

# Confirmation de *Leucojum vernum* L. comme nouvelle plante hôte de *Merodon analis* Meigen, 1822 dans le massif du Jura (Diptera Syrphidae)

Dominique LANGLOIS <sup>1</sup> & Martin C. D. SPEIGHT <sup>2</sup>

<sup>1</sup> 2 route de Foucherans, Bonnevaux-le-Prieuré, F-25620 Ornans  
dl.entomo@gmx.com

<sup>2</sup> Dept. Zoology, Trinity College, Dublin 2 (Ireland)  
speightm@gmail.com

**Résumé.** – *Merodon analis* Meigen, 1822, espèce française (hors Corse) du groupe *Merodon constans*, est connue pour se développer dans des bulbes du Perce-neige, *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae). Des recherches menées dans le département du Doubs au cours du premier trimestre 2021 ont montré que la Nivéole de printemps, *Leucojum vernum* L., représente une plante hôte alternative pour cette espèce et expliquent la présence de *Merodon analis* dans l'Est de la France, où *Galanthus nivalis* est très rare. L'examen des genitalia des mâles prélevés au cours de cette étude suscite de nombreuses interrogations sur la présence française de *Merodon constans* (Rossi, 1794), espèce dont l'aire de répartition s'étend de l'Italie à la Grèce, mais non différenciée génétiquement de *Merodon analis*. De nouvelles investigations sont en cours afin d'étayer ou d'infirmer l'hypothèse d'une différenciation entre les deux espèces.

**Abstract.** – *Merodon analis* Meigen, 1822, species of the *Merodon constans* group known from France (excluding Corsica) is known to develop as a larva in bulbs of the indigenous snowdrop, *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae). An investigation carried out in Doubs department, during the first quarter of 2021, demonstrates that *Leucojum vernum* L. is an alternative larval host plant, explaining the presence of *Merodon analis* in eastern parts of France where *Galanthus nivalis* is virtually absent. Examination of the terminalia of males reared during course of this study repeatedly raised questions concerning the presence of *Merodon constans* (Rossi, 1794) in France, a species reported in Europe from Greece to Italy but not west of the Alps, and currently indistinguishable genetically from *M. analis*. New work is in train to reappraise the evidence for recognition of *M. analis* and *M. constans* as separate, species-level taxa.

**Keywords.** – *Leucojum vernum*, Host plant, Snowdrop bulb, *Merodon analis*, *Merodon constans*, Jura, Syrphidae.

## Introduction

Chez les Syrphes, les espèces du genre *Merodon* utilisent des bulbes de plantes monocotylédones au cours de leur développement larvaire. Dans un récent article, SPEIGHT & LANGLOIS [2020a], s'interrogeaient sur la présence de *Merodon analis* Meigen, 1822 dans l'Est de la France, en l'absence (ou du fait de la rareté) du Perce-neige, *Galanthus nivalis* L. (Amaryllidaceae), sa plante hôte reconnue [DE GOFFAU, 1994; POPOV & MISHUSTIN, 2019], à affinité océanique. Ils émettaient l'hypothèse d'une plante hôte alternative, à affinité continentale, la Nivéole de printemps, *Leucojum vernum* L., autre espèce de la même famille. C'est ainsi que durant l'hiver et le printemps 2021, des investigations ont été menées dans le Doubs sur une importante station de *Leucojum vernum*.

## Une connaissance fragmentaire du développement larvaire des *Merodon* de France

La France compte 39 espèces de *Merodon* décrites à ce jour [SPEIGHT & LANGLOIS, 2020b; LOUBOUTIN & SPEIGHT, 2021]. Le développement du stade larvaire de la plupart des espèces (26) n'est pas connu et de nombreuses interrogations persistent pour celles qui le sont. À ce jour, l'état des connaissances des stades larvaires des espèces françaises est limité aux données suivantes :

– *Merodon aureus* F., 1805 : PRERADOVIĆ *et al.* [2018] ont décrit la pupe issue de bulbes d'*Ornithogalum umbellatum* L., mais *M. aureus* est souvent présent sur des stations sans *Ornithogalum*, en présence de nombreux bulbes de *Crocus*, *Muscari* et *Gagea* [SPEIGHT *et al.*, 2020].



Figure 1. – *Merodon analis* Meigen, 1822 : a) Femelle. b) Mâle. L = 12 mm. Clichés M.C.D. Speight.

- *Merodon avidus* (Rossi, 1790) : la larve a été décrite à partir de bulbes d'*Ornithogalum umbellatum* L., génétiquement par ANDRIĆ *et al.* [2014], en élevage par PRERADOVIĆ *et al.* [2018].
- *Merodon cinereus* (F., 1794) : espèce montagnarde probablement associée aux *Crocus* à floraison printanière [SPEIGHT *et al.*, 2020].
- *Merodon equestris* (F., 1794) : le stade larvaire a été décrit par HODSON [1932b] et HEISS [1938], à partir de bulbes d'Amaryllidaceae. Ce *Merodon* est bien connu en horticulture pour attaquer des bulbes de *Narcissus*.
- *Merodon flavus* Sack, 1913 : espèce très proche de *M. equestris*, probablement associée aux *Narcissus* [SPEIGHT *et al.*, 2020].
- *Merodon geniculatus* Strobl, 1909 : la pupa a été décrite par RICARTE *et al.* [2017], élevée à partir de bulbes de diverses espèces de *Narcissus*, toutes collectées en pleine nature : *N. dubius* Gouan, *N. rupicola* Dufour, *N. tazetta* L. et *N. triandrus* ssp. *pallidulus* (Graells) Webb.
- *Merodon loewi* van der Goot, 1964 : espèce probablement associée aux *Ornithogalum* [HURKMANS, 1988].
- *Merodon moenium* Wiedemann in Meigen, 1822 : le stade larvaire n'est pas connu précisément mais REEMER & GOUDSMITS [2004] ont pu observer une femelle pondre sur des feuilles de *Muscari*.
- *Merodon nigritarsis* Rondani, 1845 : espèce élevée en Europe centrale sur *Hyacinthella pallasiana* (Steven) Losinsk. par STEPANENKO & POPOV [1997]. *Muscari racemosum* (L.) Mill. pourrait être sa plante hôte en France [SPEIGHT *et al.*, 2020].
- *Merodon rufus* Meigen, 1838 : l'adulte est très souvent trouvé butinant sur la Phalangère à fleurs de Lis, *Anthericum liliago* L., sans que l'association avec le stade larvaire soit avérée [SPEIGHT *et al.*, 2020].
- *Merodon trochantericus* Costa, 1884 : espèce possiblement associée à la Scille d'automne, *Prospero autumnale* (L.) Speta [SPEIGHT *et al.*, 2020].

Tableau 1. – Classification phylogénétique (APG IV) des genres de Monocotylédones à bulbe cités comme hôtes des larves de <i>Merodon</i> spp. en France.				
Ordre	Asparagales			Liliales
Familles	Amaryllidaceae	Asparagaceae	Iridaceae	Liliaceae
Genres	<i>Galanthus</i> , <i>Leucojum</i> , <i>Narcissus</i>	<i>Anthericum</i> , <i>Hyacinthella</i> , <i>Muscari</i> , <i>Ornithogalum</i> , <i>Prospero</i>	<i>Crocus</i>	<i>Gagea</i>

Pour *Merodon analis* (Figure 1), des données d'émergence de cette espèce à partir de bulbes de *Galanthus* importés en Grande-Bretagne depuis Tours [Vujčić *et al.*, 2020, annexe] montrent qu'elle peut se développer dans des bulbes de *Galanthus*. Cela corrobore les données de DE GOFFAU [1994] et les dix années de recherches sur les stades de développement des espèces du groupe *M. constans*, menées dans la région de la mer Noire depuis 2011 [G. Popov, à paraître], qui montrent que leurs plantes hôtes sont des Amaryllidaceae du genre *Galanthus*.

#### Des recherches dans les bulbes de *Leucojum vernum*

La vallée de la Brême est située dans le Doubs, en rive droite de la vallée de la Loue, à 20 km au sud-est de Besançon. Incluse dans le grand site Natura 2000 des vallées de la Loue et du Lison, elle est notamment connue pour ses très belles stations de Nivéole de printemps, *Leucojum*

*vernum*. Des milliers de pieds fleurissent chaque année dans les zones d'expansion des crues du ruisseau de la Brême (Figure 2), mais également dans les éboulis de pente à la faveur d'écoulements temporaires. Cet habitat forestier riverain de ruisseau est une chênaie pédonculée calcicole à *Aconitum vulparia* (code CORINE 4I-24, EUNIS GI-1), caractéristique des vallons encaissés à forte humidité atmosphérique.

Dès le 7 février 2021, des pieds de *Leucojum vernum* sont en fleur dans la vallée de la Brême, sur la commune d'Ornans (25434). L'un de nous (DL) inspecte une vingtaine de bulbes, dans des éboulis de pente et en bord de ruisseau, tous sains (Figure 3). Le 12 février, la prospection est élargie à une cinquantaine de bulbes dans le lit majeur. Trois bulbes présentent une enveloppe noirâtre, leur cœur est légèrement attaqué, mais il n'est trouvé que des acariens et des nématodes. Aucune larve d'insecte.



Figure 2. – Chênaie à Aconit dans laquelle se développent les populations de *Leucojum vernum*. Cliché D. Langlois.

Le 12 mars, toujours sur le même secteur, dans le lit majeur du ruisseau de la Brême ( $X = 47.131500$ ;  $Y = 6.180000$ ), une autre cinquantaine de bulbes de *Leucojum vernum* sont examinés. Une larve de Diptère est présente dans cinq d'entre eux.

### Résultats

Les cinq larves de Diptères trouvées le 12 mars 2021 sont observées, chacune en train de perforer un bulbe sain de *Leucojum vernum* (Figure 5). Elles creusent un tunnel, horizontalement et à mi-hauteur du bulbe (Figure 4), en direction de son centre. Elles font 4 mm de long et près d'1 mm de section (Figure 6). Les cinq larves sont conservées en alcool 70°. Dès le 15 mars, elles sont transférées dans de l'alcool 95° afin de pouvoir les identifier par analyse génétique. Leur forme laisse supposer une espèce de Syrphé [DUSSEIX, 2020, en ligne], un *Eumerus* ou un *Merodon* puisque ces deux genres utilisent des bulbes au stade larvaire. Le 26 mars, une nouvelle prospection est effectuée, exactement sur la même station de Niveoles de la vallée de la Brême. Une cinquantaine de pieds sont étudiés, les bulbes coupés en deux et cinq nouvelles larves trouvées. Elles mesurent 12 mm, chacune baigne dans un milieu aqueux au centre d'un bulbe dont environ la moitié a été consommée (Figures 7 et 8). Ces cinq larves sont mises en élevage dans deux pots en plastique de 800 ml, avec du papier essuie-tout légèrement humide sur le fond et des trous d'aération dans le couvercle. Elles sont laissées dans leurs bulbes et de petits morceaux de bulbes ajoutés en cas de besoin. Les pots sont conservés dans une cave borgne, à environ 13 °C et contrôlés tous les jours. Le 29 mars, deux des larves sont restées dans leurs bulbes, deux autres se sont glissées sous l'essuie-tout et la cinquième s'est insérée entre les écailles d'un demi-bulbe.

Ante Vujic de l'université de Novi Sad (Serbie) est contacté; il est intéressé pour étudier génétiquement ces larves. Deux d'entre elles lui sont envoyées en alcool 95°, l'une prélevée le 12 mars, l'autre le 26. Elles sont en cours d'analyse génétique. Une autorisation d'analyse génétique a été obtenue auprès du Ministère de la transition écologique, en conformité avec le

Protocole international de Nagoya sur « l'accès aux ressources génétiques ».

D'après G. Popov (comm. pers.), le principal risque d'échec de l'élevage des larves de *Merodon* est le développement des champignons, en raison d'une trop grande humidité dans la cage d'élevage. Il faut pourtant maintenir un certain taux d'humidité pour reproduire les conditions naturelles de croissance. Afin de diversifier les techniques d'élevage et de limiter les risques d'échec, une larve est envoyée au deuxième auteur (MS). Elle sera la première à se rigidifier le 18 avril et à se transformer en puppe (Figure 9), avec apparition le 27 avril de ses deux cornes antérieures respiratoires (Figure 10). Ces excroissances commenceront à être visibles le 1<sup>er</sup> mai mais ne seront entièrement développées que le 8 mai sur les trois pupes gardées par le premier auteur.

Le 28 mai, MS observe l'émergence d'un Syrphé adulte, c'est bien un *Merodon* du groupe *constans*, mais une femelle. Son identification spécifique n'est pas possible. Le 1<sup>er</sup> juin, c'est un mâle de *Merodon*, également du groupe *constans* qui sort d'une deuxième puppe (DL). *Merodon analis* est identifié par DL et MS, tout comme les deux autres mâles qui émergeront les 4 et 5 juin.

Une recherche assidue des adultes volant dans la vallée de la Brême est menée dans la foulée. Les premiers sont observés le 23 juillet. Entre 15 heures et 16 heures 30 ( $T^{\circ} = 25-30^{\circ}$ ), 4 mâles et 2 femelles sont observés. De retour de congés, le 10 août, 25 adultes sont observés entre 12 h et 14 h 20, dans un rayon restreint, 100 m autour du secteur où avaient été prélevés les bulbes de *Leucojum* en mars 2021. Parmi ceux-ci, 23 mâles sont capturés pour étude des génitalia et 2 femelles relâchées. Dans chaque trou de lumière (de petits espaces de moins de 10 m<sup>2</sup>), il était possible de repérer rapidement (en moins de deux minutes) et à coup sûr, un individu toujours solitaire, posé au sol, sur de la mousse ou des feuilles basses, rarement en vol. Une quarantaine d'observations ont été réalisées mais près de la moitié des individus a échappé au filet. Dès qu'un individu était capturé, il suffisait de changer de trou de lumière pour en repérer un autre. Ces allers-retours dans les





Figures 3 à 8. – La Nivéole de printemps, *Leucojum vernum* L., et le Syrphe *Merodon analis* Meigen, 1822 :  
3) Plant sain de Nivéole. 4) Orifice d'entrée de la larve du Syrphe dans un bulbe de Nivéole. 5) Larve en train de perforeur un bulbe. Le bulbe a été effeuillé de façon à mettre en évidence la larve dont on ne voit que l'extrémité abdominale. 6) Larve (L = 4 mm) prélevée dans un bulbe. On aperçoit aux deux extrémités le processus respiratoire postérieur et la pièce buccale perforatrice. 7) Larve dans un bulbe. 8) Larve retirée du bulbe pour observation. Clichés D. Langlois.

quelques trous de lumière de ce secteur forestier ont permis une capture toutes les six minutes en moyenne, ce qui témoigne d'une belle population.

### Discussion

L'hypothèse selon laquelle *Merodon analis* utilise deux plantes hôtes pour le développement de son stade larvaire, le Perce-neige *Galanthus nivalis*, dans l'Ouest de la France, et la Nivéole de printemps *Leucojum vernalis*, dans l'Est, a ainsi été validée. Très récemment, A. Vujic (comm. pers., 2 avril 2021) et son équipe ont documenté le stade larvaire de *Merodon triangulum*, une autre espèce du groupe *M. constans* en Europe centrale, sur *Leucojum vernalis*. Cela confirme la spécialisation des espèces de *Merodon* de ce groupe *constans* sur les Perce-neige au sens large.

Cette découverte dans le Doubs nous permet de préciser le cycle biologique de *Merodon analis*, en association avec *Leucojum vernalis*. Si les adultes issus de l'élevage sont sortis entre le 28 mai et le 5 juin, les premiers adultes volant dans la vallée de la Brême n'ont été observés que le 23 juillet, après de nombreuses recherches infructueuses. En 2020, les premiers adultes étaient observés à la mi-juillet. Ce décalage entre les dates d'émergence de spécimens issus d'élevage ou en conditions naturelles est important. Quant aux autres données régionales, elles mentionnent des adultes à partir du 18 juin dans le haut-Jura (Ain) et en juillet-août pour les piégeages par tente Malaise ou coupelles colorées (Doubs, Haute-Saône et Côte d'Or).

Quoiqu'il en soit, la femelle pond ses œufs en été, à un moment où il ne reste aucune trace

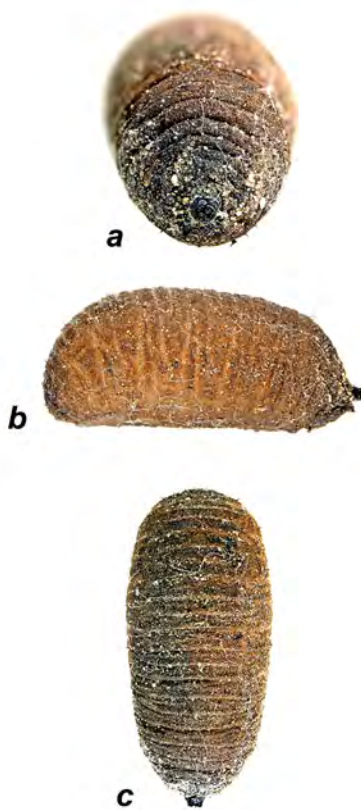


Figure 9. – Dernier stade larvaire et rigidification pour transformation en pupa : a) Vue postérieure. b) Vue latérale. c) Vue dorsale. Clichés M.C.D. Speight.

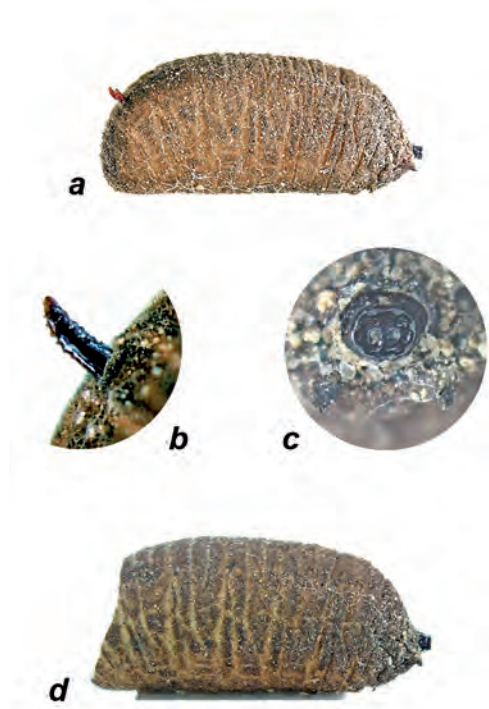


Figure 10. – Détails du stade pupal : a) Pupa avec ses deux cornes respiratoires antérieures (L = 9 mm). b) Détail d'une corne respiratoire antérieure. c) Détail du processus respiratoire postérieur. d) Pupa découpée par l'imaginaire pour s'en extraire. Clichés M.C.D. Speight.

visible de feuilles de Nivéole. A-t-elle développé un moyen de les repérer où compte-t-elle sur la forte probabilité d'être à proximité d'un bulbe de la plante hôte, commune localement dans son habitat ? Que se passe-t-il ensuite, jusqu'au jour où la larve de 4 mm fore le bulbe pour s'y installer (début mars, en 2021) ? Comment l'espèce passe-t-elle l'hiver ?

Les stations de *Leucojum vernum* se trouvent dans le lit majeur des ruisseaux, soumises à des inondations. Ce paramètre a vraisemblablement un impact sur le cycle biologique de *Merodon analis*. Son stade larvaire doit s'en protéger, au risque d'être emporté en aval des stations de sa plante hôte. L'hypothèse d'un hivernage au stade œuf est une solution, les œufs pourraient être collés sur un support au moment de la ponte et supporter des phases d'inondations. Autre question : une fois éclos, comment cette larve de Diptère rejoint-elle le bulbe, enterré à plus de 5 cm dans le sol ? Là encore, les inondations pourraient jouer un rôle puisqu'elles rendent le sol plus meuble. Elles pourraient faciliter le déplacement de la larve. Mais une fois sortie de son œuf, la larve se doit de se mettre rapidement à l'abri du risque d'inondation ; se réfugier dans un bulbe est une opportunité.

Il a été montré [SPEIGHT & LANGLOIS, 2020] que *Merodon analis* ne parvenait pas à utiliser les bulbes de *Galanthus nivalis* replantés dans les jardins. Cette absence de report sur une plante cultivée pourrait s'expliquer par ce besoin de phase d'inondation.

Une fois dans le bulbe, en fin d'hiver, la larve se développe très rapidement. Elle quadruple de volume en deux à trois semaines pour atteindre sa taille maximale. Elle reste au centre du bulbe qu'elle n'a que partiellement consommé et s'y transforme en pupa, toujours abritée des inondations. Fin mai - début juin, l'adulte sort de la pupa, suit le conduit de la tige (G. Popov, comm. pers.) et atteint facilement la surface.

*Merodon analis* est à ce jour la seule espèce française (hors Corse) de *Merodon* du groupe « *constans* » [VUJIC *et al.*, 2020]. La présence en France de *Merodon constans*, espèce dont l'aire de répartition s'étend de l'Italie à la Grèce, fait débat. *M. analis* et *M. constans* n'ont pas été différenciés sur des critères génétiques mais

d'après un subtil détail de la forme de lobe du surstyle postérieur [VUJIC *et al.*, 2020]. L'examen des genitalia des mâles élevés ou prélevés au cours de cette étude suscite de nombreuses interrogations quant à la pertinence de la différenciation entre les deux espèces. De nouvelles investigations sont en cours afin de préciser ces différences morphologiques et génétiques et de statuer sur l'éventuelle présence de *Merodon constans* en France, voire sur la synonymie entre les deux espèces.

**Remerciements.** – Nous sommes particulièrement reconnaissants à Grigory Popov (National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine) d'avoir pu mentionner ses découvertes non encore publiées relatives aux plantes hôtes des espèces de *Merodon* du groupe *constans*, à Cyrille Dussaix pour ses conseils en élevage, Ante Vujic et son équipe de l'Université de Novi Sad (Serbie) pour leurs diagnostics génétique et morphologique des larves élevées et des adultes capturés, Antonio Ricarte et Maria-Angeles Marcos-Garcia (University of Alicante, Espagne) qui vont travailler à la description des larves et pupes qui leur ont été envoyées, Ximo Mengual (Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn, Allemagne) pour ses conseils relatifs aux analyses génétiques.

## Références bibliographiques

- DE GOFFAU L.J.W., 1994. – *Merodon constans* in bulbs of *Galanthus nivalis* from France. *Verslagen en Mededelingen van de Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen, Annual Report Diagnostic Centre 1992*, 170 : 63-64.
- DUSSAIX C., 2013. – Syrphes de la Sarthe : éthologie, écologie, répartition et développement larvaire (Diptera, Syrphidae). *Invertébrés armoricains, les Cahiers du GRETLA*, 9 : 284 p.
- DUSSAIX C., 2020, en ligne. – *Syrphidae europenses (Diptera, Syrphidae)*. (On-Line URL : <http://perso.wanadoo.fr/cyrille.dussaix/>) Disponible sur internet : <[http://cyrille.dussaix.pagesperso-orange.fr/\\_SYRPHIDAE\\_LARVA\\_DC2020/\\_Index.html](http://cyrille.dussaix.pagesperso-orange.fr/_SYRPHIDAE_LARVA_DC2020/_Index.html)>.
- HEISS E.M., 1938. – A classification of the larvae and puparia of the Syrphidae of Illinois exclusive of aquatic forms. *University of Illinois Bulletin*, 36 : 1-142.



- HODSON W.E.H., 1932. – The large narcissus fly, *Merodon equestris*, Fab. (Syrphidae). *Bulletin of Entomological Research*, **23** : 429-448.
- HURKMANS W., 1988. – Ethology and ecology of *Merodon* in Turkey. (Diptera: Syrphidae). *Entomologische Berichten*, **48** : 107-114.
- LOUBOUTIN B. & SPEIGHT M.C.D., 2021. – *Merodon legionensis* Marcos-Garcia, Vujic & Mengual, 2007, nouvelle espèce pour la France (Diptera : Syrphidae). *Revue française d'entomologie générale*, **2** (7) : 135-142.
- POPOV G. & MISHUSTIN R., 2019. – Hoverflies of the *Merodon constans* group inhabit snowdrop bulbs. *10th International Symposium on Syrphidae*. 8th-12th September 2019, Lesvos, Greece.
- PRERADOVIĆ J., ANDRIĆ A., RADENKOVIĆ S., ZORIĆ L. S., PÉREZ-BAÑÓN C., CAMPOY A. & VUJIĆ A., 2018. – Pupal stages of three species of the phytophagous genus *Merodon* Meigen (Diptera: Syrphidae). *Zootaxa*, **4420** : 229-242.
- REEMER, M. & GOUDSMITS, K., 2004. – Oviposition observed in *Chrysotoxum cautum*, *C. vernale* and *Merodon avidus* (Diptera, Syrphidae). *Volucella*, **7** : 217-218.
- RICARTE A., SOUBA-DOLS G. J., HAUSER M. & MARCOS-GARCIA, M.-A., 2017. – A review of the early stages and host plants of the genera *Eumerus* and *Merodon* (Diptera: Syrphidae), with new data on four species. *Plos ONE*, **12** (12) : e0189852.
- SPEIGHT M.C.D. & LANGLOIS D., 2020a. – Présence en France des espèces du groupe *Merodon constans* (Diptera Syrphidae). *L'Entomologiste*, **76** (6) : 337-343.
- SPEIGHT M.C.D. & LANGLOIS D., 2020b. – Clés des mâles des espèces françaises de *Merodon* (Diptera: Syrphidae). *Syrph the Net*, the database of European Syrphidae (Diptera), vol. 110, 60 p., *Syrph the Net publications*, Dublin.
- SPEIGHT M.C.D., CASTELLA E. & SARTHOU J.-P., 2020. – StN 2020. In SPEIGHT M.C.D., CASTELLA E., SARTHOU J.-P. & VANAPPELGHEM C. (Eds.), *Syrph the Net on CD, Issue 12*. ISSN 1649-1917. *Syrph the Net Publications*, Dublin.
- STEPANENKO O.V. & POPOV G.V., 1997. – On the immature stages biology of *Merodon nigratarsis* Rondani, 1845 (Diptera: Syrphidae). *The Karkov Entomological Society Gazette*, **5** : 40-43.
- VUJIĆ A., RADENKOVIĆ S., LIKOV L., ANDRIĆ A., JANKOVIĆ M., AČANSKI J., POPOV G., DE COURCY WILLIAMS M., ZORIĆ L.-S. & DJAN M., 2020. – Conflict and congruence between morphological and molecular data: revision of the *Merodon constans* group (Diptera: Syrphidae). *Invertebrate Systematics*, **34** : 406-448. DOI : 10.1071/isi9047

Manuscrit reçu le 3 janvier 2022,  
accepté le 10 mars 2022.

