

# La néochétotaxie majorante prosomatique chez les Pseudoscorpions Neobisiidae: *Neobisium pyrenaicum* et *N. mahnerti* sp. n.

JACQUELINE HEURTAULT<sup>1</sup>

## Résumé

Description de 2 nouvelles espèces de Pseudoscorpions Neobisiidae: *Neobisium* (*N.*) *pyrenaicum* et *N.* (*N.*) *mahnerti*. Ces deux nouvelles espèces constituent deux exemples de néochétotaxie majorante prosomatique chez les Pseudoscorpions Neobisiidae dont la formule orthochétotaxique prosomatique fondamentale est: 4 (antérieures). 6 (oculaires). 6 (médianes). 6 (postérieures).

## Resumen

Se describen dos nuevas especies de Pseudoscorpiones Neobisiidae: *Neobisium* (*N.*) *pyrenaicum* y *Neobisium* (*N.*) *mahnerti*.

Estas nuevas especies constituyen dos ejemplos del incremento prosomático de la neochetotaxia en los Pseudoscorpiones Neobisiidae, cuya fórmula ortoquetotáxica prosomática fundamental es la siguiente: 4 (anteriores). 6 (oculares). 6 (medianos). 6 (posteriores).

## Summary

Two new species of Pseudoscorpions belonging to the family Neobisiidae are described: *Neobisium* (*N.*) *pyrenaicum* and *N.* (*N.*) *mahnerti*. These two new species are examples of prosomatic increasing neochetotaxy in Pseudoscorpions Neobisiidae in which the basic prosomatic orthochetotaxic formula is as follows: 4 (anterior). 6 (ocular). 6 (median). 6 (posterior).

En 1931, J. C. CHAMBERLIN dans «The Arachnid order Chelonethida» écrit: «The carapax is more or less beset with setae. The arrangement of these setae is of considerable generic and specific importance and should be studied in that connection. The description and study of these setae are here referred to as "chaetotaxy" following the practice of Entomologists». J. C. CHAMBERLIN recommande l'usage de la formule  $a - p. (t)$  où:  $a$  indique le nombre de soies antérieures

$p$ , le nombre de soies postérieures  
 $t$ , le nombre total de soies.

En 1963, MAX BEIER, dans «Bestimmungsbüchez zur Bodenfauna Europas» affirme: «Für taxonomische Zwecke bedeutungsvoll ist oft die Chaetotaxie (Anzahl und Stellung der Borsten) des Carapax, besonders dann, wenn die Borstenzahl gering ist. So trägt zum Beispiel der Carapax vieler

---

(1) Laboratoire des Arthropodes. Muséum National d'Histoire Naturelle.  
61, rue de Buffon. 75005 Paris.

Chthoniiden 16 Borsten in typischen Anordnung, hiervon 4 am Vorder- und 2 am Hinterrand. Die Formel lautet dann: 4-2,16».

En 1965, 1967, 1968, P. D. GABBUTT et M. VACHON, après une série d'étude de populations de différents Neobisiidae (*N. muscorum*, *R. lubricus*, *M. cambridgei*) concluent en ce qui concerne la chétotaxie céphalothoracique: «The total number of Chetae carried on the cephalothorax by the deutonymph and adult is slightly variable (21-24 chetae). Moreover despite the variability this total must be considered as an important distinction between species or groups of species». Le mérite de ces auteurs est d'avoir déterminé des territoires antérieur, oculaire, médian et postérieur. Les résultats obtenus sont prometteurs: 1.°) le nombre de soies du tergite 1 varie peu et correspond presque au nombre de soies portées par le bord postérieur du céphalothorax. Par exemple, la tritonymphe de *N. muscorum* a 6-7 soies sur le bord postérieur du céphalothorax et 6 sur le premier tergite. La même correspondance a été trouvée chez les autes nymphes et les adultes. 2.°) L'adulte porte au moins une, souvent deux (parfois trois), microchètes de chaque côté en avant des yeux. Ces microchètes sont aussi présentes chez les tritonymphes (elles sont rarement absentes). Certaines espèces de *Neobisium* adultes ne portent jamais de microchètes oculaires (*N. simoni* par exemple).

Dans un travail de 1974, V. MAHNERT établit pour *Acanthocreagris gallica* (Ideobisiinae) que la formule chétotaxique céphalothoracique de base est valable dès la deutonymphe et qu'il y a ainsi différenciation spécifique entre *Acanthocreagris gallica*, dont la formule est: 4-6-6-6, et *Microcreagris cambridgei* de formule: 4-4-6-6. Comme P. D. GABBUTT et M. VACHON, V. MAHNERT conclut que seule une variation limitée existe.

Les formules de base (ou modèles fondamentaux) sont établies par l'étude du développement postembryonnaire (une formule est d'autant plus valable qu'elle est fixée précocement au cours du développement) et par la fréquence: le nombre de soies retenu pour un territoire est celui qui se présente avec la fréquence la plus élevée.

#### LA FORMULE CHÉTOTAXIQUE PROSOMATIQUE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

##### **Neobisium caporiaccoi:**

protonymphe: 4.6.4.4.

deutonymphe: 4.(+ microchètes).6.6.(6-9)

tritonymphe: 4.(+ microchètes).6.6.(8-9)

adulte: 4.(+ microchètes).6.6.(8-9)

##### **N. carpenteri:**

protonymphe: 4.6.4.4.

deutonymphe: 4.6.(6-7).(6-7).

tritonymphe: 4.6.6.(6-7).

adulte: 4.4.(5-7).6.

**N. muscorum:**

protonymphe: (3-5).6.(4-5).4.  
 deutonymphe: (4-5).(6-7).6.(4-6).  
 tritonymphe: (3-4).6.(6-7).(6-7).  
 adulte: 4.6.6.(6-8).

**Roncus lubricus:**

protonymphe: 4.4.6.4.  
 deutonymphe: 4.4.8.6.  
 tritonymphe: (4-5).(5-7).(7-8).6.  
 adulte: 4.(5-7).(7-8).6.

**Occitanobisium coiffaiti:**

deutonymphe: 4.4.4.6.  
 tritonymphe: 4.4.6.6.  
 adulte: 4.4.(6-7).(6-8).

**Microcreagris (Roncocreagris) cambridgei:**

protonymphe: 4.4.4.4.  
 deutonymphe: 4.4.6.6.  
 tritonymphe: 4.4.6.6.  
 adulte: 4.4.(6-7).(6-7).

**Acanthocreagris gallica:**

protonymphe: 4.6.4.4.  
 deutonymphe: 4.6.6.6.  
 tritonymphe: 4.(6-7).6.6.  
 adulte: 4.6.6.6.

## FORMULES DE BASE DE QUELQUES ESPÈCES DE NEOBISIIDAE

*Acanthocreagris gallica*: 4.6.6.6.  
*Microcreagris (R.) cambridgei*: 4.4.6.6.  
*Neobisium muscorum*: 4.6.6.(6-8)  
*Neobisium carpenteri*: 4.4.6.6.  
*Neobisium caporiaccoi*: 4(+ microchètes).6.6.(6-9).  
*Neobisium gineti*: 4.6.8.6.  
*Neobisium cavernarum*: 4.6.6.6.  
*Neobisium jugorum*: 4.8.7?.6.  
*Neobisium balazuci*: 4.6.6.6.  
*Occitanobisium coiffaiti*: 4.4.6.6.  
*Roncobisium leclerci*: 4.6.6.6.

## LES ESPÈCES ÉPIGÉES A NÉOCHÉTOTAXIE MAJORANTE PROSOMATIQUE

### A — *Neobisium* (N.) *pyrenaicum* sp. n.

#### MATÉRIEL

10 adultes, 4 tritonymphes, 1 protonymphe. Pyrénées orientales: lac Lanoux (herbes). H. Coiffait coll., 9-XII-1958. Mâle type inventorié au M.N.H.N. de Paris sous le numéro 608.

#### MÂLE TYPE

Céphalothorax (fig. 5) bien pigmenté, presque carré, avec un petit épistome (angle au sommet très peu différent de 80°) et 2 paires d'yeux convexes, la paire antérieure éloignée du bord antérieur du céphalothorax d'environ les deux tiers de son diamètre. Quatre soies antérieures, 13 (!) dans la région oculaire, 20 (!) dans la région médiane, 10 au bord postérieur. Aucune microchète.

Formule tergale: 9.13.13.14.18.16.17.17.15.12.

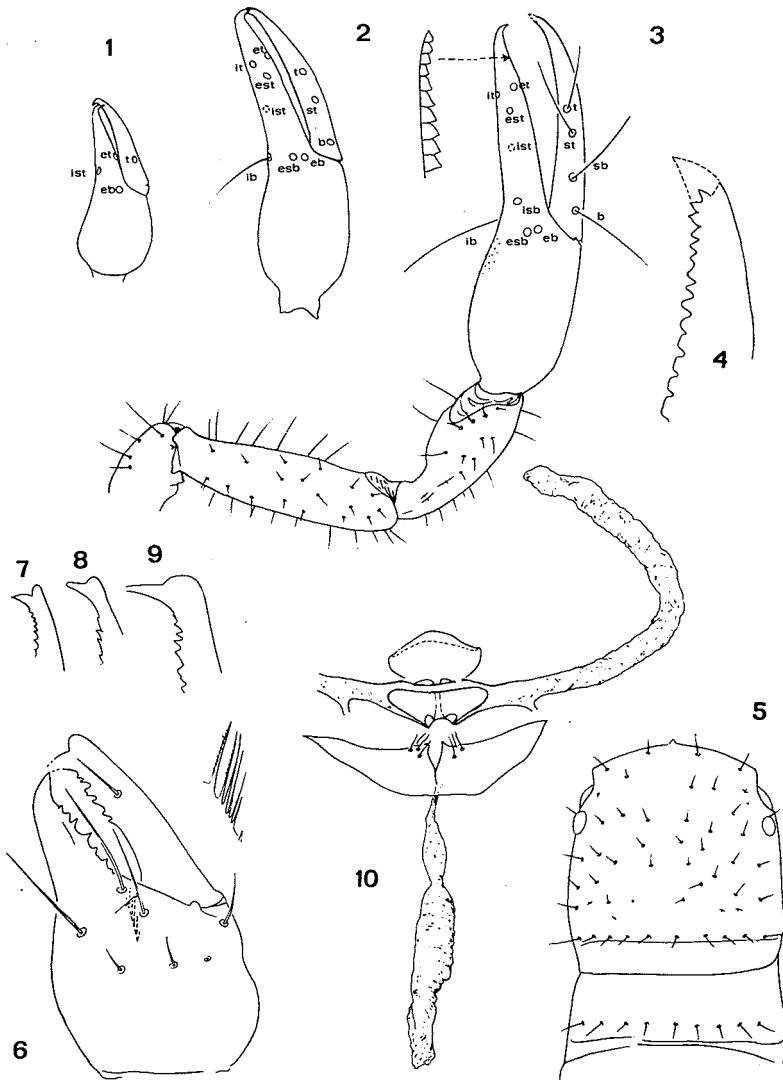
Processus maxillaire à 3 soies inégales.

Hanches: 6 et 7 soies aux hanches des pattes-mâchoires, 7 et 8 aux hanches des pattes 1, 6 et 7 aux hanches des pattes 2, 5 et 6 aux hanches des pattes 3, 9 aux hanches des pattes 4. Processus latéral de la première paire de hanches de 45° environ, mamelon médian pourvu de spicule.

Région génitale et sternites: 3 et 4 petites soies à l'intérieur de la chambre génitale. Appareil génital (fig. 10) à sac génital médian atteignant le bord postérieur du 5ème sternite, à sacs génitaux latéraux longs, isodiamétriques. Deux groupes de 3 soies sur l'opercule génital. Vingt soies sur la plaque génitale postérieure. Deux soies au-dessus des stigmates antérieurs, 2 et 3 au-dessus des stigmates postérieurs, 11 soies sur le sternite 4, 16 sur le sternite 5, 18 sur le sternite 6, 19, sur le sternite 7, 18 sur le sternite 8, 17 sur le sternite 9 et 12 sur le sternite 10.

Chélicères: flagelle typique de *Neobisium* à 7 soies, la petite proximale isolée, la distale sur un mamelon, dentelée ainsi que la subdistale (fig. 6). Tubercule fileur en dôme, plus haut que celui de la femelle. Sept soies sur la main.

Pattes-mâchoires: trapues (fig. 3). Trochanter à protubérance faible, fémur lisse, 3 fois plus long que large, à pédoncule net. Pince 3, 4 fois plus longue que large, main 1,6 fois plus longue que large, granulée faiblement sur la face interne. Doigt 1,2 fois plus long que la main. Dents revenant nettement de la face interne sur la face latérale externe du doigt mobile. Trente et une dents au doigt mobile: les 10 distales pointues suivies de dents plates et plus larges. Quarante ou 42 dents au doigt fixe, toutes pointues sauf les 2 ou 3 proximales. Trichobothries: *t* basale par rapport à *est*, disposition de *eb* et *esb* typique des *Neobisium* (fig. 3).



*N. pyrenaicum* n. sp.

1, 2, 3, 4: Pincés droites de la protonympe, de la tritonympe, du mâle type (*t*, *st*, *sb*, *b*: trichobothries terminale, subterminale, sub-basale et basale; *et*, *est*, *esb*, *eb*: trichobothries externes terminale, subterminale, subbasale, basale; *it*, *ist*, *isb*, *ib*: trichobothries intrines terminale, subterminale, subbasale, basale). — 5: Céphalothorax du mâle type. — 6: Chélicère droite et détail du flagelle. — 7, 8, 9: extrémité du doigt mobile de la chélicère de la protonympe, de la tritonympe et du mâle. — 10: Appareil génital du mâle holotype.

Dimensions en millimètres du mâle holotype: Corps: 1,600; céphalothorax: 0,411-0,336; pattes-mâchoires, fémur: 0,327-0,109; tibia: 0,268-0,117; pince sans pédoncule: 0,571-0,168; main avec pédoncule: 0,268-0,168; doigt: 0,331.

#### MÂLE PARATYPE

Céphalothorax: 4 soies antérieures, 10 soies oculaires (+ 1 microchète), 15 soies médianes, 14 postérieures.

Formule tergale: 12.13.15.15.18.20.17.17.

Processus maxillaires et hanches: 3 soies au processus maxillaire, 7 e 8 aux hanches des pattes-mâchoires, 9 et 10 aux hanches des pattes 1, 8 et 10 aux hanches des pattes 2, 4 et 7 aux hanches des pattes 3, 11 et 13 aux hanches des pattes 4.

Région génitale et sternites: 2 groupes de 3 soies sur l'opercule génital, 29-30 soies sur la plaque génitale postérieure, 2 et 4 soies au-dessus des stigmates antérieurs, 3 au-dessus des stigmates postérieurs, 13 soies sur le sternite 4, 18 sur le sternite 5, 19 sur le sternite 6, 15 sur les sternites 7 et 8, 18 sur le sternite 9 et 17 sur le sternite 10.

Pattes-mâchoires: fémur 3,6 fois plus long que large, pince 4,8 fois plus longue que large, doigt 1,2 fois plus long que la main, main granulée légèrement sur la face interne. Quarante sept dents au doigt fixe, pointues, assez régulières; 33 au doigt mobile, les 3 distales, pointues, revenant nettement sur la face latérale du doigt, les 7 dents distales, pointues, les autres devenant de plus en plus plates de la région distale à la région proximale. Trichobothries comme chez l'holotype.

Chélicères: tubercule fileur plus arrondi, les 3 dents médianes du doigt mobile plus grosses que chez l'holotype, bien découpées. Cinq ou 6 grosses dents basales au doigt fixe. Six soies sur la main.

Dimensions en millimètres du mâle paratype: céphalothorax: 0,378-0,369; patte-mâchoire, fémur: 0,361-0,100; tibia: 0,285-0,109; pince: 0,621-0,151; main: 0,294-0,151; doigt: 0,369.

#### FEMELLE PARATYPE

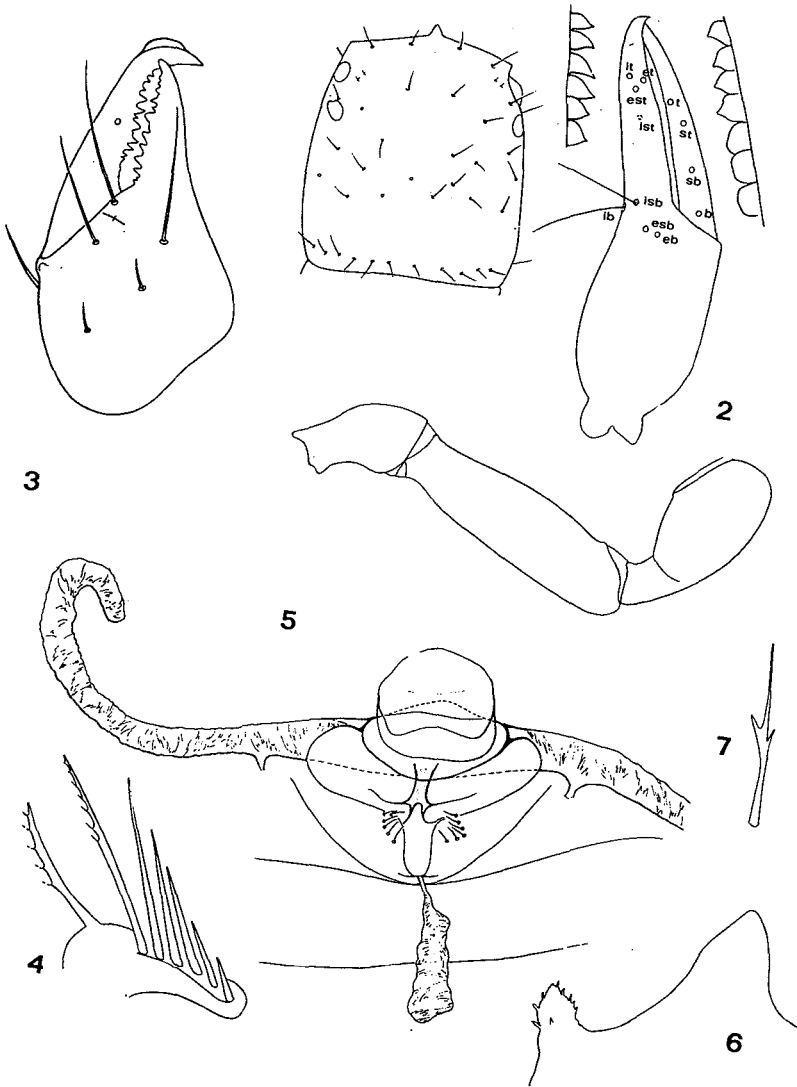
Céphalothorax à épistome prononcé. Quatre soies antérieures, 11 oculaires, 20 ou 21 médianes, 12 postérieures.

Formule tergale: 11.11.17.15.17.17.13.13.14.

Chélicères: 6 soies sur la main, dents du doigt fixe bien découpées, plus ou moins égales, 3 grosses dents médianes au doigt mobile.

Pattes-mâchoires: fémur 4 fois plus long que large, pince 3,5 fois plus longue que large, doigt 1,2 fois plus long que la main. Quarante trois dents au doigt fixe, pointues sauf les 2 ou 3 proximales; quarante dents au doigt mobile, les 10 distales pointues, les autres plates.

Dimensions en millimètres de la femelle paratype: corps: 1,875; céphalothorax: 0,420-0,470; pattes-mâchoires, fémur: 0,409-0,109; tibia: 0,310-0,126; pince: 0,646-0,184; main: 0,294-0,184; doigt: 0,378.



*N. mahnerti* n. sp.: mâle holotype.

1: Céphalothorax. — 2: Patte-mâchoire droite. — 3: Chélifère gauche. — 4: Flagelle chélicérien. — 5: Appareil génital. — 6: Partie médiane antérieure de la hanche 1.

## TRITONYMPHE PARATYPE

Épistome peu visible. Quatre soies antérieures, 9 oculaires, 9 médianes, 13 postérieures.

Formule tergale: 10.11.11.11.15.13.

Chélicères: 6 soies sur la main, tubercule développé en dôme.

Pattes-mâchoires: fémur 3,4 fois plus long que large, pince 3,5 fois plus longue que large, doigt 1,2 fois plus long que la main. Trente sept dents au doigt fixe, toutes pointues, sauf les 3 proximales; 27 au doigt mobile, revenant latéralement, les 7 distales pointues, les autres s'aplatissant progressivement de la région distale à la région proximale. Trichobothries: manquent *isb* et *sb*.

Dimensions en millimètres de la tritonymphe paratype: corps: 1,300; céphalothorax: 0,285-0,252; pattes-mâchoires, fémur: 0,285-0,084; tibia: 0,218-0,100; pince: 0,470-0,134; main: 0,243-0,134; doigt: 0,300.

## PROTONYMPHE PARATYPE:

Céphalothorax à épistome à peine visible. Quatre soies antérieures, 2 oculaires, 8 médianes, 4 postérieures.

Chélicères: tubercule fileur très développé en dôme. Quatre soies sur la main. Dents proximales du doigt fixe et du doigt mobile très aiguës.

Pattes-mâchoires: trichobothries: seules existent *eb*, *et*, *ist* (?) et *b* (?).

Dimensions en millimètres de la protonymphe paratype: Patte-mâchoire, fémur: 0,142-0,058; tibia: 0,109-0,067; pince: 0,260-0,084; main: 0,126; doigt: 0,168.

## SITUATION DE LA NOUVELLE ESPÈCE DANS LA FAUNE EUROPÉENNE

*N. pyrenaicum* se différencie de l'ensemble des espèces françaises par la chétotaxie très particulière du céphalothorax. Il se différencie des *Neobisium* espagnols: *N. cristatum*, *N. ventalloi*, *N. bernardi geronense* également par la chétotaxie céphalothoracique et la formule tergale. *N. pauperculum* (Asturias), espèce de petite taille comme *N. pyrenaicum*, possède elle aussi 8-10 soies à l'arrière du céphalothorax et 12-14 aux tergites. Sa formule céphalothoracique n'est pas connue. Elle se différencie de *N. pyrenaicum* par des rapports morphométriques différents (longueur/largeur du fémur: 2,7 chez *pauperculum*, 3 à 3,7 chez *pyrenaicum*; longueur/largeur de la pince: 2,8 chez *pauperculum*, 3,4 à 4,1 chez *pyrenaicum*).

LA FORMULE CHÉTOTAXIQUE PROSOMATIQUE CHEZ LES AUTRES PARATYPES ADULTES DE *N. PYRENAICUM*

- série antérieure: 4-6
- série oculaire: 9-11
- série médiane: 15-23
- série postérieure: 9-13



LA FORMULE CHÉTOTAXIQUE PROSOMATIQUE ET LA FORMULE TERGALE CHEZ *N. PYRENAICUM* DE LA VALLÉE LAURENTY (coll. H. Coiffait, 10-XII-58, n.° 1588 dans la collection du M.N.H.N.).

Six soies antérieures, 10 oculaires, 17 à 18 médianes, 8 postérieures.  
Formule tergale: 9.11.11.14.14.

**B — *Neobisium mahnerti* sp. n.**

**MATÉRIEL**

1 mâle, Hautes Alpes, Val d'Esclins, Coll. L. Bigot, 27-VII-1972. Mâle type inventorié au M.N.H.N. de Paris sous le n.° 2285.

**MÂLE TYPE**

Céphalothorax à épistome triangulaire net, tronqué au sommet (casure?); 2 paires d'yeux convexes. Quatre soies antérieures (+ une microchète), 8 oculaires, 15 médianes, 12 postérieures.

Formule tergale: 10.12.14.15.15.16.15.15.13.

Processus maxillaire muni de 3 soies inégales.

Hanches des pattes-mâchoires: 10 soies; hanches des pattes 1: 8 soies; hanches des pattes 2: 9 et 8 soies; hanches des pattes 3: 7 soies; hanches des pattes 4: 12 soies. Processus médian de la patte 1 très développé (fig. 6).

Région génitale et sternites (fig. 5): 8 soies médianes sur l'opercule génital et 25 sur la plaque génitale postérieure, 13 sur le 4ème sternite, 21 sur le 5ème, 20 sur le 6ème, 17 sur le 7ème, 18 sur le 8ème, 19 sur le 9ème. Sac génital médian court. Deux groupes de 6 soies à l'intérieur de la chambre génitale.

Pattes-mâchoires (fig. 2): trochanter sans protubérance nette; fémur pédonculé lisse, 3,8 fois plus long que large; tibia pédonculé, globuleux, 2,4 fois plus long que large; pince 3,3 fois plus longue que large; doigt aussi long que la main avec pédoncule. Cinquante deux dents au doigt fixe, légèrement inégales: 7 petites dents distales pointues, suivies de dents d'abord hautes, puis plus basses proximale; 9 dents pointues au doigt mobile, revenant sur la face latérale du doigt, suivies par 35 dents grossièrement rectangulaires. Trichobothries: *t* nettement basale par rapport à *et*, *est*, *it*; *ib* et *isb* au même niveau. *ist* à peine basale par rapport à *t* donc formant un groupe avec *et*, *est*, *it*.

Chélicères: flagelle typique à 7 soies des *Neobisium* (fig. 4). Six soies sur la main. Tubercule fileur bien développé en calotte. Trous grosses dents médianes au doigt mobile (fig. 3).

Pattes ambulatoires: poil subterminal des tarsi (fig. 7).

Dimensions en millimètres du mâle holotype: Corps: 2,125; céphalothorax: 0,525-0,450; pattes-mâchoires, fémur: 0,525-0,137; tibia: 0,425-0,175; pince: 0,825-0,250; main avec pédoncule: 0,475-0,250; doigt: 0,475; patte ambulatoire 4, fémur: 0,487-0,126; tibia: 0,411-0,075; tarse 1: 0,168; tarse 2: 0,218.

## SITUATION DE LA NOUVELLE ESPECE DANS LA FAUNE DES ALPES

Les deux espèces: *N. jugorum* et *N. delphinaticum* devant être redécrites et redéfinies, nous pouvons seulement dire que *N. mahnerti* est une espèce de plus petite taille, plus trapue et qui se rattache probablement à la lignée des *Neobisium* à dents irrégulières et à processus médian des hanches des pattes 1 digitiformes.

## CONCLUSIONS

L'étude de quelques populations par plusieurs auteurs (*N. carpenteri*, *N. maritimum*, *N. muscorum*, *N. caporiaccoi*, *O. coiffaiti*...) a montré que certaines espèces ont une variabilité chétotaxique prosomatique plus importante que d'autres. C'est le cas de *N. maritimum* dont il est impossible d'établir une formule de base (P. D. GABBUTT), la variabilité concernant toutes les régions. Chez *N. gineti*, *N. simile*, *N. simoni*, la variabilité affecte surtout la région prosomatique médiane (6-11 soies chez *N. gineti*); elle est appréciable et rend l'établissement d'une formule assez difficile. *N. caporiaccoi*, *N. jugorum*, *N. cavernarum* sont des espèces à faible variabilité touchant principalement la région postérieure. Chez *Roncobisium leclerci*, *Occitanobisium coiffaiti*, *Microcreagris (Roncocreagris) cambridgei*, *Acanthocreagris gallica*, *Neobisium balazuci*, la variabilité est négligeable quelle que soit la région considéré. L'établissement d'une formule fondamentale est possible dès la deutonymphé. Chez *Neobisium pyrenaicum* et *Neobisium mahnerti*, la variabilité est importante et concerne tout le prosoma. Le schéma de base est modifié par l'addition de nouvelles structures = soies. Il faut parler dans le cas de ces deux espèces de néochétotaxie majorante.

L'individu, exprimant dans son phénotype les interactions complexes du génome dont il a hérité et les divers génotypes pouvant être distingués sans ambiguïté les uns des autres, soit par simple inspection morphologique, soit par des observations biologiques ou cytologiques (E. MAYR), il est évident que les espèces *pyrenaicum* et *mahnerti* représentent une étape dans le phénomène de spéciation chez les Pseudoscorpions Neobisiidae.

## Bibliographie

- BEIER, M., 1963. Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione). In: Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, 1, Akad. Verl., Berlin.
- GABBUTT, P. D. 1965. The external morphology of Pseudoscorpions *Neobisium carpenteri* and *Neobisium maritimum*. *Proc. zool. Soc. London*, 145: 359-386.
- GABBUTT, P. D., 1968. The external morphology and life history of the Pseudoscorpion *Microcreagris cambridgei*. *J. Zool., London*, 154: 421-441.
- GABBUTT, P. D. et VACHON, M., 1965. The external morphology and life history of the Pseudoscorpion *Neobisium muscorum*. *Proc. zool. Soc. London*, 145 (3): 335-358.

- GABBUTT, P. D. et VACHON, M., 1967. The external morphology and life history of the Pseudoscorpion *Roncus lubricus*. *J. Zool. London*, 153: 475-498.
- HEURTAULT-ROSSI, J., 1966. Description d'une nouvelle espèce *Neobisium* (*N.*) *caporiaccoi* (Arachnides, Pseudoscorpions, Neobisiidae) de la Province de Belluno, en Italie. *Bull. Mus. ntl. Hist. nat.*, 2è. sér., 38 (5): 606-628.
- L'HERITIER, Ph., 1975. Génétique. Masson, Paris: 310 pp.
- MAHNERT, V., 1976. Zur Kenntniss der Gattungen «*Acanthocreagris*» und «*Ronco-creagris*» (Arachnida, Pseudoscorpions, Neobisiidae). *Rev. suisse Zool.*, 83 (1): 193-214.
- MATHER, K. et B. J. HARRISON, 1949. The manifold effect of Selection. *Heredity*, 3: 1-52, 131-162.
- MAYR, E., 1970. Population, species and evolution. *Harvard Univ. Press*, Cambridge, Mass.
- VACHON, M., 1973. Etude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de Scorpions (Arachnides). I. La trichobothriotaxie en Arachnologie. Signes trichobothriaux et types de trichobothriotaxie chez les Scorpions. *Bull. Mus. ntl. Hist. nat.*, 3è. sér., 140 (Zool. 104): 857-958.
- WADDINGTON, C. H. Form and information.