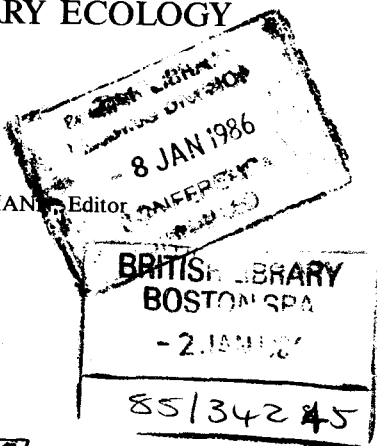


Proceedings of the International Symposium
on

AFRICAN VERTEBRATES

SYSTEMATICS, PHYLOGENY
AND EVOLUTIONARY ECOLOGY

KARL-L. SCHUCHMAN, Editor



A Symposium Held at the Zoologisches Forschungsinstitut und
Museum Alexander Koenig, Bonn,

May 15—18, 1984

ON LOAN FROM THE BRITISH LIBRARY
LENDING DIVISION, Boston Spa, Wetherby,
West Yorkshire LS23 7BQ

Jan 1985

Please return as quickly as possible and no
later than date shown below.

ALL INFORMATION CONTAINED
HEREIN IS UNCLASSIFIED
DATE 8/27/89 BY SP-8/BJL/STP
5 DEC 89
Date 01-08-1

Deutsche Bibliothek Cataloguing in Publication Data

International Symposium on African Vertebrates, Systematics, Phylogeny and Evolutionary Ecology <1984, Bonn>: Proceedings of the International Symposium on African Vertebrates, Systematics, Phylogeny and Evolutionary Ecology: a symposium held at the Zoolog. Forschungsinst. u. Museum Alexander Koenig, Bonn, May 15—18, 1984 / Karl-L. Schuchmann, ed. — Bonn: Zoolog. Forschungsinst. u. Museum Alexander Koenig, 1985.
ISBN 3-925382-00-3

NE: Schuchmann, Karl-Ludwig [Hrsg.]; Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

© 1985 Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig,
Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1, BRD
Issued: 20 August 1985

Gedruckt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Ministeriums
für Wissenschaft und Forschung des Landes Nordrhein-Westfalen.

Printed in West Germany by Rheinischer Landwirtschafts-Verlag GmbH, Bonn

Preface

At the end of the last century Alexander Koenig (1858—1940), a wealthy German zoologist, designed a museum to be built in Bonn to house his large private natural history collections, and construction began in 1900. In 1934 the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig became a public institute, which celebrated its 50th anniversary on May 13, 1984.

Koenig's goal was to establish a comprehensive collection of Palearctic and African vertebrates with priority given to birds. He devoted his whole life to zoological studies, which, according to the spirit of the epoch, meant exploring remote places for the purpose of collecting and preserving specimens for scientific research. His diary thus reads like an adventure travel guide. Besides trips to Scandinavia and Mediterranean European countries, he repeatedly visited the Sinai Peninsula, Northern Africa (Algeria, Tunisia, Egypt) and the Sudan. Africa in particular exerted an almost magic power of attraction for Koenig, which resulted in the numerous scientific contributions he made toward understanding the zoology of this continent.

World War I and the economic recession in the 1920s interrupted completion of the museum. Reduced financial resources made Prof. Dr. Alexander Koenig offer his life's work — the museum and the collections — to the German government, which finally took them over and engaged Koenig as the first director of the institute.

Because of Alexander Koenig's particular interest in Africa, zoological research projects related to this continent have received special consideration at our institute. Thus, to celebrate the museum's 50th anniversary, it seemed most appropriate to invite specialists from all over the world to present their findings on African vertebrate research at an international symposium on May 15—18, 1984. During the four days, 34 papers in all congress languages were presented and discussed. Except for seven, all of them are assembled in the present volume. Papers not included were already in print at the time of the meeting or will be published elsewhere in the near future. Most of the papers are broadly based review articles or original contributions in selected research areas covering evolutionary aspects on African mammals, birds, reptiles and amphibians and are written for the non-specialist, although not for a popular audience.

Many of the contributions may be considered controversial and subject to much critical reflection. Most of the problems discussed cannot be solved without further field and/or laboratory work. This leads to the question of the future of African zoological research. Presently, a worldwide progression of habitat destruction is occurring with alarming rapidity, especially on the African continent. It is hoped that this volume will encourage students interested in African vertebrates to undertake field research to fill up the present gaps in our knowledge of zoogeographic patterns, phylogenetic affinities and behavioral and ecological aspects of common and potentially threatened species.

I would like to thank all the contributors for their cooperation during the editing of the manuscripts. Although I have edited heavily at times to increase continuity, like in any multi-authored and multi-lingual publication there is still some unevenness in style. Without the help of the proof-reading team of Stefanie Conrad, Kathleen Cooper, Irmhild Gutsmedl and Elisabeth Kietzmann, I would never have succeeded in completing this project as quickly as I did.

SYSTEMATIQUE, BIOGEOGRAPHIE ET COEVOLUTION HOTE-PARASITE DES GONIODIDES (INSECTA: MALLOPHAGA) DES NUMIDIDES*

Par

JOÃO TENDEIRO

Centro de Zoologia, Rua da Junqueira, 14, 1300 Lisboa, Portugal

Cet exposé a pour objet quelques réflexions sur les Gonioididés (Insecta, Mallophaga), parasites des Pintades (Aves, Galliformes), concernant surtout leurs rapports systématiques, ontogénétiques et tokogénétiques, aussi bien que la biogéographie et la coévolution hôte-parasite. Il s'appuie surtout sur des observations de collections du British Museum (Natural history), de Londres, et du Musée Royal de l'Afrique Centrale, de Tervuren, Belgique. En ce qui concerne la taxonomie des hôtes, elle eut pour base la checklist de Peters (1934), adoptée pratiquement par tous les collectionneurs du matériel vu, et des descriptions postérieures, pour finir par l'importante révision des Numididés par Crowe (1978) et le livre monumental de Rosa Pinto (1983) sur l'ornithologie de l'Angola.

La conjugation de l'ontogénèse, succession verticale de sémaphorontes, et les relations tokogénétiques, entre individus et en rapport avec les procès de reproduction (Hennig 1979: 30, 31), permet de reconnaître dans les parasites en étude deux grandes lignes phylogénétiques. Il y a des espèces avec des formes pré-adultes plus primitives et semblables ou très proches, communes à des genres divers donnant des adultes parfois très différenciés par l'apport de caractères apomorphes diversifiés. Parmi les Gonioididés des Galliformes, ce type ontophylogénétique, caractérisé chez les formes pré-imaginale par la présence d'une seule rangée de plaques tergaux, se rencontre pour le moins dans les genres *Goniodes*, *Solenodes* (sensu Kéler 1939) et *Stenocrotaphus*.

Bien que reconnus comme des sous-espèces en vue de leur similitude et de la présence d'individus intermédiaires dans les zones de contact de toutes les populations parapatriques, les taxa du genre *Numida* L. sont considérés pratiquement par tous les auteurs modernes comme appartenant à une seule espèce, *N. meleagris* (L.). Peters (1934) en accepta 21 sous-espèces, Crowe & Snow (1978) 9 sous-espèces, divisées en trois groupes («peut être des semi-

* Travail dédié à la mémoire du Dr. Heinrich Klockenhoff, du Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, de Bonn, auteur d'importantes études sur les Mallophages.

espèces)¹, et des intermédiaires, et Crowe (1978) aussi 9 sous-espèces, mais non exactement les mêmes, et des intermédiaires.

Le premier groupe est limité exclusivement à la Pintade casquée de l'Ouest africain («West African Helmeted Guineafowl»), *Numida meleagris galeata*, espèce ayant en synonymie, d'après Crowe (1978: 111), *N. marchei* Oustalet.

Le deuxième groupe de Crowe et Snow comprend les Pintades casquées à pinceau («Tufted Helmeted Guineafowl»), respectivement: 1 — *N. m. meleagris* (L.); 2 — *N. meleagris major* Hartlaub, mise en synonymie de *N. m. meleagris* par Crowe (1978: 109); et 3 — *N. meleagris somaliensis* Neumann.

Le troisième groupe englobe les Pintades de l'Afrique centrale et méridionale («Central and southern African guinea fowl»), avec: 1 — *N. meleagris mitrata* Pallas; 2 — *N. meleagris coronata* Gurney (ayant comme synonyme, d'après Crowe 1978: 116, «*N. transvaalensis* Neumann») et «*N. papillosa limpopoensis* Roberts»; 3 — *N. meleagris damarensis* Roberts; 4 — *N. meleagris marungensis* Schalow, avec «*N. marungensis maxima* Neumann» en synonymie (Crowe 1978: 113); et 5 — *N. meleagris reichenowi* Ogilvie-Grant.

De même que *Numida m. meleagris*, deux des «sous-espèces» de la check-list de Peters, mises dans sa synonymie par Crowe (1978), «*N. m. major* Hartlaub» et «*N. m. toruensis* Neumann», avaient le même *Archigoniodes*, *A. numidae* (Mjöberg, 1910) (syn. «*Goniodes perlatus* Th. Clay, 1940», n. syn.); une espèce non décrite était présente simultanément sur «*N. m. major*» et *N. m. reichenowi* Ogilvie-Grant, et, par transgression parasitaire, sur *Guttera p. pucherani* (Hartlaub). Dans la Pintade du Maroc, *N. m. sabyi* Hartert, nous identifîâmes deux *Gonioidés*: l'un d'eux, *Archigoniodes fimbriatus* (Neumann, 1913), est le parasite habituel de *N. m. galeata*, et s'étend vers le sud jusqu'à la Nigeria, le Cameroun et le Zaïre; l'autre est conspécifique avec *Goniodes pavonis* (L., 1758), du Paon, *Pavo cristatus* L., une espèce très proche du *Stenocrotaphus gigas* (Taschenberg, 1879), parasite vulgaire des *Numida* et du *Gallus domesticus*, par les sémaphorontes pré-adultes mais non par le mâle et la femelle. *Numida meleagris galeata* Pallas et son synonyme «*N. m. marchei* Oustalet» (d'après Crowe 1978) étaient parasitées par *A. fimbriatus*. Sur *N. m. marungensis* Schalow nous trouvâmes *A. numidae* et *A. fimbriatus*, celui-ci également dans une lame étiquetée «*N. m. maxima* Neumann», selon Crowe synonyme de *marungensis*. *Numida m. reichenowi* avait *A. numidae* et deux espèces non décrites, apparentées l'une de l'autre. *N. m. coronata* Gurney (telle quelle et comme «*N. m. limpopoensis* Roberts») et *N. m. damarensis* Roberts étaient parasitées par *Archigoniodes numidae*. Des formes considérées par Crowe (1978) comme intermédiaires, «*N. m. callewaerti* Chapin» (*N. m. galeata* x *N. m. marungensis*) avait *A. fimbriatus*; une autre, «*N. m. intermedia* Neumann» (*N. m. meleagris* x *N. m. reichenowi*), *A. numidae* et une variante ou possible sous-espèce de celle-ci. Nous n'avons pas vu du matériel de la *Numida m. somaliensis* Neumann.

Si l'on compare la distribution géographique des deux *Archigoniodes* plus répandus sur les Pintades du genre *Numida*, *A. fimbriatus* (Neumann) prédomine dans l'Afrique occidentale.

¹ Non dans le sens initial de Mayr et al. (1953: 313, «the species of which a superspecies is composed», soit «special kind of species, not a category different from the species», ce qui correspond aux allospèces d'Amadon), mais dans l'acception partielle de celui de Mayr (1963: 671), après la restriction de Lorkovic (1958), de «populations which have not yet completed the process of speciation», et les megasubspèces d'Amadon (1976: 163) ou sous-espèces s'approchant de la catégorie d'espèces.

A propos de cette duplication de termes pour un même concept scientifique, Bernardi (1983: 420), dans un article d'une très grande opportunité, s'insurge contre la pratique des auteurs anglophones, Mayr (1978) dans la circonstance, maintenant leur propre terminologie et celle de leurs collaborateurs, même lorsqu'il s'agit de synonymes évidents. Il semblant ignorer tout ce qui est publié en français, italien, allemand ou russe. «Ainsi — écrit l'auteur — l'*allospèce* d'Amadon, 1966 est un synonyme de la *prospécies* de l'auteur russe Birula, 1919; la *semispécies* de Mayr, 1963 (1940) est un synonyme de la *quasispécies* de l'auteur allemand Schilder, 1962 et la *megasubspécies* d'Amadon et de Sibley 1976 est un synonyme de l'*exerge* de l'auteur italien Verity 1925».

tandis que *A. numidae* (Mjöberg), avec «*Goniodes perlatus*» comme nouvelle synonymie, couvre largement l'Afrique orientale et méridionale.

Dans l'Afrique du Nord, *A. fimbriatus* est un parasite de la Pintade du Maroc, *Numida meleagris sabyi* Hartert (Tendeiro, non publié). En Afrique occidentale, on le rencontre sur: 1 — *N. meleagris galeata* Pallas, dans la Guinée Bissao (Tendeiro 1954—1960), la Guinée Conakry (Neumann 1913, sans indication d'hôte mais, vraisemblablement, d'après Th. Clay 1940, de *N. m. galeata*), la Sierra Leone (Th. Clay 1940; Tendeiro, non publié), les îles du Cap Vert (Tendeiro, non publié) et le Cameroun (Tendeiro 1960, comme «*N. meleagris* subsp.»); 2 — «*N. meleagris marchei* Oustalet» [d'après Crowe 1978, syn. de *N. m. galeata*], au Zaïre (Tendeiro, non publié); 3 — *N. meleagris marungensis* Schalow, au Zaïre et Zambie (Tendeiro, non publié); 4 — «*N. meleagris callewaerti* Chapin» [d'après Crowe 1978, intermédiaire de *N. meleagris galeata* et *N. meleagris marungensis*], au Zaïre (Th. Clay 1940; Tendeiro, non publié).

L'autre espèce, *Archigoniodes numidae* (Mjöberg), fut rencontrée sur: 1 — «*Numida nilorhyncha*» (syn. de *N. m. meleagris*), au Soudan (Mjöberg 1910); 2 — *N. m. meleagris* L., au Soudan et l'Érythrée (Tendeiro, non publié); 3 — *N. meleagris major* Hartlaub [d'après Crowe & Snow 1978, sous-espèce valable; pour Crowe 1978, synonyme de *N. m. meleagris*], dans l'Uganda (Th. Clay 1940, comme «*Goniodes perlatus*, sp. n.»; Tendeiro,

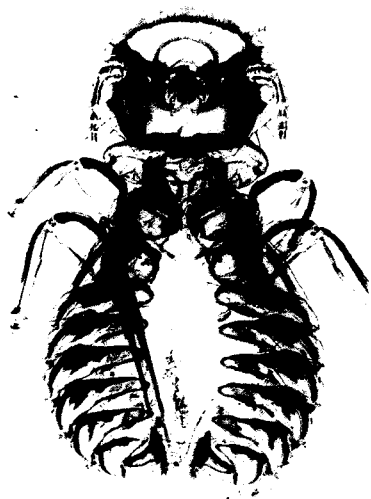


Fig. 1: *Stenocrotaphus gigas* (Taschenberg), ♂, spécimen de la «*Numida meleagris major* Hartlaub» [= *N. m. meleagris* (Linné)].

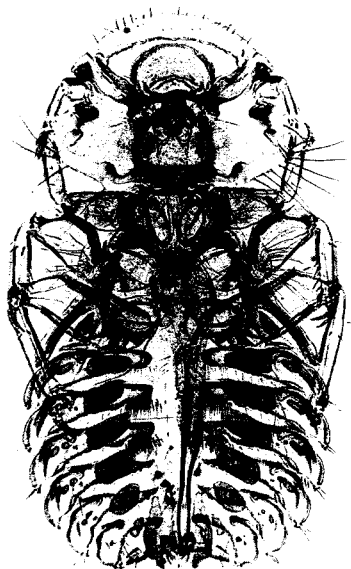


Fig. 2: *Archigoniodes hopkinsi* (Th. Clay), ♂, spécimen de la «*Guttera edouardi pallasi* Stone» [= *Guttera pucherani verreauxi* (Elliot)].

Fig. 3: *Stenocrotaphus* sp., ♂, de la *Guttera plumifera schubotzi* Reichenow. Tête.



non publié); 4 — «*N. meleagris toruensis* Neumann» [d'après Crowe 1978, syn. de *N. m. meleagris*], au Zaïre (Tendeiro, non publié); 5 — *N. meleagris marungensis* Schallow, au Zaïre et la Zambie (Tendeiro, non publié); 6 — «*N. meleagris maxima* Neumann» [d'après Crowe 1978, syn. de *N. meleagris marungensis*], dans l'Angola (Th. Clay 1940, comme «*G. perlatus*»; Tendeiro, non publié); 7 — *N. meleagris reichenowi* Ogilvie-Grant, au Kenya (Tendeiro, non publié); 8 — «*N. meleagris intermedia* Neumann» [d'après Crowe 1978, intermédiaire de *N. m. meleagris* et *N. meleagris reichenowi*], au Ruanda (Tendeiro, non publié); 9 — *N. meleagris mitrata* Pallas, au val du Zambèze (Th. Clay 1940, comme «*G. perlatus*»); 10 — *N. meleagris coronata* Gurney, au Transvaal (Th. Clay 1940, comme «*G. perlatus*», Mozambique (Tendeiro 1954, comme «*Keleria perlata*», et 1960, comme «*Goniodes perlatus*» et Botswana (Tendeiro, non publié); 11 — «*N. meleagris limpopoensis* Roberts» (d'après Crowe 1978, syn. de *N. meleagris coronata*), au Mozambique (Tendeiro 1954, idem, et 1960, ibid.); 12 — *N. meleagris damarensis* Roberts, dans la Namibia (Th. Clay 1940, comme «*G. perlatus*»); et 13 — *N. meleagris* subsp., au Zaïre (Tendeiro, non publié).

La présence simultanée d'*Archigoniodes fimbriatus*, avec des caractères synapomorphes chez les formes pré-imaginales et adultes, sur les *Numida* ouest-africaines et, au Maroc, au *N. m. sabyi*, paraît indiquer: 1 — qu'elle est une espèce plus récente que *Stenocrotaphus*



Fig. 4: *Archigoniodes* sp., ♀, de la *Guttera plumifera schubotzi* Reichenow. Tête.

gigas, parasite potentiel de toutes les *Numida*, avec des traits prédominants symplesiomorphes; 2 — que sa spéciation s'est faite avant la divergence allopatrique des sous-espèces marocaine et sous-sahariennes de *Numida meleagris*, laquelle aurait eu lieu déjà au Pleistocène, pendant les périodes de contraction des forêts africaines (Crowe 1978); 3 — que le parasitisme de la Pintade du Maroc par le même *Archigoniodes* de la Pintade casquée de l'Ouest africain, *N. meleagris galeata*, dont elle est séparée par l'immensité du Sahara, dans une extension d'à peu près 1600 Km, présuppose que l'expansion et la consécutive contraction des forêts et des savannes se sont faites dans le sens nord-sud; et 4 — en somme, que cette expansion et cette contraction n'ont pas eu lieu dans la direction est-ouest, le long de la côte et des oasis méditerranéens, jusqu'au Soudan, où elle est substituée par *Archigoniodes numidae*, prépondérante sur les Pintades casquées à pinceau et les Pintades de l'Afrique centrale et méridionale.

Parmi les Gonioididés des Numididés, *Stenocrotaphus gigas* (Taschenberg, 1879) est l'espèce la plus répandue, aussi géographiquement, par rapport à l'espace, que du point de vue microécologique, en rapport avec sa présence sur les Pintades et la Poule domestique. Nous l'avons rencontré sur toutes les sous-espèces de *Numida meleagris* admises par Crowe (1978), à l'exception de *N. m. sabyi* Hartert, *N. m. somaliensis* Neumann et *N. m. damarensis* Roberts, peut être par défaut du matériel à notre disposition, et des formes regardées par Crowe comme intermédiaires. Limitant les citations aux *Guttera* que nous avons étudié personnellement, il était présent sur *G. pucherani verreauxi* (Elliot), dans la Guinée Bissao, et *G. p. edouardi* (Hartlaub), au Mozambique. Sa présence sur la Pintade domestique et sur *Gallus domesticus* en font de lui une espèce cosmopolite. D'après Emerson (1956), la Pintade



Fig. 5: *Stenocrotaphus gigas* (Taschenberg), pré-imagino, spécimen de la *Numida meleagris marungensis* Schalow. Abdomen.

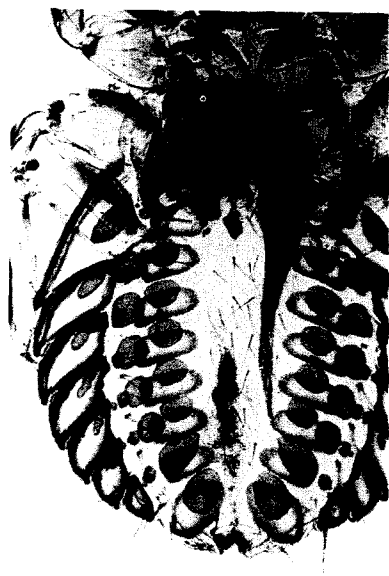


Fig. 6: *Archigoniodes* sp., pré-imagino, de la «*Guttera edouardi schoutedeni* Chapin». Abdomen.

paraît être l'hôte original, une fois qu'il n'a pas été trouvé sur quelque autre hôte sauvage: dans la Poule domestique, il le cita en Amérique du Nord, Amérique Centrale, Australie, Afrique et Europe, mais «it probably has spread to other parts of the world where the guineafowl has been introduced».

En comparaison avec le genre *Archigoniodes* Conci, 1956, le genre *Stenocrotaphus* Kéler, 1939 a des caractères moins évolués, aussi bien chez les adultes que, surtout, chez les stades pré-imaginaux. Si l'on considère en bloc les Gonioidés comme un tout monophylétique correspondant au groupe-famille, la présence de plaques sternales individualisées chez les adultes représente un caractère apomorphe, la simplésiomorphie étant définie par leur absence dans la majorité des genres connus. Si, en partant d'ici, on restreint le monophylétisme aux formes parasites des Numididés, il adviendra une plésiomorphie relative dans les formes morphologiquement plus primitives, représentée par l'abdomen des stades pré-imaginaux sans plaques sternales ni plaques spiraculaires, et ayant seulement, de chaque côté, une rangée de plaques tergaux. Cette situation est commune à quelques genres inféodés aux Phasianidés, notamment *Goniodes* Nitzsch, 1818, s. str., et *Solenodes* Kéler, 1939.

Dans le genre *Archigoniodes* Conci, les stades pré-imaginaux ont une structure beaucoup plus complexe, comprenant, de chaque côté: 1 — une rangée de grandes plaques pleurales par segment abdominal; 2 — dans la face dorsale, une rangée de plaques tergaux (segments II-VIII) et de petites plaques stigmatiques (II-VII); et 3 — dans la face ventrale, une rangée



Fig. 7: *Archigoniodes fimbriatus* (Neumann), ♂, spécimen de la *Numida meleagris sabyi* Hartert. Abdomen (détail).

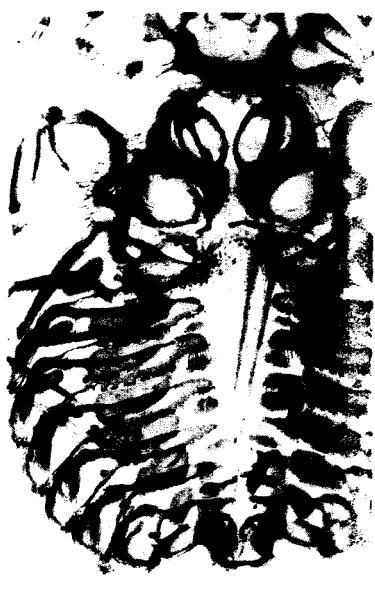


Fig. 8: *Archigoniodes numidae* (Mjöberg), ♂, spécimen de la «*Numida meleagris major* Hartlaub» [= *N. m. meleagris* (Linné)]. Abdomen (détail).

de plaques sternales externes (I-VII), absentes chez une espèce non décrite de la *Guttera plumifera schubotzi* Reichenow, et une (segments VII et VIII) ou deux (II-VI) rangées de plaques sternales internes. Cette complexité permet d'en faire facilement la diagnose différentielle des jeunes pré-imaginaux de *Stenocrotaphus* et *Archigoniodes*.

Chez les adultes, parmi les indicateurs de synapomorphie, les antennes dimorphes du genre *Archigoniodes* s'opposent à l'homocérie simplésiomorphe du *Stenocrotaphus* typique des *numida*, le *S. gigas*. Le dimorphisme va depuis l'asymétrie du 3^e article, sans ou presque toujours avec une courte expansion postéro-interne hyaline, jusqu'au gros appendice allongé de *A. fimbriatus*, à marge interne hyaline et recevant postérieurement l'insertion du 4^e article.

Les rapports entre l'ontogénie, la phylogénie et la systématique, consécutifs à l'observation de vraies métamorphoses chez quelques espèces étudiées, surtout chez un *Archigoniodes* non décrit de «*Guttera edouardi schoutedeni* Chapin» [d'après Crowe 1978, synonyme de *G. pucherani verreauxi* (Elliot)], représente possiblement l'apport plus significatif de cette communication.

En ce qui concerne le genre *Guttera* Wagler, comprenant la Pintade huppée et des espèces proches [d'après Crowe & Snow 1978, «Crested Guineafowl and allies»], Peters (1934) numéra 3 espèces et 11 sous-espèces; Crowe & Snow (loc. cit.) les réunirent dans une super-espèce [«*Guttera edouardi* superspecies»], avec 3 espèces, *G. edouardi* (Hartlaub) et *G. pucherani* (Hartlaub), les Pintades huppées, et *G. plumifera* (Cassin), la Pintade à crête. La même année, Crowe, dans la suite de Ghigi (1936), rassembla les Pintades huppées dans une seule espèce, *G. pucherani* ayant la priorité, avec 5 sous-espèces; *G. plumifera* continua comme espèce indépendante, avec 2 sous-espèces. Suivant de nouveau Ghigi, «*G. edouardi mahelica* Neumann» et «*G. edouardi granti*» seraient de simples intermédiaires entre *G. p. pucherani* et *G. p. barbata* Ghigi. Parmi les formes mises par Crowe dans la synonymie de *G. p. verreauxi* (Elliot), «*G. edouardi pallasi* (Stone)» [= *verreauxi* (Auct.)] était parasitée par *Stenocrotaphus gigas* (Taschenberg, 1879) (Uganda) et *A. hopkinsi* (d'après Th. Clay 1940, Kenya et Uganda); «*G. e. schoutedeni*», par une espèce indéterminable de *Stenocrotaphus* et une espèce non décrite d'*Archigoniodes* (Zaïre); «*G. e. chapini* Frade», par *A. numidae*

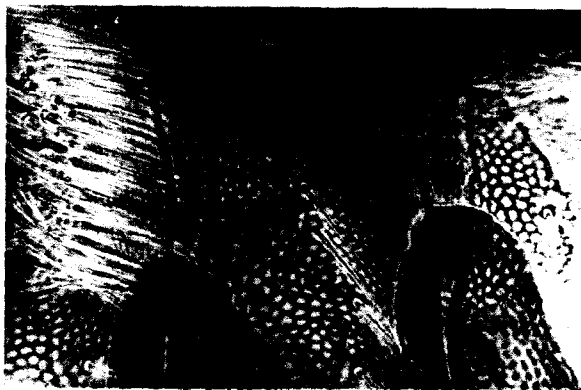


Fig. 9: *Archigoniodes* sp., ♂, de la «*Guttera edouardi schoutedeni* Chapin» [= *G. pucherani verreauxi*?]. Mue pré-imaginale: plaques tergaux IV et V du pré-imaginaire (foncées) et de l'adulte (claires).

(Mjöberg, 1910), certainement par contamination à partir d'une *Numida* (Angola). Des autres *Guttera*, «*G. edouardi sclateri*» [= *G. pucherani sclateri* Reichenow] aurait *S. gigas* et *A. hopkinsi* (Cameroun, d'après Th. Clay 1940); sur *G. pucherani barbata* Ghigi il y avait une autre espèce non décrite d'*Archigoniodes* (Mozambique). *G. p. edouardi* était parasitée par *S. gigas* (Mozambique) et *A. hopkinsi* (Kenya, Malawi, Tanzania, Mozambique); et *G. p. pucherani*, par *S. gigas* (Tanzania, d'après Th. Clay, 1940), par *A. hopkinsi* (Tanzania, Kenya) et, en transgression parasitaire, par une des espèces non décrites de la *Numida meleagris reichenowi* Ogilvie-Grant. Sur *G. plumifera* (Cassin), où Th. Clay (1940) avait signalé *S. gigas* (?) sur la sous-espèce nominative, ont été vues: 1 — une espèce non publiée de *Stenocrotaphus*, sur *G. p. plumifera*, la «western subspecies» de Crowe (1978) (Cameroun); et 2 — une espèce non publiée de *Stenocrotaphus* et autre d'*Archigoniodes*, sur *G. plumifera schubotzi*, l'«eastern subspecies» (Zaïre).

La présence d'une espèce bien définie d'*Archigoniodes* sur «*G. edouardi schoutedeni*» pourra représenter en plus une expression de synapomorphie, à ajouter aux éléments de diagnose différentielle entre elle et «*G. edouardi sethsmithi*» [d'après Crowe (1978), synonyme, comme «*schoutedeni*», de *G. pucherani verreauxi*], tels qu'ils furent définis, parmi d'autres, par Chapin (1923: 72; 1932: 663), Schouteden (1954: 136) et Rosa Pinto (1983: 209).

Les deux *Stenocrotaphus* de *G. plumifera schubotzi* et de *G. p. plumifera*, non décrits, ont des caractères apomorphes communs mais différant en certains détails, notamment les bandes marginales très larges, les antennes dimorphes et les appareils copulateurs des mâles structurellement plus compliqués. Cette synapomorphie est en faveur de l'hypothèse de Crowe (1978: 128) sur la spéciation de *G. plumifera* pendant les périodes d'expansion des forêts africaines au commencement du Pleistocène et de la divergence allopatrique des sous-espèces de *G. pucherani* au cours de la contraction rapide qui s'en suivit.

Agelastes Bonaparte et *Phasidus* Cassin étaient considérés par Peters (1934) comme deux genres monotypiques, représentés respectivement par *A. meleagris*, la Pintade à poitrine blanche, et *P. niger*, la Pintade noire, tandis que Hall (1961), Crowe & Snow (1978) et Crowe (1978) ont fait tomber le second genre en synonymie. En outre, tandis que ces derniers auteurs traitèrent les deux espèces comme membres d'une super-espèce [«*Agelastes meleagris* superspecies»], pour Crowe (1978), étant donnée la prédominance de caractères plésiomorphes («primitive character states»), elles ressemblent probablement à la proto-pintade soule [«proto-guineafowl»] plus que tous les autres Numididés, le seul caractère apomorphe [«derived character»] commun aux deux espèces étant le plumage blanc de l'abdomen, présent chez les adultes et les jeunes d'*A. meleagris* et les jeunes d'*A. niger*. *Acryllium* G. R. Gray, représenté par *A. vulturinum* (Hardwicke), maintient son status de genre monotypique. Dans les membres de ces genres ont été reconnues trois espèces de *Goniodytes*: *Stenocrotaphus agelastes* (Th. Clay), sur *Agelastes meleagris*, que nous n'avons pas vu, aussi bien qu'une espèce non décrite du même genre, et une autre indéterminée d'*Archigoniodes*, sur *A. niger* (Cassin).

Les deux espèces de *Stenocrotaphus* des *Agelastes*, connues seulement par des femelles, forment un groupe distinct, caractérisé surtout par la bande marginale très large et par les cônes latéraux de la tête pointus. Malgré l'absence de mâles dans les collections examinées (Th. Clay 1940; Tendeiro, non publié), on peut leur assigner, vue cette dualité de caractères, un statut de super-espèce. Un *Archigoniodes* de l'*Agelastes niger*, d'un lot différent du Zaïre, était représenté par 2 jeunes, d'où l'impossibilité de décider s'il s'agissait ou non d'une espèce indépendante.

La coexistence de *Stenocrotaphus* et *Archigoniodes* sur les *Agelastes*, les Pintades plus primitives si l'on tient en compte de leur plus grande ressemblance avec les Francolins (Crowe, 1978: 121, 127), est en faveur d'une diversification générique synchronique, immédiate ou

précédant l'apparition des Numididés à partir d'un Phasianidé asiatique et de leurs subséquentes évolution et spéciation cladistique — vraisemblablement immédiate ou simultanée plutôt que précédente, en face de l'absence sur les Phasianidés typiques (c'est-à-dire exception faite de l'*Afropavo congensis*) de Gonionidés des genres qu'on rencontre sur les Pintades.

De même, en dehors des Gonionidés, les structures proches et l'extrême complexité des appareils copulateurs masculins des espèces du genre *Amyrsidea* Ewing (Mallophaga, Amblycera) parasites d'*Agelastes meleagris* et d'*A. niger*, respectivement *Amyrsidea agelastes* Tendeiro 1965 et *A. borgesferreirai* Tendeiro, 1980, sont en faveur d'une synapomorphie très ancienne. Elle eut probablement origine lors de la radiation cladogénétique qui aurait été dans la formation du tronc commun de leurs hôtes au Miocène, il y a peu près de 30 millions d'années, et s'est maintenu pendant la plupart du Pliocène, pour donner aussi, vraisemblablement déjà au Pleistocène, par spéciation allopatrique, les *Agelastes* et leurs parasites spécifiques.

Les ornithologistes ne sont pas d'accord sur la position taxonomique de l'*Afropavo congensis*. «In my opinion — écrit Chapin (1936) comme conclusion de la description originale — *Afropavo* is rather closely allied to the true peacocks, while in the main far more primitive [. . .]. We may regard *Afropavo congensis* as one more example of an African forest peacock.» Pour Berlioz (1950), le Paon du Congo paraît représenter un type de Galliformes intermédiaire aux Paons et aux Pintades. Selon Schouteden (1954), il est complètement isolé parmi les Phasianides africains et se rattache par contre aux Paons asiatiques. «The Congo peacock *Afropavo congensis* was described in 1936 — a sensational discovery, as no other peasant has so far been found in Africa» (Delacour, 1964). Pour Crowe & Snow (1978) il s'agit probablement une relique de la souche des Paons, autrefois plus largement répandue en



Fig. 10: *Archigoniodes wilsoni* (Th. Clay), ♂; Pleurites III-VI.

Fig. 11: *Archigoniodes wilsoni* (Th. Clay), ♂. Tête.



Afrique et Asie; de toute façon, pour eux les caractères ostéologiques et autres montrent qu'il est un Phasianide sans aucune évidence d'étroite affinité avec les Pintades, auxquelles on pourrait le supposer probablement plus apparenté du point de vue géographique. Cette concordance chorologique de l' *Afropavo congensis* est tellement prononcée que ce dernier et *Agelastes niger* s'excluent mutuellement dans la forêt congolaise.

Les Mallophages du Paon congolais se trouvent dans un carrefour qui ne s'explique pas ni n'explique rien. Si les Goniodidés, représentés chez lui par l'*Archigoniodes wilsoni* (Th. Clay), du même genre (Conci 1946), d'un sous-genre (Conci 1951) ou d'un genre très approché de celui des Pintades (Tendeiro 1955)², celui-ci n'a aucune parenté étroite avec les *Goniodes* (lat. s.) des Phasianides des genres *Gallus* Brisson, *Phasianus* Linné et *Gennaes* Wagler (déjà d'après Th. Clay 1938), aussi bien que d'autres des régions paléarctique et afrotropicale, comme *Perdix* Wagler et *Francolinus* Stephens. Toutefois il y a quelques points communs entre *A. wilsoni* et *Goniodes pavonis*, notamment la forme générale de la tête, mais non pas l'apomorphie représentée par la structure compliquée des antennes et de l'appareil copulateur du mâle chez le dernier et, comme caractère commun aussi aux *Archigoniodes* des Pintades, la présence de plaques gulaire écaillues.

Si l'on regarde d'un angle subsidiaire, au-delà des Goniodidés, la position d'autres Mallophages parasites du Paon du Congo, Th. Clay (1938) décrit sur *Afropavo congensis* une espèce, *Lipeurus schoutedeni*, du même groupe de celles des Phasianides des genres *Gennaes* Wagler, *Gallus* Brisson, *Phasianus* L., *Chrysolophus* J. E. Gray, *Rheinardia* Maingounat et *Rhizothera* G. R. Gray, mais non des Numididés africains *Numida* Linné, *Acryllium* G. R. Gray, «*Phasidus* Cassin» et *Agelastes* Bonaparte, lesquelles forment «another and quite distinct group»; elle diffère aussi, «par de certains importants caractères», du *Lipeurus pavo* Th. Clay, 1938, parasite du *Pavo cristatus*. Comme conclusion, pour le Dr. Theresa Clay «it is possible to suggest, therefore, from a consideration of the mallophage evidence that *Afropavo* may form the link between the Phasianinae and the Numididae».

En ce qui concerne l'organisation de l'appareil copulateur des mâles, elle apparaît dans un grand nombre de Mallophages comme un caractère de grand intérêt pour l'estimation

² Le genre *Archigoniodes* Eichler in Conci, 1946 fut divisé par Conci (1951) en deux sous-genres, *Archigoniodes* s. s., ayant *A. wilsoni* (Th. Clay, 1938) comme espèce-type, et *Clayarchigoniodes*, avec *A. hopkinsi* (Th. Clay, 1940) (espèce-type), *A. fimbriatus* (Neumann, 1913), *A. numidae* (Mjöberg, 1910) et «*A. perlatus* (Th. Clay, 1940)», celui-ci considéré par nous comme synonyme d'*A. numidae* (n. syn.). En 1955 Tendeiro proposa l'élevation des sous-genres de Conci à la catégorie de genres. Par commodité d'exposition nous continuons provisoirement à traiter ici les espèces citées comme *Archigoniodes*, indépendamment de la validité ou non de *Clayarchigoniodes* comme sous-genre ou genre valable.

Fig. 12: *Goniodes pavonis* (L.), ♂, spécimen du *Pavo cristatus* L. Tête.



proximative de la distance taxonomique et chorologique entre des espèces apparemment proches de certains genres. De même, parfois, par rapport aux antennes, mais il s'agit là d'un élément plus sujet à caution, étant donné que dans les *Ischnocera* plus évolués à une plus grande spécialisation de la tête ne correspondent pas en toute circonstance des antennes polymorphes. Considérant de nouveau les rapports entre *A. wilsoni*, avec un appareil copulateur et des antennes très simples chez les mâles, et *G. pavonis*, parasite de *Pavo cristatus* et de *Numidicus*, dont l'appareil copulateur est complexe et les antennes d'un type très spécialisé de grande valeur diagnostique, à cette situation des parasites correspond chez les hôtes respectifs le type plus primitif de l'*Afropavo congensis*, en opposition aux caractères beaucoup plus spécialisés, on peut dire uniques, des Paons asiatiques.

La conclusion la plus simple serait de considérer une coévolution simultanée, où il y aurait des agencements évolutifs épisodiques successifs chez les hôtes et les parasites, allant des plus primitifs jusqu'aux types dérivés, de plus en plus compliqués. Cette coévolution aurait tout, d'un côté, à la merveille du plumage et à la magnifique roue ocellée des Paons mâles et de l'autre, dans les parasites et une fois de plus chez les mâles, aux structures compliquées des appareils copulateurs et des antennes³.

En termes de coévolution hôte-parasite, certains Goniodidés parasites de Numididae traités comme des sous-espèces ou même comme des populations conspécifiques se comportent de façon à présupposer une place hiérarchique plus élevée pour leurs hôtes. Si ceux-ci ne sont pas des espèces réelles, ils ont tendance à se conduire comme s'ils avaient un rang spécifique, soit sous-spécifique, voire comme des sous-espèces en train de devenir des espèces. Le principal appui de cette supposition est la présence d'espèces valables de Mallophages parasitant spécifiquement des Pintades considérées en général comme étant des sous-espèces.

Photos de l'auteur; travail de laboratoire d'Armindo Abrantes Lucas (Fig. 2) et Herculano Lavrador Verissimo (Figs. 1 et 3—12).

Summary

Based on personal observations on the Goniodidae (Insecta, Mallophaga) parasitizing the Numididae (Aves, Galliformes), the author presents some conclusions dealing with systematics, ontogenetic and tokogenetic relationships, biogeography and host-parasite coevolution.

³ Par contre, chez *Goniodes meinertzhageni* Th. Clay, 1940, parasite aussi du *Pavo cristatus*, et chez *G. spinicornis* (Nitzsch, 1866), d'un autre Phasianide oriental, *Tragopan satyra* (L.), les antennes du mâle sont du même type très spécialisé de celles du *G. pavonis*, mais la structure des appareils copulateurs est beaucoup plus simple et primitive.

Starting with the check-list by Peters (1934), which has been adopted by practically all the collectors of the material seen, and ending with the important revision by Crowe (1978), the author considers the taxonomic status of the host.

Although recognized as subspecies due to their similarity and the presence of intermediate individuals between the parapatric populations, all the forms of the genus *Numida* L. are considered by the modern authors as belonging to only one species, *N. meleagris* (L.). Peters accepted 21 subspecies, Crowe & Snow (1978) 9 subspecies divided into 3 groups, and intermediates. Crowe also accepted 9 subspecies, but not exactly the same, and intermediates. Together with *N. m. meleagris*, two of the "subspecies" of Peters' check-list synonymized by Crowe, "*N. m. major* Hartlaub" and "*N. m. toruensis* Neumann", have the same *Archigoniodes*, *A. numidae* Mjöberg (syn. *Goniodes perlatus* Th. Clay, n. syn.); one undescribed species was present on "*N. m. major*" and *N. m. reichenowi* Ogilvie-Grant, and, certainly by straggling, on *Guttera p. pucherani* (Hartlaub). On the Moroccan Guinea fowl, *N. m. sabyi* Hartert, two Gonioididae were identified. One of them, *A. fimbriatus* (Neumann), is the usual parasite of the West African Helmeted Guinea fowl, and extends southward to Nigeria, Cameroon and Zaire; the other one is conspecific with *Goniodes pavonis* (L.) of the Peacock. It is closely related to *Stenocrotaphus gigas* (Taschenberg), a common parasite of *Numida* and *Gallus*, not by the male and the female but by the pre-adult semaphoronts. *N. m. galeata* Pallas, and its synonym (after Crowe 1978) "*N. m. marchei* Oustalet", was parasitized by *A. fimbriatus*. On *N. m. marungensis* Schalow, *A. numidae* and *A. fimbriatus* were found. The former in a slide labelled "*N. m. maxima*", a synonym of *marungensis*. *N. m. reichenowi* had *A. numidae* and two interrelated undescribed species, including that present on "*major*". The subspecies *N. m. mirata* Pallas, *N. m. coronata* Gurney (so and as "*N. m. limpopoensis* Roberts") and *N. m. damarensis* Roberts were parasitized by *A. numidae*. On the forms considered by Crowe as intergrades, "*N. m. callewaerti* Chapin" (*N. m. galeata* x *N. m. marungensis*) was parasitized by *A. fimbriatus*; another, *N. m. intermedia* Neumann (*N. m. meleagris* x *N. m. reichenowi*), by *A. numidae* and a variant or possible subspecies of it. Material from *N. m. somaliensis* Neumann was not seen.

In the genus *Guttera* Wagler, Peters listed 3 species with 11 subspecies, Crowe & Snow 1 superspecies with 3 species and Crowe 2 species with 7 subspecies. Peters' forms, considered by Crowe as synonyms of *G. pucherani verreauxi* (Elliot), "*G. edouardi pallasi* Stone" [= *verreauxi* (Auct.)], which includes the nominal subspecies, "*G. e. sclateri* Reichenow" and "*G. e. sethsmithi* Neumann" were parasitized by *Archigoniodes hopkinsi* (Th. Clay) and *Stenocrotaphus gigas* (Taschenberg); "*G. e. schoutedeni* Chapin", by a species of *Archigoniodes* yet not described and one indeterminate species of *Stenocrotaphus*; "*G. e. chapini* Frade", by *A. numidae*, certainly by contamination from a *Numida*. The other *Guttera*, "*G. e. sclateri*" had *A. hopkinsi* and *S. gigas*; *G. pucherani barbata* Ghigi, another undescribed species of *Archigoniodes*; *G. p. edouardi* (Hartlaub), *A. hopkinsi* and *S. gigas*; and *G. p. pucherani* (Hartlaub), *A. hopkinsi*, one other undescribed species of *Archigoniodes* and *S. gigas*. On *G. plumifera* (Cassin), where Th. Clay (1940) cited *S. gigas*, the following were studied: one undescribed species of *Stenocrotaphus*, from the nominal subspecies; and one undescribed species of *Archigoniodes* and other of *Stenocrotaphus*, from *G. p. schubertii* Reichenow.

Agelastes Bonaparte and *Phasidus* Cassin were considered two monotypic genera by Peters, but only one genus by the other author. At the same time *Acrylium* G. R. Gray kept up the status of monotypic genus. On these genera 2 species of Gonioididae were recognized: *Stenocrotaphus agelastes* (Th. Clay), of *Agelastes meleagridis* Bonaparte, and one undescribed species of the same genus, "*Phasidus niger* Cassin".

The Congo Peacock, *Afropavo congensis* Chapin, is considered by most authors as having suggestive affinities with the true Peacock and other Phasianidae, not with the Guinea fowls.

However, its specific parasite "*Goniodes wilsoni* Th. Clay" is just one more species of the genus *Archigoniodes* Conci, actually its type-species. It is very close to those of the Numididae, yet it may be assigned to them tentatively a subgeneric, even generic status.

In terms of host-parasite coevolution, some of the Goniodidae parasitizing subspecies of Numididae, or possibly populations treated as conspecific, point towards a tendency of their hosts, if not to be real species, at least to comport as they had a specific, not subspecific range. The main support to this assumption is the presence of true species of Mallophaga, parasitizing electively Guinea-fowls, considered commonly as being subspecies.

Bibliographie

- Amadon, D. (1966): The superspecies concept. — *Syst. Zool.* 15: 245—249.
(1968): Further remarks on the superspecies concept. — *Syst. Zool.* 17: 345—346.
— & L. L. Short (1976): Treatment of subspecies approaching species status. — *Syst. Zool.* 25: 161—167.
- Benoit, P.L.G. (1963): Les Mallophages du Paon congolais (*Afropavo congensis* Chapin). — *Bull. Soc. Roy. Zool. Anvers* 26: 17—21.
- Berlioz, J. (1969): Systématique. — In: P.-P. Grassé (éd.). *Traité de Zoologie*, XV. Oiseaux, pp. 845—1055. Paris.
- Bernardi, G. (1983): La systématique évolutive. — *Bull. Soc. Ent. France* 88: 414—433.
- Bouhfiol, J. G. (1965): Les métamorphoses animales. — In: J. Rostand (éd.). *Biologie. Encycl. Pléiade*, p. 705—776.
- Chapin, J. P. (1923): The Crested Guinea Fowl of the southern Congo Basin. — *Rev. Zool. Afr.* 9: 71—77.
(1932): The birds of the Belgian Congo. Part. I. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 65: 1—756.
(1936): A new peacock-like bird from the Belgian Congo. — *Rev. Zool. Bot. Afr.* 29: 1—6.
(1954): The birds of the Belgian Congo. Part. 4. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 75 B: 1—846.
- Clay, Th. (1938): New species of Mallophaga from *Afropavo congensis* Chapin. — *Amer. Mus. Novit.* No. 1008, pp. 1—11.
- Conci, C. (1940): Genera and species of Mallophaga occurring on Gallinaceous hosts. Part. II. *Goniodes*. — *Proc. Zool. Soc. Lond. (B)* 110: 1—120.
(1949): Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. — *Evolution* 3: 279—299.
(1951): The Mallophaga as an aid to the classification of birds with special reference to the structure of feathers. — *Proc. Xth Intern. Ornith. Congr. (1950)*, p. 207—215.
(1958): The Mallophaga of birds. — In: "Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des Vertébrés". *Publ. Un. Int. Biol. (B)* 32: 120—158.
- Conci, C. (1946): Due nuovi generi di Goniodidae dei Galliformes et nota sul genere *Archigoniodes* Eichler (Mallophaga). — *Boll. Soc. Ent. Ital.* 76: 76—78.
(1951): Il genere *Archigoniodes* Conci et il suo generitipo (Mallophaga). — *Acta Pontif. Acad. Sc.* 14: 175—180.
(1956): L'allevamento in condizioni sperimentali dei Mallophagi. II. *Stenocrotaphus gigas* (Taschenberg). — *Mem. Soc. Ent. Ital.* 35: 133—150.
- Coizot, L., G. Nelson & D. E. Rosen (1974): Centers of origin and related concepts. — *Syst. Zool.* 23: 265—287.
- Crowe, T. M. (1978): The evolution of guinea-fowl (Galliformes, Phasianidae, Numidinae). Taxonomy, phylogeny, speciation and biogeography. — *Ann. S. Afr. Mus.* 76: 43—136.
— & A. A. Crowe (1982): Patterns of distribution, diversity and endemism in Afrotropical birds. — *J. Zool., London* 198: 417—442.
- & D. W. Snow (1978): Numididae. — In: D. W. Snow (éd.). *An atlas of speciation in African non-passerine birds*. London.
- Darwin, Ch. (1859): *On the origin of species by means of natural selection*. — London.
(1973): *L'Origine des Espèces au Moyen de la Sélection Naturelle*. Traduction de J.-J. Moulinié. — Verviers (Belgique).
- Dekeyser, P. L., & J. H. Derivot (1966): *Les Oiseaux de l'Ouest Africain*. — Dakar.
- Delacour, J. Th. (1968): Pheasants. — In: A. L. Thomson (éd.). *A new dictionary of birds*. London.
- Emerson, K. C. (1956): Mallophaga (Chewing Lice) occurring on the domestic chicken. — *J. Kansas Ent. Soc.* 29: 63—79.

- Hall, B. P. (1961): The relationship of the guineafowls *Agelastes meleagrides* Bonaparte and *Phasidius niger* Cassin. — Bull. Brit. Orn. Cl. 81: 132.
- (1963): The francolins, a study in speciation. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 10: 8—204.
- Hartert, E. (1919): Description and notes of a new species of Guinea-Fowl (*Numida sabyi*) from western Morocco. — Bull. Brit. Orn. Cl. 39: 68—69.
- Hennig, W. (1966, 1979): Phylogenetic systematics. — Urbana.
- (1981): Insect phylogeny. — Chichester.
- Hopkins, G.H.E. (1942): The Mallophaga as an aid to the classification of birds. — Ibis 14: 94—106.
- (1942): The host associations of the lice of mammals. — Proc. Zool. Soc. Lond. 119: 387—604.
- (1949): Some factors which have modified the phylogenetic relationships between parasite and host in the Mallophaga. — Proc. Zool. Soc. London, pp. 37—39.
- Joly, P. (1977): Le développement postembryonnaire des insectes. — In: P. Grassé (éd.). Traité de Zoologie, VIII (V-A), pp. 409—657. Paris.
- Kéler, S. (1939): Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen. II. Teil: Überfamilie der Nirmolidae. — Nova Acta Leop. (n. F.) 8: 1—254.
- (1952): Resultados de um reconhecimento zoológico no Alto Limpopo efectuado pelos Drs. F. Zumpt e J.A.T. Santos Dias. IV. (Notes on some Mallophaga from mammals and gallinaceous birds in Mozambique and South Africa.) — Doc. Moçambique 72: 13—62.
- Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. — Cambridge, Mass.
- (1969): Principles of systematic zoology. — New York.
- (1978): Origin and history of some terms in systematic and evolutionary biology. — Syst. Zool. 27: 83—88.
- (1979): Evolution and the diversity of life. — Cambridge, Mass.
- Mayr, E., E. G. Linsley & R. L. Usinger (1953): Methods and principles of systematic zoology. — New York.
- Peters, J. L. (1934): Check-List of birds of the world, II. — Cambridge, Harvard University Press.
- Rensch, B. (1959): Evolution above the species level. — London.
- Rosa Pinto, A. A. (1983): Ornitologia de Angola. 1ª Vol. (non passeres). — Inst. Invest. Cient. Trop.: I-CXXXVI + 1—697. Lisboa.
- Roselaar, C. R. (1980): Family Numididae guineafowl. — In: S. Cramp (éd.). Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic. Oxford.
- Schouteden, H. (1954): Faune du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. III. Oiseaux non passerines. — Ann. Mus. Roy. Congo Belge, in 8°, Sc. Zool. 29: I-XXIII + 1—434.
- Smith, H. (1962): The hierarchy of nomenclatural status of generic and specific names in zoological taxonomy. — Syst. Zool. 11: 139—142.
- Tendeiro, J. (1954): Malófagos da Guiné Portuguesa. Estudos sobre diversos malófagos dos Galiformes guineenses. — Bol. Cult. Guiné Port. 9: 3—162.
- (1954): Malófagos da Guiné Portuguesa. Novos estudos sobre malófagos dos Galiformes. — Bol. Cult. Guiné Port. 9: 283—362.
- (1954): Malófagos de Moçambique. Algumas espécies recolhidas em Galiformes. — Garcia de Orta 3: 131—164.
- (1955): Estudos sobre uma colecção de malófagos de aves. — Bol. Cult. Guiné Port. 9: 497—625.
- (1955): Anotações parasitológicas. I. Sobre a subfamília Archigonioidinae Eichler (ordem Mallophaga Nitzsch 1818, família Gonioididae Mjöberg 1910). — Bol. Cult. Guiné Port. 9: 779—789.
- (1955): Anotações parasitológicas. IV. Aditamentos aos nossos artigos sobre malófagos. Descrição do novo género *Numidilipeurus* (subordem Ischnocera Kellogg 1896, família Lipeuridae Mjöberg 1910). — Bol. Cult. Guiné Port. 9: 815—844.
- (1960): Études sur les Mallophages Africains. — Lisboa.
- (1984): Sur quelques relations taxonomiques chez les Mallophages (Insecta, Phthiraptera). — Bull. zool. Beitr. 35: 251—261.
- (in press): Nouvelles études sur la systématique, la zoogéographie et l'écologie du genre *Columbicola* Ewing, 1929 (Mallophaga, Ischnocera).