétiser l'essentiel de ces connaissances pour présenter un tableau, une fresque, de la mise en place des lombriciens actuels au cours des temps géologiques. Il partira de la logique "interne" des lombriciens (ou de leurs ancêtres), c'est-à-dire de la transmission de la vie de génération en génération avec une modification graduelle des messages héréditaires permettant une évolution adaptative des organes à leur milieu.

Les peuplements, rôles, morphologies des lombriciens actuels sont le fruit d'une longue évolution : les aptitudes et inaptitudes actuelles des lombriciens à remplir certaines fonctions, à occuper certaines niches, sont l'expression des génomes qu'ils ont hérités du passé.

Pour cela nous avons des faits et des interprétations. Les interprétations posent des problèmes : elles doivent pouvoir être soumises à contre-épreuve (Cl. Bernard), être falsifiables (Popper). Nos interprétations, comme nous le verrons, peuvent être recoupées par des données indépendantes, par exemple une phylogénie peut être reproduite dans une distribution géographique et par la paléogéographie des aires. Dans cet exposé, je m'efforcerai d'utiliser tous faits conduisant à des interprétations qui se recoupent. Je présenterai d'abord la nature des faits disponibles en montrant leurs apports et leurs limites comme contribution à une vue synthétique. Ensuite, il sera possible de reconstruire à partir d'un lointain passé la mise en place graduelle des annélides en milieu terrestre, mise en place devant conduire aux lombriciens actuels.

II. FAITS ET INTERPRETATIONS

2.1 Fossiles

Les annélides, constitués de parties molles, usuellement très rapidement décomposables (24 heures environ) ne laissent pas de fossiles. Ils possèdent toutefois des soies susceptibles de mieux se conserver mais cet organe n'est pas propre aux annélides et son interprétation est difficile. Ils laissent également des cocons qui à une exception près (Schwert, 1979) ne se sont pas fossilisés. Les annélides ont laissé dans les sédiments des empreintes exceptionnelles et des traces d'activité (galeries). Les traces d'activité ne sont évidemment qu'attribuées. Les paléomodères et surtout paléomulls traduisent une évolution globale des écosystèmes vers un type d'écosystème ou aujourd'hui les lombriciens jouent un rôle essentiel (toutefois on peut isolément imaginer que d'autres animaux aient rempli dans le passé le même rôle).

2.2 Morphologie

La morphologie témoigne de l'adaptation à des fonctions dans un milieu actuel à partir de formes (code génétique) héritées du passé. En fait, la morphologie nous permet de distinguer et classer les formes observées. Ce classement peut être d'abord arbitraire ensuite phylétique (= en fonction des relations de parenté). Après une reconnaissance des différences permettant de distinguer par des caractères commodes, il est indispensable de classer artificiellement ou, dans des cas favorables, phylétiquement : il y a donc par nécessité une double systématique reconnue explicitement (Bouché, 1972, chapitre V) ou non. Cette démarche morphologico-taxonomique a fait souvent perdre de vue que les caractères des lombriciens traduisent leur écologie actuelle. Vus sous

cet angle les caractères nous indiquent des similitudes de mode de vie : on peut alors indépendamment de la taxonomie regrouper les espèces ayant des rôles et niches plus ou moins identiques en catégories écologiques (Bouché, 1971, 1977) et effectuer une étude de morphologie fonctionnelle.

Ceci nous conduit en fait à une interprétation synthétique : la reconnaissance des traits propres à chaque catégorie écologique peut aider à distinguer les caractères convergents des caractères apomorphiques (= issu d'un passé relativement "récent") et des caractères pleisiomorphes (caractères "primitifs"). La reconstitution phylétique, lorsqu'elle est possible, aide à comprendre la mise en place des catégories actuelles.

L'interprétation phylétique, comme écologique, est un travail en continuelle évolution : rien n'est définitif. Je choisirai dans la troisième partie, pour chaque niveau taxonomique (classe, famille, genre, espèce) des exemples où les connaissances, relativement bien fondées, ne seront probablement pas fondamentalement remises en cause.

2.3 Biogéographie

2.3.1 Distributions observées

La distribution horizontale actuelle des animaux est une donnée indépendante de la morphologie et des fossiles. Sa valeur est toutefois dépendante de l'échantillonnage qui a fourni l'information. Un seul pays fait l'objet d'un échantillonnage méthodique sur tout son territoire : la France. Quelques pays ont une information dense (Hongrie, Belgique, Norvège, ...) ou une importante information (U.R.S.S., Italie, Grande-Bretagne, Allemagne, Suède, Australie..). Ailleurs, des zones sont relativement bien connues tandis que des territoires entre n'ont été l'objet d'aucune observation.

Même dans les pays où l'information est abondante, la densité des observations n'est pas très élevée de sorte que seules les présences sont objectives (aux erreurs d'identification près). Par exemple, la France, petit territoire, a révélé à la suite d'une prospective 3 nouvelles familles ou sous-familles et de très nombreuses nouvelles espèces... auxquelles d'autres s'ajoutent car l'inventaire est inachevé. Cette situation est générale.

Une distribution est le résultat de trois facteurs, l'origine des fondateurs, le pouvoir migratoire et l'aptitude à se maintenir. L'interprétation qui vise à reconstruire le passé doit donc d'abord s'appuyer sur une connaissance des aptitudes à migrer et à s'installer.

2.3.2 Aptitude à migrer

La migration active des lombriciens dépend de leur mode de vie. Les formes endogées sont d'une façon générale peu aptes à migrer. Certaines, très fragiles, vivant profondément dans le sol (endogés géophages, oligohumiques de Lavelle) très sensibles aux effets de dessiccation, ... sont incapables de quitter le sol. D'autres moins typiquement endogés, vivant plus près de la surface sont susceptibles de migrer sur celle-ci (captures en pots pièges : Boyd, 1960 ; Bouché, 1976) mais de façon limitée (captures-recaptures : Mazaud et Bouché, 1980).

Les épigés vivant dans la litière ou les dépôts organiques plus ou moins durables, recherchent activement leur nourriture (ou leur abri) par déplacements : ils sont donc relativement mobiles.

Les anéciques occupent une situation intermédiaire ; une fraction d'entre eux (quelques pour cent) quitte les galeries lors de grosses pluies et colonise le sol à plusieurs mètres du lieu initial. Par ailleurs ces animaux peuvent progresser de l'ordre de 1 ou 2 mètres par an (en étude par marquage : Mazaud

et Bouché, 1980). Pour la plupart des vers de terre, la migration n'est que proximale (de proche en proche, par contagion) si un terrain adjacent permet la réception de ce migrant. Il n'y a aucun brassage d'animaux (produits séminaux, oothèques, juvéniles ou adultes) sur une grande distance.

Les migrations passives sont très importantes :

+ l'entraînement par l'eau est très net pour les espèces actives en surface lors des pluies (anéciques, épigés, certains endogés). Ces animaux sont largement consommés dans les rivières par les poissons mais certains peuvent évidemment survivre. L'eau entraîne également des éléments arrachés au sol par érosion, notamment de nombreuses oothèques (Schwert et Dance, 1979) ou des lombriciens acquièrent ainsi une distribution pseudo-ripicole (Bouché, 1972). Cette migration par les eaux douces est limitée à l'intérieur des bassins versant : les limites de bassins constituent des barrières.

+ En général, les vers de terre (megadrili) se sont affranchis de l'eau de mer et ne peuvent survivre à l'ambiance marine (Pearce, 1979). Toutefois, certains genres se sont secondairement adaptés à l'eau de mer tel Pontodrilus, Rhododrilus (Jamieson, 1980) ou Microscolex, qui a pu s'installer dans des îles éloignées de plus de 1 000 km de toute autre terre (Bouché, sous presse).

+ Le transport par les animaux est généralement limité à quelques dizaines de mètres pour la taupe, à des distances un peu plus grandes pour les oiseaux (Schwert, 1980).

+ L'homme transporte les lombriciens avec l'eau dans les bateaux, avec les transports de sol associés aux plantes. Ces transports toutefois portent d'abord sur les espèces dulçaquicoles et humicoles, ensuite sur les espèces qui prospèrent dans les milieux cultivés, ils sont rares (ou sans succès) pour les espèces de grande taille (30 cm ou plus) et pour les endogés profonds (trop fragiles et ne supportant pas le bouleversement des sols).

2.3.3 Possibilité d'établissement

Le succès de l'installation d'une population dépend de l'espèce mais aussi de l'environnement d'accueil. D'une façon générale, on observe l'installation d'espèces anthropochores dans les milieux perturbés par l'homme (par exemple, Ljungstrom, 1972). Toutefois, si des "niches" sont restées vides, les anthropochores s'installent. C'est le cas de l'épigé Dendrodrilus rubidus tenuis var. norvegica dans l'île sub-antarctique Kerguelen (Bouché, sous presse) où il n'y a initialement qu'un endogé (Microscolex kerguelarum).

En fait, une surpopulation de quelques pour cent d'une catégorie écologique entraîne des effets néfastes sur tout le peuplement (Mazaud et Bouché, 1980) de sorte que, hors des zones perturbées et hormis les formes épigées et aquatiques tout est figé à chaque instant. Les populations d'un peuplement local s'adaptent à l'évolution de l'environnement en se partageant et en remplissant au mieux la niche : un apport, d'une population allochtone adjacente est très généralement moins bien adapté à cette localité et ne s'y installe pas.

2.3.4 Interprétation

Nous disposons donc d'une information incomplète de la distribution des taxons. Les faunes observées sont la résultante de l'évolution adaptative et de l'aptitude active et passive à migrer (ces aptitudes variant beaucoup avec les catégories écologiques) et des possibilités d'établissement. Cette possibilité étant beaucoup plus grande dans les niches vides (émersion marine : îles, régression ; glaciations ; perturbations modernes : déforestation, pesticides, dépôts d'ordures, ...). Une distribution est donc une information importante qui doit être interprétée en fonction de ces propriétés.

2.4 Paléogéographie

La géologie nous fournit une interprétation de l'histoire des terres émergées indépendante des informations lombriciennes (morphologie, distribution). Cette histoire peut être mise en rapport avec l'information biogéographique. Toutefois cette interprétation n'est pas, et de beaucoup s'en faut, définitive. En certains cas, les arguments zoologiques tirés des lombriciens se sont avérés plus fiables que les interprétations admises par les géologues (cf. § 2.2).

2.5 Ecologie

A chaque période au cours de l'évolution devant conduire aux lombriciens actuellement vivants, cette lignée a vécu dans un milieu dont on connaît certaines caractéristiques (mésologie) et a acquis des caractères adaptatifs (morphologico-fonctionnels) dont on peut décrire les traits essentiels. La reconstitution de l'implantation des lombriciens doit tenir compte de ces connaissances.

III. INTERPRETATION DE LA MISE EN PLACE

Au cours des temps les plus anciens, les oligochètes ont acquis leurs traits généraux morphologico-physiologiques ; ils ont occupé des territoires reconnaissables par paléogéographie et ont fondé les traits caractéristiques des grandes coupures taxonomiques. Avec l'écoulement du temps, les grands taxons se sont subdivisés en coupures plus fines ; les caractères qui nous sont accessibles sont de plus en plus précis.

Nous adopterons cet ordre où simultanément on suit le cours du temps, on descend la hiérarchie taxonomique (sur quelques cas choisis) et on observe les

spécialisations morpho-fonctionnelles.

3.1 Précambrien et primaire : Annélides Oligochètes

Valentine (1980), retraçant l'origine des grands groupes d'animaux en s'appuyant à la fois sur des traces fossiles et des considérations morphofonctionnelles (coelome comme squelette hydrostatique), fait remonter les coelomates vermiformes à 700 millions d'années (= M.A.) lesquels se différencient en nombreuses formes dont les annélides qui semblent attester dans la faune d'Ediacara par Marywadea (- 680 M.A.), forme métamérisée. Les annélides sont très probablement bien représentés à la limite précambrien-cambrien (- 570 MA).

Ce sont des considérations uniquement morphofonctionnelles qui marquent l'adaptation épicontinentale des annélides en oligochètes. Cette conquête débute par une faune qui reste totalement aquatique mais devient dulçaquicole : deux caractères marquent cette adaptation écologique. La perte de stades mobiles tant des zygotes que des diaspores. Les zygotes et spermatozoïdes ne sont plus lâchés dans l'élément liquide mais il y a échange de sperme, stocké dans des spermathèques, ou spermatophores, en attendant la fécondation qui reste externe (dans l'oothèque). La larve trochophore mobile et libre disparaît remplacée par un développement embryonnaire dans l'oothèque (corrélativement il y a développement d'un clitellum nécessaire à l'excrétion de cette oothèque). Cette perte de mobilité est indispensable pour éviter une dérive en aval dans les courants d'eau épicontinentaux.

Le deuxième caractère écologique est la conséquence génétique de la première adaptation. La copulation entre des animaux vivants dans la porosphère avec une mobilité restreinte entraîne une haute consanguinité. Cet handicap est alors compensé au moins en partie par l'hermaphroditisme voire la polyploïdie et la parthénogénèse... comme chez beaucoup d'autres formes peu mobiles (plan-

tes, escargots).

Cette différenciation du type oligochètes s'est effectuée probablement au début du primaire.

Parmi ces lignées aquatiques, l'une d'entre elles - celle des Haplotaxidoidea - acquiert un mode de vie plus terricole. Ces animaux colonisent aujourd'hui toujours les zones très humides, à sol réducteur ou encore (Haplotaxis gordioides) pénètre loin dans les sols par les drains naturels dont ils filtrent les débris organiques entraînés par l'écoulement (endogés rhéophiles). Leur distribution est généralisée sur tous les continents (= Pangea).

3.2 Le secondaire : la lombrication et les grandes familles

A la fin du Primaire et au début du secondaire, les oligochètes vont acquérir des caractères d'adaptation à la vie terricole proprement dite (= lombrication). D'abord des organes de broyage oesophagien (gésier des progastra) puis libérant la partie antérieure, des gésiers intestinaux (= postgastra). Leur nourriture va provenir des diverses sources dispersées dans le sol (endogés) puis plus tard des accumulations riches de surface (épigés) enfin ils prennent en charge le brassage organo-minéral à travers les horizons (surtout anéciques).

Toutefois, il est essentiel de comprendre que cette évolution ne porte pas sur un nombre réduit de caractères (le gésier) mais qu'un lombricien, comprimé dans sa vie en galeries, subit une évolution qui ordonne ses organes selon un ordre linéaire (pholioiptomie) : chaque extension d'un organe dans la partie antérieure implique la contraction d'un autre organe (animaux vermiformes). Par exemple : le développement du gésier antérieur entraîne un premier recul de certains organes génitaux et la disposition postgastra est associée avec le recul des clitellums et puberculum et entraîne une copulation indirecte.

La lombrication c'est aussi un développement musculaire des parois et des dissipéments antérieurs (ces de mières facilitées par la structure postgastro), une protection cutanée meilleure, une dispersion des néphridies (holonéphridies en solfège, méronéphridies) et une organisation sétale variée.

Cette adaptation à la vie terricole est concomitante avec la spécialisation dans des niches écologiques dans lesquels se différencient les catégories écologiques que nous observons aujourd'hui... et que nous décrirons à la fin de cet exposé (cf. § 3.6).

La fin du primaire, le début du secondaire, c'est aussi la période d'existence d'un continent unique la Pangea. Diverses reconstitutions ont été proposées depuis Wegener (1920) suivant lui-même quelques précurseurs. Depuis une nouvelle interprétation (tectonique des plaques) l'adoption de coordonnées géographiques absolues ont conduit à des reconstitutions modernes (Dietz et Holden, 1970), voire à des simulation sur ordinateur (Smith et Briden, 1978), qui nous donnent une documentation importante quoique non exempte de difficultés.

La distribution-classification actuelle des lombriciens peut y être superposée. Ici aussi il y a quelques difficultés dues à la nécessité de tout classer alors que la phylogénie n'apparaît certaine que dans les groupes les mieux connus. Comme pour la tectonique des plaques des difficultés subsistent dans le détail. J'adopte ici le compromis de Sims (1980a) en considérant que la position de certaines familles ou superfamilles représentées par une (2 ?) espèces n'est pas définitivement acquise (Criodriloidea, Biwardriloidea, Lutodrilidae, etc.) par manque de documents notamment. Ce qui n'est pas en contradiction pour notre propos avec Jamieson (1978, 1980).

Suivant Jamieson (1978), je tiens les Alluroidina et Moniligastrina comme deux sous-ordres indépendants des Lombricina. Ces trois sous-ordres dérivent probablement des Haplotaxina.

On peut projeter (fig. 1) la distribution actuelle des Lombricina sur la

Pangea. Celle-ci étant limitée aux formes endémiques. Une incohérence apparaît au niveau des Megascolecoidea dont l'aire Sud-Est asiatique est, pour 1 famille, commune à la Pangea "Sud" (Megascolecidae : Australie ; Acanthodrilidae : Australie, Amérique et Afrique). Peut-être les Acanthodrilidae y sont-ils également endémiques?

Cet état au Trias (- 220 M.A.) peut s'interpréter diversement :

- la taxonomie actuelle est erronée : à ce niveau c'est très improbable ;
- ces deux familles ont envahi ces régions après la jonction Australie/Asie Sud-Est : c'est trop tardif pour être possible ;
- les groupes en question ont été véhiculés par des fragments de la masse continentale "perdue" "Pacifica" issue de la région australienne et ayant dérivé à travers le "Pacifique" (Panthalassa) avant leurs collisions avec l'Asie et les Amériques (Pacifica d'après Nur et Ben-Avraham, 1977 ; interprétation in Sims (1980a) : cette hypothèse semble chronologiquement incohérente avec l'évolution globale du groupe si la Pacifica se détache effectivement de la Pangea au milieu du Permien ;
- une insuffisance des reconstitutions des dérives de continent actuellement proposées : un fragment "Asie du Sud-Est" aurait migré comme l'Inde de la zone Sud (Gondwanienne) vers l'Asie actuelle. Rappelons que les arguments zoologiques ont été parfois meilleurs que les thèses géologiques admises (dérive des continents acceptée par Michaelsen, 1922 et Cernovitov, 1935, alors que les géologues la rejetait généralement (Wilcke, 1955). "Impossibilité" d'expliquer le passage après le Miocène moyen de Scherotheca dugesi (brevisella) à partir du continent vers la Corse (Bouché, 1972). La géotectonique du Sud-Est asiatique est encore peu interprétée : cette hypothèse "zoologique" devra être confrontée au fur et à mesure des progrès en tectonique des plaques ; elle est, me semble-t-il, la plus probable.

En bref, le Gondwana est occupé par les seuls Glossoscolecoidea et Megas-

colecoïdea. Les Megascolecoïdea se différencient en familles dans cet arc. Les Ocnerodrilidae de l'Amérique en passant par l'Afrique et Madagascar et l'Inde. Les Acanthodrilidae et Octochaetidae ont une aire semblable s'étendant jusqu'à l'Australie. Les Megascolecidae par contre ne se développent qu'à l'Est (Asie de l'Est et Australasie). Les Eudrilidae, forme beaucoup plus évoluée, semblent avoir divergé de ce stock plus tardivement, après l'isolement de l'Afrique. Le Laurasia, séparé du Gondwana au Jurassique, accueille les Lumbricoïdea.

3.3 Fin du secondaire : les familles

La différenciation des familles n'intervient généralement qu'à la fin du Jurassique et pendant le Crétacé (fig. 2), au cours de la dislocation de la Gondwana.

Les "Gondwaniens" Glossoscolecoïdae donnent des Glossoscolecidae en Amérique du Sud et Centrale, les Microchaetidae en Afrique du Sud et les Kynotidae à Madagascar. La dernière famille, Almidae, regroupe des genres variés qui ne sont peut être que des convergences écologiques (tous animaux des milieux vaseux) : elle est commune à l'Amérique du Sud, à l'Afrique médiane, Asie jusqu'à Salawacie.

Les Lumbricoïdea présents à l'Est d'une mer épicontinentale en Amérique du Nord. Le maximum d'endémisme s'observe avec des familles ayant des genres différents à cheval sur l'Amérique du Nord et l'Europe (Lumbricidae, Ailoscolecidae). Une famille "monogénérique" (?) avec des espèces différentes en milieu humide (Spargarophilidae) (Bouché, en prép.) et deux familles très localisées (Europe occidentale : Hormogastridae ; Etats-Unis : Lutodrilidae).

Les Megascolecoïdea vont différencier une famille propre à l'Afrique, les Eudrilidae et l'aire des Acanthodrilidae va s'étendre en Amérique du Nord à l'Ouest (limitée à l'Est par une mer épicontinentale). (Une autre interpréta-

tion est possible, cf. Sims, 1980a). Les Ocnerodrilidae différencient une sous-famille propre à l'Inde (Malabrinae). Notons qu'en général les ruptures "Gondwaniennes" engendrent des familles propres aux fragments alors que la rupture laurasienne (Nord Atlantique) plus tardive est caractérisée aujourd'hui par des genres. Notons aussi que cette différence de hiérarchie taxonomique est décallée vers des niveaux subalternes pour les formes de milieux vaseux (Almidae, Sparganophilidae).

3.4 Le Tertiaire et la différenciation intragénérique

A partir de la fin du secondaire et au cours du tertiaire les genres, sous-genres, espèces et sous-espèces actuels vont s'isoler au cours de divers événements. Je ne prendrai que l'exemple du "Sud de la France" (le Nord défauné au cours des glaciations du quaternaire n'apporte pas d'information sur cette période). Dans cette zone largement recouverte par les mers épicontinentales au Jurassique moyen et supérieur, il y a une large émergence au Jurassique/Crétacé où certaines lignées ont pu occuper ces aires terrestres. Cette zone va être avant et au cours du Paléocène coupée en 3 zones, une zone "Massif Central" au Nord séparée, par un golfe de basse-Provence - golfe aquitain, d'une dorsale Est-pyrénéenne prolongée de la Sardaigne, de la Corse et des Maures (abréviation EPSACOM) à son tour séparée (?) par un sillon sud-pyrénéen d'un continent de l'Ebre (fig. 3).

Nous considérerons en raison des lacunes de connaissances en Ibérie, la masse "Massif Central" et EPSACOM.

Trois groupes de Lumbricoïdae semblent y avoir coévolué : 1° Homogastriidae ; 2° Prosellodrilus/Ethnodrilus ; 3° Scherotheca.

Au "Massif Central" sont inféodés : 1° les Hemigastrodrilus (et Vignysa?) ; 2° Ethrodrilus ; 3° Scherotheca lignée "gigas-monspessulensis".

A EPSACOM : 1° Hormogaster (et Vignysa ?) ; 2° Proselodrilus ; 3° Opothe-
drilus plus le groupe de Scherotheca S. guipuzcoana, S. coineau, S. corsicana
à puberculum antérieur (30)31 - 40(42) (+ Allolobophora pereli ?).

Avant l'Oligocène, l'ensemble sardo-corse s'isole, Hormogaster praetiosa
reste une trace des liens Catalogne-Sardaigne-Provence (Auzende et al., 1973).
Au Miocène, le Massif Alpin entre en contact avec les territoires au Nord du
Massif Central : Scherotheca groupe gigas envahit ce nouveau territoire et s'y
différencie en Scherotheca dugesi.

A la fin du Miocène, le niveau de la Mésogée baisse très sensiblement
(dépôts d'évaporite : Hsii, 1972). S. dugesi occupe le Nord de la Corse (S.
dugesi brevisella) et les Hormogaster redii et sammitica (jusque là dans l'en-
semble Sardo-Corse (+ Maures ? : ex-partie orientale d'EPSACOM) deviennent pe-
rithyrénéens. C'est probablement à cette époque qu' Eophila januae-argenti oc-
cupe à la fois la Campanie et la Sardaigne (cf. Omodeo, 1961) (fig. 4).

3.5 Le Quaternaire : défaunation et réoccupation des aires

Les glaciations du Quaternaire ont éliminé les lombriciens dans une très
large zone de l'Europe (Michaelson, 1903 ; Cernovitov, 1935). En Europe occi-
dentale, et plus particulièrement, en France, on peut constater que les endé-
miques apparaissent comme des isolats discontinus qui ont pu se maintenir seu-
lement dans de micro-biotopes "chauds", y compris le système sous-terrain
(Dendrobaena jeanneli) (Bouché, 1972, chap. VII). Cette zone des isolats
(zone des refuges) est la partie médiane de la France avec toutefois une zone
plus privilégiée en bord de mer (Charente - Périgord : Ethnodrilus) qu'en mon-
tagnes (Inlandsis glaciaire alpin : aucun endémique). Plus au sud, les aires
biogéographiques deviennent cohérentes avec les phénomènes du Tertiaire et
n'ont donc pas été profondément bouleversés pendant les glaciations.

La réoccupation post glaciaire des terres peut parfois être reconstituée comme cela s'observe chez certains taxons du genre Aporrectodea (= Nicodrillus). C'est le cas du groupe d'espèces affines avec Ap. longa (Ude) (Ap. gogna, Ap. velox). L'ensemble occupe une zone en entonnoir autour de la haute vallée du Rhône, l'entonnoir s'ouvrant ensuite sur la grande plaine nord européenne des îles britanniques à l'U.R.S.S. On observe cependant dans une zone proximale des refuges les espèces affines qui n'ont pas quitté, semble-t-il, le bassin rhodanien alors que Ap. longa longa et Ap. longa ripicola s'étendent au Nord (fig. 5).

L'aire est limitée par d'autres espèces d' Aporrectodea probablement compétitrices (Ap. giardi giardi, Ap. giardi voconca, Ap. balisa également anécique). Alors que dans sa partie occidentale elle coïncide avec une autre espèce d' Aporrectodea anécique (Ap. nocturna). Cette cohabitation partielle de deux espèces anéciques peut s'expliquer pour des raisons trophiques de partage de ressources (Ferrière, 1980) mais d'une façon générale, et quoique les frontières ne soient pas tranchées et qu'il y ait recouvrement des aires sur les marges, on observe une exclusion très fréquente des espèces Ap. longa, Ap. giardi et Ap. nocturna (Bouché, 1972, p. 535).

D'une façon très générale, la faune nord européenne est pauvre et l'on peut reconnaître l'origine des espèces en zones plus méridionales (il y a actuellement des cas inexplicables comme Allolobophora limicola du bassin rhénan y compris les ex-affluents britanniques).

A ce phénomène général de réoccupation postglaciaire des aires s'ajoutent les transports humains récents déjà évoqués dont on constate pédologiquement les effets par exemple, aux U.S.A. ou au Canada (Langmaid, 1964).

3.6 Les catégories écologiques et les aires de répartition

Au cours des chapitres précédents nous avons suivi en fonction du temps des taxons. Ces évolutions parentales se sont accompagnées du maintien de la vie à travers les générations, c'est-à-dire par l'occupation de niches écologiques souvent précises. Il est très difficile de tracer cette évolution groupe par groupe : il est probable que sur de telles durées les lignages aient occupé différentes niches, successivement ou alternativement. Ceci a conduit à des types morphologiques plus ou moins convergents quoique issus de lignée phylétiquement distincte. Ainsi un classement purement taximétrique nous renseigne d'abord sur des similarités écologiques actuelles et secondairement sur des liaisons phylétiques (Sims, 1980b ; Bouché, 1980). A partir du type Haplotaxida endogé, les lombriciens se sont plus ou moins totalement spécialisés en fonction des sources alimentaires. Les formes étroites, polyhumiques (cf. Lavelle, 2ème partie) tendent à s'installer près de la surface, des racines, ou dans les zones d'écoulement gravitaire de la matière organique (fente de retrait : Allolobophora muldali, drain naturel : Haplotaxis gordioides). Les endogés mésohumiques occupent une position intermédiaire, ils exploitent un sol moyennement riche en matière organique. Les oligohumiques exploitent des zones peu riches en matière organique en consommant beaucoup de sol. Ces derniers sont importants en zones à système tropical (avec des cas propres aux zones humides méditerranéennes : Vignysa popi). Toutes ces adaptations ne se font pas sans un équilibre entre sources organiques, besoins métaboliques et vie microbienne (Lavelle et al., 1980) ; ces trois éléments étant dépendants de facteurs climatiques (voir Lavelle, 2ème partie). L'accumulation de matière organique en surface, importante dans les zones où la production de litière coïncide avec le ralentissement de l'activité biologique (zone méditerranéenne: sécheresse, zone tempérée : froid) conduit à l'existence d'une couche où s'ins-

tallent les lombriciens épigés (tendance au moder ou mull peu actif) à moins que cette couche soit activement enfouie par les lombriciens anéciques (mull actifs). Impliquant un important travail mécanique de transfert (à la différence de tous les autres lombriciens qui ingèrent et défèquent approximativement sur place), toutefois la catégorie écologique des anéciques ne s'est bien développée que chez les Postgastra des climats tempérés et méditerranéens (= Lumbricidae).

Les anéciques créent ainsi eux-mêmes les conditions de maturation micro-biologique de leurs milieux alimentaires, qui après enfouissement sera réingéré (Bouché, 1981). Leur système de galeries et rejets favorise enfin la pénétration de la matière organique de litière dans le sol selon 5 mécanismes (hydrosolubles ; débris par gravité dans les galeries et lacunes ; enfouissement via le tube digestif ; enterré par traction : ex. *Lumbricus* ; dispersé via le métabolisme : assimilation → excrétion) (Dietz, 1979 ; Bouché, 1981).

Ainsi les différentes positions fonctionnelles des lombriciens conduisent à la coexistence de différentes espèces ayant une niche distincte et une compétition réelle mais marginale (coefficient d'exoecie similaire des espèces d'un peuplement : Bouché, 1972, chap. VIII). On peut montrer ainsi dans une même prairie des spécialisations trophiques (Ferrière, 1980) et une compétition interspécifique et inter-stades (Mazaud et Bouché, 1980). Ce schéma, probablement général, explique que la niche globale "lombriciens" soit généralement occupée et que les aires de répartition des divers endogés et anéciques soient stables (les épigés mobiles des milieux temporaires font naturellement exception). Ceci explique que les phénomènes paléogéographiques puissent se lire dans les populations actuelles et inversement que les lombriciens aient occupé leur niche globale au fur et à mesure du développement des écosystèmes épicontinentaux. D'une façon générale, cette occupation de la niche "annélide" semble avoir accompagné le développement des écosystèmes épicontinentaux et

les types d'humus fossiles (Kubiena, 1948) témoignent (Wilcke, 1955) de cette émergence des lombriciens terrestres, émergence associée à l'évolution des végétations. Le type gyttja est associé aux lignées d'oligochètes dulçaquicoles (Lumbriculida, Tubificida, Haplotaxida) les moder et mull peu actifs à l'implantation des lombriciens endogés et les mull actifs aux anéciques. Si certains lumbricidae sont présents dans les tourbières (Omodeo, 1963) leur action y est superficielle et négligeable, il s'agit d'une adaptation secondaire.

Ceci n'exclut pas que çà et là des niches soient vacantes notamment en raison de la faiblesse des moyens migratoires des lombriciens (après glaciation, émergences insulaires, etc.).

IV. CONCLUSION

Depuis au moins la faune d'Ediacara, les ancêtres des lombriciens occupent une position fondamentale dans les écosystèmes en exploitant la matière organique arrivant par gravité à la porosphère suivant un mécanisme complexe d'interrelations (encore mal décrites, assurément très nombreuses et complexes) microorganismes ↔ annélides. Dans ces mécanismes, il y a souvent au moins une analogie, telle celle décrite pour la drilosphère en milieu terrestre (Loquet et al., 1977) et en estuaire marin (Loquet et Dupont, 1977). Les annélides, très efficaces énergétiquement (squelette hydrostatique, poïkilothermie, recherche réduite de nourriture et de partenaire sexuel, protection par le milieu) occupent une niche globale très importante. Avec le développement de la vie épicon-
tinentale s'est adaptée une branche particulière (les oligochètes) dont la lignée Lumbricina est le mode terricole le plus achevé et diversifié. Diverses catégories écologiques marquent les adaptations des lignées lombriciennes et occupent, pour l'essentiel, la niche annélide en milieux épicontinentaux. Les accidents de l'histoire, dérive des continents, tectoniques diverses, glacia-

tions sont restées inscrites dans nombre de groupes relativement immobiles. Cette inscription est rendue relativement indélébile par la spécialisation et le blocage intercompétitifs des populations (Bouché, 1972, chap. VIII) et par l'absence de phase mobile perdue avec l'adaptation à la vie continentale. Ceci n'exclut pas une diversification des communautés et une adaptation de leur structure aux conditions macroclimatiques agissant notamment sur les apports nutritionnels (flore, activité microbienne) (voir Lavelle, 2ème partie). Ceci n'exclut pas des situations particulières exceptionnelles (niche vacante, migrations trans-océaniques, etc.).

Enfin, ceci n'exclut pas des difficultés d'interprétation diverses, à commencer par un dyssynchronisme des coupures taxonomiques classiquement établies dans les diverses familles quoique cette hétérogénéité s'atténue avec les progrès taxonomiques. Une certaine convergence des conclusions peut s'observer par exemple entre les études détaillées de Jamieson (1974) et de Bouché (1972).

On peut conclure que le type "coelomate vermiforme", très tôt mis en place avec l'émergence des métazoaires, occupe probablement depuis le précambrien un rôle dominant dans la porosphère.