

Zool. Jb. Syst. Bd. 102, S. 1—11 (1975)

La reproduction de *Spermophorodrilus albanianus* nov. gen.,
nov. sp. (Lumbricidae)
explique-t-elle la fonction des spermatophores ?

The Reproduction of *Spermophorodrilus albanianus* nov. gen., nov. spec.
(Lumbricidae), does it Explain the Function of Spermatophores ?

Par M. B. BOUCHÉ

Avec une figure

Abstract

Spermophorodrilus albanianus (nov. gen., nov. sp.) presents definite morphological characters which let us conclude to a coupling through spermatophores. This behaviour, usually neglected, might be very wide spread among the earth Oligochetes. The new genus includes two european species with somatical characteristics very different from those of *Bimastos* from America.

1. Introduction

Grâce à un leg de Monsieur MANCE PETRIT que je remercie, l'étude de lombriciens d'Albanie m'a permis d'observer sur une nouvelle espèce (*Spermophorodrilus albanianus*) un phénomène biologique remarquable: les caractères morphologiques indiquent une reproduction obligatoire par spermatophores. Ce mode de reproduction inaccoutumé doit être brièvement comparé à ceux que nous connaissons classiquement chez les lombriciens.

1.1. Accouplements chez les Lumbricidae

Les Oligochètes terrioles, normalement hermaphrodites, échangent mutuellement leurs spermés pendant l'accouplement: chaque individu reçoit, dans des poches spéciales (spermathèques), le sperme du conjoint qui sera utilisé plus tard pour féconder dans le cocon le (ou les) ovule(s) qui y a (ont) été émis. Il y a donc deux fonctions nettement séparées dans le temps: l'insémination résultant de l'accouplement et la fécondation qui suit la production du cocon. Quoique l'autoinsémination soit possible chez les Lumbricidae (ANDRÉ 1963, 1973), elle est essentiellement une anomalie. Enfin, la parthénogenèse a été prouvée par GAVRILOV (1939); elle entraîne souvent chez certains Lumbricidae la régression des organes mâles (particulièrement des puberculum et spermathèques).

J'ai distingué (BOUCHÉ 1969): 1° l'accouplement direct dans lequel l'émission du sperme par le pore mâle se fait directement dans les spermathèques du conjoint, soit à l'aide de pénis (comme chez certaines formes tropicales), soit par des puberculum

(comme *Ailoscolex lacteosporosus*); 2° l'accouplement indirect dans lequel le sperme émis par un pore mâle transite dans une nervure génitale avant d'atteindre le puberculum.

La position postérieure du jabot-gésier, permettant le développement d'une forte musculature céphalique liée aux fonctions «de labour», est une adaptation à la vie endogée. Le puberculum et le clitellum, fonctionnellement liés (BOUCHÉ 1972 p. 102), ne peuvent se trouver au niveau du gésier car ces deux organes sont fonctionnels seulement si la paroi du ver peut s'invaginer à leur niveau.

1.2. Spermatophores

Les spermatophores sont des saccules chitinoïdes, contenant du sperme, portés extérieurement par la paroi de certains lombriciens; ces formations étrangères aux vers qui les portent sont secrétées lors des accouplements. LJUNGSTRÖM (1968) a présenté une amorce de synthèse des données relatives à ces formations.

J'ai observé des spermatophores chez de nombreuses espèces, sans nécessairement les noter car, jusqu'à un passé récent, je ne leur attribuais qu'une importance médiocre. Je peux néanmoins dresser la liste suivante (P = numéro du prélèvement; * = observé par l'auteur; ** = in LJUNGSTRÖM seulement; *** = in LJUNGSTRÖM et observé par l'auteur): *Nicodrilus* (*N. giardi**, *N. longus****, *N. caliginosus****, *N. meridionalis**, *N. nocturnus**), *Eiseniella tetraedra****, *Lumbricus* (*L. terrestris****, *L. moliboeus***), tous les *Octolasion* sensu stricto (*O. cyaneum****, *O. tyrtaeum lacteum**, *O. tyrtaeum tyrtaeum****), *Allolobophora* sensu stricto (*A. icterica****, *A. chlorotica* subsp.***), *Denärobaena* (*D. octaedra**, *D. rubida rubida**, *D. rubida tenuis**: P. 1906, *D. subrubiconda****, *D. franzi***), *D. mammalis**, *D. samarigera***), *Eisenia* (*E. fetida****, *E. carolinensis***), «*Allolobophora*» sensu lato («*A.*» *dubiosa***», «*A.*» *muldali***», «*A.*» *ripicola**: P. 2014) et enfin *Bimastos palustris***). RIBAU COURT (1896) a également indiqué *Lumbricus castaneus*; je doute de ce fait qui n'a pas été retrouvé sur les individus de cette espèce que nous manipulons à notre laboratoire. De plus, l'existence de spermatophores semble toujours liée à la présence d'une glande atriale qui fait défaut chez *L. castaneus*.

2. Diagnoses

2.1. Genre: *Spermophorodrilus* nov. gen.

Lumbricidae de taille moyenne (35 à 85 mm), possédant de 100 à 160 segments; queue de section circulaire à subquadrangulaire; pas de pigmentation. Prostomium pro- à épi-lobique ouvert ou fermé. Pas de sillons longitudinaux. Soies étroitement géminées. Premier pore dorsal antérieur (4/5) 5/6. Néphridiopores alignés. Pore mâle de 1/2 14 à 2/5 16 sur un porophore particulier sécrétant des spermatophores. Clitellum annulaire en (23) 24—29 (30), saillant à maturation (à invagination ventrale). Pas de puberculum ni de spermathèques, mais présence constante de spermatophores en cachets. Vaisseaux latéraux ventraux fusionnés postérieurement au vaisseau ventral. Néphridies à vésicule allongée, linéaire, en «saucisse». Glande de Morren plus ou moins

atrophique; renflements possibles en 10 ou 11. Jabot et post-gésier en positions variables. Organes génitaux mâles sans capsules génitales ni épидидymes (toujours?). Deux paires de vésicules séminales. Reproduction phorale. Espèce type: *Spermophorodrilus albanianus*.

2.2. Espèce: *Spermophorodrilus albanianus* nov. sp.

2.2.1. Morphologie externe (fig. 1)

Population monotypique. Longueur 65–85 mm, largeur 4–5 mm; poids 480–850 mg; 114–132 segments. Forme cylindrique à subquadrangulaire, sans aplatissement clitellien ni caudal. Epithélium souple. Pas de pigmentation cutanée. Prostomium épilobique, 1/2, ouvert. Sillons longitudinaux absents sur le prostomium, le péristomium et les premiers segments; néanmoins, des rides sur le péristomium; sillons transversaux variables et peu accusés en 1/3, 1/2 et 2/3. Soies étroitement géminées, normales; rapport sétal postclitellien 42:3:36:2:66. Chaetophores absents. Pores dorsaux bien-visibles, le premier en (4/5) 5/6. Pores néphridiens moyens, situés sur une ligne dans l'aire B à 1/2 ab de b. Pores mâles en fentes verticales en 3/5 15, aire B, alignés au niveau des soies ab des segments 13 et 17, mais repoussant ventralement les soies ab sur les segments 14–16. Porophores mâles suborbiculaires, saillants, d'extension horizontale 1/3 14–1/y 16 et verticale de 1/3 V à 2/3 B, comportant un méplat ovale (= le sceau) d'extension 2/3 14–1/2 16. Pores femelles moyens, ponctiformes, situés en 1/2 14, aire B, à ab de b. Pores des spermathèques absents. Spermatophores en cachets, plats, constitués d'une base chitinoïde ayant la même surface que le sceau et plaqués sur l'épithélium de (1/2 13) 13/14 à 1/3 15; cette base (= la sole) contient en son centre un saccule subsphérique (= la pupille), enchassé dans une ride ou une scissure, contenant

Tableau 1 Différences morphologiques entre les deux populations de *S. albanianus*

| | Clitellum | Nombre de segments | Poids mg | Stade | Nombre de Spermatophores droite/gauche |
|------------|-----------|--------------------|----------|-----------|--|
| P. 1635 | | | | | |
| Holotype | 24–29 | 124 | 720 | Adulte | 4/1 |
| Paratype 1 | 24–29 | 132 | 830 | Adulte | 2/3 |
| Paratype 2 | 24–29 | 114 | 480 | Adulte | 2/4 |
| P. 1633 | | | | | |
| No 1 | 23–29 | 114 | 230 | Adulte | 1/1 |
| No 2 | 23–29 | 120 | 230 | Adulte | 0/1 |
| No 3 | 23–29 | 117 | 220 | Adulte | 1/2 |
| No 4 | 23–29 | 118 | 310 | Adulte | 3/1 |
| No 5 | 23–29 | 123 | 190 | Adulte | 3/1 |
| No 6 | 23–29 | 124 | 280 | Adulte | 1/1 |
| No 7 | 23–29 | 124 | 270 | Adulte | 2/1 |
| No 8 | (23)–(29) | 123 | 180 | Subadulte | 0/0 |
| No 9 | ?–(29) | 116 | 250 | Subadulte | 0/0 |
| No 10 | 23–29 | tronqué | — | Adulte | 2/1 |

du sperme; les spermatophores, au nombre de 1 à 4, sont implantés de b à 1/2 D. Clitellum en forme d'anneau en 24—29; limites antérieure et postérieure distinctes. Puberclums absents.

2.2.2. Anatomie

Parois moyennes. Dissépiments: le premier en 4/5; faiblement épaissis en 7/8—11/12; les autres sont membraneux. Coeurs en forme de virgule, dans les segments 6 à 11. Les vaisseaux latéro-longitudinaux se jettent dans le vaisseau ventral en arrière du coelome 12. Holonéphridies entériques se terminant par une vésicule néphridienne dorso-ventrale droite, débouchant sans vessie ni canaux collecteurs. Glande de Morren mal caractérisée (des lamelles peu développées en 11—13, sans renflements bilobés, en 11, mais à faibles diverticule en 10). Jabot en 15—16. Gésier en 17—19 (à musculature décroissante de 17 à 19). Typhlosolis débutant graduellement en 23—27, de type massif, bifide, couvert de lamelles longitudinales et comprimé à chaque segment. Organes génitaux mâles normaux, n'ayant pas d'épididymes en 11 et 12. Jonction apparente des canaux déférents en 12; ceux-ci sont finement contournés. Vésicules séminales en 11, 12, réniformes, subégales. Spermathèques absentes. Organes génitaux femelles normaux. Ovaires bien développés en 13. Ovisacs présents, bien développés à partir du dissépiment 13/14 et s'invaginant en 14.

2.2.3. Remarque

Le tube digestif contient un sol assez riche en matière organique non figurée, de décomposition avancée. La morphologie et cet ingestat permettant de conclure que *S. albanianus* est endogé.

2.2.4. Variations et localités

La population type (P. 1635) provient de Bozovec, Albanie; forêt de sapins; date: 18. 05. 1972 (leg P. MANCE). Une deuxième population (P. 1633) provient de Boboshtica, Albanie; forêt de chênes; date: 20. 11. 1971 (leg P. MANCE).

3. Interprétations

3.1. L'accouplement direct phoral

Le mode de reproduction de *Spermophorodrilus albanianus* est particulier. Les animaux sécrètent des spermathèques en cachets constitués d'une base plate (= la sole) incluant dans son centre une masse spermique (= la pupille). La sole a la dimension et la forme ovale du sceau du porophore; elle est fine, souple, de nature chitinoïde; elle est plaquée sur le tégument du conjoint par le porophore qui, vraisemblablement la sécrète (glande atriale). La pupille occupe dans la sole une position identique à celle du pore mâle dans le sceau.

Ainsi, il y a simultanément émission de sperme par le pore mâle et sécrétion de l'enveloppe spermatophorale par la glande atriale. Le sperme est placé directement dans sa position d'attente (accouplement direct), non pas dans le conjoint (spermathèques: accouplement thécal), mais sur celui-ci (spermatophores: accouplement phoral).

Comme dans l'accouplement thécal, c'est vraisemblablement au moment de son passage au niveau des pupilles que le cocon reçoit les spermatozoïdes.

En résumé, l'accouplement phoral se caractérise par:

1. la sécrétion de l'enveloppe spermatophorale chitinoïde par la glande atriale;
2. l'émission du sperme dans le spermatophore;
3. l'échange de spermatophores entre conjoints;
4. la fécondation du cocon au moment de son émission.

En raison de l'origine de ces animaux, ce mode d'insémination n'a pas été établi par observation de lombriciens vivants mais a été déduit la structure morphologique d'après les faits suivants:

1. La surface plane (= sceau) des porophores est identique à la sole des spermatophores.
2. La taille des soles et sceaux est identique dans une même population mais diffère entre populations (P. 1633/P. 1635).
3. Le pore mâle est central, comme la pupille des spermatophores.
4. Le clitellum est parfaitement annulaire; il a donc «perdu» ses puberculums très anciennement... ou n'en a jamais eu.
5. Les organes génitaux mâles sont fonctionnels.
6. Les adultes possèdent toujours des spermatophores, il ne s'agit donc pas d'un organe vestigial.
7. Les spermatophores en cachets sont morphologiquement adaptés à la phorésie en terrier car ils sont intimement plaqués dans les téguments et ne constituent pas des excroissances. Par ailleurs, ils sont situés dans une zone légèrement invaginable, entre deux régions incompressibles (celle des vésicules séminales et celle du jabot-gésier).

Il est impensable d'admettre que des animaux qui ne possèdent pas le couple fonctionnel puberculo-thécal depuis fort longtemps, qui ont différencié deux espèces (cf. § 3.3) dont l'une possède au moins deux populations distinctes et qui conservent des organes génitaux mâles fonctionnels et des glandes atriales développées, produisent sans utilité des spermatophores originaux parfaitement adaptés à une fonction reproductrice. Il est très improbable qu'une évolution morphologique régressive n'ait porté que sur certains organes (clitellum, puberculums, spermathèques), à l'exclusion des autres organes d'un appareil mâle non fonctionnel.

De plus, notons que, chez les Lumbricidae à accouplement thécal, les organes de copulation (pores mâles, puberculums et spermathèques) se développent avant ceux produisant le cocon (AVEL 1929); les accouplements sont possibles chez ces animaux avant le développement complet du clitellum (BOUCHÉ 1972, p. 66). Deux subadultes de la population P. 1633 n'ayant pas de clitellum bien développé ne sont pas inséminés. Ceci tendrait à montrer que la survie des spermatozoïdes serait plus brève dans les spermatophores que dans les spermathèques qui les «alimentent»: le comportement sexuel des animaux y serait adapté.

MOORE (1895) a observé histologiquement la formation des spermatophores et a conclu à leur fonction copulatrice chez *Bimastos palustris*: «Chitinous spicules, or fibres, project from the mouths of those cells into the cavity of the prostate, or as is more accurate, into the atrial cavity, ... The chitinous filaments may, in many cases, be followed some distance into the necks of the cells, wick latter I shall designate as chitinogenous glands.» ...

«From the shape of the atrial cavity and the character of the cell products I was early led to credit this organ with the fabrication of the spermatophores, and it was with considerable satisfaction that I afterwards found spermatophores in the course of manufacture within the cavity.» ... «In *Bimastos*, and we must believe the same of *Criodrillus* (BENHAM 1887; OERLEY 1887), the secretion must precede copulation, and

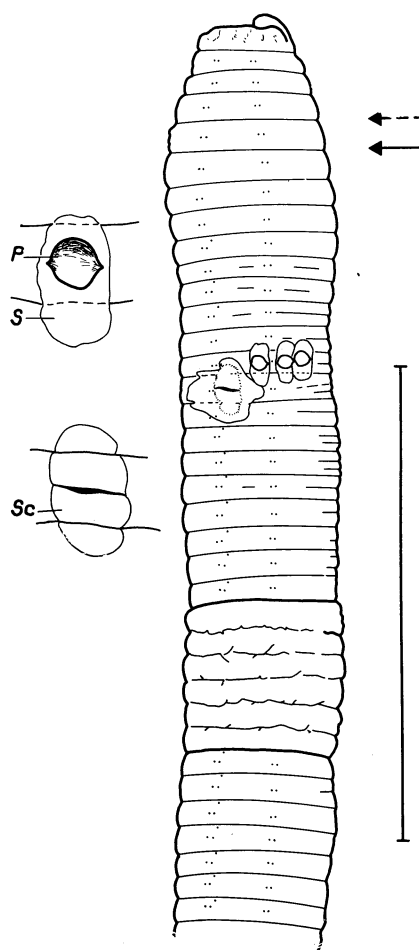


Fig. 1. A droite, vue générale de la partie antérieure de *Spermosphorodrilus albanianus*; échelle = 1 cm; les flèches indiquent le premier pore dorsal. A gauche, détails du spermatophore (P = pupille, S = sole) et du sœcu du poropore (Sc) à un grossissement 3 fois plus élevé.

the latter consist of the transfer of charged spermatothores from the male organs to the body wall of a second individual, there to await final disposition. The whole question of the mechanism and methods of copulation in earthworms is in an exceedingly hazy condition.»

La description précise de MOORE permet de distinguer:

1. une sécrétion chitinoïde «interne» débouchant dans un atrium du porophore mâle et donnant des spermatothores en banderilles (BIMASTOS),
2. une sécrétion chitinoïde externe au niveau d'un sceau et donnant des spermatothores en cachets (*Spermophorodrilus*).

L'atrium et le sceau sont donc fonctionnellement homologues.

3.2. L'insémination chez les terricoles (fig. 1)

Nous pouvons dresser le tableau des différents modes d'accouplement insémination chez les oligochètes terricoles. L'adaptation à la vie endogée entraîne le développement d'une musculature céphalique importante et l'apparition de gésier(s), et oblige les vers à avoir un diamètre constant (= pholéoïptomie). Si le gésier est antérieur, le développement de la musculature est spatialement limité. Si le gésier est postérieur, les canaux déférents sont bloqués à son niveau (ce qui implique un pore mâle antérieur au gésier) et le clitellum, qui ne peut se développer à son niveau, recule. Les contraintes sélectives de la vie en galeries (= pholéoïptomie) entraînent aussi des systèmes complexes à partir de la structure simple de formes «aquatiques». Chez les animaux à progésier, il y a recul des pores mâles au delà du clitellum «à constriction» (= anneau) avec fécondation par pénis ou puberculums. Chez les animaux à postgésier, qui possèdent des puberculums et souvent des nervures génitales, il y a insémination indirecte. Chez les *Spermophorodrilus*, animaux à postgésier, l'insémination reste directe grâce aux spermatothores; l'insémination phorale présente donc grâce à sa simplicité des avantages sélectifs. Ce système coexiste avec l'insémination thécale chez de nombreux animaux (cf. § 1.2.) sans que nous sachions s'il fonctionne. Des divers modes de reproduction croisée peuvent dériver des auto-inséminations : accidentelles lors des accouplements réciproques (ANDRÉ 1963) ou par autocopulation (ANDRÉ et DAVANT 1973). Enfin, il peut y avoir des autofécondations internes, le sperme n'étant plus émis à l'extérieur (cf. SIMS 1969).

3.3. Parthénogenèse et spermatothores

La complexité des modes de reproduction des Lumbricidae, jointe à la variabilité des populations d'une «espèce», limite considérablement la portée des résultats établis sur quelques individus. VÉDOVINI (1972) illustre remarquablement ce phénomène de variation intraspécifique et de non-liaison des caractères régressifs et parthénogénétiques pour *Allolobophora rosea rosea* (Sav.). Il n'est pas possible, sauf cas fréquemment contrôlés, de dire que telle «espèce» a toujours tel mode de reproduction car chaque population peut avoir des modalités différentes (parthénogenèse ou amphigonie, thécale ou phorale, etc.). Dès lors, une attention particulière devrait être apportée aux espèces

possédant des spermatophores, qu'elles aient ou non un ensemble puberculo-thécal bien développé ou une réputation d'agamie.

De nombreux lombriciens produisent des spermatophores (§ 1.2.) normalement en «banderille» c'est-à-dire composés d'une partie chitinoïde, implantée dans la paroi de conjoint (harpon), prolongée d'un saccule spermique. Leur étude méthodique a été négligée, ce qui est à l'origine d'interprétations erronées relatives à la parthénogenèse: l'absence ou l'atrophie de l'ensemble puberculo-thécal n'implique pas une reproduction uniparentale.

Suivant OMODEO (1956) j'ai, à tort, constamment associé une reproduction uniparentale à l'absence d'appareil puberculo-thécal (BOUCHÉ 1972, p. 87 et 107). Les autres synthèses modernes ignorent (EDWARDS et LOFTY 1972) ou écartent (AVEL 1959) la possibilité de reproduction phorale chez les lombriciens. Seul, POP (1948, p. 402) l'admet incidemment pour *Criodrilus lacuum*.

On peut considérer que la reproduction phorale, certaine chez les *Spermophorodrilus*, est très probable chez *Criodrilus lacuum* HOFFM. (POP 1948) et chez certains *Bimastos* sensu stricto. Il serait souhaitable d'étudier cette modalité chez les animaux possédant les potentialités d'une reproduction thécale et phorale conjointes (tels *Allolobophora chlorotica*, *Dendrobaena mammalis*), notamment par ablation des spermathèques.

3.4. Position générique

Le genre *Spermophorodrilus* est créé pour regrouper deux espèces voisines (*S. antiquus* ČERNOSVITOV 1938, et *S. albanianus*) et pour marquer leur isolement dans l'ensemble des Lumbricidae. La conception générique sur laquelle je m'appuie a été développée et justifiée par ailleurs (BOUCHÉ 1972, p. 116); je n'y reviendrai que pour rappeler qu'à côté de «genres-tiroirs», destinés à des classements arbitraires et temporaires, il est possible dans certains cas favorables de définir des genres naturels pour lesquels un faisceau d'éléments permet de montrer les liaisons entre les espèces.

Rappelons que *S. antiquus* a été initialement classé dans les *Eophila* (ČERNOSVITOV 1938); il a été ensuite considéré comme en *Allolobophora* par POP (1941), un *Bimastos* par OMODEO (1956) et un *Allolobophora* par PLISKO (1963). J'admets volontiers que l'on puisse classer ces deux espèces dans le genre artificiel «*Allolobophora*» (sensu POP 1941), mais je considère que les traits remarquables de ces animaux permettent la création d'un genre naturel autonome qui s'est différencié très tôt comme l'attestent les arguments développés au paragraphe 3.1.

Le genre *Bimastos*, longtemps mal défini, a regroupé des espèces appartenant à des lignées différentes mais convergentes notamment par la réduction ou la disparition de l'appareil puberculo-thécal. OMODEO (1956) a remis en honneur ce genre avec une diagnose un peu plus précise mais sans démontrer les liens interspécifiques et en s'appuyant exclusivement sur des caractères banaux ou directement fonction du mode de vie (Caractères généraux: soies géminées; 2 paires de vésicules séminales; moins de 150 segments; clitellum débutant en 20—27; prostomium épi- à tanyloblique; diverticules de la glande de Morren en 10; gésier 17—18 (19). Caractères écologiques: pigments rouges (rarement absents); humicole. Caractères occasionnels: épидидymes absents;

musculature longitudinale fasciculée, $n = 16$ à 18 . La liste des espèces de *Bimastos* (sensu OMODEO) fait ressortir un noyau qui présente une bonne homogénéité et diffère des autres animaux d'affinité douteuse convergeant par la réduction du complexe puberculo-thécal. L'espèce type des *Bimastos* est *B. palustris* MOORE 1885; sa description a été complétée par F. SMITH en 1928 à partir de spécimens originaux. Une diagnose précise des *Bimastos* a été redonnée récemment (GATES 1969) et constitue une base phylétique sérieuse.

Les *Spermophorodrilus* présentent un certain nombre de caractères communs avec les *Bimastos*:

1. des caractères de Lumbricidae banaux (prostomium épilobique; soies géminées, écart $aa > bc$; premier pore dorsal en $5/6$);

2. des caractères de réduction puberculo-thécale (puberculums et spermathèques absents; clitellum subannulaire (annulaire invaginable chez *Spermophorodrilus*). La position antérieure du clitellum 23—28 est optimale pour des animaux à postgésier et sans puberculums;

3. des caractères d'accouplement phoral (glande atriale très développée et spermato-phores).

Trois caractères réellement fondamentaux séparent les *Bimastos* sensu stricto et les *Spermophorodrilus*:

1. Les vaisseaux latéro-longitudinaux se jettent dans le vaisseau dorsal en 10 (?) (*Bimastos*) (SMITH 1928) ou ventral en 12/13 (*Spermophorodrilus*); ceci implique un sens différent de la circulation sanguine dans ces vaisseaux.

2. Les «vésicules néphridiales» sont en forme de U (*Bimastos*) (GATES 1969) ou de saucisses (*Spermophorodrilus*).

3. La sécrétion «interne» de spermato-phores en banderille (*Bimastos*) (MOORE 1895) ou externe en cachet (*Spermophorodrilus*).

On peut donc conclure que, si les *Spermophorodrilus* diffèrent de *Bimastos palustris* par l'opposition endogé-épigé (néphridiopores, pigmentation) et convergent par leur accouplement phoral (glande atriale, spermato-phores, clitellum subannulaire en position postgastrienne, absence d'appareil puberculo-thécal), il s'agit de deux souches distinctes par leur structure fonctionnelle circulatoire, excrétrice et reproductrice.

Les Lumbricidae ont évolué de façon divergente depuis la séparation des continents américain et européen, ce qui a entraîné, au niveau, générique, des différences importantes (*Eisenioides* et *Bimastos* étant endémiques d'Amérique, les autres genres étant eurasiens). J'approuve ainsi les opinions de GATES (1969), en attribuant toutefois un peu moins d'importance à la glande de Morren qui varie en fonction du mode de vie et du pH. On doit ici souligner que les formes de *Spermophorodrilus* sont endogées et connues de Macédoine, pays non affecté profondément par les glaciations du Quaternaire (chorologie stable); cette région n'a jamais été proche de l'Amérique (dans la limite des reconstitutions actuelles de la théorie des plaques = dérive des continents).

3.5. Position spécifique

Spermophorodrilus albanianus diffère de *S. antiquus* essentiellement par la structure postgastrienne (jabot en 14 et gésier en 15—16 chez *S. antiquus*) (ČERNOSVITOV a étudié 11 exemplaires: il ne s'agit donc pas d'une anomalie). Les autres différences (taille, nombre de segments, écarts sétaux, musculature dissépinementaire, etc.) constituent des variations entre populations différentes. Notons néanmoins que le clitellum de l'espèce de ČERNOSVITOV est plus étendu (23—30 (31)) que celui de *S. albanianus*.

Les deux espèces, proches morphologiquement, sont proches biogéographiquement. *S. antiquus* est connu du Mont Vermion, Grèce (ČERNOSVITOV 1938) et de Petrič, Macédoine bulgare (PLISKO 1963).

4. Résumé

Spermophorodrilus albanianus (nov. gen., nov. sp.) présente des caractères morphologiques précis permettant de démontrer l'accouplement par spermatophores. Cette modalité, usuellement négligée, pourrait être largement répandue parmi les Oligochètes terricoles. Le nouveau genre regroupe deux espèces européennes présentant des caractères somatiques distincts de *Bimastos* d'origine américaine.

Spermophorodrilus albanianus (nov. gen., nov. sp.) weist deutliche morphologische Eigenschaften auf, die es ermöglichen, eine Begattung durch Spermatophoren zu beweisen. Dieses Verhalten, das gewöhnlich vernachlässigt wird, könnte bei den Erd-Oligochäten weit verbreitet sein. Das neue Genus umfaßt 2 europäische Arten mit somatischen Charakteren, ganz verschieden gegenüber denjenigen von *Bimastos* in Amerika.

5. Références bibliographiques

- ANDRÉ, F.: Contribution à l'analyse expérimentale de la reproduction des Lombriciens. Bull. biol. Fr. Belg. **81**, 1 (1963), 1—101.
- et DAVANT, N.: L'autofécondation chez les lombriciens. Observations d'un cas d'auto-insémination chez *Dendrobaena rubida* f. *subrubicunda* EISEN. Bull. soc. zool. Fr. **97**, 4 (1973), 725—728.
- AVEL, M.: Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. Bull. biol. Fr. Belg. **63** (1929), 149—318.
- Classe des Annélides Oligochètes. In: GRASSÉ, P. P. «Précis de zoologie», éd. Masson et Cie, Paris **5**, 1 (1959), 224—470.
- BENHAM, W. B.: Studies in Earthworms, III. Quart. j. microsc. sci., **27** (1887).
- BOUCHÉ, M. B.: *Ailoscolex lacteospumosus*, nov. gen., nov. sp. Un ver de terre aux caractères morphologiques et biologiques remarquables (Oligochaeta, Ailoscolecidae, nov. fam.). Rev. écol. biol., sol. **4**, 4 (1969), 525—531.
- Remarques sur quelques Lumbricina de France et conséquences de la découverte de nouveaux taxons Vignysinae (subfam. nov.) et Diporodrilidae (fam. nov.). Pedobiologia **10** (1970), 246—256.
- Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. I.N.R.A., (Ann. zool.-écol. anim., numéro hors série 72/2), 1—671, Paris 1972.
- ČERNOSVITOV, L.: Zur Kenntnis der Oligochätenfauna des Balkans, VI Griechenland. Zool. Anz. **12**, 7/9 (1938), 192—200.
- EDWARDS, C. A., et LOFTY, J. R.: Biology of earthworms. Ed. Chapman and Hall Ltd., 1—283, London 1972.

- GATES, G. E.: On two american genera of the earthworm family Lumbricidae. J. nat. hist. **9** (1969), 305—307.
- GAVRILOV, K.: Sur la reproduction de *Eiseniella tetraedra* (Sav.) forma *typica*. Acta zool. **16** (1939), 21—64.
- LJUNGSTRÖM, P. O.: Spermatophores in three species of swedish Lumbricids. Zool. Anz. **181**, 1/2 (1968), 53—60.
- MOORE, H. F.: On the structure of *Bimastos palustris*, a new Oligochaete. J. morph. **10** (1895), 473—496.
- OERLEY, D. L.: Morphological and biological observations on *Criodrilus lacuum*, Hoffmeister. Quart. j. microsc. sci. **27** (1887), 551—560.
- OMODEO, P.: Contributo alla revisione dei Lumbricidae. Arch. zool. ital., **41** (1956), 129—212.
- PLISKO, J. D.: Materialien zur Kenntnis der Regenwürmer (Oligochaeta, Lumbricidae) Bulgariens. Fragm. faun. **10**, 29 (1963), 426—440.
- POP, V.: Zur Phylogenie und Systematik der Lumbriciden. Zool. Jahrb. **74**, 5/6 (1941), 487—522.
— Lumbricidele din Romania. Anal. acad. republ. pop. române, sect. stiinte geol. geograph. biol., ser. A **1**, 9 (1948), 383—506.
- RIBAUCOURT, E. DE: Etude sur la faune lombricide de la Suisse. Rev. suisse zool. **4** (1896), 1—111.
- SIMS, R. W.: Internal fertilization of Eudrilid earthworms with the description of a new Pareudriline genus and species (Oligochaeta) from Ghana. J. zool., London **157** (1969), 437—447.
- SMITH, F.: An account of changes in the earthworm fauna of Illinois and a description of a new species. Illn. nat. hist. surv. bull. **17** (1928), 347—362.
- VÉDOVINI, A.: Sur les souches provençales d'*Allolobophora rosea* Savigny (Lumbricidae). Bull. soc. zool. Fr. **96** (1971), 4 (1972), 541—545.

Reçu le 6 Juin 1974.

Adresse de l'auteur: Dr. M. B. BOUCHÉ, Station de recherches sur la faune du sol I.N.R.A., F-21034 Dijon (France), 7 rue Sully.

Die Skorpione der Ägäis Beiträge zur Systematik, Phylogenie und Biogeographie

The Egean Scorpions

Von RAGNAR KINZELBACH

Mit 20 Abbildungen

Abstract

Considering all the species of scorpions of Southern Europe and the adjacent parts of Asia (including key for determination and distribution maps) the six species occurring in the countries around the Egean Sea are revised. They belong to the Buthidae (1), Vejovidae (1), and Chaetidae (4). Given are synonyms, morphology as far as it is useful for identification, subspecies, ecology, and distribution. It is suggested that *Euscorpius carpathicus* auct. bedivided into two species: *E. (E.) carpathicus* (L.) s. str., and *E. (E.) mesotrichus* HADŽI.

The coincidence of the pattern of distribution of morphological characteristics with the results of the reconstruction of distribution during the Tertiary period encouraged the establishment of a new theory of the phylogeny of the Euscorpioninae and Calchinae.

Inhaltsverzeichnis

| | |
|---|----|
| I. Einleitung | 12 |
| II. Schlüssel zu den Taxa (Bestimmungstabelle) | 13 |
| III. Die Arten der Ägäis | 15 |
| 1. <i>Mesobuthus gibbosus</i> | 15 |
| 2. <i>Iurus dufourei</i> | 21 |
| 3. <i>Euscorpius (E.) germanus</i> | 26 |
| 4. <i>Euscorpius carpathicus</i> | 28 |
| 5. <i>Euscorpius mesotrichus</i> | 37 |
| 6. <i>Euscorpius italicus</i> | 38 |
| IV. Phylogenie und Herkunft der behandelten Arten | 39 |
| 1. <i>Mesobuthus gibbosus</i> | 40 |
| 2. <i>Iurus dufourei</i> | 42 |
| 3. Euscorpioninae | 42 |
| V. Zusammenfassung | 47 |
| VI. Literatur | 47 |

I. Einleitung

Die Erforschung der Skorpionsfauna der Ägäis war nach WERNER (1936: 17) durch seine eigenen Aufsammlungen abgeschlossen. Diese Aussage traf insofern zu, als seitdem