

## ***Modicogryllus frontalis* (Fieber, 1844), espèce nouvelle en France (Orthoptera, Gryllidae)**

Christian RUST<sup>1</sup>, Laurent SCHWEBEL (†) & Eric SARDET<sup>3</sup>

<sup>1</sup> 132 rue de Belfort, F-68200 Mulhouse, e-mail : chrigrust@yahoo.de

<sup>2</sup> (décédé)

<sup>3</sup> Plan Latour Bas, F – 07110 Sanilhac, e-mail : e.sardet@free.fr

**Résumé.** En 2011, *Modicogryllus frontalis* a été découvert dans une gravière en Alsace (commune d'Eguisheim, Haut-Rhin [68]) et constitue la première mention certaine pour la France, faisant suite à plusieurs mentions erronées. Cette localité est en continuité géographique directe avec les populations allemandes outre-rhin. Les hypothèses sur son arrivée probablement récente en Alsace sont discutées, notamment à partir d'individus macroptères.

**Mots-clés.** *Modicogryllus frontalis*, Alsace, nouvelle espèce en France, gravière, macroptérisme.

**Abstract.** First confirmed record in France of *Modicogryllus frontalis*. The species has been found in 2011 in a gravel pit in Alsace (municipality of Eguisheim, Haut-Rhin [68]). This location is close to the known ones on the German side of the Rhine river. The likely recent appearance in Alsace is discussed, especially the possible colonization through macropterous individuals.

**Key words.** *Modicogryllus frontalis*, Alsace, first record in France, gravel pit, macropterism

**Zusammenfassung.** *Modicogryllus frontalis* wurde 2011 zum ersten Mal sicher für Frankreich nachgewiesen. Der Fundort liegt im Elsass in einer Kiesgrube (Gemeinde Eguisheim, Haut-Rhin [68]). Der Fundort befindet sich in nächster Nähe zu den bekannten Vorkommen auf der deutschen Rheinseite. Das wahrscheinlich erst vor kurzem erfolgte Auftreten im Elsass wird diskutiert, vor allem die mögliche Besiedlung durch makroptere Individuen.

**Key words.** *Modicogryllus frontalis*, Elsass, Erstnachweis in Frankreich, Kiesgrube, Langflügeligkeit

–oOo–

### ***In memoriam* Laurent Schwebel (1960-2012)**

Cet article est dédié à notre collègue alsacien Laurent Schwebel, décédé prématurément dans des conditions dramatiques en février 2012, lors d'un voyage naturaliste en Argentine. Laurent était un naturaliste passionné et enthousiaste, totalement investi professionnellement et personnellement. Il travaillait au service environnement du conseil général du Haut-Rhin sur la mise en place des Espaces Naturels Sensibles. Naturaliste au sens large, il s'intéressait à tous les compartiments de la nature ; géologue de formation, il est notamment l'auteur, avec Daniel Reininger, de l'Atlas de répartition des poissons et des crustacés décapodes dans le département du Haut-Rhin, paru en 2001. Depuis plusieurs années, il réalisait des inventaires sur les Orthoptères d'Alsace ; un projet d'atlas des orthoptères d'Alsace-Lorraine était en cours de réalisation en collaboration avec Christophe Brua, Sylvain Hugel, Julien Dabry, Gilles Jacquemin et Eric Sartet. Laurent Schwebel était également un photographe globe-trotter, il réalisait chaque année un ou deux grands voyages photographiques. Sa mort brutale a profondément affecté la communauté naturaliste, nous souhaitons ici lui rendre hommage. Nous garderons de Laurent le souvenir d'une personnalité profondément humaine, généreuse et très attachante.

–oOo–

### **INTRODUCTION**

Le Genre *Modicogryllus* (*sensu stricto*) comprend 82 espèces (source OSF2<sup>1</sup>) distribuées sur une grande partie du globe, à l'exception des continents américains et antarctique. En Europe, 5 espèces seulement sont connues d'après la synthèse de HELLER & al. (1998) ; en réalité 4, puisque *Modicogryllus palmetorum* (Krauss, 1902) est aujourd'hui

rapporté au Genre *Svercus* Gorochov, 1988. En outre, l'appartenance de *M. pallipalpis* (Tarbinsky, 1940) à la faune européenne n'est pas formelle (espèce du Caucase, Asie tempérée). Une espèce supplémentaire a été découverte depuis en Espagne, des îles Canaries : *M. guanchicus* (Krauss, 1892) (GOROCHOV & LLORENTE, 2001).

La distribution de *M. frontalis* en Europe est essentiellement orientale, selon HARZ (1969) l'espèce est présente en Autriche, Tchécoslovaquie, Pologne, Hongrie, Roumaine, Yougoslavie, Bulgarie, Allemagne et

<sup>1</sup> <http://orthoptera.speciesfile.org>

au sud de l'URSS. L'espèce a depuis été attestée en Grèce (WILLEMSE & WILLEMSE, 2002) et en Lituanie (BUDRYS & PAKALNIŠKIS, 2007).

Le Genre *Modicogryllus* est particulièrement délicat à déterminer ; la majorité des espèces présentent des critères externes proches et il est nécessaire d'extraire les génitalia (ou complexe génital) des mâles pour une détermination fiable.

En France, le Genre *Modicogryllus* a été découvert tardivement. Une première mention, erronée, de *M. frontalis* provient du Var où l'espèce a été notée entre 1990 et 1997 à Bagnols-en-Forêt (AELLEN & THORENS, 1997) ; la détermination avait été confiée au spécialiste russe A. V. Gorochov. Ce dernier est finalement revenu sur sa détermination (GOROCHOV & LLORENTE, 2001) : il s'agissait en réalité de *Modicogryllus algerius*. Cette dernière espèce a été confirmée depuis dans le Var (Sardet E. & Y. Braud, obs. pers. 2007).

*M. frontalis* a également été cité par erreur de la région parisienne (BRUNEAU DE MIRÉ & al., 2001), où un adulte et une larve ont été récoltés en forêt régionale de Bréviande (environs de Melun, département Seine-et-Marne [77]) ; il s'agissait en réalité d'*Eumodico-gryllus bordigalensis* (Sardet E. dét. in coll. Luquet). On retrouve logiquement ces deux mentions dans l'atlas des Orthoptères de France de VOISIN (2003). L'espèce n'a été retirée que récemment de la faune de France (DEFAUT & al., 2009). Cependant, elle apparaît encore aujourd'hui dans les départements du Var et de la Meuse sur le site Internet de l'INPN du MNHN de Paris<sup>2</sup>. La mention de Meuse n'a pas été retenue dans la faune de la région Lorraine (SARDET & JACQUEMIN, 2006).

La découverte en 2011 de *M. frontalis* en Alsace permet enfin d'inclure avec certitude cette espèce en France. En outre sa position géographique est en prolongement logique avec sa distribution en Allemagne (DETZEL, 1998 ; MAAS & al., 2002) (Carte 1). AELLEN & THORENS (1997) avaient suggéré à juste titre de rechercher l'espèce vers Mulhouse (68).

## RÉSULTATS & DISCUSSION.

### MATÉRIEL EXAMINÉ ET DÉTERMINATION.

Localité : France, Eguisheim (département du Haut-Rhin [68]), gravière de Herrlisheim-près-Colmar ; coordonnées X 7,3295° Y 48,0316° WGS84, alt. 190 m.

1 ♂ & 1 ♀ leg., det. C. Rust 21.06.2011, coll. C. Roesti.

1 ♂ & 1 ♀ leg., det. et coll. E. Sardet 02.08.2011 – détermination réalisée à partir du complexe phallique préparé.

3 ♂♂ & 1 ♀ (en alcool), coll. L. Schwebel, date de prélèvement non précisée.

### Description de la station alsacienne.

*Modicogryllus frontalis* a été découvert le 21 juin 2011 dans le cadre d'un inventaire faune-flore dans la

gravière de Herrlisheim-près-Colmar (68). Les individus ont été localisés dans la partie nord de la gravière qui se situe sur la commune d'Eguisheim. Le terrain se trouve dans une propriété privée et grillagée.

Les individus ont été observés régulièrement sur environ 200 mètres le long de la berge du plan d'eau, ainsi que sur un terrain récemment décapé et proche de la nappe phréatique. Ils occupaient le sol minéral ou faiblement végétalisé, dont le substrat est composé de gros galets (jusqu'à 20 cm de long), de graviers et d'un mélange de sable et graviers. Au crépuscule, quelques adultes ont été observés sur le substrat, mais la plupart des individus était caché dans les interstices du substrat ou sous des morceaux de bois mort. Pendant l'hiver 2011/2012, la plupart des parties occupées par le grillon n'était pas inondée par la montée de la nappe phréatique.

### Taille de la population aux différentes visites :

**21.06.2011** (C. Rust) visite crépusculaire et nocturne (21h00, 24 °C) : découverte de *M. frontalis*, plus de mâles que de femelles et pas de larves observées. Environ 4 chanteurs (chant de rivalité). Régulièrement plusieurs individus sous de grands galets ou des morceaux de bois mort. Estimation du nombre d'individus d'au minimum 100.

**24.06.2011** (L. Schwebel) en journée : sur 3 m<sup>2</sup> de berge une dizaine de femelles, environ 5 mâles et autant de juvéniles.

**01.07.2011** (L. Schwebel) après-midi : la population de *M. frontalis* (mâles et femelles) se répartit sur une surface d'environ 500 m<sup>2</sup>. Il est assez facile d'observer les grillons en plein jour (entre 15 heures et 17 heures, 24 °C) lorsqu'ils se déplacent sur le gravier. Il est toutefois très délicat d'estimer le nombre d'individus, car nombreux sont ceux qui restent sous les cailloux en compagnie de *Gryllus campestris* (juv.). Environ une bonne centaine. Pas d'observation de l'espèce dans des habitats voisins (voie ferrée, étangs de pêche).

**02.08.2011** (E. Sardet & L. Schwebel), visite crépusculaire : seulement quelques individus adultes en fin de vie (élytres et pattes manquants partiellement) mais beaucoup de larves à tous les stades. Pas de chant.

**26.08.2011** (C. Rust) après-midi : pas d'observation, mais recherches limitées.

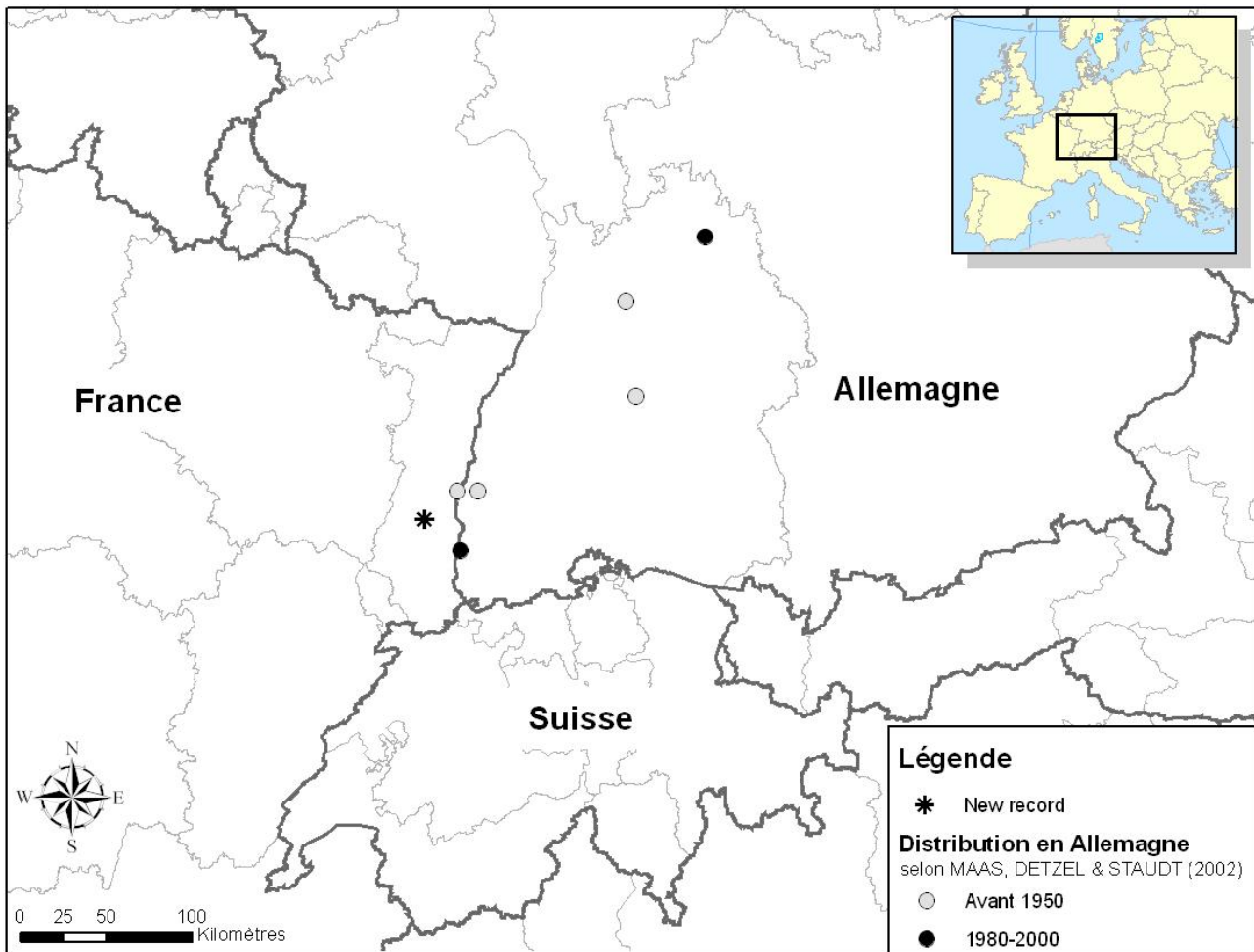
Les espèces compagnes sont peu nombreuses en raison du caractère pionnier des habitats : *Gryllus campestris*, *Oecanthus pellucens*, *Tetrix ceperoi*, *Oedipoda caerulescens*, *Sphingonotus caerulans*, *Chorthippus brunneus*.

### HYPOTHÈSES SUR LA PRÉSENCE DE *M. FRONTALIS* EN ALSACE.

Cette nouvelle station de *M. frontalis* est en prolongement géographique cohérent avec la distribution en Allemagne (DETZEL, 1998 ; MAAS & al., 2002), où l'espèce n'est actuellement connue que du Bade-Wurtemberg, avec plusieurs découvertes récentes à proximité de la frontière française (BRANDT, 1997).

<sup>2</sup> [http://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/65920](http://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/65920) - Inventaire National du Patrimoine Français / Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris.

Carte 1 – Localisation de la station française de *Modicogryllus frontalis* et distribution en Allemagne.



Dans la vallée du Rhin, l'espèce est localisée sur 3 gravières à Buggingen. Le site historique à Hecklingen ne semble pas avoir été confirmé récemment (BRANDT, 1997 ; DETZEL, 1998). Son extrême localisation sur la gravière laisse penser à une arrivée récente. En outre, plusieurs sites favorables dans un rayon proche ont été contrôlés sans succès par CR & LS en 2012, ainsi que par Sylvain Hugel lors de ces dernières années (com. pers.). Cependant, il est possible – et malgré la pression de prospection importante en Alsace sur le groupe des Orthoptères – que d'autres stations existent, notamment sur les gravières, souvent clôturées et donc difficiles à prospecter. La station alsacienne est séparée des stations allemandes par le Rhin, qui représente une barrière majeure, difficilement franchissable pour ce grillon et les insectes en général. Trois hypothèses sont alors envisageables pour la présence de *M. frontalis* en France, sans qu'il soit possible d'en privilégier l'une par rapport aux autres.

(1) Une dissémination passive, par un transport accidentel. Dans la mesure où cette gravière est en activité, les flux de matériaux et matériels sont importants et il est tout à fait possible que des œufs, larves ou adultes puissent être transportés. Toutefois, selon l'exploitant du site, il n'y a pas d'échange avec l'Allemagne.

(2) Dissémination naturelle, par la marche, ce qui implique la traversée du Rhin par ce petit grillon ; hypothèse peu probable, bien que cette espèce nage bien (Zechner L. com. pers.). L'espèce peut également se déplacer par le vol, puisqu'il existe des individus avec des ailes bien développées (BRANDT, 1997 ; NAGY, 1992 ; ZECHNER, 1999). La fréquence d'apparition des individus macroptères semble faible, lors des 3 années d'études réalisées sur *M. frontalis* en Autriche par ZECHNER (1999), seulement 4 femelles macroptères ont été observées sur des milliers d'individus contrôlés. Toutefois, l'apparition d'individus macroptère chez les Orthoptères est très variable d'une année sur l'autre et semble conditionnée à la fois par des conditions météorologiques particulières (printemps chauds notamment) et par la densité d'individus d'une population donnée. Le fonctionnement et les bénéfices du macroptérisme sont encore mal connus mais il est indéniable qu'il constitue un moyen de dissémination pour les espèces habituellement inaptes au vol (PONIATOWSKI & al., 2011). Les formes macroptères existent chez la plupart des grillons européens, et plus particulièrement chez les Gryllinae. Il est possible de trouver des individus macroptères isolés dans une population ou au contraire,

Figures 1 à 5 : *Modicogryllus frontalis* et ses habitats. – 1, ♂ ; 2, ♀ (photos E. Sardet) ; 3, détail de l'habitat (photo C. Rust) ; 4, ♀ détail de la tête ; 5, habitats en vue générale (photos L. Schwebel)



des populations où tous les individus sont macroptères. Ainsi, chez *Eumodicogryllus bordigalensis*, dont l'écologie et la biologie sont assez comparables à *M. frontalis*, il arrive de rencontrer des populations où 100% des individus sont macroptères pour une année donnée : CORAY (2002) à proximité de Bâle et E. Sardet, obs. pers 2004, Geneuille – Doubs (25). Sur la capacité de vol des Grillons et des orthoptères macroptères, il a été souvent considéré que les individus macroptères ne peuvent pas voler. Il est vrai que l'expérience consistant à lancer un individu macroptère vers le ciel se termine le plus généralement par une chute sans que les ailes ne soient actionnées. Si le réflexe de voler ne semble pas s'actionner mécaniquement en situation de danger, les individus macroptères sont pourtant aptes de réaliser de longs vols. BRANDT (1997) mentionne l'observation d'un mâle macroptère de *M. frontalis* sans preuve de capacité de vol, ce que confirme Zechner L. (com. pers.) qui a également fait l'expérience de stimuler le vol sans succès. A l'inverse, CORAY (2002) a observé plusieurs individus d'*Eumodicogryllus bordigalensis* capables de voler, et il est fort probable que les individus macroptères de *M. frontalis* peuvent voler. Ces deux espèces pionnières colonisent à une vitesse étonnante des sites nouvellement créés (remaniés, avec des sols dénudés), sans que des populations voisines ne soient connues dans un rayon proche (Zechner L. obs. pers. pour *M. frontalis* en Autriche ; ES obs. pers. pour *E. bordigalensis*). Il n'est donc pas possible d'exclure que des individus macroptères de *M. frontalis* provenant de la rive droite du Rhin (en Allemagne) aient pu franchir le Rhin par le vol, bien qu'en 2011 aucun individu macroptère n'ait été observé sur le site.

(3) Une dissémination accidentelle est également envisageable, à partir d'une animalerie ou de particuliers nourrissant des reptiles avec des grillons. Nous avons eu l'information que *M. frontalis* était vendu dans une animalerie alsacienne, mais sans certitude. Cette piste reste donc à étudier.

#### ÉCOLOGIE & BIOLOGIE.

L'écologie et la biologie de cette espèce ont été particulièrement étudiées en Autriche (ZECHNER, 1999 ; ZECHNER & al., 2000 ; ZECHNER & FACHBACH, 2001). Les habitats correspondent toujours à des stations chaudes, bien exposées et comprenant un fort recouvrement en sol nu (80% en moyenne, souvent des sables ou graviers). Les sols terreux sont généralement aérés et présentent toujours des fissures ou interstices permettant aux grillons de se cacher. La majorité des stations étudiées par ces auteurs (97 stations au total) sont des milieux très artificialisés : gravières, carrières et ballastes des voies de chemin de fer. Ce grillon a également été trouvé en milieu forestier, dans des prairies de fauche ou en bord de culture. En Allemagne, *M. frontalis* a également été découvert dans des vignes (BUCHWEITZ & TRAUTNER 1997). La station alsacienne présente des milieux tout à fait conformes à ceux décrits dans les différentes références bibliographiques.

D'une certaine manière les habitats et la biologie de *M. frontalis* sont assez proches de deux autres grillons : *Eumodicogryllus bordigalensis* ou *Melanogryllus desertus*. Pour ces 3 espèces on observe le maximum d'adultes au printemps et début d'été (entre avril et juillet), et l'éclosion des œufs intervient seulement quelques semaines après la ponte, ce qui fait qu'adultes et larves se trouvent souvent en mélange. Nos observations en Alsace indiquent que les larves étaient visibles dès le mois de juin, ce qui est également le cas en Autriche (ZECHNER, 1999). Les premiers adultes apparaissent à la fin de l'été et au début du printemps suivant. Comme chez *E. bordigalensis* on observe une période d'apparition des adultes et des larves finalement assez longue, rendue possible par le fait qu'il n'y a pas de diapause hivernale des œufs, à l'origine d'éclosions plus synchronisées d'une année sur l'autre.

#### CHANT.

Le chant a également été étudié en Autriche par ZECHNER (2006). Il est proche de celui de *M. algirius*, dans le sens où les mâles ne produisent pas de chant d'appel mais un chant d'interaction au contact avec d'autres mâles ou femelles, qui se transforme rapidement en chant de cour en présence des femelles. Le chant est émis de jour comme de nuit. Il est possible d'écouter le chant sur le DVD accompagnant le livre de ROESTI & KEIST (2009).

#### CONCLUSION

Il sera intéressant de suivre l'évolution de cette population et de poursuivre les recherches à l'échelle de la plaine alsacienne. Il est assez probable que l'espèce colonise de nouveaux sites, notamment les gravières, nombreuses dans la vallée du Rhin, mais également les sites industriels, les ballasts des voies de chemin de fer et tous les milieux pionniers en général. D'autant plus que les effectifs en 2011 étaient élevés, ce qui favorise la dispersion vers de nouveaux sites (densité-dépendance). Si l'autochtonie de l'espèce en France est douteuse, la proximité des stations allemandes et les conditions climatiques de la vallée du Rhin laissent penser qu'elle pourrait s'installer durablement en France. En Allemagne, la rareté et la régression de ce grillon, cité dans la Bande rhénane pour la première fois en 1896, amènent les spécialistes à le considérer comme menacé d'extinction. Ainsi, sa présence en France pourrait renforcer les populations orientales de cette espèce.

#### Remerciements.

Les auteurs remercient l'exploitant de la gravière, la Société HOLCIM Granulats, pour l'autorisation de publier cette découverte. Nous remercions également Lisbeth Zechner pour la relecture et les nombreux échanges sur cette espèce, et Sylvain Hugel pour sa relecture attentive du manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- AELLEN, V., & P. THORENS, 1997. *Modicogryllus frontalis* (Fieber, 1844), un nouveau Grillon pour la faune française découvert dans le Var (Orthoptera, Gryllidae). *L'Entomologiste*, **53** (6): 241–246.
- BRANDT, D., 1997. Einige Beobachtungen zu Vorkommen, Ökologie und Biologie der Östlichen Grille *Modicogryllus frontalis* (FIEBER, 1844) in Kiesgruben der Südlichen Oberrheinebene. *Articulata*, **12** (2): 211–218.
- BRUNEAU DE MIRÉ, P., LUQUET G. & B. MÉRIGUET, 2001. Les Grillons dans le sud de la Seine-et-Marne : un avertissement de l'effet de serre ? *Bulletin de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing et du Massif de Fontainebleau*, **76** (4), 2000: 161–163.
- BUCHWEITZ, M. & J. TRAUTNER, 1997. In vino veritas? Zum Vorkommen der Östlichen Grille *Modicogryllus frontalis* (FIEBER, 1844) im Jagsttal (Baden-Württemberg). *Articulata*, **12** (2): 201–209.
- BUDRYS, E. & S. PAKALNIŠKIS, 2007. The Orthoptera (Insecta) of Lithuania. *Acta zoologica Lituanica*, **17** (2): 105–115.
- CORAY, A., 2002. Zur Makropterie bei *Eumodicogryllus bordigalensis* (Latreille, [1804]) (Ensifera: Gryllidae). *Articulata*, **17** (2): 13–18.
- DEFAUT, B., SARDET E. & Y. BRAUD, 2009. *Catalogue permanent de l'entomofaune française, fascicule 7, Orthoptera : Ensifera et Caelifera*. Dijon: U.E.F. éditeur, Dijon. 94 p.
- DETZEL, P., 1998. *Die Heuschrecken Baden-Württembergs*. Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co. édit., Stuttgart-Hohenheim. 580 p.
- GOROCHOV, A.V., & V. LLORENTE., 2001. Estudio taxonómico preliminar de los Grylloidea de España (Insecta, Orthoptera). *Graellsia*, **57**: 95–139.
- HARZ, K., 1969. *Die Orthopteren Europas / The Orthoptera of Europe*. I. Vol. 1. Gravenhage: Dr. Junk édit. 749 p.
- HELLER, K.G., KORSUNOVSKAYA, O., RAGGE, D.R., VEDENINA, V., WILLEMSE, F., ZHANTIEV, R.D., & L. FRANTSEVICH, 1998. Check-list of European Orthoptera. *Articulata*, **7**: 1–61.
- MAAS, S., DETZEL, P., & A. STAUDT, 2002. *Gefährdungsanalyse der Heuschrecken Deutschlands. Verbreitungsatlas, Gefährdungseinstufung und Schutzkonzepte*. Hrsg. v. Bundesamt f. Naturschutz. Landwirtschaftsverlag Münster. 401 p.
- NAGY, B., 1992. Role of activity pattern in colonisation by Orthoptera. Proceedings of the Fourth European Congress of Entomology and the XIII. Internationale Symposium für Entomofaunistik Mitteleuropas, 1991. 351–363.
- PONIATOWSKI, D., HEINZE, S. & T. FARTMANN, 2011. The role of macropters during range expansion of a wing-dimorphic insect species. *Evolutionary Ecology*. doi:10.1007/s10682-011-9534-2 (online first).
- ROESTI, C. & B. KEIST, 2009. *Die Stimmen der Heuschrecken*. Haupt. Berne. 144 p + 1 DVD.
- SARDET, E., & G. JACQUEMIN, 2006. Catalogue commenté des Orthoptères de la région lorraine (Orthoptera : Mantodea). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **11**: 65–86.
- VOISIN, J.-F., 2003. *Atlas des Orthoptères (Insecta : Orthoptera) et des Mantides (Insecta : Mantodea) de France*. Collection Patrimoines naturels. Publications scientifiques du MNHN. 104 p.
- WILLEMSE, F., & L. WILLEMSE, 2002. An annotated checklist of the Orthoptera Saltatoria from Greece including an updated bibliography. *Articulata*, **13**: 1–91.
- ZECHNER, L., 1999. Verbreitung und Biologie der Östlichen Grille *Modicogryllus frontalis* (Fieber, 1844) in der Steiermark mit Berücksichtigung der Heuschreckenfauna ausgewählter Fundorte. Unveröffentlichte Dissertation, Graz: Universität Graz. 263 p.
- ZECHNER, L., 2006. Untersuchungen zum Gesang der Östlichen Grille (*Modicogryllus frontalis* [FIEBER, 1844]) in der Steiermark, Österreich (Orthoptera, Gryllidae). *Beiträge zur Entomofaunistik* **7**: 39–47.
- ZECHNER, L. & G. FACHBACH, 2001. Heuschreckenvorkommen in Sekundärhabitaten und Magerwiesen im steirischen Hügelland, Österreich (Orthoptera, Saltatoria). *Joannea Zoologie*, (3) : 105–132.
- ZECHNER, L., FACHBACH, G. & L. REINHOLD, 2000. Verbreitung und Habitatansprüche der Östlichen Grille *Modicogryllus frontalis* (Fieber, 1844) in der Steiermark, Österreich (Saltatoria, Gryllidae). *Joannea Zoologie*, (2): 37–69.