TROIS MONOGÈNES NOUVEAUX PARASITES BRANCHIAUX DE *PELMATOCHROMIS BUETTIKOFERI* (STEINDACHNER, 1895) (CICHLIDAE) EN GUINÉE

PARISELLE A.* & EUZET L.**

Summary : MONOGENEA GILL PARASITES ON *PELMATOCHROMIS BUETTIKOFERI* (STEINDACHNER, 1895) (CICHLIDAE) IN GUINEA.

Three new species of ancyrocephalid monogeneans *Cichlidogyrus arfii* n. sp. with large hooklets (uncinuli) I, and two *Onchobdella*, *O. melissa* n. sp. and *O. sylverai* n. sp., with dorsal rodshaped transverse bar are described from the gills of the freshwater fish *Pelmatichromis buettikoferi* captured in Konkouré river (Guinea).

KEY WORDS : Monogenea. *Cichlidogyrus arfii* n. sp. *Onchobdella melissa* n. sp. *Onchobdella sylverai* n. sp. gill parasites. *Pelmatichromis buettikoferi*. Cichlidae. fresh water fish. Guinea. West Africa.

Résumé :

Les auteurs décrivent, chez le Cichlidae *Pelmatichromis buettikoferi* (Steindachner, 1895) du fleuve Konkouré en Guinée, trois Monogènes Ancyrocephalidae nouveaux, *Cichlidogyrus arfii* n. sp. à grands uncinuli I, et deux *Onchobdella*, *O. melissa* n. sp. et *O. sylverai* n. sp. à barre dorsale rectiligne.

MOTS CLES : Monogenea. *Cichlidogyrus arfii* n. sp. *Onchobdella melissa* n. sp. *Onchobdella sylverai* n. sp. parasites branchiaux. Cichlidae. *Pelmatichromis buettikoferi*. poissons d'eau douce. Guinée. Afrique de l'Ouest.

INTRODUCTION

Lors d'une mission en Guinée, l'un de nous (A. P.) a pêché et disséqué 13 individus du Cichlidae *Pelmatichromis buettikoferi* (Steindachner, 1895), espèce peu commune, dont la distribution est limitée à la région allant de la Casamance au Libéria (Teugels et Thys van den Audenaerde, 1992). L'étude des parasites branchiaux de ce poisson a permis de récolter plusieurs Monogènes qui se sont révélés être des espèces nouvelles appartenant aux deux genres caractéristiques des Cichlidae africains : *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 et *Onchobdella* Paperna, 1968.

Nous donnons la description de ces espèces nouvelles pour pouvoir discuter de leur originalité.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Les poissons, pêchés dans le fleuve Konkouré (Guinée) à l'aide de filet maillant, ont été disséqués sur le terrain. Les arcs branchiaux gauches, séparés par section dorsale et ventrale, sont conservés au froid (azote liquide) jusqu'à leur examen au laboratoire. Afin de pouvoir vérifier la détermination spécifique des poissons hôtes, les carcasses,

numérotées, sont fixées et conservées dans le formol. Après décongélation, les Monogènes, détachés par un lavage intense de l'arc branchial, sont transférés, individuellement avec une aiguille montée, directement sur une lame dans une gouttelette de mélange picrate d'ammonium-glycérine selon Malmberg (1957). L'ensemble est alors couvert par une lamelle ronde. Après quelques heures, nécessaires à la bonne diffusion du milieu de montage, la lamelle est lutée avec du Glyceel (GURR). À partir de ces préparations l'étude des parasites est complétée par un dessin, à la chambre claire, des pièces sclérifiées du haptéur et de l'appareil copulateur.

La dénomination des pièces du haptéur est celle proposée par Pariselle et Euzet (1995) et leur numérotation celle adoptée à ICOPA IV (Euzet et Prost, 1981). Les mensurations, prises à l'aide d'une table à digitaliser, directement à la chambre claire, sont celles utilisées par Gussev (1962) avec de légères modifications (Figs. 1 et 2). Toutes les mesures sont données en μm par : moyenne $\pm$ écart type (minimum-maximum).

RESULTATS

CICHLIDOGYRUS PAPERNA, 1960

Ancyrocephalidae – Haptéur à quatre gripi (deux dorsaux et deux ventraux) – deux barres transversales (une dorsale avec deux auricules et une ventrale en V à branches mobiles) – 14 uncinuli – Trois paires de glandes céphaliques – Deux ocelles dorsaux à cristallin – Branches intestinales simples unies postérieurement – Testicule médian postérieur – Canal déférent

* Laboratoire de Parasitologie, ORSTOM / C.R.O., B. P. V 18, Abidjan 01, Côte d'Ivoire.

** Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université Montpellier II, Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète, France.
Correspondance : L. Euzet. Tél. : 67 46 33 74, Fax : 67 46 02 56.

Fig. 1-2 – Mensurations utilisées dans ce travail. Fig. 1 : *Cichlidogyrus* – Fig. 2 : *Onchobdella*. BD : barre dorsale; BV : barre ventrale; GD : gripus dorsal; GV : gripus ventral; Pa : pièce accessoire; Pe : pénis.

droit n'entourant pas la branche intestinale – Vésicule séminale présente – Un réservoir prostatique – Appareil copulateur mâle avec pénis tubulaire et pièce accessoire – Ovaire médian prétesticulaire – Ouverture vaginale ventrale sub-médiane – Vagin tubulaire plus ou moins sclérifié – Receptacle séminal présent – Parasite de Cichlidae, exceptionnellement de Cyprinodontidae africains.

Espèce type : *Cichlidogyrus arthracanthus* Paperna, 1960.

Hôte type : *Tristamella simonis* (Günther, 1864).

CICHLIDOGYRUS ARFII N. SP. (Fig. 3)

Hôte : *Pelmatochromis buettikoferi* (Steindachner, 1895).

Habitat : Branchies.

Localité type : Konkouré à Koley, Guinée.

Matériel étudié : 30 individus.

Type déposé au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) sous le numéro : 470 HF, Tg 69.

Paratypes déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) sous le numéro : 470 HF, Tg 70; à "The Natural History Museum" (Londres) : BM (NH) N° 1994.5.5.1 ; au Musée Royal d'Afrique Centrale (Tervuren) sous le numéro : MRAC 37.364.

Les individus adultes mesurent 475 ± 56 (377-584) de longueur et $97 \pm 12,8$ (64-125) de largeur au niveau de l'ovaire. Le pharynx mesure $29 \pm 3,3$ (24-38) dans son plus grand diamètre. Les gripi dorsaux ont un petit manche et une longue et mince garde, la lame arquée est accompagnée par le filament. Ils mesurent $a = 24 \pm 0,9$ (19-26), $b = 16 \pm 0,6$ (13-17), $c = 4 \pm 0,5$ (3-5), $d = 12 \pm 0,7$ (10-13), $e = 8 \pm 0,6$ (7-10). La barre transversale dorsale mesure $x = 37 \pm 4,3$ (24-46), $w = 5 \pm 0,5$ (4-6); $y = 16 \pm 1,5$ (12-18), $h = 9 \pm 1,2$ (7-12). Les gripi ventraux ont un manche plus court que la garde. La lame, avec filament, est régulièrement courbée. Ils mesurent $a = 26 \pm 0,8$ (24-27) $b = 22 \pm 0,7$ (21-24), $c = 5 \pm 0,7$ (4-7), $d = 10 \pm 0,6$ (8-11), $e = 9 \pm 0,6$ (7-10). Sur la face interne de chaque branche de la barre transversale ventrale la zone d'attache de la

Fig. 3 – *Cichlidogyrus arfii* n. sp. BD : barre dorsale; BV : barre ventrale; GD : gripus dorsal; GV : gripus ventral; Pa : pièce accessoire; Pe : pénis; I à VII : uncinuli. La barre représente 25 µm.

musculature est bien marquée. Chaque branche mesure $x = 34 \pm 1,2$ (32-37), $w = 4 \pm 0,4$ (3-5). Les gros uncinuli I mesurent 24 ± 1 (23-27), les uncinuli II, associés chacun à un gripus ventral, ont conservé leur taille larvaire $12 \pm 0,4$ (11-15). Les autres uncinuli, à hampe plus ou moins développée, mesurent III $= 17 \pm 0,6$ (15-18), IV $= 19 \pm 0,6$ (16-20), V $= 19 \pm 0,7$ (17-21), VI $= 18 \pm 0,7$ (17-20), VII $= 15 \pm 0,6$ (13-17).

L'appareil copulateur mâle (Fig. 3 Pe), est composé d'un pénis tubulaire de fort diamètre débutant par un petit élargissement basal. Ce pénis, légèrement arqué dans le 1/3 distal, mesure $Pe = 64 \pm 2,5$ (60-71). La pièce accessoire est une lame étroite parallèle au pénis et, comme lui, légèrement arquée dans sa partie distale (Fig. 3 Pa). Elle mesure $Pa = 56 \pm 2$ (52-61). L'ouverture vaginale est marquée par une épaisse sclérification irrégulière.

Remarques

Parmi toutes les espèces du genre *Cichlidogyrus* actuellement connues le parasite que nous venons de décrire se rapproche, par la morphologie du pénis et de la pièce accessoire, de *Cichlidogyrus halli* (Price et Kirk, 1967), et de *Cichlidogyrus dionchus* Paperna,

1968. Il se distingue de la première espèce par la présence dans le haptère de grands uncinuli I et le trajet moins sigmoïde du pénis et de la seconde par la taille du pénis et de la pièce accessoire (25 µm, mesurée sur le type MRAC 35 585, hôte : *Sarotherodon galilaeus*). Le parasite de *Pelmatochromis buettikoferi* représente une espèce nouvelle que nous proposons de nommer *Cichlidogyrus arfii* en hommage à notre collègue le Docteur R. Arfi.

ONCHOBDELLA PAPERNA, 1968

Ancyrocephalidae – Haptère avec quatre gripi (deux dorsaux grands, deux ventraux petits) – trois barres transversales (une dorsale, deux ventrales nettement séparées) – 14 uncinuli – Trois paires de glandes céphaliques – Deux paires d'ocelles (les postérieurs à cristallin) – Deux branches intestinales unies postérieurement – Testicule postérieur intercaecal – Canal déférent entourant la branche intestinale gauche – Une vésicule séminale – Un réservoir prostatique – Pénis tubulaire avec pièce accessoire – Ovaire médian prétesticulaire – Ouverture vaginale latérale

droite – Parasite de Cichlidae africains.

Espèce type : *Onchobdella voltensis* Paperna, 1968.

Hôte type : *Hemichromis fasciatus* Peters, 1858.

ONCHOBDELLA MELISSA N. SP. (Fig. 4)

Hôte : *Pelmatochromis buettikoferi* (Steindachner, 1895).

Habitat : Branchies.

Localité : Konkouré à Koleya, Guinée.

Matériel étudié : 29 individus.

Holotype déposé au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) sous le numéro : 466 HF, Tg. 65

Paratypes déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) sous les numéros : 466 HF, Tg 65 et 467 HF, Tg 66; à "The Natural History Museum" (Londres) : BM (NH) N° 1994 5.5.2 ; au Musée Royal d'Afrique Centrale (Tervuren) sous les numéros : MRAC 37.365 A et 37.366 B.

Les individus adultes, trapus, mesurent 350 ± 50 (246-478) de longueur et 60 ± 10 (39-79) de largeur au niveau de l'ovaire. Le pharynx, en forme de barrillet, mesure $28 \pm 4,1$ (19-37) de diamètre. Dans le haptère, séparé du corps par un léger étranglement transversal, les grands gripi dorsaux ont une longue garde coiffée à son extrémité distale par une formation en calotte. Le manche est réduit. La lame forme au tiers distal un léger élargissement après lequel elle se coude presque à angle droit. Le filament, épais et bien sclérifié, débute au tiers proximal de la lame et vient en recouvrir la pointe (Fig. 4 GD). Ces gripi dorsaux mesurent $a = 33 \pm 1,5$ (30-36), $b = 25 \pm 1,5$ (23-28), $c = 0,4 \pm 0,2$ (0,1-1,2), $d = 11 \pm 0,8$ (10-13), $e = 18 \pm 1$ (16-20). La barre transversale dorsale rectiligne (Fig. 4 BD) mesure $x = 33 \pm 1,3$ (31-36) et $w = 5 \pm 0,8$ (3-6). Les petits gripi ventraux ont un manche à peine marqué et une garde assez longue, la lame est régulièrement arquée (Fig. 4 GV). Sur le vivant on a observé une minuscule oncosité sur la courbure interne de la lame un peu avant la pointe. Ces gripi mesurent $10 \pm 0,4$ (9-11). Le filament coiffant la lame existe mais il est souvent difficilement décelable après coloration. Les barres transversales ventrales, en fuseau étroit, s'effilent à leur extrémité latérale (Fig. 4 BV) qui semble liée à un gripi ventral sans qu'il y ait un rattachement direct apparent. Ces barres mesurent $x = 19 \pm 1,5$ (14-22). Les 14 uncinuli semblables mesurent $12 \pm 0,9$ (9-14). Ils ont la disposition décrite chez de nombreux Ancyrocephalidae uncinuli I medio-ventraux; II associés chacun à un gripi ventral; III et IV latéro-dorsaux; V, VI et VII latéro-ventraux.

L'anatomie correspond à celle du genre *Onchobdella*. Le canal déférent entoure la branche intestinale gauche. Le pénis tubulaire mince débute par une

petite ampoule basale. Il est enroulé en crosse et sa partie distale coulisse dans une gouttière de la pièce accessoire (Fig. 4 Pe). Il mesure $Pe = 69 \pm 2,9$ (62-77). La pièce accessoire est composée de deux lames. La première, creusée en gouttière, pointue à son extrémité, est issue d'un élargissement soudé à l'ampoule basale du pénis. Elle mesure $33 \pm 1,4$ (30-36). L'autre, aussi terminée en pointe, légèrement plus courte est articulée sur la première. (Fig. 4 Pa). Un court vagin $Vg = 16 \pm 1,1$ (14-18), à ouverture droite légèrement sclérifiée, aboutit à un large réceptacle séminal globuleux ante-ovarien.

Remarques

Le genre *Onchobdella* décrit par Paperna en 1968 et 1969, compte actuellement six espèces parmi lesquelles on peut séparer deux ensembles. Le premier, caractérisé par une barre transversale en U inversé, comprend *Onchobdella voltensis* Paperna, 1968 et *O. bopeleti* Bilong-Bilong et Euzet (sous presse) de *Hemichromis fasciatus*, *O. pterigyalis* Paperna, 1968 et *O. spirocirra* Paperna, 1968 de *Hemichromis bimaculatus*. Le deuxième ensemble, composé d'espèces avec une barre transversale dorsale rectiligne, comprend *O. aframae* Paperna, 1968 de *Hemichromis fasciatus* et *O. krachii* Paperna, 1968 de *Chromidotilapia guentheri*.

Onchobdella melissa entre dans le deuxième ensemble. Cette espèce qui se distingue de *O. aframae* par la morphologie et la taille du complexe génital ressemble beaucoup à *O. krachii* par la morphologie du pénis, mais la pièce accessoire de l'appareil copulateur est différente. Elle se distingue également par la longueur de la barre transversale dorsale et par le rapport de taille entre le gripi dorsal et une barre transversale ventrale. Chez *O. krachii* ce rapport est voisin de $1 : 30-35/28-30$ alors que chez *O. melissa* il est nettement supérieur à $1 : 30-36/14-22$. Ces différences étant constantes nous estimons que le parasite de *Pelmatochromis buettikoferi* représente une espèce nouvelle et nous proposons de la nommer *Onchobdella melissa* en la dédiant à Melle Melissa Pouyaud.

ONCHOBDELLA SYLVERAI N. SP. (Fig. 5).

Hôte : *Pelmatochromis buettikoferi* (Steindachner, 1895)

Habitat : Branchies.

Localité type : Konkouré à Koleya, Guinée.

Matériel étudié : 30 individus colorés et montés au Malmberg.

Type déposé au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) sous le numéro : 468 HF, Tg 67.

Paratypes déposés au Muséum National d'Histoire

4

Fig. 4 – *Onchobdella melissa* n. sp. BD : barre dorsale; BV : barre ventrale; GD : gripus dorsal; GV : gripus ventral; Pa : pièce accessoire; Pe : pénis; II : uncinulus; Vg : vagin. La barre représente 25 µm.

5

Fig. 5 – *Onchobdella silverai* n. sp. BD : barre dorsale; BV : barre ventrale; GD : gripus dorsal; GV : gripus ventral; Pa : pièce accessoire; Pe : pénis; II : uncinulus; Vg : vagin. La barre représente 25 µm.

Naturelle (Paris) sous les numéros : 466 HF, Tg 65 et 467 HF, Tg 66; à "The Natural History Museum" (Londres) : BM (NH) N° 1994 5.5.3 ; au Musée Royal d'Afrique Centrale (Tervuren) sous les numéros : MRAC 37 365 B et 37 366 A.

Les individus adultes mesurent $383 \pm 60,2$ (260-530) de longueur, et $56 \pm 11,5$ (40-86) de largeur au niveau de l'ovaire, le pharynx mesure 27 ± 4 (17-35) dans son plus grand diamètre. Les gripi dorsaux ont le manche à peine marqué et une longue garde (Fig. 5 GD). Le filament est bien sclérifié. Ces gripi dorsaux mesurent $a = 46 \pm 1,1$ (44-49), $b = 35 \pm 0,9$ (33-38), $c = 3 \pm 0,6$ (2-4), $d = 18 \pm 1$ (16-20), $e = 21 \pm 0,8$ (19-23). La barre transversale dorsale simple, rectiligne (Fig. 5 BD) mesure $x = 46 \pm 1,7$ (43-49), $w = 4 \pm 0,5$ (3-5). Les gripi ventraux à lame relativement longue (Fig. 5 GV) mesurent $16 \pm 0,4$ (15-17). Comme précédemment le filament est difficilement visible sur les animaux fixés et colorés au Malmberg. Les barres transversales ventrales sont de minces tigelles effilées à leur extrémité latérale (Fig. 5 BV). Elles mesurent $x = 24 \pm 2,2$ (20-30). Les uncinuli, petits, sont sensiblement de même taille et mesurent $13 \pm 0,9$ (10-15) de longueur (Fig. 5 II). Leur disposition est identique à celle décrite chez *O. melissa* avec chaque uncinulus II associé à un gripius ventral.

L'appareil copulateur mâle est composé d'un pénis tubulaire et d'une pièce accessoire. Le pénis arqué (Fig. 5 Pe) débute par une petite ampoule basale sur laquelle est soudé un talon large et massif. Il mesure $Pe = 66 \pm 2,7$ (60-71). La pièce accessoire est soudée sur l'ampoule basale du pénis. Elle est composée d'une lame étroite creusée en gouttière mesurant $Pa = 29 \pm 1,2$ (27-33), et d'une deuxième lame, plus courte, articulée sur la première (Fig. 5 Pa). Le vagin est un tube de faible diamètre, à paroi légèrement sclérifié, ouvert latéralement sur le côté droit du corps. Il mesure $Vg = 17 \pm 1,1$ (15-19).

Remarques

Cette deuxième espèce d'*Onchobdella* parasite de *P. buettikoferi* appartient, comme *O. melissa*, au groupe à barre transversale dorsale rectiligne. Comme pour *O. melissa*, la morphologie de l'appareil copulateur mâle sépare *O. sylverai* de *O. aframae* mais la rapproche de *O. krachii*. On peut cependant les distinguer par le rapport entre la taille du gripius dorsal et d'une barre transversale ventrale, ce rapport est toujours nettement supérieur à 1 (46/24) chez *O. sylverai*. On distingue aisément cette espèce de *O. melissa* par la taille des gripius dorsaux qui dépassent régulièrement 40 (46 en moyenne) (au lieu de 30-35) et par la longueur de la barre transversale dorsale. Ces différences dans la morphologie et la taille de pièces sclérifiées existent chez tous les individus étudiés.

Nous estimons que cet Ancyrocephalidae représente bien une espèce nouvelle que nous proposons de nommer *Onchobdella sylverai* n. sp. en la dédiant à notre collègue Mr. Sylvera.

DISCUSSION

Le parasitisme de *Pelmatochromis buettikoferi* par deux Monogènes du genre *Onchobdella* peut être avancé comme un argument en faveur du rapprochement du genre *Pelmatochromis* avec deux autres genres de *Cichlidae* : *Chromidotilapia* et *Hemichromis* dont les représentants sont aussi parasités par des espèces d'*Onchobdella*. Ce rapprochement systématique, déjà admis par les Ichthyologistes, sur des critères morpho-anatomiques, vient d'être confirmé par le résultats d'une étude génétique réalisée, chez ces poissons, par L. Pouyaud (1994).

Comme nous l'avons remarqué les espèces du genre *Onchobdella* peuvent être réparties en deux ensembles, le premier chez qui les espèces ont une barre transversale dorsale en U inversé et le second chez qui cette barre est droite. La répartition de ces parasites au sein des *Cichlidae* hôtes est la suivante : *Pelmatochromis buettikoferi* et *Chromidotilapia guentheri* possèdent des espèces d'*Onchobdella* à barres droites, *Hemichromis bimaculatus* est parasité par deux espèces d'*Onchobdella* toutes deux à barre transversale en U inversé, *Hemichromis fasciatus* par contre possède à la fois des espèces d'*Onchobdella* à barre transversale droite et en U inversé. Peut-on expliquer cette différence de parasitisme par l'étendue de l'aire de répartition du poisson hôte ? *Pelmatochromis buettikoferi*, *Chromidotilapia guentheri* et *Hemichromis bimaculatus* ont une aire géographique restreinte à la région Ouest africaine du Sénégal au Cameroun, alors que *Hemichromis fasciatus* a une large répartition africaine (Sénégal, Niger, Nil, Tchad, Zaïre, Zambèze).

Nous sommes conscients que, par rapport à l'importance de la faune des *Cichlidae* africains, nos résultats restent parcellaires, il faudrait connaître les autres *Cichlidae* parasités par des espèces d'*Onchobdella* pour savoir si le parasitisme par ces Monogènes marque une parenté réelle entre les poissons hôtes.

RÉFÉRENCES

- BILONG BILONG C.F. & EUZET L. *Onchobdella bopeleti* (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite branchial de *Hemichromis fasciatus* (Peters, 1857) (Cichlidae). *Revue de Zoologie Africaine*, sous presse.

- EUZET L. & PROST M. Report of the meeting on Monogenea : systematics, biology and ecology. *In* : Slusarski, W. (Edit.) *Review of advances in parasitology*. Warsaw : P.W.N. Polish Scientific Publishers, 1981, 1003-1004.
- GUSSEV A.V. Monogenoidea. *In* Bychovskaya-Pavlovskaya, I. E. *et al.* (Edit.) Key to parasites of freshwater fish of the USSR. Moscow-Leningrad : Academiya Nauk SSSR, 1962, 919 pp. (Translated from Russian by Israel Program Scientific Translation, Ser. n° 1136, Jerusalem, 1964).
- MALMBERG G. [On the occurrence of *Gyrodactylus* on Swedish fishes.] (In Swedish, with description of species and a summary in English.) *Skrifter utgivna av Södra Sveriges Fiskeriförening*, (1956), 1957, 19-76.
- PAPERNA I. *Onchobdella* n. gn. new genus of monogenetic trematodes (Dactylogyridae Bychowski, 1933) from cichlid fish from West Africa. *Proceedings of Helminthological Society Washington*, 1968, 35, 200-206.
- PAPERNA I. Monogenetic Trematodes of fish of the Volta Bassin and South Ghana. *Bulletin de l'Institut français d'Afrique Noire*, 1969, sér. A , 31, 840-880.
- PARISELLE A. & EUZET L. Gill parasites of the genus *Ciclidogyrus* Paperna, 1969 (Monogenea, Ancyrocephaliidae) from *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862), with descriptions of six new species. *Systematic Parasitology*, (sous presse).
- POUYAUD L. Génétique des populations de Tilapias d'intérêt aquacole en Afrique de l'Ouest : Relations phylogénétiques et structuration populationnelle. Thèse de Doctorat. Université Montpellier II. 1994.
- TEUGELS G.G. & THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E. Cichlidae *in* : Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. (Lévêque, Paugy, Teugels édit.) ORSTOM, Faune tropicale 28, Tome 2, 1992, 714-779.

Accepté le 11 janvier 1995